

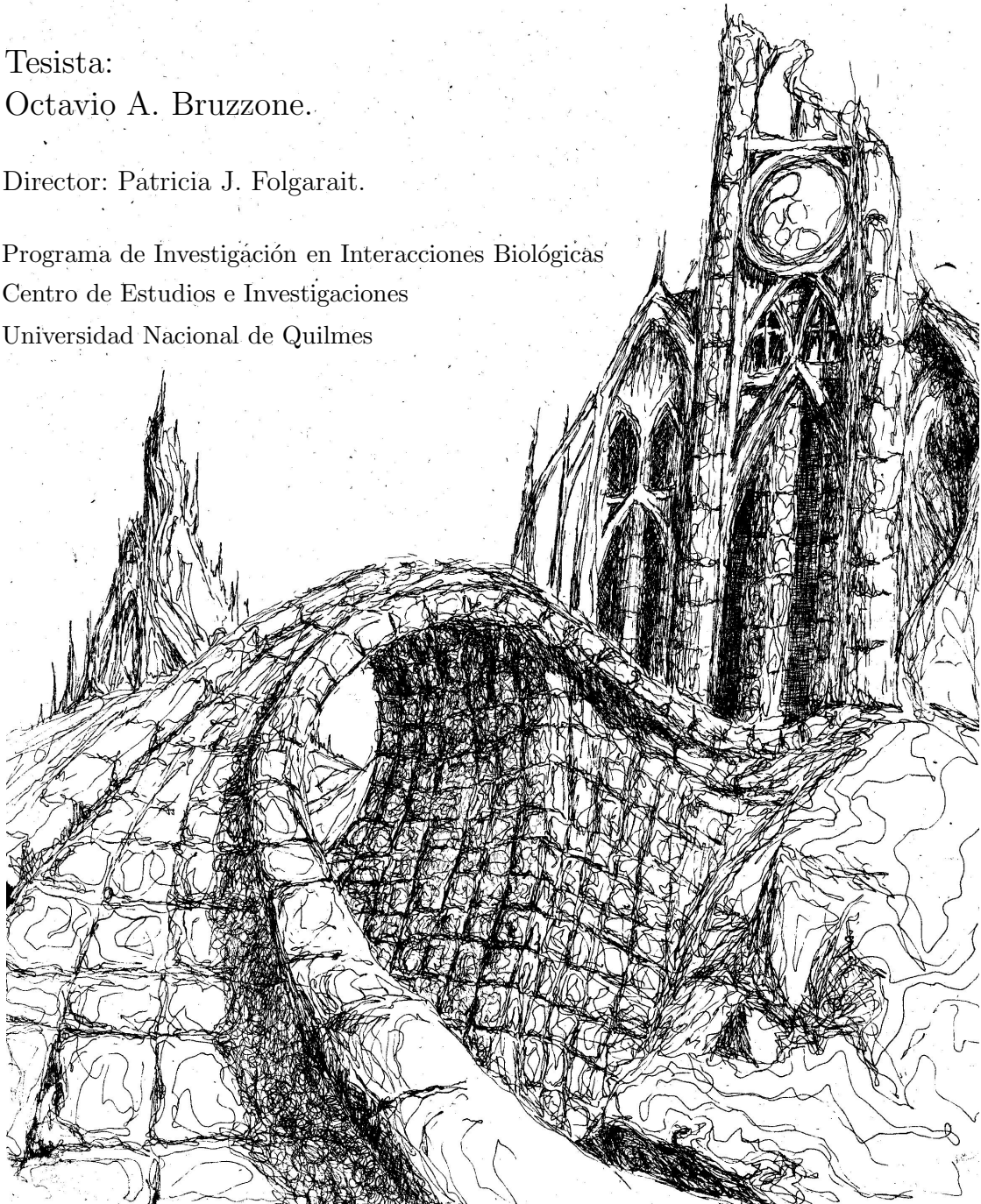
Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Análisis de Patrones de Distribución de los Dípteros  
Parasitoides del Género *Pseudacteon*:  
Una Aproximación a Través de Tres Escalas Diferentes

Tesista:  
Octavio A. Bruzzone.

Director: Patricia J. Folgarait.

Programa de Investigación en Interacciones Biológicas  
Centro de Estudios e Investigaciones  
Universidad Nacional de Quilmes



Tesis presentada para optar al grado de Doctor de la Universidad de Buenos Aires.

19 de marzo de 2004



*Marco Polo describe un puente, piedra por piedra.*

*—¿Pero cual es la piedra que sostiene el puente? —pregunta Kubilai Kan.*

*—El puente no esta sostenido por esta o aquella piedra —responde Marco—, sino por la línea del arco que ellas forman.*

*Kubilai permanece silencioso, reflexionando. Después añade:*

*—¿Por que me hablas de las piedras?. Es sólo el arco lo que me importa.*

*Polo responde:*

*—Sin piedras no hay arco.*

—Ítalo Calvino (1972)



# Índice general

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>3</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>5</b>
<b>Introducción General</b>	<b>6</b>
0.1. Breve Presentación . . . . .	6
0.2. Antecedentes Generales . . . . .	6
0.2.1. Los Fóridos Parasitoides y sus Hospedadores . . . . .	6
0.2.2. Efecto de los Fóridos Parasitoides sobre sus Presas . . . . .	7
0.2.3. Importancia de Estudiar este Sistema . . . . .	7
0.2.4. Temas Pendientes en la Biología de los Fóridos . . . . .	8
0.3. Objetivos . . . . .	9
0.3.1. Objetivos Generales . . . . .	9
0.3.2. Objetivos Específicos . . . . .	9
0.4. Fundamentos de la Metodología . . . . .	10
0.5. Definiciones . . . . .	12
0.5.1. Definiciones: . . . . .	12
<b>1. Biogeografía de los Parasitoides</b>	<b>15</b>
1.1. Resumen . . . . .	15
1.2. Introducción . . . . .	16
1.2.1. Antecedentes . . . . .	16
1.2.2. Objetivos . . . . .	19
1.3. Materiales y Métodos . . . . .	19
1.3.1. Biodiversidad . . . . .	22
1.3.2. Bioclimatología . . . . .	22
1.3.3. Efecto Rapoport . . . . .	23
1.4. Resultados . . . . .	25
1.4.1. Diversidad . . . . .	25

1.4.2. Bioclimatología . . . . .	29
1.4.3. Efecto Rapoport . . . . .	36
1.5. Discusión . . . . .	38
<b>2. Introducción a los Capítulos 3, 4 y 5</b>	<b>43</b>
<b>3. Análisis espacial de la relación Parasitoide/Hormiga</b>	<b>45</b>
3.1. Resumen . . . . .	45
3.2. Introducción . . . . .	46
3.3. Materiales y métodos . . . . .	48
3.3.1. Lugar de trabajo . . . . .	48
3.3.2. Metodología de muestreo . . . . .	48
3.3.3. Análisis estadístico . . . . .	49
3.4. Resultados . . . . .	53
3.4.1. Distribución de las especies . . . . .	53
3.4.2. Análisis univariados . . . . .	53
3.4.3. Resultados de geoestadística . . . . .	57
3.4.4. Análisis multivariados . . . . .	60
3.4.5. Correlaciones . . . . .	61
3.5. Discusión . . . . .	62
3.5.1. Cuestión de Escalas . . . . .	62
3.5.2. Gremios . . . . .	64
<b>4. Análisis espacial de la comunidad de hormigas</b>	<b>66</b>
4.1. Resumen . . . . .	66
4.2. Introducción . . . . .	67
4.3. Materiales y Métodos . . . . .	69
4.3.1. Área de estudio . . . . .	69
4.3.2. Metodología de muestreo . . . . .	69
4.3.3. Análisis Estadístico . . . . .	71
4.4. Resultados . . . . .	73
4.4.1. Análisis Espacial de la Comunidad de Hormigas . . . . .	73
4.4.2. Análisis Espacial del Efecto de los Parasitoides . . . . .	85
4.5. Discusión . . . . .	91
4.5.1. Distribución Espacial y Competencia . . . . .	91
4.5.2. Efecto de los parasitoides . . . . .	93
4.5.3. Conclusiones . . . . .	94

<b>5. Modelado Causal de las Comunidades de Parasitoides y Hormigas</b>	<b>97</b>
5.1. Resumen . . . . .	97
5.2. Introducción . . . . .	98
5.3. Materiales y Métodos . . . . .	100
5.3.1. Área de estudio . . . . .	100
5.3.2. Metodología de muestreo . . . . .	100
5.3.3. Análisis Estadístico . . . . .	101
5.3.4. Modelos . . . . .	105
5.4. Resultados . . . . .	108
5.4.1. Comunidades de Hormigas y Parasitoides en General . . . . .	108
5.4.2. Relación <i>S. richteri</i> - <i>Pseudacteon spp.</i> . . . . .	110
5.5. Discusión . . . . .	112
5.5.1. Conclusiones . . . . .	119
<b>6. Análisis microespacial de la comunidad de parasitoides</b>	<b>120</b>
6.1. Resumen . . . . .	120
6.2. Introducción . . . . .	120
6.3. Objetivos . . . . .	122
6.4. Materiales y Métodos . . . . .	122
6.4.1. Área de estudio . . . . .	122
6.4.2. Métodos de campo . . . . .	122
6.5. Resultados . . . . .	123
6.5.1. Distribución microespacial . . . . .	123
6.5.2. Distribución alrededor del nido . . . . .	123
6.5.3. Marcado y recaptura . . . . .	123
6.6. Discusión . . . . .	126
<b>Discusión General</b>	<b>127</b>
7.1. Estructuración de las comunidades de hospedadores . . . . .	127
7.2. Estructuración de la Comunidad de Parasitoides . . . . .	127
7.2.1. Diversidad y Coexistencia . . . . .	127
7.3. Relación entre escalas . . . . .	129
7.3.1. Dispersión . . . . .	129
7.3.2. Consecuencias Biogeograficas de los Resultados . . . . .	130
7.4. Implicancias para el Control Biológico . . . . .	131
7.5. Conclusión . . . . .	131

# Índice de figuras

1.	Representación gráfica de los conceptos de escala . . . . .	12
1.1.	Área de Estudio . . . . .	21
1.2.	Comparación entre estimadores de riqueza total . . . . .	26
1.3.	Curvas de rarefacción por provincia fitogeográfica . . . . .	27
1.4.	Curvas de rarefacción y sus estimadores de riqueza asociados . . . . .	28
1.5.	Mapas de ordenación de los primeros ejes del PCA . . . . .	31
1.6.	Gráficos de los tres primeros ejes del CCA . . . . .	33
1.7.	Mapas de comunidades de parasitoides . . . . .	35
1.8.	Áreas de distribución de los parasitoides en función de su punto medio de distribución latitudinal . . . . .	37
1.9.	Comparación entre el área de distribución y la posición en los gradientes . . . . .	40
2.1.	Comunidades vegetales de la RECS . . . . .	44
3.1.	Mapas de distribución de todos los cuadrantes y de <i>S. richteri</i> . . . . .	54
3.2.	Distribución de las especies de parasitoides en la RECS . . . . .	55
3.3.	Mapas de “Red-Blue” plots para <i>S. richteri</i> . . . . .	58
3.4.	Mapas de “Red-Blue” plots de los parasitoides . . . . .	59
3.5.	Gráfico de los dos primeros ejes del PCoA . . . . .	62
4.1.	Distribución de las especies de hormigas mas abundantes . . . . .	78
4.2.	Distribución de las especies de hormigas menos abundantes . . . . .	79
4.3.	Mapas de “red-blue plots” de las hormigas mas abundantes . . . . .	80
4.4.	Mapas de “red-blue plots” del resto de las hormigas . . . . .	81
4.5.	Gráfico de los dos primeros ejes del PCoA . . . . .	82
4.6.	Gráfico de los dos primeros ejes del PCoA . . . . .	83
4.7.	Gráfico de los dos primeros ejes del PCoA . . . . .	84
4.8.	Distribución de los parasitoides . . . . .	88
4.9.	Mapas de “red-blue plots” de los parasitoides . . . . .	89
4.10.	Mapas de asociación entre la abundancia de parasitoides y el número de cebos compartidos . . . . .	90

---

4.11. Mapa de distribución de las especies de hormigas en relación con los caminos . . . . .	92
4.12. Esquema Jerárquico de una Comunidad de Hormigas . . . . .	95
5.1. Modelo Causal Propuesto para las Comunidades de Hormigas y Parasitoides en General . . . . .	106
5.2. Modelo Causal Propuesto para las Relaciones Hormiga–Parasitoide . . . . .	107
5.3. Modelo Causal de las Comunidades de Hormigas y Parasitoides en General Obtenido . . . . .	112
5.4. Modelo Causal de las Comunidades de la Relación <i>S. richteri</i> - <i>Pseudacteon spp.</i> Obtenido . . . . .	113
5.5. Relación entre la abundancia de <i>Pseudacteon spp.</i> y las variables de tiempo . . . . .	116
5.6. Relación entre la abundancia de <i>Pseudacteon convexicauda</i> , <i>Apocephalus spp.</i> y el porcentaje de suelo anegado . . . . .	117
5.7. Relación entre la abundancia de <i>S. richteri</i> , y las variables de tiempo . . . . .	118
6.1. Cuadrantes en los cuales se pasó el aspirador . . . . .	124
7.1. Diagrama final integrando las escalas . . . . .	133

# Índice de tablas

1.1. Grupos de especies de parasitoides . . . . .	30
1.2. Determinación de comunidades de parasitoides en base a los valores de los ejes de ordenación del CCA . . . . .	34
1.3. Correlación entre puntos medios y rangos . . . . .	36
1.4. Correlación entre métodos de estimación de áreas y rangos . . . . .	36
1.5. Valores de áreas y rangos latitudinales . . . . .	38
3.1. Parámetros del la escala espacial de este capítulo . . . . .	49
3.2. Estadística descriptiva de <i>S. richteri</i> y sus los parasitoides en la RECS . . . . .	53
3.3. Índices de dispersión entre par las especies estudiadas . . . . .	56
3.4. Resultados del modelado de los variogramas indicadores . . . . .	57
3.5. Resultados de los “red-blue plots” . . . . .	60
3.6. Valores de las variables en los tres primeros ejes del PCoA . . . . .	61
3.7. Correlación entre indicadores de estrategias de búsqueda de presas y de agregación . . . . .	61
4.1. Parámetros del la escala espacial de este capítulo . . . . .	71
4.2. Abundancia de las hormigas y sus parasitoides . . . . .	73
4.3. Orden de llegada y retención del cebo . . . . .	74
4.4. Tabla de asociación entre especies de hormigas . . . . .	77
4.5. Tabla de asociación entre parasitoides y sus hormigas hospedadoras . . . . .	85
4.6. Proporción de cebos compartidos en presencia y ausencia de parasitoides . . . . .	86
4.7. Asociación entre la abundancia de las hormigas y su orden de llegada al cebo . . . . .	87
4.8. Asociación entre la abundancia de parasitoides y el numero de cebos compartidos . . . . .	87
5.1. Estadísticos de Mantel esperados y observados en el modelo general de la comunidad de hormigas y Fóridos . . . . .	109
5.2. Estadísticos de Mantel esperados y observados en el modelo de <i>Solenopsis richteri</i> - <i>Pseudacteon spp.</i> . . . . .	111
6.1. Distribución de las placas adhesivas y de los parasitoides capturados sobre éstas . . . . .	125



---

6.2. Animales marcados y recapturados por especie . . . . . 125

# Resumen

Las hormigas del género *Solenopsis*, son atacadas por un grupo de especies de parasitoides del género *Pseudacteon* (Díptera: Phoridae). Debido a que estas hormigas son importantes plagas en zonas donde fueron introducidas accidentalmente (La costa de California, el Centro-Sudeste de los Estados Unidos, el Caribe, y Australia), estos parasitoides han sido propuestos como agentes de control biológico de estas especies de hormigas.

Con el objetivo de explorar la relación entre estos parasitoides y sus hospedadores, mediante un análisis de detalle creciente a través de varias escalas de estudios diferentes, biogeográfica, de paisaje, y microespacial, se hicieron los siguientes estudios:

En la primer escala se estudiaron los principales patrones de distribución de los parasitoides en su área de distribución nativa (Argentina y Brasil). El estudio se realizó por medio de tres enfoques diferentes, de Biodiversidad, por medio del cual se analizó el nivel de conocimiento total de especies de la región, así como sus patrones de riqueza a través de las provincias fitogeográficas; Bioclimático, en el cual se analizaron las diferentes causas climatológicas y ambientales de su distribución, y Macroecológico, donde se pusieron a prueba reglas macroecológicas.

En la segunda escala (de paisaje), se realizaron a su vez tres tipos de análisis: uno espacial de las poblaciones de Fóridos de la Reserva Ecológica Costanera Sur, relacionando los patrones de distribución de las especies de Fóridos con sus estrategias de búsqueda de presas; otro espacial de la comunidad de hormigas del lugar de estudio, donde se estudió la estructura de la comunidad, y el efecto de los parasitoides en su conformación, y en las relaciones de competencia entre las especies; finalmente se hizo un tercer análisis, en el cual, por medio de un modelado causal, se trató de establecer la importancia de cada uno de los factores bióticos y abióticos en la estructuración de las comunidades de hormigas y Fóridos.

En la tercer escala finalmente se trató de establecer la relación entre los parasitoides y sus hospedadores a una escala más pequeña, analizando la distribución de los Fóridos en torno a los nidos de *S. richteri*, y de cuantificar su capacidad de dispersión.

Los resultados mostraron que a una escala biogeográfica, el conocimiento de la diversidad de parasitoides es bastante completo a nivel general, pero fragmentario a nivel local. Los análisis bioclimáticos, a su vez señalan que la distribución de las especies puede explicarse por medio de variables de clima. Finalmente se comprobó para este grupo de especies el cumplimiento de la regla de Rapoport en el sentido latitudinal, que probablemente se corresponda con gradientes de clima, especialmente con una estacionalidad térmica.

A una escala de paisaje, en cambio no se encontraron evidencias para demostrar que la estrategia de búsqueda de presas puede determinar la estructura espacial de las poblaciones de Fóridos, en cambio, los resultados parecen señalar a este tipo de conducta como una forma de partición del nicho entre especies de un mismo gremio, a una escala espacial menor. Los Fóridos no parecen ser agentes organizadores de la comunidad de hormigas, y su efecto en la competencia varía mucho entre el tipo de parasitoide, y el tipo de hormiga que interactúen.

Finalmente, el modelado causal mostró que las hormigas son afectadas por un número mayor de factores que sus parasitoides, los cuales dependen fundamentalmente de la disponibilidad de presas, y de factores (como el clima), relacionados con su supervivencia como adultos.

En la escala microespacial, todos los análisis sugieren una fuerte agregación de los Fóridos en el entorno de los nidos, y una escasa movilidad de los individuos de estas especies.

En un nivel general, puede concluirse que en las escalas espaciales mayores (Biogeográfica, y de Paisaje), las comunidades de Fóridos parasitoides de *Solenopsis*, están organizadas por factores relacionados fundamentalmente con la disponibilidad de presas, y con factores determinantes de la supervivencia de los adultos, como el clima. Mientras tanto que en las escalas espaciales menores (Microespacial), las comunidades están estructuradas por competencia, y exhiben una partición del nicho, espacial (por distintas estrategias de búsqueda de presas), y temporal (distinta fenología). Asimismo, en el área de estudio, y a una escala de paisaje, los Fóridos, no son suficientes para controlar a sus hospedadores, ni tampoco estarían actuando como un agente organizador de la comunidad de hormigas.

# Abstract

The *Solenopsis* Fire Ants are known to be attacked by a group of parasitoid species of the genus *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae). Because of these ants are important plagues in the places where they were accidentally introduced (The California coast, center-southwest of the United States, the Caribbean Islands, and Australia), these parasitoids were proposed to be used as a Biological Control of the Fire Ants.

With the main objective of exploring the relationship between these parasitoids, and their hosts, through an analysis of increasing detail, across three spatial scales: Biogeographical, Landscape, and Microspatial, were performed.

At the first scale, the principal distribution patterns of the phorid parasitoids in their native area (Argentina and Brazil) were studied. The study was performed by means of three different approaches: Biodiversity, where the total knowledge of species from the study area as well as its patterns of richness across phytogeographical provinces, were analyzed. Bioclimatic, where the different climatic, and environmental causes of their were analyzed, and Macroecological, where macroecological rules were tested.

At the second scale (landscape), three different kinds of analyses were carried out. A spatial study of the Reserva Ecologica Costanera Sur (Buenos Aires) phorid populations, relating the distribution patterns of the phorid species, with their foraging strategies. Another spatial study of the ant community, where the community structure, and the effect of the parasitoids on its organization and on the competition between ant species was studied. Finally, a causal modeling analysis was performed, where it was attempted to establish the importance of the different biotic and abiotic factors in the ant and phorid community structuring.

At the third scale (Microspatial), the relationship between the parasitoids and their hosts, was investigated at the smaller scale, analyzing the spatial distribution of the phorids around the ant nest neighborhood, and quantifying their dispersal abilities.

Results have shown that at the Biogeographical scale, the general knowledge of phorid richness is almost complete, but at the local level, it remains fragmentary. The Bioclimatic analysis, revealed that species distribution can be explained by means of climatic variables. Finally, the latitudinal Rapoport rule was supported in this species group, and probably it reflects a climatic gradient, especially a thermal seasonality.

At the landscape scale, the results failed to support the hypothesis that the foraging strategy can determine the spatial structure of the phorid populations, however, this behavioral pattern can be proposed as a niche partition mechanism among species members of the same guild, at a smaller spatial scale. Also, the phorids effect over their host is not enough to support the hypothesis that they are structuring the ant community, and depended upon the phorid genus, and the ant host. The causal modeling, shown that the ants were affected by a higher number of environmental factors than their parasitoids, the latter depended on prey availability and factors (such as climate), related with their adult survival.

Finally, at the Microspatial scale, all the analyses suggested a strong aggregation of the phorids over ant nests, and a very limited mobility of these species.

Is possible to conclude, that in the higher spatial scales, the phorid communities, parasitoids of *Solenopsis* fire ants, are organized by environmental factors, related with hosts availability, and the adult survival. In the smaller spatial scales, however, the phorid communities are organized by competence, and shows a spatial (different foraging strategy) and temporal (different phenology) partition of the niche. In the study area, the phorids, are not enough to organize the ant community.

# Agradecimientos

Quisiera agradecer a todos los que me apoyaron y ayudaron en la realización de esta tesis. Tal vez me olvide de alguien, solo espero que no me odie por ello.

Agradezco especialmente a Luis Wall

y a mis compañeros de trabajo

Norma Gorosito

Mónica Chirino

Adriana Fernández Souto

Mordi

Néstor Centeno

Romina Martínez Ruíz Díaz

Carolina París

Guillermo Zaccardi

y Marina Gonzalez Polo

Por su apoyo en los momentos difíciles.

También quisiera agradecer a

Claudio Lazzari, mi consejero.

Al personal de la Reserva Ecológica Costanera Sur

y a otros compañeros de ruta:

Pupi

Alejandro Sosa

Alejandro Ferrari

Danay

Luciana Elizalde

Gloria Albioni

Mariano Fernández Miyakawa

Luciano Gabbarini

A Richard Patrock por sus comentarios sobre la tesis, y a Lawrence Gilbert.

A mis padres, Ismael y Maria del Carmen

y a mis Hermanos, Paola, Macarena, y Ramiro

A Marina, de nuevo, porque con una sola vez no alcanza.

# Introducción General

## 0.1. Breve Presentación

Esta tesis de doctorado incluye un conjunto de análisis realizados a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la ecología de las comunidades de un grupo de dípteros parasitoides de la familia Phoridae (Fóridos), especializados en atacar las hormigas del género *Solenopsis* del grupo *saevissima*.

Este estudio se llevó a cabo con el objetivo de investigar los factores ambientales que se supone que podrían llegar a regular las poblaciones y comunidades de estos parasitoides.

Aún cuando sus hormigas-presa son importantes plagas desde un punto de vista económico, el objetivo de este trabajo no es sólo proporcionar herramientas para mejorar la calidad del control biológico de una plaga, sino proporcionar un conocimiento más general sobre un sistema poco conocido como es el de la interacción entre los insectos sociales y sus parasitoides.

## 0.2. Antecedentes Generales

### 0.2.1. Los Fóridos Parasitoides y sus Hospedadores

Los Dípteros parasitoides de hormigas de la familia Phoridae, son conocidos desde la primera década del siglo XX (Borgmeier, 1968; Disney, 1994). Las especies actualmente conocidas de estos parasitoides han sido descritas a lo largo de todo el siglo pasado (Borgmeier, 1968, 1971; Brown, 1995, 1997, 2000; Brown y Feener Jr., 1998; Disney, 1994). Asimismo, se ha registrado un gran número de especies de hormigas que son atacadas por estos dípteros (Disney, 1994; Feener y Brown, 1997; Feener, 2000).

Pese a esto, no fue sino hasta el descubrimiento por Feener (1981) de que estos Fóridos podrían estar afectando el resultado de la competencia entre especies de hormigas, que comenzaron a cobrar particular atención a estos parasitoides. A partir de ese momento, comenzó a estudiar en forma intensiva su biología, y especialmente su interacción con sus hospedadores.

Desde entonces, los parasitoides de esta familia cobraron una gran importancia debido a su potencialidad como posibles controladores biológicos de varias especies de hormigas plagas (ver sección 0.2.2). Fue así como comenzó a investigarse a los parasitoides de hormigas, como *Linepithema humille* u “*Hormiga Argentina*” (Orr et al., 2001, 2003), algunas especies de Hormigas cortadoras (Feener y Moss, 1990; Feener y Brown, 1993, 1997), y especialmente las especies del género *Solenopsis*, *S. richteri* y *S. invicta*, conocidas como “*Fire Ants*” u “*Hormigas Coloradas*”.

Estas últimas especies son originarias de la cuenca del Río de la Plata en Sudamérica y fueron introducidas accidentalmente en varios países, donde, como la mayoría de las especies

invasoras de insectos sociales, se han convertido en plagas exóticas muy difíciles de controlar (Moller, 1996). Su actual área de distribución incluye el sector centro-sur de la cuenca del río Mississipi, en Estados Unidos, para *S. Richteri* (Drees et al., 2000), y para *S. invicta*, todo el sector centro-sudeste, y parte de la costa de California de ese país (Feener y Brown, 1992; Drees et al., 2000), las islas del Mar Caribe (Davis et al., 2001), y el estado de Queensland, en Australia (Queensland Government, 2003; Moloney y Vanderwoude, 2002; Natrass y Vanderwoude, 2001).

### 0.2.2. Efecto de los Fóridos Parasitoides sobre sus Presas

De acuerdo a la definición más aceptada de lo que es un parasitoide (Eggleton y Gaston, 1990), estos Fóridos matan a las hormigas que infectan (Porter et al., 1995). Pero a diferencia de los más comúnmente estudiados, especialmente los del orden Hymenoptera, cuya dinámica de relación con sus presas es de un tipo más cercano al de la clásica relación depredador-presa (Begon et al., 1995), la importancia como controladores biológicos de hormigas de los Dípteros de esta familia, no radica en su capacidad para provocar una mortandad directa en la población de sus hospedadores. En cambio, su efecto principal es disminuir la capacidad para obtener el alimento de sus presas, y alterar el balance competitivo entre diferentes especies de hormigas.

En repetidos trabajos, se ha observado que ante la presencia de estos parasitoides, muchas especies de hormigas abandonan las fuentes de alimento en manos de sus competidoras (Feener, 1981, 2000; Morrison et al., 2000; Orr et al., 1995, 2003). En otros, se ha registrado una disminución en la actividad de alimentación de sus presas en la superficie (Feener y Brown, 1992; Folgarait y Gilbert, 1999; LeBrun y Feener, 2002). Esto produce un debilitamiento general de la colonia, y puede disminuir la capacidad de las hormigas de desplazar a sus competidores, tanto por interferencia, como por explotación, e incluso facilitar el hecho de ser desplazada por las demás especies de hormigas. Lo último es especialmente importante, en caso de tratarse de una hormiga plaga, ya que como es sabido, éstas tienden a desplazar por competencia a las hormigas nativas (Porter y Savignano, 1990; Moller, 1996).

### 0.2.3. Importancia de Estudiar este Sistema

Por lo descrito anteriormente se desprende que el entendimiento de la ecología de estos parasitoides, y la relación con sus presas, reviste no sólo una importancia desde el punto de vista del control biológico en sí, sino como una nueva dinámica de depredación.

En esta dinámica se mezclarían características típicas de los parasitoides clásicos, a nivel de efecto sobre los individuos, donde el individuo infectado muere como parte del ciclo de vida de su parasitoide (Eggleton y Gaston, 1990; Begon et al., 1995), con otras más parecidas a las de parásitos causantes de enfermedades crónicas (si se considera a la colonia de hormigas en



un todo como un organismo), en las cuales los individuos infectados no mueren, sino que se ven debilitados por efecto de sus parásitos (Begon et al., 1995).

#### 0.2.4. Temas Pendientes en la Biología de los Fóridos

Pese a la gran importancia económica de los Fóridos parasitoides, hay muchos huecos en el conocimiento de su biología. Especialmente falta información de su historia natural, y respecto de los siguientes puntos:

- No existe una compilación de la distribución geográfica actual, ni una relación entre la distribución de las especies de parasitoides con la de las distintas especies de hospedadores conocidos y/o potenciales.
- No se sabe como a través de las diferentes escalas espaciales, se establece la relación entre las hormigas hospedadoras y sus parasitoides.
- Aún cuando en muchos casos el efecto comportamental del parasitoide sobre su hospedador ha sido estudiado repetidamente (Feener y Brown, 1992; Folgarait y Gilbert, 1999), y se conoce el nivel de mortandad producido por éstos en las colonias de hormigas (Porter et al., 1995; Morrison et al., 1997), no se tienen datos sólidos sobre el efecto que éstos causarían en la estructuración de las comunidades de hormigas a una escala de paisaje, o en grandes extensiones de terreno.
- No se tiene certeza alguna acerca del grado de dependencia de estos Fóridos respecto de sus hospedadores, en especial en lo referente a su período de vida libre cuando son adultos.
- Poco se conoce su relación con factores ambientales diferentes de la disponibilidad de presas, como por ejemplo, su grado dependencia de factores de clima Folgarait et al. (2003), o de fuentes de alimento de sus adultos, como el néctar.
- Pese a que es conocido el hecho de que diferentes especies de parasitoides tienen diferentes estrategias de búsqueda de presas Orr et al. (1997), no se conoce cuáles son los patrones que los distintos comportamientos de los Fóridos pueden causar en la estructuración de sus comunidades, y como pueden afectar la relación con sus presas.
- Tampoco hay buenos datos sobre la capacidad de dispersión de estos Fóridos, que permitan tener una idea de la velocidad de propagación de sus poblaciones.

## 0.3. Objetivos

### 0.3.1. Objetivos Generales

Fue entonces el objetivo de esta tesis explorar los patrones producidos en la distribución de las especies de los Fóridos del género *Pseudacteon*, y sus hospedadores específicos, las hormigas del género *Solenopsis* del grupo *saevissima*, mediante un análisis de detalle creciente a través de varias escalas de estudios diferentes.

Luego, mediante diferentes tipos de análisis, se intentó inferir los procesos subyacentes a esos patrones para estimar la importancia relativa de los distintos factores responsables de esos procesos en la biología de las especies estudiadas.

### 0.3.2. Objetivos Específicos

- En primer lugar, a escala continental, se tuvo como objetivo estudiar los patrones bio-geográficos, procurando de esta forma entender cómo es la relación entre las distintas especies y las variables ambientales, a esta escala de análisis. De esta forma se intentó poner a prueba reglas macroecológicas para un grupo de especies parasitoides que tienen en común los mismos hospedadores, u hospedadores muy parecidos entre sí, a lo largo de gradientes ambientales muy amplios. Otro objetivo de esta sección fue ofrecer una propuesta, fundamentada desde la macroecología, de las mejores especies candidatas para usar en el control biológico de las hormigas plagas.
- En un segundo lugar, mediante una serie de estudios a escala de paisaje, se estudiaron los patrones espaciales de distribución tanto de las especies de Fóridos parasitoides como las de sus hormigas-hospedadoras, junto con las de las otras especies de hormigas competidoras, así como la de los Fóridos parasitoides específicos de éstas últimas.

Los objetivos de esta sección fueron los siguientes:

- Analizar los patrones espacio-temporales de la comunidad de Fóridos, y sus posibles causas, tanto comportamentales como ambientales.
- Estudiar luego las interacciones entre las distintas especies de la comunidad de hormigas del área estudiada, y el efecto de los Fóridos sobre esta comunidad en su conjunto, de forma de saber si allí, estos parasitoides estarían actuando como un factor estructurador de la comunidad de sus presas.
- Finalmente, modelar la relación entre los distintos factores tanto bióticos como abióticos que estructurarían las distintas comunidades de Fóridos y hormigas de manera de comprender cuales serían los factores que realmente estarían estructurando estas comunidades, y discriminarlos de los que sólo tendrían un efecto espúreo.

- Por último, estudiar la relación entre los parasitoides y sus hospedadores en una escala microespacial, hacer un análisis de distribución de los Fóridos en torno a los distintos hábitats de su hospedador. Por último, mediante el uso del marcado y recaptura se trató de analizar la capacidad de dispersión de los parasitoides.

## 0.4. Fundamentos de la Metodología

Los datos de distribución de las especies son muchas veces utilizados para estimar el nicho a partir de la medición de variables ambientales en las localidades donde fueron registrados las especies de interés (Peterson, 2001a,b).

Sin embargo la relación entre la distribución y el nicho rara vez es tan directa como se supone en esos modelos. La relación entre la distribución y el nicho, puede estar obscurecida por dinámicas del tipo de metapoblaciones, fuente–sumidero, y una capacidad de dispersión limitada (Pulliam, 2000; Clobert et al., 2001; Thomas y Kunin, 1999).

La presencia de barreras geográficas, puede provocar que una especie no esté presente en todos los sitios en los que pueda llegar a habitar (Rapoport, 1982; Pulliam, 2000). Otros factores a tomar en cuenta pueden ser también un “*efecto rescate*” provocado por poblaciones grandes en lugares cercanos que pueden sostener por migración a poblaciones en lugares desfavorables (Stevens, 1989; Thomas y Kunin, 1999; Pulliam, 2000). Entonces, muchos lugares favorables pueden encontrarse desocupados, así como otros desfavorables ocupados, debido simplemente a factores estocásticos en la dinámica de colonización, y a una aleatoriedad en la dinámica poblacional (Pulliam, 2000; Thomas y Kunin, 1999).

La presencia de especies competidoras puede también disminuir el tamaño del nicho original o “*nicho fundamental*”, a un nicho más pequeño o “*nicho efectivo*” (Hutchinson, 1957; Begon et al., 1995; Pulliam, 2000). En el caso de un estudio de comunidades, no sólo es importante definir las variables determinantes de la distribución de las especies, sino que siguiendo el “*Postulado de Gause*” (Hutchinson, 1957; Kingsland, 1995), o “*Principio de exclusión competitiva*” (Begon et al., 1995), según el cual dos especies con el mismo nicho no pueden coexistir, es también un objetivo central estudiar las variables a través de las cuales se produce la partición del nicho.

En este trabajo el estudio de la comunidad se restringe a un pequeño grupo de especies que explotan el mismo recurso, es decir que se trabaja dentro de un gremio (Begon et al., 1995). Además, estas especies al pertenecer al mismo género o familia, están estrechamente relacionadas desde un punto de vista filogenético. Entonces, se supone que las especies deberían compartir la mayor parte de los requerimientos ambientales, y competir fuertemente por el recurso, por lo que deberían producirse particionamientos en un menor número de ejes de recursos que en el caso de especies no emparentadas o de gremios diferentes.

Las técnicas estadísticas tradicionales no suelen ser adecuadas para sistemas complejos, con un gran número de variables (Legendre y Legendre, 1998). Las causas de ello son su incapacidad de discriminar el efecto de múltiples variables que rara vez son independientes

entre sí (Legendre y Legendre, 1998; Urban, 2003). A su vez los supuestos de distribución en los que se encuentran basados estos análisis son continuamente violados dado que las distribuciones de los datos rara vez se ajustan a las distribuciones teóricas que son el eje de sus pruebas de hipótesis (Urban, 2003). Finalmente, las variables suelen estar estructuradas espacial y temporalmente, lo que provoca una autocorrelación de los datos en sitios cercanos entre sí en tiempo y espacio (Legendre y Legendre, 1998; Urban, 2003).

Y es muy difícil por ejemplo discriminar entre efecto en la distribución de las especies de interés por la presencia de especies competidoras, y los factores espacio temporales en la distribución que pueden estar afectando el hecho de que una especie pueda llegar a colonizar un ambiente favorable. En cambio, otras metodologías más recientemente desarrolladas permiten discriminar en un grado mucho mayor esos efectos (Legendre y Legendre, 1998).

Es indispensable, entonces, hacer análisis del tipo multidimensional, donde todas estas variables puedan ser analizadas en conjunto (Legendre y Legendre, 1998), y a su vez que se pueda separar el efecto de la correlación de todos los demás factores sobre cada una de estas variables para poder cuantificar el efecto de cada variable en sí misma. También es necesario controlar, o al menos conocer, el efecto de la autocorrelación espacial y temporal sobre las variables estudiadas (Legendre y Legendre, 1998). Finalmente, las pruebas de significación basadas en aleatorizaciones, como las pruebas de Montecarlo, y modelos nulos son una alternativa cuando dada la complejidad del sistema, no se le puede aplicar, ni tampoco aproximarlos a una distribución teórica determinada (Jaynes, 1985; Bretthorst, 1990; Legendre y Legendre, 1998; Urban, 2003).

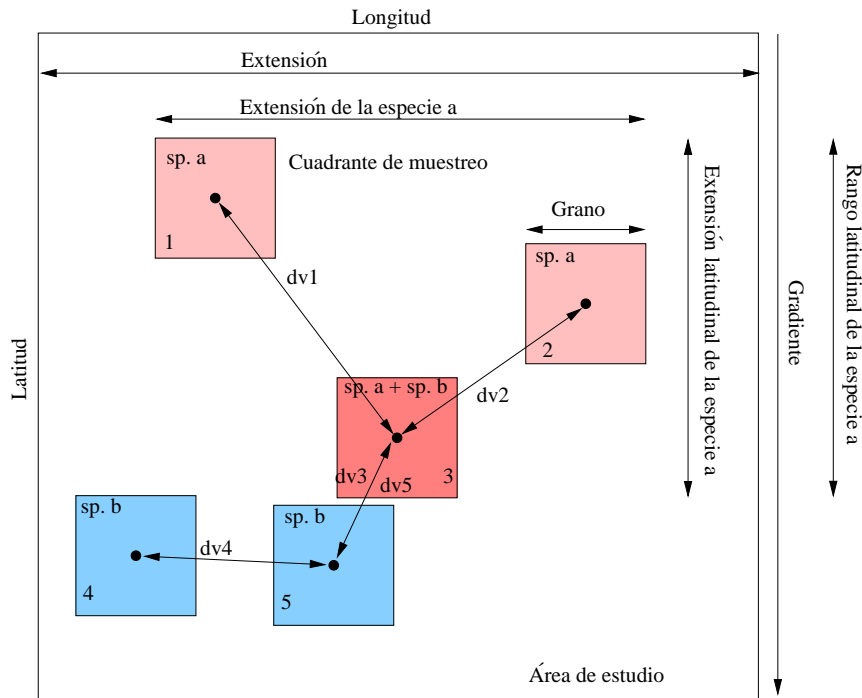
De esta manera, los efectos de un gran número de variables pueden ser cuantificados y discriminados entre sí, por lo que se puede llegar a solucionar (al menos en parte) el problema de una imperfecta relación entre el nicho y la distribución, y comprender cuales serían los factores que estarían afectando la distribución de las especies.

Por lo tanto un estudio detallado de la distribución de las especies animales puede proveer no sólo de datos preliminares acerca de cuáles son las variables que se comportan como principales determinantes del nicho, sino además, proveer información sobre los efectos de la interacción de un gran número de variables ambientales sobre las especies estudiadas.

Ninguna metodología está a salvo de supuestos subyacentes. Éstos rara vez se cumplen en su totalidad con la calidad de los datos que se manejan en la Ecología. La complejidad del sistema y el gran número de variables a considerar dificultan además la corroboración del cumplimiento de estos supuestos. Asimismo, diferentes métodos pueden llevar a conclusiones también diferentes. Por ello, es que a lo largo de esta tesis, en general los mismos grupos de datos fueron analizados de diferentes maneras, en busca tanto de corroborar los resultados obtenidos con varias metodologías, como de encontrar patrones que no pudieran ser detectados por algunos los métodos utilizados, y sí por otros.

## 0.5. Definiciones

Existe actualmente mucha confusión en torno al uso de términos básicos del análisis espacial estadístico en ecología. Muchos de ellos, han sido usados con significados diferentes según el trabajo que se tratara. Dado que no siempre esos significados y términos son intercambiables entre sí, de aquí en adelante, se seguirá la convención de términos establecidos por Dungan et al. (2002). En el caso de términos no definidos o abarcados en el mencionado trabajo, se hará una definición particular de éstos, de modo que no se confundan entre sí (ver figura 1).



**Figura 1:** Representación gráfica de los conceptos de escala, mediante una representación simplificada de un diseño de muestreo con disposición irregular de los sitios de muestreo.

La resolución es considerada como la distancia promedio al vecino mas cercano  $\bar{dv}$ , en este caso:

$$\bar{dv} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n dv_i \quad (1)$$

Siendo  $n$  el número total de cuadrantes (5 en este gráfico), y  $dv_i$  la distancia del punto  $i$  a su vecino mas cercano.

### 0.5.1. Definiciones:

**Extensión:** Es la longitud, área, o volumen total que existe, es observado, o analizado (Dungan et al., 2002). En el caso de este trabajo, extensión se referirá además a la distancia existente entre el par de puntos más alejados entre sí. Esta distancia podrá considerarse en un sentido latitudinal (extensión latitudinal), o longitudinal (extensión longitudinal).

**Rango:** dado que en el trabajo de Dungan et al. (2002), no se provee ninguna definición adecuada de rango, y este es un término muy utilizado tanto en macroecología, como en el análisis espacial y en la geoestadística, aquí se utilizarán dos definiciones de este término de modo de ser coherentes con la mayoría de los trabajos en estos temas:

- En el capítulo de Biogeografía será considerado como un caso especial de la extensión, es decir, en el caso en que se refiera a la *extensión* de una especie dentro de un gradiente, se hablará de rango, de manera de seguir la misma terminología que la mayoría de los trabajos de macroecología.
- En los capítulos siguientes, rango, se usará en el sentido geoestadístico, según Isaaks y Shrivastava (1989), en los que significa “*la distancia mínima en la cual no se observa dependencia espacial*”.

**Grano:** En este trabajo, se utilizará grano para referirse al “*el tamaño de la unidad muestral elemental*” (Dungan et al., 2002; Legendre y Legendre, 1998), y será según el caso, el área o la longitud de uno de los lados del cuadrante de muestreo. La otra definición posible para este término “*El tamaño o área mínimos en el que ocurre un fenómeno dado*”, no ha sido utilizada a lo largo de esta tesis.

**Intervalo (“Lag”)** es el espacio o distancia entre unidades de muestreo vecinas. En este trabajo, el intervalo espacial será la distancia entre los centroides de las unidades de muestreo.

**Resolución:** es el tamaño del menor fenómeno que es posible observar mediante un determinado análisis. En trabajos similares a éste, la resolución es igual al intervalo, pero como en la mayor parte de los estudios realizados aquí, el intervalo no es constante entre puntos de muestreo, siguiendo a Legendre y Legendre (1998) se considerará la resolución, como la media de los intervalos correspondientes a todos los puntos de muestreo (ver figura 1, ecuación 1).

**Escala:** como este término ha sido usado como sinónimo de todos los anteriores, y Dungan et al. (2002) sugieren evitar su uso, o restringirlo a conceptos mas específicos. Ellos, sugieren que el concepto “*escala*” se puede aplicar a tres dimensiones diferentes, de muestreo, de análisis, o del fenómeno. Por ello se considerará que dos fenómenos ocurren a escalas diferentes cuando todos los parámetros utilizados para describirlos, difieran entre sí en al menos un orden de magnitud. De esta manera, como para que el fenómeno sea adecuadamente descripto, el muestreo, y el análisis, deben ser realizados en ordenes de magnitud semejantes al fenómeno. Por ello, en este trabajo, el término escala será considerado, como sinónimo de “*Orden de Magnitud del Estudio*”. Por ejemplo cuando se comparan dos trabajos diferentes, si la resolución de uno de ellos se encuentra en el mismo, o mayor orden de magnitud que la extensión del otro, se dirá que están hechos a

---

escalas diferentes. También se utilizará este término en uno de sus sentidos más antiguos, para referirse a las escalas cartográficas en las que están representados los mapas.

# Capítulo 1

## Biogeografía de los Parasitoides

### 1.1. Resumen

Se estudiaron los patrones principales de distribución de los dípteros parasitoides del género *Pseudacteon*, especializados en hormigas del género *Solenopsis* en su área conocida de distribución en Sudamérica.

El estudio se realizó por medio de tres enfoques diferentes: Biodiversidad, donde se analizó el nivel de conocimiento del total de especies en la región, y sus patrones de riqueza a lo largo de las provincias fitogeográficas; Bioclimático donde se analizaron las diferentes causas climatológicas y ambientales de su distribución; y Macroecológico, donde se estudiaron los patrones de distribución de los parasitoides, con especial énfasis en una regla macroecológica relacionada con el clima, la Regla de Rapoport. Finalmente se trataron de interrelacionar estos tres enfoques tratando de establecer las causas generales de la distribución.

La diversidad, se analizó mediante curvas de rarefacción y estimadores de riqueza total de especies. La bioclimatología, mediante análisis multivariados, especialmente ordenamientos (PCA, CA, y CCA) y clasificación. El análisis macroecológico fue realizado mediante la comparación de las distribuciones observadas con modelos nulos, para poner a prueba la significación estadística de los patrones observados. Se integró la climatología con el análisis macroecológico, mediante pruebas de Mantel y gráficos.

Los resultados sobre la diversidad de parasitoides mostraron un conocimiento bastante completo a nivel general, pero a nivel local éste fue fragmentario. Los análisis bioclimáticos, revelaron que la varianza observada en los ordenamientos, puede explicarse en su mayor parte por variables de clima. Finalmente se comprobó para este grupo de especies el cumplimiento de la regla de Rapoport en el sentido latitudinal, que probablemente se corresponda con gradientes de clima, especialmente con una estacionalidad térmica.

Los resultados obtenidos con los distintos enfoques, son coherentes entre sí. Por un lado, el patrón macroecológico de incremento de los rangos de distribución se corresponde con una disminución de la diversidad tanto observada como estimada en el sentido norte-sur. Ambos



patrones parecieron seguir un gradiente de clima. Por otro, las especies de distribución mas amplia también parecen ser las mejor adaptadas a condiciones de estrés ambiental, especialmente las relacionadas con una mayor estacionalidad térmica.

## 1.2. Introducción

### 1.2.1. Antecedentes

La Macroecología es la ciencia que estudia la división de recursos y espacio entre las especies para las escalas espaciales (geográfica) y temporales mayores (Gaston et al., 1998; Brown, 1999).

Un número de patrones macroecológicos cada vez mayor han sido documentados, incluyendo entre ellos regularidades en la distribución de frecuencias de especies, gradientes espaciales, y correlaciones de abundancias con la cantidad de energía usada por las poblaciones, tamaños de rangos geográficos, tamaños corporales y número de especies en ensamblajes (Blackburn y Gaston, 2001).

Sin embargo, poco ha sido estudiado con interacciones hospedador–parásito (Rohde, 1999), o con insectos en general (1 de 37 estudios sobre la regla de Rapoport, según Gaston et al. (1998)), y existen sólo dos trabajos con hormigas (Farji Brener y Ruggiero, 1994; Sanders, 2002). Según lo publicado, o para mi conocimiento, no hay estudios macroecológicos para insectos hospedadores y sus parasitoides.

El análisis de las relaciones de un parásito o un parasitoide con sus hospedadores puede ser abarcado desde diferentes puntos de vistas teóricos y escalas de análisis. En especial cuando los hospedadores se han convertido en plagas de importancia económica, el estudio de estas relaciones adquiere una nueva dimensión, que es la búsqueda de una forma de control de esta plaga.

Dada la gran extensión de tanto las áreas invadidas por estas hormigas plagas, como las que corresponden a su hábitat nativo, es necesario un tipo de estudio que pueda evaluar el efecto que diferentes hábitats y tipos de clima tienen en la biología de las especies de interés. Si bien es conocido que los datos de distribución de una especie pueden servir para estimar los parámetros de su nicho, y por lo tanto predecir su posible área de introducción o de invasión (Peterson, 2001b,a), un campo poco explorado en este tipo de interacciones es el de la macroecología. Esto sorprende ya que los patrones espaciales de distribución de especies de interés (plaga y control) son una fuente importante de información. Por ejemplo, conocer el área de distribución de un enemigo natural es importante para inferir amplitudes fisiológicas, para reconocer la existencia de ecotipos más aptos para introducir en ciertas áreas, y para predecir la probabilidad de establecimiento en el nuevo lugar de introducción. En particular, el valor de esta información puede verse amplificadas si al análisis de los patrones macroecológicos son acompañados de las posibles causas o mecanismos que los expliquen. En el caso de los

enemigos naturales sería importante saber qué variables no pueden ser toleradas por estas especies o predecir la inserción de las especies candidatas en su comunidad. Dentro de los patrones macroecológicos descriptos, poner a prueba la regla de Rapoport (Stevens, 1989, 1992), que predice un aumento de los rangos de distribución de las especies a medida que aumenta la latitud, sería un primer paso para estudiar los sistemas parasitoide-huésped.

La regla, de Rapoport se podría definir como: *“la existencia de una correlación entre la amplitud media de los taxones que ocurren en cualquier punto determinado a lo largo de un gradiente, y la posición de dicho punto a lo largo del gradiente”* (Ruggiero, 1999). Stevens (1989, 1992) propuso dos tipos de explicaciones para este patrón: Por un lado la presencia de un *“efecto rescate”* de poblaciones no viables en las zonas tropicales, en el marco de una dinámica de metapoblaciones lo que produciría *“especies accidentales”* en zonas donde no serían viables. Por otro, una mayor resistencia de las especies a condiciones climáticas adversas en latitudes cada vez mayores, dado que una progresivamente mayor estacionalidad del ambiente podría someter a una especie a lo largo de un año a una serie de condiciones similares a las que ésta podría encontrar a lo largo de un gradiente latitudinal. Esto último facultaría a una especie de clima templado a vivir en una mayor amplitud de hábitats que una especie originaria de una zona de clima tropical estable.

Pese a que la evidencia acerca de la existencia de esa regla no es muy fuerte (Gaston et al., 1998), esto puede deberse en parte a varios problemas metodológicos para ponerla a prueba (Gaston et al., 1998; Ruggiero, 1999; Ashton, 2001). En este capítulo se tratará de evitar varios de esos problemas. Con ese objetivo, se trabajará con modelos nulos (Colwell y Hurtt, 1994; Colwell, 1997; Colwell y Lees, 2000; Taylor y Gaines, 1999; Koleff y Gaston, 2001; Gotelli, 2001) donde se supondrá una distribución aleatoria de las especies para establecer los rangos de distribución esperados por azar y poner a prueba la regla en base a una hipótesis nula, en forma similar a Lyons y Willig (1997). Con esta metodología se buscará también, eliminar el problema del efecto de forma del continente, y el de la reducción de la áreas hacia los polos debido a la esfericidad de la tierra. Luego, se disminuirá la autocorrelación de los datos, utilizando cada especie como un punto independiente (Rohde et al., 1993). Finalmente, se reducirá el efecto filogenético presente en otros trabajos que abarcan un número mayor de taxones cuyos posibles tiempos y lugares de origen puedan ser más diversos, debido a que se trabajará con un grupo de especies restringido a un sólo género.

Dada la interpretación de que el clima puede ser el causante de la existencia de la correlación predicha por la regla de Rapoport, y que el estudio macroecológico que se propone aquí es acerca de enemigos naturales de hormigas plagas, sería deseable que la información obtenida en este trabajo sea de utilidad para el control biológico. Con tal fin, se redefinirá la regla de Rapoport como: *“la existencia de una correlación positiva entre la extensión media de los taxones, y el rango de dicho taxón a lo largo de un gradiente de progresivamente mayor estrés ambiental”*. Esta regla sería entonces una consecuencia de una *“selección”* de especies a lo largo del gradiente. De esta selección, se esperaría que una proporción progresivamente menor

del total de especies fuera capaz de soportar montos progresivamente mayores de estrés. Su dispersión (o su capacidad de colonizar sitios) hacia puntos más alejados del gradiente se vería disminuida, por lo tanto las especies capaces de colonizar zonas más desfavorables dentro del gradiente tendrían amplitudes de distribución mayores. Otra consecuencia de esta regla sería un gradiente de mayor riqueza para ese grupo de especies en los puntos más favorables, respecto de los menos favorables. Con el objeto de establecer una relación entre la distribución de las especies y el estrés ambiental, se debería analizar simultáneamente el clima, la distribución de los enemigos naturales, especies competidoras, y los recursos (presas, en el caso de un parasitoide o depredador). Sin embargo el análisis de la relación entre las especies y el clima en forma univariada es poco eficiente dado que las variables tienden a interactuar entre sí (Kadmon y Heller, 1998; Legendre y Legendre, 1998). Por lo tanto, un enfoque multivariado de las respuestas de los grupos de especies al clima es entonces indispensable en este tipo de trabajo.

