



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

TESINA PRESENTADA PARA OBTENER
EL GRADO ACADÉMICO DE
LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

“EFECTOS DE HORMIGAS SOBRE SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE HERBÁCEAS
NATIVAS Y EXÓTICAS EN EL CALDENAL”

Nadia Soledad ICASATTI

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2013

Prefacio

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Licenciado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en la Cátedra de Biogeografía, dependiente del Departamento de Ciencias Naturales, durante el período comprendido entre el 11 de marzo de 2011 y el 26 de abril de 2013, bajo la dirección del Dr. José Luis Hierro y la codirección del Dr. Dean E. Pearson.

26 de abril de 2013

Nadia Soledad Icasatti

Departamento de Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad Nacional de La Pampa

Agradecimientos

Agradezco a José Hierro, de quien he aprendido mucho, por sus aportes, su continuo acompañamiento y su gran paciencia para conmigo. A Dean Pearson, aunque desde lejos, por estar siempre presente y dispuesto a ayudarme para lo que necesitara, además de sus importantes contribuciones. A Alberto Pilatti, Aníbal Prina, Walter Muiño y Mariana Chiuffo por sus charlas y comentarios a la tesina. A Diego Villarreal y María Eugenia Estanga-Mollica por sus correcciones y buena predisposición. A Yanina Repp, Florencia Miguel, Milton Ruiz Espindola, Mariela Ambrosino y Marina Cock por su colaboración y compañía en las tareas de campo. A Ana Parras por brindarme su ayuda cuando la necesité. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam por la financiación otorgada y a la Reserva Provincial Parque Luro por dejarme realizar los experimentos de campo en la misma.

Agradezco especialmente a mi familia porque siempre creyeron en mí y por la paciencia, a Mariano y amigos por su apoyo y cariño. GRACIAS por darme ánimo y confianza.

Resumen

El éxito demográfico de las especies exóticas es atribuido frecuentemente a la liberación del control de sus enemigos; sin embargo, varios estudios muestran que las exóticas ganan nuevos enemigos donde son introducidas. El efecto de estos nuevos enemigos puede depender del nivel de preferencia que exhiban por las exóticas respecto al que tengan por las nativas. Mediante la realización de experimentos de campo, este estudio exploró la preferencia y el efecto de las hormigas sobre las semillas, así como también sobre la emergencia de plántulas, de nueve especies de herbáceas nativas y nueve exóticas en el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) de la provincia de La Pampa. Las hormigas exhibieron una marcada preferencia por las semillas de las especies exóticas, la cual puede ser explicada por el tamaño menor de las semillas exóticas con respecto a las nativas. Además, las hormigas beneficiaron a la mayoría de las especies mediante la dispersión de sus semillas; sin embargo, también dañaron a un porcentaje importante de las semillas (hasta un 70%). Finalmente, las hormigas redujeron la emergencia de las plántulas de las especies estudiadas, y estas reducciones estuvieron linealmente relacionadas con la preferencia de las mismas por las semillas de las distintas especies. Estos resultados sugieren que las hormigas ejercen resistencia a la invasión de plantas exóticas en el caldenal.

Abstract

Demographic success of exotic species is commonly explained by the release from their enemies; however, several studies show that exotics acquire new enemies where they are introduced. The effect of new enemies may depend on their preference for the exotics relative to that for the natives. By implementing field experiments, this study explored the preference and effect of ants on seeds, as well as the effect on seedling emergence, in nine native and nine exotic herbaceous species in the caldén (*Prosopis caldenia*) forest (caldenal) in La Pampa province, Argentina. Ants exhibited a strong preference for seeds of exotic species, which was explained by the smaller size of exotic seeds as compared to native ones. Ants benefited most species through seed dispersal; however, ants also damaged a high percent of seed (up to 70%). Lastly, ants reduced seedling emergence of studied species, and reductions were linearly related to seed preference by ants. These results suggest that ants exert resistance to invasion of exotic plants in the caldenal.

Índice

	Página
Introducción.....	6
Materiales y Métodos.....	7
Sistema de estudio.....	7
Experimento de preferencia por las semillas.....	7
Experimento de preferencia y efecto sobre las semillas.....	8
Experimento de efecto sobre la emergencia de las plántulas.....	9
Análisis estadísticos.....	10
Resultados.....	11
Experimento de preferencia por las semillas.....	11
Experimento de preferencia y efecto sobre las semillas.....	12
Experimento de efecto sobre la emergencia de las plántulas.....	12
Discusión.....	13
Referencias Bibliográficas.....	16
Figuras.....	21
Anexos.....	31

Introducción

Las invasiones biológicas son uno de los componentes principales del cambio global que ocurre en el planeta, por lo que representan una amenaza importante para la biodiversidad (Vitousek 1992). Muchas de las hipótesis propuestas para explicar la variación en el éxito de invasión invocan a la importancia de las interacciones bióticas (Mitchell et al. 2006). Mientras el éxito de las especies exóticas, es decir, de especies que no se originaron en el lugar y cuya presencia allí se debe a la dispersión mediada por acciones humanas (Hierro et al. 2005), es atribuido con frecuencia a la liberación del control de sus enemigos naturales (Elton 1958, Wolfe 2002, DeWalt et al. 2004), varios estudios muestran que las exóticas pueden encontrar nuevos enemigos (consumidores) donde son introducidas, los cuales pueden también limitar su crecimiento poblacional y constituir una forma de resistencia biótica importante (Maron & Vilà 2001, Keane & Crawley 2002, Levine et al. 2004, Carpenter & Cappuccino 2005, Alba-Lynn & Henk 2010). Sin embargo, el efecto de los consumidores sobre las exóticas puede depender en gran medida de las preferencias de consumo. Así, si los consumidores prefieren a las exóticas, limitarán la invasión, pero si prefieren a las nativas, pueden facilitarla indirectamente mediante reducciones en la resistencia competitiva de las nativas (Keane & Crawley 2002, Agrawal & Kotanen 2003).

Las hormigas son componentes muy importantes en sistemas áridos y semi-áridos (Brown et al. 1979), cuya actividad constituye un factor clave en la dinámica vegetal de estos sistemas (Espigares & López-Pintor 2005, Pirk & Lopez de Casenave 2011, Vaz Ferreira et al. 2011). Los mecanismos por los cuales las hormigas influyen en la vegetación son variados. Por un lado, mediante la depredación de semillas las hormigas pueden impactar negativamente en el crecimiento poblacional de las especies (Pirk et al. 2009). Por el otro, las hormigas pueden actuar como agentes de dispersión importantes de plantas que producen semillas con una estructura rica en nutrientes, llamada *eliosoma* (Pemberton & Irving 1990, Jensen & Six 2006). Además, la construcción de los hormigueros provoca disturbios de pequeña escala que crean parches de suelo ricos en nutrientes, a veces aprovechados por especies oportunistas, principalmente exóticas (Farji-Brener & Ghermandi 2004, 2008). En este sentido, las hormigas actúan como ingenieras del ecosistema puesto que cambian las condiciones abióticas, afectando el rendimiento y la distribución de otras especies (Badano et al. 2007, Farji-Brener et al. 2010).

En esta investigación se evaluó la preferencia y el efecto de las hormigas sobre semillas y frutos (a partir de aquí llamados colectivamente semillas por simplicidad y

porque los frutos incluidos en el estudio son uniseminados), así como también sobre la emergencia de plántulas de especies ruderales (plantas adaptadas a disturbios, Grime 1974) nativas y exóticas en el bosque de caldén (*Prosopis caldenia*) de la provincia de La Pampa. El estudio abordó específicamente las siguientes preguntas: 1) ¿existe relación entre el origen de las semillas (nativa vs. exótica) y la preferencia de las hormigas?, 2) ¿cuál es el efecto de las hormigas sobre las semillas: son estas consumidas o dispersadas? y 3) ¿cuál es el impacto de las hormigas sobre la emergencia de las especies nativas y exóticas?

Materiales y Métodos

Sistema de estudio

Las tareas de campo se realizaron en la Reserva Provincial Parque Luro (64° 15' 41"O, 36° 54' 58.8"S), ubicada a 30 km al sur de Santa Rosa, La Pampa, Argentina. Parque Luro conserva 7600 ha de bosque de caldén con pastizal. Además de caldén, *Condalia microphylla*, *Schinus johnstonii* y *Geoffroea decorticans* abundan entre las leñosas, y *Jarava ichu*, *Piptochaetium napostense* y *Solanum elaeagnifolium* lo hacen entre las gramíneas y hierbas (Cano et al. 1980). El suelo es arenoso (Cano et al. 1980), la temperatura media anual es 15.4 °C y la precipitación media anual es de 635 mm (datos para Santa Rosa para el período 1941-1990).

