

Tesis Doctoral

Efecto de *Vespula Germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el noroeste de la Patagonia

Sackmann, Paula

2005

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

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

This document is part of the Master's and Doctoral Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Sackmann, Paula. (2005). Efecto de *Vespula Germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el noroeste de la Patagonia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n3795_Sackmann

Cita tipo Chicago:

Sackmann, Paula. "Efecto de *Vespula Germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el noroeste de la Patagonia". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2005. http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n3795_Sackmann

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

EFECTO DE *VESPULA GERMANICA* SOBRE UN ENSAMBLE NATIVO DE ARTRÓPODOS EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA



PAULA SACKMANN

DIRECTOR: ALEJANDRO FARJI-BRENER



TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

2005

A Pancho

ÍNDICE

Agradecimientos	5
Resumen	7
Abstract	9
Capítulo 1: Introducción general	12
Objetivos	16
Capítulo 2: Control de la abundancia de <i>Vespula germanica</i> mediante el uso de cebos tóxicos	
Introducción	19
Objetivos	21
Métodos	23
Cebos	23
Venenos insecticidas	24
Dosis de fipronil	26
Ensayos de campo	27
Resultados	31
Cebos	31
Venenos	32
Dosis de fipronil	33
Ensayos de campo	33
Discusión	40
Cebos	40
Venenos	40
Ensayos de campo	41
Capítulo 3: Caracterización de un ensamble de artrópodos terrestres y análisis de la eficiencia de los métodos de muestreo	
Introducción	46
Objetivos	48
Métodos	49
Área de estudio y sitios de muestreo	49
Muestreo de artrópodos terrestres	52
Procesamiento de las muestras e identificación de los artrópodos capturados	55
Análisis de los datos	56
Resultados	63
Riqueza observada y abundancia de especies	63
Eficiencia del muestreo y riqueza esperada de especies	63
Eficiencia de los distintos tipos de muestreo	70
Discusión	77
Capítulo 4: Impacto de <i>Vespula germanica</i> sobre el ensamble nativo de artrópodos en el NO de la Patagonia	
Introducción	83

Objetivos, hipótesis y predicciones	87
Métodos	89
Muestreo de artrópodos terrestres	89
Procesamiento de las muestras e identificación de los artrópodos capturados	89
Control de la abundancia de avispas	90
Análisis de los datos	91
Resultados	94
Control de la abundancia de <i>Vespula germanica</i>	95
Efecto de <i>Vespula germanica</i> sobre el ensamble de artrópodos	98
Variación de la abundancia entre sitios control y exclusión	98
Variación de la riqueza entre sitios control y exclusión	103
Variación del índice de diversidad "Alfa de Fisher" entre sitios control y exclusión	104
Variación de la composición de especies entre sitios control y exclusión	110
Discusión	122
Capítulo 5: Interacción competitiva entre <i>Vespula germanica</i> y un ensamble nativo de hormigas	
Introducción	129
Objetivo, hipótesis y predicciones	130
Métodos	131
Análisis de los datos	131
Resultados	133
Discusión	134
Conclusiones generales	134
Referencias	140
Apéndice A. Especies y morfoespecies capturadas en la Reserva Natural Loma del Medio	151
Apéndice B. Estimadores de la riqueza de especies	157
Apéndice C. Correcciones del alfa global mediante el método de Benjamini & Hochberg	161



AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a las personas e instituciones que hicieron posible el desarrollo y conclusión de esta tesis

- A Guedi, mi director, que siempre fue optimista. Gracias por compartir conmigo tu claridad de pensamiento y por brindarme todos los medios necesarios para trabajar.
- A Juan Corley, que desde el principio me brindó sus observaciones acertadas en el momento justo. Sobre todo gracias porque tu interés siempre fue mas allá de lo académico.
- A Adriana Ruggiero, con quien aprendí tantas cosas y que me dedicó mucho de su tiempo.
- A José Villacide y Nora Ferrero que nunca le aflojaron al trabajo de campo y me acompañaron desde el principio al fin y seguimos... Sobre todo gracias por su amistad.
- A Cesar Marín que me enseñó a encontrar nidos de avispas y me abrió las puertas de su casa junto con Nora.
- A Narcisa Hirsch por permitirme trabajar en Chakra y Capricornio.
- A Marcelo Rey, Gustavo Basil, Marcelo Perdomo y Eduardo Martínez que me facilitaron el trabajo en Loma del Medio y datos meteorológicos.
- A todos los integrantes de Ecotono, especialmente a Cintia Souto, Norlan Tercero, Victoria Werenkraut, Carolina Morales, Paula Quiroga, Mariana Tadey, Marcelo Aizen, Estela Raffaele y Juan Paritsis, que me auxiliaron mas de una vez y por su compañerismo de todos los días.
- Al INTA Bariloche, donde realicé la primera parte de esta tesis, y su gente por brindarme un lugar de trabajo cuando llegué a Bariloche.
- A Marcelo Kun que me introdujo en el mundo de los coleópteros y que le dedicó mucho tiempo a mis muestras.
- A Carolina Quintero que me enseñó lo que hay que mirarle a los Apiformes y que además me ayudó con las determinaciones.

- A los taxónomos especialistas que generosamente me dedicaron su tiempo:

Sergio Roig-Juñent (Instituto de Investigaciones de Zonas Áridas, Mendoza, Argentina): Carabidae, Chrysomelidae y Bruchidae; **Gustavo Flores** (Instituto de Investigaciones de Zonas Áridas, Mendoza, Argentina): Tenebrionidae; **Federico Ocampo** (Division of Entomology, University of Nebraska State Museum, EEUU): Scarabaeidae, Trogidae, Geotrupidae y Lucanidae; **Vladimir Gusarov** (Snow Entomological Museum, Kansas University, USA.): Staphylinidae; **Paula Posadas** (Museo Paleontológico Eugidio Feruglio, Trelew, Argentina): Curculionidae; **Mario Elgueta** (Sección Entomología de Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile): varias familias de Coleópteros: Mordellidae, Leiodidae, Coccinellidae, Nitidulidae, etc.; **Fabiana Cuezco** (Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina): Formicidae; **Arturo Roig Alsina** (División Entomología Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina): Apiformes; **Cristian Grismado, Martín Ramírez, Alejandro Puglisi y Julieta Ansaldi** (División Aracnología Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina): Araneae.

- A Juan Carlos Reboreda, mi coordinador de estudios, por asistirme a la distancia.

- A Javier López de Casenave, Analía Lanteri y Daniel Roccatagliata cuya lectura crítica de esta tesis y sugerencias mejoraron en gran medida el trabajo.

- A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por las becas que me otorgaron entre 1999 y 2005.

- A Juan y Joaquina mis hermanos diseñadores que siempre fueron entusiastas ante mis pedidos y propuestas. Especialmente, gracias Sheik por el diseño de la carátula y por aguantarme la última semana.

- A mi Familia que siempre me estimuló, pero especialmente a Pancho que siempre me apoyó y que mas de una vez me dijo: andá que yo me ocupo de los chicos.

- A Cristina Paine por brindarle a mis hijos su amor de mamá.



Efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el NO de la Patagonia

Lic. Paula Sackmann
Director: Alejandro Farji-Brener

RESUMEN

Vespula germanica es una avispa social exótica que se estableció en Patagonia hace unos 20 años. Al igual que otras especies invasoras, esta avispa tiene el potencial de impactar negativamente sobre los ensambles de artrópodos nativos, debido a que es depredadora y a que carece en la región de enemigos naturales y potenciales competidores. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) desarrollar y poner a prueba una técnica de control de la abundancia de avispas, (2) caracterizar el ensamble nativo de artrópodos terrestres del área de estudio en cuanto a riqueza y composición de especies, y establecer el grado de integridad de los muestreos, (3) utilizar el cebo tóxico previamente analizado, para determinar experimentalmente el efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble nativo de especies mediante parcelas de exclusión y (4) determinar si existe competencia por interferencia entre *Vespula germanica* y un ensamble nativo de hormigas. Para poner a prueba una técnica de control de la abundancia de avispas, seleccioné un cebo atractivo, un insecticida eficaz y de bajo impacto ambiental y luego ensayé la efectividad del método para controlar la abundancia de avispas a una escala de hectáreas. Dado que con el método desarrollado fue posible disminuir la abundancia de avispas en un 80% en 2 áreas de 6 hectáreas cada una, utilicé esta técnica, para excluir a *Vespula germanica* durante tres años, en 5 sitios de bosque (80 has en total) en la Reserva Forestal Loma del Medio, El Bolsón, Río Negro. Dado que los cebos tóxicos disminuyeron la abundancia de avispas entre un 80 y 60% a lo largo de los tres años, la abundancia, riqueza y composición de especies del ensamble de artrópodos de estos sitios se comparó con las de 5 sitios control para determinar el efecto de *Vespula germanica* sobre este ensamble. El ensamble nativo de artrópodos se caracterizó en cuanto a riqueza y composición de especies y se determinó el grado de integridad de los muestreos. Además se utilizaron métodos de extrapolación para estimar la riqueza de diversos grupos taxonómicos en el área de

estudio y se comparó la eficiencia de dos métodos de muestreo (trampas de caída "pitfall" y trampas Malaise). Tanto la abundancia, riqueza y composición de especies del ensamble (24600 individuos, 305 morfoespecies), de los grupos taxonómicos y las especies que los componen, no variaron entre las parcelas control y las parcelas en las que *Vespula germanica* fue excluida. Las únicas diferencias encontradas se debieron a efectos de sitio, que existían antes de comenzar con la exclusión de avispas, indicando que los artrópodos en general son altamente sensibles a pequeñas variaciones ambientales. Por otro lado, se realizaron experimentos para determinar si existe competencia por interferencia entre *Vespula germanica* y un ensamble nativo de hormigas. Mientras que la abundancia de avispas aumentó con respecto a un control cuando las hormigas se excluyeron de los cebos experimentales, la abundancia de hormigas en cebos control fue la misma que en cebos donde se excluyeron las avispas.

Los resultados sugieren que actualmente, *Vespula germanica* no posee un efecto negativo sobre el ensamble nativo de artrópodos. Esto puede deberse a que en el área de estudio esta avispa exótica posee una abundancia relativamente baja comparada con otras áreas de invasión donde sí posee un efecto (e.g. Nueva Zelanda). Posiblemente las variaciones interanuales en la abundancia de avispas y su desacople con la abundancia y riqueza de especies de los ensambles, también podrían minimizar un efecto negativo. Por último, en ciertas situaciones existiría resistencia biótica (e.g. competencia con hormigas) que podrían limitar el crecimiento poblacional o la expansión de *Vespula germanica* en determinadas áreas de la Patagonia.

Palabras clave: *Vespula germanica*, invasión biológica, impacto, artrópodos nativos, métodos de estimación de riqueza, Patagonia, resistencia biótica.



Effect of *Vespula germanica* invasion on terrestrial arthropods in NW Patagonia

Lic. Paula Sackmann
Director: Alejandro Farji-Brener

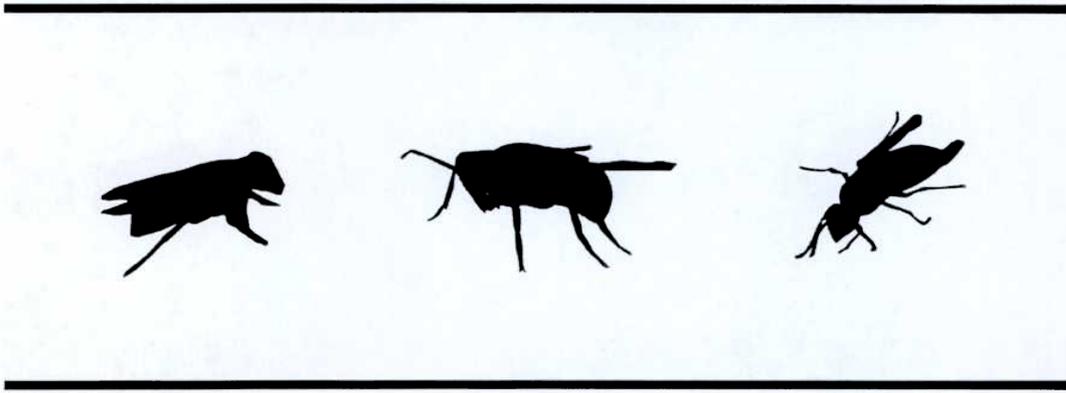
ABSTRACT

Vespula germanica is an exotic social vespid that has invaded NW Patagonia twenty years ago. In theory, this wasp, as other invasive species, has the potential to affect the native arthropod assemblages. This is so, because it is a generalist predator and in this region lacks natural enemies or potential competitors. My aim was to, (1) develop a method to reduce *Vespula germanica* abundance, (2) describe the arthropod assemblage in richness and species composition, (3) experimentally assess whether *Vespula germanica* interferes with the native assemblage and (4) determine whether competition (interference) between wasps and ants may exist. To reduce *Vespula germanica* abundance, I selected an attractive bait, tested the efficacy of two insecticides and selected an appropriate dose for the toxic that performed best. Then, I tested the efficiency of toxic baits (mix of the selected bait, toxic and dose) in two large areas (6 ha. each). Afterwards, to assess *Vespula germanica* impact on an arthropod assemblage, I used this method to reduce wasp abundance in 5 areas (80 ha. in total) in Loma del Medio, El Bolsón, Río Negro. Before assessing wasp impact, arthropod richness and species composition was determined, together with sampling completeness. The richness of different taxa was estimated using extrapolation methods and the efficiency of two sampling methods (pitfall and Malaise traps) was compared. The abundance, richness and species composition of the assemblage (24600 individuals, 305 morphs) did not differ between control areas and areas where *Vespula germanica* was excluded. Significant differences were found only, related to site variation, reported before the enclosure. Also, experiments were carried out to determine whether competition (interference) between wasps and ants may exist. While wasp abundance increased in comparison with controls, when ants were excluded from experimental baits, ant abundance remained unchanged, when wasps were excluded from the baits.

These results suggest that, at present, *Vespula germanica* does not affect local arthropod assemblages. This may be due to their low relative abundance when compared to other invasion areas (e.g. New Zealand). In addition, the interannual variation of wasp abundance could also minimize possible negative impacts. Finally, biotic resistance (e.g. competition with ants) could be limiting *Vespula germanica* populations growth and expansion in certain areas of NW Patagonia.

Key-words: *Vespula germanica*, biological invasions, native arthropods, richness extrapolation methods, Patagonia, biotic resistance.





Las invasiones biológicas han sido propuestas como una de las causas más importantes de la pérdida de biodiversidad (Diamond 1989, Pimm & Gilpin 1989, Caughley 1994). En la literatura abundan las citas de especies invasoras que han conducido a la extinción a especies, principalmente en islas y especialmente involucrando a especies depredadoras. Por ejemplo, la boa marrón (*Boiga irregularis*) produjo extinciones de otros reptiles, aves y mamíferos en Guam (Fritts & Rodda 1998), la perca del Nilo (*Lates niloticus*) en el lago Victoria provocó la extinción de más de cien especies de peces (Worthington *et al.* 1994); y la almeja cebra (*Dreissena polymorpha*) eliminó las poblaciones locales de almejas en 4 - 8 años luego de su invasión (Ricciardi & Rasmussen 1999). También puede ocurrir, que especies introducidas para ser usadas en control biológico de alguna plaga, afecten a otras especies. Por ejemplo, el caracol *Euglandina rosea* fue introducido en Hawai para controlar al caracol *Acatina fulica*, pero además de depredar sobre la plaga lo hizo sobre varias especies de caracoles nativos, provocando su extinción (Strong & Pemberton 2000).

Pese a que los cambios más dramáticos en los ensamblajes nativos se deben a la depredación, a través de la competencia las especies invasoras también pueden modificar la estructura de los ensamblajes (Pimm 1991, Lodge 1993, Williamson 1996). Algunas especies invasoras, al ser competitivamente superiores, pueden disminuir considerablemente la abundancia local de especies nativas. Por ejemplo, la hormiga argentina (*Linepithema humile*) y de la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) pueden reducir tanto la abundancia como la riqueza de los ensamblajes nativos de hormigas (Porter & Savignano 1990, Holway 1999).

La relación entre las invasiones biológicas y la modificación de los ensamblajes nativos es ampliamente aceptada, a pesar de que en muchos casos los datos que sustentan esta hipótesis son anecdóticos, especulativos y basados en pocas observaciones (Bright 1998, Caughley 1994, Cronk & Fuller 1995, Diamond 1989, Elton 1958, Gurevitch & Padilla 2004, Pimm & Gilpin 1989). Además, la mayoría de los ecólogos comparte la convicción de que la pérdida de biodiversidad es algo negativo y la hipótesis de la modificación de los ensamblajes nativos es comúnmente aceptada, a pesar de no haber sido, en general, puesta a prueba (Rosenzweig 2001, Slobodkin 2001). Es cierto que en muchos casos la obtención de datos cuantitativos o experimentales es imposible, pero asumir que las correlaciones implican causalidad es erróneo (Gurevitch & Padilla 2004). Por ejemplo, es habitual que la

alteración del hábitat (e.g. deforestación), la extinción de especies nativas y la proliferación de especies exóticas ocurran simultáneamente. En este caso, pueden darse dos alternativas: que las plantas exóticas sean la causa de la declinación de las especies nativas o que tanto la declinación de las nativas como el aumento de las exóticas se deba a la alteración del hábitat. Entonces, como varios factores pueden actuar sinérgicamente y provocar la declinación de especies, es importante determinar si es la interacción con especies exóticas la causa principal de esa declinación (Gurevitch & Padilla 2004). Por esta razón, los estudios más adecuados son aquellos en los que se realizan comparaciones de tipo impacto/control logradas experimentalmente (e.g. agregando o removiendo al invasor de una comunidad, Parker *et al.* 1999).