Es importante saber qué tipos de condiciones de clima determinan la distribución de los insectos dado que éstas pueden ser los factores más importantes en la distribución de los animales y se pueden construir muy buenos modelos de predicción de riqueza de comunidades de insectos basándose principalmente en variables climáticas (Lobo y Martín-Piera, 2002). Las temperaturas mínimas de invierno pueden ser el factor más importante en determinar la distribución de los insectos (Hodkinson et al., 1999; Danks, 1996). Las heladas pueden matar directamente a los seres vivos "*Killing Frosts*", o privarlos de recursos alimenticios al matar las plantas de las que se alimentan ellos o sus presas (Inouye, 2000). Sin embargo, en climas tropicales donde las temperaturas mínimas no suelen bajar de 0 C<sup>2</sup> y los insectos no se hallan expuestos a heladas, una estacionalidad hídrica podría cumplir ese mismo rol (Pinheiro et al., 2002). Un clima adverso puede además forzar la selección de diferentes formas de escape ante estas condiciones. Los fenómenos de diapausa y quiescencia son muy comunes entre las especies de insectos (Leather et al., 1993) y se han reportado en parasitoides fenómenos de diapausa como estrategias de escape al frío (Danks, 1996), o a la sequía (Seymour y Jones, 2000). Si bien la diapausa de los parasitoides suele estar sincronizada con la de su hospedador, hay veces en que el patrón estacional de presencia de los parasitoides insinúa su existencia aún cuando sus hospedadores están disponibles todo el año (Folgarait et al., 2003).

Cualquier estudio macroecológico requiere de un conocimiento lo más completo posible de la riqueza del grupo en cuestión debido al sesgo que provocan las especies faltantes en los análisis (Blackburn y Gaston, 1998). Es importante conocer si el esfuerzo de muestreo ha sido adecuado, tanto en su totalidad, como a lo largo de todas las unidades que componen el área de estudio. Una forma de cuantificar esta situación es mediante curvas de acumulación de especies y estimaciones del número total de especies por extrapolación. Las curvas de acumulación de especies nos permiten saber si el esfuerzo de muestreo ha sido adecuado (Heck et al., 1975; Willott, 2001; Longino et al., 2002). Algunos trabajos han demostrado que muchas veces los estimadores de riqueza por extrapolación tienden a subestimar el número total de especies en

una comunidad, o a ser poco estables (cuando el valor estimado de riqueza depende mucho del número de individuos o muestras considerados) (Longino et al., 2002; Gotelli y Colwell, 2001). Sin embargo éstos en combinación con las curvas de acumulación de especies siguen siendo la mejor alternativa para saber si el número de especies observado sería cercano al del total de la comunidad. Si los valores obtenidos por medio de los estimadores convergen con los observados, es una buena señal de que la comunidad ha sido suficientemente descripta (Longino et al., 2002). En el caso contrario, los estimadores pueden servir como indicadores del número total mínimo de especies que tendría dicha comunidad (Longino et al., 2002).

### 1.2.2. Objetivos

Es objetivo de este capítulo, analizar los patrones macroecológicos de la comunidad de Fóridos parasitoides de las hormigas del género *Solenopsis*, del grupo *geminata*, en busca de sus posibles causas. Para ello se analizarán los patrones de riqueza de especies, y los de distribución de cada una de éstas. Luego se los relacionará con distintos tipos de variables ambientales, como presencia de hospedadores potenciales, variables de clima, y tipo de provincia fitogeográficas en las que se hallen presentes. Finalmente se analizarán los posibles ensambles o comunidades de Fóridos que podrían existir debido a una similar respuesta a variables de clima.

## 1.3. Materiales y Métodos

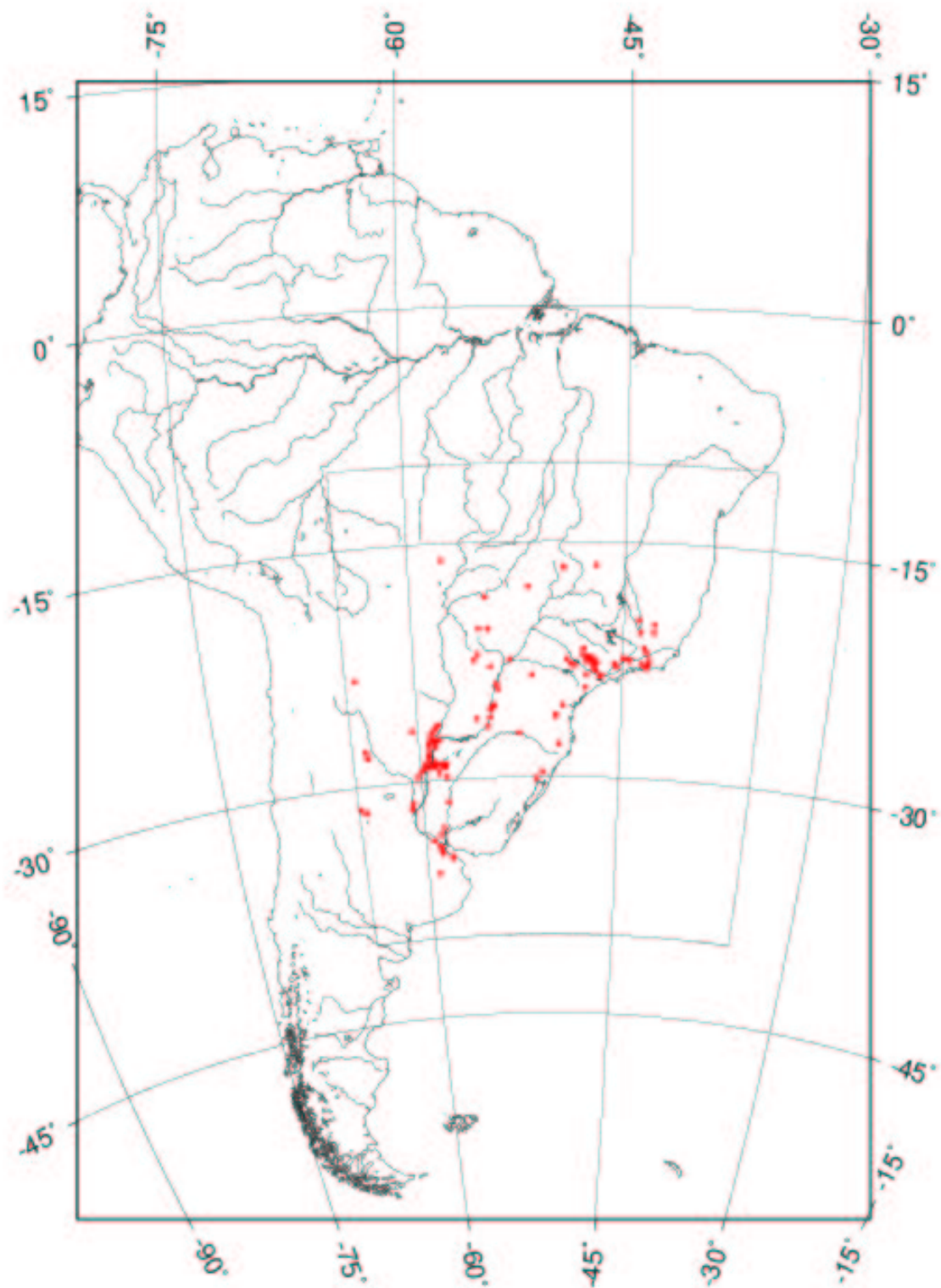
Se construyó una base de datos que abarca todas las capturas/colectas de *Pseudacteon* realizadas entre las latitudes 10 y 40 sur, y las longitudes 35 y 65 oeste (Figura 1.1). La información fue compilada de los datos obtenidos tanto a partir de las capturas sobre huéspedes identificados que fueron realizadas por varios investigadores (Lawrence Gibert, Marcos Pesquero, Sanford Porter, Patricia Folgarait y yo), como de datos bibliográficos (Orr et al., 1995; Gilbert y Morrison, 1997; Borgmeier, 1968, 1971).

A cada punto de captura se le asignó su posición en latitud y longitud antes de realizar los análisis y luego se los ubicó en un mapa de Sudamérica. Dada la desigualdad de esfuerzos de muestreo entre diferentes sitios, esta matriz consistió exclusivamente en datos de presencia o ausencia de cada especie por punto de captura, totalizando 123 puntos (Figura 1.1). Los puntos de captura están definidos como las localidades (referenciadas por su latitud y longitud) en las que se hubieran capturado y determinado, al menos una vez, un ejemplar de parasitoide del género *Pseudacteon* atacando una hormiga-hospedadora del género *Solenopsis*. Esta base de datos permitió definir el área de distribución de las especies de *Pseudacteon*. También se confeccionaron los mapas de distribución de todas las especies de hormigas del género *Solenopsis* citadas para el área de estudio (Trager, 1991).

Se obtuvieron datos de clima del área de estudio de las siguientes fuentes (Rudloff, 1981; NOAA, 1991; Servicio Meteorológico Nacional, 1992). Cada estación meteorológica fue ubica-

da en un mapa por su latitud y longitud. De estas fuentes se obtuvieron 15 variables de clima (amplitud térmica, déficit de presión de vapor (DPV) del mes más seco, DPV promedio anual, humedad relativa (HR) media anual, HR del mes más seco, número de meses con una precipitación promedio menor a 10 mm, número de meses con una precipitación promedio menor a 30 mm, precipitación media anual, temperatura máxima absoluta, temperatura máxima media del mes más cálido, temperatura media (AT) anual, AT del mes mas cálido, AT del mes mas frío, temperatura mínima absoluta, temperatura mínima media del mes más frío). Por cada una de esas variables se trazaron mapas de contornos interpolados por el método de la inversa al cuadrado de la distancia (Isaaks y Shrivastava, 1989). Este método fue elegido porque según Isaaks y Shrivastava (1989), entre los métodos de interpolación, después del Kriging, es el que comete menos errores de estimación. No se utilizó Kriging, debido a que la distribución de los puntos de colecta no permitió elaborar los variogramas necesarios para hacer el modelo de interpolación. Una vez confeccionados los mapas, fueron superpuestos con los de distribución de cada especie de parasitoide.

Los mapas del área de estudio fueron elaborados en dos tipos de proyecciones, cilíndrica equidistante, y la proyección área-equivalente azimutal de Lambert mediante las Generic Mapping Tools (Wessel y Smith, 2001). La interpolación fue realizada mediante una rutina escrita en lenguaje Python (Python Software Foundation, 2002), que calcula la distancia entre puntos como la longitud de arco de la esfera terrestre entre ambos puntos (Kirvan, 1997), haciendo de esta manera una corrección por la geometría de la tierra (ver apéndice), y las curvas de nivel luego dibujadas en un mapa en proyección cilíndrica equidistante mediante el Surfer 8.0 (Golden Software, 2001). Todos estos mapas fueron integrados y superpuestos con la base de datos de los puntos de captura de los parasitoides.



**Figura 1.1:** Área de Estudio representada en un Mapa de Sudamérica. Ésta se encuentra demarcada mediante una línea. Está situada entre las latitudes 10 y 40 sur, y las longitudes 35 y 65 oeste. Los puntos rojos indican a su vez las localidades dentro de dicha área, en las que se capturaron parasitoides del género *Pseudacteon*, atacando hormigas del género *Solenopsis*.

### 1.3.1. Biodiversidad

Se realizó un análisis de diversidad de especies de parasitoides a dos escalas, a través de toda su área de distribución, y por provincias fitogeográficas (Cabrera, 1980).

Se calculó la riqueza de especies de Fóridos contando el número total de especies (valor observado), y luego por extrapolación (valores estimados), utilizando un estimador de riqueza paramétrico basado en el ajuste por regresión de la curva de rarefacción a la función de Michaelis Menten (MMmed) y otro no paramétrico (ICE) basado en las probabilidades de capturar cada especie dada una proporción de especies raras (Colwell y Coddington, 1994). Se estimó si el esfuerzo de captura fue adecuado mediante curvas de acumulación de especies, y por la diferencia encontrada entre los valores observados y los esperados de riqueza usando ambos estimadores (Willott, 2001). Todas las medidas de riqueza fueron calculadas mediante el programa EstimateS 5.0 (Colwell, 1997).

### 1.3.2. Bioclimatología

En primer lugar, se confeccionó una matriz de variables ambientales, para los 123 sitios de colecta. Utilizando tanto esta matriz de datos ambientales como la de especies de parasitoides, se determinaron los ensambles de parasitoides correspondientes a cada tipo de clima. Para ello se hicieron varios tipos de análisis:

1. Mediante análisis de agrupamiento (clusters) para agrupar las especies de Fóridos en función de las variables de fitogeografía, posibles hospedadores, y clima. Las matrices utilizadas para estos análisis se obtuvieron a partir de la superposición de los mapas de distribución de Fóridos con:
  - a) Los mapas de distribución geográfica de los hospedadores potenciales del género *Solenopsis*.
  - b) Mapas fitogeográficos de América Latina (Cabrera, 1980).
  - c) Los mapas de las 15 variables de clima utilizadas.

Todas estas fueron transformadas en variables binarias, en el caso de las matrices de hormigas hospedadoras y la de provincias fitogeográficas, se asignó el valor 1 (presencia) cuando las especies de parasitoides hubiera sido registrada en el área de distribución del hospedador o en la provincia fitogeográfica en cuestión. De lo contrario se le asignaba el valor 0 (ausencia). En el caso de las variables de clima, éstas fueron convertidas en dos grupos, uno para los valores máximos registrados en todos los puntos donde se hubiera registrado cada especie de parasitoide, y otro para los valores mínimos de cada variable. Luego estas 30 variables, producto de dividir las 15 variables originales, fueron transformadas en binarias al asignarse 1 a las especies de Fóridos cuyos valores de cada variable fuera mayor o igual al de la mediana de todas las especies, y 0 en caso contrario.

Finalmente se realizó un último agrupamiento con la unión de las tres primeras matrices anteriores, para resumir todos los diferentes tipos variables en un solo análisis.

En todos los casos se utilizó como medida de distancia el índice de Jaccard, y como criterio de agrupamiento la distancia al vecino más cercano (Legendre y Legendre, 1998).

2. Análisis de correspondencia (CA) entre las 20 especies de parasitoides y los 123 puntos de colecta. Seguidamente se realizó un análisis de componentes principales (PCA) entre las 15 variables climáticas, de forma de identificar los principales gradientes de clima para los puntos de colecta.
3. Luego se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA) donde a la matriz de especies de Fóridos se le añadió la de variables de clima como variables explicatorias.
4. Por último, se hicieron mapas de ordenación, confeccionando para el área de estudio, mapas de contornos a partir de los valores de los autovalores correspondientes a los 3 primeros ejes del PCA y el CCA. Esto se hizo utilizando coordenadas de los puntos de colectas e interpolando, al igual que en los mapas de variables de clima mediante la función inversa al cuadrado de la distancia (Isaaks y Shrivastava, 1989). De esta forma se pudo graficar la variación de las comunidades de parasitoides, que estaría explicada por el tipo de clima en el área de estudio, y luego ubicar en el mapa la forma y disposición de estas comunidades. Para caracterizar las comunidades se utilizó como criterio de separación la isoclina del valor 0 de cada eje de ordenación. Por lo tanto, se dividieron los 3 mapas producto del cada uno de los 3 ejes del CCA en zonas con valores estimados positivos de los ejes de ordenación, y zonas de valores estimados negativos. Luego se superpusieron los tres mapas obteniendo uno cuya integración permitió caracterizar a una serie de comunidades como el área resultante de la superposición de cada una de las 8 combinaciones posibles de los valores de los ejes de ordenación (ver tabla 1.2).

Los análisis de correspondencia canónicas, de componentes principales, y de cluster fueron hechos mediante el programa PcOrd 4.01 (MJM Software, 1999). Los mapas de ordenación, a su vez fueron realizados de la misma manera en que se hicieron los mapas de clima, mediante una rutina escrita en Python (Python Software Foundation, 2002), y mediante las Generical Mapping Tools (Wessel y Smith, 2001).

### 1.3.3. Efecto Rapoport

Con el objeto de poner a prueba la regla de Rapoport, o sea probar la existencia de una correlación positiva entre el tamaño de las áreas geográficas de las especies y la latitud (Stevens, 1989), se utilizó el método del punto medio (Rohde et al., 1993) para reducir el efecto de dependencia espacial de los datos. Para ello se consideró a cada especie como un punto independiente, y utilizamos sólo el punto medio de la distribución de cada una. Este fue calculado



como la media del valor máximo y mínimo de las coordenadas geográficas del área de distribución de cada especie. Para estimar las variables necesarias para poner a prueba el efecto Rapoport se utilizaron los siguientes tipos de metodología:

- Estimaciones lineales de rangos latitudinales y longitudinales de distribución, calculando la diferencia en kilómetros entre los extremos norte y sur (en el caso de los rangos latitudinales), y este y oeste (en el caso de los rangos longitudinales) de su área de distribución. Para eliminar el efecto de menor distancia entre meridianos en latitudes altas, los rangos longitudinales fueron calculados como la longitud del arco de circunferencia (Kirvan, 1997; Kindred, 1998), basado en trigonometría esférica, que asume una tierra esférica con un radio que es el promedio entre los radios polar y ecuatorial, y tiene un error promedio de estimación de 0.2% (Kindred, 1998).
- Estimaciones de áreas de distribución, para lo cual se utilizaron grillas cuadrangulares de 50 y 250 Km. de lado, y se calculó el área ocupada por cada especie como el número de cuadrantes en los cuales cada especie estuviera presente al menos una vez, multiplicada por el área del cuadrante. La pertenencia de los puntos a su cuadrante correspondiente fue determinada en forma analítica, y los bordes de éstos fueron calculados por medio de la longitud del arco de circunferencia de la misma manera que lo explicado anteriormente para los rangos longitudinales.

Luego se compararon las siguientes correlaciones del punto latitudinal o longitudinal medio con a) el rango, y b) área de distribución estimada de cada especie. Se utilizó para ello el coeficiente de correlación de Pearson. Además, con el objeto de eliminar el sesgo en estas estimaciones dado por el hecho de que la mayor parte de los puntos se hallaban fuertemente agrupados en torno a algunas localidades de captura como Buenos Aires, y San Pablo, se calculó el nivel de significación de estas correlaciones realizando  $10^6$  aleatorizaciones con esos datos (Legendre y Legendre, 1998). También se estimó mediante esas mismas aleatorizaciones si el área estimada para cada especie era mayor o menor a lo esperado en caso de que la distribución de la especie hubiera sido al azar, de acuerdo a un modelo nulo en el cual todas las especies se distribuyen al azar (Colwell y Hurtt, 1994; Lyons y Willig, 1997; Gotelli, 2001).

También se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre las áreas y rangos estimados mediante estos métodos para saber si los resultados obtenidos por métodos diferentes eran coherentes entre sí.

Finalmente se realizó la puesta a prueba de esta interpretación del efecto Rapoport (ver introducción) mediante un análisis multivariado donde se comparó dos matrices de clima mediante una prueba de mantel (Legendre y Legendre, 1998).

- La primera de las matrices de clima consistió en el promedio entre los valores extremos de cada variable ambiental dentro del área de distribución de cada especie de Fórido,

estos datos fueron estandarizados por la diferencia entre el valor máximo y el mínimo observado en toda el área de distribución:

$$g_{ij} = \frac{\left(\frac{ma_{ij.} + mi_{ij.}}{2}\right) - mi_{ij.}}{ma_{.j.} - mi_{.j.}} \quad (1.1)$$

Siendo  $G$  la matriz de posición relativa de las  $I$  especies dentro de los  $J$  gradiente de clima,  $M$  la matriz original de  $I$  especies por  $J$  variables ambientales y  $K$  sitios,  $m_{ijk}$  es el dato individual de la matriz original de especies y variables ambientales por sitio.  $ma_{ij.}$  es el valor máximo de la variable de clima  $j$  para los  $i \cdot k$  puntos en los que se encuentra presente la especie  $i$ , y  $mi_{ij.}$  es el valor mínimo.  $ma_{.j.}$  y  $mi_{.j.}$  son respectivamente los valores máximos y mínimos de la variable de clima  $j$  para todos los puntos.

Estos valores fueron convertidos en un gradiente de condiciones más favorables (temperaturas medias mayores, temperaturas mínimas absolutas mayores, temperaturas máximas absolutas menores, mayores precipitaciones, mayor humedad relativa, menor DPV, menos cantidad de meses con bajas precipitaciones) a más desfavorables.

- La segunda matriz de clima se obtuvo mediante la resta de los valores extremos de cada variable para cada especie de Fórido, estandarizados de la misma manera que la matriz anterior.

$$a_{ij} = \frac{ma_{ij.} - mi_{ij.}}{ma_{.j.} - mi_{.j.}} \quad (1.2)$$

Siendo esta vez  $A$  la matriz de amplitudes de las  $I$  especies para las  $J$  variables de clima.

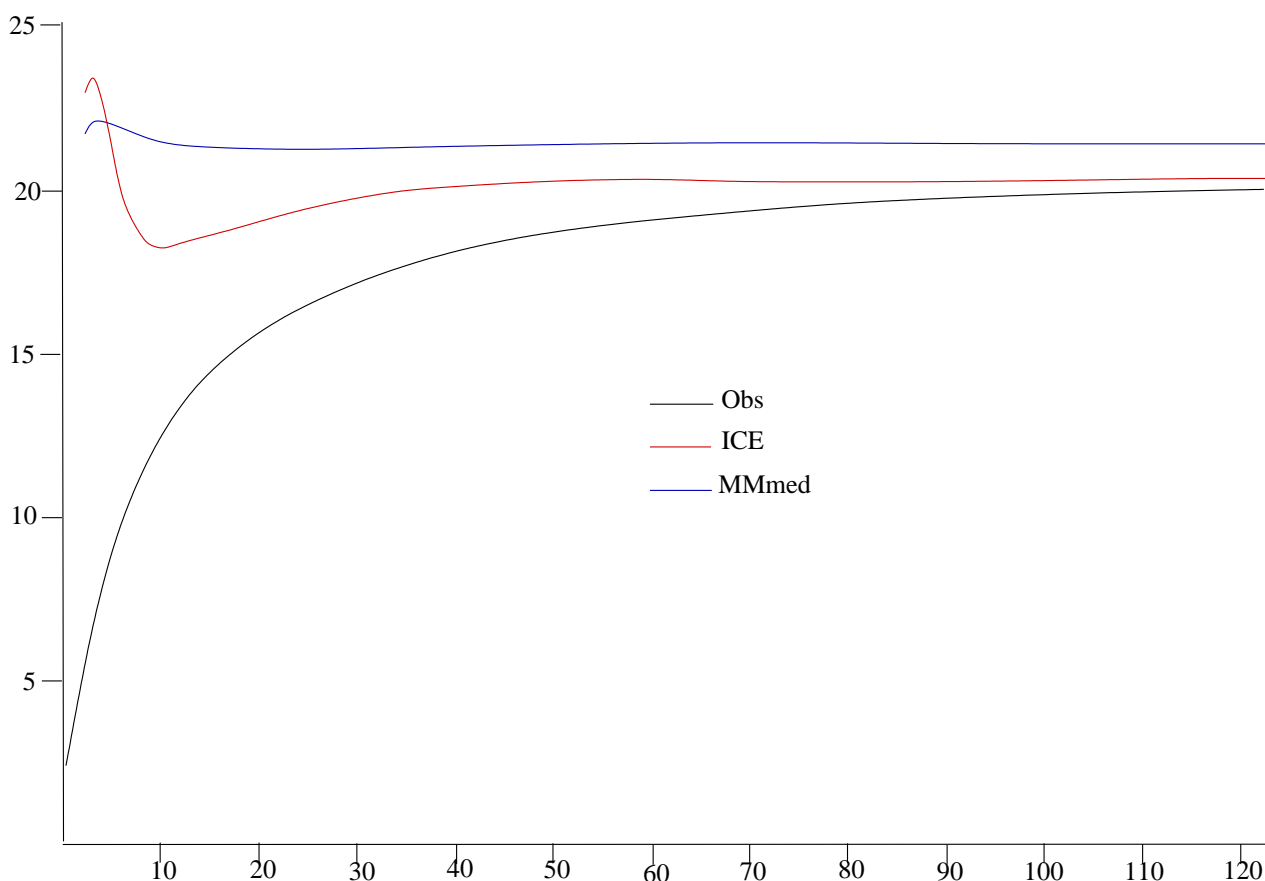
De esta forma, la primer matriz, cumpliría la función del vector de puntos medios de distribución latitudinal, y la segunda, la del de rangos latitudinales. Se probó la significación de esta prueba de Mantel mediante  $10^6$  aleatorizaciones.

La prueba de Mantel fue realizada mediante el programa PcOrd 4.01 (MJM Software, 1999), y los mapas de interpolación con el Surfer 8.0 (Golden Software, 2001). Para la puesta a prueba del efecto Rapoport mediante rangos latitudinales, longitudinales, el calculo de las distancias sobre la superficie de la tierra entre todos los puntos, el trazado de las grillas rectangulares, y el cálculo de las áreas de distribución de las especies se escribieron programas para tal efecto y su código fuente en GNU C (Free Software Foundation, 2002) se encuentra en el apéndice.

## 1.4. Resultados

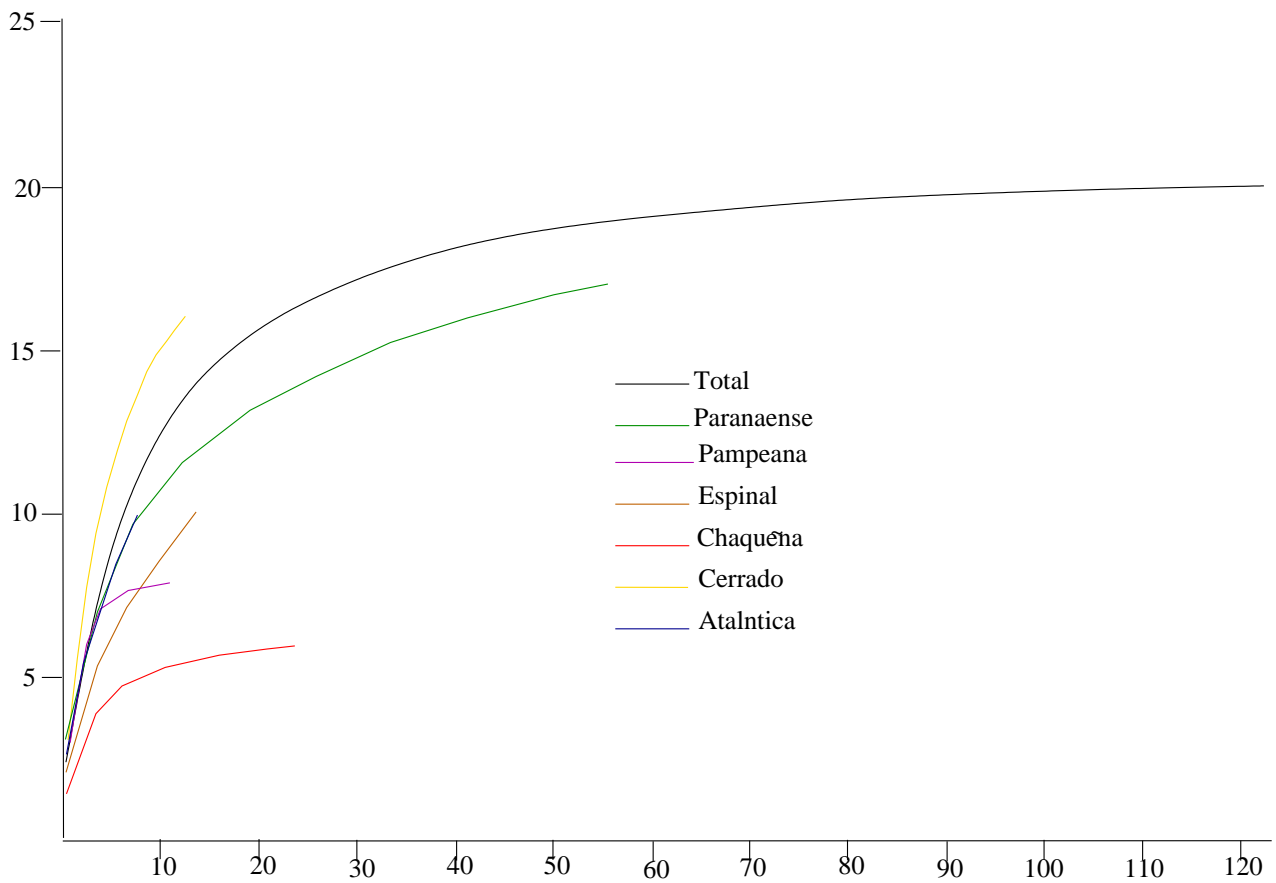
### 1.4.1. Diversidad

Hubo diferencias muy pequeñas entre la riqueza total observada y la estimada, independientemente del estimador utilizado (Figura 1.2). Por provincias fitogeográficas, en cambio, las

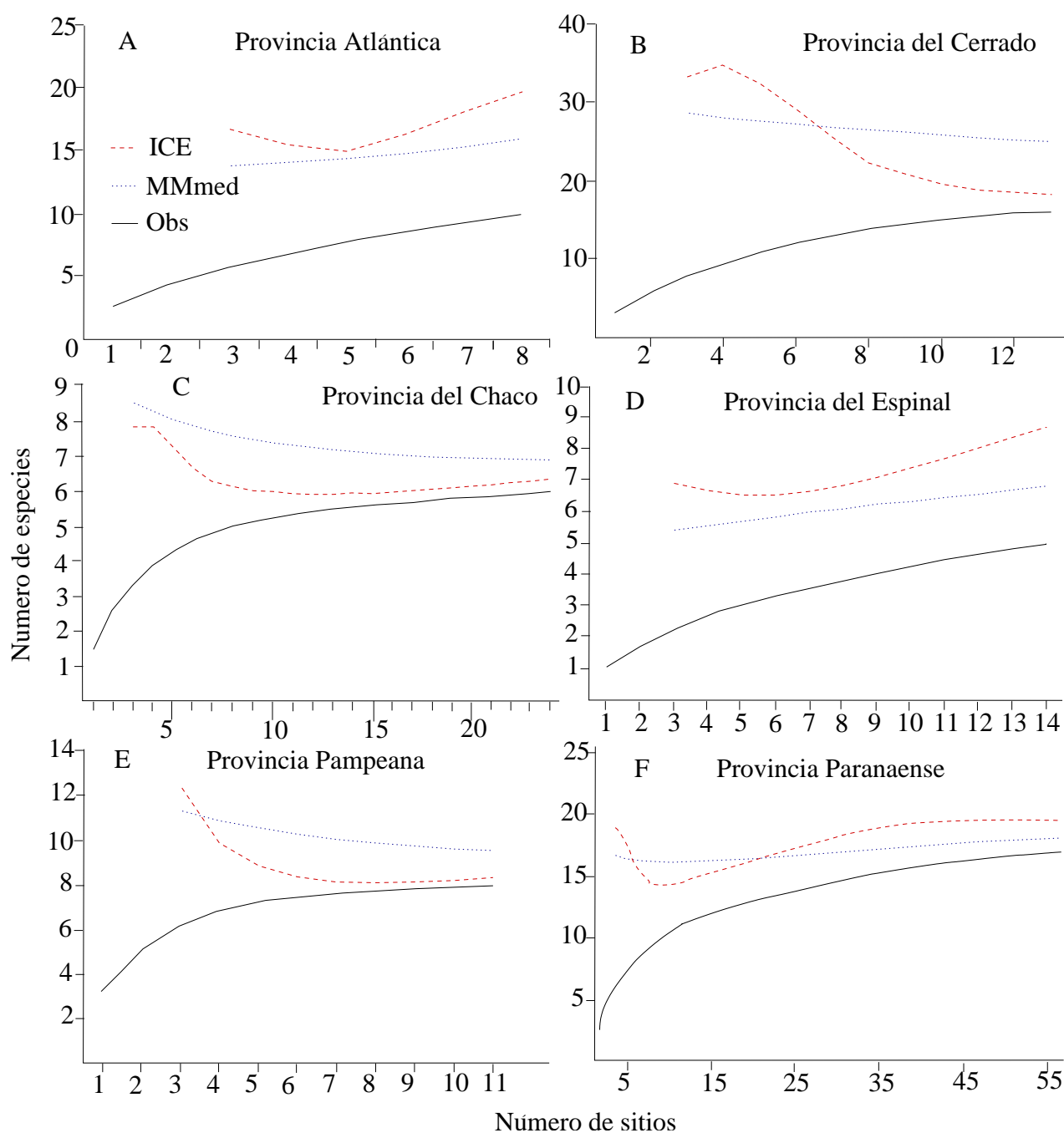


**Figura 1.2:** Comparación entre distintos estimadores de riqueza total. Las curvas de acumulación de especies para el total de los datos (línea negra), número promedio de especies estimadas con sucesivamente mayores números de muestras con los estimadores ICE (línea roja), y Michaelis-Menten (línea azul). Las curvas fueron obtenidas luego de 10000 aleatorizaciones.

riquezas estimadas presentaron valores superiores los observados (Figuras 1.3 y 1.4 a-f), especialmente en las provincias menos muestreadas. En las provincias con mayor número de datos, las curvas de rarefacción parecen formar una asíntota (Figuras 1.3 y 1.4 c,e y f) y la diferencia entre los valores observados y esperados fue menor, lo cual parece indicar que el número de especies descriptas fue cercano al total. En la mayor parte de los casos el estimador paramétrico MMmed, fue más estable que el ICE (Figuras 1.2 1.4 a-f), ya que su valor de especies estimadas fue más constante para diferentes esfuerzos de muestreo. Por ello se consideró como el indicador de riqueza total a tomar en cuenta, de aquí en adelante.



**Figura 1.3:** Curvas de rarefacción por provincia fitogeográfica, para el total de los datos, y por provincia fitogeográfica. Las curvas fueron obtenidas luego de 10000 aleatorizaciones.



**Figura 1.4:** Curvas de rarefacción basadas en muestras y sus estimadores de riqueza asociados para las seis provincias fitogeográficas incluidas en este trabajo. En negro se presenta la curva de rarefacción (Obs), en azul el estimador ICE (ICE), y en rojo el estimador Michaelis Menten (MMmed).

## 1.4.2. Bioclimatología

### Clasificación

Los cuatro análisis de agrupamiento hechos con diferentes tipos de datos fueron coherentes en ubicar siempre juntas a dos grupos de especies (tabla 1.1). El primero, correspondiente a *P. affinis*, *dentiger*, y *disneyi* (grupo de especies tipo 1), por un lado, y *P. curvatus*, *litoralis*, *nocens*, *nudicornis*, *obtusus*, y *tricuspis* (especies tipo 2) por otro. Además, se puede agregar *P. fowleri*, *lenkoi*, *solenopsidis* y *wasmanni* a las especies de tipo 1, puesto que en tres de los cuatro clusters se encontraban junto con aquellas del grupo 1. De este modo, las especies de tipo 1 podrían conformar un grupo de especies del cerrado. Con el mismo criterio a las especies del grupo 2 se le pueden añadir *borgmeieri* y *cultellatus*. Finalmente el resto de las especies variaba en su ubicación respecto de las demás según que criterio de agrupamiento se utilizase, y no se pudo definir una forma de agruparlas.

Estos dos grupos obtenidos tienen las siguientes características:

- Las especies del grupo tipo 1 tienen en común que su distribución está restringida al cerrado y a las zonas norte de las provincias paranaense y atlántica, se hallan presentes en zonas con sequías estacionales, y donde las temperaturas son altas todo el año (clima tipo sabana).
- Las del grupo tipo 2 son las especies de gran distribución, que están presentes en la mayor parte de los tipos de climas, provincias fitogeográficas, y coinciden en su distribución con casi todos los hospedadores potenciales.

### Ordenamientos

La varianza explicada por los ejes del análisis de correspondencia fue baja (12.6% 9.6% 9.1%, para el primero, segundo y tercer eje respectivamente). Esto implica que la varianza fue muy grande entre sitios de captura y entre especies, y que no puede ser reducida mediante ordenamientos a unos pocos ejes que expliquen casi toda la variación.

En cambio, los resultados obtenidos con el PCA, realizado con las variables de clima explicaron un 72.2% de la varianza con los tres primeros ejes (el primer eje explicó el 32.2%, el segundo 27.1%, y 13.4% el tercero). Los ejes del PCA representan en el primer eje gradientes de más temperatura, y más sequía estacional hacia los valores más negativos, y más humedad hacia los valores positivos. El segundo eje representa a su vez un gradiente de menor a mayor temperatura, precipitaciones promedio, y sequías estacionales desde los valores negativos a los positivos, junto con otro gradiente de menores a mayores temperaturas mínimas extremas desde valores positivos a los negativos. El tercer eje representa un gradiente de progresivamente mayores sequías estacionales desde los valores negativos a los positivos. Geográficamente, los

Tabla 1.1: Grupos de especies de parasitoides

<i>Pseudacteon</i>	Grupo por tipo de clasificación				
	Hospedador	Provincia fitogeográfica	Clima	Todas las variables	Grupo final
<i>affinis</i>	1	1	1	1	1
<i>dentiger</i>	1	1	1	1	1
<i>disneyi</i>	1	1	1	1	1
<i>fowleri</i>	1	3	1	1	1
<i>lenkoi</i>	1	3	1	1	1
<i>solenopsidis</i>	1	1	2	1	1
<i>wasmanni</i>	1	1	1	3	1
<i>borgmeieri</i>	2	2	2	3	2
<i>cultellatus</i>	2	2	1	2	2
<i>curvatus</i>	2	2	2	2	2
<i>litoralis</i>	2	2	2	2	2
<i>nocens</i>	2	2	2	2	2
<i>nudicornis</i>	2	2	2	2	2
<i>obtusus</i>	2	2	2	2	2
<i>tricuspis</i>	2	2	2	2	2
<i>bulbosus</i>	3	4	2	4	-
<i>conicornis</i>	1	1	4	3	-
<i>comatus</i>	2	1	2	3	-
<i>convexicauda</i>	2	1	1	2	-
<i>pradei</i>	1	1	4	3	-

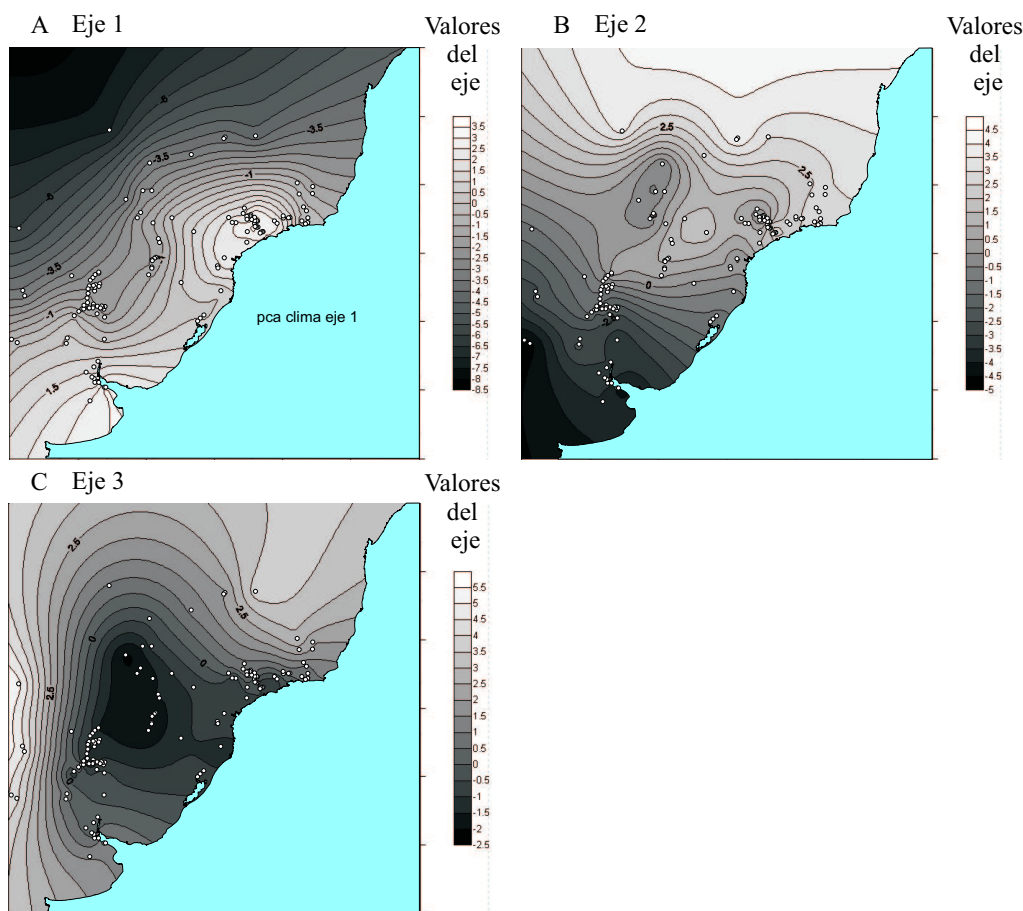
Grupos de especies de parasitoides obtenidos mediante diferentes tipos de variables como criterio de clasificación. Los números indican la pertenencia a los distintos grupos obtenidos de los distintos tipos de clasificación.

primeros ejes representan gradientes paralelos a la costa, en el primer eje, y norte-sur en el segundo eje (Figura 1.5).

A su vez, la varianza explicada por el CCA fue también baja (8.3% 5.7% 4.1%, para el primero, segundo y tercer eje respectivamente). Sin embargo la varianza del CA explicada por el CCA fue, mucho mayor (65.8% para el primer eje, y 57.8% para el total de los tres primeros ejes) y además los tres primeros ejes fueron significativos después de una prueba de Montecarlo con 10000 aleatorizaciones. Por lo tanto aunque la variabilidad puede ser muy alta entre sitios y especies, ésta puede ser satisfactoriamente explicada mediante variables de clima en forma estadísticamente significativa.

El análisis de correspondencias canónicas reveló la existencia de estos gradientes principales que explicaron la mayor parte de la varianza (Figura 1.6).

- Un gradiente, mostrado por la flecha diagonal inferior izquierda–superior derecha, en la figura 1.6a, señala un gradiente desde un clima oceánico (cuadrante inferior izquierdo), con baja amplitud térmica, y alta humedad, hacia un clima continental, caracterizado por una alta amplitud térmica y bajos valores de humedad.
- El segundo gradiente señalado por la otra flecha (inferior derecha–superior izquierda),



**Figura 1.5:** Mapas de ordenación de los tres ejes principales del PCA basado en las variables de clima. Los valores de los ejes de ordenamiento están representados por las isoclinas y una escala de grises. Los valores positivos se representan mediante los tonos claros, y los negativos, con los oscuros (ver escala al costado de cada mapa). Los círculos indican los sitios de colecta.

muestra un gradiente que va desde un clima con estabilidad en precipitaciones (cuadrante inferior derecho), a uno más cálido, con alta estacionalidad hídrica (clima tipo sabana).

El gráfico de estos ejes define así cuatro grupos de especies de Fóridos:

1. En el cuadrante superior derecho (Clima tipo chaqueño), *P. tricuspis*, *obtusus*, *curvatus*, *nocens* y *bulbosus*.
2. En el superior izquierdo (Clima tipo sabana), *P. lenkoi*, *fowleri*, *disneyi*, *dentiger*, *affinis*, *cultellatus*, *nudicornis*, *solenopsidis* y *convexicauda*.
3. En el inferior izquierdo (Clima marítimo), *P. borgmeieri*, *comatus*, *wasmanni*, *conicornis*, y *pradei*
4. Finalmente en el inferior derecho (Clima Marítimo) *P. litoralis*

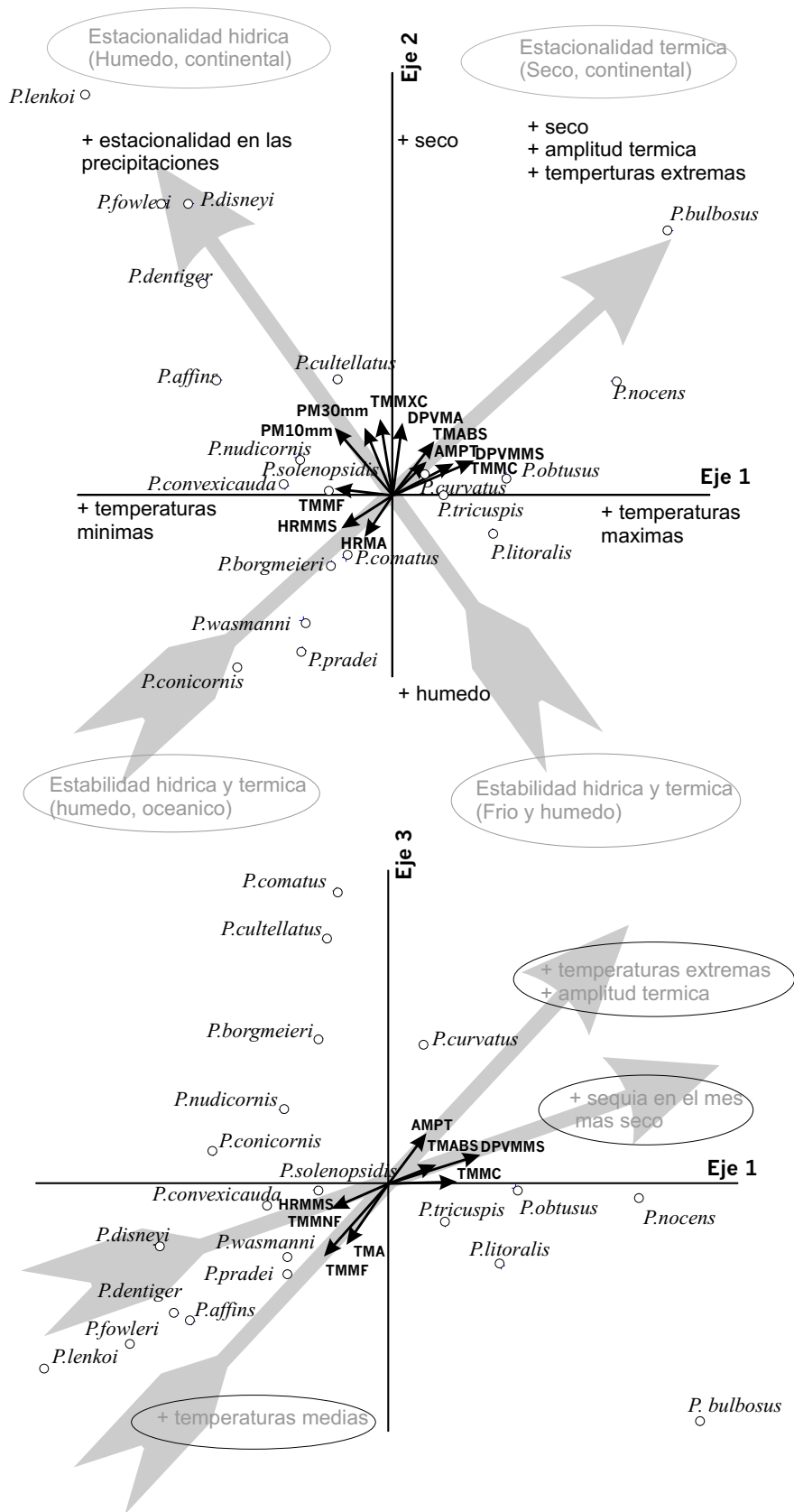


Analizando el gráfico de los ejes primero y tercero del CCA (Figura 1.6b), se pueden describir dos gradientes principales, ambos en el sentido inferior izquierdo–superior derecho.

- El primero representa el cambio desde las altas temperaturas constantes hasta altos valores extremos de temperaturas y estacionalidad.
- El segundo a su vez representa la transición desde las mayores valores de humedad mínima (humedad constante alta), hacia una menor humedad mínima (estacionalidad hídrica).

A partir de este gráfico se pueden obtener los siguientes grupos de Fóridos:

1. Cuadrante inferior izquierdo (clima tipo sabana) *P. lenkoi*, *fowleri*, *dentiger*, *affinis*, *pradei*, *wasmanni*, *disneyi*, *convexicauda* y *solenopsidis*.
2. Cuadrante inferior derecho (clima tipo chaqueño ) *P. tricuspis*, *litoralis*, *obtusus*, *nocens*, y *curvatus*.
3. Cuadrantes superiores izquierdo y derecho (especies de mayor distribución) *P. curvatus*, *comatus*, *cultellatus*, *borgmeieri*, *nudicornis*, *conicornis*, y *solenopsidis*.



**Figura 1.6:** Gráficos de los tres primeros ejes del CCA. Los vectores representan los valores de las variables ambientales en los ejes, y los círculos, las especies de parasitoides. Las flechas grises indican la dirección de los gradientes determinados por variables ambientales correlacionadas entre sí.

## Comunidades

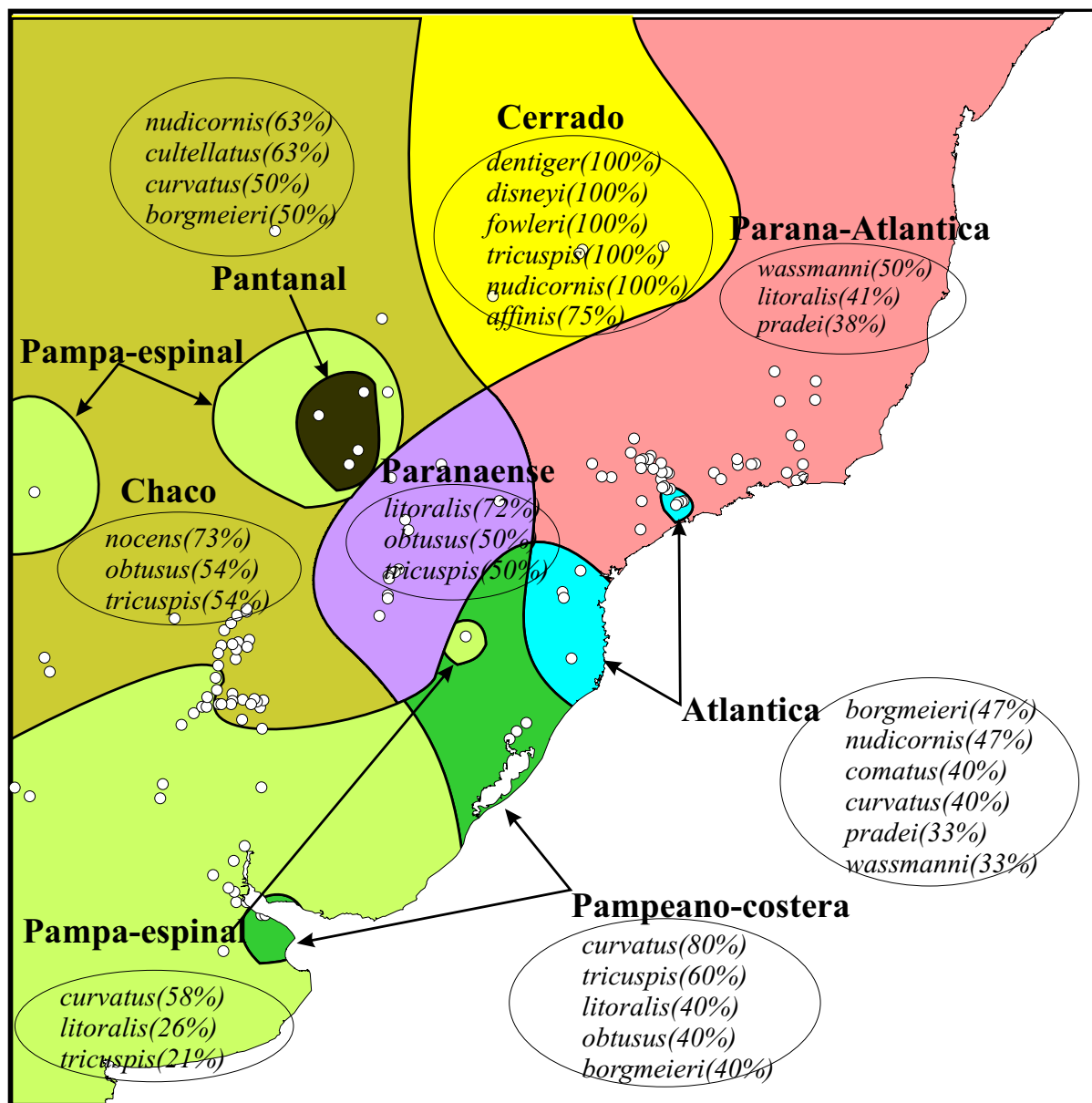
En la figura 1.7 se presentan las que fueron determinadas en la Tabla 1.2. En términos generales coincide con los mapas de Cabrera (1982). Las diferencias estarían dadas por:

1. En estas comunidades la provincia Pampeana, se halla fusionada con el Espinal, y su zona costera se observa separada como una comunidad aparte. En dos sectores poco muestreados (donde se halla presente solo *curvatus*) se vuelve a definir la comunidad Espinal-Pampeana. Este último resultado debe tomarse con cuidado puesto que puede ser un artefacto producido por los análisis estadísticos, y por la interpolación.
2. La provincia Paranaense se halla dividida en tres sectores, uno correspondiente al pantanal (coincidente con la cuenca del río Paraguay), otro coincidente con la parte media de la cuenca del río Paraná, y finalmente una comunidad Atlántico-Paranaense, donde la parte norte de ambas provincias se halla fusionada.
3. La provincia Atlántica, se hallaría dividida en tres sectores, la parte norte, fusionada con la Paranaense, un sector central (que podemos denominar costera norte), y un sector sur, fusionado con el sector costero de la provincia Pampeana.
4. La provincia Chaqueña, se halla representada por una comunidad propia.