La preferencia y efecto de las hormigas sobre las semillas de especies nativas y exóticas se evaluó mediante la realización de tres experiencias en el campo. En todos los casos, se utilizaron semillas de nueve especies herbáceas exóticas - *Carduus thoermeri*, *Centaurea solstitialis*, *Chenopodium album*, *Diploaxis tenuifolia*, *Hypochaeris radicata*, *Rumex crispus*, *Salsola kali*, *Taraxacum officinale*, *Tragopogon dubius* - y nueve herbáceas nativas - *Bromus catharticus* var. *rupestris*, *Cenchrus incertus*, *Daucus pusillus*, *Gaillardia megapotamica*, *Hordeum euclaston*, *Hordeum stenostachys*, *Solanum elaeagnifolium*, *Thelesperma megapotamicum*, y *Verbesina encelioides* - (Tabla 1). La primera experiencia se realizó en febrero de los años 2010 y 2011, la segunda en febrero del 2010 y la tercera de febrero a mayo del 2011, en 10 sitios con un aspecto fisonómico de bosque abierto con pastizal seleccionados al azar dentro del Parque. Las 18 especies utilizadas son abundantes en el área de estudio (Chiuffo 2009).

Experimento de preferencia por las semillas

En este experimento se evaluó la preferencia de las hormigas por las semillas de las distintas especies mediante la oferta de 20 semillas de cada especie dentro de cajas de Petri de 15 cm de diámetro por 1.5 cm de alto sobre una base de suelo de médano tamizado con una malla de 710 micrones. *Centaurea solstitialis* produce dos tipos de semillas, (técnicamente, aquenios), con y sin papus, por lo que de esta especie se colocaron 20 semillas de cada tipo. En cada uno de los 10 sitios, se establecieron dos tratamientos experimentales; uno que permitió el acceso de las hormigas a las semillas (con hormigas) y otro que lo impidió (sin hormigas). Para el tratamiento sin hormigas se excluyó a estos organismos elevando con clavos a las cajas de Petri a una altura de 4 cm y pintando la superficie externa de la caja y los clavos con Fluon, sustancia resbaladiza que impide el ascenso de las hormigas (Mittelbach & Gross 1984, Alba-Lynn & Henk 2010). Además, se cortó la vegetación aledaña para evitar que hiciera contacto con las cajas y facilitara el acceso de las hormigas a las semillas. Las cajas con ambos tratamientos se espaciaron a 10 cm y se cubrieron con jaulas de alambre tejido de 0.5 cm x 0.5 cm de malla y una dimensión de 40 cm x 40 cm x 20 cm para evitar el acceso de micro-mamíferos, aves y otros animales (Pearson et al. 2012), (ver Anexo: Fotografía 1). Las semillas permanecieron expuestas a la acción de las hormigas durante cinco días. Luego, las semillas presentes en las cajas de Petri fueron colectadas en bolsas plásticas y llevadas al laboratorio. En el laboratorio se contó el número de semillas por especie remanentes en cada tratamiento. Para establecer la influencia del peso de las semillas en la preferencia, se obtuvo el peso de 50 semillas de cada especie, y para el caso especial de *C. solstitialis* se pesaron semillas con y sin papus. La experiencia se desarrolló en febrero de 2010 y en 2011, luego del inicio de la dispersión de las semillas de las especies involucradas y en coincidencia con el período de alta actividad de las hormigas.

Experimento de preferencia y efectos sobre las semillas

En el segundo experimento, se examinó en detalle la preferencia de las hormigas por las semillas de herbáceas nativas y exóticas y el efecto que las hormigas tienen sobre ellas. Se llevó a cabo utilizando una combinación de semillas de las cuatro especies exóticas y las cuatro especies nativas por las que las hormigas mostraron mayor preferencia en dos ensayos de oferta previos. Para obtener dicha combinación de especies se realizaron por separado un ensayo para las exóticas y otro para las nativas en los 10 sitios utilizados

anteriormente. En ellos se ofrecieron 20 semillas de cada especie, de acuerdo al origen, ubicadas aleatoriamente sobre un papel rectangular (10 cm x 25 cm) fijado al suelo con alfileres (ver Anexo: Fotografía 2) a unos 15 cm de la entrada de un hormiguero seleccionado al azar. Durante 60 minutos se observó el comportamiento de las hormigas frente a la oferta de semillas y cada 5 minutos se documentó el número de semillas por especie colectado por las hormigas y el uso que las hormigas hicieron de las semillas. Luego, se determinaron las cuatro especies de exóticas y de nativas preferidas mediante el Índice de Chesson (1978), $\alpha = (r_i/p_i)/\sum r_i/p_i$, donde r es la proporción de semillas por especie i llevadas al hormiguero y p es la proporción de la especie i en el ambiente. El Índice α varía entre 0 y 1, con valores mayores a $1/n$ indicando preferencia (n = número de semillas llevadas al hormiguero) y valores menores a $1/n$ indicando rechazo. Finalmente, se repitió la metodología descrita anteriormente para la combinación de las 4 especies nativas y exóticas más preferidas por las hormigas y se clasificó el uso en tres categorías: 1) semillas no dispersadas -semillas que no fueron dispersadas más allá de los límites del papel-, 2) semillas dispersadas -semillas dispersadas de forma inmediata (alejadas del hormiguero) y semillas dispersadas con retraso (llevadas al hormiguero y halladas viables en el basurero del hormiguero)- y 3) semillas incapacitadas -semillas llevadas al hormiguero y no halladas en el basurero o halladas inviables-. Se asumió que las semillas que ingresaron al hormiguero y no fueron recuperadas en el basurero fueron incapacitadas por consumo o por haber sido depositadas en un sitio (interior del hormiguero) inadecuado para la emergencia y desarrollo de plantas. Al día siguiente de realizada la oferta, y por un período de cuatro días consecutivos, se colectó la basura de los hormigueros para determinar el número y la viabilidad de las semillas ofrecidas presentes en ella. En todos los casos, la viabilidad de las semillas fue determinada con el test de tetrazolium (Cottrell 1947).

Experimento de efecto sobre la emergencia de las plántulas

En el tercer experimento, se examinó el efecto de las hormigas sobre la emergencia de plántulas de las herbáceas nativas y exóticas. En cada uno de los 10 sitios, se seleccionaron al azar 3 localidades ($N=30$), en las que se implementaron 4 tratamientos: 1) macetas con acceso de hormigas a semillas nativas; 2) macetas sin acceso a semillas nativas; 3) macetas con acceso a semillas exóticas y 4) macetas sin acceso a semillas exóticas. Se colocaron 20 semillas de las 9 especies exóticas y de las 9 especies nativas en

macetas de plástico (16 cm de diámetro x 15 cm de alto). El tratamiento con acceso consistió en macetas perforadas con orificios de 1 cm de diámetro a los 6 cm del borde de la misma y al nivel del suelo. Para excluir a las hormigas, no se practicaron agujeros y se pintó con Fluon el interior y exterior de los primeros 6 cm del borde de las macetas. Las macetas fueron rellenas hasta los 6 cm del borde con suelo de médano tamizado. Luego, las cuatro macetas fueron enterradas hasta los 9 cm y con una separación de 5 cm entre ellas. Por último, las macetas fueron protegidas con jaulas (40 cm x 40 cm x 20 cm) de malla (0.5 cm x 0.5 cm) de alambre para excluir el efecto de otros animales (ver Anexo: Fotografía 3). A partir de la primera lluvia significativa (≥ 20 mm), se contó el número de plántulas a los 15, 30, 60 y 90 días de comenzado el estudio.