Por otro lado, la mayoría de los trabajos sobre invasiones biológicas se han enfocado sobre plantas y vertebrados, dejando de lado a los artrópodos, pese su importancia en los sistemas naturales, ya sea como invasores o como ensamblajes invadidos (Drake & Mooney 1989). Por un lado, los insectos constituyen uno de los principales grupos invasores. Por ejemplo, se ha estimado que la mitad de las especies invasoras en EEUU son insectos (Simberloff 1989, Williamson 1996). Particularmente, varias especies de insectos sociales han demostrado ser invasores exitosos en todo el mundo, como por ejemplo la abeja melífera africana (*Apis mellifera scutellata*) que en 35 años se dispersó desde Brasil, donde fue introducida, hasta EEUU, siendo en la actualidad la abeja dominante en las áreas tropicales y subtropicales del continente americano (Smith 1991). La alta capacidad de invasión de abejas, avispas y hormigas, se debe principalmente a su organización social que les permite hacer frente a las adversidades ambientales, tanto bióticas como abióticas (Moller 1996). Usualmente, cuando estos insectos sociales invaden se transforman en plagas causando daños económicos y ecológicos (Spradbery 1973, Vinson 1994, Williamson 1999, D'Adamo *et al.* 2002). Por otra parte, dado que los artrópodos están involucrados en numerosos procesos ecológicos como ciclo de nutrientes, polinización, dispersión de semillas y regulación poblacional de otros organismos, cualquier modificación sobre la composición y relaciones de dominancia de sus especies por causa de una invasión podría afectar el funcionamiento del ecosistema (Wilson 1987)

La Patagonia argentina no ha sido ajena a las invasiones biológicas, pese a su aislamiento geográfico y a la rigurosidad del clima. Existen varios estudios sobre

la invasión de plantas exóticas (Rapoport 1991, 1993, Richardson *et al.* 1994, Gobbi *et al.* 1995) y vertebrados (Christie 1984, Chehebar & Ramilo 1992, Grigera *et al.* 1994, Veblen *et al.* 1992, Vázquez & Aragón 2002, Vázquez 2002), pero la información sobre insectos invasores es muy escasa (Farji-Brener & Corley 1998). Por ejemplo, se desconocen las características que pueden explicar el establecimiento de insectos invasores y menos aún sus consecuencias sobre los ensamblajes locales de especies. Paradójicamente, la invasión de himenópteros en la Patagonia ha sido un fenómeno frecuente en las últimas décadas (Willink 1980, Farji-Brener 1996, Roig Alsina & Aizen 1996, Farji Brener & Corley 1998, Sackmann *et al.* 2003). Al menos cuatro especies de himenópteros exóticos se han establecido en la Patagonia: *Bombus ruderatus*, *Sirex noctilio*, *Polistes dominulus* y *Vespula germanica* y al menos una especie nativa ha ampliado su rango de distribución llegando hasta esta región: *Acromyrmex lobicornis* (Farji-Brener 1996). Todas estas especies son comunes en su área de distribución original y tienen un amplio rango geográfico, lo que podría estar relacionado con su éxito como invasores (Farji-Brener & Corley 1998). Un caso particularmente popular es el de *Vespula germanica*.

La avispa chaqueta amarilla, *Vespula germanica*, es un himenóptero social originario de Eurasia y norte de África que actualmente presenta un amplio rango de distribución mundial (Archer 1998). Esta avispa ha invadido exitosamente Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda y América de Norte y del Sur (Spradbery & Maywald 1992, Tribe & Richardson 1994, Archer 1998, D'Adamo *et al.* 2002). Debido a su comportamiento, algunos trabajos sugieren que, al colonizar nuevos ambientes, *Vespula germanica* puede modificar el ensamble de artrópodos nativos tanto por depredación como por competencia (Akre & Mac Donald 1986, Gambino *et al.* 1987, Harris 1991, 1996, Beggs 2001).

Vespula germanica posee varias de las características que comúnmente se le asignan a un invasor exitoso (Moller 1996): (1) es una especie que se beneficia con las modificaciones que el hombre introduce en el ambiente (e.g. irrigación), (2) tolera un amplio rango de condiciones climáticas, (3) tiene una dieta muy amplia, (4) las hembras fecundadas son capaces de fundar colonias exitosas luego de ser transportadas, (5) las colonias tienen un crecimiento muy rápido y producen miles de hembras fecundadas cada año (Sackmann *et al.* 2000, D'Adamo *et al.* 2002, Farji-Brener & Corley 1998). Además de ser una buena especie invasora, es esperable

que tenga un impacto sobre la comunidad nativa de artrópodos en el NO de la Patagonia ya que: (1) en la región no se han identificado sus enemigos naturales ni competidores (e.g. otros véspidos sociales depredadores), de modo que la probabilidad de regulación poblacional por parasitismo, depredación y / o competencia es reducida (Farji-Brener & Corley 1998) y (2) esta avispa exótica depreda sobre una gran variedad de artrópodos, incluyendo especies de los órdenes Araneae, Coleoptera, Hymenoptera y Lepidoptera, entre otros (Sackmann *et al.* 2000).

Historia de invasión en Patagonia y biología de *Vespula germanica*

En 1980 esta avispa fue observada por primera vez en Argentina en la localidad de Andacollo, cerca de Chos Malal, Neuquén (Willink 1980). Es muy probable que haya invadido naturalmente nuestro país desde Chile, atravesando los pasos cordilleranos bajos al norte de Neuquén. Se cree que *Vespula germanica* ingresó a Chile por el puerto de Valparaíso en 1974 y ya en 1975 fue citada en todas las provincias centrales de este país. Desde 1980 ha invadido gran parte de la Patagonia, desde el NO de Neuquén hasta el Sur de Santa Cruz siendo un depredador dominante en el noroeste de la Patagonia (Willink 1991, D'Adamo *et al.* 1997, Farji-Brener & Corley 1998, Sackmann *et al.* 2000). Actualmente se halla establecida en las provincias de Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, desde la cordillera hasta la costa. Un estudio basado en la correspondencia eco-climática de la región de distribución original de *Vespula germanica* y la Argentina, determinó que actualmente la avispa se encuentra establecida en zonas climáticamente más aptas (D'Adamo *et al.* 2002). Existen en el norte y centro del país regiones climáticamente más aptas en donde la especie aún no se ha establecido, sugiriendo que la especie se seguirá dispersando hacia zonas climáticamente aún más favorables.

En Patagonia, al igual que en otras partes del mundo, *Vespula germanica* construye colonias anuales, generalmente subterráneas, aunque puede utilizar construcciones humanas para emplazar el nido (Spradbery & Maywald 1992). Es común que también utilice huecos en troncos en descomposición (Sackmann *et al.* 2000). Estas colonias son iniciadas cada primavera por reinas fecundadas que pasaron el invierno hibernando. Las primeras obreras que emergen comienzan a

ocuparse de la construcción, mantenimiento y defensa del nido y además proveen alimento para las larvas y la reina. Cada colonia puede albergar entre 3000 y 5000 obreras en el pico de la temporada (usualmente marzo en la Patagonia, Willink 1991, Sackmann *et al.* 2000). Hacia el fin del verano la reina comienza a producir individuos reproductivos (zánganos y reinas) que al dejar el nido se aparean. Mientras que los zánganos mueren, las reinas fecundadas buscan refugio para hibernar hasta la siguiente primavera. Excepcionalmente, en las áreas de invasión, las colonias pueden sobrevivir durante el invierno alcanzando tamaños hasta veinte veces mayores al promedio (Harris 1996).

Vespula germanica es un depredador oportunista y carroñero que forrajea néctar, exudados de pulgones, carroña y depreda sobre una gran variedad de insectos (Akre & Mac Donald 1986, Barr *et al.* 1996). La búsqueda de alimento la realizan las obreras en forma individual pero existe un comportamiento de agregación (incremento local) que permite a las obreras explotar de manera muy eficiente los recursos encontrados (D'Adamo *et al.* 2000) Además, esta avispa puede tolerar bajas temperaturas, lo que le permite ampliar su actividad de forrajeo durante el día y la temporada (Akre *et al.* 1989, Markwell *et al.* 1993, Paula Sackmann observaciones personales).

Objetivos

El objetivo principal de este trabajo es determinar el efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble nativo de artrópodos terrestres en el noroeste de la Patagonia. Para ello me propuse:

1. Investigar el potencial de distintos cebos y venenos específicos para controlar la abundancia de *Vespula germanica* (Capítulo 2).
2. Ensayar a una escala de hectáreas, la efectividad del cebo tóxico seleccionado en el punto 1 (Capítulo 2) en la reducción de la abundancia de *Vespula germanica*.
3. Caracterizar el ensamble de artrópodos del área de estudio en cuanto a riqueza, abundancia y composición de especies y establecer el grado de integridad de los muestreos (Capítulo 3).

4. Utilizar el protocolo desarrollado en el punto 2 como herramienta para reducir experimentalmente la abundancia de *Vespula germanica* en determinados sitios de exclusión (Capítulo 4).
5. Determinar el efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble de artrópodos terrestres comparando la riqueza, abundancia y composición de especies en áreas donde la abundancia de avispas se redujo mediante el uso de cebos tóxicos (= sitios exclusión) y áreas donde no se llevó a cabo dicha reducción (= sitios control, Capítulo 4).
6. Determinar si existe competencia (interferencia) por cebos alimenticios entre *Vespula germanica* y un ensamble nativo de hormigas (Capítulo 4).



**CONTROL DE LA ABUNDANCIA DE *VESPULA GERMANICA*
MEDIANTE EL USO DE CEBOS TOXICOS**



INTRODUCCION

Debido a sus efectos no deseados sobre diversas actividades humanas y sistemas naturales, se han ensayado varias estrategias de control de la abundancia de avispas chaquetas amarillas (*Vespula* spp.). Estas estrategias incluyen control de tipo químico (Grant *et al.* 1968, Wagner & Reiersen 1969, Ennik 1973, Perrot 1975, Chang 1988, Spurr 1991a, b, 1993; Beggs *et al.* 1998) y biológico (Donovan & Edgar 1987; Barlow *et al.* 1996; Beggs *et al.* 1996). A pesar de haberse alcanzado cierto éxito (ver Tabla 1), la chaqueta amarilla es aún problemática en varios países incluidos en su área de distribución original y en áreas invadidas.

Las regiones invadidas por la chaqueta amarilla difieren en sus condiciones climáticas, uso de la tierra y características ecológicas, y por lo tanto, su abundancia e impacto también muestran variaciones. Por estas razones no existe una estrategia de control de aplicación general y es necesario el desarrollo de nuevos protocolos y el ensayo de nuevos agentes químicos y biológicos. Además, los objetivos de la reducción de la abundancia de avispas también varían incluyendo la conservación de ecosistemas, la protección de parques y jardines para uso recreativo o la protección de actividades productivas como la apicultura o fruticultura. Por otro lado, el control de la abundancia de avispas también puede ser utilizado como herramienta experimental para explorar el efecto que la avispa pueda tener sobre poblaciones nativas de artrópodos en las áreas de invasión.

De todos los métodos anteriormente mencionados, el control biológico presenta la ventaja de ser generalmente específico contra la especie blanco y de mantenerse en el tiempo, en comparación con otros métodos de control. Sin embargo, los resultados a veces no son exitosos y no se logra controlar las poblaciones plaga. En Nueva Zelanda se liberó y estableció hace 15 años una cepa de *Sphexophaga vesparum*, parasitoide de *Vespula vulgaris*, pero aún no se han registrado reducciones en la abundancia de la especie blanco (Barlow *et al.* 1996, Beggs *et al.* 1996). Por otro lado, a pesar de que las avispas demostraron ser susceptibles a diversos hongos entomopatógenos en el laboratorio, fueron muy escasos los individuos infectados que se encontraron en nidos luego de los ensayos realizados a campo. Además, ninguno de esos individuos infectados producía esporas del hongo (Harris *et al.* 2000). En consecuencia, a pesar de que el uso de cebos tóxicos alcanza resultados acotados en el espacio y tiempo (e.g. Spurr 1993,

Beggs *et al.* 1998) es hasta el momento la única herramienta eficaz para controlar las poblaciones de avispas.

En varios estudios se han utilizado diversos cebos y productos químicos obteniéndose resultados satisfactorios en el control de las poblaciones de avispas (Grant *et al.* 1968, Wagner & Reiersen 1969, Ennik 1973, Perrot 1975, Chang 1988, Spurr 1991 a, b, 1993; Beggs *et al.* 1998). La metodología de cebos tóxicos requiere que las obreras lleven el cebo hasta el nido, donde envenenan a otras obreras y a las larvas antes de morir ellas mismas. Debido a que las condiciones locales influyen sobre el éxito de este método, es necesario probar diferentes cebos y tóxicos para asegurar la efectividad del tratamiento. Por ejemplo, las avispas del género *Vespula* muestran variaciones geográficas en su preferencia por cebos. Diversos productos han sido usados para cebar avispas del género *Vespula* en las diferentes áreas de su distribución mundial, (e.g. carne de caballo, jamón, carne vacuna y de pescado enlatada, carne de canguro, etc.). Mientras que *V. pensylvanica* prefiere cebos a base de atún en vez de carne vacuna (Chang 1988), lo mismo que *V. vulgaris* en Nueva Zelanda (Spurr 1995), experimentos realizados en Norte América mostraron que ambas especies prefieren carne vacuna (Grant *et al.* 1968, Ross *et al.* 1984, Reid & Mac Donald 1986 y Akre 1991). Además, los cebos muy molidos mostraron ser poco palatables, porque dificultan su recolección por parte de las avispas (Ross *et al.* 1984, Reid & Mac Donald 1986, Spurr 1991 a).

También se ensayaron diversos insecticidas para el control de las avispas del género *Vespula* (mirex, diazinon, hydrametilnona, fenoxycarb, sulfuramidas, fipronil, etc.), obteniéndose buenos resultados, pero en general estos productos no están libres de riesgos ambientales (Grant *et al.* 1968, Wagner & Reiersen 1969, Ennik 1973, Perrot 1975, Chang 1988, Spurr 1991 a, b, 1993; Beggs *et al.* 1998, Harris & Etheridge 2001, ver Tabla 1). Otra desventaja del uso de cebos tóxicos es que a pesar de que el veneno puede eliminar la mayoría de las colonias en el área tratada, esta misma área es re-invasada por obreras de áreas adyacentes no envenenadas. Por lo tanto la biomasa de avispas es reducida en un porcentaje menor al deseado (Beggs *et al.* 1998).

Se ha dedicado gran esfuerzo al control de chaquetas amarillas mediante el uso de cebos tóxicos. La mayoría de los estudios previos se han realizado en áreas relativamente pequeñas (1.5 - 3 ha) o empleando productos altamente tóxicos. Además, el éxito del tratamiento sólo fue medido a través del monitoreo de colonias

individuales, sin tener en cuenta el fenómeno de la re-invasión del área tratada por avispas de áreas adyacentes (Grant *et al.* 1968, Wagner & Reiersen 1969, Ennik 1973, Chang 1988, Spurr 1991a, b, 1993).

En el ámbito de la región patagónica la demanda pública de soluciones a los problemas relacionados con la avispa chaqueta amarilla ha crecido desde principios de 1990. Es por eso que uno de mis objetivos fue realizar ensayos de atractividad de carne vacuna picada liofilizada. En el proceso de liofilización, primero se congela el material, y luego el hielo se elimina por sublimación. Este proceso permite almacenar un producto y transportarlo sin requerimientos particulares (e.g. cadena de frío) y por otro lado conserva intactas sus características (e.g. olor y textura) y es fácilmente re-hidratable. Si un cebo tóxico liofilizado y re-hidratado mantiene la misma atractividad que el mismo cebo fresco, entonces este proceso de conservación es potencialmente útil para lograr un cebo tóxico fácil de conservar y transportar y por ende de ser utilizado con facilidad por pobladores de toda la región.

Los objetivos de este capítulo son:

1. Investigar el potencial de distintos cebos y venenos para controlar la abundancia de avispas.
2. Investigar el potencial del proceso de liofilización como método de conservación de cebos tóxicos.
3. Ensayar distintas dosis del veneno seleccionado para encontrar la dosis mínima efectiva.
4. Aplicar en condiciones a campo (escala de hectáreas) el cebo y veneno más eficientes para reducir las poblaciones de avispas.
5. Aportar datos de abundancia de *Vespula germanica*, desconocidos hasta el momento para el NO de la Patagonia.

Tabla 1. Uso de cebos tóxicos para el control de la abundancia de avispas del género *Vespula*. Los signos de interrogación en “¿cebadas?” significan que los trabajos de referencia no especifican si usaron cebos o no junto con las trampas.