**Tabla 1.2:** Determinación de comunidades de parasitoides en base a los valores de los ejes de ordenación del CCA

Comunidad	Valor del sitio en los ejes		
	1	2	3
Pampeano-Espinal	+	+	+
Chaqueña	+	+	-
Pampeano-Costera	+	-	+
Paranaense	+	-	-
Pantanal	-	+	+
Cerrado	-	+	-
Atlántica	-	-	+
Paranaense-Atlántica	-	-	-

La tabla indica si la comunidad fue caracterizada mediante los valores positivos (+) o negativos (-) de cada uno de los puntos de captura en relación a los ejes de ordenación.



**Figura 1.7:** Mapas de comunidades de parasitoides caracterizadas por la combinación de variables de clima. Los distintos colores representan las diferentes comunidades, según se explican en la tabla 1.2.

**Tabla 1.3:** Correlación entre puntos medios y rangos

	Punto Latitudinal Medio	$P$	Punto Longitudinal Medio	$P$
Cuadrícula 250km	0.5618	0.0445	-0.2906	0.6057
Cuadrícula 50km	0.5274	0.0425	-0.2488	0.5873
rango Latitudinal	0.5586	0.0881		
rango longitudinal			-0.293	0.5274

Coefficiente de correlación de Pearson entre los puntos medios latitudinales, longitudinales, y los rangos de distribución estimados utilizando dos tamaños distintos de cuadrícula, de 50 y 250 km de lado. La probabilidad se obtuvo luego de  $10^6$  aleatorizaciones.

### 1.4.3. Efecto Rapoport

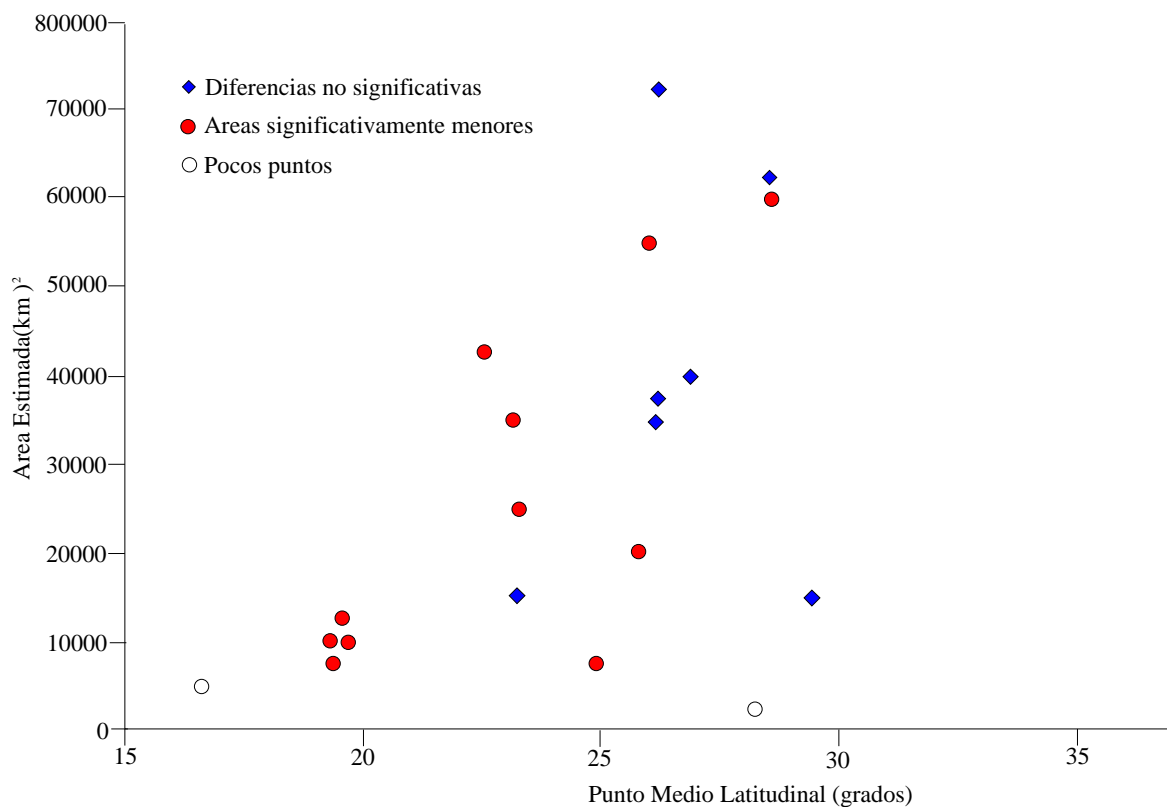
La correlación entre latitud media de distribución y los rangos latitudinales fue positiva, así como la correlación entre la latitud media y el área de distribución, para los dos tamaños de grilla (Tabla 1.5, Figura 1.8). Los resultados de  $10^6$  aleatorizaciones fueron significativos para la correlación entre la latitud media y el área estimada con cuadrantes de 50 Km. de lado ( $P=0.0425$ ), y para el área estimada con cuadrantes de 250 Km. de lado ( $P=0.0445$ ). En cambio no fue significativa ( $P=0.0881$ ) la correlación con los rangos latitudinales aunque tuvo una tendencia positiva muy marcada. No hubieron correlaciones significativas entre la longitud media y los métodos de estimación de áreas y rangos ( $P=0.5274$  con el rango longitudinal,  $P=0.6057$  con el área estimada utilizando una cuadrícula de 250 km de lado, y  $P=0.5000$  cuando se utilizó una cuadrícula de 50 km de lado).

Si bien los valores de la superficie del área de distribución variaron mucho entre los dos tamaños de grillas empleados (tabla 1.5), estos estuvieron muy bien correlacionados entre sí (tabla 1.4). Se observó un marcado “*Middle domain effect*” (Colwell y Lees, 2000) entre las especies de Fóridos, con las especies de mayor área de distribución y/o extensión latitudinal agrupadas en el sector central del área de estudio (ver figura 1.8), mientras que las especies de rangos y áreas de distribución más restringidas se hallaban sólo en el extremo norte, faltando en cambio en el extremo sur. Las áreas estimadas fueron significativamente menores a lo esperado por azar en especies situadas a lo largo de todo el gradiente, mientras que las especies en las cuales las diferencias no fueron significativas se hallaban en el sector centro-sur. No hubo

**Tabla 1.4:** Correlación entre métodos de estimación de áreas y rangos

	Cuadrícula 250km	Cuadrícula 50 km	Rango Latitudinal
Cuadrícula 250km	1	0.9558	0.8648
Cuadrícula 50 km		1	0.7829
Rango Latitudinal			1

Coefficientes de correlación de Spearman entre los diferentes métodos empleados para calcular los rangos y áreas de distribución de las especies de Fóridos. Todas las correlaciones fueron significativas ( $P < 0.01$ ).



**Figura 1.8:** Áreas de distribución de los parasitoides en función de su punto medio de distribución latitudinal. Para cada especie, se encuentra representado en el eje de las X el punto medio de distribución latitudinal, y en el eje Y el valor del área de distribución calculada mediante cuadrantes de 50 km de lado.

. Los rombos azules, indican las especies cuyas áreas de distribución no fueron significativamente diferentes de las esperadas por azar, los círculos rojos indican las especies con áreas significativamente menores a lo esperado por azar ( $P < 0.05$ , prueba a dos colas), luego de  $10^6$  aleatorizaciones. Los círculos blancos corresponden a especies registradas en muy pocos puntos como para hacer algún tipo de prueba estadística de su distribución.

especies con áreas o rangos estimados mayores que lo esperado por azar (tabla 1.5).

La prueba de Mantel para la comparación entre las matrices de posiciones de las especies de Fóridos dentro de los gradientes de las variables de clima, con respecto a sus amplitudes dentro de estos gradientes, estuvo en el límite de la significación ( $r = 0.142404$ ,  $P = 0.053$ ). Mostrando de esta manera, la misma tendencia que las otras pruebas anteriores en favor de la regla de Rapoport. Esto también se ve reflejado en la figura 1.9 donde las especies de mayor área de distribución se hallan en el sector de los gráficos correspondientes a una mayor estacionalidad, y a condiciones de menores temperaturas mínimas, y mayores temperaturas máximas (clima continental).

**Tabla 1.5:** Valores de áreas y rangos latitudinales

	Estimadores de área y de extensión latitudinal							#P
	Cuadrículas				Extensión Latitudinal			
	250 km ( $10^6 km^2$ )	P	50 km ( $10^6 km^2$ )	P	Rango (grados)	P	PM (grados)	
<i>Pseudacteon</i>								
<i>affinis</i>	250.0	0.0639	12.50*	0.0166	5.90	0.0674	19.55	6
<i>borgmeieri</i>	562.5	0.1157	40.00	0.5439	18.02	0.7705	26.89	17
<i>bulbosus</i>	62.5	0.0000	2.50	0.0000	0.00	0.0000	28.21	1
<i>comatus</i>	250.0*	0.0234	15.00	0.0313	13.00	0.6857	29.4	7
<i>conicornis</i>	187.5*	0.0187	7.50*	0.0001	4.70	0.0562	24.85	5
<i>convexicauda</i>	312.5	0.3067	15.00	0.1974	13.18	0.7565	23.19	6
<i>cultellatus</i>	375.0	0.0786	20.00*	0.0178	18.32	0.9431	25.76	10
<i>curvatus</i>	875.0	0.2843	62.50	0.5289	14.77	0.1600	28.515	29
<i>dentiger</i>	125.0*	0.0006	10.00*	0.0073	6.40	0.1599	19.7	5
<i>disneyi</i>	187.5*	0.0188	10.00*	0.0071	5.67	0.1076	19.335	5
<i>fowleri</i>	125.0*	0.0028	7.50*	0.0024	5.67	0.1967	19.335	4
<i>lenkoi</i>	62.5*	0.0000	5.00*	0.0150	0.17	0.0436	16.585	2
<i>litoralis</i>	562.5*	0.0000	60.00*	0.0000	12.75*	0.0021	28.545	41
<i>nocens</i>	500.0	0.0298	35.00	0.0796	11.20	0.0786	26.1	17
<i>nudicornis</i>	625.0	0.2219	37.50	0.1125	19.40	0.9619	26.2	18
<i>obtusus</i>	687.5*	0.0051	55.00*	0.0060	19.83	0.9339	25.985	32
<i>pradei</i>	250.0*	0.0000	35.00*	0.0009	5.90*	0.0000	23.15	21
<i>solenopsidis</i>	437.5	0.0595	25.00*	0.0130	13.58	0.4456	23.29	13
<i>tricuspis</i>	875.0	0.0276	72.50	0.0374	19.40	0.8167	26.2	41
<i>wasmanni</i>	500.0*	0.0001	42.50*	0.0002	9.32*	0.0025	22.54	27
total	1526.5		202.50		19.83		25.985	123

Valores de áreas y rangos latitudinales, punto medio de distribución (*PM*), y número de puntos de captura (*#P*) para cada especie de Fórido. Las estimaciones de área fueron, realizadas con dos tamaños de cuadrículas diferentes, 50 y 250 kilómetros de lado, y se muestran en unidades de  $1000 km^2$ . Al lado de cada columna se encuentra la probabilidad de que el valor observado fuera menor o igual al esperado por azar luego de  $10^6$  aleatorizaciones. Los valores indicados con asteriscos fueron significativamente diferentes del azar ( $P < 0.05$ , prueba a dos colas).

## 1.5. Discusión

Si bien la cantidad total de especies estimada no es muy diferente del número observado, el número estimado varía mucho en relación al observado según la provincia fitogeográfica que se considere (Figura 1.4).

Sólo las provincias Pampeana y Paranaense han sido adecuadamente muestreadas. En el caso de la Provincia Chaqueña, el muestreo ha sido sólo adecuado para su parte húmeda (zonas cercanas a los ríos Paraná y Paraguay), (ver Figura 1.1). El mismo problema se presenta en el Cerrado, donde el sector sur ha sido mejor muestreado que el norte. Si bien el número total de especies de este género es muy similar al estimado, y las curvas de acumulación de especies, parecen estabilizarse en torno a las 20-21 especies, dado que las áreas de clima más seco están mucho menos muestreadas que las húmedas y que hay una gran agregación de los puntos de

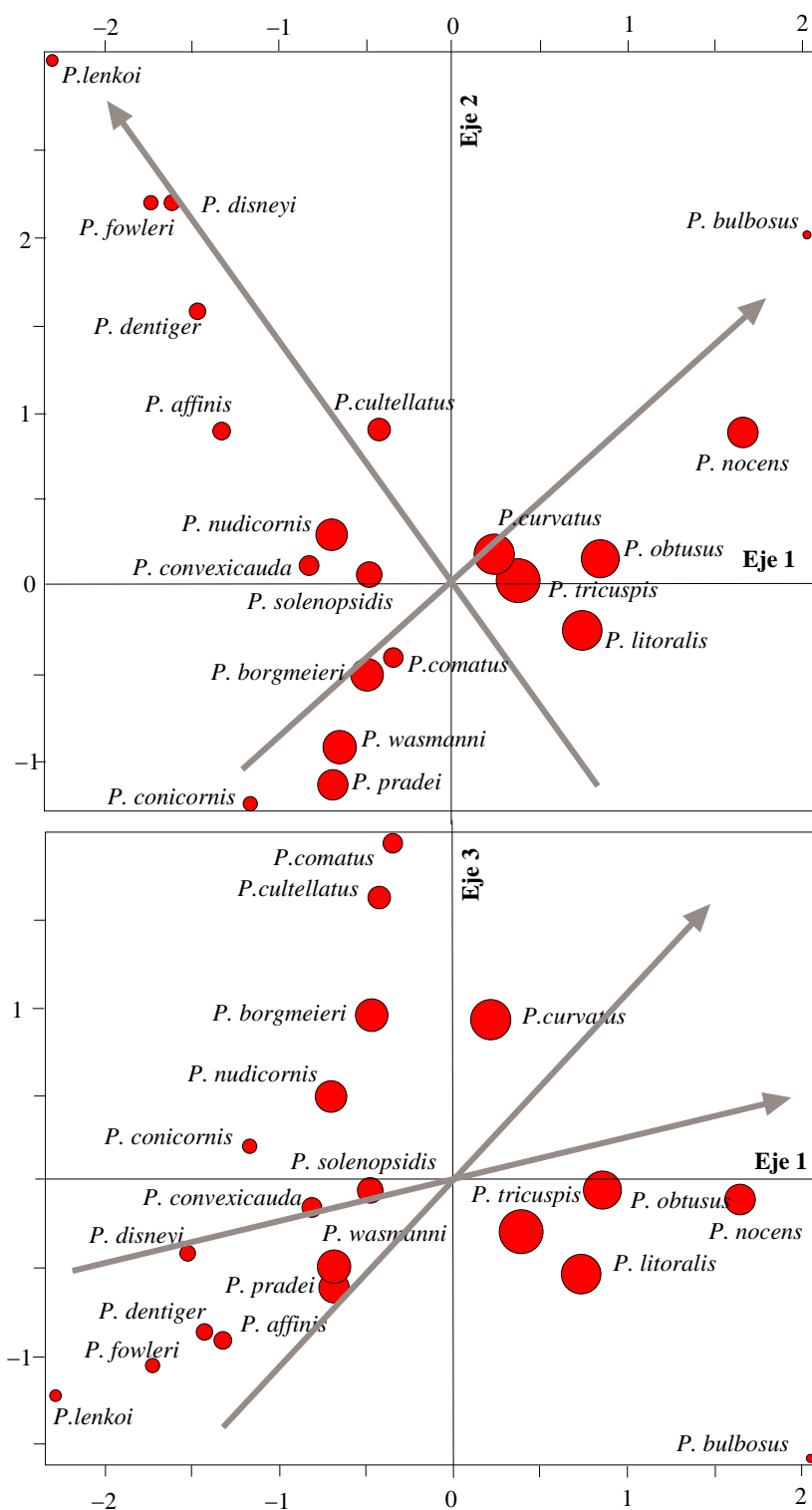
muestreo en torno a Buenos aires, San Pablo y Corrientes, no se cumpliría el supuesto de que la distribución de puntos de muestreo es al azar. Debido a ello, muy probablemente puedan aparecer otras especies no descritas si se siguen haciendo colectas en zonas poco muestreadas previamente. Cabe también considerar la posibilidad de que existan otras nuevas especies de hospedadores diferentes de las presentes en las áreas mas intensamente muestreadas, lo cual podría generar un número mayor aún de especies de parasitoides.

Los resultados de la ordenación guardan bastante congruencia con los de clasificación cuando se trata de especies pertenecientes al cerrado (grupo en la tabla 1.1 y figura 1.7). Sin embargo éstos últimos fallan en separar entre sí las especies de rangos de distribución muy grandes que aparecen invariablemente juntas independientemente del criterio de separación utilizado. Esto puede ser en gran parte por que el área de distribución de algunas de estas es similar al de toda el área muestreada (*tricuspis*, *curvatus*), y por lo tanto, estaría relacionado con el hecho de que al ocupar la mayor parte del área de estudio estas especies coincidan en su distribución con la de la mayor parte (o todos) los hospedadores potenciales, provincias fitogeográficas, y tipos de clima. En ese sentido las ordenaciones son más robustas dado que permiten distinguir mejor entre estas especies que los métodos de clasificación.

La regla de Rapoport parece cumplirse para este grupo de especies, en especial si se utilizan estimaciones de áreas en lugar de rangos latitudinales. Dado que los rangos no son independientes de la posición latitudinal, y son mas sensibles a un “*mid domain effect*”, deberían preferirse las estimaciones de áreas. Este efecto geométrico aparece en forma muy marcada, aun cuando se utilizan áreas (figura 1.8), debido principalmente a que varias especies se encuentran presentes en toda la zona de estudio. En cambio, es muy notoria la menor cantidad de especies en la mitad sur del rango debido a la pequeña cantidad de especies endémicas de Argentina (1), en contraste con Brasil (6), de forma que el típico triángulo por el cual las especies de mayor distribución tienden a agruparse en el medio del rango (Colwell y Lees, 2000), esperable en caso de que la distribución de las especies fuera simétrica en torno al punto medio de muestreo, queda entonces convertido en una cuña. Esto es probablemente consecuencia de la existencia de un gradiente latitudinal de riqueza de especies, y de tamaño de sus áreas y rangos de distribución. Por otro lado dentro del contexto en que se ha estado analizando esta regla, ignorar la presencia del “*mid domain effect*” puede conducir a una interpretación equivocada de los resultados dado que las especies de más amplia tolerancia quedan inevitablemente situadas en el medio del gradiente, cualquiera sea éste. Ello es debido a que usar sólo el punto medio produce una perdida de información muy grande que puede llevar en muchos casos a resultados absurdos. Por ejemplo una consecuencia de tomar sólo el punto medio como referencia para caracterizar a una especie como el *Homo sapiens*, cuya extensión de distribución latitudinal va de un polo a otro, es que quedaría caracterizada como una especie propia del ecuador, olvidando todos los diferentes tipos de habitas en la que se encuentra.

Por lo tanto, es importante tratar de entender este tipo de patrones, no como gradientes





**Figura 1.9:** Comparación entre el área de distribución y la posición en los gradientes. Aquí se presentan los gráficos de ordenación de los tres primeros ejes del CCA, superpuestos con las áreas estimadas de distribución de todas las especies de parasitoides. Las flechas grises muestran los gradientes presentados en la figura 1.6, la superficie de los círculos es directamente proporcional al área de distribución estimada de cada especie en la tabla 1.5.

latitudinales o longitudinales, sino como gradientes de clima (Whittaker et al., 2001), de esta manera se deben interpretar los resultados de la regla en conjunto con los de bioclimatología. El estadístico de Mantel, mostró que puede existir una relación significativa entre la posición de las especies dentro del conjunto de gradientes, de estacionalidad o de estrés, con el tamaño de su nicho fundamental en el sentido de Hutchinson (Hutchinson, 1957; Pulliam, 2000). Este resultado es importante, pues descarta la ausencia de gradientes mediante el uso de los modelos nulos y permite identificar el sentido del gradiente e interpretarlo en el contexto de la biología de estos parasitoides.

Si en el mismo diagrama se presentan los resultados del CCA, y los de estimación de áreas (figura 1.9) se encuentra una relación entre la posición de las especies en los gradientes de clima y su área de distribución. Se puede observar que las especies de mayor extensión en su distribución tienden a situarse cerca del origen de los puntos de coordenadas, esto es debido a la existencia de otro “*mid domain effect*” multidimensional dentro de los análisis multivariados, donde estas especies, como están presentes en gran parte de los puntos de muestreo, suelen tener correlaciones bastante débiles con la mayor parte de las variables, en contraste con las especies de áreas de distribución más pequeñas que suelen tener correlaciones fuertes con las variables que muestran valores extremos en sus áreas de distribución. Pese a ello es evidente un “*corrimiento*” de la posición de las especies de gran distribución en el sentido de una mayor estacionalidad principalmente térmica, o de clima seco (figura 1.9). Sin embargo este “*corrimiento*” no ocurre en el sentido de una estacionalidad hídrica, indicada por las precipitaciones, aunque sí, por una estacionalidad en el contenido de humedad del aire, indicada por el DPV (figura 1.6). Como la mayor estacionalidad en las precipitaciones corresponde al cerrado, donde los meses mas secos, son también los mas fríos, no se produce un DPV tan grande como en muchas zonas mas al sur, en Argentina, donde los meses mas secos se corresponden con los primeros meses cálidos. Como la mayor extensión longitudinal de este estudio es precisamente en las latitudes correspondientes al centro de Brasil, esta podría ser una posible causa de una ausencia de un efecto Rapoport longitudinal (que reflejaría un gradiente principalmente hídrico, entre la costa y el centro del continente), ya que en esas latitudes el gradiente sería más suave que en el sur.

La ausencia del efecto longitudinal podría tener otras causas posibles:

1. La estacionalidad térmica sería más importante que la hídrica como causa del efecto Rapoport.
2. Existiría una colinearidad entre variables relacionadas con la estacionalidad térmica, y las variables de humedad, dado que ocurre una mayor estacionalidad en los climas continentales, que son más secos que los oceánicos.
3. Existe además la posibilidad de que el área de distribución de las especies endémicas de las zonas más secas estaría siendo subestimada en relación con las de las zonas más húmedas, debido a la diferencia en los esfuerzos de muestreo, mayores en zonas húmedas.

Estos resultados guardan coherencia con trabajos previos (Ruggiero y Lawton, 1998; Diniz-Filho et al., 2002) donde se realizan análisis de rangos geográficos y riqueza de mamíferos (Ruggiero y Lawton, 1998) y aves rapaces (Diniz-Filho et al., 2002) y se propone un efecto de clima histórico, que añadido al actual explicarían la distribución actual de las especies para un área similar a la de este estudio. Diniz-Filho et al. (2002), también encontraron que la riqueza de Falconiformes y Strigiformes en la zona costera brasileña es mayor que la esperada bajo un modelo nulo. Mientras tanto, en el trabajo de Ruggiero y Lawton (1998) es notoria una fuerte variación en la resistencia ambiental, y en la anisotropía para la forma de las distribuciones geográficas que sigue una línea diagonal coincidente con la dirección de la diagonal árida nor-oeste sud-este que parece haber existido en Sudamérica en el mioceno. Esta línea coincidiría probablemente con la frontera entre las comunidades más ricas tipo brasileño de los Fóridos, y las comunidades más pobres del tipo argentino.

Los resultados presentados en este capítulo muestran una correspondencia entre los patrones de riqueza y los de distribución de las especies. Se detectó que la mayor parte de las especies endémicas, o de distribución restringida, se encuentran en zonas donde hay menos estrés ambiental. A medida que aumenta la estacionalidad, y periódicamente las condiciones se tornan menos favorables, se produce una selección de especies con mayores tolerancias a condiciones de estrés, lo que se traduce en mayores rangos geográficos de distribución, de manera tal que las especies de mayor área de distribución tienden a tener también mayores tolerancias climáticas, como predice la hipótesis de Stevens (1989, 1992).

Por lo tanto este trabajo sugiere que cuando se trata de elegir especies candidatas para el control de una plaga muy extendida geográficamente, es importante preferir una especie de parasitoide con un área de distribución muy amplia, por que no solo se supone que su nicho fundamental será mayor que el de las demás especies sino que además estaría más preparada que las especies endémicas para vivir en condiciones más adversas, cualquiera sean estas (sequías, temperaturas bajas, etc).

## Capítulo 2

### Introducción a los Capítulos 3, 4 y 5

Los estudios descritos en los capítulos que siguen conforman la segunda escala de análisis de esta tesis. Todos ellos se llevaron a cabo en la Reserva Ecológica Costanera Sur (RECS), y fueron realizados con el mismo conjunto de datos tomados a lo largo de un año de muestreos en esa área. Aunque basados en el mismo grupo de datos, los distintos análisis tienen por objetivo responder de distinta manera a diferentes preguntas, y permiten observar cómo diferentes metodologías de análisis, permiten analizar diferentes patrones, y complementándolas, compensar las falencias de los distintos métodos por sí solos.

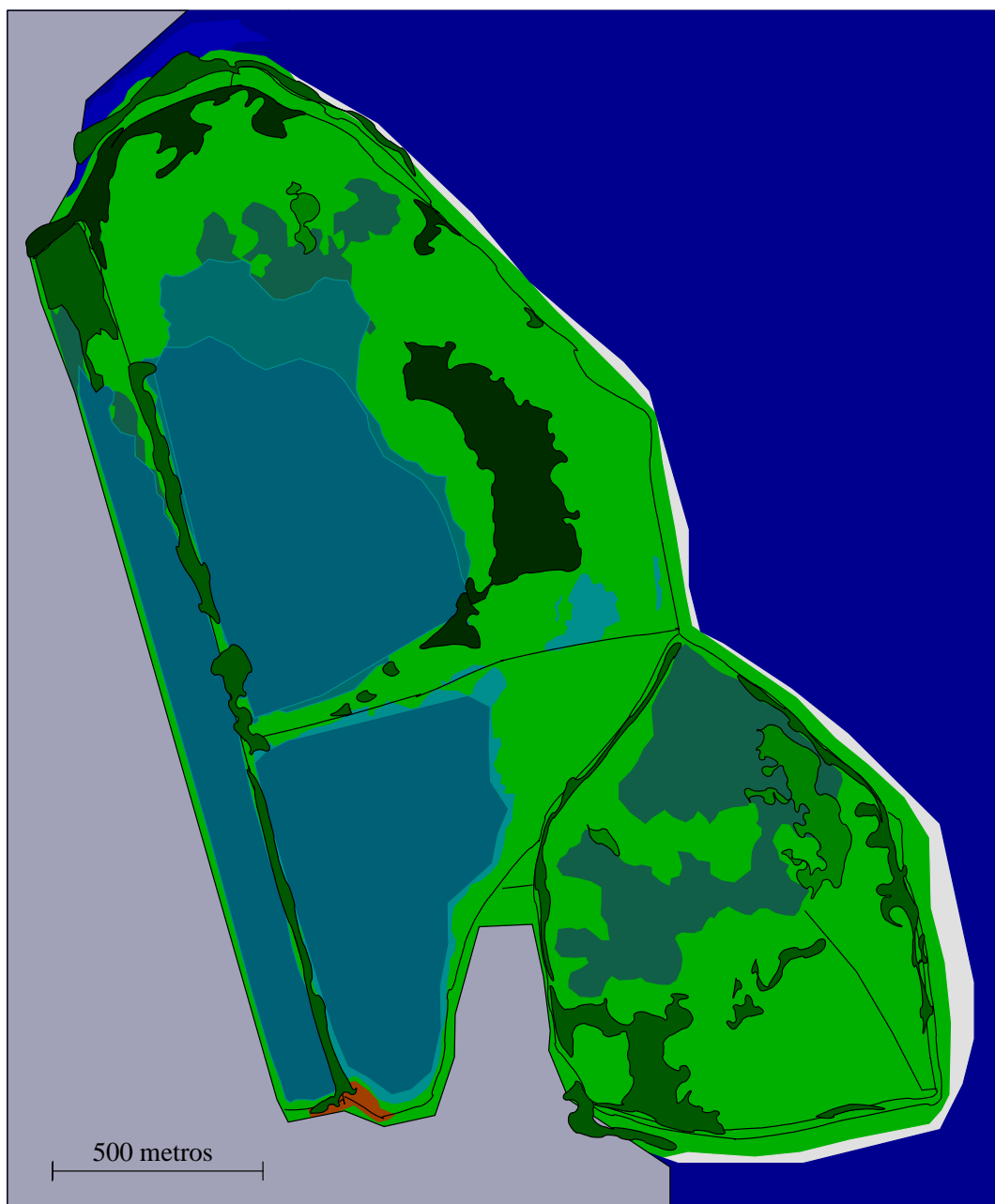
La RECS se encuentra situada en la costa del Río de la Plata, perteneciente a la Ciudad de Buenos Aires, a los 34.6 grados latitud sur y 58.3 longitud oeste. Fue creada a partir de tareas de rellenado a partir del año 1972 y declarada reserva natural por ordenanza municipal en 1985 (Faggi y Cagnoni, 1987).











El área total ocupada por esta reserva es de aproximadamente 360 hectáreas, 100 de las cuales están cubiertas por lagunas. Se encuentra dividida en tres recintos separados por terraplenes de mayor altura, sobre los cuales se encuentran los caminos de automóviles.

Faggi y Cagnoni (1987), hicieron un estudio completo de la estructura de la vegetación del lugar, y caracterizaron las principales comunidades vegetales del lugar. Sin embargo en los años posteriores, los repetidos incendios ocurridos en el lugar cambiaron la distribución de las comunidades vegetales, siendo la mayoría de ellas reemplazada por cortaderales (buscar una cita para ello) *Cortaderia seollana*, la cual se halla presente en todas las áreas con la excepción del interior de los cuerpos de agua permanente de más de 1 metro de profundidad.

Además de los cortaderales, en el interior de esas zonas se encuentran algunos bosques pequeños, junto con totorales, lagunas y arboledas rodeando gran parte de los caminos. Se puede considerar que la mayor parte del terreno encerrado por terraplenes es anegadizo, o con agua a poca profundidad de la superficie.

De esta manera la distribución actual de las comunidades vegetales en la reserva es como se muestra en la figura 2.1.



- |   |  |   |  |
|---|--|---|--|
|  | Cortaderal de <i>Cortaderia seollana</i> |  | Mosaico de bosque de <i>Salix humboldtiana</i> , cataisal de <i>Polygonum spp.</i> , y totoral de <i>Typha latifolia</i> |
|  | Bosque de <i>Tessaria integrifolia</i>   |  | Mosaico de totorales de <i>Typha latifolia</i> , y cortaderas de <i>Cortaderia seollana</i>                              |
|  | Lagunas mayores                          |  | Mosaico de bosques y arbustales de <i>Ricinus comunis</i> y <i>Baccharis salicifolia</i>                                 |
|  | Charcas y lagunas menores                |  | Suelo desnudo  |
|  | Rio                                      |   |  |
|  | Caminos de automoviles                   |   |  |

**Figura 2.1:** Comunidades vegetales de la RECS caracterizadas de acuerdo a (Faggi y Cagnoni, 1987). Las comunidades fueron delimitadas utilizando la fotografía aérea que se utilizó como base para confeccionar los mapas del área.

# Capítulo 3

## Análisis espacial de la relación Parasitoide/Hormiga

### 3.1. Resumen

El objetivo de este trabajo fue comprender la relación entre el comportamiento de búsqueda de presas por parte de los parasitoides del género *Pseudacteon*, y la estructura espacial, tanto de sus poblaciones y comunidades como la de sus hormigas hospedadoras, *S. richteri*.

Se relacionaron las características de estas estructuras espaciales con las distintas estrategias de búsqueda de presas de cada especie de parasitoide, si preferían buscar a sus presas sobre los senderos de alimentación de *S. richteri* (Fóridos de camino), o directamente sobre los hormigueros (Fóridos de nido), con el objeto de obtener una explicación comportamental de los patrones observados. Luego se realizaron análisis de asociación de las especies de los senderos de alimentación de *S. richteri* (Fóridos de camino), o directamente sobre los hormigueros (Fóridos de nido), para de esta manera, obtener una explicación comportamental de los patrones observados. Luego se realizaron análisis de asociación de las especies de parasitoides entre sí, con la disponibilidad estimada de *S. richteri*.

Se planteó entonces la hipótesis de que las especies de parasitoides que preferían buscar sus presas en los senderos, formaban estructuras espaciales de un tamaño mayor que las especies especializadas en buscarlas en los nidos.

Con esos objetivos se estudiaron las estructuras espaciales de estas poblaciones y las de su hormiga hospedadora, por medio de análisis SADIE, combinados con métodos geoestadísticos.

Los resultados mostraron que no hubo una relación significativa entre el tipo de estrategia de búsqueda de presas y el grado de agregación en el espacio de las especies de parasitoides. Tampoco se encontró una estructura espacial de parches, aunque sí de huecos.

Sin embargo, la especie de parasitoide presente en el mayor número de sitios, mostró preferencias por buscar sus presas en los caminos. Es por lo último que se cree que la resolución espacial del trabajo no fue suficiente para discriminar este tipo de estructuras. Otros fac-

tores no tomados en cuenta en este análisis, como el tiempo y el clima, a su vez podrían haber influido en aumentar la varianza en los datos, lo que tal vez impidió observar un patrón significativo.

Las especies de parasitoides, no se separaron entre sí por sus estrategias de búsqueda de presas, sino que formaron tres gremios homogéneos en cuanto al tamaño corporal de sus especies integrantes, pero que estaban compuestos por especies con ambos tipos de estrategia de búsqueda de presas. Este último resultado permitiría interpretar a la estrategia de búsqueda como una forma de evitar la competencia entre especies de características similares, y podría ser que desempeñase un rol secundario en la formación de un patrón espacial de estas especies de parasitoides.

## 3.2. Introducción

Los ecólogos examinan los patrones espaciales de las especies y las comunidades en orden de entender los mecanismos que controlan la distribución de las especies (Legendre y Legendre, 1998). Dado que en general la aleatoriedad o la ausencia de un patrón espacial indican la ausencia de procesos, es regla general que se encuentren evidencias de heterogeneidad espacial cuando se hacen análisis de este tipo (Perry et al., 2002).

Actualmente se entiende que la distribución de las especies resulta de la acción combinada de varias fuerzas, muchas de las cuales son externas, mientras que otras son intrínsecas a la comunidad o población (Legendre y Legendre, 1998). En el primer tipo de fuerzas encontramos procesos como la respuesta a una heterogeneidad propia del ambiente (Perry et al., 2002), respuestas a eventos de tipo histórico, o gradientes ambientales (Legendre y Legendre, 1998). Entre los factores intrínsecos a la comunidad, se pueden hallar, interacciones entre diferentes niveles tróficos, o respuestas ante competidores. Este tipo de respuestas pueden estar reflejando una heterogeneidad en la distribución de las presas, la presencia de un competidor, o estrategias de escape a depredadores.

Finalmente entre las fuerzas internas a las poblaciones que pueden provocar la presencia de una estructura espacial, encontramos factores demográficos puros, que podrían provocar la agregación de los individuos de una población en un determinado lugar, porque su velocidad de reproducción supera su capacidad o su motivación a dispersarse, o "*viscosidad de las poblaciones*" (Van Baalen y Hochberg, 2001; Rosenheim et al., 1989), o factores comportamentales, como estrategias de reparto de recursos, territorialidad, evitación de la endogamia, o competencia entre parientes (Clobert et al., 2001).

De la mano con el desarrollo de computadoras de cada vez mayor capacidad de cálculo, en los últimos años se ha producido un gran desarrollo de metodologías para analizar y mensurar estructuras espaciales de diferente tipo, incluyendo métodos originados tanto en la ecología (SADIE), como en otras disciplinas, como la geología (geoestadística), geografía (autocorrelación de Moran, y Geary), física (periodogramas, análisis de Fourier), entre otras (Liebhold

y Gurevitch, 2002; Dale et al., 2002).

Este nuevo universo de metodologías, permite no sólo eliminar el efecto del espacio cuando se trata de inferir los mecanismos y procesos subyacentes, sino además estudiar el efecto del espacio en sí mismo (Liebhold y Gurevitch, 2002).

Es importante cuando se trata de controlar un animal plaga, conocer las propiedades de su distribución y tratar de analizar las causas que conducen a las distintas estructuras en el espacio. May (1978) sugirió que una dinámica de parches puede estabilizar localmente modelos de hospedador-parasitoide. Por lo tanto sería importante conocer las características de la estructura espacial de las poblaciones de los agentes de control biológico en su hábitat nativo cuando se trata de predecir si un determinado depredador puede llegar a ser un agente de control exitoso, debido a que nos proporcionaría datos acerca de la estabilidad de su dinámica poblacional, y su capacidad de colonizar nuevos sitios en los que se encontrara su presa.

En el sistema *Solenopsis* – *Pseudacteon* se han descrito diferentes tipos de estrategias de búsqueda de presas y comportamientos entre especies de parasitoides. Estas varían entre sí tanto en agresividad y efectos inmediatos causados a sus hormigas-presa por la acción de oviposición (Wuellner et al., 2002) como en el tipo de lugar en el que suelen buscar a sus presas. Dentro de este último tipo, se han descrito las preferencias de algunas especies de *Pseudacteon* por buscar sus presas directamente sobre los hormigueros de *Solenopsis*, y las de otras por hacerlo sobre los senderos que estas hormigas forman cuando salen a buscar alimento sobre la superficie (Orr et al., 1997). Las comunidades estudiadas tienden a tener consistentemente especies de parasitoides con ambos tipos de estrategia (Orr et al., 1997; Folgarait et al., 2002b). Este tipo de comportamientos han sido propuestos junto con la elección de distintos tamaños de hormigas para oviponer, como una de las causas de la diversificación del género *Pseudacteon* (Porter et al., 1995; Folgarait et al., 2002b).

**Objetivos** Fue el objetivo de este trabajo analizar el efecto que puede provocar la presencia de diferentes estrategias de búsqueda de presas sobre la estructura espacial de las poblaciones de parasitoides, y su efecto en la formación de una estructura de gremios.

Se plantea aquí la posibilidad de que debido a que la mayor disponibilidad de hormigas es en el entorno de los hormigueros, las especies que se especializan en buscar a sus presas en los senderos, se vean obligadas a recorrer distancias mayores para realizar el mismo número de oviposiciones, que las que se especializan en atacar sus presas sobre los hormigueros. Ese comportamiento, puede conducir a una mayor vagilidad de las especies de sendero en relación con las de nido, por lo cual las poblaciones de las primeras tendrán una mayor capacidad de dispersión que las últimas. De esta manera las especies de camino, podrían formar estructuras espaciales de un tamaño mayor, mientras que las de nido tenderían a formar parches pequeños, y a estar agregadas en torno a unos pocos sitios, con mayor abundancia.

Para poner a prueba esta hipótesis, se analizó la estructura espacial de todas las especies de la comunidad de parasitoides de la RECS, su grado de agregación y su estructura de parches.



Luego se analizó el grado de asociación de las especies de parasitoides entre sí, y con la abundancia de sus hospedadores, tanto en número de nidos, como sobre cebos (que estimarán la disponibilidad de presas para los parasitoides de camino). Se determinó si existía algún tipo de segregación del uso del espacio, y finalmente se estimó si esta partición del espacio conduce a la existencia de algún tipo de estructura de gremios.

### 3.3. Materiales y métodos

#### 3.3.1. Lugar de trabajo

El trabajo fue llevado a cabo en la Reserva Ecológica Costanera Sur, según se ha descrito en el capítulo 2.

#### 3.3.2. Metodología de muestreo

##### Distribución de las muestras

En dicho lugar cada mes entre Diciembre del 2000 y Noviembre del 2001 se realizaron, dependiendo de las condiciones meteorológicas, entre 30 y 40 relevamientos en sendos cuadrantes de 10 x 10 metros de lado. La ubicación de los cuadrantes fue determinada por azar, mediante la asignación de valores aleatorios de latitud y longitud. Fueron utilizados aquellos que en el mapa se ubicaran en el predio de la RECS, en lugares que no fueran cuerpos de agua abiertos y sin vegetación, ni se encontraran ubicados en el medio de los caminos de los automóviles. Los datos de latitud y longitud, eran cargados en un GPS, y una vez en el campo, éste era utilizado para ubicar el cuadrante de muestreo en el terreno.

Los muestreos realizados en los meses más fríos (junio, julio, agosto y septiembre), fueron descartados de este análisis, puesto que la abundancia de parasitoides disminuye significativamente y la mayor parte de las especies (5 de 6) parecen entrar en diapausa (Folgarait et al., 2003). De esta manera quedaron 298 cuadrantes que se utilizaron para el análisis de estos datos. La resolución del trabajo fue calculada como la distancia media de cada cuadrante a su vecino más cercano, como se explica en la sección 0.5, ecuación 1 (Tabla 3.1).

##### Métodos de campo

Para distinguir el tipo de disponibilidad de hospedadores de los parasitoides, éstos se capturaron utilizando dos metodologías diferentes:

**Cebos** Para cuantificar la abundancia de *S. richteri* fuera de los nidos (presas de los Fóridos de camino), se colocaban en posiciones al azar dentro del cuadrante, 4 cebos de carne (Viandada Swift) para atraer a las hormigas que se encontrasen buscando alimento.

**Tabla 3.1:** Parámetros de la escala espacial de este capítulo

Extensión	2797.60 metros
Grano	10 metros
Resolución	46.04 metros

Los parámetros de la escala del análisis espacial de los análisis descritos en este capítulo, calculados según se describe en la sección 0.5 de la introducción. La extensión total del área de estudio es igual a la distancia entre el par de puntos más alejados entre sí, el grano, es el tamaño de los cuadrantes, y la resolución, la distancia media al vecino más cercano.

**Nidos** La abundancia de presas de los Fóridos de nido, fue cuantificada registrando el número de hormigueros de *Solenopsis richteri*. En caso de haber hormigueros, éstos eran disturbados y se les colocaba un cebo similar al anterior para mantener las hormigas trabajando en el exterior.

Sobre todos los nidos, y en los cebos, se procedía a la captura de los parasitoides durante 2 horas. Los cebos y los nidos eran inspeccionados a intervalos de 20 minutos durante ese período. Como estos parasitoides tienden a permanecer sobre sus presas un tiempo mayor que los intervalos entre visitas, se asume que se capturaron casi todos los parasitoides atraídos. Los parasitoides capturados eran determinados a nivel de especie mediante una lupa de mano en el campo y luego liberados al final del muestreo en el mismo cuadrante en que fueron capturados.

### Mapas y georreferenciado

Los datos tomados en el campo fueron superpuestos con mapas realizados mediante una digitalización de fotografías aéreas del área de trabajo adquiridas en el Instituto Geográfico Militar. La digitalización y los mapas fueron realizados mediante el Xfig (Smith, 2001). El georreferenciado, los datos de Latitud y Longitud, y todos los mapas, fueron realizados utilizando el elipsoide wgs84 (Kirvan, 1997).

### 3.3.3. Análisis estadístico

#### Descripción de las variables

Se realizaron los análisis sobre nueve variables, éstas eran:

1. El número de hormigueros por cuadrante (*Solenopsis* nidos).
2. El número de cebos ocupados por *Solenopsis richteri* (*Solenopsis* caminos).
3. La suma de las dos primeras variables estandarizadas por los valores máximos y mínimos (*Solenopsis* total) como un indicador de abundancia total de *Solenopsis*.

4. Finalmente 6 variables más correspondientes al número de individuos de cada una de las especies de *Pseudacteon* (*P. borgmeieri*, *P. comatus*, *P. curvatus*, *P. nudicornis*, *P. obtusus*, *P. tricuspis*) capturados en cada cuadrante.

Los análisis se hicieron en dos etapas, en primer lugar se hicieron los análisis univariados, y luego se estudió la asociación entre todas las variables mediante índices de asociación y análisis multivariados. Para estos análisis se utilizaron tanto técnicas estadísticas clásicas como el índice de dispersión de la media/varianza, como técnicas geoestadísticas, y análisis de patrones espaciales mediante el uso del sistema SADIE (Spatial Analysis by Distance IndicEs) (Perry, 1998).

Los métodos que forman parte del sistema SADIE son más adecuados para el tipo de datos que se analizaron aquí, en comparación con las técnicas geoestadísticas solas, debido a que están diseñados especialmente para ser utilizados con datos de abundancia, en los cuales la variable es de tipo discreto, y sólo puede tomar valores enteros (Perry, 1998). Este tipo de métodos se basa en la distancia total que deben recorrer los individuos de una especie, para alcanzar algún tipo de distribución en el espacio, especialmente una distribución de tipo regular, o una del tipo completamente agregado, proveyendo dos tipos de índices de no aleatoriedad, distancia a la regularidad o a la agregación, donde la distancia a recorrer es dividida por la media obtenida luego de una serie de aleatorizaciones (Perry, 1998). También se utilizaron otros métodos derivados de estos índices, como lo es el de los “red-blue plots” (Perry y López-Granados, 1999), donde los valores del índice de agregación para cada punto son utilizados para estimar la existencia de parches o huecos en la distribución de los individuos, y provee una prueba estadística de la significación de este patrón. Finalmente también se utilizará el índice de asociación SADIE entre especies (Perry, 1997). Éste fue elegido en lugar de los coeficientes de correlación, porque considera explícitamente el espacio en el cálculo de la asociación entre las variables.

### Análisis univariados

Sobre éstas variables se realizaron los siguientes análisis:

1. Se realizó la estadística descriptiva de las 9 variables estudiadas, calculándose, la sumatoria de todos los datos, el número de cuadrantes en los que se encontró cada especie, la abundancia media y la varianza.
2. Se calculó el grado de agrupamiento de los parasitoides de las siguientes maneras:

**Dispersión entre cuadrantes** Calculado mediante la razón media/varianza ( $\frac{\bar{x}}{s^2}$ ).

**Dispersión en el espacio** Calculado a través de los índices de dispersión SADIE (Perry, 1995). Esta metodología provee dos tipos de índices (Perry, 1995)

- Un índice de distancia a la regularidad, calculado como la distancia media a la máxima regularidad que deben cubrir todos los individuos de una especie dada, dividido por la misma distancia esperada por azar, mediante aleatorizaciones (**índice de distancia media a la regularidad ( $I_x$ )**).
- Otro índice similar, pero esta vez se calcula la distancia media que deben cubrir para agruparse todos los individuos en un punto situado en el centro del área de estudio (**índice de distancia media al agrupamiento ( $J_x$ )**).

Ambos índices SADIE reflejan cosas diferentes, el índice  $I_x$ , es el mejor indicador de agrupamiento versus regularidad, mientras que el índice  $J_x$ , es bueno indicando agrupamiento, únicamente si existe un solo parche, por lo que comparar ambos índices puede proveer información acerca de la naturaleza del tipo de estructura espacial encontrada.

3. Se calculó la correlación entre las variables indicadoras del tipo de estrategia de búsqueda de presas con el grado de agregación de las especies de parasitoides en el espacio, para probar si los diferentes tipos de comportamiento provocaban cambios en la distribución espacial de los parasitoides.
4. Luego se estudió la distribución en el espacio de las 9 variables, de dos maneras diferentes.
  - Mediante un análisis geoestadístico, utilizando variogramas indicadores en los cuales los valores de abundancia son reemplazados por valores de presencia (1), o ausencia (0) (Webster y Boag, 1992),
  - Mediante el sistema SADIE, se confeccionaron mapas de “*Red-blue plots*” (Perry et al., 1999), de forma de estudiar la presencia de “parches” y “huecos” en la distribución de estas especies en el espacio. Perry et al. (1999) consideran que un “*parche*” es un área donde la abundancia de una especie es significativamente mayor que la media del área de estudio, y un “*huevo*”, a su vez, es donde la abundancia es significativamente menor.

**Variogramas** Una vez realizados los variogramas, se procedió a su modelado. Se probaron 5 tipos de modelos para estos datos: gaussiano, esférico, exponencial, lineal, y efecto hueco que es un modelo oscilatorio amortiguado. Estos son los modelos básicos para el modelado de variogramas según Isaaks y Shrivastava (1989). Se eligió siempre el modelo que mejor ajuste mostrara, tomando como criterio, la menor suma de los cuadrados de la diferencia entre los valores observados y los estimados. En caso de que el “efecto nugget” de los variogramas fuera superior al 85% de la varianza total o “sill”, no se realizaba ningún tipo de mapa. En caso contrario, se procedía a realizar mapas de interpolación mediante Kriging. Todos estos análisis fueron realizados mediante el programa geo (ver apéndice en el CD-rom).

**Red–Blue Plots** El sistema SADIE provee una salida donde se encuentran detallados los valores de distancia observada hacia la regularidad dividida por la estimada en caso de una distribución aleatoria, obtenida de aleatorizaciones de los datos. Se considera que el valor 1.5 de las salidas del SADIE, corresponde a los puntos donde el grado de agregación es significativamente superior a la media. Mediante mapas de contornos se puede estimar el borde del área donde los valores superen 1.5, o sean inferiores a -1.5, delimitando de esa manera a los parches y huecos, pudiendo entonces calcular su superficie. A estos mapas se los llama de “*Red-blue plots*” porque los parches se representan en rojo, y los huecos en azul. Estos fueron confeccionados a partir del archivo cluster.dat, correspondiente a la salida del programa rbp.exe (Perry et al., 1999). Dado que los puntos estaban irregularmente distribuidos, se tuvo que realizar la interpolación entre puntos mediante Kriging (Isaaks y Shrivastava, 1989); para ello se utilizó la misma metodología que en el caso de los variogramas indicadores.

### Análisis de asociación y multivariados

- Las especies de parasitoides se clasificaron en función del tipo de estrategia de búsqueda de presas (Orr et al., 1995) como especies de “nido” o “camino”, calculada de las siguientes maneras:
  - Como la proporción de parasitoides de cada especie capturada sobre los hormigueros respecto del total ( $P_n$ ).
  - A partir de los índices de asociación espacial SADIE entre variables ( $X$ ), se calculó un índice SADIE de preferencia nido/camino ( $X_{\frac{c}{n}}$ ), como la razón entre el índice de asociación de una especie con la abundancia de nidos de *S. richteri* ( $Nx$ ), y el índice de asociación de esa especie con la abundancia de esta hormiga en los cebos ( $Cx$ ):

$$X_{\frac{c}{n}} = \frac{Nx}{Cx} \quad (3.1)$$

- Luego se calculó la asociación espacial entre las variables mediante el uso de los índices de asociación  $X$ , (Perry et al., 1999). Dado que el número de variables era superior a 2, la asociación entre todas ellas se calculó mediante un PCoA (Perry, com. pers.), que fue calculado según Legendre y Legendre (1998) mediante una rutina escrita en Numerical Python (Ascher et al., 2001)(ver apéndice en el CD). La matriz de similitudes utilizada para el PCoA, fue confeccionada utilizando los índices  $X$  de asociación entre todos los pares de especies.
- Por último, se relacionaron los indicadores del tipo de estrategia de búsqueda de presas con el grado de agregación mediante el coeficiente de correlación de Spearman. Se prefirió este coeficiente en lugar de el de Pearson, porque se deseaban comparar posiciones en el ranking.

## 3.4. Resultados

### 3.4.1. Distribución de las especies

Las especies estudiadas se encontraron ausentes en la mayor parte de los cuadrantes muestreados (tabla 3.2). La más extendida fue la hormiga hospedadora, presente en 98 puntos, 1/3 del total (tabla 3.2 y figura 3.1). Los parasitoides estuvieron presentes por lo general en lugares donde se encontraba su hospedador, con la excepción de *borgmeieri*, *curvatus* y *nudicornis*, que fueron capturados en algunos cuadrantes en los que *S. richteri* no fue registrada (1 para *borgmeieri*, 1 *curvatus*, 3 *nudicornis*), pero que se encontraban en las proximidades de zonas ocupadas por sus presas (figuras 3.1 y 3.2). La especie de parasitoide más extendida fue *P. nudicornis*, presente en 40 cuadrantes, pero la más abundante fue *P. curvatus* (tabla 3.2 y figura 3.2). *P. tricuspis* y *P. obtusus* fueron las menos abundantes (tabla 3.2 y figura 3.2).