Análisis estadísticos

La naturaleza de los datos obtenidos en los tres experimentos de este estudio presenta dos características que no permiten la utilización de pruebas estadísticas clásicas. En primer lugar, la siembra conjunta de semillas de distintas especies en todos los experimentos de este trabajo hace que los datos obtenidos sean interdependientes porque la presencia de una semilla puede afectar la remoción de otra. Además, los datos no siguen una distribución normal porque en todos los casos se trataron de conteos, los cuales se ajustan generalmente a una distribución de Poisson (Zar 2003). Debido a que ningún método estadístico atiende ambas limitaciones, los datos fueron analizados inicialmente utilizando dos tests, el test T^2 de Hotelling, el cual controla la falta de independencia, pero asume que los datos son normales (Prince et al. 2004), y el test de Friedman (*Friedman's sum rank test*), el cual es no paramétrico, pero no controla la falta de independencia de los datos. En todos los casos, las dos pruebas arrojaron resultados cualitativamente equivalentes, rechazando ambas la hipótesis nula. En consecuencia, el análisis definitivo se realizó usando a la prueba de Friedman para detectar diferencias entre todas las especies, seguida de una prueba post-hoc para evaluar diferencias entre pares de especies. Debido a que estas comparaciones de a pares fueron numerosas, se aplicó a ellas una corrección de Bonferroni. En el experimento de preferencia por las semillas realizado en cajas de Petri y en el de efecto sobre la emergencia de plántulas, los valores que ingresaron al análisis fueron los resultantes de substrair el número de semillas removido de los controles del número de semillas removido en el tratamiento con hormigas. En el experimento en el que las semillas fueron ofertadas sobre un papel, los valores que ingresaron al análisis fueron el

número de semillas utilizadas al cabo de los 60 minutos de observación. La prueba de Friedman arroja un ranking de las especies analizadas (*sum of the ranks*), en el que las especies más preferidas o afectadas reciben valores más altos. Este ranking se utilizó como índice de preferencia en los experimentos en que las semillas fueron ofertadas a las hormigas en cajas de Petri o en papel y como índice de impacto en el experimento de emergencia de las plántulas (Roa 1992, Manly 1993, Prince et al. 2004). En este último caso, se utilizaron los datos de emergencia obtenidos en el segundo censo debido a que en este período ocurrió la máxima emergencia (ver Resultados).

Las masas de las semillas de las herbáceas nativas y exóticas fueron comparadas mediante un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía. Para este análisis, los datos fueron transformados con la función del arcoseno para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la prueba estadística (Zar 2003). Además, se evaluó si existe relación entre las masas de las semillas y las preferencias de las hormigas por ellas con un análisis de regresión. Por último, se evaluó si existe relación entre el efecto de las hormigas sobre la emergencia de plántulas y la preferencia de estos organismos por las semillas mediante un análisis de regresión.

Resultados

Experimento de preferencia por las semillas

La remoción de las semillas de los platos de Petri por las hormigas mostró diferencias entre las especies estudiadas ($\chi^2 = 66.41$, $gl = 18$, $P < 0.01$), y en un ordenamiento de las diez especies más preferidas, nueve fueron exóticas (Figura 1). Las semillas de las herbáceas exóticas fueron más pequeñas que las de las nativas ($F = 5.393$, $P = 0.033$, Fig. 2), aunque la selección de especies para este estudio no fue realizada en función del tamaño de sus semillas, sino en base a su abundancia en el área de estudio. La preferencia de las hormigas por las semillas fue, además, explicada por el tamaño de estas ($R^2 = 0.2859$, $P = 0.0184$; Fig. 3A). En esta relación, la preferencia aumentó a valores decrecientes de tamaño. La relación entre el tamaño de las semillas y la preferencia de las hormigas mejoró cuando el valor atípico de la especie exótica *C. thoermeri* fue excluido de la regresión ($R^2 = 0.5540$, $P = 0.0004$; Fig. 3B). *Carduus thoermeri* produce semillas relativamente grandes y presenta una estructura nutritiva especializada bien desarrollada llamada eleosoma (Pemberton & Irving 1990, Alba-Lynn & Henk 2010). Las semillas de

C. thoermeri fueron más preferidas por las hormigas que otras semillas de masa comparable, presumiblemente debido a la respuesta de las hormigas al eleosoma (ver Anexo: Fotografía 4).

Experimento de preferencia y efectos sobre las semillas

Los resultados obtenidos en esta experiencia fueron similares a los de la remoción de semillas desde las cajas de Petri. La remoción de las semillas ofrecidas sobre el papel difirió entre las especies durante el período de oferta ($\chi^2 = 39.54$, gl = 8, $P = <0.001$; Fig. 4), con notables remociones hasta aproximadamente los 20 minutos de empezado el ensayo (Fig. 5). Las exóticas incluyeron a 5 de las 6 especies más preferidas. Las especies removidas desde los papeles ubicados cerca de los hormigueros experimentaron diferentes efectos (Fig. 6). Algunas de las especies más preferidas fueron en gran medida llevadas hacia adentro del hormiguero y en menor medida hacia afuera de él, experimentando diferentes efectos. Para *C. thoermeri*, el 70% de las semillas llevadas hacia adentro del hormiguero resultaron incapacitadas por consumo y daño por las hormigas o porque permanecieron dentro del mismo y no pudieron prosperar, el 8.5% de las semillas pudieron ser dispersadas de forma inmediata y/o retrasada y el 21.5% de las semillas no fueron removidas del lugar de oferta. Para el caso de *S. kali*, 8% de sus semillas fueron dispersadas y 15% incapacitadas y para *R. crispus*, 5% fueron dispersadas y 11% incapacitadas. Para *C. solstitialis* el porcentaje de semillas dispersadas fue similar al de semillas incapacitadas, tanto para semillas con y sin papus. Por lo que, si bien las hormigas contribuyen en la dispersión de las semillas más preferidas, en su mayoría exóticas, un porcentaje importante de estas fueron dañadas.

Experimento de efecto sobre la emergencia de las plántulas

El grado en el que la presencia de las hormigas redujo la emergencia de las plántulas también fue diferente para las distintas especies estudiadas ($\chi^2 = 51.15$, gl = 17, $P < 0.01$), y de nuevo los impactos fueron mayores sobre varias de las especies exóticas (Fig. 7). Muchas de las especies más preferidas (*Carduus thoermeri*, *Centaurea solstitialis*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Salsola kali*, entre otras) tuvieron un notable incremento en el número de plántulas en ausencia de las hormigas (Fig. 8) y corresponden particularmente a especies exóticas. Las exóticas también tendieron a emerger antes que las nativas (Fig. 8).

El efecto total de la presencia de las hormigas fue reducir la emergencia de las exóticas a niveles y períodos de tiempo similares a los patrones expresados por las nativas (con y sin hormigas). Los índices de preferencia de semillas fueron relacionados positivamente con los índices de impacto para el segundo muestreo (Fig. 9), explicando estos últimos un cuarto de la variación en la preferencia de las semillas ($R^2 = 0.257$, $P = 0.032$). Las especies más preferidas son las más afectadas, y estas correspondieron principalmente a exóticas.

No se analizó el primer periodo debido a que la mayoría de las especies todavía no habían germinado y tampoco el último porque a medida que pasa el tiempo los factores ambientales (cantidad de precipitaciones y radiación solar) y también bióticos (daño, consumo, dormición de la semilla) se vuelven más importantes. Por ello, se prefirió analizar el segundo muestreo debido a que sería el reflejo de las preferencias de las hormigas y porque fue el período en el que ocurrió la máxima emergencia.

Discusión

¿Existe relación entre el origen de las semillas (nativa vs. exótica) y la preferencia de las hormigas en el bosque de caldén?

Este trabajo muestra que tal relación existe y que esta se basa, en general, en el tamaño de las semillas, de manera que las hormigas prefieren semillas de tamaño pequeño. Sin embargo, esta preferencia puede también estar influida por factores que no fueron evaluados en este estudio, tales como aporte energético y color. Algunos estudios han encontrado que las preferencias de varias especies de hormigas se correlacionan positivamente con el peso de las semillas (Kelrick et al. 1986, Crist & MacMahon 1992, Vaz Ferreira et al. 2011), probablemente por el mayor contenido nutricional que tienen las semillas de mayor tamaño (Kelrick et al. 1986). Una de las predicciones derivada de la teoría de forrajeo óptimo es que los animales se alimentan de manera tal de maximizar la obtención de energía por unidad de tiempo (Schoener 1971, Stephen & Krebs 1986), por lo que ante una oferta de semillas de distintos tamaños, las más grandes les ofrecerían mayores beneficios. Sin embargo, en esta investigación, se observó que la preferencia ocurrió a favor de las especies con semillas más pequeñas, las cuales correspondieron principalmente a las herbáceas exóticas. *Carduus thoermeri* fue una excepción porque aunque sus semillas son relativamente grandes, éstas poseen aleosoma. Otras de las

semillas preferidas fueron las de *C. album* que son pequeñas y las de *D. tenuifolia* que son muy pequeñas y con alto valor nutritivo en lípidos (A. Prina y W. Muiño, Universidad Nacional de La Pampa, comunicación personal). El tamaño varía, entonces, con otros atributos de las semillas como por ejemplo el tipo y el contenido de nutrientes, los metabolitos secundarios, además de la forma y de la textura. Es necesario realizar estudios de las características químicas y anatómicas de las semillas y de mirmecocoria de cada una de las especies para conocer en mayor detalle las interacciones entre las especies nativas y exóticas con las hormigas que ocurren en el bosque de caldén. Así como también estudiar la anatomía de las hormigas, dado que podría ocurrir que estas presenten limitaciones morfológicas que les impidan acarrear semillas mayores a determinados tamaños (Davidson 1977).