Pais	Especies de <i>Vespula</i>	Cebo	Insecticida	Densidad de estaciones	Medida de abundancia	% de reducción de la abundancia	Referencia
EEUU, California	<i>V. pensylvanica</i>	Comida para gato aromatizada con pescado	1% chlordane	0.6-0.8/ha	Trampas cebadas	70-80 %	Grant <i>et al.</i> (1968)
EEUU, California	<i>V. pensylvanica</i>	Comida para gato aromatizada con pescado	0.5-1 % mirex	0.5-2/ha	Trampas (¿cebadas?)	85-99 %	Wagner & Reierson (1969)
EEUU, California	<i>V. pensylvanica</i> <i>V. vulgaris</i>	Atún para gatos	0.5 % diazinon microencap. 0.75 % rabon	0.6-10/ha	Trampas (¿cebadas?)	75-93 %	Ennik (1973)
Nueva Zelanda	<i>V. germanica</i>	Pescado enlatado	0.5-1 % mirex	10-15 estaciones en total	Trampas cebadas	Reducción significativa	Perrot (1975)
EEUU, Hawai	<i>V. pensylvanica</i>	Atún para gatos	0.5 % diazinon microencap.	0.2/ha	Trampas (¿cebadas?)	94 %	Chang (1988)
Nueva Zelanda	<i>V. vulgaris</i>	Sardinias enlatadas para gato	1 % hydramethylnona	hasta 40/ha	cebo tráfico aéreo	95 % 75 %	Spurr (1991a)
Nueva Zelanda	<i>V. vulgaris</i>	Sardinias enlatadas para gato	0.5-1% monofluoroacetato (1080)	hasta 40/ha	cebo tráfico aéreo	70-95 % 78-89 %	Spurr (1991b)
Nueva Zelanda	<i>V. vulgaris</i>	Sardinias enlatadas para gato	0.25-1 % sulfuramida	Hasta 40/ha Áreas de 1.5-3 ha	cebo tráfico aéreo	70-99 % 70-84 %	Spurr (1993)
Nueva Zelanda	<i>V. vulgaris</i>	Sardinias enlatadas para gato	1080 finitron (sulfuramida)	7.8/ha (dos áreas de 30 has)	Trampas malaise Densidad de nidos	56.4-68.9 % 77-100 %	Beggs <i>et al.</i> (1998)
Australia	<i>V. germanica</i>	Carne picada de canguro	0.5-1 % hydramethylnona 0.25-0.5 diazinon microencapsulado	2-3/ha 4 áreas entre 5-9 has	cebo tráfico aéreo	71-96% 75-83%	Klitt & Hopkins (1996)
Nueva Zelanda	<i>V. vulgaris</i>	Sardinias enlatadas para gato	0.1% fipronil	2.2-5/ha 2 áreas de 150 ha.	Trampas Malaise Densidad de nidos	Más de 70% 99.7%	Harris & Etheridge (2001)

MÉTODOS

Area de estudio

Todos los ensayos se realizaron en los alrededores de la ciudad de San Carlos de Bariloche (41° S 71' W). Los experimentos de cebos y venenos se realizaron en áreas de matorral, dominadas por "ñire" (*Nothofagus antartica*) en su forma de crecimiento arbustiva. En esos sitios la proporción de suelo desnudo fue de aproximadamente 50%. Por otro lado, los experimentos de reducción de la abundancia de avispas a una escala de hectáreas se realizaron en las cercanías de Colonia Suiza (25 km al oeste de la ciudad de San Carlos de Bariloche). Los sitios se ubicaron en bosque mixto de coihue (*Nothofagus dombeyii*) y ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) alterados por diversas actividades humanas, especialmente ganadería y producción de frutas.

1. Cebos

Se probó la atractividad de 7 cebos diferentes en un ensayo de presentación simultánea. Los cebos probados fueron:

- A) hidratos de carbono en solución + harina de carne y hueso.
- B) hidratos de carbono en solución + harina de carne y hueso + ácido oleico.
- C) harina de carne y hueso + ácido oleico.
- D) harina de carne y hueso + gelificante celulósico.
- E) esencia de jamón + gelificante celulósico.
- F) carne vacuna picada liofilizada
- G) carne vacuna picada fresca

Los cebos A - E son utilizados comúnmente en el formulado de cebos tóxicos para controlar plagas peridomésticas, por lo tanto, son potencialmente útiles para componer un cebo tóxico contra *Vespula germanica*. Estos cebos fueron provistos por Chemotecnica S. A., mientras que la carne picada se liofilizó en porciones de unos 50 g en el laboratorio de liofilización de INVAP S.E. en Bariloche.

Los ensayos se realizaron durante los meses de febrero y marzo en horarios de alta actividad de avispas (aproximadamente entre las 10 y 17 hs). Cada ensayo

consistió en la presentación simultánea de los 7 cebos en platos colocados en el suelo separados por unos 3 m entre sí (Foto 1). A los 10 minutos de colocados se contó el número de avispas que removían el cebo de cada plato. El conteo se repitió a los 60 minutos. Este ensayo se repitió 10 veces en sitios separados por 1 km como mínimo. Dado que las obreras vuelan en promedio dentro de un radio aproximado de 200 m de la colonia en busca de alimento (Edwards 1980) esa distancia garantiza la independencia de los datos. Las diferencias entre los cebos y el efecto del tiempo sobre la atractividad se analizaron mediante un ANOVA de medidas repetidas (factor entre grupos: cebo y medida repetida: tiempo). Los datos se transformaron ($X' = \sqrt{X + 1}$) para cumplir con los supuestos del ANOVA.

2. Venenos insecticidas

En este trabajo se ensayaron dos insecticidas de bajo impacto ambiental (menos tóxicos para vertebrados que los usados comúnmente para disminuir la abundancia de avispas): permetrina y fipronil. La permetrina es un insecticida piretroide sintético que deriva de la combinación de seis ésteres insecticidas (piretrinas, cinerinas y jasmolinas) los que son extraídos de flores de crisantemo desecadas. Se utiliza en insecticidas agrícolas y domésticos y se ha demostrado que es efectivo contra insectos. Por otro lado este insecticida es considerado de baja toxicidad oral para la mayoría de las especies de mamíferos debido a la rápida hidrólisis de las uniones ésteres en el tracto digestivo. La permetrina es un neurotóxico y su mecanismo de acción es similar al de los organoclorados, como el DDT, produciendo una interferencia con los canales de sodio en los axones. La DL50 oral del isómero cis es de 470 mg/kg para ratas (hembra) y de 2000 mg/kg para conejos (World Health Organization 1990).

Por otro lado, el fipronil es miembro de una familia de insecticidas llamada Fenilpirazoles. Utilizado a bajas dosis, es altamente efectivo contra una amplia gama de insectos plaga y ha sido propuesto para controlar la abundancia de avispas del género *Vespula*. El fipronil es un potente bloqueador del paso de iones clorados a través de los canales clorados regulados por GABA (ácido gama amino butírico) y que interfieren en el sistema nervioso central. Este insecticida es mucho más efectivo en insectos (DL50 mosca doméstica 0.13 mg/kg) que en mamíferos (DL50 ratón 41 mg/kg) (Hainzl & Casida 1996). Los ensayos de control de la abundancia

de *Vespula vulgaris* realizados en Nueva Zelanda mostraron que el fipronil es de acción rápida y usado en concentraciones muy bajas puede eliminar hasta un 90 % de las colonias presentes en un área. Además demostró ser eficiente aún con abundancias bajas de avispas (Harris & Etheridge 2001), esto implica que es suficiente que solo pocas obreras lleven cebo tóxico al nido para eliminar la colonia.

Los cebos con permetrina cis 10 % se prepararon con carne picada fresca, mientras que los cebos con fipronil 0.1% fueron cebos liofilizados y rehidratados de carne picada fresca con el veneno incorporado (cebo liofilizado por INVAP S.E. Bariloche). Este diseño se debió a falta de posibilidad (principalmente tiempo) de ensayar todas las combinaciones posibles de cebos y venenos y al especial interés de mi parte de ensayar la efectividad de los cebos preparados en base a carne vacuna y fipronil liofilizados. A pesar de no ser el mas adecuado, este diseño puede justificarse en parte por los resultados del punto anterior (la carne liofilizada fue tan atractiva como la carne fresca) y sabiendo que los productos químicos y biológicos (e.g. antibióticos) no son alterados en absoluto por el proceso de liofilización). Por lo tanto, creí posible comparar los dos venenos de esta forma.

Los ensayos se realizaron durante los meses de febrero y marzo en horarios de alta actividad de avispas (aproximadamente entre las 10 y 17 hs). Cada insecticida fue probado independientemente en sitios separados por al 1 km entre sí. En cada ensayo (7 por insecticida) se colocaron en el suelo 5 platos plásticos en un cuadro de unos 20 x 20 m (Foto 1). En cada plato se colocaron 30 g de carne vacuna picada sin veneno (pre-cebado y control de la abundancia local de avispas) y se midió el número de avispas removiendo cebo en cada plato a los 10 minutos (0' de aquí en más) luego de colocados. Luego, el cebo no tóxico fue reemplazado por cebo con insecticida y se midió el número de avispas removiendo cebo en cada plato a los 10 y a los 60 minutos. A las 24 hs de colocado el cebo tóxico se colocó en los mismos sitios cebo no tóxico y se realizó una única medición del número de avispas forrajeando sobre los cebos a los 60 minutos. Además se realizaron 7 repeticiones del control: mismo protocolo usando siempre carne picada sin veneno. Los resultados se analizaron con un ANOVA de medidas repetidas (factor entre grupos: veneno y factor de medida repetida: tiempo), los datos se transformaron ($X' = \text{raíz}(X + 1)$) para cumplir con los supuestos del ANOVA.



Foto1. Avispas forrajeando sobre carne picada fresca en un ensayo de atractividad de cebos.

3. Dosis de fipronil

Como el fipronil demostró ser el insecticida con mayor potencial para controlar la abundancia de avispas se ensayaron dos dosis diferentes a fin de elegir la dosis efectiva menor. Los ensayos se realizaron durante los meses de febrero y marzo en horarios de alta actividad de avispas (aproximadamente entre las 10 y 17 hs). Se seleccionaron 30 sitios en áreas suburbanas, separados por 1 km como mínimo. En cada sitio se colocaron 5 platos plásticos en las esquinas y centro de un área cuadrada de 400 m² aproximadamente. Se prepararon cebos tóxicos mezclando carne vacuna picada con fipronil 0.05% y 0.1% y como control se usó carne picada sin tóxico. Para cada tratamiento se repitió 10 veces el siguiente protocolo: a los 15 y a los 60 minutos de colocados los cebos (30 g aproximadamente por plato) se midió el número de avispas removiendo cebo por plato.

También se determinó el número de visitas y el tiempo total de forrajeo de las avispas en cebos preparados con fipronil 0.05%, fipronil 0.1% y cebos controles. El número de visitas es el número de veces que una misma avispa se posó sobre el cebo, removió una porción del mismo y luego se alejó con la carga. El tiempo total es el tiempo transcurrido desde que una avispa visitó por primera vez un cebo hasta la última visita, siendo ésta la visita luego de la cual la avispa no regresó al cebo pasados diez minutos. Cada ensayo consistió en la colocación de un plato por sitio

con 30 g de cebo aproximadamente (cinco réplicas por tratamiento). Cada vez, se marcó una avispa removiendo cebo con corrector líquido blanco "liquid paper" a fin de identificarla posteriormente y se registró para cada una el número de visitas realizadas a cada plato y la duración total de las mismas. Los resultados se analizaron con un ANOVA de una vía (factor entre grupos: dosis). Los datos se transformaron ($X' = \text{raíz}(X + 1)$) para cumplir con los supuestos del ANOVA.

4. Ensayos a campo

El propósito de estos ensayos fue evaluar la eficiencia del cebo tóxico seleccionado anteriormente para controlar la abundancia de avispas a una escala de hectáreas. Para ello se seleccionaron 4 áreas de 6 ha cada una, separadas por 1 km como mínimo, en dos de los sitios se colocaron cebos tóxicos (sitios tratamiento) y los otros dos se usaron como controles. Los ensayos se desarrollaron entre mediados de enero y mediados de abril, abarcando casi la totalidad de la temporada de avispas.

Diseño de las estaciones de alimentación para la colocación de cebos tóxicos

Antes de colocar los cebos tóxicos se probó la eficiencia de dos estaciones de alimentación diferentes: 1) botellas plásticas de 500 ml cortadas a manera de cilindro y 2) fondos de botellas de 500 ml a modo de plato hondo. Una estación de alimentación debe garantizar el fácil acceso de las avispas al cebo pero por otro lado impedir el acceso de especies no blanco. En este caso las botellas usadas como cilindros impiden el acceso al cebo tóxico por parte de aves (e.g. aves rapaces) y al ser colgadas minimizan el acceso de hormigas. Pero por otro lado, los fondos de botellas usados como platos podrían ser más accesibles para las avispas. Como cebo se utilizó carne vacuna picada y se colocaron en una grilla de 35 x 50 m alternadamente los dos tipos de estaciones (50 de cada tipo) en los dos sitios a tratar con cebos tóxicos. Luego de una hora de colocada la carne se contó el número de avispas en cada estación.

Como las diferencias en el número de avispas por tipo recipiente no fueron significativas (botellas: 0.5 ± 0.7 avispas y platos: 0.3 ± 0.5 avispas, Mann-Whitney $Z = 1.28$, $p = 0.20$) se usaron los cilindros para el ensayo de cebos tóxicos. Además

se encontró que los cilindros mantienen la humedad y por lo tanto la atraktividad del cebo por un tiempo más prolongado que los platos.

Colocación de cebos tóxicos en el campo

Se realizó una sola colocación de cebos tóxicos simultáneamente en los dos sitios tratamiento y se realizó el 20 de febrero 2000, por la mañana. El día anterior a la colocación de los cebos tóxicos se distribuyeron 20 estaciones de alimentación con carne picada sin insecticida en cada sitio "tratamiento" para determinar si las avispas eran atraídas por el mismo. Estos datos no se analizaron y simplemente sirvieron para confirmar que el cebo seleccionado sería aceptado durante los ensayos de control de la abundancia de avispas.

Las estaciones de alimentación (botellas plásticas de 500 ml cortadas a manera de cilindro) se colocaron en una grilla de 25 x 30 m que cubrió las 6 ha de cada sitio tratamiento (13.3 estaciones / ha) en árboles y postes entre 1 y 1.5 m sobre el nivel del suelo. Los cebos tóxicos se prepararon con fipronil 0.1% mezclado con carne vacuna picada (2 ml de suspensión concentrada 2 ml/l por cada 400 g de carne picada). En cada sitio tratamiento se colocó un total de 3.8 kg de cebo tóxico (50 g por estación aproximadamente).

Monitoreo de la abundancia de avispas antes y después de la colocación de cebos tóxicos

La abundancia de avispas se midió antes y después de la colocación de los cebos tóxicos usando tres técnicas: 1) tráfico aéreo de los nidos, 2) trampas Malaise 3) el número de obreras forrajeando en cebos no tóxicos. Las mismas se detallan a continuación.

1) Tráfico aéreo de los nidos: en toda la extensión de cada uno de los sitios se buscaron nidos de avispa. La mayoría de los nidos fueron detectados entre fines de enero y principios de febrero. Se calculó la densidad de nidos por hectárea y para cada nido se registró semanalmente el tráfico aéreo, desde que fue encontrado hasta fin de abril. El tráfico aéreo se mide como el número de avispas que entran o salen del nido en un minuto. Esta medida se correlaciona con el tamaño de la colonia (Malham *et al.* 1991). Además, cuando se combina con la densidad de nidos

por hectárea, da una estimación del número de obreras por hectárea residentes en esa área. Para los nidos localizados en los sitios tratamiento se calculó el porcentaje de reducción en el tráfico aéreo de la siguiente manera:

$$\text{Reducción porcentual} = [(\text{tráfico aéreo pre-exclusión} - \text{tráfico aéreo post-tratamiento}) / \text{tráfico aéreo pre-exclusión}] \times 100$$

El tráfico aéreo pre-exclusión fue medido tres días antes de la colocación de los cebos tóxicos, mientras que la primera medición del tráfico aéreo post-tratamiento se realizó un día después de la colocación de los cebos tóxicos.

2) Trampas Malaise: en cada uno de los cuatro sitios seleccionados se colocaron 2 trampas Malaise para estimar la abundancia de avispas (obreras residentes y no residentes, reinas y zánganos). Las trampas se colocaron a nivel del suelo, en el centro de cada área, separadas por 100 m entre sí. Para evitar efectos de variación local, se seleccionaron los micrositos para la ubicación de las trampas. Estos micrositos se caracterizaron por estar asoleados la mayor parte del día y reparados del viento. Cada semana, desde el inicio de los muestreos, se realizaron capturas de tres días de duración. Para cada sitio se calculó el número acumulado de avispas capturadas por trampa en cuatro meses (enero-abril). La acumulación porcentual por trampa a partir de la colocación de cebos tóxicos y hasta fin de abril, se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Acumulación porcentual (\% A)} = |(\text{n}^\circ \text{acumulado de avispas antes del tratamiento} - \text{N}^\circ \text{acumulado de avispas al final de abril}) / \text{n}^\circ \text{acumulado de avispas antes del tratamiento}| \times 100$$

La reducción porcentual en el número de avispas entre los tratamientos y controles se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Reducción porcentual} = [(\% \text{ A controles} - \% \text{ A tratamientos}) / \% \text{ A controles}] \times 100$$

3) Número de obreras forrajeando en cebos no tóxicos: esta medida de abundancia se utilizó para estimar la abundancia de obreras residentes y no

residentes forrajeando en los diferentes sitios. En cada sitio se colocaron 6 estaciones de alimentación (botellas plásticas de 500 ml cortadas a manera de cilindro) separadas por 30 m entre sí, a intervalos de 10 días. Las estaciones se cebaron con carne picada y después de transcurrida 1 hora se contaron las avispas forrajeando en cada estación.

Los dos primeros muestreos con cebos no tóxicos se realizaron sólo en los sitios tratamiento, el primero tres días antes de la colocación de cebos tóxicos y el segundo un día después. Los 5 muestreos restantes se realizaron en todos los sitios. Para los dos primeros muestreos la reducción porcentual en el número de avispas forrajeando sobre los cebos se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Reducción porcentual} = [(- \text{n}^\circ \text{ de avispas en cebos después del tratamiento}) / \text{n}^\circ \text{ de avispas en cebos antes del tratamiento}] \times 100$$

Para los 5 muestreos restantes la diferencia en el número de avispas forrajeando sobre cebos en los sitios tratamiento y control se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Reducción porcentual} = [(\text{n}^\circ \text{ de avispas por cebo en los controles} - \text{n}^\circ \text{ de avispas por cebo en los tratamientos}) / \text{n}^\circ \text{ de avispas por cebo en los controles}] \times 100$$

Análisis de los datos

Las diferencias en las capturas de las trampas Malaise y las diferencias en el tráfico aéreo de los nidos en los sitios control y tratamiento se analizaron con un ANOVA de medidas repetidas (factor entre grupos: exclusión de avispas y factor de medidas repetidas: tiempo (semanas). Dado que la unidad experimental en este ensayo es cada sitio, para los análisis y figuras se usó el promedio del tráfico aéreo de los nidos y el promedio de las capturas de las trampas Malaise de cada sitio tratamiento y control ($n = 2$). Para cumplir con los supuestos del ANOVA los datos de capturas en trampas Malaise y tráfico aéreo se transformaron ($x' = \text{raíz}(x + 1)$). Siempre que no se indique otra cosa, en el texto y las figuras, se muestran las medias \pm un error estándar.