**Tabla 3.2:** Estadística descriptiva de *S. richteri* y sus los parasitoides en la RECS

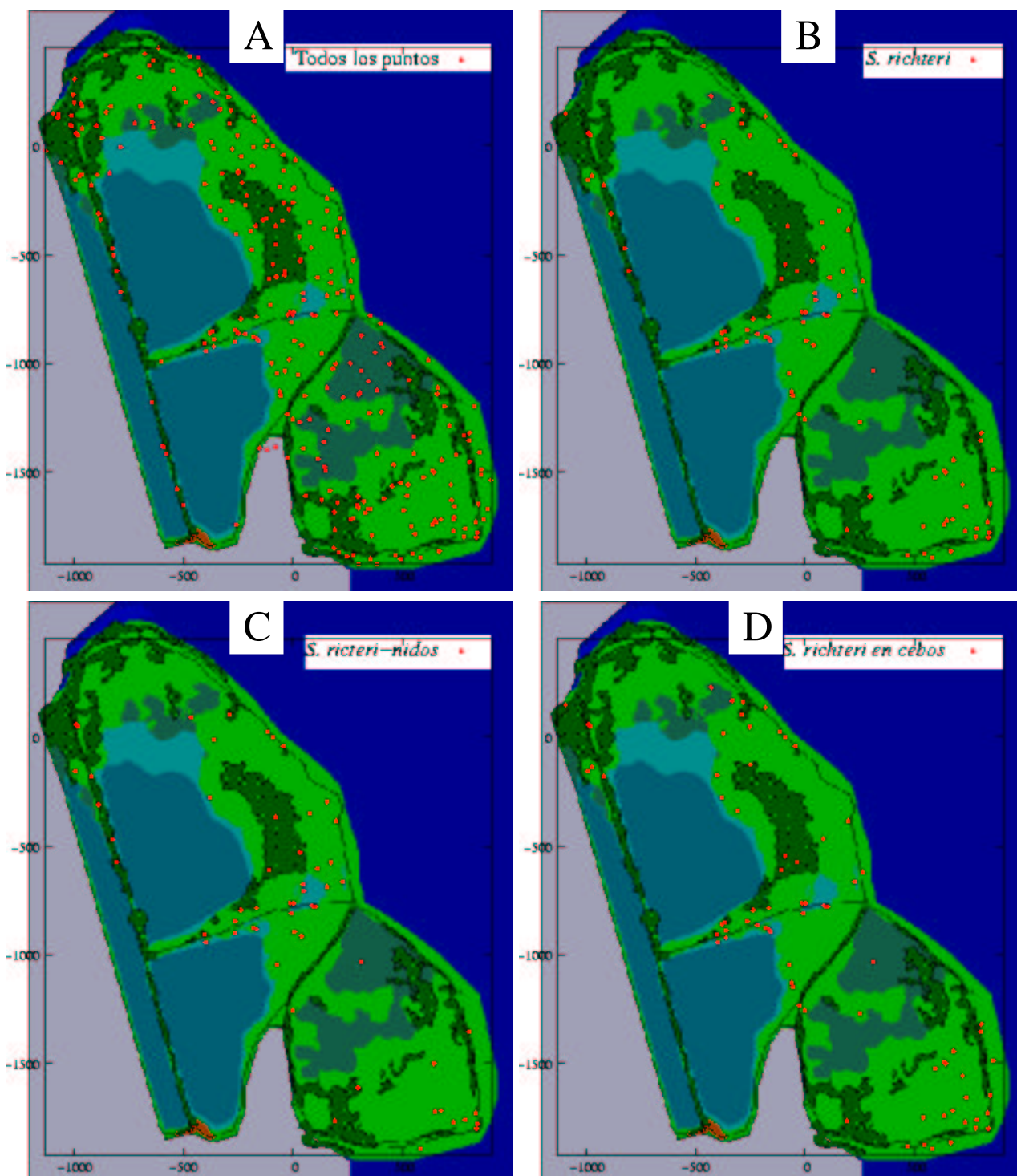
Especie	<i>Pr</i>	<i>Mx</i>	$\bar{x}$	$s^2$	<i>N</i>
<i>Solenopsis richteri</i>	98				
<i>S. richteri</i> -nidos	59	3	0.26	0.33	76
<i>S. richteri</i> -cebos	77	4	0.56	1.30	167
<i>P. borgmeieri</i>	19	23	0.26	2.91	78
<i>P. comatus</i>	16	6	0.11	0.40	33
<i>P. curvatus</i>	29	29	0.59	8.57	176
<i>P. nudicornis</i>	40	10	0.27	0.82	79
<i>P. obtusus</i>	5	3	0.02	0.05	7
<i>P. tricuspis</i>	7	5	0.05	0.17	16

Estadística descriptiva de las variables analizadas en los 298 puntos de muestreo de este capítulo. Primero están los tres indicadores de abundancia de *S. richteri*, y luego los estimadores de abundancia de las 6 especies de parasitoides. La variable *Pr* indica el número de puntos en los que cada especie estuvo presente, o que cada variable registró un valor distinto de 0, *Mx*, el valor máximo de cada variable,  $\bar{x}$ , la media,  $s^2$ , la varianza, y *N*, el número total de individuos.

### 3.4.2. Análisis univariados

Todas las especies de parasitoides mostraron una alta agregación entre cuadrantes, concentrándose la mayor parte de los individuos en unos pocos (tabla 3.2 y 3.3). Si se tomaba en cuenta el índice media/varianza, *P. borgmeieri* y *P. curvatus* fueron las especies con mayor nivel de agregación (tabla 3.3) mientras que el resto de las especies de parasitoides mostraron similares valores.

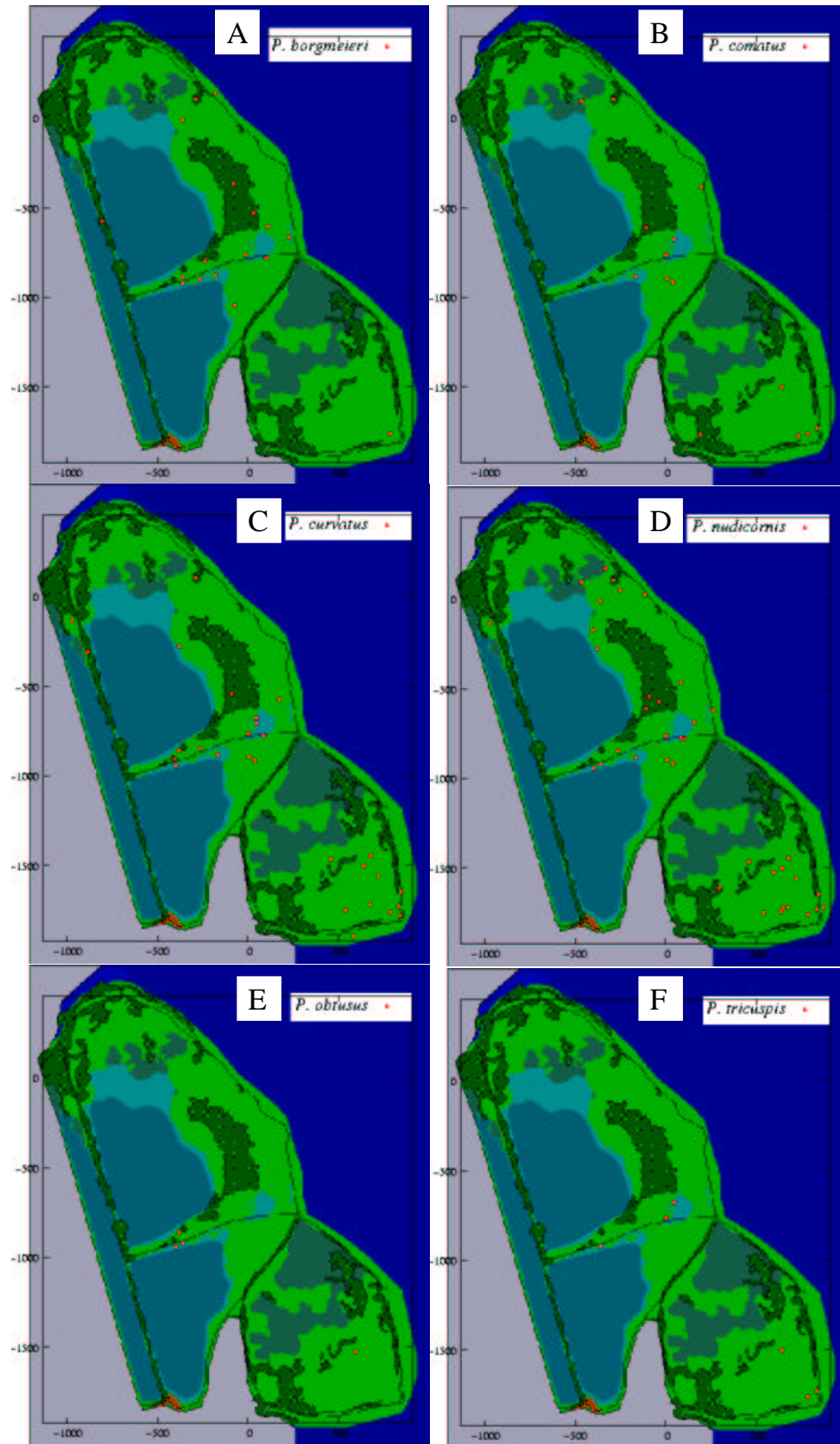
Por otro lado el índice global de agregación basado en la distancia a la regularidad *Ix*, no fue significativo para ninguna especie de parasitoide ni de hospedador, sólo en el caso de *P. nudicornis*, hubo una tendencia marcada en ese sentido (tabla 3.3). Los resultados con



**Referencias:**

■ Bañados      ■ Rio  
 ■ Totoral      ■ Edificaciones  
 ■ Cortaderal   ■ Lagunas   ■ Bosques y arboledas

**Figura 3.1:** Mapas de distribución de (a) todos los cuadrantes utilizados en este análisis, (b) todos los cuadrantes en los que estuvo presente *S. richteri*, (c) aquellos cuadrantes en los que se contabilizaron hormigueros, y (d) en los cuales *S. richteri* estuvo presente en los cebos



**Figura 3.2:** Distribución de todos los cuadrantes en los que estuvieron presentes las especies de parasitoides en la RECS, las referencias son las mismas que en el mapa 3.1



Tabla 3.3: Índices de dispersión entre par las especies estudiadas

Especie	$\frac{\bar{x}}{s^2}$	$Ix$	$P$	$Jx$	$P$	$Pn$	$X_{\frac{c}{n}}$
<i>Solenopsis richteri</i>							
nidos	1.30	1.31	0.099	1.21	0.003*		
cebos	2.32	1.32	0.095	1.00	0.474		
<i>P. borgmeieri</i>	11.10	1.05	0.344	1.69	0.012*	85.7	2.62
<i>P. comatus</i>	3.59	1.15	0.219	1.88	0.002*	97.0	1.64
<i>P. curvatus</i>	14.51	1.26	0.135	1.25	0.101	60.2	1.11
<i>P. nudicornis</i>	3.10	1.63	0.027	0.99	0.546	40.0	0.83
<i>P. obtusus</i>	2.13	0.99	0.426	1.10	0.437	00.0	0.56
<i>P. tricuspis</i>	3.21	1.39	0.084	1.07	0.429	81.3	0.58

Índices de agregación para todas las variables, el índice  $\frac{\bar{x}}{s^2}$  es igual a la varianza dividida por la media, el índice  $Ix$  es la medida de no aleatoriedad SADIE basado en la distancia a la regularidad, el índice  $Jx$  es otra medida de no aleatoriedad SADIE, pero basada en la distancia al agrupamiento,  $Pn$  es el porcentaje de parasitoides capturados sobre los nidos de *S. richteri*.  $X_{\frac{c}{n}}$  es la razón entre el índice  $X$  de asociación con la abundancia de hormigueros *S. richteri* y el índice  $X$  con el número de cebos ocupados por esa especie, siendo  $X$  la medida de asociación espacial SADIE entre dos variables. Los asteriscos indican cuando el grado de agregación fue significativamente diferente del esperado por azar ( $P > 0.05$ , prueba a dos colas).

el índice de agregación basado en la distancia a la agregación máxima  $Jx$ , muestran valores significativos para las especies *P. borgmeieri*, *P. comatus*, y para los nidos de *S. richteri*. Esto puede ser un indicativo de que estas especies tenderían a estar agrupadas en un sólo lugar, mientras que las demás se hallarían más dispersas, o formando varios agrupamientos (tabla 3.3). Fue notorio el hecho que *Solenopsis richteri* no tuviera valores significativos cuando se trataba del índice  $Ix$ , en cambio con el índice  $Jx$  lo fuera sólo para la variable de número de hormigueros por cuadrante.

Para cuatro de las seis especies de parasitoides estudiadas, más de la mitad de los individuos fueron capturados sobre los nidos (*P. borgmeieri*, *P. comatus*, *P. tricuspis* y *P. curvatus*, ver tabla 3.2), las otras dos (*P. nudicornis*, y *P. obtusus*), en su mayor parte sobre el camino, y en el caso de *P. obtusus*, fue capturada únicamente en los cebos. En cambio, cuando se utilizó como indicador de estrategia de búsqueda de presas el índice  $X_{\frac{c}{n}}$ , se distinguieron claramente dos grupos de tres especies, el primero (*P. borgmeieri*, *P. comatus*, y *P. curvatus*) asociado principalmente con los nidos, y el otro (*P. nudicornis*, *P. tricuspis* y *P. obtusus*), asociado con la presencia de *S. richteri* en los cebos (ver tabla 3.3).

Si se mira el índice de distancia a la regularidad, las especies de camino tendieron a estar más agregadas que las de nido, aunque en ningún caso ese índice fue significativo, ni tampoco fue significativa la correlación entre este índice y el  $Pn$  ( $r = -0.0286$  su  $p$  es: 0.9572), ni con el  $X_{\frac{c}{n}}$  ( $r = -0.0857$  su  $p$  es: 0.8717). En cambio, si se toma en cuenta el índice de distancia al agrupamiento, las especies de nido tendieron a estar más agrupadas, y para el caso de *P.*

Tabla 3.4: Resultados del modelado de los variogramas indicadores

Especie	modelo	rango	% nugget
<i>S. richteri</i> -total	hueco	373	82.5
<i>S. richteri</i> -nidos	hueco	537	95.7
<i>S. richteri</i> -caminos	hueco	347	84.2
<i>P. borgmeieri</i>	puro nugget	–	100
<i>P. comatus</i>	puro nugget	–	100
<i>P. curvatus</i>	puro nugget	–	100
<i>P. nudicornis</i>	hueco	238	89.5
<i>P. obtusus</i>	hueco	414	79.7
<i>P. tricuspis</i>	puro nugget	–	100

Modelado de los variogramas indicadores, el modelo es el que mejor ajustó de los 6 modelos básicos propuestos por Isaaks y Shrivastava (1989), para modelar variogramas. El % nugget, está calculado como la proporción de la varianza total no explicada por el modelo (“Efecto nugget”).

*borgmeieri* y *P. comatus* esta tendencia fue significativa, coincidiendo con la distribución de los nidos del hospedador. Pese a ello, las correlaciones con los indicadores de tipo de estrategia de búsqueda de presas no fueron significativas ( $r= 0.7143$   $P= 0.1108$  con la variable  $Pn$ , y  $r= 0.7143$   $P= 0.1108$  con la variable  $X_{\frac{e}{n}}$ ).

### 3.4.3. Resultados de geoestadística

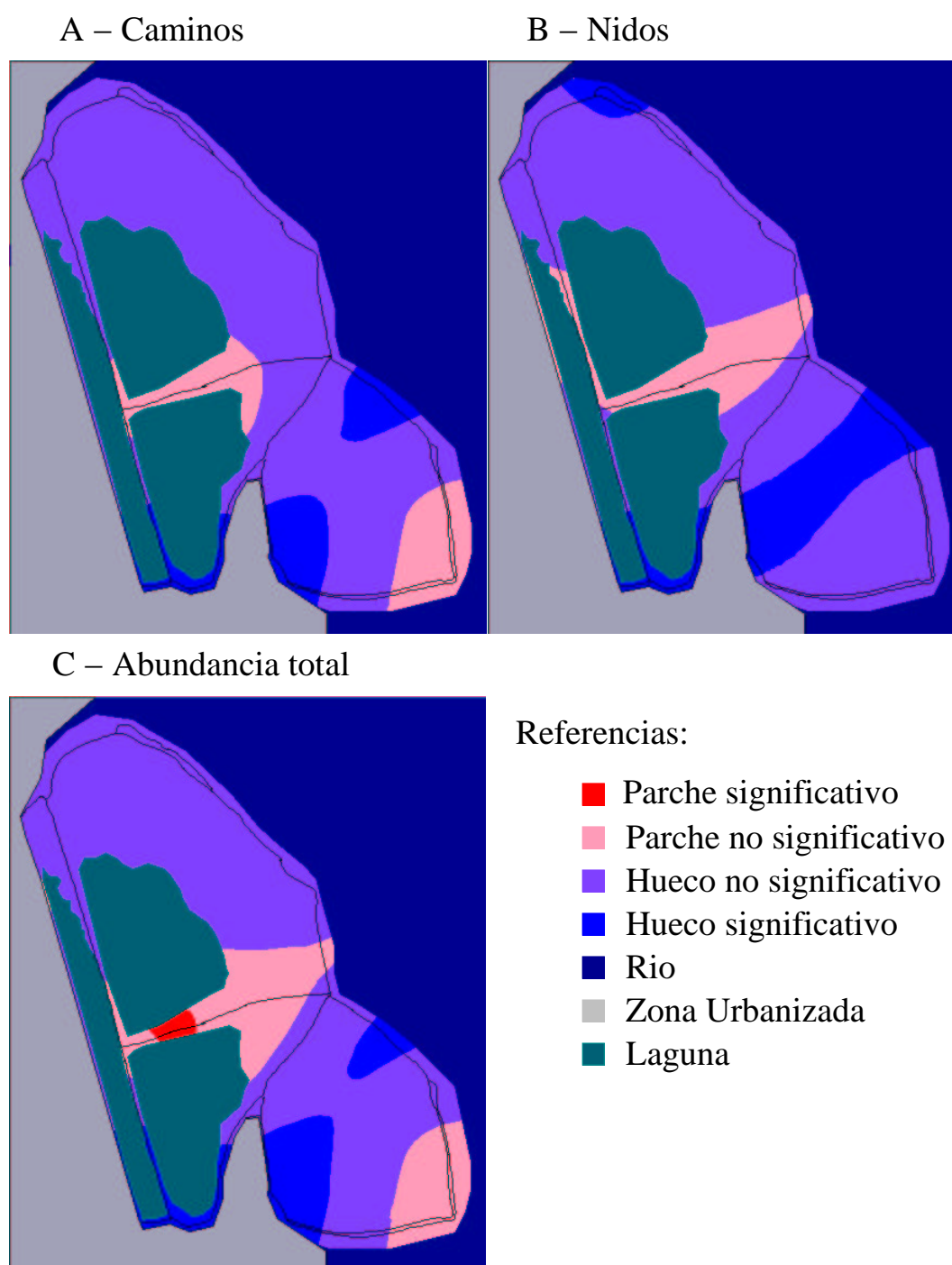
#### Variogramas indicadores

Los variogramas realizados mostraron un elevado nivel de ruido (ver tabla 3.4), como se observa por el alto valor del “efecto nugget”. En cuatro especies de parasitoides (*P. borgmeieri*, *P. comatus*, *P. curvatus* y *P. tricuspis*), los variogramas sólo se pudieron ajustar a modelos de ruido puro (puro nugget). En los casos en los que se pudo evidenciar alguna estructura espacial (para las variables relacionadas con la hormiga huésped, y los parasitoides *P. nudicornis*, y *P. obtusus*), el nivel de ruido nunca fue inferior al 79.7 % de la varianza total. Debido a ello, no se confeccionaron mapas por interpolación con este método. Por otro lado estas últimas variables, siempre ajustaron mejor a modelos de efecto hueco, que son indicadores de la existencia de pocos parches de gran tamaño (Radeloff et al., 2000).

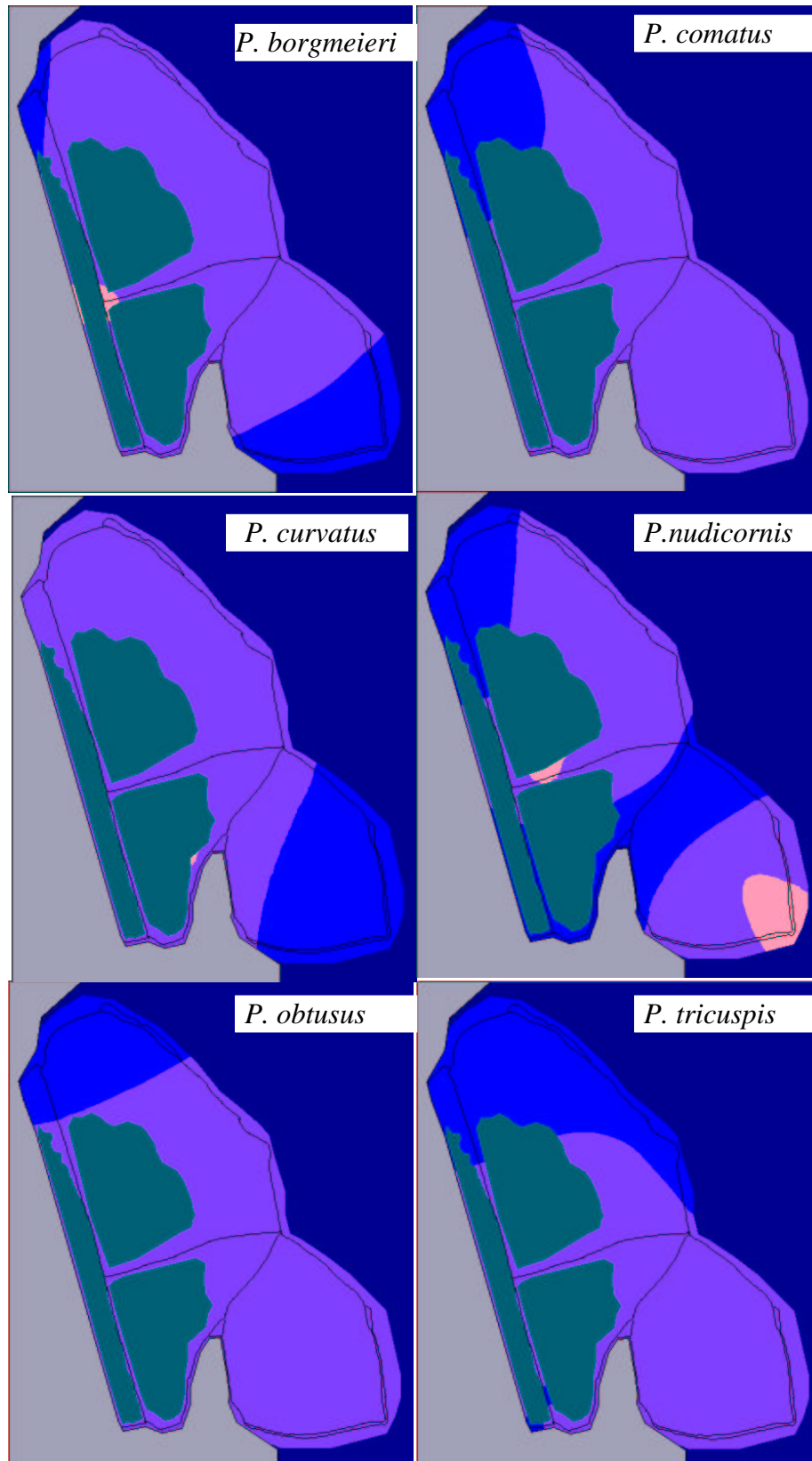
#### “Red-Blue plots”

Los variogramas obtenidos con este método luego de procesar los datos con el sistema SADIE mostraron un nivel de ruido mucho menor que con los métodos anteriores y sólo en el caso de la abundancia de nidos de *Solenopsis richteri* el efecto nugget, llegó a superar el 50 %.

Luego de realizar los mapas mediante Kriging, el hospedador formó un parche únicamente cuando se integraban los datos de cebos y de nidos en un solo índice de abundancia (figura 3.3).



**Figura 3.3:** Mapas de “Red-Blue” plots para *S. richteri*, teniendo en cuenta sólo la abundancia en cebos (camino) (A), en hormigueros (nidos) (B), y finalmente la abundancia total (C). Los colores indican los valores estimados del sistema SADIE, rojo y azul intensos, indican respectivamente la presencia de parches y huecos estadísticamente significativos. Los tonos lila y violeta, indican respectivamente zonas donde el valor de los puntos fue mayor a 0, pero menor a 1.5, y menor a 0, pero mayor a -1.5.



**Figura 3.4:** Mapas de “Red-Blue” plots para las seis especies de parasitoides (ver referencias la figura 3.3). Ninguna especie de parasitoides mostró parches significativos.

Tabla 3.5: Resultados de los “red-blue plots”

Especie	Cd. Azules	Cd. Rojos	modelo	rango	% nugget
<i>S. richteri</i> -total	75	33	esférico	594	35.1
<i>S. richteri</i> -nidos	90	20	gaussiano	571	54.0
<i>S. richteri</i> -cebos	79	30	lineal	479	42.3
<i>P. borgmeieri</i>	83	3	hueco	823	38.1
<i>P. comatus</i>	81	1	gaussiano	608	31.6
<i>P. curvatus</i>	74	7	gaussiano	677	38.6
<i>P. nudicornis</i>	125	22	gaussiano	447	49.7
<i>P. obtusus</i>	58	0	gaussiano	896	9.0
<i>P. tricuspis</i>	126	2	lineal	529	32.8

Resultados de los análisis utilizando el sistema SADIE. Los cuadrantes rojos indican el número de puntos en los cuales el valor de agregación fue mayor a 1.5 (parche), y los azules, los cuadrantes en los que este valor fue menor a -1.5 (hueco). Las columnas siguientes muestran el ajuste de los datos a los distintos modelos geoestadísticos (ver tabla 3.4).

En cambio, no se pudieron observar parches en ninguna de las variables correspondiente a las abundancia de los parasitoides (figura 3.4). Esto sorprende, dado que en varios cuadrantes el índice de agregación fue mayor al valor límite 1.5 para todas las especies excepto *P. obtusus*. Coherentemente con los resultados de los análisis de estadística descriptiva, la única especie de parasitoide que tuvo más de 20 cuadrantes con valores de agregación significativos fue *P. nudicornis*. El resto tuvo siempre menos de 10 cuadrantes en esas condiciones (ver tabla 3.5).

En cambio, en todos los mapas se observaron grandes “huecos” asociados a las zonas donde no se encontraba presente *Solenopsis richteri*. La presencia de huecos y no de parches, se relacionaría probablemente con los grandes rangos de los variogramas modelados, que exceptuando a *nudicornis*, en todos los demás especies de parasitoides, fueron iguales o mayores que los de sus hormigas hospedadoras (ver tabla 3.5). El rango tan grande de los variogramas lleva durante el cálculo de la interpolación, a promediar los pocos valores positivos mayores a 1.5 con un gran número de puntos con valores inferiores, lo que conduce a la desaparición de los parches en los mapas de interpolación. Es una característica del Kriging, producir una desaparición de los valores extremos durante la estimación (Isaaks y Shrivastava, 1989).

#### 3.4.4. Análisis multivariados

Los tres primeros ejes del PCoA, explican en conjunto un 68.2% de la distancia total (30.9%, el primer eje; 22.7% el segundo; y 14.6% el tercero). En dos primeros ejes del PCoA (53.6% de la varianza total), se observa una tendencia de las especies de parasitoides a asociarse más entre sí que con la disponibilidad de hospedadores (ver figura 3.5). Se distinguen allí en general cuatro grupos, el primero, formado por la presencia de *S. richteri* en nidos y caminos, el segundo por los parasitoides de tamaño pequeño (*P. comatus*, *P. curvatus*, y *P. nudicornis*),

**Tabla 3.6:** Valores de las variables en los tres primeros ejes del PCoA

Especie	Primer eje	Segundo eje	Tercer eje
<i>S. richteri</i> -nidos	0.080	-0.035	0.017
<i>S. richteri</i> -cebos	0.025	-0.076	-0.05
<i>P. borgmeieri</i>	0.108	0.047	-0.006
<i>P. comatus</i>	0.014	0.034	0.012
<i>P. curvatus</i>	-0.027	0.023	0.005
<i>P. nudicornis</i>	-0.012	0.002	-0.035
<i>P. obtusus</i>	-0.092	0.005	0.012
<i>P. tricuspis</i>	-0.095	-0.02	0.000
varianza explicada (%)	30.9	22.7	14.6

Valores estandarizados de los tres primeros autovectores del análisis de coordenadas principales.

el tercero por los menos abundantes (*P. tricuspis*, y *P. obtusus*), y el cuarto compuesto únicamente por *P. borgmeieri*. Los dos últimos grupos están exclusivamente formados por especies de tamaño grande. El tercer eje finalmente separa principalmente a la especie de parasitoide más extendida (*P. nudicornis*) de los demás parasitoides, y de sus hospedadores.

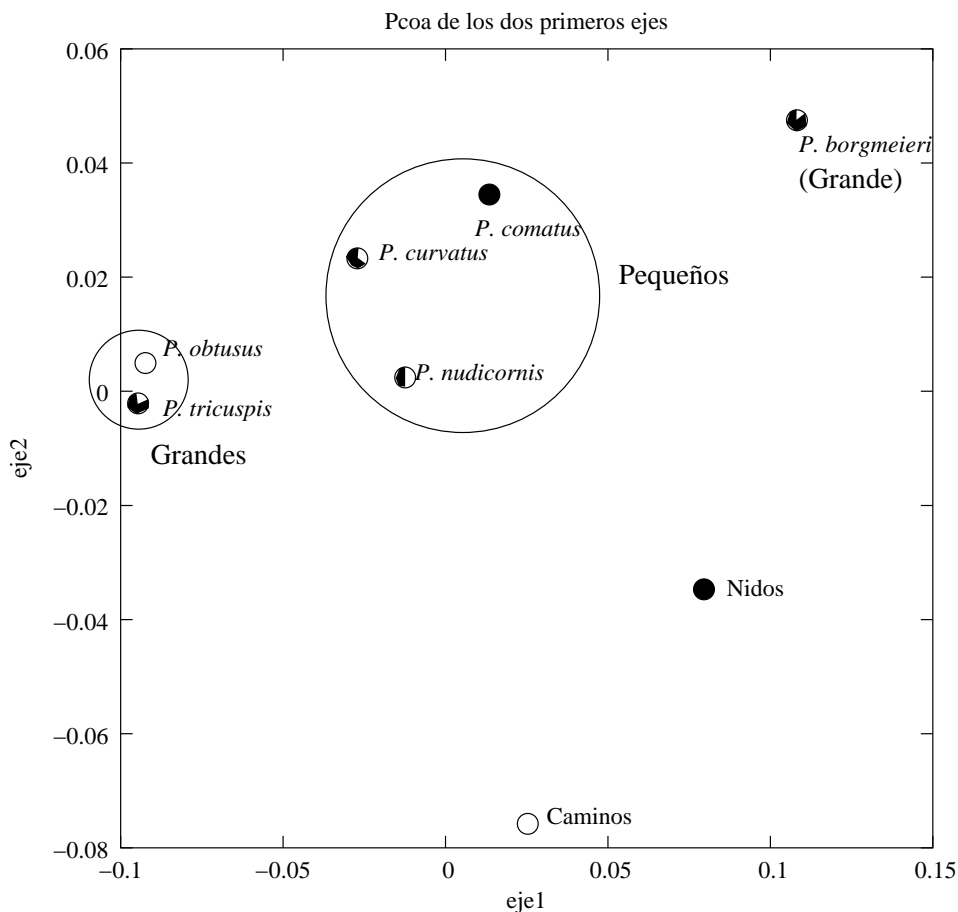
### 3.4.5. Correlaciones

No hubo correlaciones significativas entre los índices de asociación y los indicadores del tipo de estrategia de búsqueda de presas. Únicamente el grado de agregación por la varianza/media ( $\frac{\bar{x}}{s^2}$ ) tuvo una tendencia marcada, aunque no significativa en su correlación con la razón asociación nido/camino ( $X_{\frac{\epsilon}{n}}$ ).

**Tabla 3.7:** Correlación entre indicadores de estrategias de búsqueda de presas y de agregación

	% $Pn$	$P$ (%)	$X_{\frac{\epsilon}{n}}$	$P$ (%)
$\frac{\bar{x}}{s^2}$	0.600	20.8	0.771	7.2
$Ix$	-0.028	95.7	-0.086	87.1
$Jx$	0.714	11.0	0.714	11.0

Coefficiente de correlación de Spearman entre los índices de agregación y los indicadores del tipo de estrategias de búsqueda de presas, ninguna de las correlaciones fue significativa ( $P < 0.05$  prueba a dos colas).



**Figura 3.5:** Gráfico de los dos primeros ejes del PCoA. Los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales realizado a partir de los índices de similitud del sistema SADIE. Las áreas de los círculos indican, en el caso de las especies de parasitoides la proporción de éstos capturados sobre los cebos o los nidos. Las áreas blancas-negras están en relación directa a la proporción de parasitoides sobre los nidos (negros), o caminos (blanco) respecto del total.

### 3.5. Discusión

#### 3.5.1. Cuestión de Escalas

Aunque a la escala espacial a la que se realizó el estudio (es decir la combinación de la extensión del área de estudio, y la resolución del diseño experimental), no se encontraron estructuras de parches en la mayor parte de las variables medidas, la presencia de puntos con índices de agregación mayores a 1.5 entre los parasitoides (tabla 3.5) y la existencia de un “*nugget effect*” en los variogramas utilizados para hacer los mapas por interpolación pueden sugerir la existencia de estructuras espaciales de un tamaño menor al de la resolución de este estudio. Por otro lado, la presencia de un “*efecto hueco*” en muchos variogramas indicadores, así como también el amplio rango de todos ellos, podría indicar la existencia de otro tipo de estructuras espaciales de un tamaño mayor al de la extensión del área estudiada.

No hubo ninguno tipo de correlación significativa entre los indicadores del tipo de estrategia de búsqueda de presas y el grado de agregación en el espacio de los parasitoides. Únicamente hubo una tendencia marcada, entre el indicador  $Jx$ , de distancia a la regularidad y la proporción de parasitoides capturados sobre el nido (ver tabla 3.7). Esto último parecería reflejar el hecho de que en términos generales, las distribución espacial de las especies de parasitoides tendieron a reflejar la de su hospedador. Con la excepción de *P. tricuspis*, las especies que fueron capturadas mayormente sobre los nidos, estuvieron también más asociadas con éstos que con la abundancia de sus presas en los cebos. Este patrón también queda reflejado en su distribución espacial, donde las especies de “nido”, tienden a formar una sola zona de mayor abundancia, al igual que la abundancia de nidos, dada tanto por un alto índice  $Jx$  (indicador de la existencia de un único agrupamiento), en relación al  $Ix$ , como por la existencia de un único parche (no significativo), en las especies más abundantes. Mientras tanto las especies de “camino”, tendieron a mostrar dos zonas de mayor abundancia, de la misma manera que la distribución de *S. richteri* en los cebos, reflejada por unos índices  $Ix$ , y  $Jx$ , similares, y la presencia de dos parches (no significativos), en la distribución de *P. nudicornis* (tabla 3.5, figuras 3.3 y 3.4). De esta manera, la distribución de los parasitoides, reflejaría la distribución de la disponibilidad de hospedadores dada por su tipo de comportamiento de búsqueda de presas.

Aún cuando no hubo una relación clara entre el tipo de estrategias de búsqueda de presas y el nivel de agregación de las especies de parasitoides, entre las especies de mayor abundancia, fue *P. nudicornis*, la más extendida en cuanto al número de cuadrantes de muestreo en los que estaba presente. Es notorio además, que esta especie, fuera la que tuviera un mayor número de puntos con valores del índice SADIE significativos, tanto positivos, indicando la presencia de parches, como negativos, indicando la presencia de huecos. Y aún cuando no mostró ningún parche estadísticamente significativo, fue la especie que más tendió a mostrar ese tipo de estructuras.

A partir de ello se podrían obtener dos tipos de conclusiones:

1. No hay relación entre el tipo de estrategia de búsqueda de presas, y la estructura espacial de las poblaciones de parasitoides. Incluso, al contrario de lo hipotetizado, parecería que los parasitoides especializados en senderos tienden a formar estructuras de tipo más agregado que los parasitoides especializados en los nidos. (Explicación biológica: si fueran más móviles, entonces se agregarían en los lugares donde hay mas concentración de presas)
2. Tal vez el estudio no tuvo la capacidad de resolución suficiente para poder describir adecuadamente las estructuras espaciales de las poblaciones, y como *P. nudicornis*, es la especie que tiende a formar estructuras mayores, éstas tendieron a aparecer más claramente en el análisis que las de las demás especies.



### Otros factores de ruido

Otros factores además de la extensión y la resolución espacial podrían haber afectado el tipo de resultados obtenidos, por ejemplo:

1. La extensión temporal del estudio puede haber provocado errores, debido a que la dinámica y la fenología de las poblaciones, implican variaciones de la abundancia de las especies en función del tiempo (Folgarait et al., 2003; Wuellner y Saunders, 2003).
2. No se toman en cuenta el efecto del clima, el microclima del lugar y la vegetación, que también causaría efectos en la distribución y abundancia de las especies de parasitoides Legendre y Legendre (1998).

Las preguntas relacionadas con el efecto del tiempo, clima y vegetación se trataron de responder en el capítulo 5

### 3.5.2. Gremios

Se ha demostrado en otros sistemas que la dispersión puede ser el principal factor que regula la coexistencia de especies de parasitoides que compiten por el mismo hospedador, persistiendo el mejor competidor en ausencia de ésta (Briggs y Latto, 2000). Sin embargo los sistemas de hospedador - comunidad de parasitoides cuya estructura espacial ha sido estudiada previamente y que sirvieron de base para estas conclusiones, son mucho menos complejos que el de *S. richteri* - *Pseudacteon spp.* (Visser et al., 1999; Briggs y Latto, 2000; Lei y Hanski, 1998).

Las principales diferencias entre estos sistemas podrían ser que existe una variedad de tamaños y comportamiento entre las distintas castas de *S. richteri*, que permiten que el sistema actúe como si la especie hospedadora fuera un conjunto de especies distintas. Las posibles maneras de disminuir la competencia, y que permitiría la existencia de un gremio de parasitoides, podrían ser:

- escape temporal (diferente fenología).
- especialización en distintos tamaños de presas.
- el escape espacial, por medio de la dispersión entre parches, y de diferentes estrategias de búsqueda de presas.

Los ordenamientos muestran una separación de las especies de parasitoides por tamaños, y por diferente fenología. Observando los grupos formados, y relacionándolos con la estrategia de búsqueda de presas (tabla 3.3), y los tamaños de estas especies, (Folgarait et al., 2003), se puede encontrar un claro patrón. Los grupos se encuentran compuestos exclusivamente por especies de *Pseudacteon* de tamaño corporal grande, o por especies pequeñas. A su vez las especies grandes se hallan separadas en dos grupos, uno compuesto de *P. borgmeieri* (especie

de invierno), y otro por *P. tricuspis* y *P. obtusus*, especies estivales (Folgarait et al., 2003). Como estas especies se hallan cercanamente emparentadas, es de suponer que al tener el mismo tamaño corporal, se encuentren condicionadas los factores ambientales que podrían provocarles estrés sean los mismos. Esto podría provocar que las especies de tamaño similar coincidan en lugares o momentos que les resulten favorables. Las distintas estrategias de búsqueda de presas podría entonces aparecer como una de diferenciarse en la utilización de un recurso dentro de un mismo hábitat. De esta manera se evita la competencia entre especies con similares características biológicas y/o requerimientos de tipo de ambiente, tal como ha sido planteado originalmente cuando se descubrió este patrón entre las especies de *Pseudacteon* Orr et al. (1997).

Esto plantearía una nueva pregunta:

¿Las especies de tamaños similares y similar fenología tienen los mismos requerimientos?

En todo caso la estrategia de búsqueda de presas parece desempeñar un rol secundario en la distribución espacial, y no parece influir tanto en la dispersión. Ello es especialmente visible si se toma en cuenta que todas las especies de parasitoides fueron capturadas al menos una vez sobre los cebos, y en trabajos previos, se ha registrado a *P. obtusus* sobre los nidos de las hormigas y se puede decir que las proporciones de las distintas especies observadas sobre nido y cebos guardan coherencia y son similares a las obtenidas en trabajos previos (Folgarait et al., 2002b, 2003), por lo que es claro que aunque existan diferentes estrategias de búsqueda de presas, el límite entre ambos tipos de estrategia no es muy estricto y parece indicar que serían otras las causas de la distribución espacial, y tal vez en un primer lugar esta estaría determinado por la presencia del hospedador, en el segundo por una combinación de características biológicas y ambientales (ver capítulo 5), y en un tercero por el tipo de estrategia de búsqueda de presas.

# Capítulo 4

## Análisis espacial de la comunidad de hormigas

### 4.1. Resumen

El espacio y el alimento, son los principales ejes en torno a los cuales se particiona el nicho en las comunidades de hormigas. Asimismo las especies de Fóridos parasitoides de hormigas han sido propuestos reguladores de la competencia por interferencia entre sus presas, y se piensan que también podrían estar estructurando la comunidad. Con el objetivo de estudiar cual es el rol que juega la competencia por el alimento en la estructuración espacial de una comunidad de hormigas, y luego estimar el efecto de los Fóridos parasitoides sobre esta competencia, de manera de determinar si la presencia de éstos afecta en un sentido espacial a sus hospedadores y estimar su importancia como estructuradores de la comunidad de hormigas en general. Se analizó la distribución y la asociación espacial de las especies de hormigas más abundantes de la comunidad, se lo relacionó con el comportamiento de defensa de la fuente de alimento, y con el tipo de nido. Luego se analizó el efecto de la presencia de los parasitoides sobre la capacidad para monopolizar la fuente de alimento por parte de sus hormigas hospedadoras, tanto por técnicas estadísticas tradicionales, como mediante un análisis de tipo espacial, y se comparó el efecto que producirían distintos tipos de parasitoides sobre diferentes hospedadores.

Los resultados parecen indicar que la competencia por el alimento juega un papel secundario en la estructuración de la comunidad de hormigas a la escala de este análisis, en relación rol que jugaría el tipo de uso del hábitat, reflejado a una escala de unidades de paisaje. El rol de los Fóridos parasitoides depende en gran medida de qué especie se trate, y de las características de sus hospedadores. En ausencia de una hormiga buena competidora, la acción de los parasitoides puede no ser significativamente importante en la distribución y/o abundancia de la hormiga hospedadora, y en ningún caso parecerían jugar un rol decisivo en la estructuración de la comunidad de hormigas a esta escala de análisis.

## 4.2. Introducción

La distribución espacial de las especies puede ser el reflejo de mecanismos subyacentes como la heterogeneidad ambiental, heterogeneidad en la disponibilidad de recursos, o un producto de las interacciones con especies situadas al mismo nivel trófico (competencia interespecífica), o a otros niveles (disponibilidad de presas o abundancia de depredadores) (Legendre y Legendre, 1998; Perry et al., 2002). También la dinámica interna de una población así como las pautas de comportamiento individual, pueden provocar la existencia de patrones espaciales.

Dentro de los mecanismos mencionados, la competencia tanto ínter como intraespecífica pueden producir una estructuración en la distribución espacial de animales y plantas. Dado que es consenso general que tanto las poblaciones como las comunidades de hormigas se encuentran estructuradas por la competencia, y es conocido el alto grado de territorialidad de estos insectos (Schooley y Wiens, 2003; Gordon y Kulig, 1996; Ryti y Case, 1992), se considera que ésta puede jugar un importante rol en la estructuración espacial de las poblaciones y comunidades de hormigas (Albretch y Gotelli, 2001), en especial si se toma en cuenta que el espacio y el alimento suelen ser los ejes principales en la partición del nicho en una comunidad (Schoener, 1974).

Basándose en parte en una menor capacidad de movilidad de la colonia de hormigas respecto a especies de animales no sociales, muchos modelos de simulación predicen que una fuerte competencia intraespecífica podría llegar a provocar un patrón espacial de tipo regular. En caso de que la competencia intraespecífica fuese mas fuerte que la interespecífica, y cuando las colonias existentes inhiban la aparición de colonias nuevas, se esperaría una significativa correlación entre la densidad de nidos y el grado de dispersión de éstos, especialmente a pequeñas escalas de análisis. En caso contrario el patrón esperado sería de tipo agregado, dado que las nuevas colonias tenderían a desarrollarse en las inmediaciones de sus colonias de origen (Suarez et al., 2002; Ryti y Case, 1992).

A un nivel de comunidades, se ha observado en algunos casos que las especies dominantes o competidoras más fuertes, en el caso de una competencia fuertemente asimétrica, suelen apropiarse de la mayor parte del espacio, mientras que los competidores mas débiles llenarían los huecos entre los territorios de las colonias de las especies dominantes, formando lo que se ha llamado como "*Mosaicos de hormigas*" (Ryti y Case, 1992).

Sin embargo la heterogeneidad espacial podría llegar a provocar patrones diferentes de los esperados cuando se supone un medio ambiente homogéneo (Gordon y Kulig, 1996). Esto último es muy importante dado que el ambiente es generalmente heterogéneo, en cuanto a la disponibilidad de hábitat y de recursos (Gordon y Kulig, 1996; Folgarait et al., 1996). Diferencias en la estructura de la vegetación y del suelo, suelen afectar fuertemente la distribución de los hormigueros (Gordon y Kulig, 1996). Especialmente cuando se incrementa la extensión del estudio, los patrones pueden reflejar la forma de las distintas unidades del paisaje. Incluso, distintas unidades pueden tener comunidades completamente diferentes (Armbretch y

Ulloa–Chacón, 1999). Aunque con causas distintas, esto lleva también a que muchas veces las comunidades de hormigas se organicen en mosaicos, donde se turnan distintas especies en el control del espacio (Gordon y Kulig, 1996).

Entonces la coexistencia de especies que utilizan recursos similares puede reflejar un particionamiento del nicho a diferentes escalas espaciales y temporales (Albrecth y Gotelli, 2001). Pero hay que distinguir entre una partición espacial debida a la competencia, y otra debida a diferentes requerimientos de hábitat. En trabajos previos en comunidades de hormigas cercanas geográficamente al área de estudio, se ha encontrado una partición del espacio entre las especies dominantes, debida muy probablemente en gran parte a una fuerte competencia entre estas hormigas, las que forman marcados mosaicos en los que domina sólo una de ambas especies (Folgarait et al., en prensa).

Sin embargo pocos estudios acerca de la partición espacial del nicho se han hecho tomando en cuenta el posible grado de asociación entre competidores que se esperaría bajo una distribución completamente aleatoria de las hormigas en el espacio. Albrecth y Gotelli (2001) analizan una comunidad y comparan lo observado a diferentes escalas espaciales y temporales, con lo esperado al azar mediante el uso de modelos nulos. De esta manera establecen las escalas espaciales y temporales a las que ocurre la partición del nicho.

La competencia por interferencia entre especies de hormigas puede verse afectada por la presencia de Fóridos parasitoides. Éstos últimos pueden provocar la retirada de sus hormigas hospedadoras que de esta manera se ven perjudicadas en la competencia por el alimento (Feener, 1981; Feener y Brown, 1992; Morrison et al., 2000; Orr et al., 2003). La distribución espacial de los parasitoides puede por lo tanto afectar la de la hormiga hospedadora, y en las áreas más favorables para el desarrollo de éstos, o donde se encuentren en mayor abundancia, es de esperar que sus hospedadores se vean perjudicados en mayor medida que en sitios donde sus parasitoides se encontraren ausentes.

Dado que este estudio se realiza dentro del área de distribución nativa de dos importantes especies de hormigas plagas en zonas donde fueron introducidas, *Solenopsis richteri* y *Linepithema humille*, es una buena ocasión para observar el efecto de ambas especies sobre la comunidad de hormigas en su ámbito nativo.

Además varias especies dentro de esta comunidad son atacadas por Fóridos parasitoides, tanto especialistas como generalistas. Como estos dípteros parasitoides han sido propuestos reiteradamente para el control de hormigas plagas exóticas (Porter et al., 1995; Porter, 1998a, 2000; Gilbert y Patrock, 2002), entre otros motivos porque los Fóridos parasitoides específicos que atacan hormigas nativas parecen restarle capacidad de competir contra las especies introducidas, cuyos enemigos naturales se hallan ausentes (Feener, 1981; Orr et al., 1995; Morrison et al., 2000).

Trabajos anteriores señalan que especies del género *Pheidole*, que son atacadas por parasitoides del género *Apocephalus*, y la especie *Solenopsis geminata* que a su vez es atacada por parasitoides del género *Pseudacteon*, se ven obligadas a abandonar el alimento en manos de sus

competidores exóticos *Solenopsis invicta*, cuyos parasitoides se encuentran ausentes (Feener, 1981; Feener y Brown, 1992; Morrison et al., 2000).

Como en este estudio se encuentran coexistiendo, hormigas del género *Pheidole*, atacadas también por parasitoides del género *Apocephalus*, con hormigas del género *Solenopsis*, es importante analizar el efecto que provocan estos parasitoides, sobre sus hospedadores, tanto a un nivel de competencia por el alimento como a un nivel de posición jerárquica en la comunidad, así como evaluar el efecto espacial sobre sus presas. Cabe destacar que este último tipo de análisis nunca se ha estudiado antes para relaciones hormiga hospedadora – parasitoide, ni se ha analizado el efecto sobre la capacidad como competidoras de sus presas en el espacio.

**Objetivos** Los objetivos de este trabajo fueron analizar y comparar los patrones de distribución espacial de las especies de hormigas, y luego medir el grado de asociación entre éstas en el espacio, de manera de comprender como la presencia de una especie afecta la distribución de las demás, e interpretar esos resultados en el contexto del paisaje de área de estudio.

De esta manera se espera comprender como se estructura la comunidad, y realizar inferencias respecto al rol de la competencia en la escala de tamaño de una pequeña reserva. El último objetivo fue determinar en este contexto el efecto de los parasitoides sobre la capacidad de sus hospedadores para competir por el alimento con las otras especies de hormigas.

## 4.3. Materiales y Métodos

### 4.3.1. Área de estudio

Al igual que en el capítulo anterior, este trabajo fue llevado a cabo en la Reserva Ecológica Costanera Sur (ver capítulo 2).

### 4.3.2. Metodología de muestreo

#### Distribución de las muestras

En este capítulo, se utilizaron los mismos cuadrantes que en el anterior. Sin embargo, los muestreos realizados en los meses más fríos (junio, julio, agosto y septiembre), fueron descartados solamente de aquellos análisis en los que se estudiaba la asociación de las variables de abundancia y comportamiento de hormigas, con las abundancias de las especies de parasitoides, que en su mayoría no se encuentran presentes en el invierno.

La resolución y los otros parámetros de la escala del trabajo fueron calculados al igual que en el anterior capítulo (sección 0.5, Tabla 4.1).

## Métodos de campo

En cada cuadrante se registraba el número de hormigueros de *Solenopsis richteri*, y se colocaban 4 cebos de carne distribuidos al azar, para atraer a las hormigas que se encontrasen buscando alimento. En caso de haber hormigueros de *S. richteri*, éstos eran disturbados y se les colocaba un cebo similar al anterior para mantener las hormigas trabajando en el exterior.

Durante 2 horas a intervalos de 20 minutos, eran observadas las diferentes especies de hormigas que llegaban a los cebos y se instalaban allí a llevarse el alimento. Éstas eran registradas en función del orden de llegada.

Con estos datos, se clasificaron las especies de acuerdo a los criterios siguientes:

- La proporción de veces en que cada especie había llegado en primer término a un cebo, respecto del total de cebos en la que fue registrada, fue utilizada como un indicador de cuan buenas “*descubridoras*” de alimento eran éstas.
- La proporción de cebos en los que habiendo llegado una especie en primer término, no se registraba luego ninguna otra especie (“cebos monopolizados”), era utilizada como un indicador de cuan fuerte competidor era cada especie, a mayor proporción de cebos monopolizados, más “*dominante*” era cada especie de hormiga.
- La proporción de cebos en los que habiendo llegado una especie en primer término luego se registraba otra llevándose alimento, era llamada “cebos compartidos”, no se distinguió si la especie que había arribado en primer término había sido expulsada completamente, o si seguía llevándose alimento de ese cebo. Esta variable era utilizada como un estimador de cuan “*subordinada*” era una especie.

Si era posible las hormigas eran determinadas en el campo hasta especie por medio de una lupa de 12x, en caso contrario, eran llevadas al laboratorio para su identificación.

Sobre todos los nidos de *S. richteri*, y en los cebos se procedía a la captura de los parasitoides durante 2 horas.

Los parasitoides que se capturaran atacando sobre especies de hormigas diferentes de *S. richteri*, eran fijados en alcohol, y determinados en el laboratorio utilizando las claves de Disney (1994), para establecer el género al que pertenecían, y la de Porter y Pesquero (2001), para establecer la especie, si pertenecían al género *Pseudacteon*. Los parasitoides de *S. richteri* fueron determinados hasta especie mediante lupas de mano, y liberados al final del muestreo en el mismo cuadrante en que fueron capturados.