¿Cuál es el efecto de las hormigas sobre las semillas: son estas consumidas o dispersadas?

Las hormigas mayormente favorecieron la dispersión de las semillas, pero también un porcentaje significativo de estas fueron consumidas y/o dañadas. El consumo y la inviabilidad fue importante en la exótica *C. thoermeri*. En general, los resultados de las preferencias permiten hacer predicciones acerca de cuáles semillas podrían ser más afectadas por el consumo de las hormigas.

En experiencias con *Acromyrmex lobicornis*, la hormiga cortadora, se encontró que esta especie produce basureros externos con gran capacidad de retención de agua y contenido de nutrientes (Farji-Brener & Ghermandi 2000), los cuales funcionan como sitios seguros para el desarrollo de las plantas y la invasión de principalmente especies exóticas (Farji-Brener & Ghermandi 2004, Farji-Brener et al. 2010). Una de las especies exóticas encontrada en alto porcentaje en estado de plántula y adulta, en los mencionados trabajos fue *Carduus thoermeri*. En esta tesina, en ninguno de los basureros analizados se observó la presencia de plántulas o ejemplares adultos de *C. thoermeri*, así como tampoco de las restantes especies estudiadas o presentes en el sistema. Solamente se encontraron semillas de las diferentes especies utilizadas que en general estaban incapacitadas para la emergencia y el desarrollo. *Carduus thoermeri* fue la que tuvo el mayor porcentaje de semillas incapacitadas por daño, consumo o por ser depositadas en sitios (interior del hormiguero) no aptos para la emergencia y el desarrollo de las plantas. *Salsola kali* y *R. crispus*, tuvieron el doble o casi el doble de semillas incapacitadas que de semillas dispersadas. Por lo que, si bien las hormigas contribuyeron a la dispersión de las semillas

más preferidas, en su mayoría exóticas, un porcentaje importante de ellas fueron dañadas. Una limitación de este trabajo fue el no haber marcado las semillas ofrecidas a las hormigas. Y si bien no es posible asegurar que las semillas encontradas en los basureros sean las mismas semillas que las ofrecidas en los ensayos, es muy probable que sí lo sean debido al seguimiento diario durante los días fijados en la experiencia.

Muchas investigaciones han considerado una especie de hormiga o grupo de especies en particular para determinar preferencia (Reyes-López & Fernández-Haeger 2002, Farji-Brener & Ghermandi 2004, Farji-Brener et al. 2010, Pirk & Lopez de Casenave 2011). En esta tesina no se tuvo en cuenta a una especie o especies determinadas, sino al conjunto de las hormigas que ocurren en el caldenal. Del total de 63 especies de hormigas identificadas en el distrito fitogeográfico del Caldén, aquellas pertenecientes al género *Pogonomyrmex* (Tizón & Quirán 2009), *Solenopsis* y *Pheidole* (Tizón & Quirán 2009, Vilches & Quirán 2013) son de importancia para este trabajo debido a que son granívoras y por lo tanto es probable que hayan actuado en las experiencias realizadas. De hecho, la especie *Pheidole bergi* fue identificada en una de las experiencias (Experimento de preferencia y efecto sobre las semillas). Hubiera sido un gran aporte al trabajo haber muestreado en todos los experimentos a fin de identificar y conocer cuáles especies de hormigas estaban actuando en el sistema de estudio.

¿Cuál es el impacto de las hormigas sobre la emergencia de las especies nativas y exóticas?

Los resultados indican que el impacto está relacionado con la preferencia. En los ensayos de preferencia y de efecto sobre las semillas se encontró que las semillas de especies exóticas fueron las más preferidas y que el efecto negativo sobre la viabilidad de las semillas en algunas de ellas fue importante. En concordancia con ello, en el ensayo de emergencia la presencia de las hormigas provocó un impacto notablemente negativo sobre las exóticas, pero no sobre las nativas. La relación entre los índices de preferencia e impacto para el segundo muestreo explicó aproximadamente el 25% del efecto sobre las plántulas. Estos resultados sugieren que las hormigas tienen el potencial para controlar la demografía de las especies exóticas y prevenir que las mismas se vuelvan más invasoras en áreas naturales, al menos en los primeros estadios de la invasión.

Conclusiones

Los resultados de esta tesina indican que las semillas de las especies exóticas son preferidas por sobre las de las nativas. Dicha preferencia en la mayoría de las especies se traduce en beneficios para la dispersión y en algunas en inviabilidad por daño y consumo de las semillas. Además, esta preferencia influye sobre la emergencia de las plántulas. Los resultados sugieren que las plantas exóticas cuentan en las hormigas nativas con enemigos naturales, que limitarían en algunos casos su crecimiento poblacional, y constituyen así una forma de resistencia biótica.

Referencias Bibliográficas

Agrawal, A. A. y P. M. Kotanen. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6: 712-715.

Alba-Lynn, C. y S. Henk. 2010. Potential for ants and vertebrate predators to shape seed-dispersal dynamics of the invasive thistles *Cirsium arvense* and *Carduus nutans* in their introduced range (North America). *Plant Ecology* 210:291-301.

Badano, E. I., E. Villarroel, R. O. Bustamante, P. A. Marquet y L. A. Cavieres. 2007. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95:682-688.

Brown, J. H., O. J. Reichman y D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227.

Cano, E., B. Fernández y M. A. Montes. 1980. Inventario integrado de los Recursos Naturales de la provincia de La Pampa. UNLPam, Gobierno de la provincia de La Pampa e INTA. Buenos Aires.

Carpenter, D. y N. Cappuccino. 2005. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology* 93:315-321.

Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59:211-215.

- Chiuffo, M. 2009. Efecto de las picadas y caminos en la invasión de especies herbáceas en la Reserva Provincial Parque Luro. Tesina de Grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, La Pampa, Argentina, 26 pág.
- Cottrell, H. J. 1947. Tetrazolium salt as a seed germination indicator. *Nature* 159: 748.
- Crist, T. O. y J. A. MacMahon. 1992. Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73: 1768-1779.
- Davidson, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:711-724.
- DeWalt, S., J. S. Denslow y K. Ickes. 2004. Natural enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85:471-483.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- Espigares, T. y A. López-Pintor. 2005. Seed predation in a Mediterranean pasture: can ants modify the floristic composition of soil seed banks? *Revista Chilena de Historia Natural* 78:615-622.
- Farji-Brener, A. G. y L. Ghermandi. 2000. The influence of nests of leafcutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11:453-460.
- Farji-Brener, A. G. y L. Ghermandi. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science* 15:823-830.
- Farji-Brener, A. G. y L. Ghermandi. 2008. Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotics plant species in natural protected areas. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1431-1440.

- Farji-Brener, A. G., N. Lezcano y L. Ghermandi. 2010. Ecological engineering by a native leaf-cutting ant increases the performance of exotic plant species. *Oecologia* 63:163-169.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31.
- Hierro, J. L., J. L. Maron y R. M. Callaway. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in introduced and native ranges. *Journal of Ecology* 93:5-15.
- Jensen, J. M. y D. L. Six. 2006. Myrmecochory of the exotic plant, *Centaurea maculosa*: potential mechanism enhancing invasiveness. *Environmental Entomology* 35(2):326-331.
- Keane, R. M y M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164-170.
- Kelrick, M. I., J. A. MacMahon, R. R. Parmenter y D. V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Levine, J. M., P. B. Adler y S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.
- Manly, B. F. J. 1993. Comments on design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiment. *Oecologia* 93: 149-152
- Maron, J. L., y M. Vilà. 2001. Do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 363–373.
- Mitchell, C. E., A. A. Agrawal, J. D. Bever, G. S. Gilbert, R. A. Hufbauer, J. N. Klironomos, J. L. Maron, W. F. Morris, I. M. Parker, A. G. Power, E. W. Seabloom, M. E. Torchin y D. P. Vazquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9:726-740.