RESULTADOS

1. Cebos

No se observaron avispas en los cebos B, C, D y E, por lo que fueron descartados para el análisis de resultados. Para los cebos restantes (hidratos de carbono en solución + harina de carne y hueso (cebo A), carne liofilizada rehidratada y carne fresca) se encontró que los mismos difieren en atractividad ($F_{(2,6)} = 12.27$, $p < 0.001$), siendo el cebo A menos atractivo que la carne liofilizada y la fresca (Fisher LSD $p = 0.02$ y $p < 0.001$ respectivamente). Por otro lado, la carne liofilizada y la carne fresca mostraron similar atractividad (Fisher LSD, $p = 0.12$). El efecto del tiempo fue significativo ($F_{(1,33)} = 12.27$, $p < 0.001$) y también la interacción con el tipo de cebo ($F_{(1,33)} = 8.6$, $p < 0.001$). Mientras que el cebo A demostró ser igualmente atractivo a los 10 y a los 60 minutos, el número de avispas por plato de carne liofilizada y fresca fue mayor a los 60 minutos (Fig. 1).

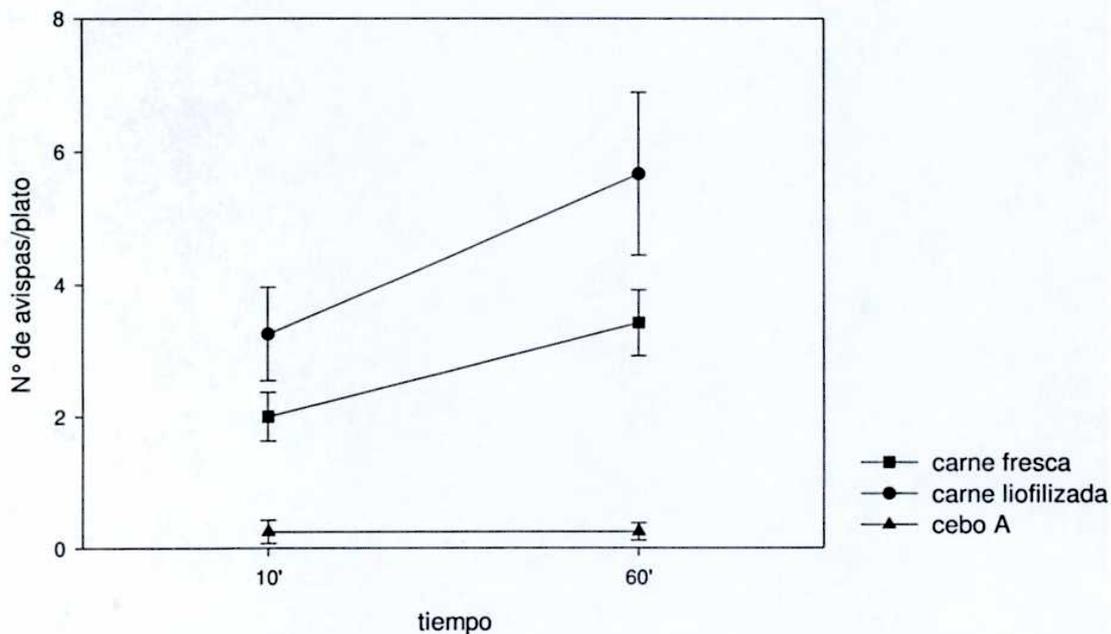


Figura 1. Número promedio de avispas forrajeando en distintos tipos de cebos a lo largo del tiempo. El cebo A corresponde a hidratos de carbono en solución + harina de carne y hueso. Se muestran las medias de los datos sin transformar, las barras indican el error estándar de cada media.

2. Venenos

El efecto del tratamiento (veneno) sobre el número de avispas por cebo fue significativo ($F_{(2,17)} = 4.6$, $p = 0.02$). También lo fue el efecto del tiempo ($F_{(2,54)} = 32.57$, $p < 0.001$) y la interacción entre ambos factores ($F_{(4,54)} = 27.6$, $p < 0.001$) (Fig. 2). A los 0, 10 y 60 minutos no se registraron diferencias en el número de avispas por cebos en los sitios tratados con fipronil, permetrina y controles (Fisher LSD $p < 0.05$), pero que a las 24 hs el número de avispas forrajeando en cebos no tóxicos en los sitios tratados con fipronil fue significativamente menor que en los sitios tratados con permetrina y controles. Por otro lado, el número de avispas por cebo en los sitios tratados con permetrina fue significativamente menor que en los sitios controles (Fisher LSD, $p < 0.05$). A pesar de esto, en los sitios tratados con permetrina el número de avispas por cebo a las 24 hs no se redujo con respecto al número de avispas medido inicialmente (0 minutos) sino que aumentó en un 70% (11.6 ± 1.8 y 19.8 ± 6.2 respectivamente).

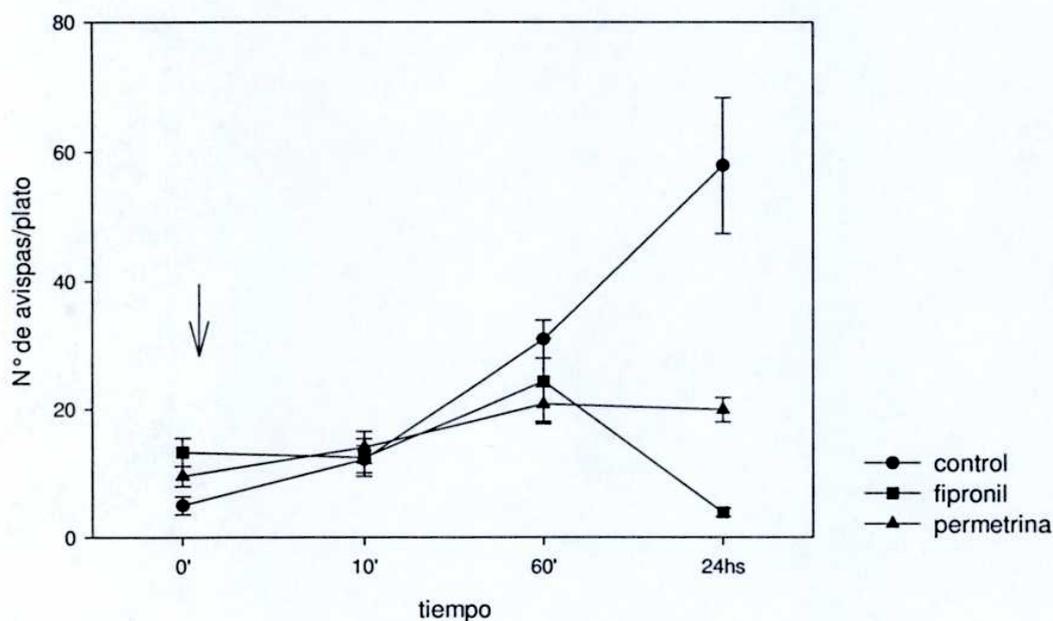


Figura 2. Efecto de dos venenos sobre el nº de avispas por cebo. La flecha indica el momento en que se colocaron los cebos tóxicos. Se muestran las medias de los datos sin transformar, las barras indican el error estándar de cada media.

En cambio en los sitios tratados con fipronil el número de avispas por cebo a las 24 horas se redujo en un 77% con respecto a la medición hecha a los 0 minutos (11.3 ± 1.8 y 3.8 ± 6.7 respectivamente). En los sitios control el número de avispas por cebos a las 24 hs. aumentó mas de 10 veces con respecto al número de avispas por cebo a los 0 minutos (5.0 ± 1.8 y 57.8 ± 6.2 respectivamente). Dado que la abundancia inicial (a los 0 minutos) de avispas fue similar en todos los sitios es válido calcular la reducción en el número de avispas en los sitios tratados con permetrina y fipronil a las 24 hs con respecto al control. A las 24 hs el número de avispas en los sitios tratados con permetrina fue un 65.75% menor que en los sitios control, mientras que la reducción en los sitios control fue del 93.4%.

3. Dosis de fipronil

A los 15 minutos de colocados los cebos, el número de avispas forrajeando en los dos cebos tóxicos y el control fue similar, pero luego de 60 minutos el número de avispas forrajeando en los cebos con fipronil 0.1% fue significativamente menor que el número de avispas en los cebos control y fipronil 0.05% ($F_{\text{dosis}} (2,147) = 2.72$, $p = 0.07$, $F_{\text{tiempo}} (1,147) = 6.28$, $p = 0.01$, y $F_{\text{interacción}} (2,147) = 4.61$, $p = 0.01$, comparaciones a posteriori Fisher LSD, $\alpha = 0.05$, Fig. 3). Por otro lado, mientras que el número de avispas forrajeando en los cebos con fipronil 0.1% fue similar a los 15 y 60 minutos, el número de avispas en los cebos con fipronil 0.05% y control fue significativamente mayor a los 60 minutos (Fisher LSD, $\alpha = 0.05$).

Por otro lado no se encontraron diferencias en el número de visitas por avispas a cada tipo de cebo ($F_{(2,15)} = 1.59$, $p = 0.24$, Fig. 4A). Pero las avispas forrajearon por mas tiempo en los cebos con fipronil 0.05% y los controles que en los cebos con fipronil 0.1% ($F_{(2,15)} = 4.85$, $p = 0.03$, Fig. 4B).

4. Ensayos a campo

La densidad de nidos por hectárea pre-exclusión fue 3 ± 1 en los sitios control ($n = 2$) y 3.8 ± 0.8 en los sitios tratamiento ($n = 2$). El tratamiento con cebos tóxicos tuvo un efecto significativo en el tráfico aéreo de los nidos ($F_{(1,2)} = 26.4$, $p = 0.03$, Fig. 5), también fueron significativos el efecto del tiempo sobre el tráfico aéreo (F

(13,26) = 8.8, $p < 0.001$) y la interacción entre ambos factores ($F_{(13,26)} = 14.8$, $p < 0.001$).

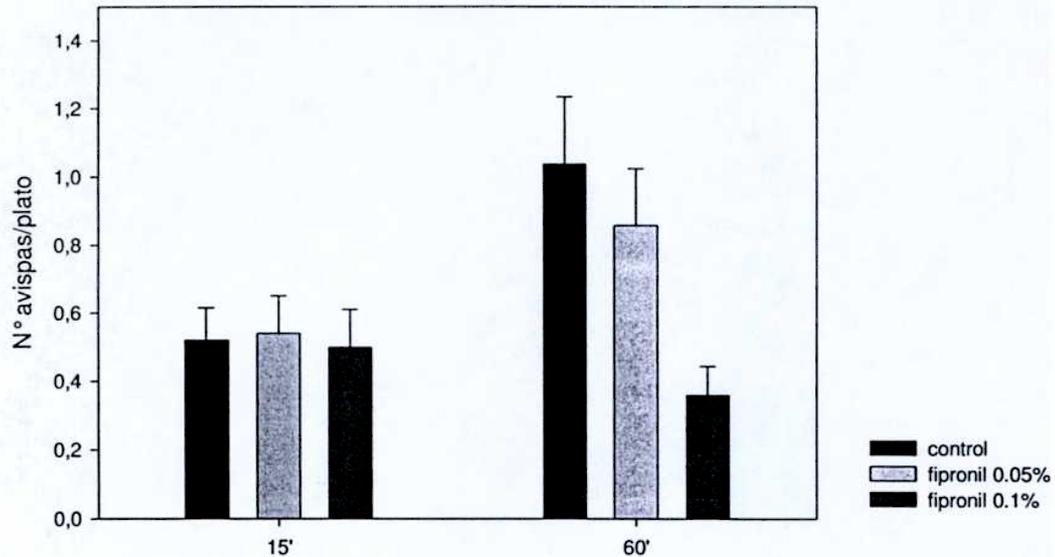


Figura 3. Número promedio de avispas removiendo cebo con distintas dosis de fipronil y cebo sin insecticida (controles) en una hora. Las barras corresponden al error estándar de la media.

Tres días antes del envenenamiento, el tráfico aéreo promedio de los nidos en sitios tratamiento y control era similar: 47.5 ± 3.6 ($n = 2$) versus 42.3 ± 7.4 ($n = 2$). Pero un día después de colocados los cebos tóxicos el tráfico aéreo en los nidos ubicados en los sitios tratamiento (1.7 ± 1.5 , $n = 2$) se redujo con respecto al de los nidos de los sitios control (49.7 ± 7.1 , $n = 2$).

La reducción del tráfico aéreo en los nidos en los sitios tratamiento alcanzó un 96.4 ± 2.8 % 24 horas después de la colocación de cebos tóxicos. Una semana después la reducción en el tráfico aéreo alcanzó el 99.4 ± 0.7 % y dos semanas más tarde alcanzó el 100%. Ninguno de los nidos se recuperó luego del envenenamiento con fipronil. La acción del veneno fue rápida, seis horas después de la colocación de los cebos tóxicos se encontraron muchas avispas (obreras, reinas y zánganos) muertas a la entrada de los nidos. Las obreras que todavía sobrevivían acarreaban hacia el exterior de los nidos larvas muertas por el veneno.

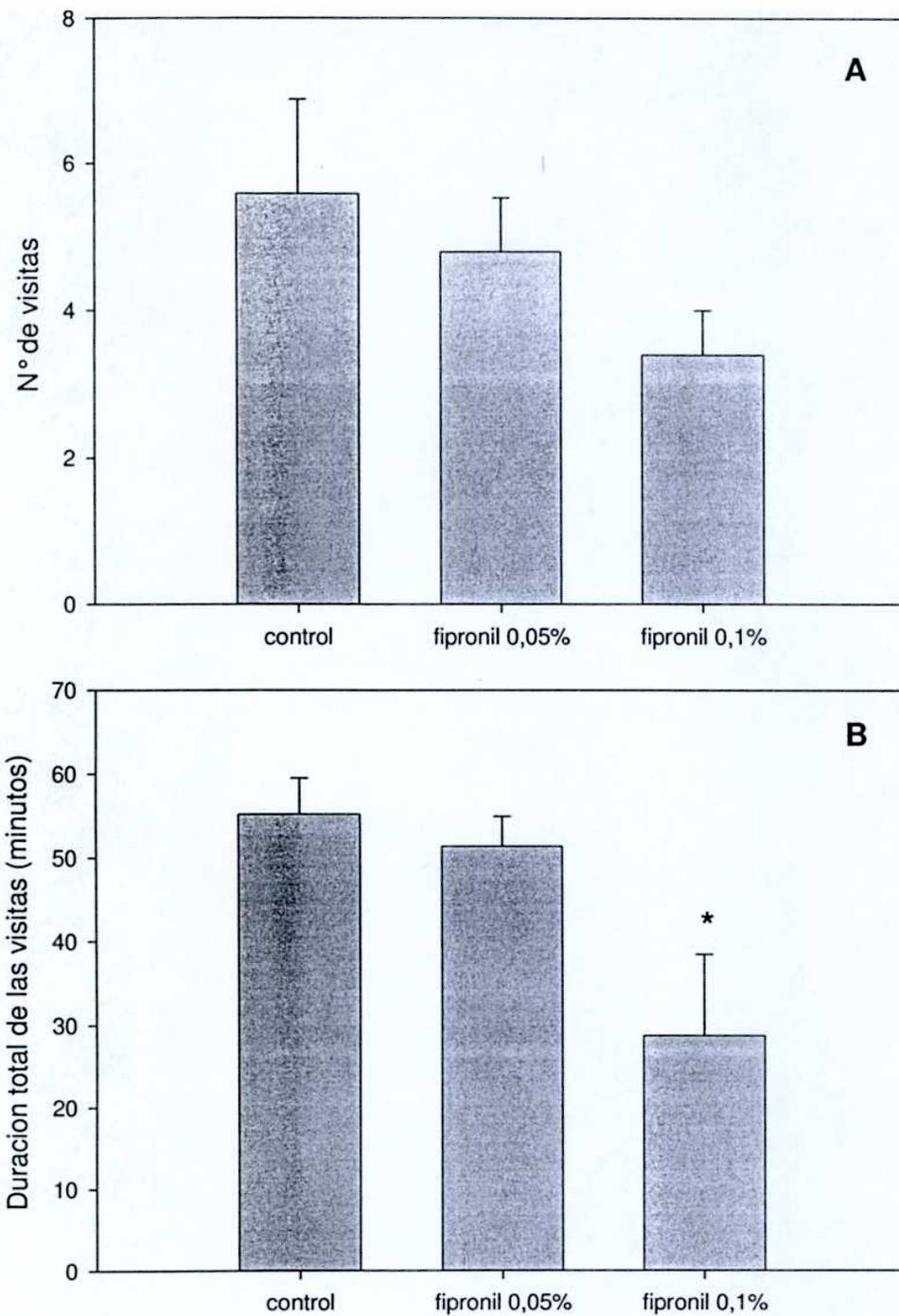


Figura 4. A) Número promedio de visitas de avispas completadas a cebos con distintas dosis de fipronil y cebos control (sin veneno), B) tiempo total promedio de forrajeo en cebos con distintas dosis de fipronil y cebos control (sin veneno). En ambos casos las barras corresponden al error estándar de la media y el asterisco indica diferencias significativas entre tratamientos.

Además, seis horas después de la colocación de cebos tóxicos, no se observaron avispas forrajeando sobre los mismos. En marzo, en el pico de abundancia de avispas, el número promedio de obreras por hectárea fue de 5438.9 ± 715.8 en los sitios control, mientras que en los sitios tratamiento el promedio fue de 0 avispas por hectárea (Fig. 6).

El número de avispas capturadas en trampas Malaise en los sitios tratamiento fue menor que el número de avispas capturadas en los controles ($F_{(1,2)} = 45.3$, $p = 0.02$, Fig. 7). También variaron las capturas con el tiempo ($F_{(13,26)} = 8.7$, $p < 0.001$) pero esa variación fue diferente entre los sitios tratamiento y control ($F_{(13,26)} = 2.7$, $p = 0.009$).