## Mapas y georreferenciado

Al igual que en el anterior capítulo, los datos tomados en el campo fueron superpuestos con mapas realizados mediante una digitalización de fotografías aéreas del área de trabajo adquiridas en el Instituto Geográfico Militar. La digitalización y los mapas fueron realizados

**Tabla 4.1:** Parámetros de la escala espacial de este capítulo

	Todos los datos	Meses mas fríos eliminados
Extensión (metros)	2858.1	2797.6
Grano (metros)	10	10
Resolución (metros)	36.20	46.04

Los parámetros de la escala del análisis espacial para este capítulo, calculados según se describe en la sección 0.5 de la introducción. La extensión total del área de estudio fue igual a la distancia entre el par de puntos mas alejados entre sí, el grano, representa el tamaño de los cuadrantes, y la resolución, la distancia media al vecino mas cercano.

mediante el programa Xfig (Smith, 2001). El georreferenciado, los datos de Latitud y Longitud, y todos los mapas, fueron realizados utilizando el elipsoide wgs84 (Kirvan, 1997).

### 4.3.3. Análisis Estadístico

El análisis estadístico de este trabajo consistió en dos secciones diferentes, primero se hizo un análisis espacial de la comunidad de hormigas, mediante el sistema SADIE (Perry, 1995; Perry et al., 1996, 1999), y luego se estudió cómo la presencia de parasitoides afectaba la competencia por interferencia entre las especies de hormigas.

Al igual que Albretch y Gotelli (2001), se trató de eliminar el efecto que una distribución aleatoria de las especies de hormigas podría provocar sobre el grado de asociación entre las especies. Para ello en lugar de modelos nulos, se utilizaron los índices de asociación provistos por los métodos SADIE (Perry, 1997). Los cuales utilizan para su calculo aleatorizaciones, al igual que los modelos nulos, pero también discriminan las distribuciones observadas de otras aleatorias, con la ventaja de que estos métodos consideran al espacio en forma aun más explícita al basarse en distancias físicas (Perry, 1995). Su principal desventaja es que no permite trabajar en simultaneo con datos temporales si la misma localidad no ha sido muestreada en forma repetida.

### Análisis Espacial de la Comunidad de Hormigas

Se realizaron mapas de distribución de las especies de hormigas de dos maneras diferentes.

Primero se graficaron todos los puntos en los que cada especie de hormiga fue capturada sobre sendos mapas temáticos de la RECS.

Luego, utilizando el método “Red-Blue Plots” del sistema SADIE, se caracterizó la distribución espacial de cada especie. Los mapas de interpolación fueron realizados mediante Kriging, utilizando el programa de geoestadística adjuntado en el apéndice (ver CD). Se utilizó un mapa de distancia de las distintas secciones de la RECS a los caminos de habilitados para automóviles y el público, para evaluar el efecto de estas unidades del paisaje sobre la



comunidad de hormigas. Como éstos se hallan sobre terraplenes, representan un tipo de ambiente completamente distinto al del resto de la reserva. Este mapa fue realizado por medio de las Generic Mapping Tools (Wessel y Smith, 2001)

Seguidamente, se calculó el grado de asociación espacial SADIE entre las especies de hormigas. Utilizando estos índices se construyó una matriz de asociación que se utilizó para hacer un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) (Legendre y Legendre, 1998). Mediante estos análisis, se estudiaron las relaciones entre las especies de hormigas, graficando los principales autovectores del PCoA. Se trataron de relacionar los patrones de distribución espacial y la asociación entre especies de hormigas, en función tanto del tipo de estrategia de competencia, como por el tipo de uso del hábitat, si era posible a partir del tipo de hormiguero que cada especie construía, obtenidos tanto de observaciones en el campo, como de la bibliografía. Para estos análisis se descartaron las especies de hormigas presentes en menos de 20 cuadrantes, como una manera de disminuir el ruido causado por la presencia de especies raras.

### Análisis Espacial del Efecto de los Parasitoides

Se hizo además el análisis del efecto de los parasitoides sobre la competencia entre especies de hormigas, de las siguientes maneras:

**Defensa del cebo** Se estimó el efecto de los parasitoides sobre la capacidad de defensa del cebo de las hormigas. Únicamente *S. richteri*, *Pheidole spp.* y *Paratrechina sp.*, eran atacadas por parasitoides, por lo tanto, realizaron los análisis sobre el efecto que ejercen los parasitoides sobre éstas especies.

Como *S. richteri* y *Pheidole spp.* son fuertes competidoras por interferencia, tienden a comportarse agresivamente ante otras especies de hormigas, tienen como comportamiento característico monopolizar los cebos una vez que han llegado hasta él, y luchan ferozmente con las otras para impedir que puedan llevarse el alimento. El efecto del parasitoide se calculó como la disminución de la capacidad para monopolizar el cebo por parte de la hormiga (“dominancia”), en presencia del parasitoide, respecto de esa misma dominancia en ausencia de éste:

$$\%Pe = 100 * \left( \frac{\%Cp}{\%Sp} - 1 \right) \quad (4.1)$$

Siendo  $\%Cp$  y  $\%Sp$  el porcentaje de cebos compartidos en presencia del parasitoide, y en su ausencia, respectivamente.  $\%Pe$  es entonces un índice que indicará el efecto del parasitoide sobre la capacidad de competir de la hormiga. Los valores positivos indicarían que el parasitoide disminuye la capacidad de su hospedador para competir, mientras que los negativos indican que el parasitoide simplemente responde a la abundancia de sus hospedadores, sin provocar ningún efecto en su capacidad para competir.

Tabla 4.2: Abundancia de las hormigas y sus parasitoides

Especie de hormiga	Cuadrantes	Cebos	Ia	Ja	hormigueros
<i>Solenopsis richteri</i> (nidos)	73	96	1.429	1.196	SE,SH
<i>Solenopsis richteri</i> (cebos)	92	198	1.400	1.006	
<i>Solenopsis richteri</i> (total)	120	294	1.538	1.000	
<i>Pheidole spp.</i>	249	599	3.516*	1.088*	MC,SH
<i>Crematogaster spp.</i>	14	18	0.819	1.001	SH,V
<i>Solenopsis sp.</i>	13	21	1.534	1.433*	MC,V
<i>Wasmannia</i>	56	126	1.373	0.862	V
<i>Brachymyrmex sp.</i>	24	29	1.061	0.981	V+SH
<i>Linepithema humille</i>	116	209	1.484	1.129*	SH
<i>Paratrechina sp.</i>	23	42	2.041*	1.843*	SH
<i>Camponotus punctulatus</i>	6	7	1.048	1.490	SE,SH
<i>Camponotus mus</i>	8	12	1.385	2.310*	V
<i>Acromyrmex sp.</i>	4	4	1.298	1.054	SH
Parasitoide	Cuadrantes	Individuos			
<i>Pseudacteon spp. (S. richteri)</i>	69	407	1.671*	1.258*	
<i>Apocephalus sp. (Pheidole spp.)</i>	56	285	2.040*	1.447*	
<i>P. convexicauda</i> ( <i>Pheidole spp.</i> , <i>Camponotus spp.</i> , y <i>Paratrechina sp.</i> )	12	75	0.782	1.006	

En la primer columna se encuentra el número de cuadrantes en los que fueron registradas todas las especies de hormigas (arriba) y parasitoides (abajo). En la segunda, el total de cebos que ocupó cada especie de hormigas, y el número total de parasitoides capturados, en la tercera y cuarta columna se encuentran los índices de asociación SADIE, de distancia a la regularidad (Ia), y al agrupamiento (Ja). Los asteriscos indican un grado de agrupamiento significativo ( $P < 0.05$ , prueba a dos colas). En la última columna se describe el tipo de hormiguero conocido para esta especie en la RECS, siendo en suelo hipogeo(SH), en suelo epigeo (SE), en las matas de cortadera (MC), o en la vegetación (V).

**Análisis espacial del efecto de los parasitoides** Para este análisis se utilizaron nuevamente los índices de asociación SADIE entre abundancia de parasitoides, hormigas, y cuadrantes donde las hormigas fueron afectadas por la acción de los parasitoides, cuantificada esta vez como el número de cebos compartidos por cuadrante (Sección 4.3.2). También se ubicaron estos cuadrantes en mapas donde se trataba de localizar las zonas de mayor competencia y relacionarla con la distribución de las especies competidoras y los parasitoides.

## 4.4. Resultados

### 4.4.1. Análisis Espacial de la Comunidad de Hormigas

#### Estructura de la Comunidad

Las hormigas presentes en este estudio fueron: *Acromyrmex sp.*, *Brachymyrmex sp.*, *Camponotus mus*, *Camponotus punctulatus*, *Crematogaster sp.*, *Linepithema humille*, *Paratrechina sp.*, *Pheidole spp.*, *Solenopsis richteri*, *Solenopsis sp.*, y *Wasmannia sp.* De estas, *Brachymyrmex*

Tabla 4.3: Orden de llegada y retención de cebos

Especie de hormiga	Cebos	1 <sup>o</sup>	(%)	2 <sup>o</sup>	(%)	Mo	(%)	%Co
<i>Solenopsis richteri</i>	198	168	76	46	24	140	73	4
<i>Pheidole spp.</i>	599	568	95	28	5	516	85	11
<i>Crematogaster spp.</i>	18	12	67	6	33	9	50	25
<i>Solenopsis sp.</i>	21	18	86	3	14	13	62	28
<i>Wasmannia</i>	126	114	90	12	10	104	83	8
<i>Brachymyrmex sp.</i>	29	28	97	1	3	19	66	32
<i>Linepithema humille</i>	209	186	89	23	11	156	75	16
<i>Paratrechina sp.</i>	42	39	93	3	7	39	93	0
<i>Camponotus punctulatus</i>	7	7	100	0	0	7	29	71
<i>Camponotus mus</i>	12	10	83	2	17	8	67	20
<i>Acromyrmex sp.</i>	4	2	50	2	0	0	50	100

Orden de llegada y retención del cebo por parte de todas las especies de hormigas registradas en este trabajo. La columna cebos indica el total de éstos en los que cada especie fue observada, la segunda columna (1<sup>o</sup>) indica el número de cebos en los que cada especie llegó en primer lugar, la cuarta columna (2<sup>o</sup>) indica el número de veces en que llegó en segundo término, o después. El número de cebos monopolizados está indicado en la sexta columna (Mo), y en la octava el porcentaje de los cebos en los que llegó en primer término, que tuvo que compartir con otra especie.

*sp.*, *Camponotus mus*, *Camponotus punctulatus*, *Crematogaster sp.*, y *Solenopsis sp.* estuvieron presentes en menos del 5% de los cuadrantes (tabla 4.2), por lo que fueron descartadas del análisis de asociación. Las más abundantes fueron *Pheidole spp.*, *Linepithema humille*, y *Solenopsis richteri*.

Las especies de hormigas de los géneros *Pheidole*, y *Paratrechina*, fueron atacadas por los parasitoides de la especie *Pseudacteon convexicauda*, juntamente con una especie de *Camponotus* que no fue registrada en los cebos. Solamente *Pheidole spp.* fue atacada por los parasitoides del género *Apocephalus*, y únicamente *Solenopsis richteri*, fue atacada por las especies de parasitoides *Pseudacteon borgmeieri*, *P. comatus*, *P. curvatus*, *P. nudicornis*, *P. obtusus*, y *P. tricuspis*, llamados aquí como *Pseudacteon spp.*.

Todas las observadas llegaron en primer lugar a más de la mitad de los cebos en los que fueron registradas, y si se exceptúan las tres menos abundantes, únicamente *Solenopsis richteri*, y *Crematogaster sp.* llegaron en primer lugar a menos del 80% de los cebos. De las especies más abundantes, *Pheidole spp.* fue la que llegó en mayor proporción de veces en primer término a los cebos (ver tabla 4.3). Exceptuando las especies menos abundantes, ninguna especie de hormiga compartió más de un tercio de los cebos en los que llegó en primer lugar. *Paratrechina sp.* no compartió ningún cebo, tanto *Solenopsis richteri*, como *Wasmannia sp.* compartieron menos del 10% de ellos, y *Pheidole spp.* sólo el 11% (ver tabla 4.3). A su vez, todas las especies monopolizaron más del 50% de los cebos en los que fueron registradas, siendo *Paratrechina sp.* (93%), *Pheidole spp.* (85%), y *Wasmannia sp.* (83%), las que lo hicieron en mayor proporción. *Pheidole spp.* fue claramente la especie dominante al estar presente en el mayor número de cebos (599) y cuadrantes (259), y monopolizar un 31% (516 de los 1668) del total de cebos utilizados.

Si bien fue difícil establecer en este ambiente cuales especies de hormigas fueron mejores competidoras por interferencia, muy pocas veces *S. richteri* tuvo que compartir un cebo al que llegó en primer término (4%, ver tabla 4.3), asimismo pudo ocupar un gran número de cebos en los que no había llegado en primer término, por lo que puede ser considerada la mejor competidora por interferencia. *Pheidole spp.*, *Wasmannia sp.* y *Paratrechina sp.* fueron otras especies que monopolizaron los cebos en una alta proporción, por lo que pueden ser consideradas competidores fuertes. Por otro lado las especies que tendieron a ser mejores descubridoras de alimento fueron *Brachymyrmex sp.*, *Pheidole spp.*, *Paratrechina spp.* y *Linepithema humille*. Tanto *Pheidole spp.* como *Paratrechina sp.* fueron fuertes competidoras, como buenas descubridoras de alimento, pero la gran abundancia de la primera la transforma en la principal especie dominante de esta comunidad.

### Distribución de las Especies

Se puede considerar que *Pheidole spp.* fue la especie dominante en esta comunidad de hormigas por ser tanto una rápida descubridora de fuentes de alimentos, una fuerte competidora por interferencia, y por su mayor capacidad de aprovechar el espacio. Las dos principales especies de este género en la RECS formaban sus hormigueros en el interior de las matas de *Cortaderia seollana*, la planta dominante en el área de estudio (tabla 4.2), presente en grandes cantidades en todos los sectores, con la sola excepción de los cuerpos de agua abiertos, por lo que esta hormiga podía tal vez aprovechar mejor que las otras especies los lugares disponibles para formar nidos.

Con la excepción de *Solenopsis sp.*, la mayor parte de las demás especies tendían a formar nidos hipógeos en el suelo, lo que tornaba inadecuados para formar hormigueros a los sectores de suelo anegado o anegadizo, que componen la mayor parte de la extensión de la RECS, lo que tal vez restringió a la mayoría de estas especies a los alrededores de los terraplenes y zonas más elevadas. Además de *Pheidole spp.*, las otras especies en condiciones de colonizar los bañados fueron *C. punctulatus* y *S. richteri*, que tienen la capacidad de formar nidos de tierra epígeos. *S. richteri* formó ocasionalmente nidos en el interior de las matas de cortadera, especialmente en las zonas de bañados y el borde de las lagunas, pero siempre necesitó lugares abiertos en los alrededores para disponer de radiación solar directo sobre sus nidos, lo que tal vez pudo haber provocado una menor abundancia de nidos de esta especie en las zonas de vegetación más elevada (Cortaderales más espesos y Bosques). La ocasional presencia de *L. humille* en zonas de totorales, que se caracterizan por tener el suelo anegado (ver figura 4.1), indicaría que tal vez esta especie sería capaz de anidar en la vegetación en zonas anegadas, o que estaría ocupando pequeñas “islas” de suelo más elevado. Esto último le permitiría a *L. humille* extenderse a las zonas anegadas, dominadas por *Pheidole spp.*

La mayor parte de las especies de hormigas tendieron a distribuirse a lo largo del área estudiada (figuras 4.1, y 4.2), aunque no en forma uniforme. Todas las especies mostraron

una tendencia hacia una distribución agregada (tabla 4.2), y en el caso de *Pheidole spp.*, *Crematogaster sp.*, *Camponotus mus*, *Paratrechina sp.*, y *Linepithema humille*, fue significativa, mostrando además la tendencia a formar un único agrupamiento, evidenciado por el hecho de que en estas especies siempre fue significativo el índice Ja de distancia al agrupamiento. Sin embargo, sólo *Pheidole spp.* y *S. richteri* fueron las únicas que formaron parches estadísticamente significativos (figura 4.3).

El parche de la especie de hormiga dominante, *Pheidole spp.*, se hallaba relacionado con las zonas en la que se encuentra la mayor proporción del suelo anegado (ver figuras 4.3 y 4.11). *Solenopsis richteri*, sólo mostró los parches cuando se integraban los datos de abundancia de nidos y caminos. Estos parches se hallaban en zonas elevadas, cercanas a los caminos de automóviles (figura 4.3).

Todas las demás especies de hormigas, en cambio mostraron únicamente “huecos” (figura 4.3) estadísticamente significativos.

Las especies menos abundantes mostraron patrones que no pudieron ser cuantificados, como *Camponotus mus*, *Camponotus punctulatus*, *Wasmannia sp.*, y *Brachimyrmex sp.*, que tendieron a estar asociadas a los terraplenes y partes altas de la RECS, donde hay caminos de automóviles, y una estructura vegetal diferente al resto. Los puntos donde se registró *Paratrechina sp.* parecieron estar agrupados en torno a dos sectores en la parte sur de la RECS, también relacionados con el disturbio humano (figuras 4.2 y 4.4).

### Asociación entre Especies

**Índices de Asociación** No hubo índices de asociación significativos entre las tres especies de hormigas más abundantes ( $p > 0.025$ , tabla 4.4). En cambio hubo casos de asociación significativa, entre estas especies y varias de las menos abundantes. *Linepithema humille*, estuvo fuertemente asociada en forma positiva a *Paratrechina sp.*, y tuvo una asociación significativamente negativa con *Wasmannia sp.* y *Solenopsis sp.*, especies con las que comparte algunos patrones comunes de distribución, como lo es la tendencia a mostrar mayor abundancia en torno a los caminos y terraplenes (figuras 4.1, 4.2, 4.3, 4.4).

Aunque mostraron índices de agregación significativos en los casos de *Pseudacteon spp.* y *Apocephalus sp.*, estos parasitoides tampoco formaron parches significativos (figura 4.9), y en el caso de los parasitoides más específicos *Pseudacteon spp.* y *Apocephalus sp.* estuvieron fuertemente asociados a sus hospedadores (tabla 4.5). En cambio *P. convexicauda*, la única especie de parasitoide que atacó a más de un hospedador, no estuvo asociado significativamente a ninguno de ellos (tabla 4.5).

**Ordenación** Los tres primeros ejes del PCoA, explicaron en conjunto el 60% de la similitud en la distribución entre especies de hormigas (23.2% el primero, 19.7% el segundo, y 17.1% el tercero). En los gráficos de este PCoA (figuras 4.5, 4.6, y 4.7) se observa que el

Tabla 4.4: Tabla de asociación entre especies de hormigas

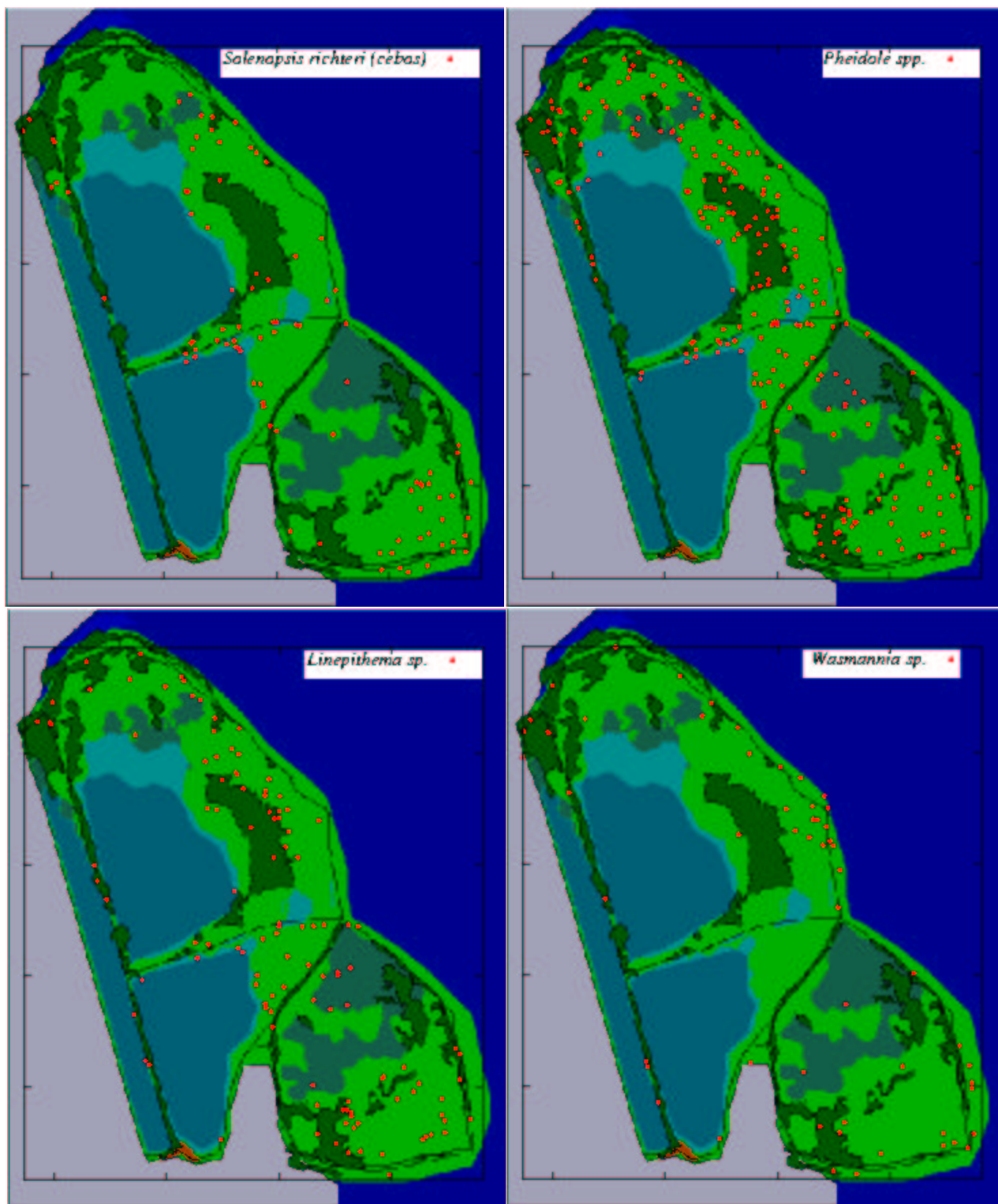
	<i>S. richteri</i>	<i>Pheidole spp.</i>	<i>L. humille</i>
<i>S. richteri</i>	1	-0.0502	0.0209
<i>Pheidole spp.</i>	-0.0502	1	-0.0867
<i>L. humille</i>	0.0209	-0.0867	1
<i>Creumatogaster sp.</i>	0.1454	0.0640	0.0072
<i>Solenopsis sp.</i>	0.1549	-0.0659	-0.1477*
<i>Wasmannia</i>	-0.1208	-0.1089	-0.1820*
<i>Brachimyrme sp.</i>	-0.0142	0.0893	-0.1046
<i>Paratrechina sp.</i>	-0.0695	-0.2858*	0.2073*

Índices de asociación SADIE para las tres especies más abundantes de la RECS entre sí, y con el resto de las especies de hormigas. Los asteriscos indican una asociación significativa ( $P < 0.05$ , prueba a dos colas, luego de 6000 aleatorizaciones).

primer eje separa fundamentalmente a *Linepithema humille* y *Paratrechina sp.* (ambas con comportamientos de reclutamiento y defensa del cebo muy similares entre si) del resto.

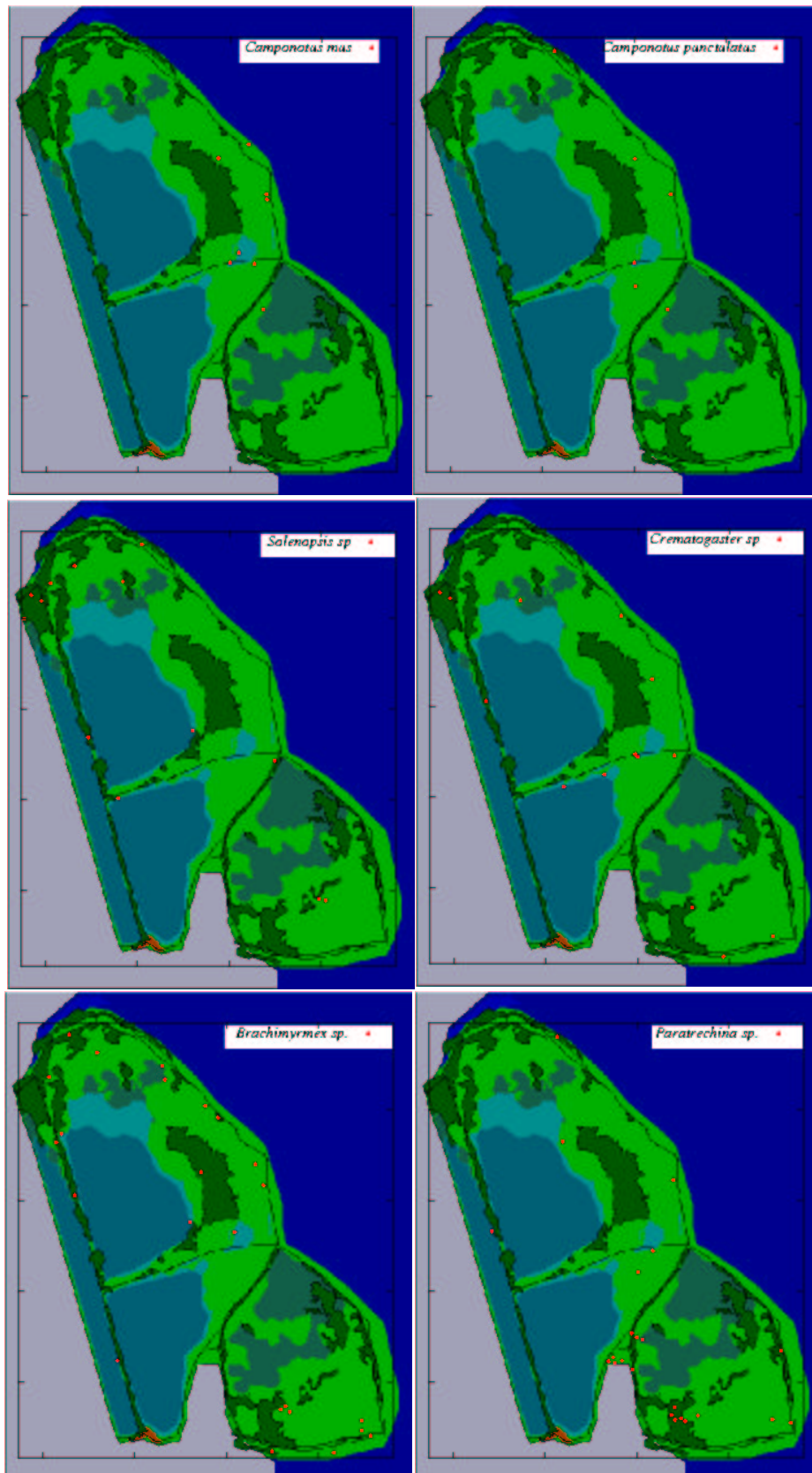
El segundo eje, separa a las tres especies más abundantes, de la siguiente en el orden de abundancia, *Wasmannia sp.*. Ésta se encuentra asociada a los caminos de automóviles y terraplenes, por lo que el eje, representa un gradiente de uso de hábitat, de más relacionado con las lagunas y bañados (nidos, en la vegetación, o epígeos), hacia las zonas más altas (nidos principalmente hipogeos) de *Wasmannia sp.* y *Paratrechina sp.*

El tercer eje muestra una separación entre las especies competidoras más fuertes *Solenopsis richteri* y *Solenopsis sp.* por un lado, y por otro *Pheidole spp.* Esto evidencia una estructuración de la comunidad por semejanzas de tipo de uso de hábitat, dadas por los dos primeros ejes, y por la capacidad o la agresividad en la defensa de la fuente de alimento, dada por el tercer eje.



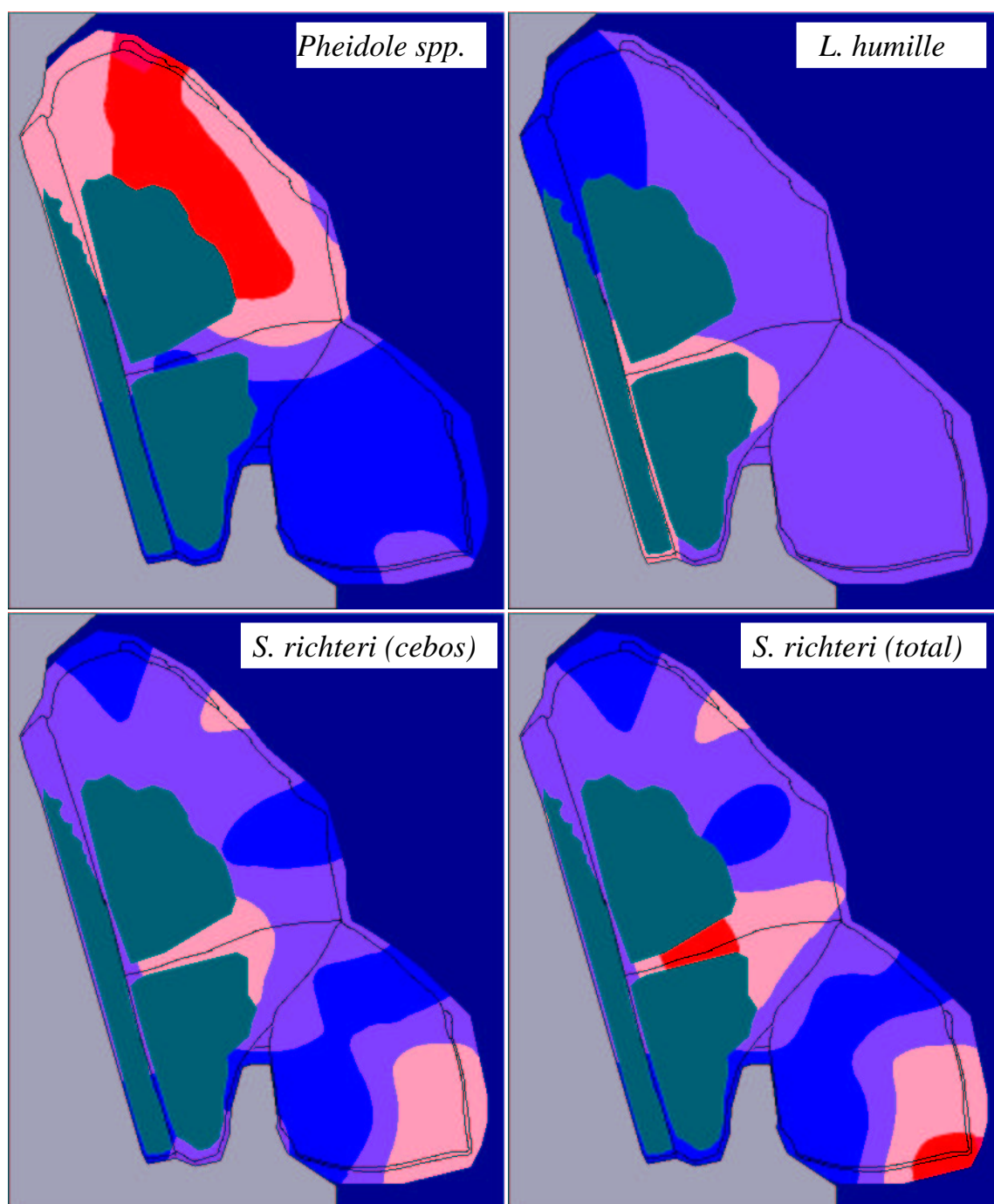
- Referencias:
- Bañados
  - Caminos
  - Cortaderal
  - Totoral
  - Lagunas
  - Rio
  - Edificaciones
  - Bosques y arboledas

**Figura 4.1:** Distribución de las especies de hormigas mas abundantes. Los círculos rojos indican los cuadrantes donde esas especies fueron registradas al menos una vez obteniendo alimento sobre el cebo. En este mapa se muestran los resultados del año completo de muestreos



**Figura 4.2:** Distribución de las especies de hormigas menos abundantes. Los círculos rojos indican los cuadrantes donde esas especies fueron registradas al menos una vez obteniendo alimento sobre el cebo. En este mapa se muestran los resultados del año completo de muestreos. Las referencias son las mismas que en la figura 4.1

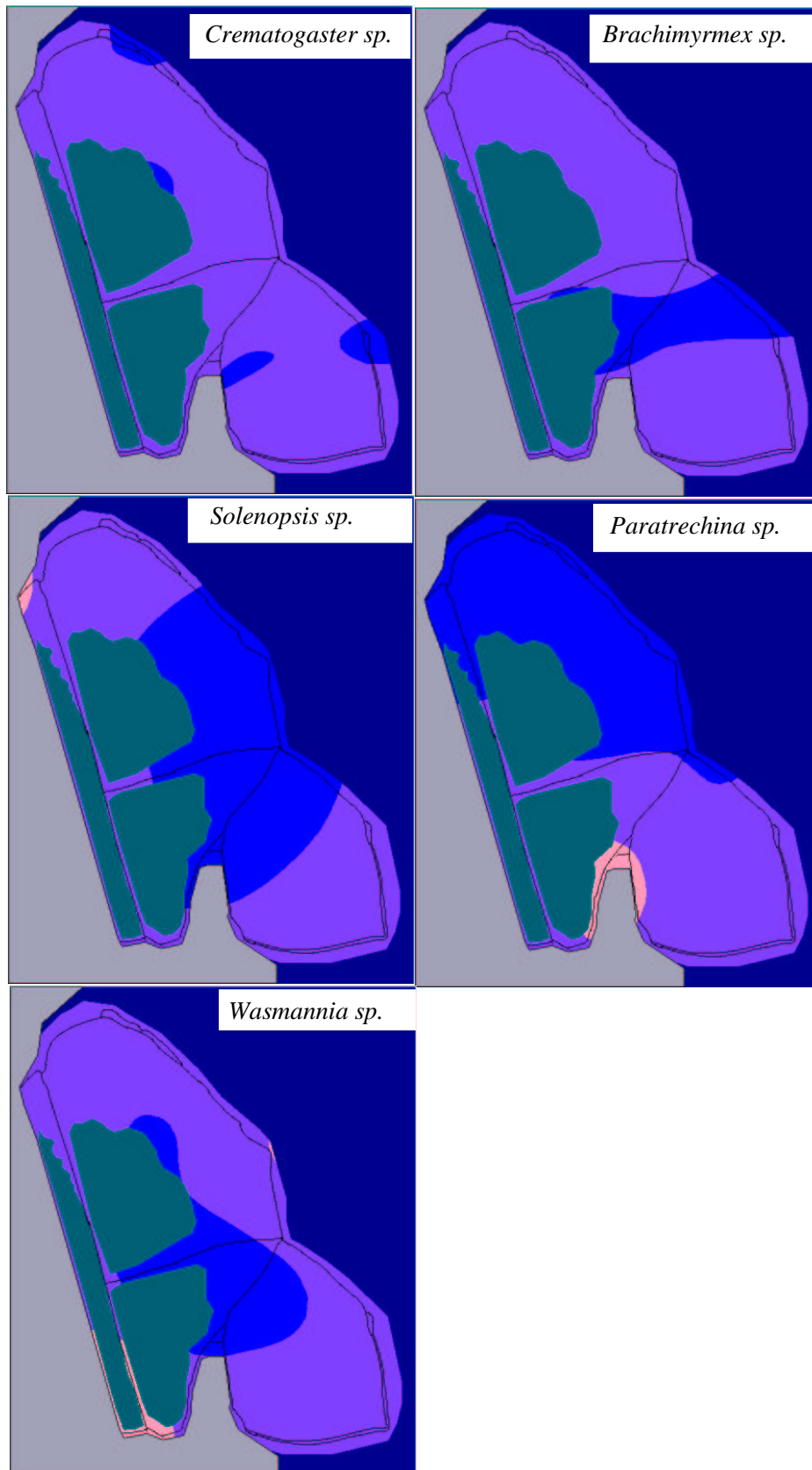




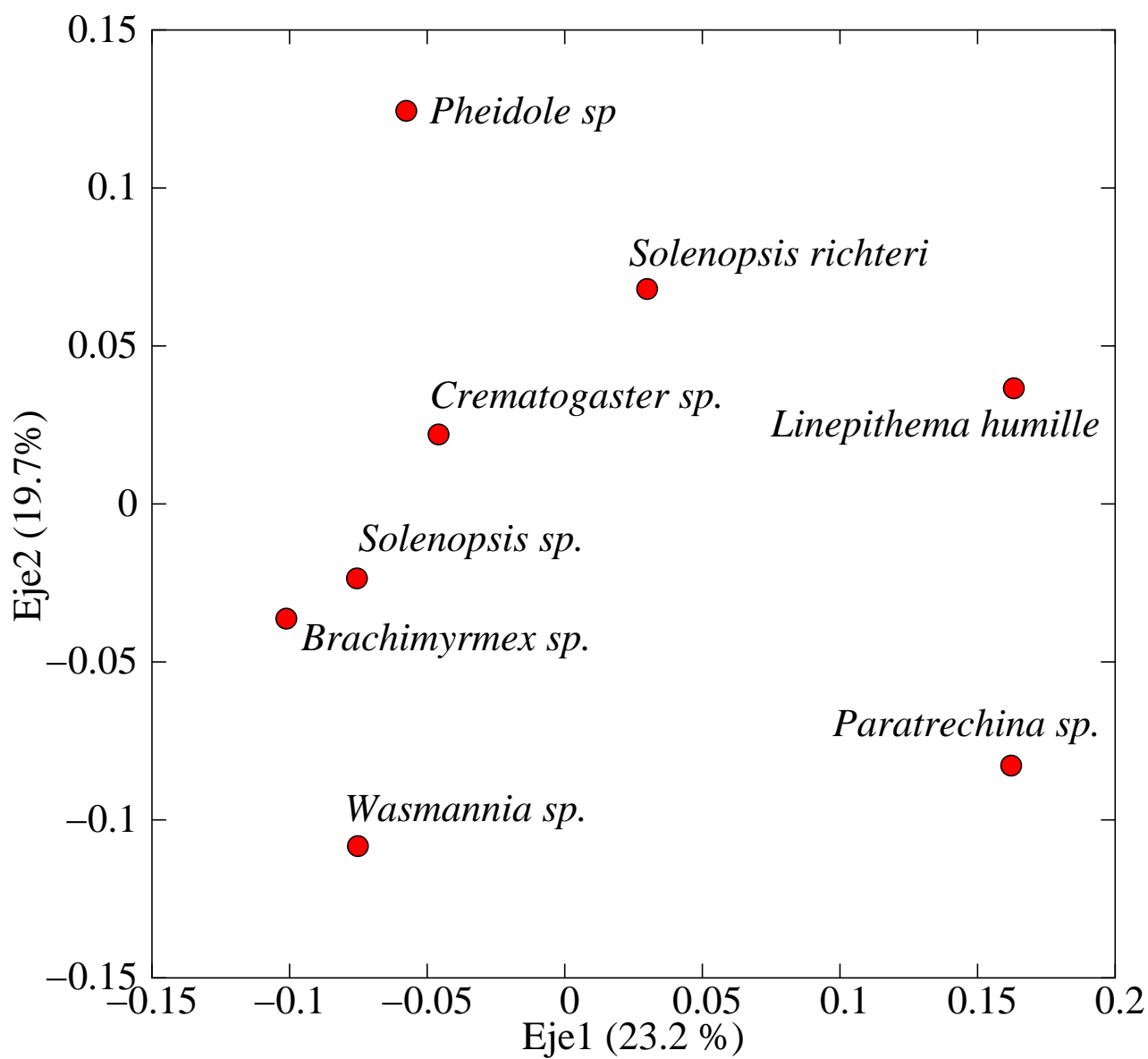
Referencias:

- |  |   |
|--|---|
| <span style="color: red;">■</span> Parche significativo      | <span style="color: blue;">■</span> Río             |
| <span style="color: pink;">■</span> Parche no significativo  | <span style="color: grey;">■</span> Zona Urbanizada |
| <span style="color: purple;">■</span> Hueco no significativo | <span style="color: green;">■</span> Laguna         |
| <span style="color: blue;">■</span> Hueco significativo      |   |

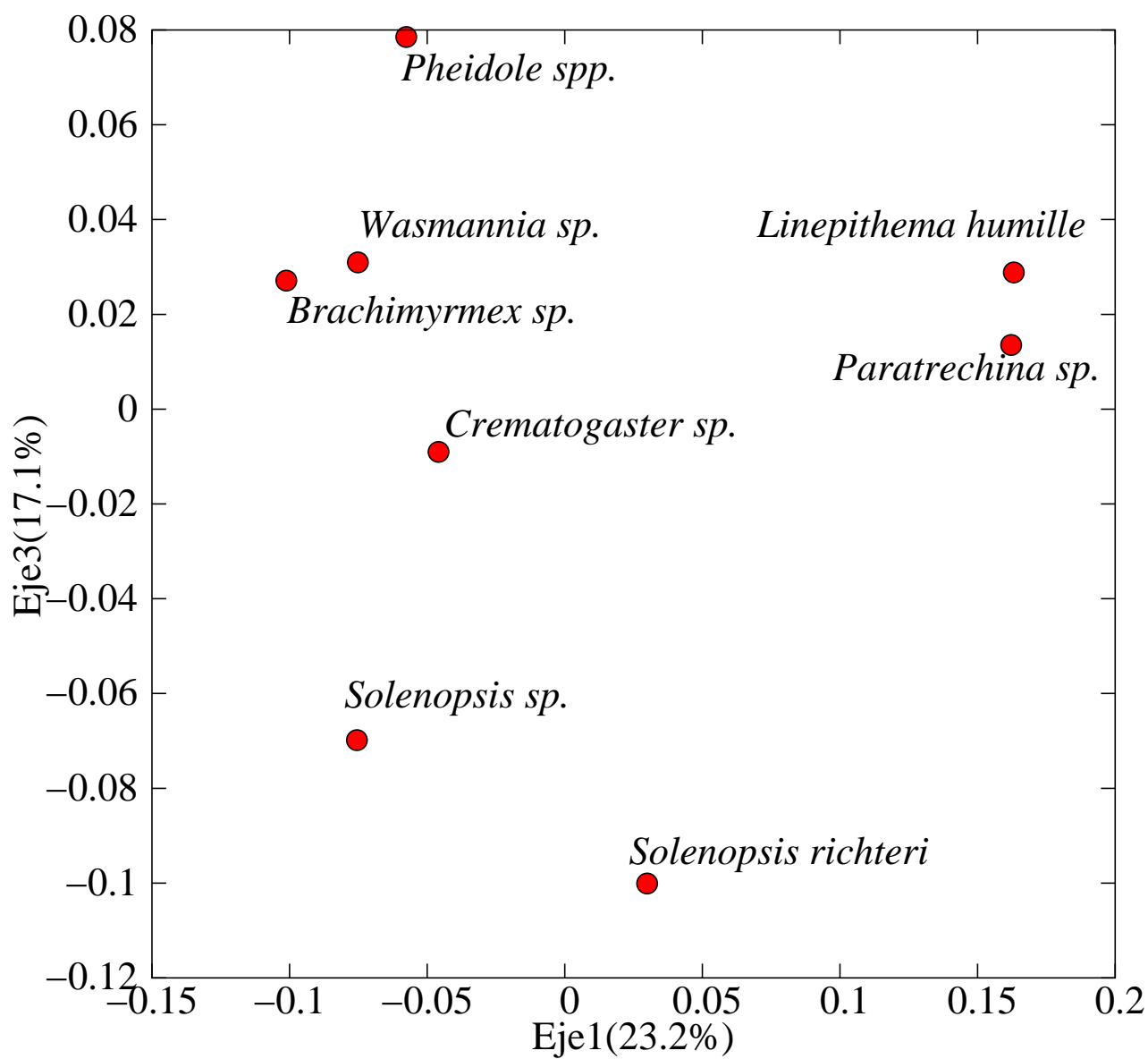
**Figura 4.3:** Mapas de “red-blue plots” de las hormigas más abundantes, *Pheidole spp.* (A), *L. humille* (B), *S. richteri* en los cebos (C), y en total (D). Las zonas rojas y azules intensos indican respectivamente la presencia de parches y huecos estadísticamente significativos. Los tonos lila y violeta, indican respectivamente zonas donde el valor de los puntos fue mayor a 0, pero menor a 1.5, y menor a 0, pero mayor a -1.5.



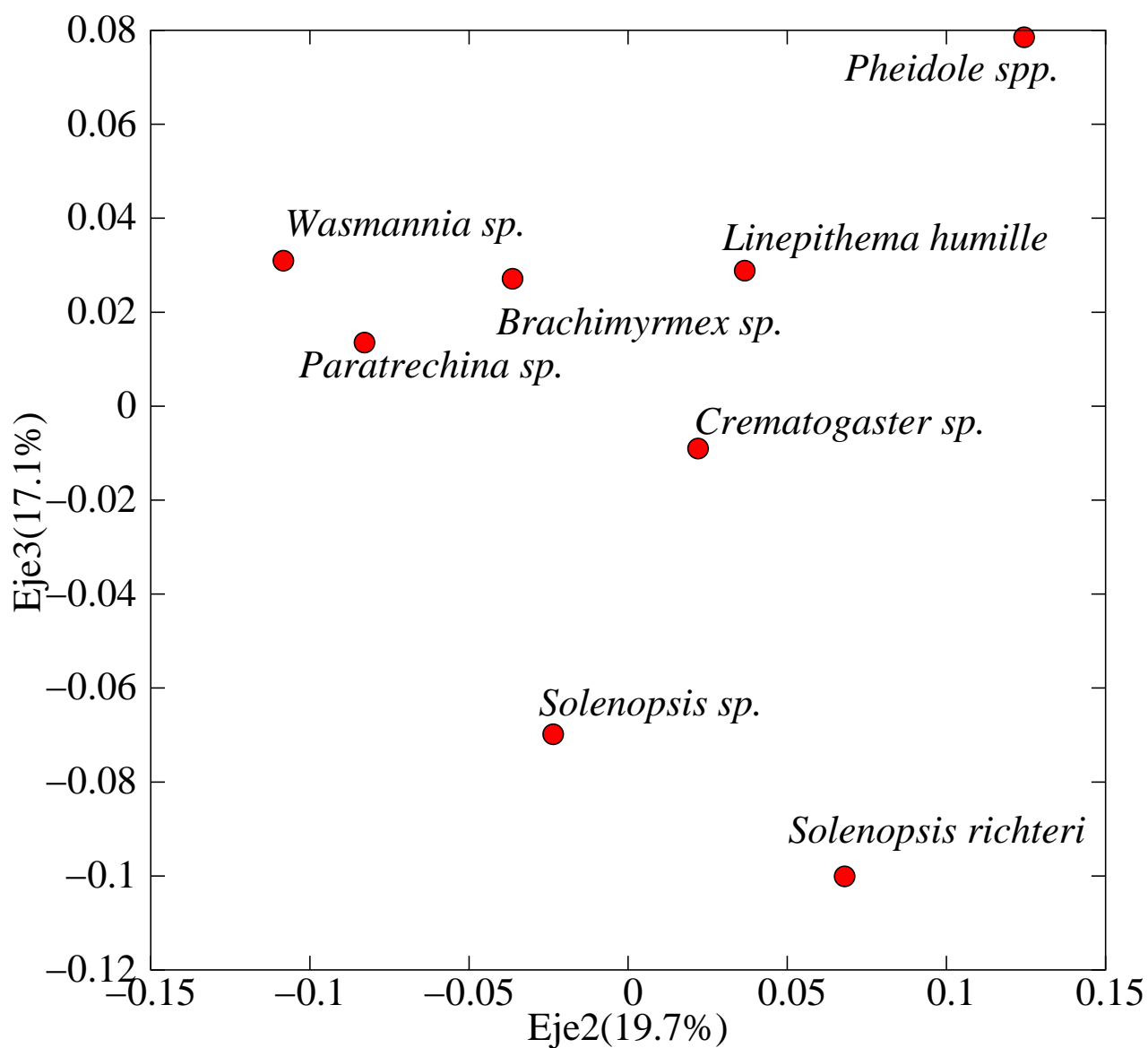
**Figura 4.4:** Mapas de “red-blue plots” del resto de las hormigas, *Crematogaster sp.* (A), *Brachimyrme sp.* (B), *Solenopsis sp.* (C), *Paratrechina sp.* (D), *Wasmannia sp.* (E). Las referencias son las mismas que en la figura 4.3



**Figura 4.5:** Los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales realizado a partir de la matriz de asociación SADIE entre especies de hormigas. Ambos ejes explican en conjunto un 42.9 % de la distancia.



**Figura 4.6:** El primer y tercer eje del análisis de coordenadas principales realizado a partir de la matriz de asociación SADIE entre especies de hormigas. Ambos ejes explican en conjunto un 40.3 % de la distancia.



**Figura 4.7:** El segundo u el tercer eje del análisis de coordenadas principales realizado a partir de la matriz de asociación SADIE entre especies de hormigas. Ambos ejes explican en conjunto un 36.8 % de la distancia.

## 4.4.2. Análisis Espacial del Efecto de los Parasitoides

### Distribución de los Parasitoides

#### Defensa del cebo

A diferencia de las otras dos especies de hormigas atacadas por parasitoides, *Paratrechina sp.* no perdió, ni compartió ningún cebo, en presencia o en ausencia de *P. convexicauda* (tabla 4.6). Si bien fue la especie menos abundante entre las atacadas por Fóridos, presente en sólo 23 cuadrante y 42 cebos (ver tablas 4.2 y 4.3), *P. convexicauda* fue registrada atacando a *Paratrechina sp.* en 9 cebos presentes en 3 cuadrantes. Por esta razón *Paratrechina sp.* fue excluida de los análisis posteriores.

En cambio, las otras dos especies de hormigas fueron registradas compartiendo cebos tanto en presencia como en ausencia de sus respectivos parasitoides. *Pheidole spp.*, la especie de hormiga más abundante, fue también la que compartió cebos en mayor número y proporción de ambas (ver tablas 4.2 y 4.3). Esta especie compartió más cebos únicamente en presencia de sus parasitoides del género *Apocephalus* (tabla 4.6). No hubo un efecto visible de los parasitoides del género *Pseudacteon*, sobre la capacidad de monopolizar el cebo de *Solenopsis richteri* (tabla 4.6). Los valores negativos del índice %*Pe*, no tienen sentido biológico puesto que indicarían un aumento de la capacidad de competir de la hormiga, en presencia de sus parasitoides. En realidad este tipo de valores indican una correlación positiva entre la abundancia de las hormigas y la de sus parasitoides.

Estos resultados señalan la existencia de una tendencia a una disminución de la capacidad de retener el cebo únicamente por parte de *Pheidole spp.*, en presencia de sus parasitoides específicos del género *Apocephalus* (tabla 4.6).

#### Análisis espacial del efecto de los parasitoides

El análisis espacial del efecto de la presencia de los parasitoides sobre la capacidad para retener el cebo de las especies de hormigas muestra los siguientes resultados:

- La distribución de los puntos donde estas especies de hormiga llegan primero, está fuertemente determinada por la distribución de la abundancia de éstas (tabla 4.7). Lo que

**Tabla 4.5:** Tabla de asociación entre parasitoides y sus hormigas hospedadoras

	<i>Pseudacteon spp.</i>	<i>Pseudacteon convexicauda</i>	<i>Apocephalus sp.</i>
<i>S. richteri</i>	0.3801*	–	–
<i>Pheidole spp.</i>	–	0.0645	0.4204*
<i>Paratrechina sp.</i>	–	-0.0174	–

Índices de asociación SADIE para las tres especies de parasitoides de la RECS con sus hormigas hospedadoras. Los asteriscos indican una asociación significativa ( $P < 0.05$ , prueba a dos colas, luego de 6000 aleatorizaciones).

**Tabla 4.6:** Proporción de cebos compartidos en presencia y ausencia de parasitoides

	%Sp	%Cp	%Pe
<i>Pheidole spp.:</i>			
<i>Apocephalus sp.</i>	8.5	11.0	29.4
<i>Pseudacteon convexicauda</i>	9.2	8.0	-13.1
<i>Solenopsis richteri:</i>			
<i>Pseudacteon spp.</i>	4.6	3.4	-26.3
<i>Paratrechina sp.:</i>			
<i>Pseudacteon convexicauda</i>	0	0	0

Proporción del total de cebos en lo que *Pheidole spp.*, *Solenopsis richteri* y *Paratrechina sp.* fueron registradas llevándose alimento en primer lugar, sobre los que luego se registro otra especie de hormiga (cebos no monopolizados), en presencia y en ausencia de los distintos parasitoides. El % de pérdida (%Pe) es la razón entre el % de cebos compartidos en presencia del parasitoide, y en ausencia de éstos, menos uno y multiplicado por 100 ( $Pe = (%Cp / \%Sp) - 1 * 100$ ), y sirve como un índice que indicaría el efecto del parasitoide sobre la capacidad de competir de la especie de hormiga. Los valores positivos indican pérdida en la capacidad de competir por parte del hospedador.

indica que estas especies tienden a llegar en primer lugar al cebo donde son más abundantes.