- Mittelbach, G. G. y L. K. Gross. 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia (Berlin)* 65:7-13.
- Pearson, D. E., T. Potter, y J. L. Maron. 2012. Biotic resistance: exclusion of native rodent consumers releases populations of a weak invader. *Journal of Ecology* 100:1383-1390.
- Pemberton, R. W y D. W. Irving. 1990. Elaisomes on Weed Seeds and the potential for Myrmecochory in Naturalized Plants. *Weed Science* 38:615-619.
- Pirk, G. I., F. di Pasquo y J. Lopez de Casenave. 2009. Diet of two sympatric *Pheidole* spp. Ants in the central Monte desert: implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56:277-283.
- Pirk, G. I. y J. Lopez de Casenave. 2011. Seed preferences of three harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in the Monte desert: are they reflected in the diet? *Annals of the Entomological Society of America* 104:212–220.
- Prince, J. S., W. G. LeBlanc y S. Maciá. 2004. Design and analysis of multiple choice feeding preference data. *Oecologia* 138:1-4.
- Rand, T. A y S. M. Louda. 2012. Exotic weevil invasion increases floral herbivore community density, function, and impact on a native plant. *Oikos* 121: 85-94.
- Reyes-López, J. L. y J. Fernández-Haeger. 2002. Food storage in the nest and seed selectivity in the harvester ant *Messor barbarus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 39: 123-128.
- Roa, R. 1992. Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89, 509-515.
- Samson, D. A., T. E. Philippi y D. W. Davidson. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* 64: 61-80.

- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404.
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tizón, F. R y E. M. Quirán. 2009. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del distrito fitogeográfico del Caldenal, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68:365-369.
- Vaz Ferreira, A., E. M. Bruna y H. L. Vasconcelos. 2011. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos* 120: 1013-1022.
- Vilches, Y. J y E. M. Quirán. 2013. Estimate biodiversity araneids (Arthropoda: Queliceriformes) and Formicidae (Insecta: Hymenoptera) in cultures of soybean and peanuts from a site of the ecoregion pampeana. *Munis Entomology & Zoology* 8: 317-330.
- Vitousek, P. 1992. Global environmental change: An introduction. *Annual Review of Ecology and Sytematics* 23:1-14.
- Vitousek, P., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmánek y R. Westbrooks. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Wolfe, L. M. 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist* 160:705-711.
- Zar, J. 2003. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education, Inc.

Tabla 1. Especie, familia, forma de vida (FV), ciclo de vida (CV), masa de semilla (g), presencia de eleosoma y origen (E = exótica, N = nativa) de las especies utilizadas en este estudio.

Especie	Familia	FV, CV	Masa (g)	Eleosoma	Origen
<i>Bromus catharticus</i>	Poaceae	Gramínea, anual	0.005553		N
<i>Carduus thoermeri</i>	Asteraceae	Herbácea, anual	0.003672	Si	E
<i>Cenchrus incertus</i>	Poaceae	Gramínea, anual	0.006416		N
<i>Centaurea solstitialis (con papus)</i>	Asteraceae	Herbácea, anual o bianual	0.001982		E
<i>Centaurea solstitialis (sin papus)</i>			0.001404		
<i>Chenopodium album</i>	Chenopodiaceae	Herbácea, anual	0.000499		E
<i>Daucus pusillus</i>	Apiaceae	Herbácea, anual	0.0016		N
<i>Diploaxis tenuifolia</i>	Brassicaceae	Herbácea, perenne	0.000152		E
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Asteraceae	Herbácea, perenne	0.002154		N
<i>Hordeum euclaston</i>	Poaceae	Gramínea, anual	0.003266		N
<i>Hordeum stenostachys</i>	Poaceae	Gramínea, perenne	0.00453		N
<i>Hypochaeris radicata</i>	Asteraceae	Herbácea, perenne	0.000604		E
<i>Rumex crispus</i>	Poligonaceae	Herbácea, perenne	0.001398		E
<i>Salsola kali</i>	Chenopodiaceae	Herbácea, anual	0.001553		E
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	Solanaceae	Herbácea, perenne	0.006538		N
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	Herbácea, perenne	0.000323		E
<i>Thelesperma megapotamicum</i>	Asteraceae	Herbácea, perenne	0.002372		N
<i>Tragopogon dubius</i>	Asteraceae	Herbácea, anual o bianual	0.00902		E
<i>Verbesina encelioides</i>	Asteraceae	Herbácea, anual	0.002928		N

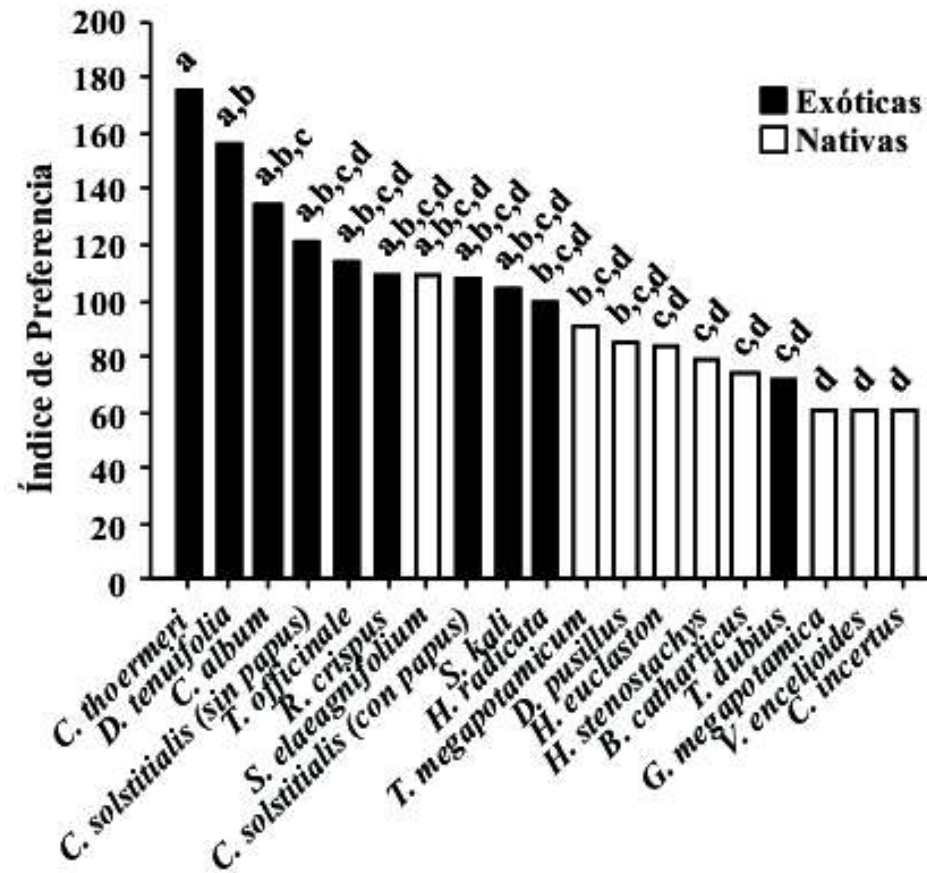


Figura 1. Preferencia de hormigas por semillas de especies herbáceas exóticas y nativas ubicadas en cajas de Petri que permitieron o evitaron el acceso de las hormigas. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas.