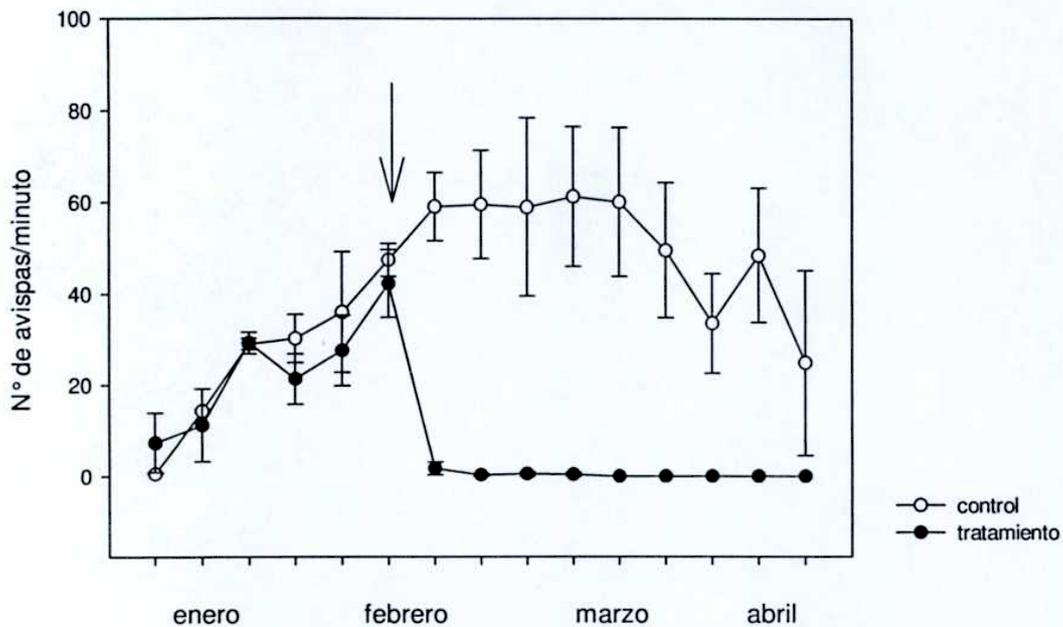


Figura 5. Variación del tráfico aéreo en nidos ubicados en sitios control y tratamiento (exclusión de avispas) desde el principio al fin de la temporada de vuelo de avispas. La flecha indica el momento en que se colocaron los cebos tóxicos. Las barras corresponden al error estándar de la media ($n = 2$).

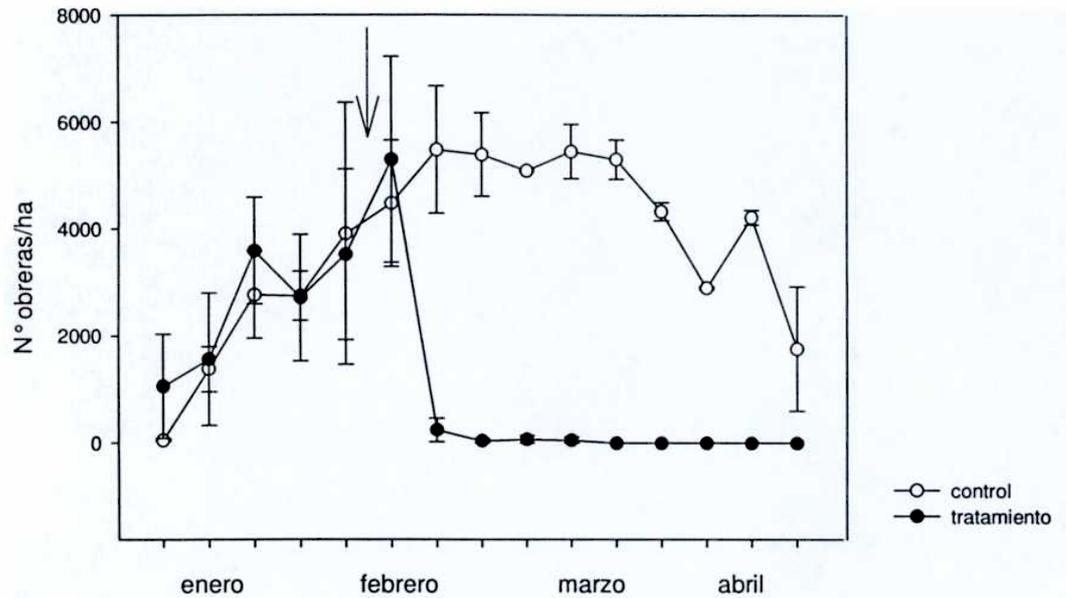


Figura 6. Variación en el número de obreras por hectárea en sitios control y tratamiento (exclusión de avispas) a lo largo de la temporada de vuelo de avispas. El promedio está calculado a partir del tráfico aéreo de todos los nidos de cada sitio y de la densidad de nidos de cada sitio. La flecha indica el momento en que se colocaron los cebos tóxicos y las barras corresponden al error estándar de la media (n = 2).

Luego de la colocación de cebos tóxicos y hasta fin de abril, las trampas Malaise en los sitios control capturaron en promedio 130 ± 1 % más avispas que en los sitios tratamiento. La acumulación en los sitios tratamiento fue de 24.6 ± 3.9 %. La reducción en el número de avispas capturadas en los sitios tratamiento alcanzó un 81.1 % (Fig. 8).

Finalmente, la abundancia de avispas también disminuyó cuando la misma se midió como número de avispas por cebo no tóxico. El número de avispas forrajeando sobre cebos no tóxicos disminuyó en un 99%, tres días después de la colocación de cebos tóxicos (Fig. 9). A pesar de ello, una semana después de aplicado el tratamiento, el número de visitas se incrementó en los sitios tratamiento, por lo que la diferencia disminuyó a 87 %. La diferencia en el número de avispas forrajeando en cebos no tóxicos entre sitios tratamiento y control en los muestreos subsiguientes fue de 50, 96, 99 y 91%. La reducción promedio fue de 87 % y fue consistente con la reducción medida en las capturas de las trampas Malaise.

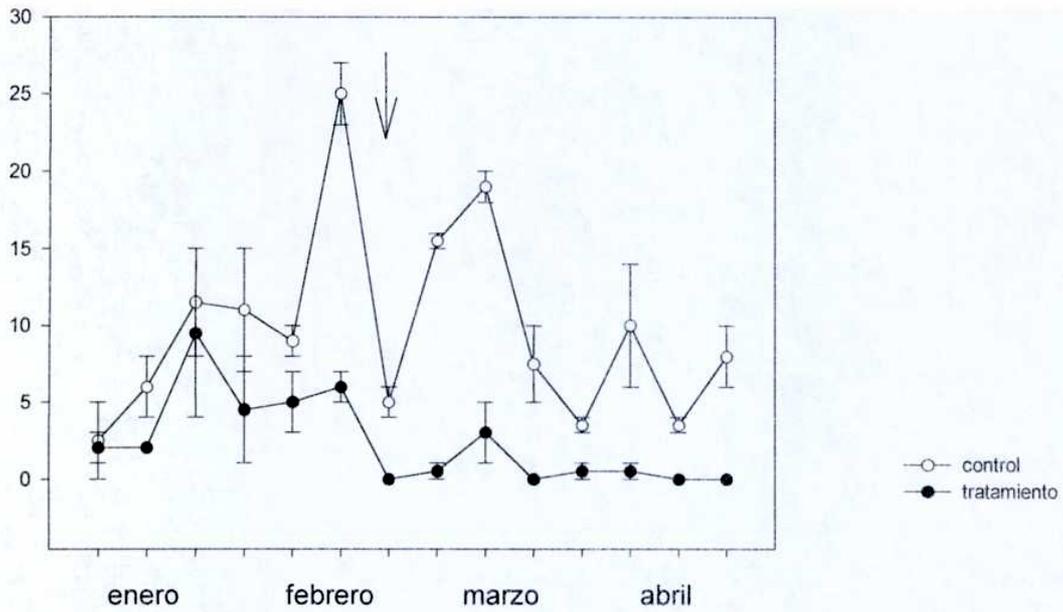


Figura 7. Avispas capturadas en trampas Malaise por semana en sitios control y tratamiento (exclusión de avispas) a lo largo de la temporada de vuelo de avispas. Las barras corresponden al error estándar de la media (n = 2).

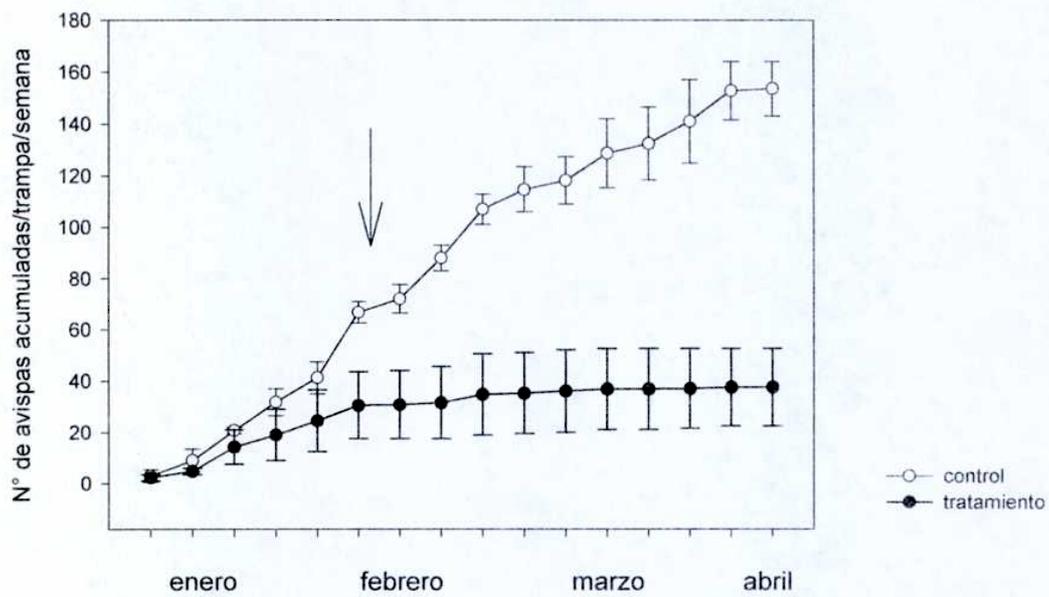


Figura 8. Capturas de avispas en trampas Malaise acumuladas a lo largo de la temporada de vuelo de avispas en sitios control y tratamiento (exclusión de avispas). Las barras corresponden al error estándar de la media.

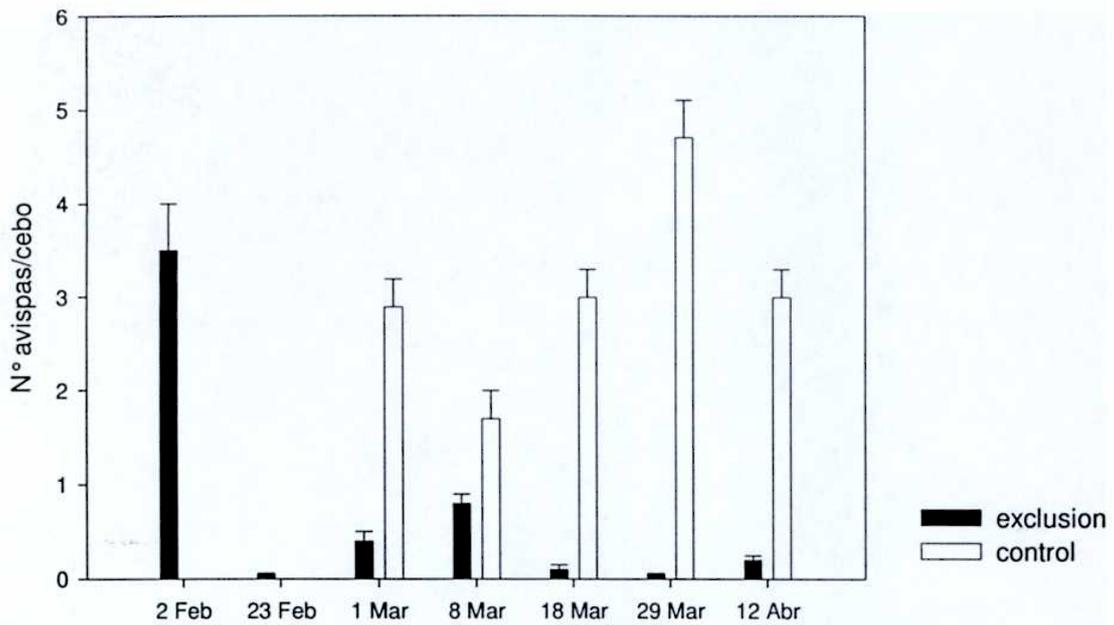


Figura 9. Número de avispas removiendo cebo no tóxico a lo largo de la temporada de vuelo de avispas en sitios control y tratamiento (exclusión de avispas). El 2 y 23 de febrero no se pudieron realizar los ensayos en los sitios control. Las barras corresponden al error estándar de la media.



DISCUSIÓN

Cebos

Dos de los siete cebos probados mostraron ser mucho más atractivos que el resto, sin mostrar diferencias importantes entre sí en cuanto a su atraktividad para las avispas. La carne vacuna picada, ya sea fresca o liofilizada, demostró ser altamente atractiva para las avispas. Estos resultados apoyan la idea que las avispas del género *Vespula* muestran variaciones geográficas en su preferencia por cebos, ya que en otras regiones donde han invadido se las ceba con éxito con carnes de pescado, caballo o canguro (e.g. Spurr 1993 y Kit & Hopkins 1996). Por otro lado, se confirma que los cebos muy molidos son poco palatables para las avispas porque es difícil su recolección. Ninguno de los cebos a base de harinas, cualquiera fuera su origen, fue visitado por las avispas, salvo el cebo A, preparado con hidratos de carbono en solución y harina de carne y hueso, que era de una textura más granulosa. La carne picada ofrece una superficie y textura óptimas para su recolección, ya que con un mínimo esfuerzo las avispas pueden desprender un pequeño trozo para llevar al nido.

El tratamiento de liofilización no afectó la atraktividad y palatabilidad de la carne picada. A partir de este resultado se puede sugerir que la liofilización puede ser una técnica de conservación alternativa al uso de carne fresca o congelada para el desarrollo de un cebo comercial contra *Vespula germanica*. Además, la reducción de la abundancia de avispas a partir de cebos tóxicos preparados con fipronil liofilizados y rehidratados fue importante (70 - 90%), lo que demuestra el potencial que tiene la técnica para el desarrollo de un producto comercial. En Nueva Zelanda también se utilizaron cebos tóxicos liofilizados preparados en base a sardinas y sulfuramida 0.5% liofilizados y rehidratados para controlar la abundancia de *Vespula vulgaris*, obteniéndose buenos resultados (Spurr 1997).

Venenos

De los dos insecticidas probados, el fipronil mostró ser mucho más eficiente en la reducción de avispas que la permetrina. A pesar de que en los sitios tratados con permetrina el número de avispas por cebo fue menor que en los sitios control, la

abundancia de avispas no disminuyó con respecto a la abundancia inicial en los mismos sitios. La única diferencia con los sitios control fue que la abundancia de avispas no aumentó a las 24 horas como sí ocurrió en los sitios no envenenados.

En los sitios tratados con fipronil la abundancia de avispas disminuyó un 70% con respecto a la abundancia inicial en los mismos sitios y un 93% con respecto a los sitios control a las 24 hs. Estos resultados están dentro de lo esperado para un tratamiento exitoso con cebos tóxicos (ver Tabla 1). El fipronil ofrece varias ventajas comparado con otros insecticidas usados para el control de especies de *Vespula* (e.g. sulfuramida). Las avispas que reciben una dosis letal mueren rápidamente, por lo que se requiere una menor cantidad de cebo para reducir las poblaciones de avispas. Por otro lado es efectivo en concentraciones más bajas que otros tóxicos, por lo que se reducen los costos y aumentan los beneficios (Harris & Etheridge 2001).

A pesar de su baja toxicidad y efectividad en bajas concentraciones, se ensayó la potencial efectividad de una dosis de fipronil menor (0.05%) a la usada anteriormente (0.1%) en Nueva Zelanda para controlar la abundancia de *V. vulgaris*. Los resultados obtenidos para el tratamiento con fipronil 0.05% no difieren en cuanto a número de avispas por cebo y duración del total de visitas de los controles respectivos. Mientras que el tratamiento con fipronil 0.1% redujo el número de avispas por cebos y la duración total de visitas de avispas individualizadas con respecto a los controles, el tratamiento con fipronil 0.05% no mostró ninguna diferencia con los mismos. Harris & Etheridge (2001) realizaron ensayos a escala de laboratorio y colonias individuales de *V. vulgaris* con dosis de fipronil 0.001% y 0.01% sin obtener resultados satisfactorios. Los resultados obtenidos, en conjunto, indican que la concentración mínima efectiva de fipronil para controlar la abundancia de avispas sería de 0.1%.

Ensayo a campo

El método utilizado fue muy efectivo para reducir la abundancia de avispas a escala de hectáreas. Un único tratamiento con fipronil 0.1% fue suficiente para disminuir la abundancia de obreras en un 89% (promedio de los distintos métodos usados para estimar la abundancia de avispas) hasta el final de la temporada de avispas. Este resultado es el mismo que el obtenido por Harris & Etheridge (2001),

que usando también fipronil 0.1% y partiendo de una abundancia de obreras comparable a la de este trabajo, obtuvieron una reducción de la abundancia de avispas del 90%. Por otro lado, en el presente trabajo se obtuvo una reducción del 80% de las capturas de avispas con trampas Malaise, un porcentaje mayor que los obtenidos en ensayos similares que utilizaron sulfuramidas como insecticida (56.4 - 68.9%, Beggs *et al.* 1998). Entonces, debido a que el fipronil es efectivo en el control de la abundancia de avispas y es poco tóxico para vertebrados, aparece como una mejor alternativa a las ensayadas con anterioridad (e.g. Grant *et al.* 1968, Wagner & Reiersen 1969, Ennik 1973, Perrot 1975, Chang 1988, Spurr 1991a, b, 1993; Beggs *et al.* 1998). Además, dado que este método es aplicable a escala de hectáreas, tiene el potencial para ser usado como herramienta experimental para explorar el efecto que la avispa podría tener sobre poblaciones nativas de artrópodos en las áreas de invasión.