- Existe una asociación significativa entre la abundancia de *Pheidole spp.* y el numero de cebos compartidos (tabla 4.7). En cambio, esta asociación no es significativa con ninguno de los indicadores de abundancia de *S. richteri* (tabla 4.7), aunque existe una tendencia a que esta asociación sea mayor con la abundancia de nidos, que con la de *S. richteri* en cebos.
- *Apocephalus sp.* está asociado significativamente tanto con la abundancia de sus hospedadores (tabla 4.5, figuras 4.8 y 4.9), como con los cebos perdidos por éstos (tabla 4.6), mientras que *Pseudacteon convexicauda*, no está asociado significativamente ni a la abundancia de *Pheidole spp.*, ni tampoco lo está con la pérdida de cebos por parte de ésta especie.
- Existe una tendencia en todas las especies de parasitoides a mostrar un grado de asociación mayor con el número de llegadas en primer lugar a los cebos que con el número de cebos compartidos por sus hospedadores (tabla 4.8). Esto refleja el hecho de que los parasitoides siguen principalmente la abundancia de sus hospedadores.
- Aunque los parasitoides de *S. richteri*, muestran una asociación significativa con todos los indicadores de abundancia de esta especie (tabla 4.5), la asociación con el número de cebos perdidos es también significativa, pero negativa, la inversa de lo esperado (tablas 4.8 y 4.6). El mismo patrón se observa para el parasitoide del mismo género que ataca a *Pheidole spp.*, aunque en este caso la tendencia no es significativa (tabla 4.8).
- Superponiendo los mapas de parches de *Pheidole spp.* y *S. richteri*, con los de distribución de cebos compartidos, se encuentra que en la zona donde existe una mayor asociación

**Tabla 4.7:** Asociación entre la abundancia de las hormigas y su orden de llegada al cebo

	Primer lugar	Cebos compartidos
<i>S. richteri</i> (cebos)	0.7992**	0.0818
<i>S. richteri</i> (nidos)	0.3977**	0.1264
<i>S. richteri</i> (total)	0.7320**	0.0502
<i>Pheidole spp.</i>	0.8962**	0.2385*

Índices de asociación SADIE entre la abundancia de hormigas con el número de cebos en los que cada especie de hospedador llegó en primer lugar y el número de esos cebos que luego fueron compartidos con otras especies de hormigas. Los asteriscos simples y dobles indican una asociación significativa ( $P < 0.05$  y  $0.0001$ , respectivamente, pruebas a dos colas).

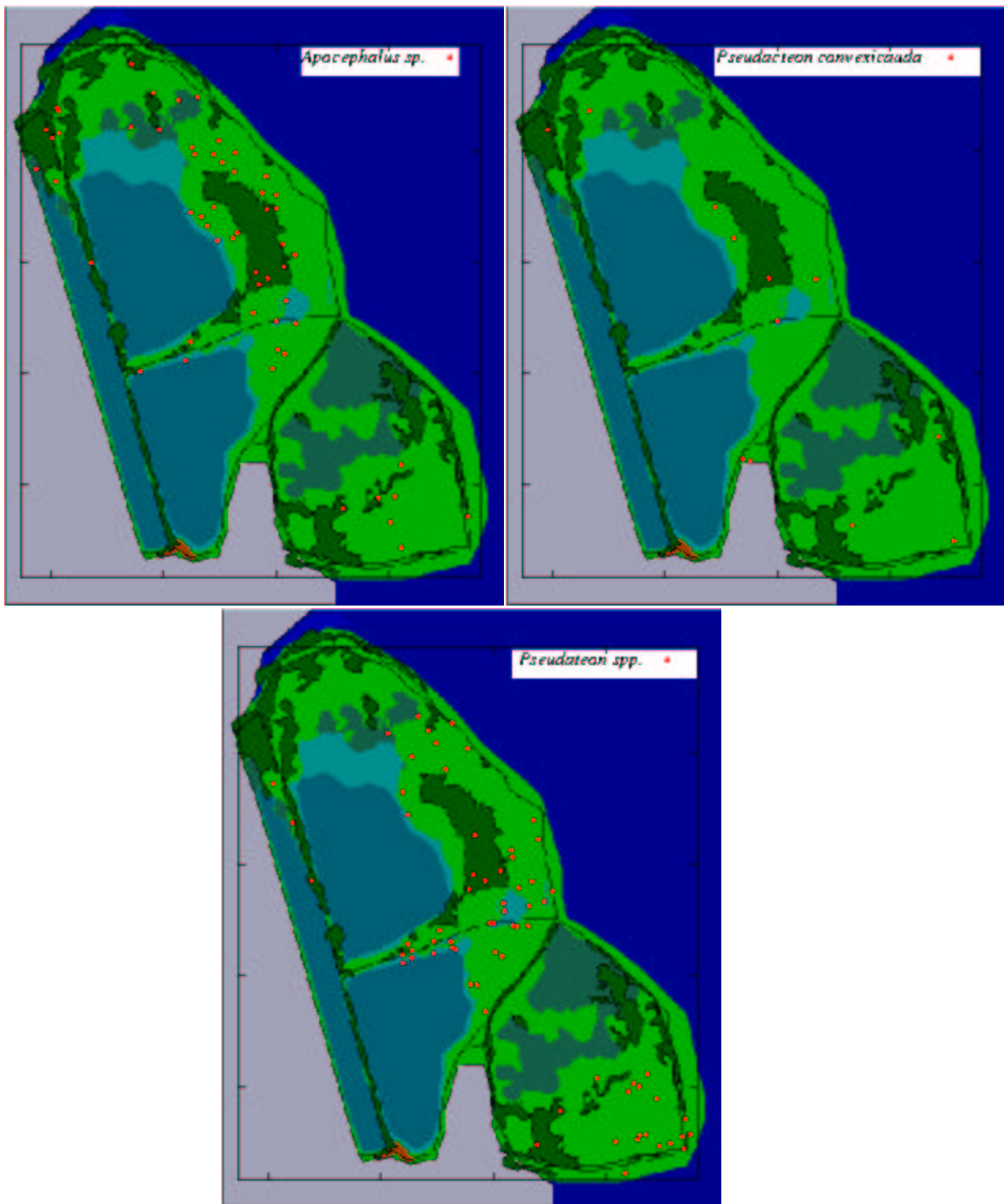
positiva entre la abundancia de parasitoides *Apocephalus sp.* con el número de cebos compartidos por cuadrante, es decir donde esta especie es más perjudicada por sus parasitoides, se encuentra dentro del parche de *S. richteri*. En cambio, no se observa ningún patrón claro en la distribución de esos cuadrantes para *S. richteri* (figura 4.10).

**Tabla 4.8:** Asociación entre la abundancia de parasitoides y el número de cebos compartidos

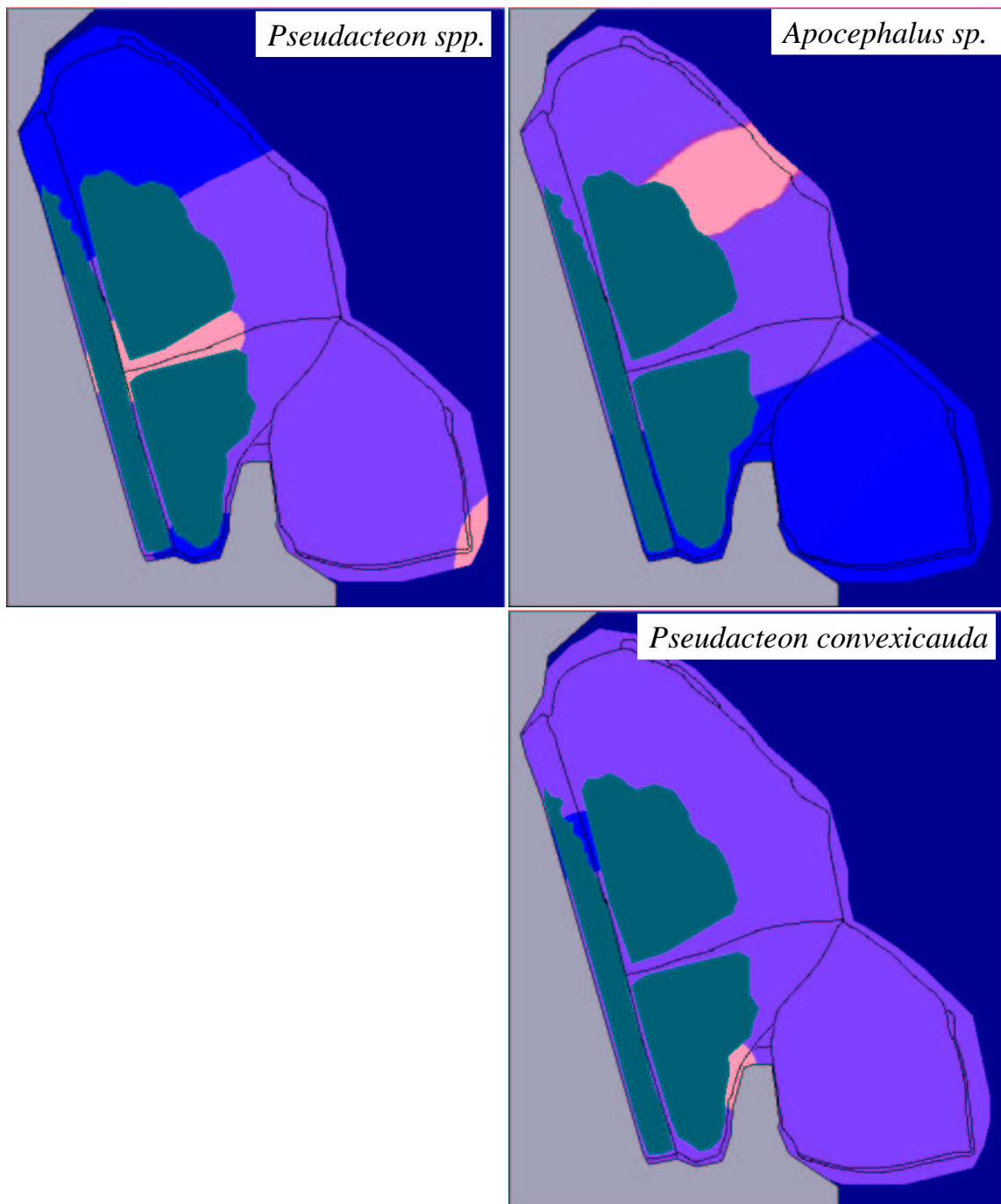
	<i>Pseudacteon spp.</i>	<i>Apocephalus sp.</i>	<i>P. convexicauda</i>
Llegadas en primer lugar:			
<i>S. richteri</i>	0.3038*	–	–
<i>Pheidole spp.</i>	–	0.4067**	0.1280
Cebos compartidos de:			
<i>S. richteri</i>	-0.2008*	–	–
<i>Pheidole spp.</i>	–	0.3107**	-0.0269

Índices de asociación SADIE entre la abundancia de parasitoides con el número de cebos en los que cada especie de hospedador llegó en primer lugar y el número de esos cebos que luego fueron compartidos con otras especies de hormigas. Los asteriscos simples y dobles indican una asociación significativa ( $P < 0.05$  y  $0.0001$ , respectivamente, pruebas a dos colas).

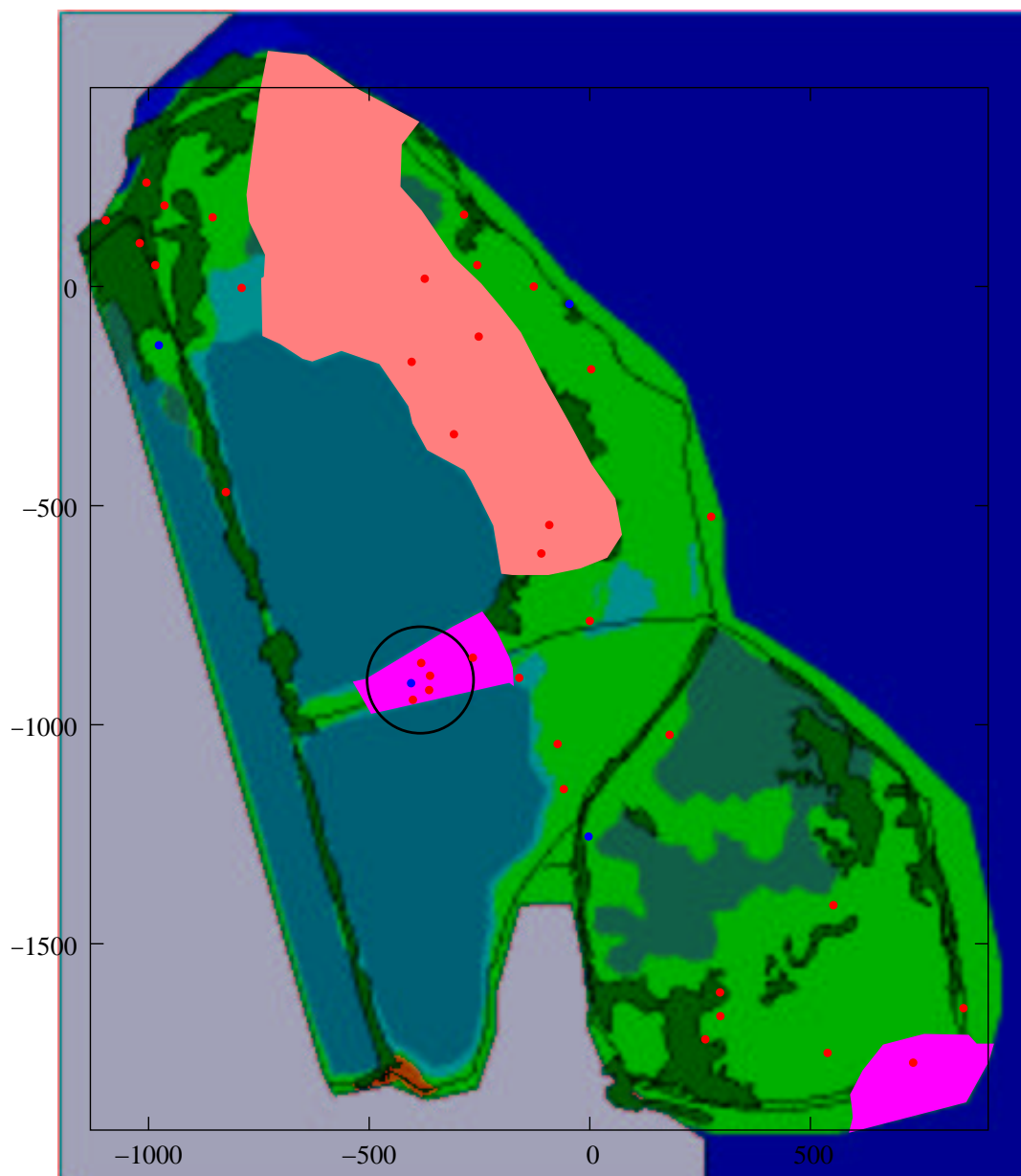




**Figura 4.8:** Distribución de las especies de parasitoides. Los círculos rojos indican los cuadrantes donde esas especies fueron registradas al menos una vez atacando a las hormigas en el cebo o sobre los hormigueros. En este mapa se muestran los resultados del año completo de muestreos. Las referencias son las mismas que en la figura 4.1



**Figura 4.9:** Mapas de “red-blue plots” de los parasitoides, *Pseudacteon spp.* (A), *Apocephalus sp.* (B), y *Pseudacteon convexicauda* (C). Las referencias son las mismas que en la figura 4.3



- Parche de *Pheidole spp.*
- Parche de *Solenopsis richteri*
- Area de asociacion significativa parasitoide – cebos compartidos para *Pheidole spp.* – *Apocephalus sp.*
- Cebo compartido de *Pheidole spp.*
- Cebo compartido de *Solenopsis richteri*

**Figura 4.10:** Mapas de asociación entre la abundancia de parasitoides y el número de cebos compartidos. Se muestran los parches de *S. richteri* y *Pheidole spp.* superpuestos con los cuadrantes donde se registraron cebos compartidos con otras especies de hormigas, para *S. richteri* (azul), y *Pheidole spp.* (rojo). El círculo mayor, muestra la zona donde el número de cebos compartidos por *Pheidole spp.* estuvo fuertemente asociado en forma positiva a la abundancia de parasitoides *Apocephalus sp.*

## 4.5. Discusión

### 4.5.1. Distribución Espacial y Competencia

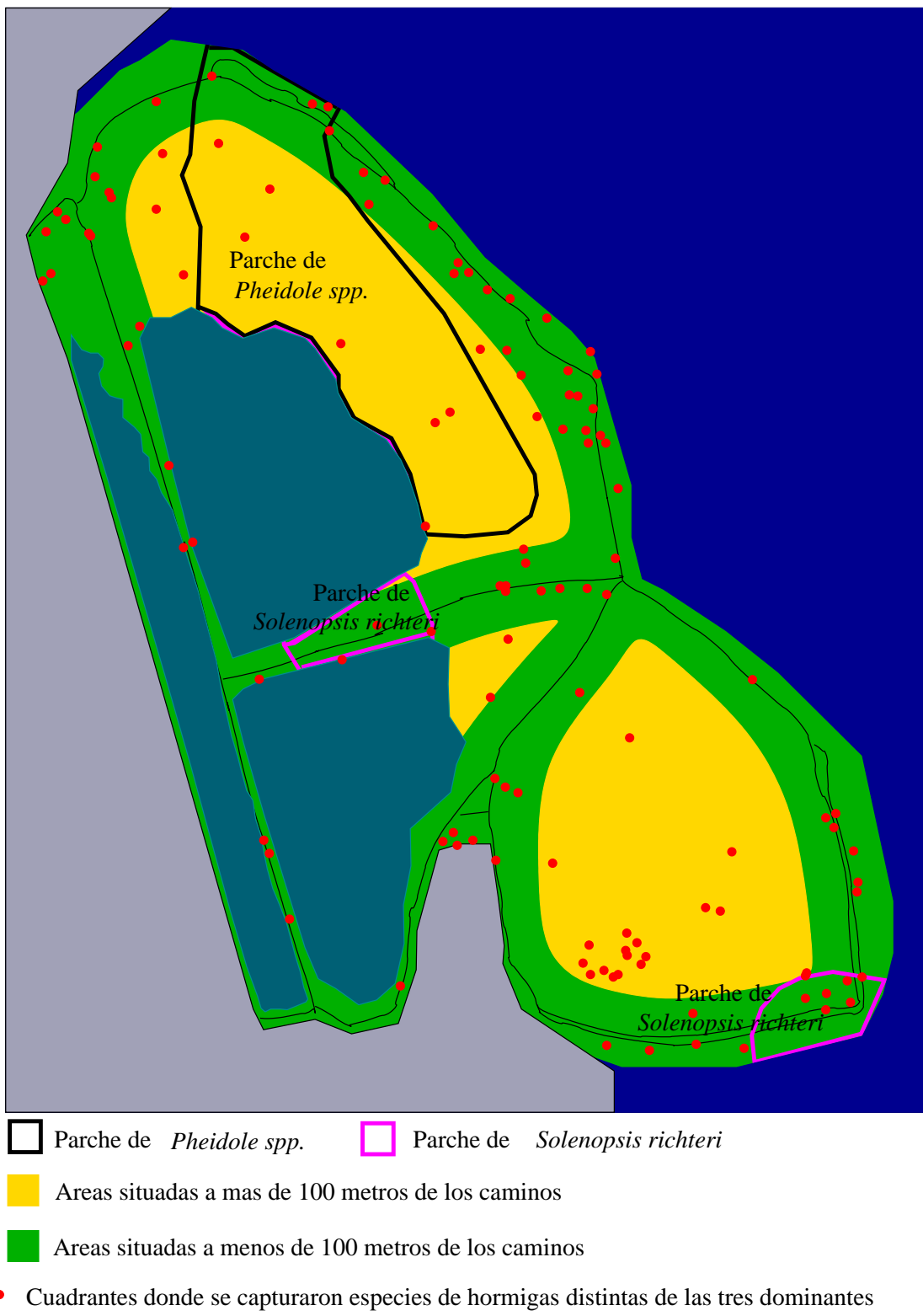
Dentro de las muchas explicaciones posibles para el patrón de abundancias y dominancias en esta comunidad de hormigas, tal vez la más adecuada sería, la que proveería el diferente uso del hábitat por parte de las especies presentes.

Por lo tanto es coherente en ese sentido los resultados de la ordenación, donde los primeros ejes tienden a separar entre sí a las hormigas que hacen un diferente uso del hábitat, antes que a las que compiten más fuertemente, lo que se observa recién en el tercer eje. Esto tal vez indique que a la escala de este análisis, el tipo de uso del ambiente, sea la principal causa determinante de la distribución de las hormigas de esta comunidad. Las interacciones entre especies de hormigas parecen tener lugar a escalas espaciales mucho menores a la de este estudio, como en el trabajo de Albretch y Gotelli (2001), donde la extensión del trabajo fue de menos de 30 metros, un tamaño menor al de la resolución de este trabajo (ver tabla 4.1), por lo que puede afirmarse que las relaciones de interferencia entre especies de hormigas se encuentran en una escala menor a la de esta tesis.

La especie más abundante *Pheidole spp.*, fue probablemente la que tenía mejor capacidad de aprovechar el espacio, anidando dentro de las matas de la especie de planta más abundante en el área, lo que tal vez le permitía aprovechar mejor todos los tipos de ambientes, incluyendo algunos menos favorables a otras especies pero muy extensos como las zonas anegadas. Las dos especies siguientes en el orden de abundancia, *S. richteri* y *L. humille*, también mostraron una capacidad, aunque más limitada, de aprovechar las áreas anegadas. Como la RECS, se encuentra conformada por terraplenes elevados, rodeando zonas mas bajas (ver Capítulo 2), los terraplenes conforman zonas más elevadas, expuestas a un fuerte disturbio humano, con diferente tipo de vegetación. En la figura 4.11 puede observarse que la mayor parte de los puntos de captura de las especies menos abundantes (*Crematogaster sp.*, *Solenopsis sp.*, *Wasmannia sp.*, *Brachimyrmex sp.*, *Paratrechina sp.*, *Camponotus punctulatus*, *Camponotus mus*, y *Acromyrmex sp.*), se hallan situados en las proximidades de los senderos. La única excepción es un grupo de puntos en el sector sur que se corresponde con un sector elevado de la RECS, que no es parte de los terraplenes. Asimismo en esta figura se observa que el parche de *Pheidole spp.*, se halla situado rodeando una laguna, en una zona de bañados alejada de los caminos.

Fue notoria la tendencia a formar distribuciones espaciales de tipo agregado por parte de la mayor parte de las hormigas (tabla 4.2). Lo cual contradice lo esperado para la distribuciones de nidos de hormigas en el espacio que se supone que deberían ser de tipo regular. Sin embargo, esto sólo es válido en ambientes homogéneos, lo que no se cumple en la RECS. Aquí en cambio, a la escala de análisis, la distribución de las especies refleja la de las unidades del paisaje.

Si bien se puede decir que la abundancia de las hormigas no siempre es un buen estimador de la de los nidos (como se ve en este trabajo en el caso de *S. richteri*), es probable que la extensión



**Figura 4.11:** Mapa de distribución de las especies de hormigas en relación con los caminos. Los círculos rojos indican los cuadrantes donde se capturaron especies de hormigas distintas de las tres dominantes (*Crematogaster sp.*, *Solenopsis sp.*, *Wasmannia sp.*, *Brachimyrme sp.*, *Paratrechina sp.*, *Camponotus punctulatus*, *Camponotus mus*, y *Acromyrmex sp.*). Las zonas amarillas, son áreas situadas a más de 100 metros de los caminos principales, las verdes, áreas situadas a menos de 100 metros de los mismos. Los sectores rodeados de líneas negra y rosa gruesas, son respectivamente parches de *Pheidole spp.* y *Solenopsis richteri*. El resto de las referencias son las mismas que en la figura 4.3

espacial de este trabajo sea demasiado grande, y la resolución muy pequeña para observar ese tipo de patrones (ver tabla 4.1). Sin embargo, otros factores pueden producir distribuciones de tipo agregado, como el tipo de suelo o de vegetación, que limitan la distribución de los hábitats más favorables (lo que sería coherente con lo explicado más arriba). A su vez como indican muchos modelos, en caso de que la competencia intraespecífica no fuera muy fuerte, o más débil que la interespecífica, el patrón de distribución espacial esperado de los hormigueros, sería agregado, en vez de regular. En ese último sentido fue notorio el hecho de que pocas veces hormigas de la misma especie fueron observadas peleando por la fuente de alimento.

Si bien se ha postulado y es de esperarse también que la distribución espacial de las especies se encuentre en parte condicionada por la de sus competidores, en especial que las especies subordinadas se vean excluidas por las dominantes, se observan pocos casos de asociación negativa de las especies más abundantes entre sí y con el resto. Únicamente en los casos de *L. humille* con *Wasmannia* y *Solenopsis* sp., que parecen competir por el espacio en las zonas altas y terraplenes; y en el caso de *Paratrechina* sp., que es muy abundante en sectores donde *Pheidole* spp., se halla ausente.

#### 4.5.2. Efecto de los parasitoides

Se ha propuesto reiteradamente a los Fóridos como controladores biológicos de especies de hormigas plagas, y es aceptado en términos generales que pueden modificar el balance de la competencia por interferencia al provocar la retirada de las hormigas hospedadoras frente a sus competidores (Feener, 1981; Feener y Brown, 1992; Morrison et al., 2000; Orr et al., 1995, 2003; Porter et al., 1995b; Porter, 2000). No hay antecedentes previos del efecto que podría causar en el resultado de la competencia la presencia simultánea de parasitoides atacando sobre ambas especies competidoras.

En todo caso, trabajos previos ya dan cuenta de que el efecto de los Fóridos sobre el comportamiento de sus hospedadores varía según la especie de Fórido y la intensidad del efecto sobre su hospedador (Wuellner et al., 2002). En ese sentido, era también de esperarse que hubieran diferencias aún más marcadas entre géneros, en especial tomando en cuenta que los Fóridos del género *Apocephalus* registrados en este trabajo eran mucho mayores que todos los del género *Pseudacteon*.

Si bien la metodología empleada puede haber influenciado en los resultados al extraer periódicamente los parasitoides que llegaban a los cebos, lo que puede haber disminuido el efecto de los Fóridos, es muy claro que aún así los parasitoides *Apocephalus* de *Pheidole*, provocaban un efecto mucho mayor que los otros, dada una mayor agresividad y velocidad de vuelo, tal que en pocos minutos provocaban la retirada de todas las obreras mayores. Estas últimas, son las más activas defensoras de la fuente de alimento, y las únicas capaces de hacer frente a las obreras de *Solenopsis*, u otras especies competidoras también muy agresivas. Estas

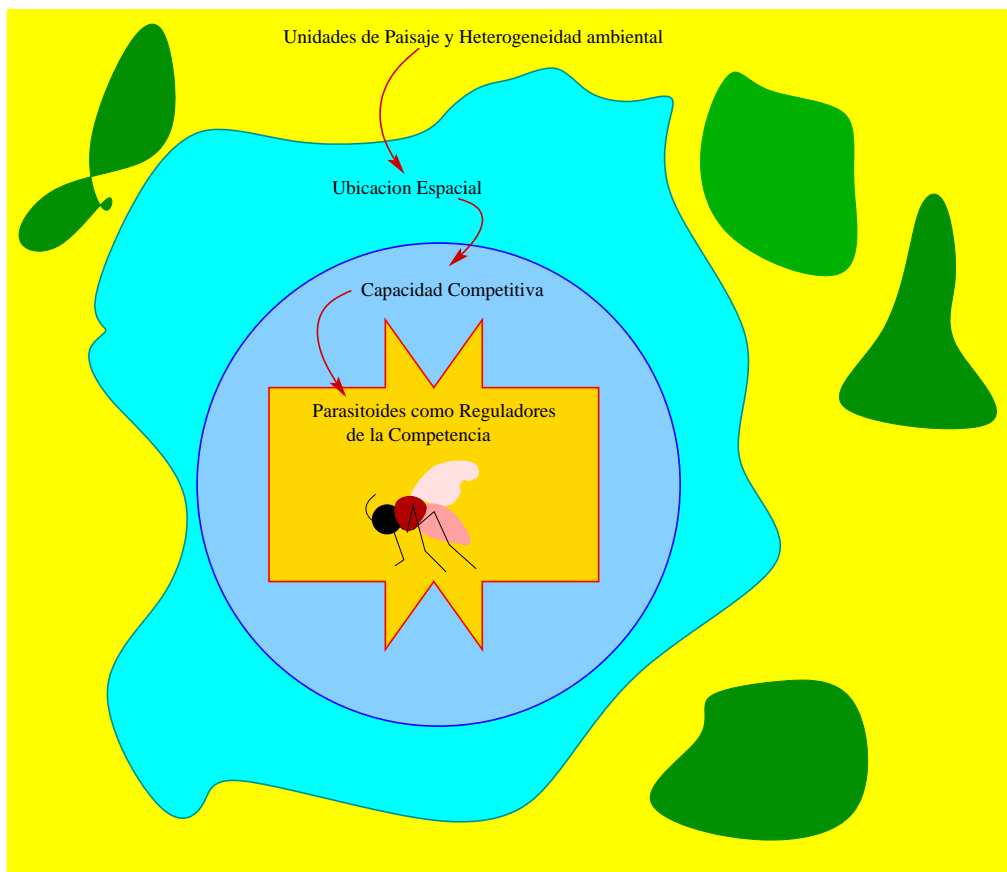
obreras no retornaban de inmediato luego de ser retirado el parasitoide, por lo que el efecto además de ser inmediato, duraba en el tiempo, al menos por un período similar al del tiempo de observación de los cebos.

En cambio el efecto de los Fóridos del género *Pseudacteon*, siempre fue menos intenso. En el caso de *P. convexicauda*, no provocaba un efecto notorio sobre ninguna de sus hormigas hospedadoras, aunque fue registrado atacando sobre nidos y cebos ocupados por *Pheidole spp.*, y *Paratrechina sp.* Sin embargo, no se registró en un número suficiente de cebos sobre el segundo de estos hospedadores, como para establecer su efecto, y ninguno de ellos se vio obligado a ceder o a compartir un cebo en el que hubiera llegado en primer termino en presencia de esta especie de Fórido solamente.

*S. richteri*, fue visiblemente afectada por la presencia de cualquiera de sus seis especies de *Pseudacteon* específicas, en el sentido de que sus obreras mayores tendían a retirarse, quedando sobre el cebo un número de obreras más reducido que antes de la llegada del parasitoide, en forma similar a la que ya han descrito en trabajos previos para esta hormiga (Folgarait y Gilbert, 1999). Sin embargo, a diferencia de *Pheidole spp.*, las obreras menores de *S. richteri* siguen siendo muy agresivas ante las otras especies de hormigas, y difícilmente son desplazadas por las otras hormigas de la zona, aun cuando sólo hayan quedado en escaso número. Esto se ve reflejado para los Fóridos de *S. richteri*, en los resultados de la proporción de cebos compartidos en presencia y en ausencia de los parasitoides (tabla 4.6), menor en presencia de sus parasitoides, que en ausencia de éstos, así como la significativa asociación positiva de los parasitoides con la abundancia de *S. richteri*, y su asociación también significativa, pero esta vez negativa con la cantidad de cebos compartidos de esta hormiga. De esta manera se puede sostener que estos parasitoides siguen la abundancia de su hospedador, y que no afectan su capacidad para competir. Mientras tanto el patrón de cebos compartidos de *S. richteri*, en relación a los distintos indicadores de abundancia de esa especie (tabla 4.7), estaría reflejando el hecho de que la distribución espacial de las zonas donde esta especie busca alimento no es la misma que la de sus hormigueros, y que la especie tiende a compartir los cebos en lugares donde su abundancia buscando alimento es menor.

Es por esto último que los resultados sugieren que para que un parasitoide de características similares a los estudiados aquí, tenga un efecto sobre la capacidad de competir de una especie de hormiga plaga, ésta debe encontrarse en presencia de otras especies competidoras muy agresivas capaces de desplazarla. Esto último sería coherente con los trabajos anteriores donde se evalúa el efecto de los Fóridos sobre la capacidad para competir de sus presas (Feener, 1981; Feener y Brown, 1992; Morrison et al., 2000; Orr et al., 1995, 2003; Porter et al., 1995b; Porter, 2000), donde la especie perjudicada termina cediendo la fuente de alimento frente a otra especie que de todas formas es un fuerte competidor.

### 4.5.3. Conclusiones



**Figura 4.12:** Esquema jerárquico de los factores que determinan la distribución espacial de una comunidad de hormigas

Se podría concluir que en esta comunidad de hormigas de la RECS a la escala de este análisis, la competencia por interferencia por el alimento, no parece ser el principal mecanismo estructurador, sino que parece serlo el tipo de uso del hábitat. En este sentido la escala a la que se realizó este estudio parece estar controlada en mayor medida por la estructura de las unidades del paisaje, antes que por las relaciones de interferencia entre las especies. De acuerdo a ello, se podría establecer una escala jerárquica, donde factores como el tipo de hábitat, dado por la existencia de distintas unidades de paisaje (heterogeneidad espacial), sería el principal determinante de la distribución de las especies de hormigas luego, dentro de éstas unidades, la competencia entre especies, modulada por la presencia de parasitoides, podría por lo tanto estructurar la comunidad (figura 4.12)

Entonces, a esta escala, la competencia parece jugar un rol menor, y dentro de ésta, el rol de los parasitoides como estructuradores de la comunidad de hormigas es aún mas restringido, puesto que no parecen controlar la abundancia de sus presas, y su efecto varía en gran medida según que tipo de parasitoide se trate, su especificidad, que tipo de hormiga sea su hospedador, y cuáles sean las características de agresividad y comportamiento en general de sus competidores. En cuanto a las posibilidades de uso de estos parasitoides como controladores biológicos,



es probable que el uso de Fóridos parasitoides no baste por sí solo para controlar una hormiga plaga en grandes extensiones de ambientes exóticos, si éstas se hallan en un ambiente favorable y en ausencia de competidores lo bastante agresivos como para desplazarlas de sus fuentes de alimento.

# Capítulo 5

## Modelado Causal de las Comunidades de Parasitoides y Hormigas

### 5.1. Resumen

Identificar las variables que actúan como limitantes de la distribución de las especies es uno de los objetivos centrales de la Ecología. Esto, a su vez puede brindar información acerca de como se particiona el nicho entre las especies de una comunidad. Por ello, este trabajo, tuvo por objetivo identificar las variables que actuarían como estructuradoras y limitantes de la distribución de una comunidad de hormigas y sus Fóridos parasitoides.

Para ello, se realizaron análisis de modelado causal de las posibles relaciones entre las variables ambientales, y las de abundancia de hormigas y parasitoides. En primer lugar, se modelaron las relaciones de las variables ambientales con las comunidades de Fóridos y hormigas en su totalidad. Luego se separaron las variables de abundancia de las especies de hormigas atacadas por parasitoides de las demás hormigas. A su vez los parasitoides fueron discriminaron por tipo de hospedador.

Las relaciones predichas por los modelos fueron puestas a prueba mediante el uso de pruebas de mantel con correlaciones parciales.

Los resultados mostraron que las comunidades de hormigas son estructuradas por un número mayor de variables ambientales que sus Fóridos parasitoides. Las primeras mostraron una significativa estructura espacial, y estuvieron condicionadas por variables relacionadas con la estructura de la vegetación y el clima.

Los parasitoides, en cambio, dependieron fundamentalmente de sus hospedadores, y del clima, tanto del momento (microclima), como del correspondiente a la época del año, o el momento del día (ciclo diario y anual).

Estos resultados permiten llegar a las conclusiones de que los parasitoides, como estarían íntimamente relacionados con sus presas, dependerían fundamentalmente de éstas. A su vez factores (como el clima) que podrían determinar su supervivencia como adultos, estarían

modulando la abundancia de sus poblaciones, y estructurando sus comunidades.

## 5.2. Introducción

La formulación más ampliamente aceptada del concepto de nicho puede definirse como: “*El volumen n-dimensional, dentro del cual cada punto corresponde a un estado del ambiente, el cual permite a una especie existir indefinidamente*” (Hutchinson, 1957; Pulliam, 2000).

Siguiendo a este concepto de nicho, se puede predecir que debido a que no todas las variables están distribuidas de igual manera en el espacio, o que no todos los componentes de este espacio n-dimensional alcanzan en la naturaleza valores en los cuales la especie no pueda existir o no se pueda sostener, existiría entonces un grupo de variables que serían las limitantes de la distribución de las especies. La presencia de especies competidoras más fuertes, puede limitar el tamaño del nicho original (o fundamental) a uno más pequeño (o nicho efectivo) (Begon et al., 1995; Pulliam, 2000). Identificar esas variables, y en función de éstas explicar y predecir la distribución de las especies, es uno de los objetivos principales de la Ecología (Urban, 2003). Este objetivo, sin embargo es difícil de alcanzar.

La presencia y abundancia de otras especies son en sí mismas componentes del nicho, estudiando a éste, se puede no sólo identificar el efecto de variables abióticas, sino también el de la presencia de competidores, abundancia de presas y depredadores. Esto último es especialmente importante cuando se encara el estudio de especies plaga, y especialmente la interacción entre una plaga y su depredador, que es candidato a ser su medio de control.

El caso de la relación entre las hormigas del género *Solenopsis* del complejo *Saevisima*, con sus parasitoides específicos del género *Pseudacteon* (Díptera: Phoridae), es especialmente interesante en ese sentido. Debido a que dos de las especies que lo componen se han convertido en plagas de importancia económica (Porter et al., 1992), su biología ha sido ampliamente estudiada (Gotelli y A., 2000; Trager, 1991; Ross et al., 1997; Tshinkel et al., 1995; Porter et al., 1992). Sin embargo, si bien desde hace tiempo los parasitoides de este género, han sido propuestos para controlar a estas especies de hormigas (Williams et al., 1972; Feener, 1981; Orr et al., 1995; Porter et al., 1995,b,c), y la relación comportamental de los hormigas ante estos parasitoides ha sido ampliamente estudiada, tanto en el laboratorio como en el campo (Feener y Brown, 1992; Orr et al., 1995; Porter et al., 1995b; Folgarait y Gilbert, 1999; Wuellner et al., 2002; Orr et al., 2003), hay relativamente pocos trabajos que hayan sido enfocados hacia la ecología de estos parasitoides, o de la relación de los parasitoides con sus hospedadores (Orr et al., 1997; Folgarait et al., 2003). Aún cuando éstos ya han sido liberados en zonas donde estas hormigas son plagas (Cook, 1999; Porter, 2000). Adicionalmente existe el problema de la existencia de otras especies de hormigas competidoras, algunas de las cuales también tienen su propio grupo de Fóridos parasitoides. Estas complejas interacciones en conjunto con todos los demás componentes del ambiente nunca antes habían sido estudiadas.

El nicho y la distribución de este ha sido ampliamente estudiado en hormigas (Ryti y Case,

1992; Deslippe y Savoilanen, 1994; Gordon y Kulig, 1996; Suarez et al., 1998; Kaspari et al., 2000; Albretch y Gotelli, 2001; Schooley y Wiens, 2003; Folgarait et al., en prensa). El espacio y el alimento suelen ser los principales ejes en la partición del nicho entre especies de hormigas (Albretch y Gotelli, 2001), y la mayor parte de las variables suelen estar estructuradas en el espacio (Legendre y Legendre, 1998). El tiempo, al igual que el espacio, puede ser un eje de la partición del nicho de las especies (Albretch y Gotelli, 2001), y puede causar el mismo efecto que el espacio en cuanto a la autocorrelación en las demás variables. De hecho, tanto los Fóridos como sus hormigas hospedadoras suelen exhibir ciclos diarios y anuales de actividad y/o abundancia que permiten la coexistencia de varias especies de parasitoides utilizando un mismo hospedador (Folgarait et al., 2003; Wuellner y Saunders, 2003; Pesquero et al., 1996).

Muchas metodologías se han utilizado y propuesto con el fin de encontrar los principales componentes del nicho a partir de datos de distribución. Como existe un gran número de variables a analizar, y éstas difícilmente son independientes entre sí, los métodos multidimensionales se consideran los más adecuados para este tipo de estudios (Legendre y Legendre, 1998). Pero la mayor parte de esos métodos, se ven confundidos por la autocorrelación espacial, que viola los supuestos de muchas de las metodologías paramétricas convencionales (Urban, 2003). Es por ello que es necesario utilizar métodos en los cuales se puedan discriminar relaciones de tipo espúreo entre variables relacionadas de forma coincidental, pero que además consideren explícitamente el espacio y el tiempo de forma de eliminarlo de la relación de las demás variables entre sí.

**Objetivos del estudio** En este trabajo se trató de caracterizar los principales componentes del nicho que producen la estructuración de una comunidad de hormigas, y de la comunidad de sus parasitoides específicos de la familia Phoridae (Díptera). Se puso para ello, especial énfasis en la relación de la especie de hormiga plaga con su comunidad de parasitoides, que son candidatos para el control biológico de esa especie. Como las comunidades de hormigas suelen estar estructuradas tanto espacial como temporalmente (Albretch y Gotelli, 2001), y los Fóridos parasitoides tienen ciclos diarios y anuales de actividad (Folgarait et al., 2003; Wuellner y Saunders, 2003; Pesquero et al., 1996), el espacio y el tiempo serán considerados al igual que todas las demás variables ambientales, como posibles componentes del nicho.

Para estimar el efecto de los diferentes tipos de variables que podrían comportarse como los factores determinantes de la distribución tanto de las especies de hormigas como la de los Fóridos, se utilizó una aproximación conceptual al problema de separar las relaciones causales de las espúreas provocadas por correlaciones coincidentales. Para ello se utilizarán análisis de Mantel, que combinados con correlaciones parciales, permitirán mediante el uso de diagramas, establecer las probables relaciones causales entre tipos de variables, e identificar los tipos de variables que actuarían como limitantes operativos de la distribución de las especies estudiadas, y de la estructura de sus comunidades (Legendre y Legendre, 1998; Urban, 2003).

Se buscó además discriminar las variables limitantes de la distribución en las especies (o

delimitantes del nicho fundamental), de las de las variables a través de las cuales se produce la partición del nicho dentro de un gremio, (o delimitantes del nicho efectivo). Estas variables, junto con las anteriores son las aquí llamadas *estructuradoras* de la comunidad.

## 5.3. Materiales y Métodos

### 5.3.1. Área de estudio

Al igual que en los dos capítulos 3 y 4, se trabajó en la RECS (ver capítulo 2)

### 5.3.2. Metodología de muestreo

#### Distribución de las muestras

En este capítulo, se utilizaron los mismos cuadrantes que en los capítulos 3 y 4. Al igual que en el capítulo 4, se utilizó la matriz de datos en su totalidad.

#### Métodos de Campo

En cada cuadrante se registraba el número de hormigueros de *Solenopsis richteri*, y se colocaban 4 cebos de carne dispuestos a azar para atraer a las hormigas que se encontrasen buscando alimento. En caso de haber hormigueros de *S. richteri*, éstos eran disturbados y se les colocaba un cebo similar al anterior para mantener las hormigas trabajando en el exterior. Durante 2 horas a intervalos de 20 minutos eran observadas las diferentes especies de hormigas que llegaban a los cebos y se instalaban allí a llevarse el alimento. Sobre todos los nidos, y en los cebos fuera de los hormigueros se procedía a la captura de los parasitoides durante ese período. Los parasitoides de *Solenopsis richteri* que eran capturados, fueron determinados a nivel de especie mediante una lupa de mano (10x) en el campo y luego liberados al final del muestreo en el mismo cuadrante en que habían sido capturados. Los parasitoides de las demás especies, fueron fijados en alcohol, y determinados en el laboratorio, por medio de las claves de Disney (1994), y Porter y Pesquero (2001).

Luego se analizó la estructura de la vegetación mediante una transecta en diagonal trazada sobre el cuadrante, y en 100 puntos, ubicados a intervalos de 10 cm., se registró la presencia o ausencia de cada especie de plantas. Se consideraron la cobertura de cada especie como la proporción de puntos en los cuales ésta se hallaba presente (Matteucci y Colman, 1982). Las distintas especies vegetales fueron determinadas según el caso, hasta el nivel de género o familia, mediante el uso de guías de campo (Molina, 1998, 1999; Fernandez Grecco y Viviani Rossi, 1997; Marzocca et al., 1979). Los ejemplares que no pudieron ser determinados mediante ese método fueron herborizados y determinados mediante el uso de las floras de la Provincia de Entre Ríos en el laboratorio (Burkart, 1969, 1974; Troncoso y Bacigalupo, 1979; Bacigalupo, 1987).

La proporción de suelo anegado, se midió sobre los mismos puntos de esa transecta, registrando la proporción de puntos en los que el suelo se encontraba cubierto de agua.

En estos cuadrantes se registraron las siguientes variables ambientales: Temperatura, humedad relativa, velocidad del viento al nivel del suelo y a 1 metro de altura. Las especies presentes en menos del 5% de los cuadrantes fueron descartadas de los análisis.

Se registraron finalmente los horarios de salida y puesta del sol, provistos por el GPS, así como el horario en el que se trabajó en cada cuadrante.

### 5.3.3. Análisis Estadístico

#### Prueba de Mantel

Los datos fueron analizados mediante el método de Modelado Causal (Legendre y Legendre, 1998). Para este método se construyó un diagrama de probables relaciones entre los tipos de variables a estudiar. Luego se establecieron cuál tipo de relaciones pueden llegar a ser significativas, las cuales se constituyen como las hipótesis alternativas en el análisis estadístico. Las relaciones propuestas fueron puestas a prueba mediante sucesivas pruebas de Mantel de correlación entre matrices. Luego como se tuvieron más de dos matrices de datos, para estudiar la relación entre los pares de matrices eliminando el efecto de la correlación con las otras, se hizo de nuevo la prueba mediante el uso de correlaciones parciales. El análisis de Mantel, como está basado en la comparación entre matrices de similitud, permite la comparación entre variables de cualquier tipo, y no tiene las restricciones típicas de las pruebas estadísticas convencionales, como su alternativa más común, el “Path análisis”, basado en regresiones lineales (Urban, 2003).

#### Organización de las matrices

Las variables obtenidas en los muestreos de campo fueron organizadas por tipo de datos, y separadas en distintas submatrices. Éstas fueron:

**Espacio** Esta matriz estuvo compuesta por los datos de las coordenadas geográficas de cada cuadrante, expresado en metros de distancia, con respecto al paralelo (eje y), y al meridiano (eje x) de referencia del área de estudio.

**Hormigas** Se compuso una matriz con los datos de número de cebos ocupados por cuadrante por cada una de las especies de hormigas. En el análisis de la comunidad de hormigas y parasitoides en general, esta matriz incluyó a todas las especies de hormigas. Luego las especies de hormigas atacadas por parasitoides más abundantes, *S. richteri*, y *Pheidole spp.* fueron separadas de la matriz general de hormigas. En el caso de *S. richteri*, sus datos de cebos fueron unidos a los de abundancia de nidos para formar una submatriz llamada *Solenopsis richteri*. Mientras tanto, los datos de abundancia de *Pheidole spp.*, fueron también separados para formar otra llamada *Pheidole spp.*

**Fóridos** La matriz de Fóridos estuvo compuesta de los datos de abundancia de estos parasitoides por cuadrante. Para el segundo análisis, esta matriz fue partida en dos matrices, una (*Pseudacteon spp.*) con los Fóridos específicos de *S. richteri*, y otra con las demás especies de Fóridos (**Otros Fóridos**).

**Microclima** Esta matriz fue armada a partir de los datos de variables de temperatura y humedad tomados en cada cuadrante en el momento del muestreo. Las variables incluidas fueron:

**Viento** Velocidades máxima, media y mínima, al nivel del suelo, y a un metro de altura.

**Humedad relativa** Humedades máxima, media y mínima medidas en el cuadrante durante el muestreo.

**Temperaturas** Temperaturas máxima, media y mínima medidas en el cuadrante durante el muestreo.

**Anegamiento** Se utilizaron los datos del porcentaje de suelo anegado.

**Vegetación** La matriz de vegetación se componía de los porcentajes de cobertura de todas las especies de plantas presentes en más del 5 % de los cuadrantes.

**Néctar** Como se presume que una de las fuentes de alimento de los Fóridos adultos es el néctar, se estimó la disponibilidad de éste como la cobertura total de las plantas en estado de floración, más la de las plantas que poseyeran nectarios extraflorales.

**Tiempo** Esta última matriz fue armada utilizando dos variables de posición temporal de los datos. Por un lado, como un estimador del patrón circanual de actividad se utilizó la distancia en días entre la fecha de muestreo y el 21 de junio. Luego, como un estimador circadiano de actividad de los parasitoides se calculó a partir del dato del horario en el que se visitó cada cuadrante, su posición relativa entre el horario de salida y puesta del sol, estandarizada por la longitud del día de la fecha de muestreo. De esta manera, esta matriz provee, mas que la posición temporal absoluta de los datos, su posición en relación a principales ciclos de actividad de los insectos, el ciclo circanual, y el circadiano. Estos ciclos están fuertemente relacionados con el clima histórico, y con una variación periódica de las condiciones ambientales (Folgarait et al., 2003).

## Índices de Distancia

Para crear las matrices de distancias previas al análisis de correlación entre ellas, se utilizaron tres tipos diferentes de índices de similitud:

**Distancia Euclídea** Siguiendo lo recomendado por Legendre y Legendre (1998), se utilizó en todos los casos en los que las distintas variables que componían la matriz estuviesen

medidas en las mismas unidades así como en los casos en los que la matriz estuviera compuesta de una sola variable.

Este índice es calculado utilizando la fórmula de Pitágoras:

$$D(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^k (y_{1j} - y_{2j})^2} \quad (5.1)$$

Siendo  $k$  el número de variables,  $y_i$  las variables, y  $x_i$  los sitios.

Este índice de distancia fue convertido en uno de similitud por medio de la resta del los valores al valor máximo de distancia en la matriz.

$$S(x_1, x_2) = D_{max} - D(x_1, x_2) \quad (5.2)$$

**Índice de Gower** Al igual que en el caso anterior, a este índice se lo eligió siguiendo a Legendre y Legendre (1998), esta vez para el caso en el que la matriz estuviese formada por variables medidas en distinto tipo de unidades.

$$S(x_1, x_2) = \frac{\sum_{j=1}^k (1 - \frac{|y_{1j} - y_{2j}|}{R_j})}{k} \quad (5.3)$$

Donde  $R_j$  es la mayor diferencia observada para cada variable  $j$  en el grupo de datos. De esta manera, todas las diferencias son estandarizadas a un mismo conjunto de valores.

**Índice de Gower modificado** Dado que en muchos casos el número de ceros supera ampliamente al de los otros valores de abundancia de muchas especies, por un lado, y por otro, dado que en muchos casos los individuos de algunas especies suelen aparecer en gran número en unos pocos sitios, los índices anteriores muchas veces no sirven para comparar datos como los de abundancia de parasitoides entre sí. De esta manera, los sitios con pocos parasitoides, serán más parecidos a los sitios en los cuales se encontraban ausentes, que a los lugares en los cuales estaban en gran abundancia. Es por ello que como en este trabajo se considera más importante la presencia de una especie que su abundancia, se modificó uno de los índices de similitud de Gower propuestos por Legendre y Legendre (1998), de esta manera:

$$\bullet \text{ si } \sum_{j=1}^k y_{1j} = 0 \text{ y } \sum_{j=1}^k y_{2j} \neq 0 \text{ o } \sum_{j=1}^k y_{2j} = 0 \text{ y } \sum_{j=1}^k y_{1j} \neq 0 : S(x_1, x_2) = 0 \quad (5.4)$$



$$\bullet \text{ si } \sum_{j=1}^k y_{1j} = 0 \quad \text{y} \quad \sum_{j=1}^k y_{2j} = 0 : \quad S(x_1, x_2) = 1 \quad (5.5)$$

$$\bullet \text{ si } \sum_{j=1}^k y_{1j} \neq 0 \quad \text{y} \quad \sum_{j=1}^k y_{2j} \neq 0 : \quad S(x_1, x_2) = 1 + \frac{\sum_{j=1}^k (1 - \frac{|y_{1j} - y_{2j}|}{R_j})}{k} \quad (5.6)$$

Al igual que el índice de similitud de Gower, éste se halla acotado entre dos valores. La diferencia es que el de Gower varía entre 0 y 1, mientras que éste lo hace entre 0 y 2. Los cuadrantes donde no se haya registrado ninguna especie, tendrán siempre una similitud mínima (es decir cero), con aquellos donde las abundancias de al menos una de ellas sea distinta de cero (ecuación 5.4). En caso de que en ningún cuadrante se halla registrado especie alguna, su similitud será igual a 1, que es la mínima similitud posible entre sitios en los cuales se hubieran registrado especies (ecuación 5.5). Si hay especies presentes en ambos cuadrantes, el índice de similitud varía entre 1 (composición completamente diferente) y 2 (igual composición)(ecuación 5.6). De esta manera se le está dando un mayor peso a la presencia o ausencia de las especies en los cuadrantes, con respecto a la abundancia.

## Correlaciones

Las matrices de similitud obtenidas más arriba, fueron comparadas entre sí mediante el estadístico de Mantel estandarizado, el cual es similar al coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Legendre y Legendre, 1998). Si bien este estadístico supone relaciones lineales entre las matrices de similitud, a diferencia de los no paramétricos, permite el cálculo y la puesta a prueba de la significación de las correlaciones parciales (Legendre y Legendre, 1998).