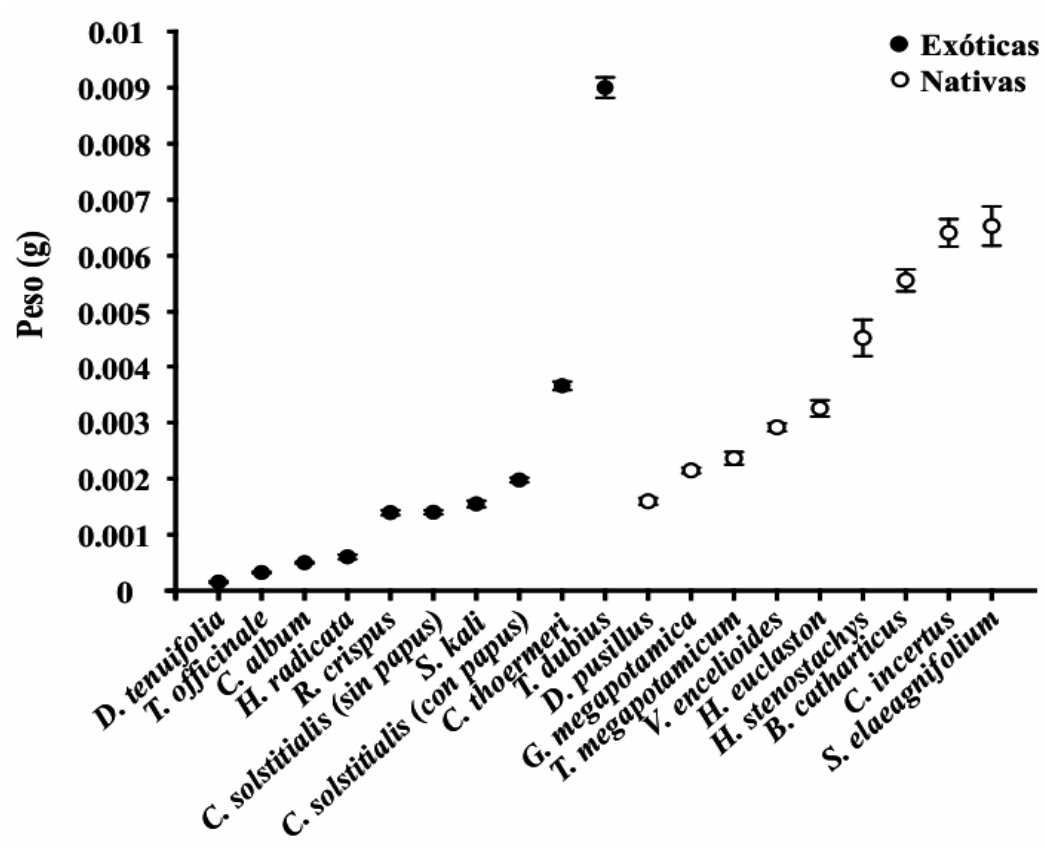


Figura 2. Peso de semillas de herbáceas exóticas y nativas. Los símbolos muestran la media \pm 1 E.S.

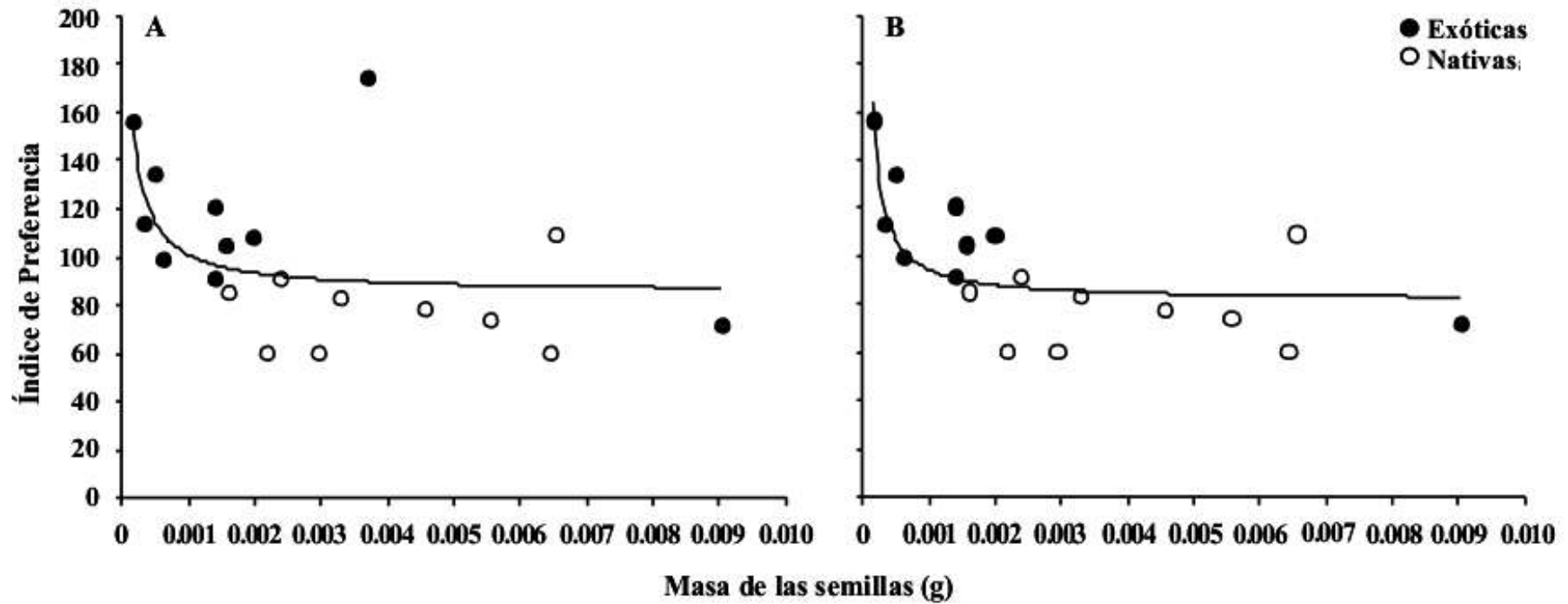


Figura 3. Relación entre el número de semillas removidas de las cajas de Petri y la masa de las semillas de las especies estudiadas. A) Relación incluyendo a todas las especies exóticas y nativas (Número de semillas removidas= $88.0193 + (0.0110/\text{masa de las semillas})$). B) Relación sin la exótica *C. thoermeri* (Número de semillas removidas= $81.7410 + (0.0125/\text{masa de las semillas})$).

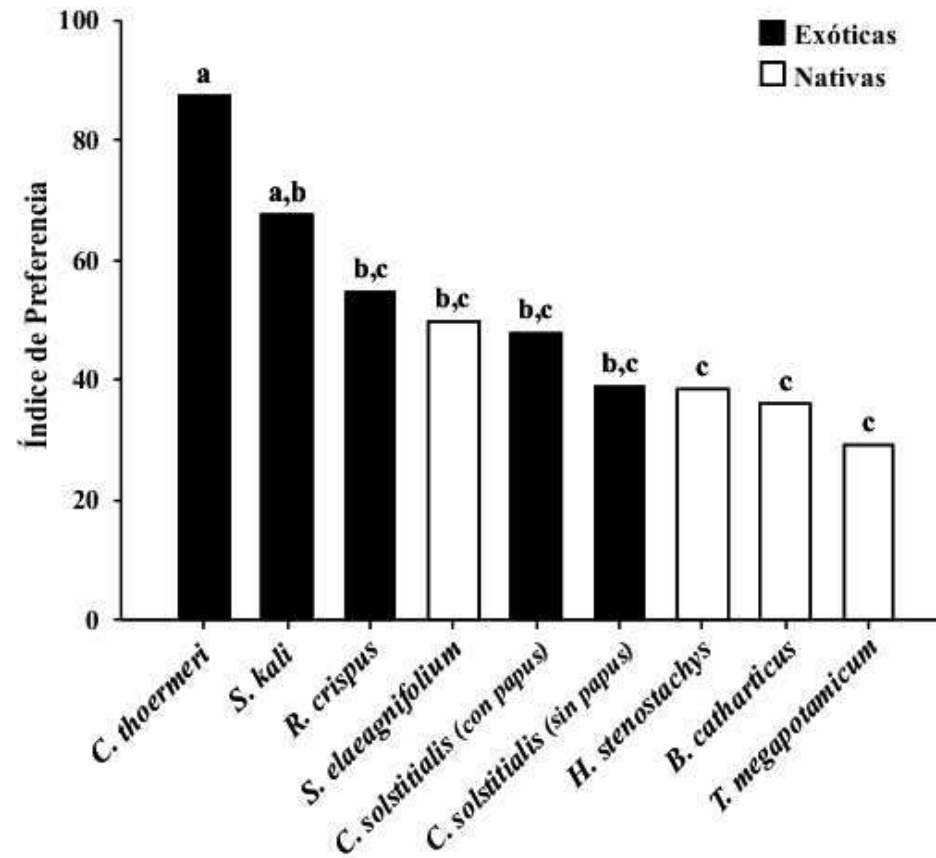


Figura 4. Preferencia de hormigas por semillas de especies exóticas y nativas ubicadas sobre un papel a 15 cm del hormiguero durante 60 minutos. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas.