Es interesante notar que a pesar de que la totalidad de los nidos detectados en las áreas tratamiento fueron eliminados (reducción del 100 % del tráfico aéreo) la reducción en las capturas de las trampas Malaise y la actividad de avispas en cebos no tóxicos, se redujo en un porcentaje algo menor (81 - 87% respectivamente). Esto indica que el área tratada con cebos tóxicos es invadida por obreras de áreas no tratadas. Aunque en promedio las avispas vuelan en un radio de 200 m desde el nido, pueden volar mas lejos cuando existen recursos alimenticios disponibles a mayores distancias, como puede ocurrir luego del uso de cebos tóxicos (Edwards 1980, Spurr 1991 b). Este problema de "re-invasión" puede ser disminuído si se aumenta la superficie del área tratada (Beggs *et al.* 1998).

El nivel de la reducción del tráfico aéreo en los nidos obtenido es el máximo alcanzable. La totalidad de los nidos ubicados dentro de los sitios tratamiento fueron eliminados y no se recuperaron. Con seguridad, la reducción en la densidad de nidos fue aún mayor, ya que el efecto del envenenamiento puede haber trascendido los límites establecidos para los sitios, debido que obreras no residentes pueden haber accedido a los cebos tóxicos. Aunque, con seguridad, la reducción fuera de los límites del área tratada fue menor, debido a que la proporción de veneno/nido disminuye con la distancia (Spurr 1991 a).

Además de la propia efectividad del insecticida aplicado, otros factores pueden haber influído también en el éxito del control de la abundancia de avispas en el presente trabajo. Primeramente, se realizaron ensayos de atractividad de distintos

cebos (carne versus harinas principalmente) y el día anterior a la colocación de los cebos tóxicos se confirmó la atraktividad del cebo seleccionado (carne picada) en las áreas a tratar. La atraktividad de los cebos es muy variable a lo largo del tiempo y en el espacio (Spurr 1991 a, b, Thomas *et al.* 1990) y por eso es fundamental realizar ensayos comparando la atraktividad de diversos cebos. Por otro lado, en este trabajo se usó una densidad de estaciones de alimentación relativamente alta (13 estaciones/ha) debido a que los ensayos se realizaron cuando el número de avispas por estación era menor que cinco. Como regla práctica, Spurr (1996) recomienda no usar cebos tóxicos si el número de avispas/cebo es menor a cinco. A pesar que bajas cantidades de fipronil son necesarias para eliminar un nido, la mayor densidad de estaciones aumenta la probabilidad de que las avispas encuentren los cebos tóxicos.

Es usual que en los tratamientos con cebos tóxicos para controlar la abundancia de avispas se realice una sesión de pre-cebado con cebo no tóxico, para aumentar la atraktividad de los cebos (e.g. Beggs *et al.* 1998). Las avispas chaquetas amarillas, una vez que encuentran una fuente de alimento regresan a la misma hasta agotar el recurso. Además en estos insectos se da el fenómeno de "incremento local" por el cual la presencia de avispas en una fuente de alimento atrae a otras (D'Adamo *et al.* 2000). Es por esto que el pre-cebado se usa para aumentar la atraktividad de los cebos y en consecuencia la efectividad del tratamiento con cebos tóxicos. En el presente trabajo, la estrategia fue aumentar la densidad de estaciones de alimentación en vez de realizar una sesión de pre-cebado.

Es importante destacar que el uso de cebos tóxicos para controlar las poblaciones de *Vespula germanica* es sólo efectivo cuando la abundancia y actividad de avispas comienza a incrementarse con respecto al inicio de la temporada (diciembre y enero). Varios trabajos realizados en Nueva Zelanda sugieren que si el tratamiento con cebos tóxicos se realiza antes de mediados de enero fracasa (Spurr 1991 a, Beggs *et al.* 1998). Esto ocurre porque el número de visitas de avispas a los cebos antes de enero es muy bajo y por lo tanto también es muy baja la cantidad de insecticida que llega a los nidos. En el NO de la Patagonia la presencia de avispas comienza a ser notable, usualmente, a partir de la primera semana de febrero y es recién ahí cuando puede comenzar a evaluarse la posibilidad de aplicar los cebos tóxicos. Se debe recordar que este método requiere

que las avispas obreras lleven el cebo tóxico hasta el nido y por lo tanto es necesario que al menos haya un promedio de una avispa por estación de alimentación luego de una hora de ofrecido el cebo (Harris & Etheridge 2001, Paula Sackmann observaciones personales). Por otro lado, el tratamiento con cebos tóxicos de un año no afecta la abundancia de avispas en el año siguiente. A pesar que en las áreas tratadas la producción de reinas fecundadas es menor que en áreas sin tratar, en la siguiente primavera, reinas de áreas vecinas donde no se aplicó insecticida invaden los sitios donde sí se aplicó (Spurr 1991 b).

En el área de estudio, una vez que se aplicaron los cebos tóxicos en los sitios tratamiento, el número de avispas /trampa Malaise /día nunca superó el 2.7, umbral de daño ecológico estimado para lepidópteros y arañas vulnerables en bosques de *Nothofagus* en Nueva Zelanda (Toft & Rees 1998, Beggs & Rees 1999). Tampoco se superó el umbral de daño ecológico propuesto con anterioridad por Thomas *et al.* (1989) para el mismo tipo de bosque (las densidad no deben exceder los 2 nidos / ha o 1500 avispas / ha). En el caso de los sitios control, las capturas de obreras llegaron hasta valores de 8 avispas/trampa/día y el número de obreras por hectárea alcanzó las 5500. Estos valores de abundancia de avispas, los primeros obtenidos para la región, indican que la abundancia de *Vespula germanica* en Patagonia sería entre 3 y 8 veces menor que en bosques comparables en Nueva Zelanda (e.g. 6000 vs. 18000 obreras/ha en el pico de la temporada, 350 vs. 3000 avispas acumuladas en trampas Malaise a lo largo de la temporada de avispas y 3.4 vs 12 nidos/ha).



**CARACTERIZACIÓN DE UN ENSAMBLE DE ARTRÓPODOS TERRESTRES Y
ANÁLISIS DE LA EFICIENCIA DE LOS MÉTODOS DE MUESTREO**



INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la biodiversidad, dado el impacto de las actividades humanas sobre los sistemas naturales y por su dificultad intrínseca, ha sido en los últimos tiempos un desafío de alcance mundial. En particular, resulta un desafío el conocimiento de grupos como los artrópodos, que han sido menos estudiados que las aves y mamíferos, debido a que tradicionalmente se los ha considerado menos carismáticos y más difíciles para censar e identificar. Sin embargo, los artrópodos están estrechamente involucrados en los procesos de los ecosistemas, son la porción mayoritaria de la diversidad macroscópica total y responden rápidamente a los cambios ambientales (Wilson 1987). A pesar de su importancia, es muy poco lo que se conoce acerca de la diversidad de artrópodos en general (Wilson 1988). La Argentina no escapa a esta situación, ya que en nuestro país el conocimiento de la fauna de artrópodos es muy fragmentario y está restringido a ciertas regiones geográficas (Morrone & Coscarón 1998). En especial, los esfuerzos en el conocimiento de la entomofauna asociada a bosques de fagáceas en particular y regiones patagónicas en general en Argentina han sido escasos (Morrone & Coscarón 1998, Mario Elgueta, MNHN Santiago com. pers.).

Para poder determinar el impacto de las invasiones biológicas sobre los ensambles de especies nativas, un paso imprescindible es conocer la composición de la comunidad de especies del área invadida. En el caso particular de este trabajo, para determinar el impacto de la avispa chaqueta amarilla sobre el ensamble de artrópodos terrestres fue necesario conocer primero la composición de dicho ensamble. Pero, al no contar con un catálogo de referencia de las especies conocidas para el área de estudio, fue necesario no sólo caracterizar el ensamble muestreado sino también, establecer el grado de integridad del muestreo para determinar el alcance y la validez de las conclusiones de este trabajo. La determinación del grado de integridad consiste en estimar qué porcentaje del ensamble fue muestreado y por lo tanto qué representan del total, las muestras obtenidas.

Debido a que la estimación de la diversidad de artrópodos es una tarea extremadamente difícil, es necesario contar con métodos de muestreos rigurosos, prácticos y eficientes. Cuando los muestreos son replicables, los resultados pueden ser comparados con los de otras áreas para describir patrones de variación de la

diversidad (Fisher 1999). En Patagonia se ha avanzado poco en cuanto al desarrollo de métodos de muestreo de artrópodos que permitan su comparación con otros estudios. El presente trabajo pretende analizar la eficiencia del muestreo utilizado para sentar bases que permitan sistematizar y hacer costo-efectivos y comparables los protocolos de muestreo de artrópodos en los bosques del NO de la Patagonia.

Por otro lado, es importante determinar la riqueza de los ensamblajes de forma que se pueda comparar con muestreos desarrollados en otros sitios y con diferentes esfuerzos. En este trabajo utilizaré curvas de acumulación de muestras aleatorizadas y estimadores de riqueza (Colwell & Coddington 1994, Gotelli & Colwell 2001) para describir el ensamblaje en cuanto a número de especies. Estos métodos permiten comparar resultados provenientes de distintos muestreos, ya que llevan los datos a unidades comparables (e.g. número de individuos capturados). Esta metodología permitirá en el futuro comparar la diversidad de artrópodos del área muestreada en este trabajo con la diversidad de otras áreas, y así poder aumentar el conocimiento de los patrones de variación de la diversidad de artrópodos en la Patagonia y el país.

En este trabajo, el foco estará puesto sobre algunos grupos taxonómicos: coleópteros y sus familias más diversas, hormigas y arañas. Esto se debe a dos motivos: primero, estos grupos presentan ciertas características que los hacen interesantes para los objetivos de este trabajo en particular. Segundo, estos grupos son conspicuos, abundantes y especiosos y se han utilizado históricamente como indicadores de variaciones ambientales. Por ejemplo, los coleópteros, y en particular los carábidos, han demostrado ser buenos indicadores de cambios ecológicos y ambientales a distintas escalas espaciales (Niemelä *et al.* 2000). En cuanto a las hormigas, éstas suelen ser incorporadas en estudios de biodiversidad por ser un grupo diverso y de rápida respuesta a los cambios ambientales (Kim 1993, Kremer *et al.* 1993, Miller 1993, Samways 1993, Basset *et al.* 1998, Fisher 1999, Farji-Brener *et al.* 2002). Además, este grupo participa de importantes interacciones y procesos, teniendo un fuerte impacto sobre la formación del suelo, dispersión de semillas, herbivoría y el control poblacional de otros invertebrados (Folgarait 1998). Por lo tanto, ambos grupos son particularmente buenos candidatos para monitorear cambios en la comunidad que puedan ocurrir por cambios climáticos, fragmentación del hábitat y/o la invasión de especies exóticas (Andersen 1997, Niemelä *et al.* 2000). En el caso de las arañas, también se ha demostrado que existe una relación

entre la composición de los ensambles, las condiciones ambientales y los disturbios (Moretti *et al.* 2004, Sieman *et al.* 1996). Por otro lado, estos grupos son buenos candidatos para reflejar el efecto que *Vespula germanica* pudiera tener sobre el ensamble nativo de artrópodos en el NO de la Patagonia, ya que son potenciales competidores y/o presas de la avispa. Las arañas son una proporción importante de la dieta de *Vespula germanica* (Sackmann *et al.* 2000) y además, al ser cazadoras de otros artrópodos, pueden competir con esta avispa. En cuanto a algunos coleópteros (e.g. carábidos) y hormigas (e.g. *Dorymyrmex* spp. y *Lasiophanes* spp.) también son potenciales competidores, ya sea por depredación de otros artrópodos (competencia por explotación) o por consumo de carroña (competencia por interferencia).

Los objetivos de este capítulo son:

- 1) Caracterizar el ensamble de artrópodos muestreado en cuanto a riqueza de especies, distribución de frecuencias de las abundancias relativas y variación de la abundancia y riqueza entre el principio del verano y principio del otoño.
- 2) Estimar para distintos taxa del ensamble la eficiencia e integridad del muestreo y la riqueza de especies esperada para el área de estudio.
- 3) Analizar la eficiencia y complementariedad de los dos métodos de muestreo utilizados (trampas de caída y Malaise) para aquellos grupos representados en ambos tipos de muestreo.



MÉTODOS

Área de estudio y sitios de muestreo

El área de estudio se ubicó en la Reserva Forestal Loma del Medio. Esta reserva se encuentra en la región SO de la provincia de Río Negro, en las cercanías de la localidad de El Bolsón, situándose entre los 41° 40' y 42° 10' de latitud sur y entre los 71° 42' y 71° 20' de longitud oeste. El relieve está dominado por montañas medianas, hallándose el bosque en un valle muy dilatado rodeado por sierras altas que protegen a todo el valle de los vientos fuertes y fríos. La altura del terreno sobre el nivel del mar oscila entre los 300-600 m. La reserva se encuentra surcada por los ríos Azul y Quemqueñentreu, que se unen hacia el SO de El Bolsón desembocando en el lago Puelo. La zona de El Bolsón presenta un clima templado frío y húmedo. Las precipitaciones decrecen rápidamente de O a E, presentando un régimen no uniforme durante el año, produciéndose el 65% de las lluvias entre mayo y agosto. La precipitación anual es de alrededor de 900 mm y la temperatura media anual es de alrededor de 9° C, mientras que la precipitación promedio en los meses en que se realizaron los muestreos para este trabajo (diciembre-abril) ronda los 30 mm y la temperatura media mensual oscila entre los 15 y los 7° C. El bosque de la reserva pertenece a la Región Austral, Dominio Subantártico, Provincia Subantártica, según la clasificación biogeográfica de Cabrera & Willink (1973). El bosque está dominado por las especies arbóreas ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) y coihue (*Nothofagus dombeyi*), especialmente en zonas de laderas abrigadas y húmedas, mientras que el radial (*Lomatia hirsuta*) y el maitén (*Maytenus boaria*) son especies con menor representación y aparecen en las partes menos densas del bosque (Foto 1). En particular, las especies dominantes del sotobosque de los sitios seleccionados para realizar los muestreos fueron: maqui (*Aristotelia maqui*), Chin-chin (*Azara microphylla*), rosa mosqueta (*Rosa egantheria*), laura (*Schmis patagonicus*), calafate (*Berberis* spp.) y helechos (*Blechnum* sp. y *Hymenophyllum* sp.).

Se eligió la Reserva Loma del Medio para realizar el presente trabajo por varias razones: (1) *Vespula germanica* es allí relativamente abundante (Sackmann *et al.* 2000 y Paula Sackmann observaciones personales), (2) porque es un área protegida donde el acceso de los visitantes está restringido y esto permite emplazar sitios de muestreo teniendo cierta seguridad de que no serán disturbados, y (3)

porque la reserva cuenta con una serie de sendas (antiguas vías de saca) que permiten acceder a distintos sitios de la misma con facilidad.



Foto 1. Vista general de la Reserva Loma del Medio, donde se puede observar el bosque mixto de coihue (*Nothofagus dombeyi*) y ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). En primer plano (de izquierda a derecha) se puede observar una planta de maqui (*Aristotelia maqui*), una planta de retamo (*Diostea juncea*) y un planta de rosa mosqueta (*Rosa eglanteria*). Esta vista corresponde a la ubicación de los sitios de exclusión (E1, E2 y E3).

Dado que, a pesar de estar muy cercanos, distintos hábitats pueden incluir distintos ensamblajes de artrópodos (e.g. escarabajos y hormigas, Sackmann *et al.* en prensa), se priorizó la colocación de las parcelas en un solo tipo de hábitat y en ambientes comparables, para evitar grandes variaciones en la composición de los ensamblajes de artrópodos debido a diferencias entre sitios.

Dentro de la reserva se seleccionaron 10 sitios: 5 controles y 5 tratamientos. La superficie muestreada en cada sitio fue de 100 m², que es la superficie en la cual se distribuyeron las trampas de caída y trampas Malaise (ver más adelante la disposición de estas trampas en el terreno). Los sitios tratamiento (exclusión de aquí en más) son los sitios en los cuales se colocaron cebos tóxicos para reducir la abundancia de *Vespula germanica*. Estos sitios se dispusieron de la siguiente manera (Fig. 1): los sitios exclusión entre sí y los controles entre sí se ubicaron a una distancia de 400 m o más; esta separación está dentro del rango reportado en estudios similares (e.g. Cook 2003, Eubanks 2001, Koivula *et al.* 1999, Porter & Savignano 1990, Rykken *et al.* 1997) y se puede suponer que provee información independiente para este tipo de estudio (e.g. Moretti *et al.* 2004).