Las correlaciones parciales fueron calculadas según Steel et al. (1997) y Chang (2000) como:

$$p_{i,j} = \frac{-m_{i,j}^{-1}}{\sqrt{m_{i,i}^{-1} m_{j,j}^{-1}}} \quad (5.7)$$

Siendo  $m_{i,j}$  los elementos de la matriz de correlaciones  $M$ ,  $m_{i,j}^{-1}$  los de la matriz  $M^{-1}$ , inversa de  $M$ , y  $P$  la matriz de correlaciones parciales.

La significación de los estadísticos se puso a prueba mediante 10000 aleatorizaciones. Éstas se hicieron mediante un algoritmo construido para hacerlas según recomiendan Legendre y Legendre (1998). El programa para hacer este análisis estadístico fue escrito en Numerical Python (Python Software Foundation, 2002; Ascher et al., 2001) y C (Free Software Foundation, 2002) (Bruzzone, en prep., ver apéndice en el CD-rom).

### 5.3.4. Modelos

Los modelos se construyeron a partir de las relaciones que se estimaron a priori serían significativas entre las variables medidas, partir de datos provenientes de la bibliografía, de trabajos previos y de observaciones en el campo.

- Cuando se considera que existen dos fenómenos que tienen una relación del tipo causa-efecto, que uno de ellos determina al otro, o que están íntimamente relacionados, se estima que tanto la correlación, como la correlación parcial entre ambos será significativa. Esto es así, puesto que aún eliminando el efecto de las otras variables, como la relación es directa, la relación deberá seguir siendo significativa.
- En caso de que dos fenómenos no estén relacionados entre sí directamente, sino que ambos obedecen a una relación con alguna tercera variable, entonces, se puede hipotetizar que la correlación entre ambos será significativa, pero no lo será su correlación parcial. Se estima ello, puesto que la eliminación del efecto de la variable que condiciona a las dos, también elimina la causa por la que ambas se encuentran correlacionadas.
- Si dos fenómenos no se encuentran relacionados entre sí, directa o indirectamente, entonces no debería haber correlaciones significativas de ningún tipo.

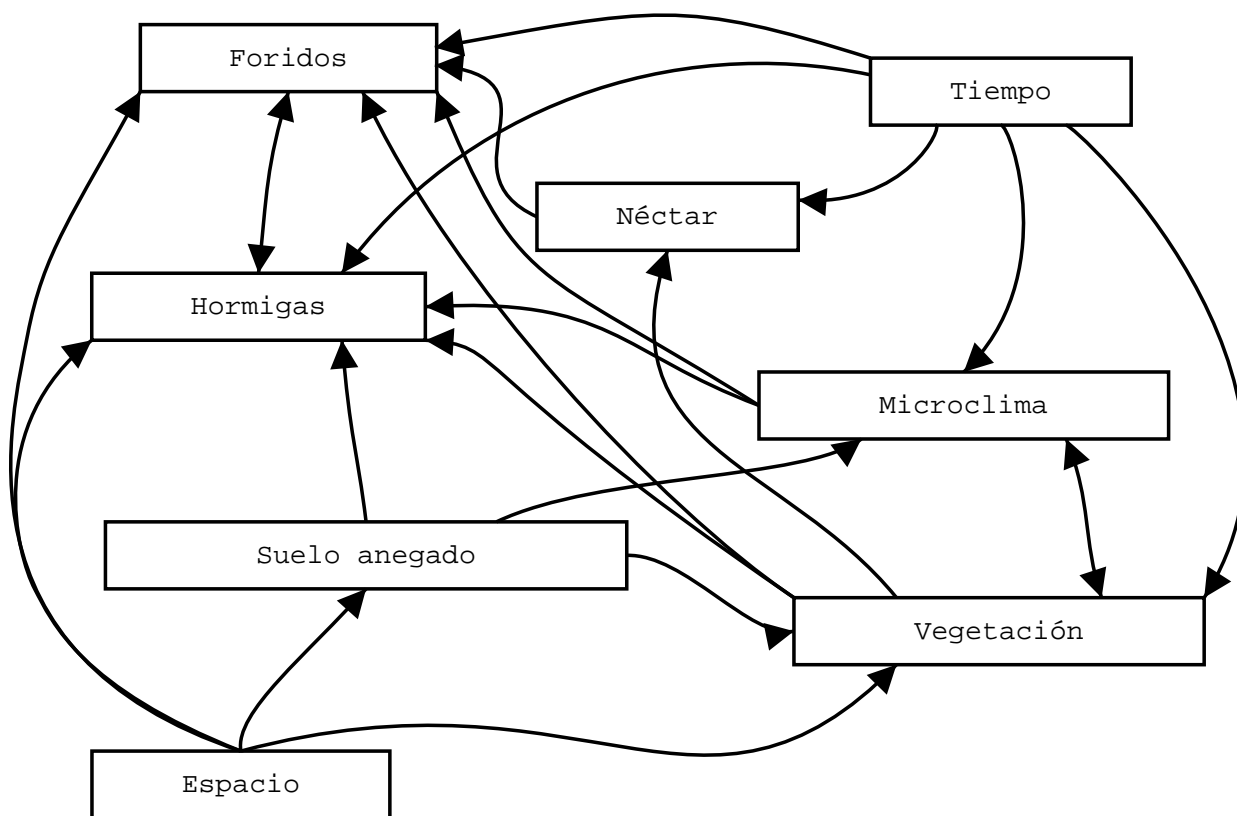
#### Modelo Causal de las Comunidades de Hormigas y Parasitoides en general

Para este modelo las relaciones propuestas fueron las mostradas en la figura 5.1, de la siguiente manera:

- Se estimó que las variables relacionadas con la estructura de la vegetación, abundancia de hormigas, parasitoides, y el anegamiento del suelo deberían estar estructuradas espacialmente.
- Tanto la estructura de las comunidades vegetales, como la cantidad de plantas en estado de floración, las comunidades de hormigas, y sus parasitoides varían su composición a lo largo del año, y en el caso de las hormigas y parasitoides suelen tener comportamientos fuertemente dependientes de la hora del día, mientras que las temperatura, humedad y todas las variables de clima en general, son fuertemente dependientes de la hora del día, y de la estación del año. De esta manera se propusieron relaciones significativas entre estos grupos de variables con las relacionadas con el tiempo.
- También se predijeron relaciones significativas entre el grado de anegamiento del suelo, con la estructura de la vegetación, la comunidad de hormigas y la de sus parasitoides. Se propusieron estas relaciones debido a que el grado de anegamiento del suelo condiciona la estructura de la vegetación, y disminuye directamente el número de lugares para anidar en las especies de hormigas que forman sus hormigueros en el suelo. Asimismo

puede estar relacionado con la supervivencia en el estadio pupal de los parasitoides, dado que muy probablemente sus pupas queden en los basureros de los hormigueros, una vez muerta la hormiga infectada.

- Se propusieron además relaciones significativas del microclima con la vegetación, las comunidades de hormigas, de parasitoides, y con el grado de anegamiento del suelo. También se propusieron relaciones entre la disponibilidad de néctar y la estructura de la vegetación.
- Finalmente, se predijo una relación significativa entre los parasitoides, y la disponibilidad de néctar, así como entre las hormigas y los parasitoides con la estructura de la vegetación.

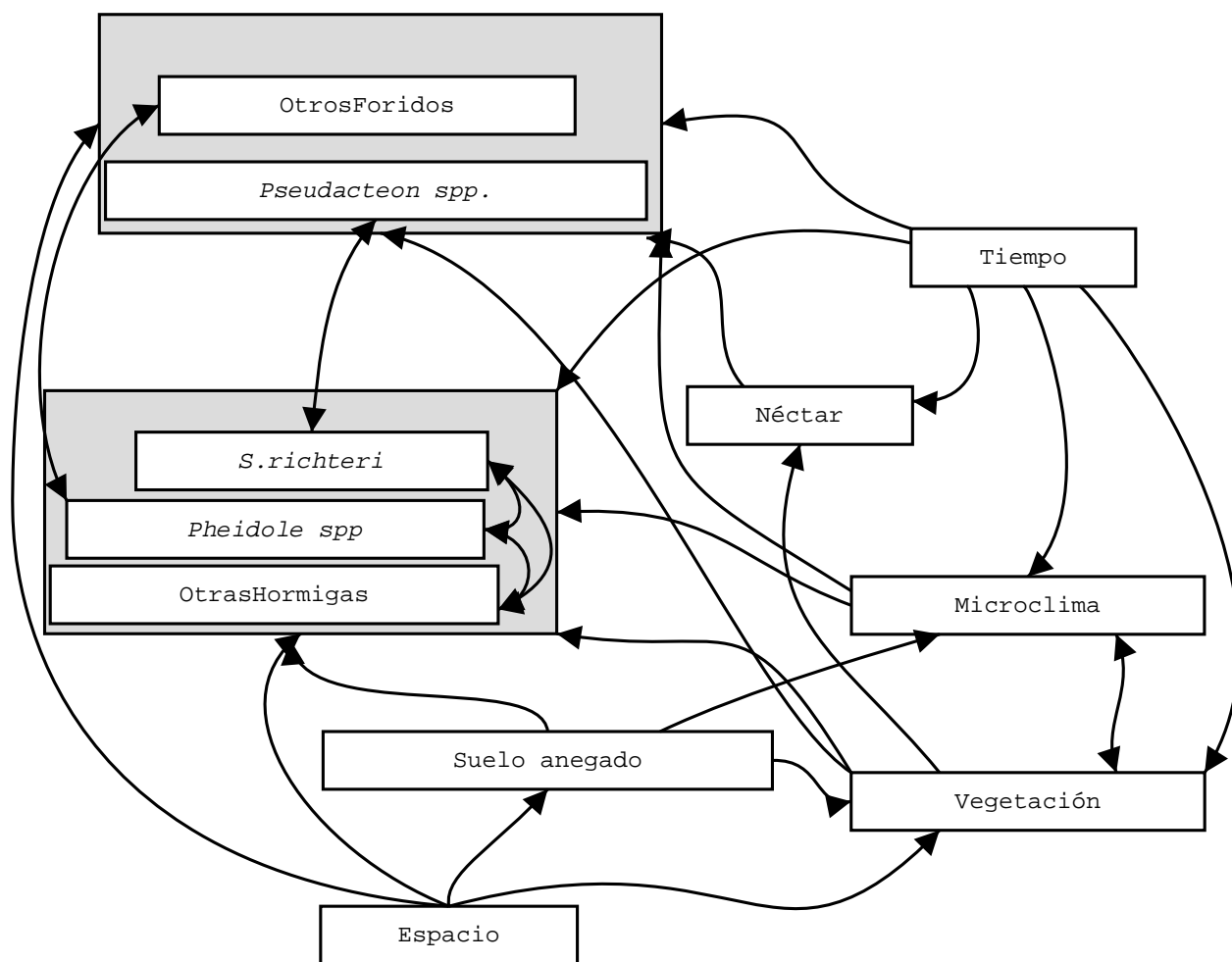


**Figura 5.1:** Modelo causal propuesto para las comunidades de hormigas y parasitoides en general. Las flechas indican las relaciones causales propuestas entre matrices. Éstas relaciones indican además las hipótesis alternativas para las correlaciones parciales

**Modelo Causal de la Relación *S. richteri* - *Pseudacteon spp.***

Este modelo fue similar al anterior (figura 5.2), con la diferencia que *S. richteri* y *Pheidole spp.* fueron separadas del conjunto de la comunidad de hormigas y sus parasitoides, discriminados entre sí. Las relaciones propuestas para este modelo, que no se deducirían del anterior, fueron

la relación entre la estructura de la comunidad de hormigas en general y la abundancia de *S. richteri* y *Pheidole spp.* Ésta última especie de hormiga fue analizada por separado del resto, aún cuando no era la especie focal del trabajo, por ser la especie dominante de hormigas en la comunidad, y el principal hospedador de las demás especies de Fóridos. Por ello es que se considera que su interacción con *S. richteri* representaría la principal interacción de competencia entre hormigas mediada por una comunidad de parasitoides. Los parasitoides de *S. richteri*, tendrían todos los mismos condicionantes que los otros parasitoides, con la diferencia que estarían relacionados con sus hospedadores, y no con el resto de la comunidad de hormigas. Tampoco habría relación directa entre ambas comunidades de Fóridos.



**Figura 5.2:** Modelo causal propuesto para las relaciones hormigas–parasitoide. Las flechas indican las relaciones causales propuestas entre matrices. Estas relaciones indican además las hipótesis alternativas para las correlaciones parciales. Las zonas grises de fondo indican las comunidades de la figura 5.1

## 5.4. Resultados

### 5.4.1. Comunidades de Hormigas y Parasitoides en General

Según puede observarse en la tabla 5.1, las significaciones de los estadísticos de Mantel fueron en muchos casos distintas de lo esperado. Sin embargo, la principal diferencia fue que todas las relaciones que fueron significativas en un primer término (o sea con los estadísticos de Mantel), también lo fueron con los estadísticos de Mantel parciales. Una probable causa de este efecto es el gran número de valores a comparar en el cálculo de estos estadísticos (86320), producto de una matriz de similitud de tamaño 416 x 416. Este gran número de valores, probablemente afectó los cálculos de significación haciendo que todas las relaciones que fueron significativas al principio, sigan siéndolo aún luego de eliminar el efecto de todas las demás variables.

Como se esperaba, la mayor parte de las variables estaban estructuradas espacialmente, directa o indirectamente. Sin embargo, no siempre fueron las mismas variables que las que se esperaban según el modelo.

Mientras que la comunidad de hormigas mostró una estructura espacial significativa, la de los parasitoides, no la tuvo. Las comunidades de Fóridos parasitoides y la de hormigas no estuvieron significativamente relacionadas. La comunidad de hormiga pareció estar afectada además del espacio, únicamente, por el microclima del lugar en el momento del muestreo.

Por el lado de los parasitoides, los grupos de variables que afectaron principalmente su estructura fueron el grado de anegamiento del suelo, y el microclima. Por otro lado estuvieron fuertemente relacionados con las variables de tiempo, aunque esta relación no fue significativa.

**Tabla 5.1:** Estadísticos de Mantel esperados y observados en el modelo general de la comunidad de hormigas y Fóridos

Variables			Correlaciones		Correlaciones parciales	
			Esperadas	Observadas	Esperadas	Observadas
Espacio	vs	Hormigas	S	S	S	S
Espacio	vs	Fóridos	S	NS	S	NS
Espacio	vs	Microclima	S	S	NS	S
Espacio	vs	Anegamiento	S	NS	S	NS
Espacio	vs	Vegetación	S	S	S	S
Espacio	vs	Néctar	S	S	NS	S
Espacio	vs	Tiempo	NS	S	NS	S
Hormigas	vs	Fóridos	S	NS	S	NS
Hormigas	vs	Microclima	S	S	NS	S
Hormigas	vs	Anegamiento	S	NS	S	NS
Hormigas	vs	Vegetación	S	NS	NS	NS
Hormigas	vs	Néctar	S	NS	NS	NS
Hormigas	vs	Tiempo	S	NS	S	NS
Fóridos	vs	Microclima	S	S	S	S
Fóridos	vs	Anegamiento	S	S	NS	S
Fóridos	vs	Vegetación	S	NS	S	NS
Fóridos	vs	Néctar	S	NS	S	NS
Fóridos	vs	Tiempo	S	NS*	S	NS*
Microclima	vs	Anegamiento	S	NS	S	NS
Microclima	vs	Vegetación	S	NS	S	NS
Microclima	vs	Néctar	S	NS	NS	NS
Microclima	vs	Tiempo	S	S	S	S
Anegamiento	vs	Vegetación	S	S	S	S
Anegamiento	vs	Néctar	S	NS	S	NS
Anegamiento	vs	Tiempo	S	S	S	S
Vegetación	vs	Tiempo	S	NS	S	NS
Vegetación	vs	Néctar	S	S	S	S
Néctar	vs	Tiempo	S	S	S	S

La significación de los estadísticos de Mantel y los estadísticos parciales de Mantel esperados según el modelo planteado en la figura 5.1. La significación fue puesta a prueba luego de 10000 aleatorizaciones ( $P < 0.001786$ , el valor de  $\alpha$  corregido por Bonferroni fue =  $0.05$  dividido el número de comparaciones, es decir  $0.05/28 = 0.001786$ ). Los asteriscos indican estadísticos cuyo  $P$  fue menor a  $0.05$ , pero mayor a  $0.001786$ . Los valores de los estadísticos, y sus probabilidades asociadas, se muestran en el apéndice ??

### 5.4.2. Relación *S. richteri* - *Pseudacteon* spp.

Al igual que en el modelo anterior, volvió a producirse el efecto de que cuando los estadísticos de Mantel fueron significativos, también lo fueron, con los estadísticos parciales. También se mantuvieron las relaciones entre las variables bióticas, y las relacionadas con la vegetación, observadas en el anterior modelo.

Todas las variables relacionadas con la estructura de la comunidad de hormigas (*S. richteri*, *Pheidole* spp., las otras hormigas), siguieron estando estructuradas espacialmente (ver tabla 5.2). Mientras que nuevamente faltó una estructura espacial en la comunidad de parasitoides.

Sin embargo, esta vez fueron claras las siguientes asociaciones: *S. richteri* tuvo una relación significativa con la abundancia de *Pheidole* spp., con la estructura del resto de la comunidad de hormigas, y la de sus parasitoides. Esta especie de hormiga estuvo también afectada por el microclima, el tiempo, la vegetación, y el grado de anegamiento del suelo.

*Pheidole* spp. tuvo además de su significativa asociación con *S. richteri* y el espacio, estuvo relacionada sólo con las variables de estructura de la vegetación y abundancia de néctar.

A su vez la estructura del resto de la comunidad de hormigas, además de la relación con *S. richteri*, y su estructura espacial, pareció estar sólo afectada significativamente por el microclima.

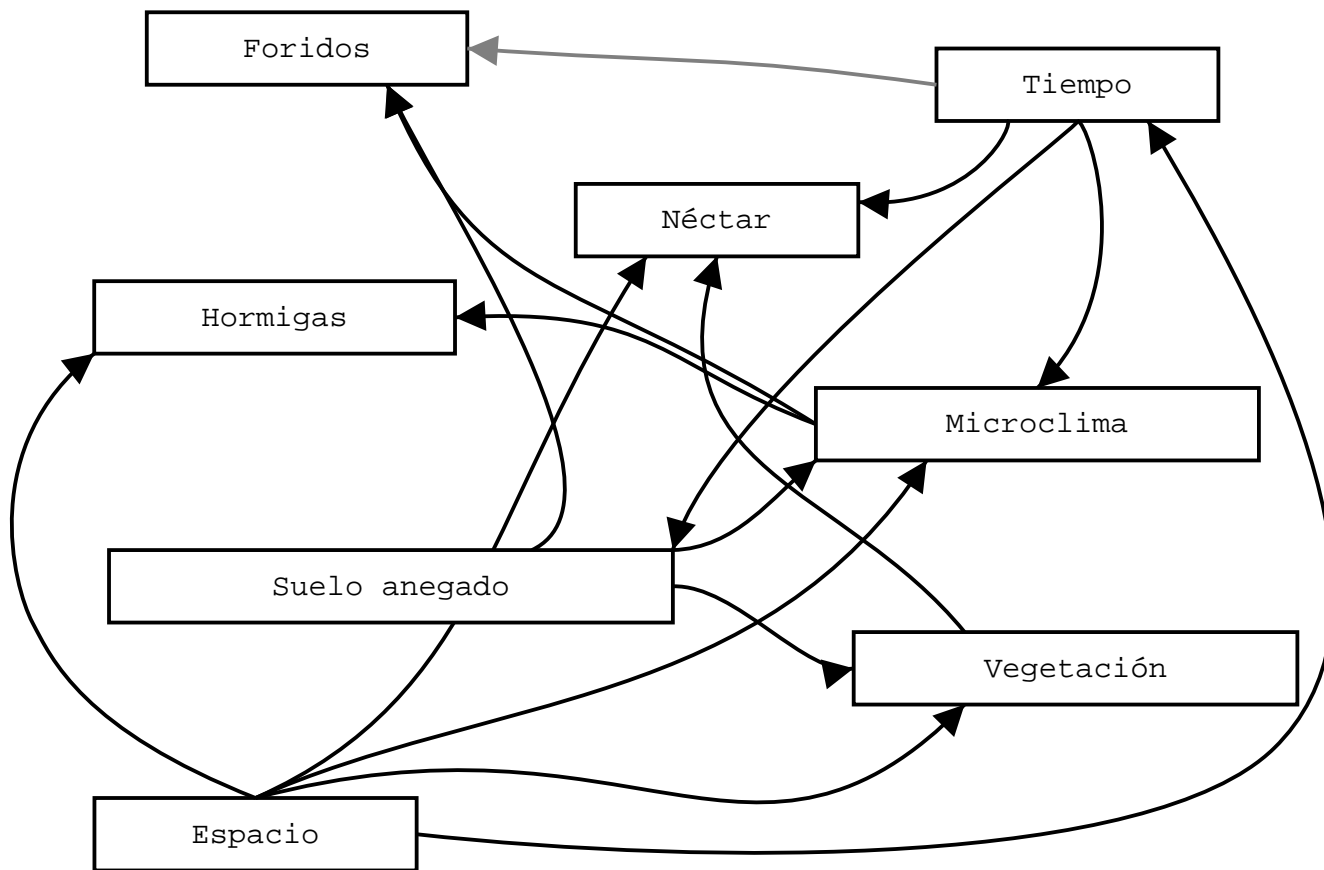
Los parasitoides específicos de *S. richteri*, sólo estuvieron afectados por la abundancia de su hospedador, y el tiempo. Los demás parasitoides, estuvieron principalmente relacionados con el microclima, y el grado de anegamiento del suelo. En cambio, no mostraron asociación alguna con la abundancia de sus hospedadores principales, las hormigas del género *Pheidole*.

**Tabla 5.2:** Estadísticos de Mantel esperados y observados en el modelo de *Solenopsis richteri* - *Pseudacteon spp.*

Variables			Correlaciones		Correlaciones parciales	
			Esperadas	Observadas	Esperadas	Observadas
Espacio	vs	Otras Hormigas	S	S	S	S
Espacio	vs	<i>S. richteri</i>	S	S	S	S
Espacio	vs	<i>Pheidole spp.</i>	S	S	S	S
Espacio	vs	<i>Pseudacteon spp.</i>	S	NS	S	NS
Espacio	vs	Otros Fóridos	S	NS	S	NS
Otras Hormigas	vs	<i>S. richteri</i>	S	S	S	S
Otras Hormigas	vs	<i>Pheidole spp.</i>	S	NS	S	NS
Otras Hormigas	vs	<i>Pseudacteon spp.</i>	S	NS	NS	NS
Otras Hormigas	vs	Otros Fóridos	S	NS	NS	NS
Otras Hormigas	vs	Microclima	S	S	S	S
Otras Hormigas	vs	Anegamiento	S	NS	S	NS
Otras Hormigas	vs	Vegetación	S	NS	S	NS
Otras Hormigas	vs	Néctar	S	NS	S	NS
Otras Hormigas	vs	Tiempo	S	NS	S	NS
<i>S. richteri</i>	vs	<i>Pheidole spp.</i>	S	S	S	S
<i>S. richteri</i>	vs	<i>Pseudacteon spp.</i>	S	S	S	S
<i>S. richteri</i>	vs	Otros Fóridos	S	NS	NS	NS
<i>S. richteri</i>	vs	Microclima	S	NS*	S	NS
<i>S. richteri</i>	vs	Anegamiento	S	S	S	S
<i>S. richteri</i>	vs	Vegetación	S	S	S	S
<i>S. richteri</i>	vs	Néctar	S	NS	S	NS
<i>S. richteri</i>	vs	Tiempo	S	S	S	S
<i>Pheidole spp.</i>	vs	<i>Pseudacteon spp.</i>	S	NS	NS	NS
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Otros Fóridos	S	NS	S	NS
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Microclima	S	NS	S	NS
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Anegamiento	S	NS	S	NS
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Vegetación	S	S	S	S
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Néctar	S	S	S	S
<i>Pheidole spp.</i>	vs	Tiempo	S	NS	S	NS
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Otros Fóridos	S	NS*	S	NS*
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Microclima	S	NS	S	NS
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Anegamiento	S	NS*	NS	NS
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Vegetación	S	NS	NS	NS
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Néctar	S	NS	S	NS
<i>Pseudacteon spp.</i>	vs	Tiempo	S	S	S	S
Otros Fóridos	vs	Microclima	S	S	S	S
Otros Fóridos	vs	Anegamiento	S	S	NS	S
Otros Fóridos	vs	Vegetación	S	NS*	NS	NS*
Otros Fóridos	vs	Néctar	S	NS	S	NS
Otros Fóridos	vs	Tiempo	S	NS*	S	NS*

La significación de los estadísticos de Mantel y los estadísticos parciales de Mantel esperados según el modelo planteado en la figura 5.1. La significación (S) fue puesta a prueba luego de 10000 aleatorizaciones ( $P < 0.000909$ , el valor de  $\alpha$  corregido por Bonferroni fue = 0.05 dividido por el número de comparaciones, es decir  $0.05/55 = 0.000909$ ). Los asteriscos indican estadísticos cuyo  $P$  fue menor a 0.05, pero mayor a 0.000909. Como las relaciones propuestas y observadas para los grupos de variables abióticas y las relacionadas con la vegetación, fueron las mismas que en la tabla 5.1, fueron omitidas aquí. Los valores de los estadísticos, y sus probabilidades asociadas, se muestran en el apéndice (ver CD-rom).



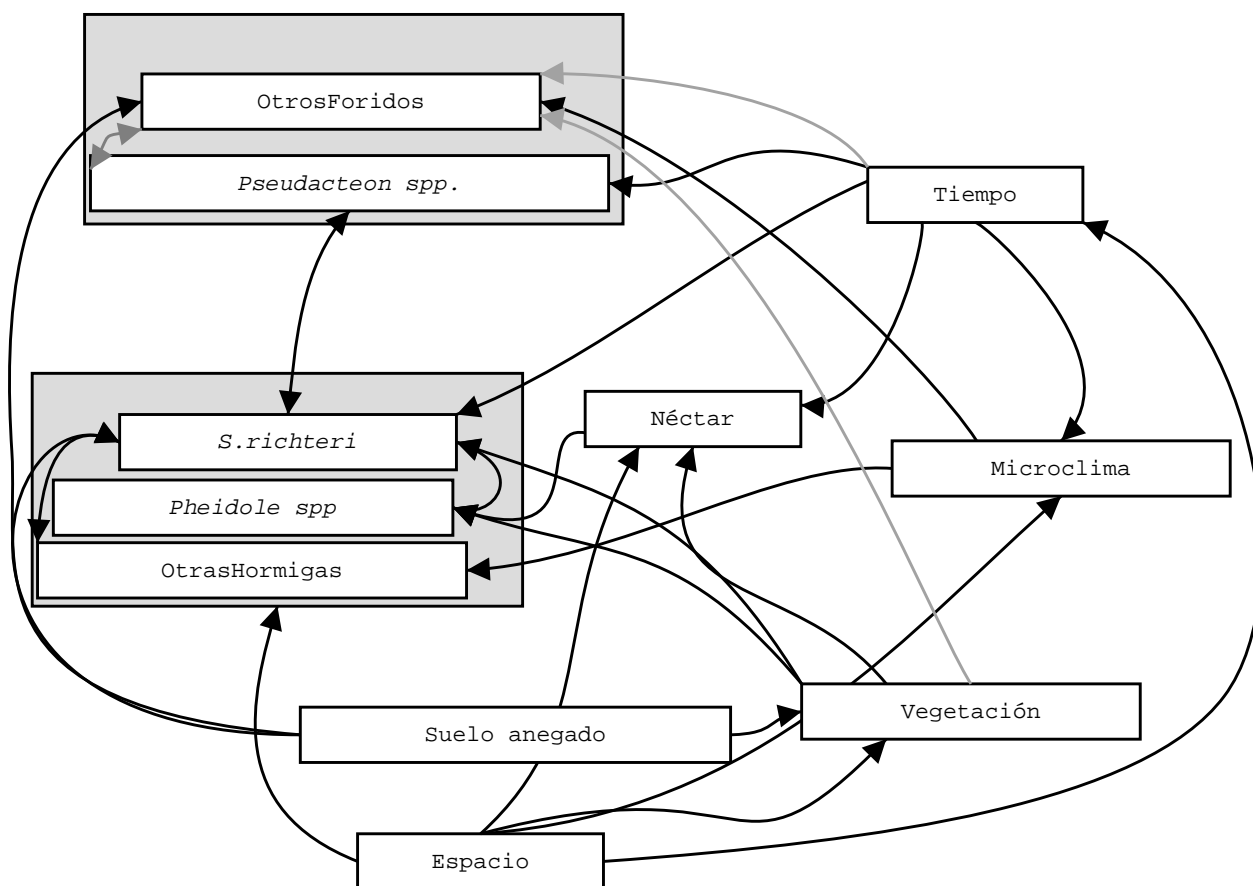


**Figura 5.3:** Modelo causal de las comunidades de hormigas y parasitoides en general, obtenido a partir del análisis de Mantel. Las flechas negras indican las relaciones causales significativas entre matrices, las de color gris, en cambio indican tendencias muy marcadas, pero que no fueron significativas.

### 5.5. Discusión

Los modelos obtenidos permiten la reducción del número de posibles causas de la distribución de tanto las especies de hormigas como de sus Fóridos hospedadores, y acotarse en futuros estudios a las que de esta manera fueron caracterizadas como más importantes. Si bien, como se ha dicho antes, la presencia de una correlación no permite establecer una relación de causa-efecto, en cambio su ausencia permite establecer una independencia, al menos de tipo linear entre dos fenómenos (Legendre y Legendre, 1998; Urban, 2003).

De esta manera se ha podido establecer cuales son los tipos de variables a partir de las cuales las matrices de similitud obtenidas están linealmente relacionadas con las obtenidas a partir de la abundancia de las especies focales de este estudio. Es llamativo el hecho de que todas las relaciones en las correlaciones normales significativas, siguieron siéndolo cuando se calcularon las correlaciones parciales. Esto llama la atención acerca de si el cálculo de correlaciones parciales fue suficiente para eliminar el efecto de las demás matrices. Aun así se pueden proponer dos modelos para las relaciones obtenidas en este trabajo. El primero de ellos, dirigido a las comunidades en su conjunto se lo representa en la figura 5.3, y el segundo



**Figura 5.4:** Modelo causal de la relación *S. richteri* - *Pseudacteon spp.* obtenido a partir del análisis de Mantel. Las flechas negras indican las relaciones causales significativas entre matrices, las de color gris, en cambio indican tendencias muy marcadas, pero que no fueron significativas. Las zonas grises de fondo indican las comunidades de la figura 5.1

orientado hacia la relación hormiga hospedadora-parasitoide, discriminado por hospedador, en la figura 5.4.

Pese a que hay pocos antecedentes a los que se puedan hacer referencia en cuanto a los patrones de estructuración de las comunidades de hormigas y parasitoides en función de variables ambientales, las relaciones observadas guardan coherencia con las observaciones en el campo, y con lo encontrado en trabajos previos en este sistema (Folgarait et al., 2003).

Dentro de este marco tal vez el resultado más importante, notorio en ambos modelos, fue que, las hormigas estrían condicionadas por un mayor número de variables ambientales que sus parasitoides. Estos últimos se hallan principalmente supeditados a la presencia y abundancia de hospedadores, y fuera de ello, únicamente factores relacionados directa o indirectamente con el clima determinarían su distribución.

De esta manera, la comunidad de parasitoides en su conjunto, o la especializada en *S. richteri*, pueden verse influenciadas por el microclima, o el tiempo (en el caso de los de *S. richteri*), lo cual refleja una respuesta programada ante cambios periódicos en las condiciones de clima. De los dos componentes del tiempo, el ciclo anual, produce un gradiente al ser graficado (figura 5.5), con una mayor actividad en verano, respecto del invierno, y con *P. borgmeieri*, como única especie presente en invierno (Folgarait et al., 2003). Mientras tanto, en el ciclo diario, existe un “corrimiento” de *P. borgmeieri*, desde una mayor abundancia al mediodía en invierno, hacia horarios mas cercanos al amanecer u anochecer. Las otras especies de Fóridos, en cambio son siempre mas abundantes al mediodía (figura 5.5). Ello reflejaría tanto una respuesta programada ante ciclos periódicos del clima, como una partición temporal del nicho entre las especies de *Pseudacteon*, tanto en un eje anual, como en uno diario, como ya se había señalado para otras comunidades de este mismo género (Pesquero et al., 1996; Wuellner y Saunders, 2003; Folgarait et al., 2003).

Es además importante el hecho de que cinco de las seis especies de *Pseudacteon* parasitoides de *S. richteri*, desaparecen en los meses más fríos en forma consistente, lo que sugiere una estrategia del tipo de diapausa (Folgarait et al., 2003). Esto ya ha sido demostrado en otros tipos de insectos parasitoides, que desaparecen periódicamente durante los meses del año en que las condiciones ambientales son adversas, aún cuando su hospedador está presente (Seymour y Jones, 2000). Sin embargo, los Fóridos parasitoides de *Pheidole spp.* que también desaparecen completamente en invierno, no mostraron relación significativa con los ciclos anuales o diarios. Es probable que como desaparecen en las épocas más frías, tengan también estrategias de diapausa, similares a las de los Fóridos de *S. richteri*, pero su más intensa relación con el microclima, puede obscurecer su relación con las variables de tiempo, que se relacionarían con el clima más global.

Pese a que ningún otro grupo de variables influye significativamente sobre los parasitoides de *S. richteri*, los parasitoides de *Pheidole spp.* se ven influenciados significativamente por el grado de anegamiento del suelo (figura 5.6). Este patrón tendría relación con su supervivencia como pupa, dado que es probable que estas mueran, si el lugar donde se encuentran es

sumergido por cambios periódicos en el nivel del agua.

Como *Pheidole spp.* es la especie dominante, y tiende a anidar en el interior de las matas de cortadera, lo que le permite colonizar las zonas anegadas y los bordes de las lagunas, y sus parasitoides se verían influenciados negativamente por la proporción de suelo anegado, se podría proponer a este tipo de lugares como “*refugios*” de estas hormigas ante sus parasitoides.

Es notorio el hecho de que tanto la comunidad de hormigas en su conjunto como las poblaciones de *S. richteri* y *Pheidole spp.* se encuentren estructuradas espacialmente. Sin embargo, ello no ocurre con sus parasitoides, lo que sigue reflejando la dependencia de éstos respecto de sus presas. Aunque el análisis de Mantel, no es el método más sensible para estimar la presencia de estructuras espaciales, estos resultados son similares a los mostrados en los capítulos 3 y 4.

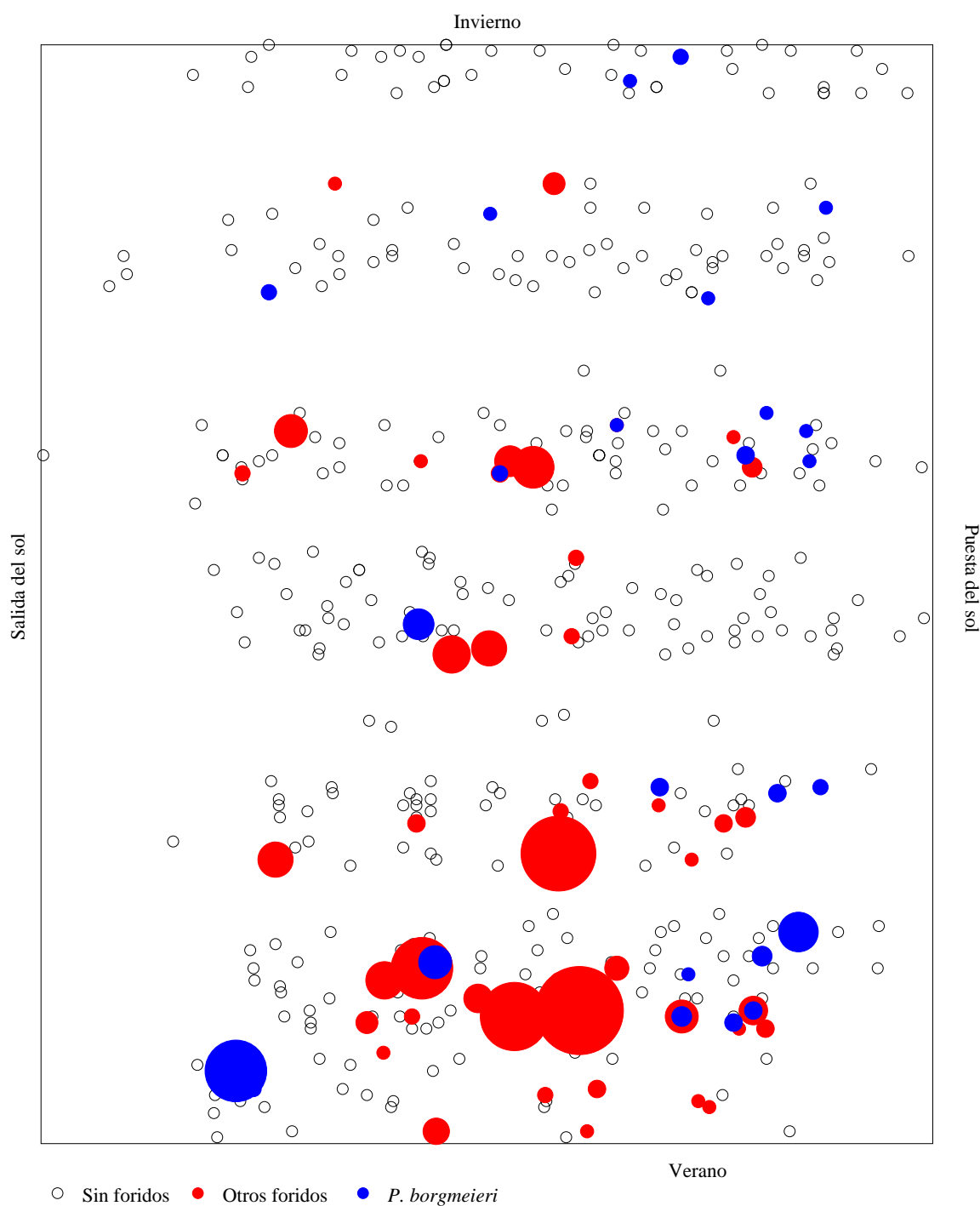
La comunidad de hormigas responde ante el microclima, mostrando que éste es más importante que el ciclo anual o diario, a la hora de determinar la actividad de búsqueda de alimento, que es la conducta por la cual se las observa en los cebos. Esto muestra diferencias con respecto a lo esperado en cuanto a una partición temporal del nicho como la observada en otras comunidades de hormigas (Albretch y Gotelli, 2001).

Mirando en más en detalle la comunidad de hormigas, en el modelo 2, se observa que las especies varían entre sí en las respuestas a los distintos tipos de variables. Ninguna de las dos especies principales de este estudio responde ante el microclima, al que sí responde el resto de la comunidad. *S. richteri* muestra una significativa respuesta ante los ciclos anuales o diarios. En el gráfico 5.7 se muestra que aunque los nidos de esta especie están disponibles todo el año, su actividad de búsqueda de alimento, reflejada en la abundancia en los cebos, cambia notoriamente entre el invierno y el verano.

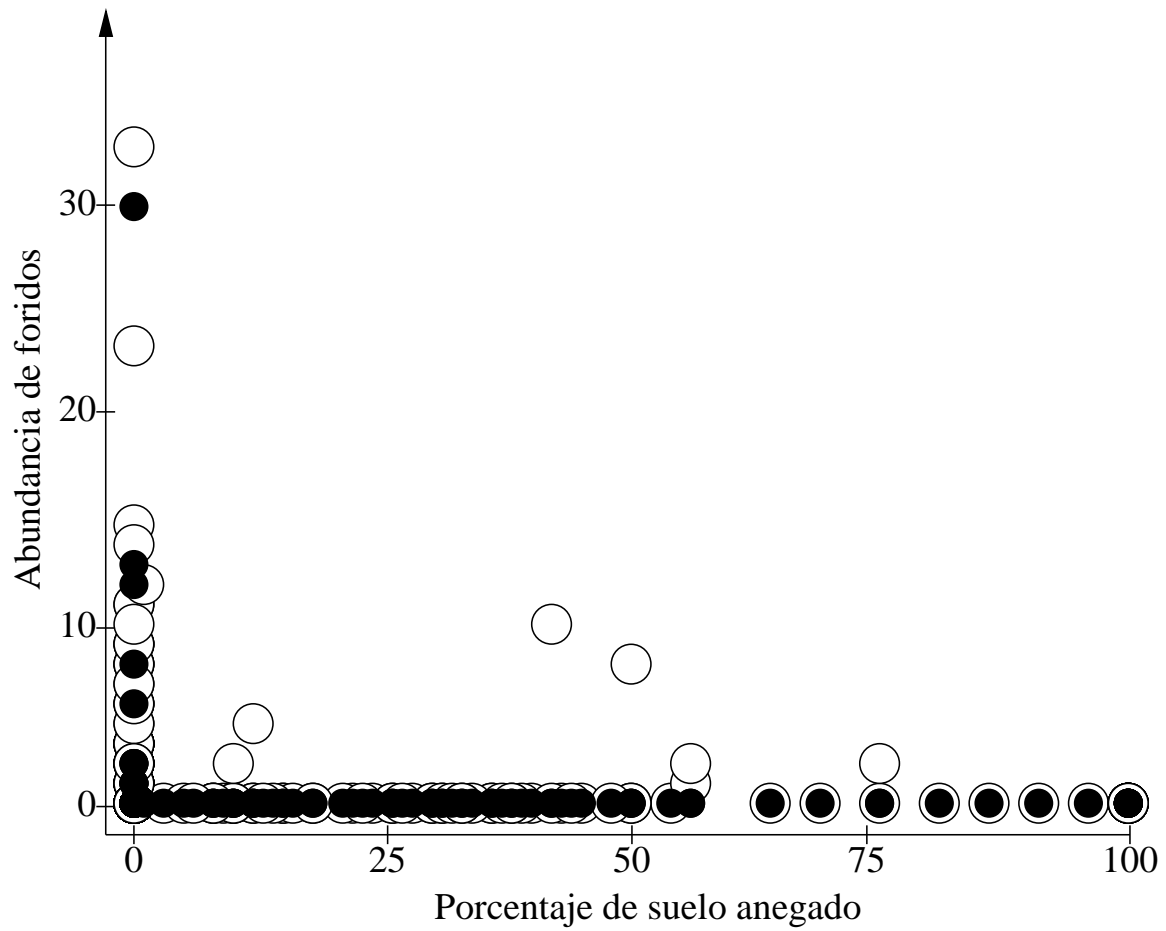
Otro patrón que surge de los diagramas es la influencia de *S. richteri* sobre el resto de la comunidad. Mientras que *Pheidole spp.*, la especie dominante en el área no parece afectar a la comunidad en forma significativa, en cambio *S. richteri* sí produce un efecto significativo tanto sobre *Pheidole spp.* como sobre el resto de las especies. *S. richteri* asimismo fue significativamente influenciada por el grado de anegamiento del suelo y por la estructura de la vegetación (que estarían reflejando la disponibilidad de sitios para anidar).

La vegetación también influye en *Pheidole spp.*, que suele anidar en el interior de las matas de cortadera.

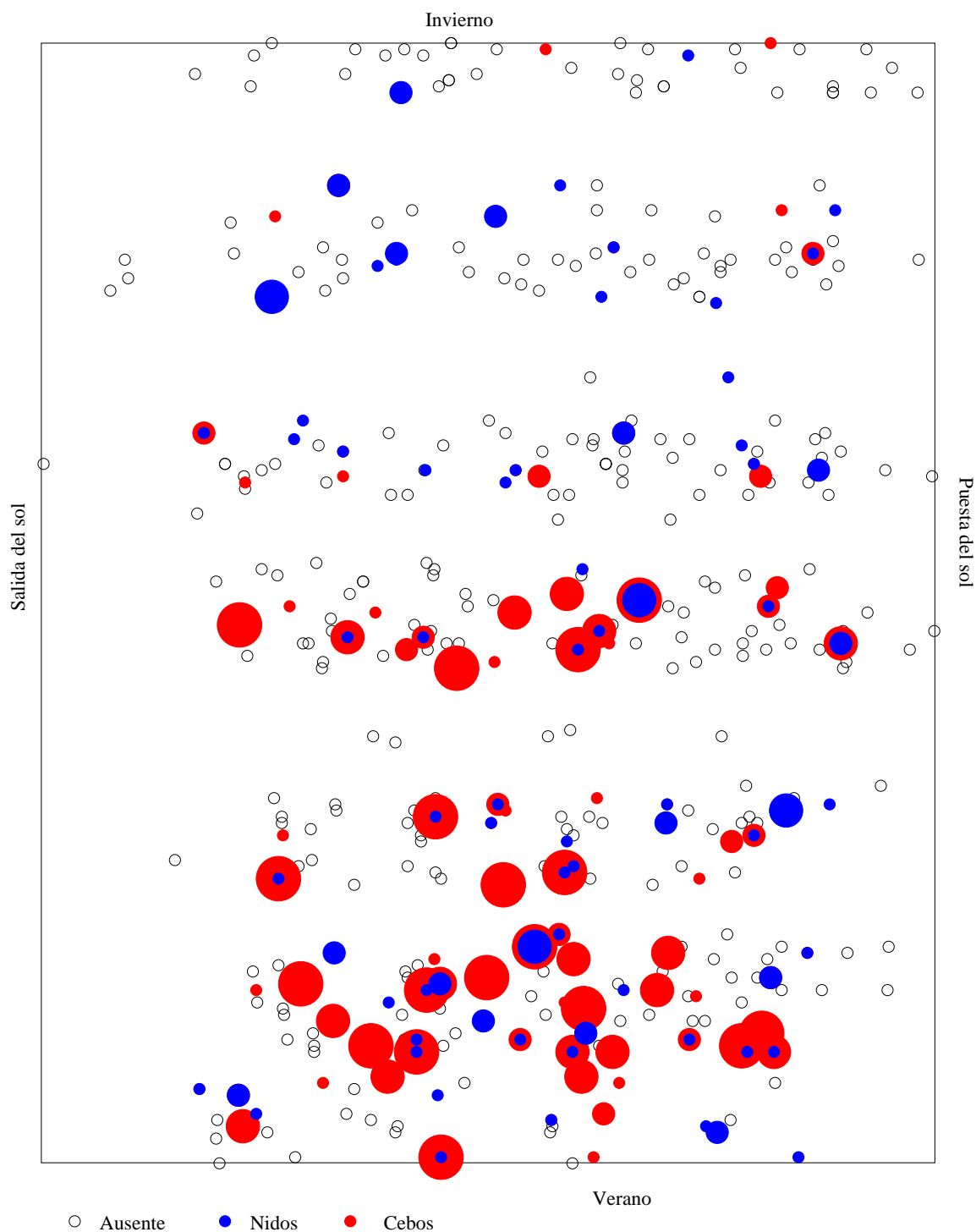
Otras relaciones observadas muestran patrones que deberían ser estudiados en más detalle más adelante, como son la significativa relación entre la abundancia de *Pheidole spp.*, y la disponibilidad de néctar, y la influencia del microclima en la actividad de las demás especies de hormigas.



**Figura 5.5:** Relación entre la abundancia de *Pseudacteon spp.*, y las variables de tiempo. El tamaño de los círculos es proporcional a la abundancia de las especies. Los a posición de los círculos en los ejes está dada por la posición relativa de la hora de muestreo, en relación a la hora de salida y de puesta del sol (eje x), y de la fecha de muestreo, en relación al solsticio de invierno (21 de junio), y el de verano (21 de diciembre). La abundancia es siempre mayor en verano que en invierno, y en los meses más fríos, sólo está presente *P. borgmeieri*. En el ciclo diario, mientras en verano, *P. borgmeieri*, tiende a aparecer a la mañana, o la tarde, las otras especies son mas abundantes al mediodía



**Figura 5.6:** Relación entre la abundancia de *Pseudacteon convericauda* (círculos negros), *Apoccephalus spp.* (círculos blancos) y el porcentaje de suelo anegado. Se observa aquí que la mayor parte de los puntos donde se encuentran presentes los parasitoides son los lugares sin anegar.



**Figura 5.7:** Relación entre la abundancia de *S. richteri*, y las variables de tiempo. Los ejes fueron confeccionados de la misma manera que en el gráfico 5.5. El tamaño de los círculos es proporcional a la abundancia de la especie. *S. richteri* muestra una variación anual en la actividad, que es mayor en verano (mayor abundancia en cebos), pero en cambio, no exhibe este tipo de variación a lo largo del día.

### 5.5.1. Conclusiones

Los análisis hasta aquí realizados permiten llegar a la conclusión que los principales estructuradores de la comunidad de hormigas son el clima y el espacio. Las especies por separado pueden verse influenciadas por la vegetación, o el grado de anegamiento del suelo (variables relacionadas con el tipo de hábitat disponible). Por último los competidores más fuertes (como *S. richteri*) determinarían la estructura del resto de la comunidad.

Mientras tanto, la estructura de la comunidad de Fóridos, estaría determinada principalmente por variables relacionadas con el clima, en forma directa o indirecta. Y si se discriminan entre sí las comunidades que acompañan a los distintos hospedadores, éstas se hallan además condicionadas por la disponibilidad de sus presas. Esto refleja la intensa relación entre el parasitoides y su hospedador, que determina la mayor parte de los condicionamientos ambientales para su desarrollo. Los condicionamientos de la comunidad de parasitoides estarían relacionados con la supervivencia como larvas, y la disponibilidad de presas (abundancia de sus hospedadores, y dominio de éstos en la comunidad), su supervivencia como pupas (anegamiento del suelo), su supervivencia como adultos (clima), y la evitación de la competencia (partición temporal del nicho).



# Capítulo 6

## Análisis microespacial de la comunidad de parasitoides

### 6.1. Resumen

Pese a que la biología y el comportamiento de los Fóridos parasitoides han sido extensamente estudiados, aún quedan varias preguntas por responder sobre las causas de su distribución a escalas espaciales muy pequeñas.

Por ello, y con el objetivo de analizar la distribución microespacial de los Fóridos parasitoides del género *Pseudacteon*, su relación con sus hormigas-hospedadoras a escalas de análisis temporal muy pequeñas, y su capacidad de dispersión, se hicieron tres tipos distintos de experiencias en áreas de alta abundancia de estos parasitoides en zonas previamente estudiadas de la RECS.

En un primer lugar, dentro de un cuadrante de una hectárea de superficie, se pasó un aspirador en cuadrantes de 0.5 metros de lado dispuestos al azar. Luego sobre 8 nidos de *S. richteri*, se dispusieron placas adhesivas a 7 distancias con respecto al hormiguero y a 2 alturas diferentes. Finalmente se procedió al marcado y recaptura de Fóridos capturados en el campo.

Los resultados de las tres metodologías fueron coherentes entre sí, puesto que no se pudo capturar *Pseudacteon* parasitoides de *S. richteri* fuera del entorno inmediato a los hormigueros de esta especie. Pese a que el esfuerzo de marcado y recaptura fue insuficiente para poder hacer un trabajo completo de este tipo, todo parece indicar que estos parasitoides tienen una tendencia a moverse muy poco, y no alejarse demasiado del entorno en donde puede encontrar a sus presas.

### 6.2. Introducción

Aún cuando la biología y el comportamiento de los Fóridos parasitoides del género *Pseudacteon* han sido extensamente estudiados (Folgarait y Gilbert, 1999; Gilbert y Morrison, 1997; Mor-

risson et al., 1997, 2000, 1999; Porter et al., 1995,c; Porter, 1998a,b, 2000; Pesquero et al., 1996), y en los capítulos anteriores se ha tratado de responder a varios de los interrogantes sobre donde y cuando se los podía hallar, y con cual tipo de variables podemos relacionar su abundancia, varias preguntas quedan aún por responder.

En primer lugar los patrones de distribución espacial de los organismos suelen variar con la escala de observación (Legendre y Legendre, 1998; Dale et al., 2002; Dungan et al., 2002). Aún cuando en este estudio el espacio y la vegetación no parecen ser importantes en la estructuración de las comunidades de Fóridos (ver capítulo 5), cuando la extensión del estudio se reduce a un tamaño igual o menor a la resolución de otro, pueden aparecer nuevos tipos de patrones, debido al cambio de escala. Además de ello, hay varios problemas por resolver, algunos de los cuales son:

- Hasta aquí, la presencia de los parasitoides ha sido siempre estimada por medio de distintos tipos de cebos conteniendo presas. La presencia de éstas atrae a sus parasitoides entre otras formas por medios químicos (Feener et al., 1996; Morehead y Jr., 2001; Orr et al., 2003), cuyo alcance en distancia es muy difícil de estimar, y pone un límite a la resolución espacial de estos trabajos difícil de determinar (Turchin, 1998). Por ello es necesario hacer nuevos análisis de distribución espacial a escalas menores para encontrar si existen diferencias en el patrón de distribución espacial de las especies, que los hubieran hecho moverse de donde estaban por el efecto de atracción de los cebos sobre los Fóridos.
- Aún cuando se conocen varios tipos de estrategias de búsqueda de presas que difieren entre especies de Fóridos (ver capítulo 3 y Orr et al. (1997)), se desconoce cómo podrían llegar a los senderos los Fóridos especializados en atacar sus presas allí. No se sabe si estos parasitoides se encuentran situados en o sobre los nidos, y luego siguen a sus presas por los senderos donde buscan alimento, o si se encuentran volando al azar buscando los caminos donde se encuentren sus hormigas hospedadoras.
- Varias de las hipótesis planteadas a lo largo de la tesis están basadas en gran medida en suposiciones de distintas capacidades de dispersión entre especies. Sin embargo no hay prácticamente datos en la literatura sobre dispersión de Fóridos. Únicamente el trabajo de Morrison et al. (1999) hace una medida de la distancia a la que un Fórido puede moverse. Sin embargo en este trabajo, no se hace ningún tipo de marcado o seguimiento a los individuos, que puedan indicar de donde vienen o cual es la distribución de distancias a la que los individuos de la población suelen moverse según recomienda Turchin (1998), sino únicamente se mide la distancia de captura de los parasitoides respecto al parche de hormigas hospedadoras más cercano. Aún así, los resultados de una distancia de dispersión de hasta 650 metros, como allí se reporta, entran en franca contradicción con los obtenidos en el capítulo 3 de esta tesis, donde ningún parasitoide fue capturado en áreas donde sus hospedadores se encontraran ausentes o a más de 30 metros de distancia del cebo.