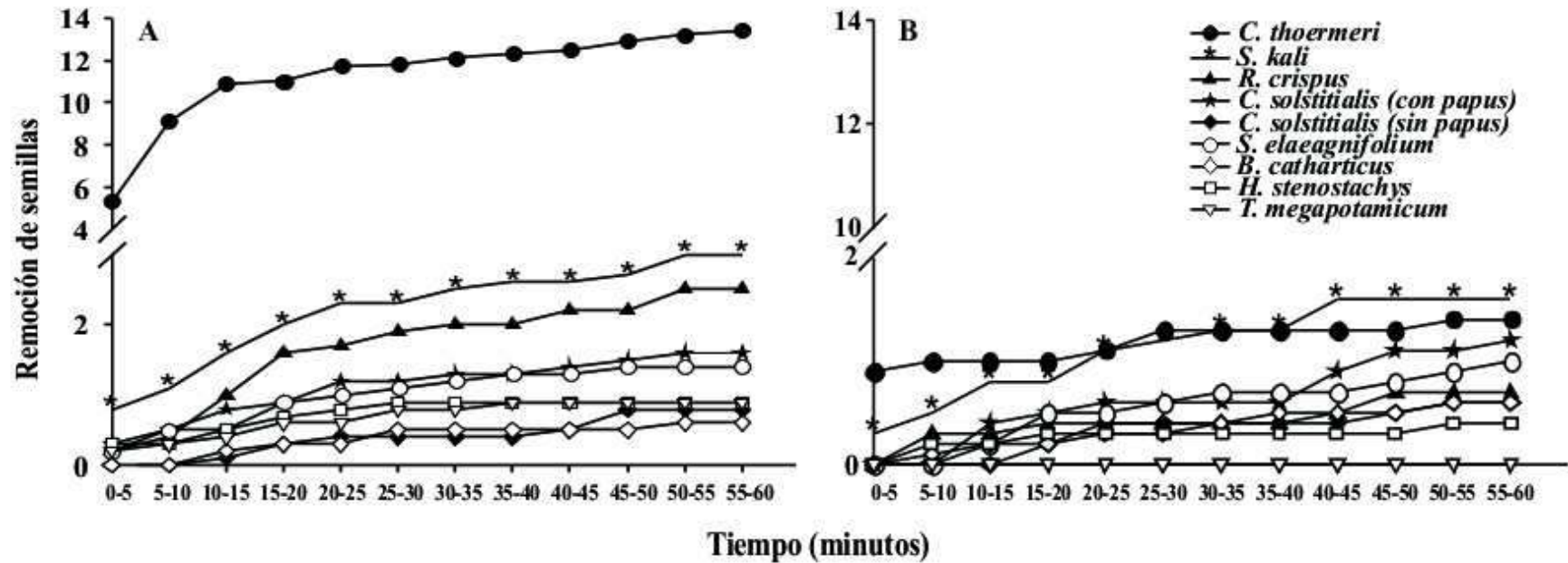


Figura 5. Remoción de semillas hacia adentro (A) o afuera (B) del hormiguero de las cuatro especies exóticas y nativas más preferidas durante 60 minutos de oferta a las hormigas.

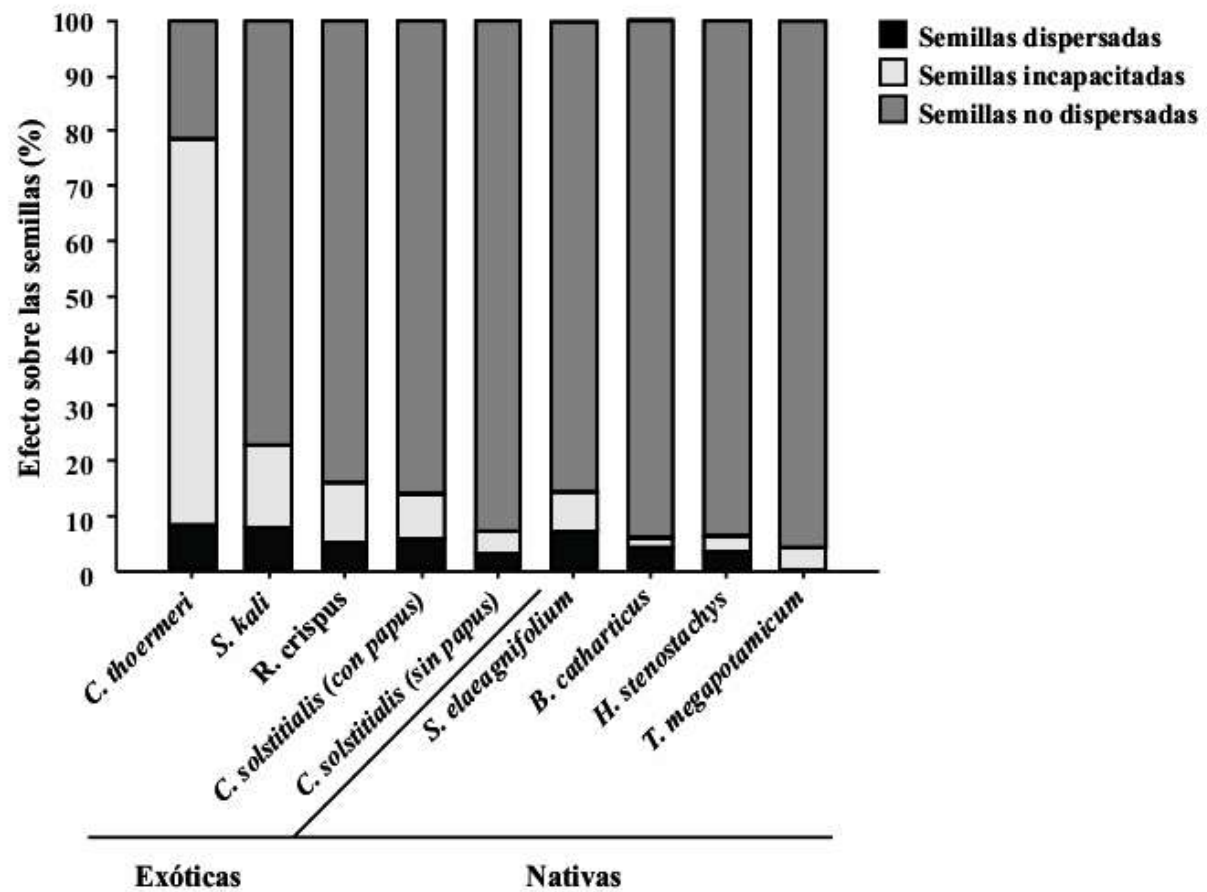


Figura 6. Efecto de hormigas sobre semillas de herbáceas exóticas y nativas.

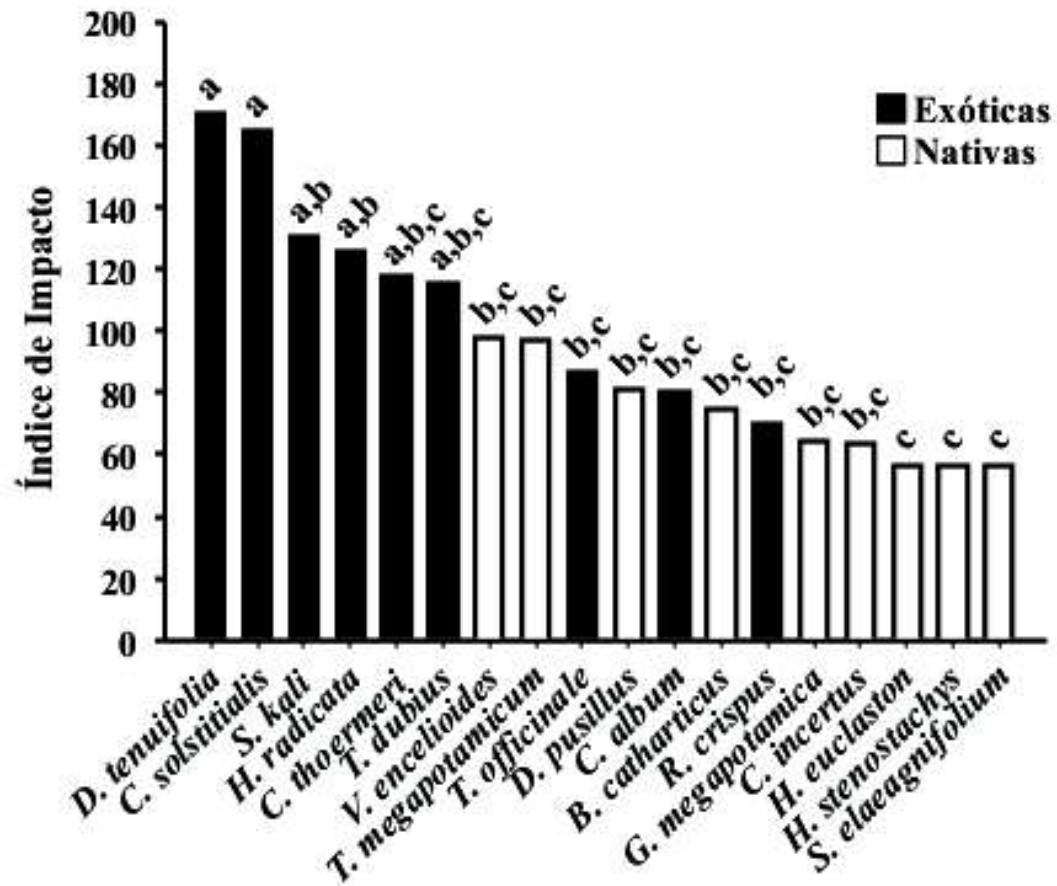


Figura 7. Impacto de las hormigas sobre la emergencia de plántulas de especies herbáceas nativas y exóticas sembradas en macetas que permitieron o evitaron el acceso de las hormigas. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas.