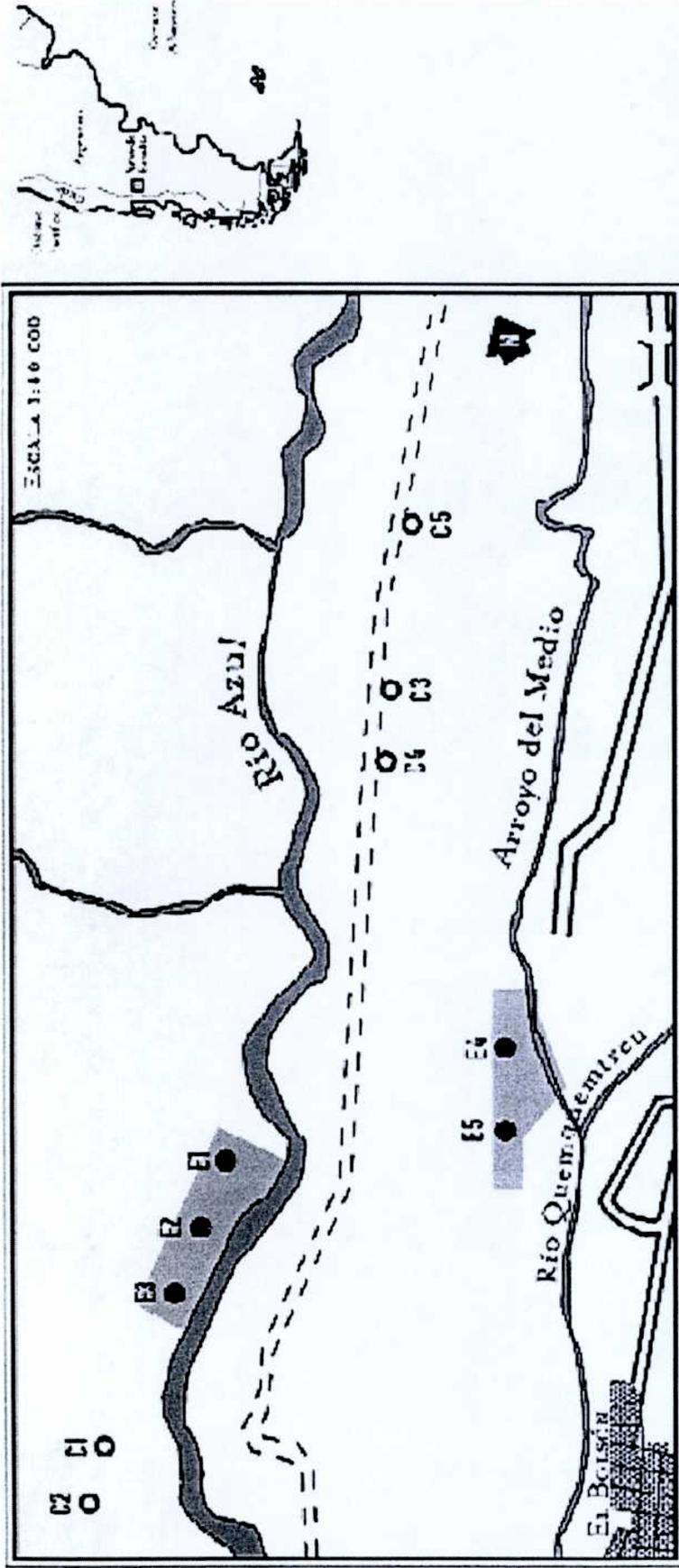


Figura 1. Detalle de la localización del área de estudio y disposición de los sitios de muestreo. Todos los sitios de muestreo se seleccionaron dentro de la Reserva Forestal Loma del Medio y se ubicaron en bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*. C = sitios control, E = sitios en los que *Vespula germanica* fue excluida mediante la colocación de cebos tóxicos a partir de febrero de 2002.

Por otro lado, los sitios exclusión se separaron de los controles por 1 km como mínimo. Las avispas del género *Vespula* vuelan en promedio en un radio de 200 m desde el nido, por lo tanto, sitios separados por distancias de mil metros como mínimo pueden proveer datos independientes. Se armaron dos grupos de sitios exclusión para aumentar la eficacia de los cebos tóxicos y minimizar la re-invasión del área tratada por avispas de áreas vecinas sin tratar. Al agrupar los sitios para el tratamiento con cebos tóxicos (aunque manteniendo la independencia para los muestreos de artrópodos) se disminuyó la relación perímetro-superficie del área tratada y por lo tanto se redujo la reinvasión de esa área por avispas de áreas adyacentes no envenenadas (ver Capítulo 2 para más detalles).

Muestreo de artrópodos terrestres

Para determinar la abundancia relativa de artrópodos terrestres se utilizaron en todos los sitios dos técnicas diferentes: trampas de caída ("pitfall") para artrópodos caminadores y trampas de intercepción (Malaise) para insectos voladores (incluyendo a *Vespula germanica*). En cada sitio se colocaron 9 trampas de caída (Foto 2), éstas ubicadas en una grilla de 5 x 5 m (100 m²). Este tipo de trampas ofrece un método estándar y replicable para estudiar la fauna epigea y ha sido utilizado satisfactoriamente tanto en estudios que trabajaron con datos cualitativos como cuantitativos (Luff 1975, Spence & Niemelä 1994, Ausden 1999, Ribera *et al.* 2001). El número de individuos capturados en trampas de caída depende de la abundancia de la especie y del grado de movilidad de la misma, por lo tanto resulta más efectiva para capturar especies activas (Spence & Niemelä 1994). Pero si el objetivo es comparar la fauna de distintos sitios, como en el caso de este trabajo, el uso de trampas pasivas de caída resulta particularmente útil como método comparativo (Scudder 2000). Como trampas de caída se usaron potes de plástico de 9 cm de diámetro y 12 cm de profundidad, enterrados al ras del suelo. A cada trampa se la llenó en un tercio de su capacidad con una mezcla de agua, detergente y etilenglicol para evitar que los insectos capturados escaparan de la trampa y que la muestra se descompusiera o desecara. Cada muestreo duró una semana, al cabo de la cual el contenido de las 9 trampas de cada sitio se coló en el campo y se guardó en un frasco con alcohol etílico 70%. Cada frasco se rotuló con tipo de tratamiento (control o exclusión), sitio y fecha y se trasladó al laboratorio.



Foto 2. Trampa de caída: vaso plástico de 300 ml de capacidad enterrado al ras del suelo y lleno con agua, detergente y etilenglicol.

Además, en cada sitio se colocó una trampa Malaise con los paneles verticales de color negro y el techo de color blanco (Foto 3). Estas trampas son carpas de malla plástica con los lados abiertos y con un frasco colector en su parte superior, que captura y acumula insectos voladores y eventualmente caminadores (Townes 1972, Borror *et al.* 1992). Al igual que en las trampas de caída el número de individuos capturados depende de la abundancia de la especie y del grado de movilidad de la misma, pero nuevamente, el método es útil si el objetivo del estudio es comparativo. Las trampas se colocaron a nivel del suelo, y para evitar efectos de variación local, se seleccionaron, en cada sitio, similares micrositios para su ubicación. Estos micrositios compartían la característica de estar reparados del viento y permanecer en semi-sombra durante las horas de sol. En el frasco colector se colocó una tableta de diclorovinil-dimetil-fosfato para matar a los insectos capturados y conservarlos hasta su recolección. Los muestreos tuvieron una semana de duración, al cabo de la cual los contenidos de los frascos colectores se trasvasaron a otros frascos con alcohol etílico 70% y se rotularon de la misma manera que las muestras de las trampas de caída.

En el año 2002 se realizaron 4 muestreos con trampas Malaise y trampas de caída, siempre de una semana de duración, en los meses de enero, febrero, marzo y abril. Adicionalmente, se realizó un muestreo con trampas Malaise inmediatamente después de colocar cebos tóxicos para monitorear el efecto del tratamiento. En el

año 2003 se realizaron la misma cantidad de muestreos, en los mismos meses que en el 2002 y además se agregó un muestreo con trampas Malaise en diciembre de 2003 para monitorear solamente la abundancia de avispas. Mientras que en el 2004 se realizaron 4 muestreos completos (trampas Malaise y trampas de caída) en enero, febrero, marzo y abril y dos muestreos con trampas Malaise (diciembre y marzo post-envenenamiento) para monitorear la abundancia de avispas (Tabla 1).



Foto 3. Trampa Malaise, se pueden observar las paredes de malla negra que interceptan los insectos voladores, el techo de malla blanco que provoca el ascenso de los insectos y el frasco colector.

Tabla 1. Fechas de muestreo con trampas Malaise y trampas de caída y fechas de colocación de cebos tóxicos (envenenamiento)

Año	Fecha	Trampas	
		Malaise	de caída
2002	15 - 22 enero	x	x
	10 - 17 febrero	x	x
	16 febrero	envenenamiento	
	17 - 24 febrero	x	
	9 - 16 marzo	x	x
	10 - 17 abril	x	x
	14 - 21 diciembre	x	
2003	15 - 22 enero	x	x
	12 - 19 febrero	x	x
	26 de febrero y 4 marzo	envenenamiento	
	12 - 19 marzo	x	x
	19 - 26 abril	x	x
2004	15 - 22 diciembre	x	
	15 - 22 enero	x	x
	17 - 24 febrero	x	x
	6 y 13 marzo	envenenamiento	
	8 - 13 marzo	x	
	13 - 20 marzo	x	x
	17 - 24 abril	x	x

Procesamiento de las muestras e identificación de los artrópodos capturados

De las muestras de trampas de caída se separaron todos los ejemplares de los órdenes Coleoptera, Homoptera, Dermaptera, Blattaria, Hemiptera y Araneae y de la familia Formicidae, mientras que de las muestras de las trampas Malaise se separaron ejemplares de los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Araneae, del suborden Apiformes (Hymenoptera) y de la familia Formicidae. De las muestras de las trampas Malaise también se separaron todos los ejemplares del orden Diptera, pero debido a la poca disponibilidad de expertos para su identificación fueron descartados para este trabajo. A pesar de la importancia del orden Hymenoptera (e.g. abundancia y funciones en el ecosistema) solo se separó el suborden Apiformes de las muestras; esto se debió a la gran complejidad que representa la clasificación de este orden (e.g. parasitoides). Se eligió como representante de este grupo de insectos al suborden Apiformes ya que (1) cumplen el papel de polinizadores y por lo tanto cualquier alteración en su abundancia, riqueza o composición de especies puede afectar el funcionamiento del ecosistema (e.g. Feinsinger 1987, Nabham & Fleming 1993), (2) interactúan en las flores con *Vespa germanica*, ya sea compitiendo por néctar o porque la avispa depreda sobre ellos (Carolina Morales, Ecotono, CRUB-UNC com. pers.) y (3) era posible contar con especialistas para la determinación de los ejemplares.

Todas las muestras provenientes de trampas Malaise y de trampas de caída se procesaron bajo lupa (Leica MZ 7.5) con un aumento de 5 - 25 X. Para la determinación de ejemplares se utilizó un aumento de hasta 125 X. En una primera instancia los ejemplares de las muestras se separaron en órdenes (Coleoptera, Lepidoptera, Homoptera, Dermaptera, Blattaria, Hemiptera y Araneae) y suborden y familia en el caso de Apiformes y Formicidae. A partir de allí cada sub-muestra se separó en familias y luego en Unidades Taxonómicas Reconocibles (RTU), conocidas más comúnmente como morfoespecies. La utilización de RTUs ha sido puesta a prueba, obteniéndose resultados satisfactorios en estudios relacionados con la biodiversidad de invertebrados terrestres (Oliver & Beattie 1993, 1996 a, 1996b, Beattie & Oliver 1994, Pik *et al.* 1999) y ha sido utilizada en varios estudios (e.g. Friend & Williams 1996, Lawton *et al.* 1998, Anderson & Ashe 2000, Bolger *et al.* 2000, Werner & Raffa 2000). Para separar las RTU se estudiaron los caracteres

morfológicos típicamente usados para la determinación de cada grupo y las claves de Borror *et al.* (1992), Goulet & Huber (1993), Kusnezov (1953, 1959) y Peña Guzmán (1987). Se envió material a distintos especialistas para confirmar la identificación de las especies o adjudicar identidad a las RTU (ver agradecimientos) y así aumentar la precisión y utilidad de las conclusiones de este trabajo. En el caso del orden Lepidoptera, los ejemplares no fueron determinados más allá del nivel de orden, por la complejidad de la clasificación y porque requerían un tratamiento diferente que el resto de los grupos. Los Lepidópteros deben ser mantenidos en seco y en su mayoría deben montarse para permitir su determinación (Borror *et al.* 1992).

A medida que se clasificaron los individuos se confeccionó una colección de referencia con el fin de facilitar el reconocimiento de nuevas especies o morfoespecies en los muestreos subsiguientes. Esta colección cuenta con 413 RTUs pertenecientes a 8 órdenes, 66 familias e incluye material recolectado desde enero 2001 hasta la fecha en los muestreos correspondientes a este trabajo y en muestreos adicionales. Actualmente se encuentra en el Laboratorio Ecotono del Centro Regional Universitario Bariloche de la Universidad Nacional del Comahue y es usada como referencia por diversos proyectos de investigación que trabajan con diversidad de artrópodos en la región. Las especies/morfoespecies correspondientes a este estudio se pueden consultar en el Apéndice A.

Análisis de los datos

Dado que la diversidad puede ser vista como una medida del estado de "salud" de los ecosistemas, en gran parte de los análisis de este trabajo utilicé la diversidad de los grupos de artrópodos muestreados como variable "respuesta". Sin embargo, la diversidad es difícil de definir ya que esta compuesta por dos factores: la riqueza (el número de especies) y sus abundancias relativas. Es por eso que las medidas de diversidad pueden dividirse en tres categorías (Magurran 1988): 1) índices de riqueza de especies que miden el número de especies presentes en una unidad de muestreo, 2) modelos de abundancia de especies que describen la distribución de las abundancias relativas de las especies; que van desde modelos que representan situaciones de una gran equitatividad a situaciones más variables. Estos modelos pueden tener parámetros que son usados como índices de

diversidad (e.g. alfa de Fisher); y 3) índices de diversidad basados en el número de especies y sus abundancias relativas: en esta categoría se encuentran los índices de Shannon y Simpson que intentan sintetizar la riqueza y la equitatividad en una sola medida.

En este trabajo se describió la diversidad de dos maneras: a) mediante la estimación del número de especies (riqueza) y analizando la distribución de las abundancias de esas especies.

Estimación de la riqueza de especies

Los ecólogos y conservacionistas generalmente están interesados en conocer el número de especies (riqueza) que habita en una determinada área o desean comparar el número de especies entre diferentes áreas. En la mayoría de los casos es imposible enumerar las especies directamente, por ejemplo, este es el caso de grupos muy diversos como los artrópodos y sólo es posible obtener muestras. Pero, la riqueza dentro de un mismo hábitat (diversidad alfa) es altamente dependiente del tamaño de muestra. Lo mismo ocurre cuando se agrupan muestras provenientes de distintos hábitats, debido al recambio de especies.

Para salvar las dificultades mencionadas anteriormente se han desarrollado técnicas que en su conjunto se llaman "taxon sampling curves" o curvas de muestreo del taxón (Gotelli & Colwell 2001). Estas curvas grafican el número de especies como función de alguna medida del esfuerzo de muestreo necesario para obtenerlas. La acumulación secuencial de muestras proveniente de un conjunto de muestras, produce una curva de acumulación de muestras, pero ésta será una curva escalonada debido a la heterogeneidad espacial o temporal, o simplemente debido a efectos estocásticos. Mediante la aleatorización, ya sea de individuos o muestras, es posible obtener curvas de acumulación de especies "suavizadas".

Estas técnicas proveen una medida de riqueza confiable basada en medidas estandarizadas del esfuerzo de muestreo y por lo tanto permiten hacer comparaciones válidas entre diferentes hábitats, distintos métodos de muestreo y comunidades con distinto grado de perturbación.

Por otro lado, dado que el número de especies observado es siempre menor que el número de especies reales, se han desarrollado estimadores de riqueza que

mediante extrapolación estiman el número de especies para un espacio dado (Colwell & Coddington 1994, Hammond 1994, Gotelli & Colwell 2001).

Distribución de las frecuencias relativas de las especies

Para analizar la distribución de las abundancias de las especies se realizaron gráficos de rango/abundancia. Estos gráficos enfatizan que la relación entre la riqueza y el número de individuos muestreados tiene dos componentes: el número total de especies y el patrón de distribución de los individuos entre esas especies (equitatividad). En general, la distribución de abundancias se analiza en relación a cuatro modelos: serie geométrica, serie logarítmica (log-series), distribución logarítmica normal (log-normal) y el modelo de Mac Arthur "broken stick" (Magurran 1988). Estos modelos, así como fueron presentados, están ordenados de menor a mayor equitatividad. Se demostró mediante estudios comparativos que el modelo log-series es muy robusto y solo afectado por tamaños de muestra pequeños y que su uso siempre es recomendable. Este modelo se describe por los parámetros: riqueza e índice de diversidad alfa. Asimismo, se ha demostrado que el índice de diversidad alfa permite discriminar entre áreas donde se produjeron cambios ambientales y que es confiable aún cuando los datos no ajusten perfectamente al modelo log-series. Por otro lado, este índice depende de las frecuencias de las especies de abundancias intermedias (Southwood 1978).

Detalle de los métodos de análisis empleados

1. Curvas de acumulación de muestras aleatorizadas

Las curvas de acumulación de muestras (Curva del colector o "Collector's curve" Gotelli & Colwell 2001) se construyen aleatorizando el orden en que se van sumando las muestras a la curva, ya que el orden de las mismas afecta la forma de la curva (Colwell & Coddington 1994, Gotelli & Colwell 2001). En este trabajo, se hicieron 50 reordenamientos para calcular las curvas de acumulación, tanto de especies observadas como de especies raras (ver más adelante). Este número de reordenamientos es suficiente para lograr curvas "suavizadas" que no son afectadas por sucesivos reordenamientos (Colwell & Coddington 1994). Para todos los gráficos

de curvas de acumulación, excepto los que se usaron para hacer comparaciones (E.g. métodos de muestreo), se usó la escala logarítmica para el eje de las abscisas, ya que esta escala revela patrones que son difíciles de ver en escala aritmética (Longino *et al.* 2002). Los cálculos se realizaron con el programa EstimateS 6.1 (Colwell 2000).

2. Curvas de rarefacción de Coleman

En este trabajo se usaron curvas de rarefacción de Coleman, calculadas en base a muestras y reescaladas al número de individuos, para comparar la eficiencia de los muestreos realizados con trampas de caída y trampas Malaise (Gotelli & Colwell 2001). Las curvas de Coleman representan la "curva del colector" esperada cuando los individuos se agregan a una sub-muestra de tamaño creciente. Si las especies se distribuyen al azar entre las muestras, entonces ambas curvas son iguales (Gotelli & Colwell 2001). Las curvas de Coleman se calculan redistribuyendo al azar la totalidad de los individuos capturados en las muestras, manteniendo sus tamaños originales, mientras que en las curvas clásicas de rarefacción se muestrean al azar la totalidad de los individuos con un tamaño de muestra fijo (Colwell & Coddington 1994). A pesar de esta diferencia, los resultados son virtualmente idénticos, pero las curvas de Coleman son más sencillas de calcular. Los cálculos se realizaron con el programa EstimateS 6.1 (Colwell 2000).