## 6.3. Objetivos

Los objetivos de este capítulo, entonces fueron:

- Analizar la disposición microespacial de los parasitoides en ausencia de cebos que los atraigan, de manera de comprender con una cómo establecen su relación con sus hospedadores, y cuales son los micrositios que sirven para el refugio, y alimentación de los Fóridos adultos.
- Analizar el grado de dispersión de los Fóridos, para poder cuantificar la movilidad de estos dípteros, y relacionarla con los patrones encontrados a escalas mayores.

## 6.4. Materiales y Métodos

### 6.4.1. Área de estudio

Este trabajo fue llevado a cabo en la RECS (ver capítulo 2). Para hacer los muestreos se eligieron los lugares en los que se hubiera registrado la mayor abundancia de *S. richteri* y sus Fóridos parasitoides (según los datos del capítulo 3).

### 6.4.2. Métodos de campo

Se hicieron tres tipos de análisis diferentes:

**Distribución microespacial** En un cuadrado de cien metros de lado en el sector de la reserva de mayor abundancia de parasitoides y hormigas (ver figura 6.1), se trazaron transectas al azar, y sobre éstas, en puntos también al azar se dispusieron 70 cuadrantes de 0.5 metros de lado. Sobre estos cuadrantes se pasó un aspirador por el suelo y por los distintos estratos de la vegetación, con el fin de capturar la mayor parte de los insectos que se encontraran en el lugar. Una vez tomadas las muestras, se mataban mediante acetato de etilo, y se las llevaba al laboratorio, donde los Fóridos del género *Pseudacteon* capturados eran determinados hasta el nivel de especie mediante el uso de la clave de Porter y Pesquero (2001).

**Distribución alrededor del nido** En sectores de la RECS con gran abundancia de *S. richteri*, y de sus Fóridos parasitoides, que a su vez se encontraran alejados del acceso del público, se colocaron placas plásticas de 10x10 centímetros, untadas en una de sus caras con pasta gomosa insecticida Marper, sobre 8 hormigueros. Estas placas estuvieron dispuestas a dos alturas diferentes, sobre el suelo y a 50 cm de altura. A su vez estuvieron dispuestas sobre una transecta orientada al azar a distancias de 50 cm, 1, 2, 4, y 8 metros, respecto del hormiguero, sobre el borde y en el centro de éste, en caso de no haber ninguna mata de cortadera, u otro motivo que impidiera la colocación de estas

placas en alguna de esas posiciones. Al cabo de los 7 días, las placas eran removidas y reemplazadas por otras nuevas. En el laboratorio éstas fueron examinadas mediante una lupa, y los Fóridos del género *Pseudacteon* capturados, determinados hasta el nivel de especie mediante el uso de la clave de Porter y Pesquero (2001).

**Dispersión** Entre los días 12 y 27 de enero y luego entre el 16 de febrero y el 15 de marzo del 2003, en el mismo sector en que se realizó el análisis de distribución microespacial, se procedió a capturar Fóridos sobre hormigueros disturbados de *S. richteri*. Éstos eran determinados en el campo mediante lupas de mano, y luego marcados introduciéndolos en un tubo con pigmento fluorescente (Neudell, colorante para artesanía). Al final de las capturas los Fóridos eran liberados sobre un nido, o en un punto a una distancia no menor a 10 metros del nido más cercano. Durante los 3 días siguientes se procedía a capturar parasitoides en el lugar de liberación, y a distancias de 5, 10, 20 y 40 metros de ese sitio, mediante el uso de cebos (consistentes en un grupo de hormigas en una bandeja), y sobre los hormigueros más, cercanos en una transecta este-oeste.

## 6.5. Resultados

### 6.5.1. Distribución microespacial

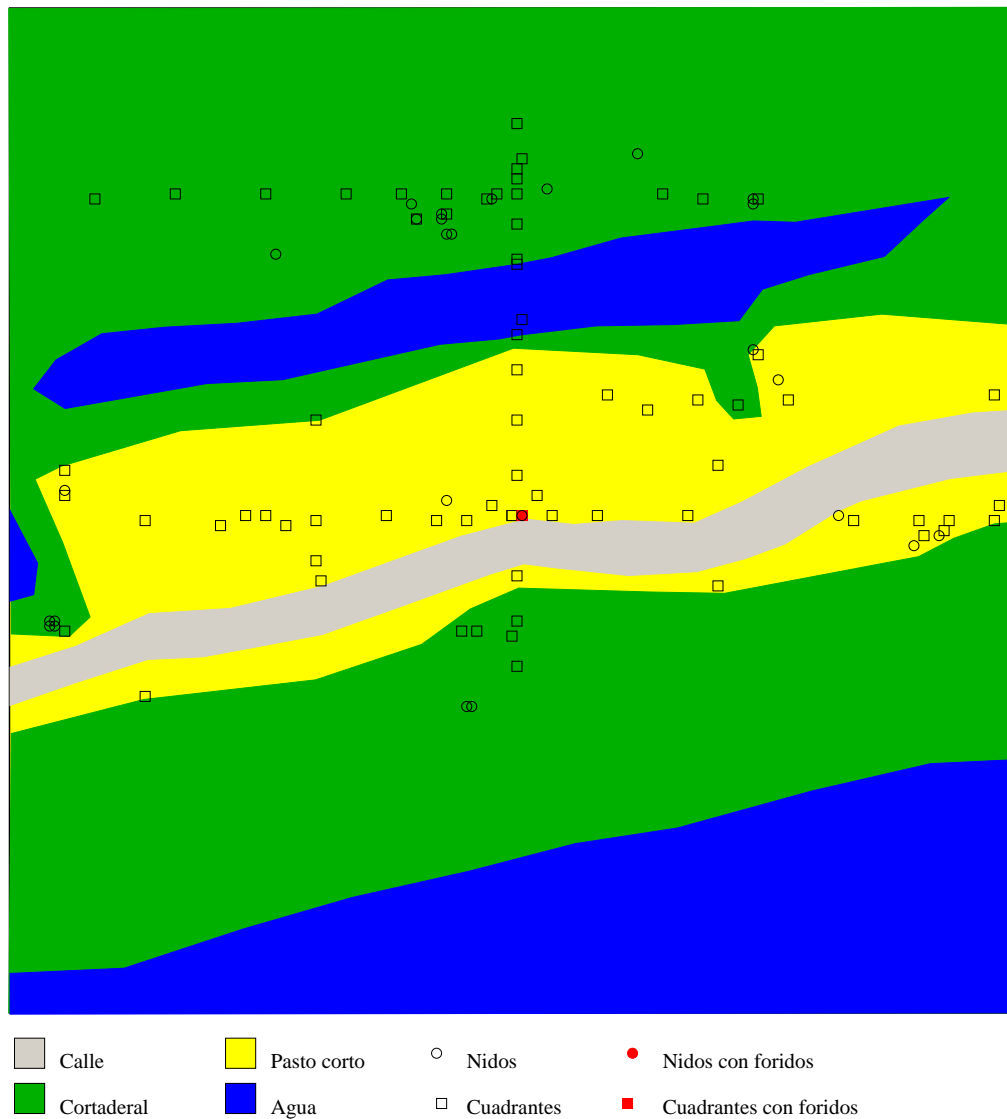
La disposición de los cuadrantes en los cuales se pasó el aspirador se detalla en la figura 6.1. De los 70 cuadrantes muestreados, en solo uno de ellos, situado sobre un hormiguero, fue registrado un Fórido (*P. borgmeieri*).

### 6.5.2. Distribución alrededor del nido

Al igual que en el caso de los muestreos con aspirador, los resultados usando placas adhesivas muestran a los parasitoides presentes únicamente sobre los nidos. En la tabla 6.1 se detallan las posiciones en las que fueron colocadas las placas y capturados los Fóridos. Si bien fueron registradas las cuatro especies más abundantes, tanto aquellas caracterizadas por su preferencia por buscar sus presas en el camino, o en el nido (Capítulo 3), todos estos parasitoides fueron capturados sobre el nido, o en el borde de éste.

### 6.5.3. Marcado y recaptura

Fueron marcados un total de 111 Fóridos de cinco especies distintas (*P. borgmeieri*, *P. comatus*, *P. curvatus*, *P. nudicornis*, y *P. obtusus* ver tabla 6.2). De estos animales, solo uno fue recapturado al día siguiente en el sitio de liberación.



**Figura 6.1:** Disposición de los cuadrantes en los cuales se pasó el aspirador. Éstos están señalados como cuadrados vacíos si no se registraron parasitoides, de lo contrario estarían señalados con cuadrados negros, los nidos de *S. richteri* se indican como círculos vacíos. Si en un cuadrante que con Fóridos se encontraba sobre un nido se lo señalaba con un círculo blanco vacío en el interior de un cuadrante negro.

**Tabla 6.1:** Distribución de las placas adhesivas y de los parasitoides capturados sobre éstas

		totales		<i>P.borgmeieri</i>			<i>P.comatus</i>			<i>P. curvatus</i>			<i>P.nudicornis</i>		
Distancia	Altura	n	p	n	p	i	n	p	i	n	p	i	n	p	i
centro	0	8	19	4	5	12	1	1	1	4	5	15	2	2	2
centro	0.5	8	20							1	1	1			
borde	0	7	16	2	2	2				3	3	3			
borde	0.5	7	16												
0.5	0	8	21												
0.5	0.5	8	21												
1	0	8	25												
1	0.5	8	25												
2	0	8	23												
2	0.5	8	23												
4	0	7	22												
4	0.5	7	22												
8	0	6	14												
8	0.5	6	14												
total		8	281	5	7	14	1	1	1	6	9	19	2	2	2

Distribución de las placas en torno a los nidos. Las posiciones de las placas se encuentran definidas por la distancia horizontal respecto al nido (columna Distancia), y su altura respecto al suelo (columna Altura). Las columnas n, p, representan respectivamente el numero de nidos, y placas, utilizados en total, y aquellos en los que se registró cada especie de Fórido. Mientras que la columna i representa el total de individuos de cada especie registrados.

**Tabla 6.2:** Animales marcados y recapturados por especie

Especie	Numero de marcados	Lugar de liberación	número de recapturados	distancia (metros)
<i>P. borgmeieri</i>	22	nido	1	0
	15	camino	0	
<i>P. comatus</i>	6	nido	0	
	2	camino	0	
<i>P. curvatus</i>	25	nido	0	
	27	camino	0	
<i>P. nudicornis</i>	5	nido	0	
	7	camino	0	
<i>P. obtusus</i>	2	nido	0	
total	111		1	0

## 6.6. Discusión

Los resultados de los tres experimentos muestran dos patrones muy marcados.

- En primer lugar resulta sumamente difícil capturar una determinada especie de Fórido parasitoide sin emplear ningún tipo de cebo o atrayente alguno (Feener et al., 1996). Como demuestra el hecho de que usando un aspirador en 70 cuadrantes, sólo se haya capturado un ejemplar, y con 281 placas adhesivas, se hubiera obtenido únicamente 36 Fóridos (tabla 6.1).
- Es muy fuerte la tendencia de los parasitoides a agruparse en torno a los hormigueros de sus hospedadores, aún cuando existen especies que suelen especializarse en buscar sus presas en los senderos (capítulo 3 y Orr et al. (1997)). La densidad de parasitoides fuera de los hormigueros parece ser muy baja.

La existencia del segundo patrón puede tener importantes implicancias para la biología de la especie. La baja densidad fuera de los nidos de sus presas puede explicarse de dos maneras diferentes:

- El esfuerzo de captura no fue lo suficiente, como para capturar los parasitoides dispersos en un área mucho más amplia que la del nido.
- Los Fóridos, efectivamente, se hallan concentrados en o sobre los hormigueros, y los especializados o que tienen preferencias por buscar sus presas en los senderos salen desde el interior de las galerías subterráneas, o desde el nido siguiendo las hormigas en sus actividades y nunca se alejan demasiado de sus presas.

En el capítulo 3, se mostraron algunos casos de parasitoides que en algunos casos fueron capturados sobre cebos con hormigas separados de cualquier camino o nido, pero siempre situados en las proximidades de lugares con *S. richteri*. Esto hace pensar en la posibilidad de que en efecto se encuentren Fóridos volando fuera de los nidos en busca de sus presas, en densidades bajas.

Es también muy difícil no sólo marcar los ejemplares capturados debido a su pequeño tamaño, sino conseguir suficientes ejemplares para hacer un buen trabajo de marcado y recaptura de acuerdo a lo explicado por Turchin (1998). Este problema hace muy difícil responder la pregunta pendiente en los otros experimentos, y otra muy importante acerca de cuál es la velocidad de dispersión de las poblaciones de Fóridos de este género, si éstos se mueven entre nidos, y hasta dónde.

El resultado de este experimento marca la misma tendencia que los anteriores, donde parecen indicar que los Fóridos se moverían muy poco permaneciendo en el entorno de donde se encuentran sus hospedadores.

# Discusión General

## 7.1. Estructuración de las comunidades de hospedadores

A una escala de análisis biogeográfico, las hormigas del género *Solenopsis*, tienen áreas de distribución muy grandes, y se hallan muy diversificadas. Es muy difícil establecer el papel de los Fóridos en los procesos de colonizar nuevos ambientes, o en el de diversificación de sus hospedadores. Sin embargo éstos parecen tener la capacidad de seguir a sus hospedadores, y se encuentran en la mayoría de los ambientes que *Solenopsis* ha sido capaz de colonizar.

No se puede saber si el hecho de tener Fóridos les ha impedido colonizar algunos ambientes, o ha imposibilitado que se transformen en las especies dominantes en muchas comunidades.

En trabajos previos, se había estimado que los Fóridos, por su efecto sobre la capacidad de sus presas para pelear por el alimento, estarían actuando como estructuradores de la comunidad de hormigas (Feener, 1981; Feener y Brown, 1992; Feener, 2000; LeBrun y Feener, 2002).

En esta tesis, en cambio, los resultados han mostrado que éstos no estarían disminuyendo lo suficiente la capacidad de sus presas para competir, en el caso de *S. richteri*, y cuando producen este efecto (como *Apocephalus* sobre *Pheidole spp.*), no parece ser lo bastante fuerte como para impedir que éstas sean de todas maneras las hormigas dominantes en el lugar. Por lo tanto la comunidad de hormigas de la RECS, no estaría estructurada por los Fóridos parasitoides.

La distribución de las especies de hormigas integrantes de la comunidad de la RECS, parece estar determinada principalmente por factores ambientales como el clima, y la estructura de las distintas unidades del paisaje. Según el tipo de análisis que se hiciera, distintos factores ambientales aparecían estructurando esta comunidad. Si se tomaba la comunidad en su conjunto, ésta se hallaba estructurada en el espacio, y en relación con el microclima (figura 5.3). En cambio si algunas especies eran desglosadas en el análisis, otros factores, como la vegetación, el tiempo y el grado de anegamiento del suelo, aparecían relacionados con la abundancia de estas especies (figura 5.4).

## 7.2. Estructuración de la Comunidad de Parasitoides

### 7.2.1. Diversidad y Coexistencia

Aún cuando las distintas especies de parasitoides explotan un recurso muy similar (un grupo de especies de hormigas de un mismo género muy estrechamente emparentadas entre sí),



existe una gran número de especies de Fóridos que coexisten en los mismos lugares. Esto abriría el interrogante acerca de si se cumple el principio de exclusión competitiva, según el cual, dos especies con nichos similares no pueden coexistir. De ser así, el número de especies de parasitoides, no debería ser mayor que el número de nichos disponibles (MacArthur y Levins, 1967).

Se ha demostrado que las especies de Fóridos de diferentes tamaños, se especializan en atacar diferentes castas de hormigas (Porter et al., 1995; Morrison et al., 1997; Morrison y Gilbert, 1998; Folgarait et al., 2002a,b). Sin embargo, coexisten en un mismo lugar varias especies de tamaño similar, (que por lo tanto prefieren a hospedadores del mismo tamaño), entonces éstas deberían a su vez repartirse el nicho de otra manera. Al contrario de lo esperado, el estudio a escala de paisaje, mostró que, las especies de similar tamaño estaban espacialmente asociadas entre sí.

Nuevamente aquí, como en la *paradoja del plancton* de Hutchinson (1957), las especies se separan por una sutil diferenciación en la utilización del recurso. Esta diferenciación comportamental, a una escala espacial menor, proviene de las diferentes estrategias de búsqueda de presas, unas especies prefieren buscar a sus presas en el hormiguero, mientras que otras lo hacen sobre los caminos de las hormigas (Orr et al., 1997). A diferencia de lo planteado por Hutchinson (1957), donde se propone que los nichos efectivos deben ser ortogonales, la diferenciación aquí es difusa y de acuerdo al concepto de “similitud límite” (MacArthur y Levins, 1967). Las estrategias parecen ser entonces lo bastante distintas como para permitir la coexistencia de varias especies.

A otra escala, no fue posible establecer la importancia de las diferentes especies de hospedadores como variable a través de la cual se particiona el uso de recursos de las comunidades de Fóridos a lo largo de toda su área de distribución geográfica. Esto fue así, debido a que no se tuvieron datos de campo acerca de las especies de hospedadores sobre las que se realizaron las capturas correspondientes en la mayor parte de los sitios del análisis a escala biogeográfica. Sin embargo muchos datos como la distinta riqueza de las comunidades Brasileñas respecto de las Argentinas sugieren que la mayor diversidad de recursos (y por ende el mayor número de nichos disponibles), podría favorecer una mayor riqueza en las primeras.

El clima, y especialmente el clima histórico, parece ser junto con la disponibilidad de presas uno de los factores decisivos no sólo en su capacidad para limitar la distribución de las especies, debido a sus distintas tolerancias a situaciones de estrés ambiental, sino también en el reparto de nichos entre parasitoides, tanto a a escala biogeográfica, como a nivel de paisaje. Cinco de las seis especies de *Pseudacteon* parasitoides de *Solenopsis* de la RECS, muestran un muy marcado ciclo anual, que sugiere una respuesta programada ante condiciones de estrés ambiental periódicas, como una diapausa. La otra especie (*P. borgmeieri*), puede seguir activa durante el invierno, lo cual podría interpretarse como un mecanismo que permitiría evitar la competencia dentro del gremio.

Sin embargo, las otras especies de Fóridos de este mismo lugar, que muchas veces atacan

hospedadores mucho más abundantes como *Pheidole*, también desaparecen en invierno, pese a que sus presas siguen activas todo el año, y no tienen especies competidoras por ese mismo recurso, porque los Fóridos del género *Apocephalus* parecen atacar a las obreras mayores de *Pheidole*, mientras que *Pseudacteon convexicauda*, atacaría a las obreras menores. Tal vez la mayor presión de la competencia entre las especies de mayor tamaño, que explotan un recurso abundante, hubiera seleccionado una variedad de *P. borgmeieri* con adultos resistentes al invierno.

### 7.3. Relación entre escalas

A través de las tres escalas de análisis (biogeográfica, de paisaje, y microespacial) utilizadas en esta tesis, es posible ver como los diferentes factores van estructurando la composición de las comunidades y la forma en que los recursos se distribuyen entre varias especies de parasitoides.

Sin embargo, aún quedan varios huecos en el conocimiento de las consecuencias a nivel de las mayores escalas (paisaje, y biogeográfica) de las pautas comportamentales, y los patrones microespaciales.

Pese a ser analizado en la etapa de análisis de paisaje, las diferentes estrategias de búsqueda de presas, en rigor, corresponden a una escala microespacial y es el único patrón de ese tipo que pudo ser determinado con éxito. Aún así, la relación entre el tipo de búsqueda de presas y la distribución espacial, no fue muy clara, y no hay razones sólidas que permitan decir que las especies que se especializan en caminos tengan mayor capacidad de dispersión que las de nidos.

#### 7.3.1. Dispersión

El proceso que permite unir e interpretar en conjunto patrones observables a escalas diferentes es la dispersión de las especies (Turchin, 1998; Clobert et al., 2001). Sin embargo, éstos no pudieron ser cuantificados (a través del marcado y recaptura de individuos), o los resultados obtenidos fueron muy débiles (como en la relación entre las pautas comportamentales de búsqueda de presas y su efecto a nivel de paisaje), y encontrar un vínculo entre los patrones de distribución a través de diferentes escalas puede ser bastante difícil.

Una posibilidad es a través de los índices propuestos por Roshier (2003), para analizar la distribución de los animales en paisajes cambiantes. Allí, este autor propone dos tipos de índices que relacionan diferentes escalas espaciales del siguiente modo:

**Índice de estabilidad:**

$$RSI = \frac{HR}{LR} \quad (7.1)$$

**Índice de Movilidad:**

$$RMI = \frac{LR}{GR} \quad (7.2)$$

Siendo  $HR$  el “*home range*”,  $LR$  “*Life time range*”, y  $GR$  “*geographical range*” la extensión total de la distribución geográfica de una especie. El índice de estabilidad da una idea de cuán estable es la posición de los individuos en su lugar de origen, y estaría correlacionado con la probabilidad de que éste no se mueva de su “*home range*” original. Si este índice es cercano o igual a uno, entonces el individuo es prácticamente sedentario, y tiene poca tendencia a dispersarse, en cambio si es cercano a 0, los individuos, son sumamente móviles. En cambio el índice de movilidad, provee una medida de la movilidad de los individuos de una especie a través de su área de distribución total. Si este índice es igual o cercano a uno, los individuos son capaces de alcanzar los límites de su área de distribución en su período de vida, de lo contrario, si el índice es cercano a cero, se tratará de una especie sedentaria, que tenderá a quedarse en su lugar de origen.

Para utilizarlos es necesario conocer los valores de las tres variables, dos de las cuales no se pudieron obtener en este trabajo. Sin embargo como la extensión total de la distribución geográfica de la mayoría de las especies de Fóridos puede medirse en miles de kilómetros, y como a partir de lo analizado en los capítulos 3 y 6, hay pocas razones que puedan hacer pensar que el “*Life time range*” de un Fórido puede ser mayor que unas pocas decenas de metros (aún cuando puedan ser transportados por sus hospedadores, que tampoco son muy móviles). Se puede considerar entonces que  $GR \gg LR$ . Por otro lado, como la expectativa de vida de los parasitoides es muy pequeña, por lo tanto el  $HR$ , no podría ser mucho menor que el  $LR$  ( $HR \approx LR$ ). Por lo tanto se podría estimar que  $RSI \approx 1$  y que  $RMI \approx 0$ .

Estos valores serían los esperados para las especies más sedentarias, con una capacidad de dispersión limitada (Roshier, 2003). De esta manera tendría coherencia lo observado a escala microespacial con los resultados a nivel de paisaje y a escala biogeográfica.

### 7.3.2. Consecuencias Biogeográficas de los Resultados

Cuando se hacen análisis de distribución como en el primer capítulo de esta tesis, se supone que las diferentes especies alcanzaron los límites de su distribución, es decir que ésta está limitada por barreras ambientales o físicas y no por su capacidad de dispersarse. Sin embargo el ambiente está sujeto a cambios permanentes, y éste equilibrio sólo puede ser alcanzado si la capacidad de dispersión supera a la velocidad de cambio del ambiente.

Esta baja capacidad de dispersión estimada en los Fóridos, lleva a pensar acerca de si el grado de conexión entre poblaciones de Fóridos separadas por distancias tan grandes, y situadas en ambientes tan distintos, es suficiente para que evitar que dichas poblaciones se diferencien lo bastante como para que ya no pertenezcan a la misma especie.

Otras posibilidades estarían dadas por el hecho de que eventos poco frecuentes de dispersión a larga distancia (y por tanto difíciles de cuantificar), pueden tener un peso desproporcionadamente alto en la colonización de nuevos lugares por parte de una especie (Turchin, 1998). Otra posibilidad interesante sería que los Fóridos fueran llevados por sus mismas hormigas—

hospedadoras al dispersarse. Ambas podrían explicar, que pese a la baja movilidad de estas especies, en la RECS, un lugar de aproximadamente 25 años de antigüedad (Faggi y Cagnoni, 1987), existan poblaciones estables de 6 de las 8 especies de Fóridos registradas en la zona.

## 7.4. Implicancias para el Control Biológico

Lo anteriormente explicado provee una serie de consideraciones a tomar en cuenta cuando se trata de utilizar estas especies u otras similares para un programa de control biológico.

- Como el clima aparece como un factor determinante de la distribución de las especies en las dos mayores escalas de análisis, sería deseable de que el clima del área de introducción, del parasitoide, sea parecido al de su área de distribución nativa.
- Las especies de Fóridos suelen tener estrategias complementarias de búsqueda de presas, elegir distintos tamaños de éstas para oviponer, vivir en climas distintos, y variar en su ciclo anual. Por lo tanto, se tienen que utilizar varias especies de Fórido, de características diferentes.
- Tal cual se ve en en capítulo 4, muchas veces los Fóridos no bastan por sí solos para disminuir la capacidad de sus presas para competir. Por ello es que deberían haber competidores fuertes para que el efecto sobre sus hospedadores sea significativo, y el control, por lo tanto sea eficaz.

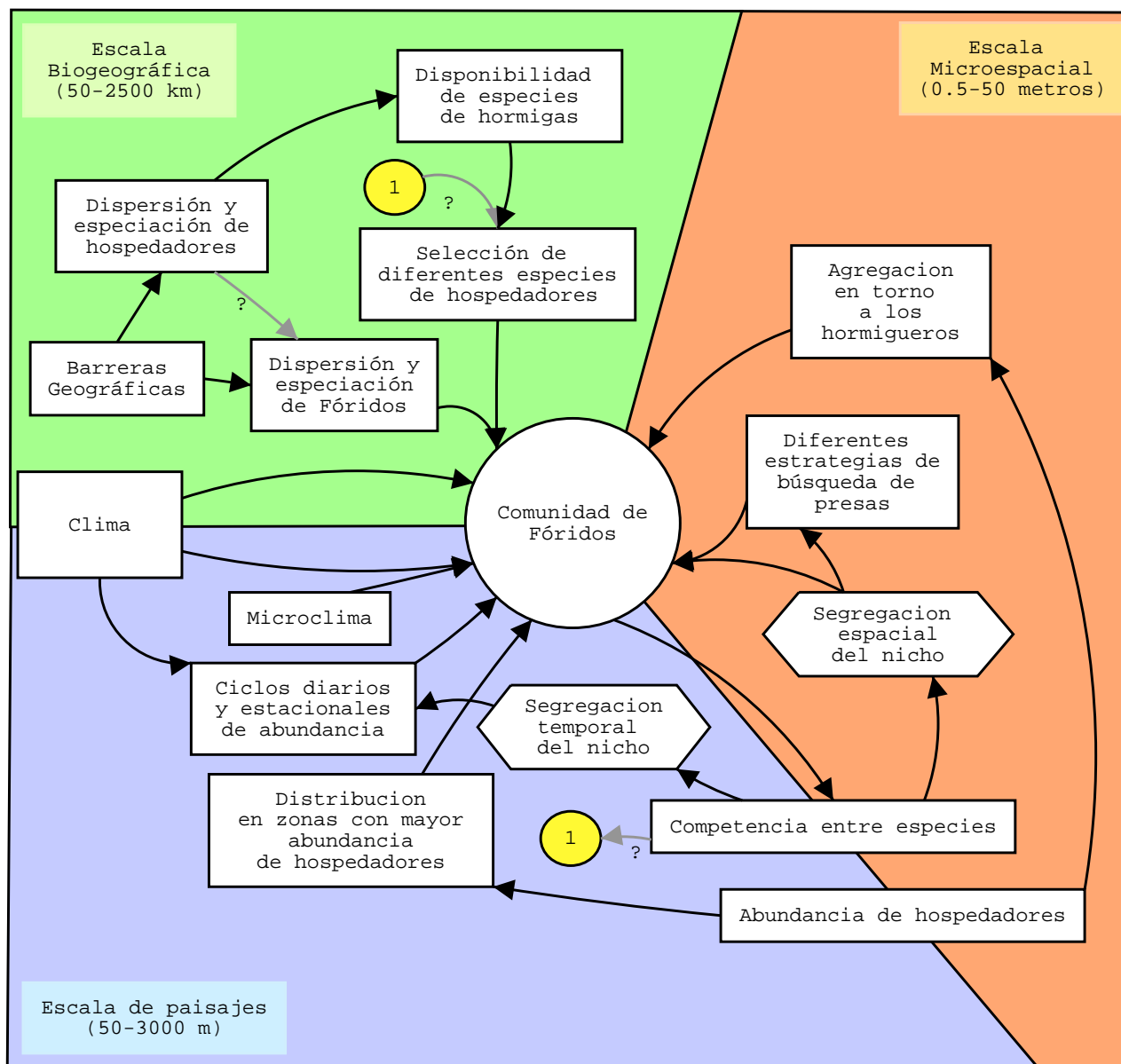
## 7.5. Conclusión

Desde un punto de vista metodológico, puede decirse que los patrones a distintas escalas pueden ser integrados en una sola serie de análisis, y los resultados obtenidos de esta manera pueden ser interpretados en un marco mucho mas completo que si se hubiera hecho a una única escala, por lo que las conclusiones son por lo tanto más sólidas (ver figura 7.1).

El sistema hormigas–Fóridos parasitoides es con relación a los sistemas más conocidos, un tipo de relación predador–presa atípico y complejo. En éste, los efectos de las distintas especies de parasitoides sobre sus presas o sus depredadores son difusos, y se encuentran condicionados tanto por factores abióticos, como por la comunidad de hormigas que acompañan a sus hospedadores.

En un nivel general, puede concluirse que en las escalas espaciales mayores, las comunidades de Fóridos parasitoides de *Solenopsis*, están organizadas por factores relacionados fundamentalmente con la disponibilidad de presas, y con factores determinantes de su supervivencia como adultos, como el clima. Mientras tanto que en las escalas espaciales menores, las comunidades están estructuradas por competencia, y exhiben una partición del nicho espacial (por distintas estrategias de búsqueda de presas), y temporal (distinta fenología). Asimismo, en el

área de estudio, y a una escala de paisaje, los Fóridos, no son suficientes para controlar a sus hospedadores, ni tampoco estarían actuando como un agente organizador de la comunidad de hormigas.



**Figura 7.1:** Diagrama final de las relaciones entre los procesos estudiados en esta tesis integrando las tres escalas de análisis. Varios de estos procesos (como el clima) actúan sobre la comunidad de Fóridos a través de más de una escala, otros, afectan a procesos que ocurren a una escala diferente. Las tres escalas son puestas en un mismo nivel, puesto que no hay razones sólidas para sostener que todos los procesos que ocurren a distintas escalas tienen una relación jerárquica entre sí. Las relaciones son propuestas de la misma manera que en los diagramas de modelado causal del capítulo 5 (figuras 5.1, 5.2, 5.3, y 5.4). Las flechas grises acompañadas de un signo de interrogación, indican relaciones probables, pero que aún están pendientes de estudiar.

# Bibliografía

- Albretch, M. y Gotelli, J. N., 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, **126**, 134–141.
- Ambretch, I. y Ulloa-Chacón, P., 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos del bosque seco Colombiano y sus matrices. *Biotropica*, **31**, 646–653.
- Ascher, D., Dubois, P. F., Insen, K., Hugunin, J. y Oliphant, T., 2001. *Numerical Python*. University of California, 20th ed.
- Ashton, K. G., 2001. Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Diversity and Distributions*, **7**, 289–295.
- Bacigalupo, N., 1987. Dicotiledóneas Arquiclamídeas (Dialipétalas), A: Salicales a Rosales. In *Flora Ilustrada de Entre Ríos*, vol. 3 of *Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*. Buenos Aires.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R., 1995. *Ecología: Individuos, Poblaciones, y Comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Blackburn, T. M. y Gaston, K. J., 1998. Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist*, **151**, 68–83.
- Blackburn, T. M. y Gaston, K. J., 2001. Linking patterns in macroecology. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 338–352.
- Borgmeier, T., 1968. A catalogue of the Phoridae of the world (Diptera, Phoridae). *Studia Entomologica*, **11**, 1–367.
- Borgmeier, T., 1971. Supplement to a catalogue of the Phoridae of the World. *Studia Entomologica*, **14**, 177–224.
- Bretthorst, G. L., 1990. An Introduction to Parameter Estimation Using Bayesian Probability Theory. In P. F. Fougère, ed., *Maximum Entropy and Bayesian Methods, Dartmouth 1989*, 53–79. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

- Briggs, C. J. y Latto, J., 2000. The effect of dispersal on the population dynamics of a gall-forming midge and its parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 96–105.
- Brown, B. V., 1995. Update of Borgmeier's 1968 catalog of world phorids. <http://nhm.co.la.ca.us/research/entomology/phorids/phorcat.html>.
- Brown, B. V., 1997. Revision of *Apocephalusattophilus*–group of ant decapitating flies (Diptera: Phoridae). *Contributions in Science*, **468**, 1–60.
- Brown, B. V., 1999. Differential host use by neotropical phorid flies (Diptera : Phoridae) that are parasitoids of ants (Hymenoptera:Formicidae). *Sociobiology*, **33**, 95–103.
- Brown, B. V., 2000. Revision of the *Apocephalus miricauda*–group of ant–parasitizing flies (Diptera: Phoridae). *Contributions in Science*, **482**, 1–62.
- Brown, B. V. y Feener Jr., D. H., 1998. Parasitic phorid flies (Diptera: Phoridae) associated with army ants (Hymenoptera: Formicidae: *Ecitoninae*, *Dorylinae*) and their conservation biology. *Biotropica*, **30**, 482–487.
- Burkart, A., 1969. Monocotiledóneas: Gramíneas. In *Flora Ilustrada de Entre Ríos*, vol. 2 of *Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*. Buenos Aires.
- Burkart, A., 1974. Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas), B: Rubiales a Campanulales. In *Flora Ilustrada de Entre Ríos*, vol. 6 of *Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*. Buenos Aires.
- Cabrera, A. L., 1980. Monografías. In OEA, ed., *Biogeografía de América Latina*.. OEA.
- Calvino, I., 1972. *Le Citta Invisibili*. Einaudi, Roma.
- Chang, A., 2000. Inversion of correlation matrix. [http://department.obg.cuhk.edu.hk/researchsupport/Invert\\_correlation\\_matrix.asp](http://department.obg.cuhk.edu.hk/researchsupport/Invert_correlation_matrix.asp).
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. y Nichols, J. D., 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Colwell, R. K., 1997. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5*..
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, **345**, 101–118.
- Colwell, R. K. y Hurtt, G. C., 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist*, **144**, 570–595.



- Colwell, R. K. y Lees, D. C., 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 70–76.
- Cook, J. L., 1999. Release and Attempts to Document the Establishment of Natural Enemies of the Red Imported Fire Ant. Inf. tec., A&M University, Texas, Texas.
- Dale, M. R. T., Dixon, P., Fortin, M. J., Legendre, P., Myers, D. M. y Rosenberg, M. S., 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography*, **25**, 558–577.
- Danks, H. V., 1996. The wider integration of studies on insect cold-hardiness. *European Journal of Entomology*, **93**, 369–382.
- Davis, L. R. J., Vander Meer, R. K. y Porter, S. D., 2001. Red imported fire ants expand their range across the west Indies. *Florida Entomologist*, **84**, 735–736.
- Deslippe, R. J. y Savoilanen, R., 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 756–764.
- Diniz-Filho, J. A. F., Ramos de SantAna, C. E., de Souza, M. C. y Rangel, T. L. V. B., 2002. Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters*, **5**, 47–55.
- Disney, R. H. L., 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman and Hall, London.
- Drees, B., Gold, R. E., Barr, C. L., Merchant, M. E., Vinson, S. B. et al., 2000. Managing Imported Fire Ants. <http://www.ces.uga.edu/pubcd/B1191.htm>.
- Dungan, J. N., Perry, J. N., Dale, M. R. T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M. J., Jakomulska, A., Miriti, M. y Rosenberg, M. S., 2002. A balanced view of scale on spatial statistical analysis. *Ecography*, **25**, 626–640.
- Eggleton, P. y Gaston, K. J., 1990. Parasitoid species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? *Oikos*, **59**, 417–421.
- Faggi, A. M. y Cagnoni, M., 1987. Parque Natural Costanera Sur: Las Comunidades Vegetales. *Parodiana*, **5**, 135–159.
- Farji Brener, A. G. y Ruggiero, A., 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography*, **21**, 391–399.
- Feener, D. H., 1981. Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science*, **214**, 815–817.

- Feener, D. H. y Brown, B. V., 1997. Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology*, **42**, 73–97.
- Feener, D. H. J., 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? *Oikos*, **90**, 79–88.
- Feener, D. H. J. y Brown, B. V., 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae), in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, **80**, 148–151.
- Feener, D. H. J. y Brown, B. V., 1993. Oviposition behavior of an ant-decapitating fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae) and defense behavior by its leaf-cutting ant host, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, **6**, 675–688.
- Feener, D. H. J., Jacobs, L. F. y Schmidt, J. O., 1996. Specialized parasitoid attracted to an alarm pheromone of ants. *Animal Behaviour*, **51**, 61–66.
- Feener, D. H. J. y Moss, K. A. G., 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**, 17–29.
- Fernandez Grecco, R. C. y Viviani Rossi, E. M., 1997. Guía de reconocimiento de especies de campo natural. In INTA, ed., *Materiales Didácticos*, vol. 13. La Barrosa, Balcarce, Pcia. Buenos Aires, 2 ed.
- Folgarait, P. J., Bruzzone, O. A. y Gilbert, L. E., 2002a. Development of *Pseudacteon cultellatus* (Diptera: Phoridae) on *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* Fire Ants. *Environmental Entomology*, **31**, 403–410.
- Folgarait, P. J., Bruzzone, O. A. y Gilbert, L. E., 2003. Phenological Patterns For Parasitoids Specialized Attacking *Solenopsis* Fire Ants At The Reserva Ecologica Costanera Sur, Argentina. *Biological Control*, **28**, 368–378.
- Folgarait, P. J., Bruzzone, O. A., Patrock, R. J. W. y Gilbert, L. E., 2002b. Developmental Rates and Host Specificity for *Pseudacteon* parasitoids (Diptera: Phoridae) of Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, **95**, 1151–1158.
- Folgarait, P. J., D' Adamo, P. y Gilbert, L. E., en prensa. A grassland ant community in Argentina: the case of *Solenopsis richteri* and *Camponotus punctulatus* attaining high densities in their native ranges (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*.
- Folgarait, P. J., Dyer, L. A., Marquis, R. y E., B. H., 1996. Leaf-cutting ant preferences for five native tropical plantation trees species growing under different light conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **80**, 521–530.

- Folgarait, P. J. y Gilbert, L. E., 1999. Phorid parasitoids affect foraging under different availability of food in Argentina. *Ecological Entomology*, **24**, 1–11.
- Free Software Foundation, 2002. GCC version 3. 22. <http://gcc.gnu.org>.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M. y Spicer, J. I., 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 70–74.
- Gilbert, L. E. y Morrison, L. W., 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera). *Environmental Entomology*, **26**, 1150–1154.
- Gilbert, L. E. y Patrock, R. J. W., 2002. Phorid flies for the biological suppression of imported fire ants in Texas: Region specific challenges, recent advances and future prospects. *Southwestern Entomologist*, **25**, 7–17.
- Golden Software, 2001. Surver version8.
- Gordon, D. M. y Kulig, A. W., 1996. Founding, foraging and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology*, **77**, 2393–2409.
- Gotelli, J. N., 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 337–343.
- Gotelli, J. N. y A., A. E., 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letters*, **3**, 257–261.
- Gotelli, J. N. y Colwell, R. K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurements an comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379–391.
- Heck, K. L., Van Belle, G. y Simberloff, D., 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, **56**, 1459–1461.
- Hodkinson, I. D., Bird, J., Miles, J. E., Bale, J. S. y Lennon, J. J., 1999. Climatic signals in the life history of insects: the distribution and abundance of heather psyllids (*Strophingia* spp. ) in the UK. *Functional Ecology*, **13(Suppl. 1)**, 83–95.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biol.*, **22**, 415–427.
- Inouye, D. W., 2000. The ecological and evolutionary significance of frosts in the context of climate change. *Ecology Letters*, **3**, 457–463.
- Isaaks, E. H. y Shrivastava, R. M., 1989. *Applied Geostatistics*. Oxford University Press, Oxford.

- Jaynes, E. T., 1985. Bayesian Methods: General Background. In J. H. Justice, ed., *Maximum Entropy and Bayesian Methods in Applied Statistics*, 1–25. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kadmon, R. y Heller, J., 1998. Modelling faunal responses to climatic gradients with GIS: land snails as a case study. *Journal of Biogeography*, **25**, 527–539.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. y R., K. J., 2000. Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, **155**, 280–293.
- Kindred, D., 1998. dist – find great-circle distance between two points on earth's surface. <http://www.indo.com/cgi-bin/dist>.
- Kingsland, S. E., 1995. *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, 2 ed.
- Kirvan, A. P., 1997. Latitude/Longitude, NCGIA Core Curriculum in GIScience.
- Koleff, P. y Gaston, K. J., 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, **24**, 341–351.
- Leather, S. R., Walters, K. F. A. y Bale, J. S., 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LeBrun, E. G. y Feener, D. H. J., 2002. Linked indirect effects in ant–phorid interactions: impact on an ant assemblage structure. *Oecologia*, **133**, 599–607.
- Legendre, P. y Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, 2 ed.
- Lei, G. y Hanski, I., 1998. Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 422–433.
- Liebhold, A. M. y Gurevitch, J., 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*, **25**, 553–557.
- Lobo, J. M. y Martín-Piera, F., 2002. Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, **16**, 158–173.
- Longino, J. T., Coddington, J. y Colwell, R. K., 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating a species richness three different ways. *Ecology*, **83**, 689–702.
- Lyons, S. K. y Willig, M. R., 1997. Latitudinal patterns in range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, **79**, 568–580.

- MacArthur, R. H. y Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **1967**, 377–385.
- Marzocca, A., Mársico, O. J. y Del Puerto, O., 1979. *Manual de Malezas*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, 3 ed.
- Matteucci, D. S. y Colman, A., 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D. C.
- May, R. M., 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 833–843.
- MJM Software, 1999. PCOrd version 4.
- Molina, A. R., 1998. Malezas presentes en cultivos de verano. In INTA, ed., *Malezas*, vol. 1. INTA, Buenos Aires.
- Molina, A. R., 1999. Malezas presentes en la zona templada, subtropical y tropical de America del Sur. In INTA, ed., *Malezas*, vol. 2. INTA, Buenos Aires.
- Moller, H., 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, **78**, 125–142.
- Moloney, S. y Vanderwoude, C., 2002. Red Imported Fire Ants, A threat to eastern Australia's wildlife? *Ecological Management & Restoration*, **3**, 167–175.
- Morehead, S. A. y Jr., F. D. H., 2001. Visual and chemical cues used in host location and acceptance by a dipteran parasitoid. *Journal of Insect Behavior*, **29**, 12–75.
- Morrison, L. W., Dall'Aglio-Holvorcem, C. G. y Gilbert, L. E., 1997. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: formicidae). *Environmental Entomology*, **26**, 716–724.
- Morrison, L. W. y Gilbert, L. E., 1998. Parasitoids–host relationships when host size varies: the case of *Pseudacteon* flies and *Solenopsis* fire ants. *Ecological Entomology*, **23**, 409–416.
- Morrison, L. W., Kawazoe, E. A., Guerra, R. y Gilbert, L. E., 1999. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **92**, 198–207.
- Morrison, L. W., Kawazoe, E. A., Guerra, R. y Gilbert, L. E., 2000. Ecological interactions of *Pseudacteon* parasitoids and *Solenopsis* an hosts: environmental correlates of activity and effects on competitive hierarchies. *Ecological Entomology*, **25**, 433–444.

- Nattrass, R. y Vanderwoude, C., 2001. A preliminary investigation of the ecological effects of Red Imported Fire Ants (*Solenopsis invicta*) in Brisbane. *Ecological Management & Restoration*, **2**, 220–223.
- NOAA, 1991. *Climates of the World*. NOAA.
- Orr, M. R., Camargo, R. X. y Benson, W. W., 2003. Interactions between ant species increase arrival of an ant parasitoid. *Animal Behavior*, **65**, 000–000.
- Orr, M. R., Seike, S. H., Benson, W. W. y Dahlstein, 2001. Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids that attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Environmental Entomology*, **30**, 742–747.
- Orr, M. R., Seike, S. H., Benson, W. W. y Gilbert, L. E., 1995. Flies suppress fire ants. *Nature*, **373**, 292–293.
- Orr, M. R., Seike, S. H. y Gilbert, L. E., 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil, genus *Pseudacteon*. *Ecological Entomology*, **22**, 305–314.
- Perry, J. N., 1995. Spatial analysis of distance indices. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 303–314.
- Perry, J. N., 1997. Spatial association for counts of two species. *Acta Jutlandica*, **72**, 149–169.
- Perry, J. N., 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology*, **79**, 1008–1017.
- Perry, J. N., Bell, E. D., Smith, R. H. y Woiwood, I. P., 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. *Aspects of Applied Biology*, **46**, 95–102.
- Perry, J. N. y López-Granados, F., 1999. Measuring the spatial pattern of *Orobancha crenata* weeds by SADIE red-blue analysis. In *VII conferencia española de biometría*.
- Perry, J. N., M., L. A., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., A., J. y Citron-Pousty, S., 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, **25**, 578–600.
- Perry, J. N., Winder, L., Holland, J. M. y Alston, R. D., 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters*, **2**, 106–113.
- Pesquero, M. A., Campiolo, S., G., F. H. y D., P. S., 1996. Diurnal Patterns of ovipositional activity in two *Pseudacteon* fly parasitoids (Diptera: Phoridae) of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, **79**, 455–457.
- Peterson, A. T., 2001a. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modelling. *The Condor*, **103**, 599–605.

- Peterson, A. T., 2001b. Predicting species invasions using ecological niche modelling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problems. *Bioscience*, **51**, 363–373.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D. y Bandeira, M. P. S., 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, **27**, 132–136.
- Porter, S. y Savignano, D., 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, **71**, 2095–2106.
- Porter, S. D., 1998a. Biology and behavior of *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that parasitize *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, **81**, 1–18.
- Porter, S. D., 1998b. Host specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. *Florida Entomologist*, **81**, 423–429.
- Porter, S. D., 2000. Host specificity and risk assesment of releasing the decapitating fly *Pseudacteon curvatus* as a classical biocontrol agent for imported fire ants. *Biological Control*, **19**, 35–47.
- Porter, S. D., Fowler, H. G., Campiolo, S. y Pesquero, M. A., 1995c. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomology*, **78**, 70–75.
- Porter, S. D., Fowler, H. G. y MacKay, W. P., 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economical Entomology*, **85**, 1154–1161.
- Porter, S. D. y Pesquero, M. A., 2001. Illustrated key to *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis saevissima* complex fire ants in South America. *Florida Entomologist*, **84**, 691–699.
- Porter, S. D., Pesquero, M. A. y Campiolo, S., 1995. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, **24**, 475–479.
- Porter, S. D., Vander Meer, R. K., Pesquero, M. A., Campiolo, S. y Fowler, H. G., 1995b. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ants, reactions to attacks of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) in southeastern of Brazil. *Annals of the Entomological Society of America*, **88**, 571–575.
- Pulliam, H. R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349–361.

- Python Software Foundation, 2002. Python Version 2. 2. 2.
- Queensland Government, 2003. Fire Ants - What are they?  
<http://www.dpi.qld.gov.au/fireants/>.
- Radeloff, V. C., Miller, T. F., He, H. S. y J., M. D., 2000. Periodicity in spatial data and geostatistical models: autocorrelation between patches. *Ecography*, **23**, 81–91.
- Rapoport, E. H., 1982. *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- Rohde, K., 1999. Latitudinal gradients in species diversity, and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography*, **22**, 593–613.
- Rohde, K., Heap, M. y Heap, D., 1993. Rapoport rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *American Naturalist*, **142**, 1–16.
- Rosenheim, J. A., Meade, T., Powch, I. G. y Schoenig, S. E., 1989. Aggregation by foraging insect parasitoids in response to local variations in host density: determining the dimensions of a host patch. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 101–117.
- Roshier, D. A., 2003. On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539–544.
- Ross, K. G., Krieger, M. J. B., Shoemaker, D. W., Vargo, E. L. y Keller, L., 1997. Hierarchical analysis of genetic structure in native fire ant populations: results from three different classes of molecular markers. *Genetics*, **147**, 643–655.
- Rudloff, W., 1981. *World Climates*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbh, Stuttgart.
- Ruggiero, A., 1999. Búsqueda de patrones en macroecología: la regla de Rapoport. *Ecología Austral*, **9**, 45–63.
- Ruggiero, A. y Lawton, J. H., 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean Passerine birds? *Biological Journal of the Linnean Society*, **63**, 283–304.
- Ryti, R. T. y Case, T. J., 1992. The role of neighborhood in the spacing and diversity of ant communities. *American Naturalist*, **139**, 355–374.
- Sanders, N. J., 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**, 25–32.
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27–39.



- Schooley, L. R. y Wiens, J. A., 2003. Spatial patterns, density dependence, and demography in the harvester ant, *Pogonomyrmex rugosus*, in semi-arid grasslands. *Journal of Arid Environments*, **53**, 183–196.
- Servicio Meteorológico Nacional, 1992. *Estadísticas Climatológicas 1981-1990*. No. 37 in b. Fuerza Aérea Argentina, Buenos Aires, 1 ed.
- Seymour, J. E. y Jones, R. E., 2000. Humidity -terminated diapause in the tropical braconid parasitoid *Microptilis demolitor*. *Ecological Entomology*, **25**, 481–485.
- Smith, B. V., 2001. Xfig: Facility for Interactive Generation of figures under X11, version 3.2.3.
- Steel, R. G. D., Torrie, J. H. y Dickey, D. A., 1997. *Principles and procedures of statistics. A biomedical approach..* McGraw-Hill.
- Stevens, G. C., 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, **133**, 240–256.
- Stevens, G. C., 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's rule to altitude. *American Naturalist*, **140**, 893–911.
- Suarez, A. V., Bolger, D. T. y Case, T. J., 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, **79**, 2041–2056.
- Suarez, A. V., Holway, D. A., Liang, D., Tsutsui, N. D. y Case, T. J., 2002. Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal Behavior*, **64**, 697–708.
- Taylor, P. H. y Gaines, S. D., 1999. Can Rapoport rule be rescued?, modelling the causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology*, **80**, 2474–2482.
- Thomas, C. D. y Kunin, W. E., 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 647–657.
- Trager, J. C., 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of New York Entomological Society*, **99**, 141–198.
- Troncoso, N. y Bacigalupo, N., 1979. Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas), A: Primulales a Plantaginales. In *Flora Ilustrada de Entre Ríos*, vol. 5 of *Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*. Buenos Aires.
- Tshinkel, W. R., Adams, E. S. y Macom, T., 1995. Territory area and colony size in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 473–480.

- Turchin, P., 1998. *Quantitative Analysis of Movement*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Ma, USA.
- Urban, D. L., 2003. Spatial Analysis in Ecology. <http://www.env.duke.edu/landscape/classes/env352/env352.html>.
- Van Baalen, M. y Hochberg, M. E., 2001. *Dispersal in antagonistic interactions*, cap. 21. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Visser, M. E., Jones, T. H. y Driessen, G., 1999. Interference among insect parasitoids: a multi-patch experiment. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 108–120.
- Webster, R. y Boag, B., 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *Journal of Soil Science*, **43**, 583–595.
- Wessel, p. y Smith, W. H. F., 2001. GMT - The Generic Mapping Tools.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. y Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Williams, Panaiiaia, Gallo y Whitcomb, 1972. Fire ants attacked by phorid flies.
- Willott, S. J., 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 484–486.
- Wuellner, C. T., Dall'Aglio-Hollvorcem, C. G., Benson, W. W. y Gilbert, L. E., 2002. Phorid fly (*Pseudacteon spp.*) oviposition behavior and fire ant (*Solenopsis geminata*, Hymenoptera: Formicidae) reaction to attack differ according to phorid species. *Annals of the Entomological Society of America*, **95**, 257–266.
- Wuellner, C. T. y Saunders, J. B., 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. *Annals of the Entomological Society of America*, **96**, 54–60.