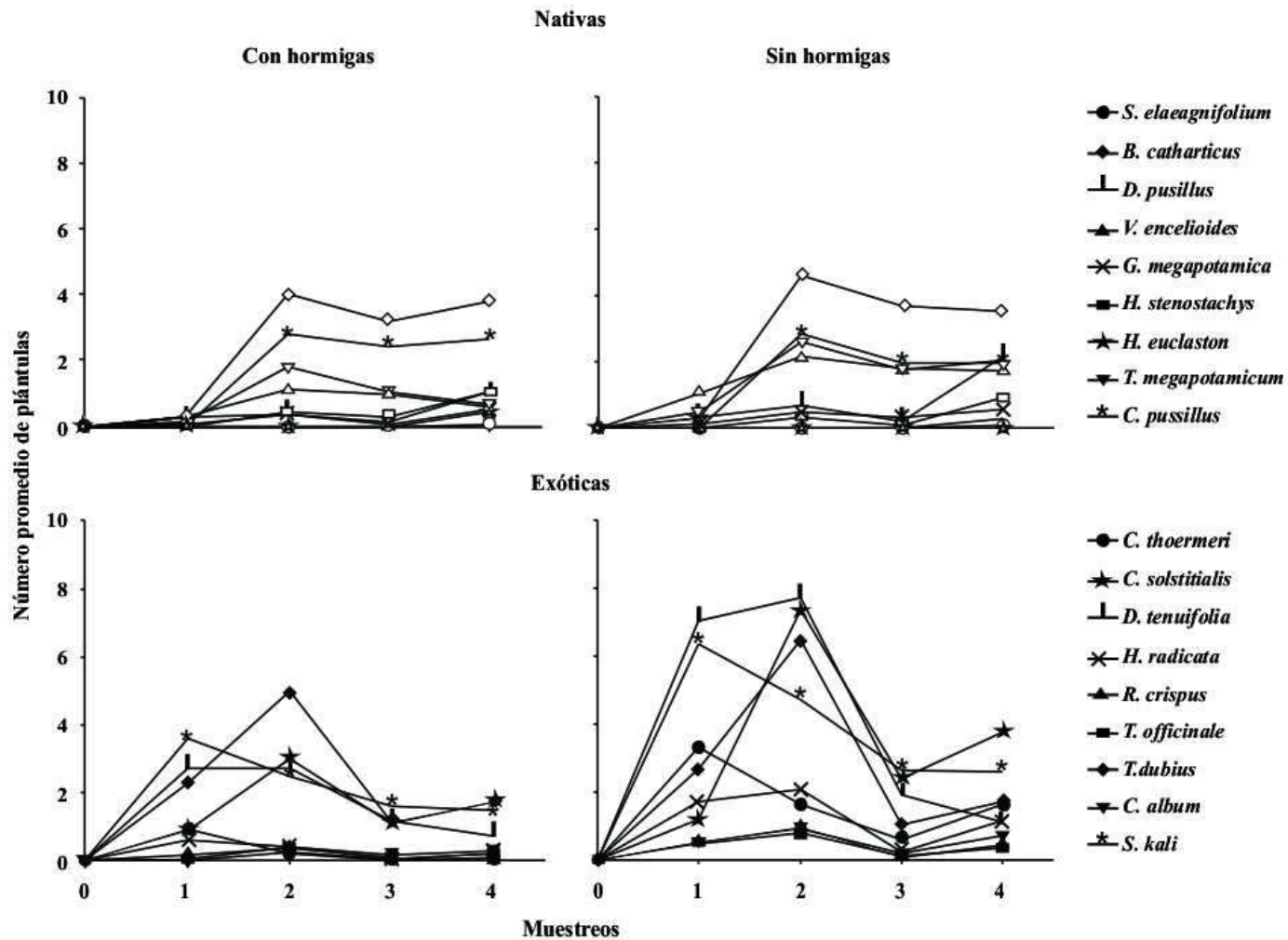


Figura 8. Emergencia de especies exóticas y nativas en presencia y ausencia de las hormigas durante los cuatro períodos de muestreo (1 = 15 días; 2 = 30 días; 3 = 60 días; 4 = 90 días).

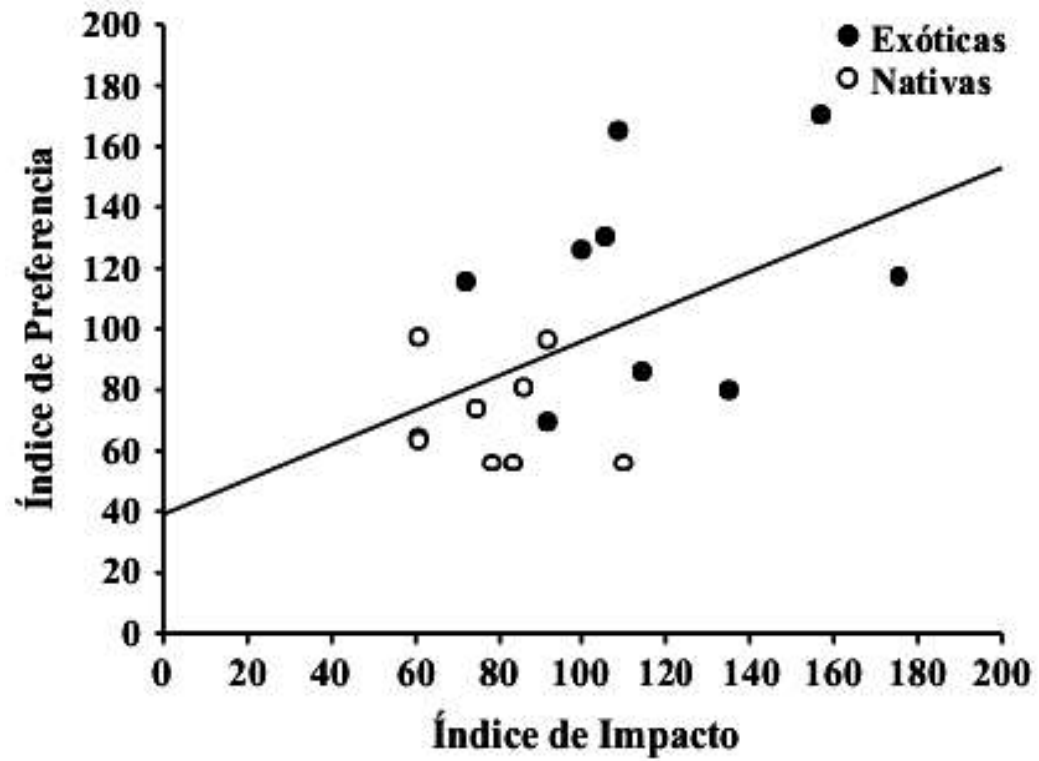


Figura 9. Relación entre el efecto de las hormigas sobre la emergencia de plántulas y la preferencia de estos organismos por las semillas (Número de semillas = $39.766 + 0.565 \cdot \text{número de plántulas}$).

Anexos

Fotografía 1. Experiencia de preferencia por las semillas. Oferta de semillas ubicadas en cajas de Petri con (cápsulas transparentes y en el suelo) y sin (cajas blancas y elevadas) acceso de las hormigas.

Vista frontal



Vista lateral



Fotografía 2. Experiencia de efecto sobre las semillas. Oferta de semillas ubicadas sobre un papel a 15 cm del hormiguero durante 60 minutos.



Fotografía 3. Experiencia de efecto sobre la emergencia de plántulas con (macetas negras) y sin (macetas blancas) acceso de las hormigas.



Fotografía 4. Hormiga removiendo una semilla de *Carduus thoermeri* por la zona en la que se encuentra el eleosoma.