3. Estimación de la riqueza de especies por extrapolación

Existen diversos métodos de extrapolación de la riqueza de especies: 1) Métodos paramétricos, que usan la distribución log-normal, 2) Métodos no paramétricos, que son índices que corrigen la riqueza esperada por el número de especies raras (e.g Chao1), 3) Modelos asintóticos que extrapolan la riqueza verdaderamente cuando el esfuerzo de muestreo es infinito (MMMean) (Colwell & Coddington 1994, Gotelli & Colwell 2001) y 4) Modelos mixtos, que contemplan la heterogeneidad espacial (índices F, Rosenzweig *et al.* 2003).

En este trabajo se calcularon varios índices de extrapolación para diferentes grupos de datos (Coleoptera en general, Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae, Formicidae y Araneae) usando el programa EstimateS 6.1 (Colwell 2000). Se

compararon las estimaciones de riqueza y desempeño de varios estimadores no paramétricos (ICE, Chao1, Chao2, Jack1, Jack2 y Bootstrap) y del estimador asintótico de riqueza Michaelis-Menten (MMMean, ver apéndice B para las definiciones). Dado que no existe consenso sobre qué índice es el mejor para cada situación (e.g. distintos taxa o sitios), es necesario evaluar comparativamente el desempeño de los diferentes índices para un dado grupo de datos.

El desempeño de los estimadores se evaluó de diferentes maneras. Un estimador es confiable cuando la riqueza estimada tiende a converger con la riqueza observada y cuando es independiente del número de individuos capturados (Colwell & Coddington 1994, Gotelli & Colwell 2001). Para evaluar la convergencia de las estimaciones de riquezas con la riqueza observada (aleatorizada) se calcularon la desviación media (MD) y la desviación cuadrada media (MSD), según Palmer (1990):

$$MD = \frac{\sum_{j=1}^P (E_j - O_j)}{P} \quad \text{y} \quad MSD = \frac{\sum_{j=1}^P (E_j - O_j)^2}{P}$$

Donde E_j es la riqueza estimada, O_j es la riqueza observada (aleatorizada) y P es el número de muestras. La riqueza observada aleatorizada se refiere a los diferentes valores de riqueza que se obtienen para un dado esfuerzo de muestreo cuando se construye la curva de acumulación suavizada a través del proceso de aleatorización. Aunque las curvas de la riqueza observada sin aleatorizar y aleatorizar no sean iguales el número total de especies observado es el mismo. MD es una medida del sesgo del estimador, si es positivo el estimador sobreestima la riqueza mientras que si es negativo la riqueza es subestimada; y su magnitud mide el grado de ajuste. Por otro lado, MSD mide la precisión de la estimación, los estimadores serán más precisos cuando menor sea su MSD. Un estimador con una alta MSD puede sin embargo tener un MD cercano a cero, o sea que este estimador será exacto pero no preciso. En conjunto, MD y MSD miden la desviación absoluta de la riqueza estimada de la real. Por otro lado, para analizar la asociación entre las diferentes estimaciones de riqueza y el esfuerzo de muestreo (número de individuos acumulados) se hicieron correlaciones de Spearman (R_s). Igualmente, para evaluar el comportamiento del estimador se hicieron correlaciones de Spearman entre las estimaciones de riqueza y la riqueza observada (las estimaciones de un buen índice

deben estar correlacionadas con la riqueza observada). Finalmente, dado que se supone que la riqueza observada siempre es menor que la riqueza real, un buen índice nunca debe estimar valores menores que el observado (Palmer 1990). El criterio para seleccionar el mejor estimador para cada conjunto de datos fue el siguiente: primero se desecharon las estimaciones que estuvieran por debajo de la riqueza observada, segundo a los estimadores se les asignó independientemente un número de orden (de 1 a 7) según la magnitud de su MD y de su MSD. Luego se eligió como mejor aquel estimador que tuviera el total menor al sumar ambos números de orden.

4. Evaluación de la integridad del muestreo

Para evaluar la integridad del muestreo (grado de representatividad de las muestras obtenidas en relación a la riqueza esperada) se analizó el patrón de acumulación de especies raras en relación al esfuerzo de muestreo (número de individuos capturados). Longino & Colwell (1997) sugieren que los inventarios de grupos muy diversos raramente pueden ser completos y que sólo pueden alcanzar un nivel bajo (definido arbitrariamente) de aparición de nuevas especies en relación al esfuerzo de muestreo. Se analizó el patrón de acumulación de cuatro tipos de especies raras: a) *singletons*: especies para las cuales se capturó un solo individuo en total, b) *doubletons*: especies para las que se capturaron solo dos individuos en total, c) *uniques*: especies que aparecieron en una sola muestra del total y d) *duplicates*: especies que aparecieron solo en dos muestras del total. Para cada curva se observó la pendiente a altos esfuerzos de muestreo, a fin de determinar si la misma era positiva, negativa o cercana a cero. Mientras que una pendiente positiva indica que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para obtener muestras representativas de la totalidad del ensamble, las pendientes negativas o cero indican lo contrario.

5. Gráficos de rango/abundancia

Existe una gran variedad de formas de realizar estos gráficos, asociadas a los aspectos que el investigador quiere resaltar (Magurran 1988). Siguiendo a Magurran (1988, Figura 2.4) en este trabajo, se graficaron las secuencias de especies de

mayor a menor abundancia en el eje de las abscisas y en el eje de las ordenas (escala logarítmica) las abundancias relativas de las especies. Este formato permite comparar visualmente los gráficos obtenidos con los cuatro modelos adoptados más comúnmente (ver mas arriba) y así determinar qué modelo representa mejor los datos de los muestreos de este trabajo.

6. Gráficos de rango/abundancia pareados

Este método se utilizó para examinar visualmente la superposición de especies capturadas por los dos métodos de muestreo utilizados. Los resultados consisten en un gráfico estándar de rango/abundancia (ver arriba) donde se representan las abundancias de las especies para uno y otro método de forma pareada. De esta manera se puede ver rápidamente el grado de correspondencia entre ambos métodos. Estos gráficos también revelan la presencia de algunas especies que son muy raras cuando se emplea un método (por ejemplo *singletons*), pero comunes en las muestras producidas por el otro método.



RESULTADOS

Riqueza observada y abundancia de especies

Se capturaron en total 24643 individuos que fueron clasificados en 305 especies o morfoespecies (RTUs, Apéndice B). En las tablas 2, 3 y 4 se detalla para los distintos grupos taxonómicos el número de especies e individuos capturados en los tres años de muestreo. Para el orden Coleoptera se capturaron 175 RTUs, de las cuales el 43.4% (N = 76) fueron identificadas hasta el nivel de especie. El resto del material se separó en morfoespecies, con un 25.1% (N = 44) dentro de géneros conocidos y un 31.4% (N = 55) dentro de familias conocidas. El 100% de las hormigas se determinó hasta nivel taxonómico de especie (N = 14), mientras que sólo el 25% (N = 4) de los Apiformes se determinó hasta ese nivel taxonómico, el 62.5% (N = 10) se clasificó dentro de géneros conocidos y el 12.5% (N = 2) restante se clasificó dentro de familias conocidas. Del orden Araneae se capturaron 78 RTUs, de las cuales el 33.3% (N = 26) se determinó hasta el nivel de especie, mientras que el 43.6% (N = 34) de los ejemplares se clasificaron dentro de géneros conocidos y el 23.1% (N = 18) se clasificó dentro de familias conocidas.

Los ejemplares de los órdenes Hemiptera, Homoptera, Orthoptera y Dermaptera se separaron hasta el nivel de familia, mientras que todos los individuos capturados de los órdenes Lepidoptera y Blattaria se identificaron al nivel de orden. En el Apéndice B se detallan las especies y morfoespecies identificadas para cada taxón analizado.

Eficiencia del muestreo y riqueza esperada de especies

El desempeño de los estimadores para el grupo de datos correspondiente al orden Coleoptera se muestra en la Tabla 5. Todos los índices estimaron valores de riqueza superiores al observado (observado = 175 especies), algo deseable en un buen estimador. Sin embargo, dado que la correlación entre el esfuerzo de muestreo (número de individuos capturados) y las estimaciones de riqueza fue altamente significativa ($r_s > 0.9$) para todos los índices, los resultados deben interpretarse con precaución.

Tabla 2. Número total de especies/morfoespecies e individuos de las familias de Coleópteros capturados en trampas de caída y Malaise durante los tres años de muestreo. Las familias están ordenadas alfabéticamente.

Familia	Nº de especies				Nº de individuos			
	2002	2003	2004	Total	2002	2003	2004	Total
Anobiidae	2	3	3	5	2	9	3	14
Archeocrypticidae	2	2	2	2	8	7	6	21
Bruchidae	2	0	2	2	3	0	3	6
Buprestidae	0	0	1	1	0	0	1	1
Cantharidae	1	2	2	4	1	2	2	5
Carabidae	19	14	15	20	1206	655	1649	3520
Cerambycidae	0	2	1	2	0	4	1	5
Chrysomelidae	1	4	2	5	4	7	2	13
Cleridae	1	0	0	1	2	0	0	2
Coccinellidae	10	5	8	12	195	64	32	291
Cryptophagidae	3	3	3	5	171	148	355	674
Curculionidae	10	10	7	17	46	52	50	148
Elateridae	4	2	1	4	9	8	1	18
Erotylidae	1	1	1	1	3	8	9	20
Geotrupidae	1	1	0	1	6	80	0	86
Lampyridae	1	1	2	2	227	235	57	519
Lathriidae	1	0	1	2	3	0	1	4
Leiodidae	5	5	4	8	43	64	386	493
Lucanidae	2	2	2	2	24	30	29	83
Melyridae	0	1	0	1	0	2	0	2
Mordellidae	5	7	4	7	9	18	13	40
Nitidulidae	5	4	4	10	91	69	14	174
Pedilidae	1	1	0	2	3	7	0	10
Peltidae	0	0	1	1	0	0	2	2
Protocucujidae	1	1	1	1	4	5	7	16
Pselaphidae	3	1	0	4	3	2	0	5
Ptinidae	1	1	3	3	1	1	3	5
Scaphididae	0	1	1	2	0	2	2	4
Scarabaeidae	6	6	6	7	194	213	138	545
Scirtidae	1	2	2	3	5	14	3	22
Scolytidae	1	0	1	2	1	0	1	2
Scraptidae	0	1	0	1	0	1	0	1
Silphidae	1	0	1	1	1	0	1	2
Silvanidae	0	1	0	1	0	1	0	1
Staphylinidae	18	17	14	28	221	325	501	1047
Tenebrionidae	2	2	2	2	17	24	15	56
Trogidae	1	1	0	1	4	2	0	6
Zopheridae	1	0	1	2	1	0	1	2
Total	113	104	98	175	2468	2109	3288	7865

Tabla 3. Número total de especies e individuos capturados por familia del orden Araneae durante los tres años de muestreo.

Familia	Nº de especies				Nº de individuos			
	2002	2003	2004	Total	2002	2003	2004	Total
Anyphaenidae	11	5	8	15	202	68	72	342
Thomisidae	3	3	3	6	21	13	10	44
Zodariidae	3	3	3	5	33	6	5	44
Corinnidae	6	4	1	6	50	18	23	91
Theridiidae	4	8	5	6	39	29	14	82
Salticidae	4	2	4	6	41	7	18	66
Gnaphosidae	2	4	3	5	21	10	10	41
Oonopidae	2	0	1	2	5	0	2	7
Mimetidae	1	1	0	1	1	1	0	2
Linyphidae	6	3	1	8	19	27	1	47
Lycosidae	5	3	5	6	104	51	59	214
Amphinectidae	3	4	4	5	176	76	121	373
Amaurobiidae	4	3	3	5	26	13	6	45
Philodromidae	1	0	0	1	1	0	0	1
Hahniidae	1	0	0	1	1	0	0	1
Total	56	43	42	78	740	335	341	1400

Tabla 4. Número total de especies e individuos capturados de diversos órdenes de artrópodos durante los tres años de muestreo.

Orden	Familia	Nº de especies				Nº de individuos			
		2002	2003	2004	Total	2002	2003	2004	Total
Hymenoptera	Formicidae	10	12	10	14	2975	1656	2433	7064
	Halictidae	4	4	5	6	18	50	36	104
	Apidae	4	4	4	5	10	56	15	81
	Megachillidae	3	2	3	3	3	4	4	11
	Colletidae	1	1	2	2	1	1	4	6
	Total	22	23	24	30	3007	1767	2492	7266
Hemiptera	Lygaeidae	3	1	1	3	325	102	320	747
	Miridae	1	0	0	1	15	0	0	15
	Pentatomidae	2	3	2	5	17	8	8	33
	Total	6	4	3	9	357	110	328	795
Blattaria					293	136	216	645	
Homoptera	Cicadellidae	1	1	1	1	372	538	137	1047
Orthoptera	Tetigoniidae	2	2	2	2	77	9	20	106
	Acriidae sp.	2	3	3	3	33	28	14	75
	Gryllacriidae	1	1	0	2	3	1	0	4
	Total	5	6	5	7	113	38	34	185
Lepidoptera					1628	1199	1289	4116	
Dermaptera	Forficulidae	2	2	2	2	242	92	197	531
	Labiduridae	1	1	1	1	530	88	175	793
	Total	3	3	3	3	772	180	372	1324

Tabla 5. Desempeño de los distintos estimadores de riqueza para los distintos grupos taxonómicos. S_{est} = riqueza estimada, las estimaciones son el promedio de los resultados cuando la totalidad de los individuos fueron acumulados. S_{obs} = riqueza observada y r_s = coeficiente de correlación de Spearman (el asterisco (*) indica que la correlación es significativa con $p < 0.001$). MD: desviación media y MSD: desviación media al cuadrado. Para S_{est} se da la estimación media y el desvío obtenido a partir de las 50 aleatorizaciones. ^aEste estimador se calcula una sola vez para la curva de acumulación aleatorizada, por lo que no tiene desviación estándar.

Taxa (S_{obs})	Estimador	S_{est}	MD	MSD	$r_s S_{obs}$ vs. S_{est}	$r_s N^{\circ}$ ind. vs. S_{est}
Coleoptera (175)	ICE	243.7 ± 0.0	68.4	4814	0.994*	0.994*
	Chao1	234.4 ± 22.7	57.4	3470.5	0.998*	0.998*
	Chao2	232.1 ± 20.7	63.1	4093.1	0.996*	0.996*
	Jack1	233.7 ± 8.5	49.1	2541	0.999*	0.999*
	Jack2	263.6 ± 0.0	78.5	6492	0.999*	0.999*
	Bootstrap	201.4 ± 0.0	21.4	483	1.000*	1.000*
	MMMean^a	181.9	18.4	444	1.000*	1.000*
Carabidae (20)	ICE	22.4 ± 0.00	2.8	10.8	0.939*	0.939*
	Chao1	22.8 ± 7.19	2.2	5.0	0.991*	0.991*
	Chao2	22.8 ± 7.19	2.5	6.8	0.987*	0.987*
	Jack1	23.9 ± 1.71	3.2	10.5	0.995*	0.995*
	Jack2	25.9 ± 1.03	4.5	21.5	0.984*	0.984*
	Bootstrap	22.2 ± 0.33	1.5	25.2	0.999*	0.999*
	MMMean	21.1	1.7	28.3	0.987*	0.987*
Staphylinidae (28)	ICE	36.6 ± 0.01	9.6	23.7	0.951*	0.951*
	Chao1	35.3 ± 13.15	7.0	52.9	0.986*	0.986*
	Chao2	32.0 ± 4.93	7.6	61.5	0.894*	0.894*
	Jack1	35.9 ± 2.73	6.9	50.0	0.999*	0.999*
	Jack2	37.9 ± 0.00	0.7	121.6	0.980*	0.980*
	Bootstrap	31.7 ± 0.00	3.0	9.6	0.999*	0.999*
	MMMean	27.4	1.1	3.3	1.000*	1.000*
Curculionidae (17)	ICE	23.7 ± 0.01	6.7	47.0	0.992*	0.992*
	Chao1	22.3 ± 10.17	5.3	30.0	0.974*	0.974*
	Chao2	22.3 ± 10.17	5.1	28.3	0.946*	0.946*
	Jack1	22.9 ± 2.34	4.8	24.7	0.999*	0.999*
	Jack2	26.8 ± 0.00	7.5	61.1	0.999*	0.999*
	Bootstrap	19.6 ± 0.00	2.1	4.9	0.999*	0.999*
	MMMean	19.9	4.6	23.8	1.000*	1.000*
Formicidae (14)	ICE	17.0 ± 0.01	2.1	5.3	0.992*	0.992*
	Chao1	18.5 ± 0.00	1.8	5.0	0.999*	0.999*
	Chao2	15.8 ± 7.19	1.9	3.7	0.999*	0.999*
	Jack1	16.9 ± 1.71	2.2	5.3	0.997*	0.997*
	Jack2	18.9 ± 0.00	3.5	13.4	0.999*	0.999*
	Bootstrap	15.2 ± 0.00	1.0	1.0	0.999*	1.000*
	MMMean	13.2	0.1	0.7	0.992*	0.992*
Araneae (78)	ICE	120.9 ± 0.0	42.4	1355.9	0.998*	0.998*
	Chao1	103.3 ± 12.9	31.0	748.2	0.996*	0.996*
	Chao2	109.1 ± 14.8	40.5	1234.7	0.991*	0.991*
	Jack1	110.8 ± 5.8	31.7	769.9	0.999*	0.999*
	Jack2	125.7 ± 0.0	50.7	1973.7	0.999*	0.999*
	Bootstrap	94.8 ± 0.0	13.8	746.6	1.000*	1.000*
	MMMean	86.3	16.5	841.0	0.968*	0.968*

MMMean fue el estimador de mejor desempeño para el conjunto de datos de los coleópteros, dado que mostró los menores desvíos con respecto a la curva de riqueza observada (Tabla 5). La estimación de este índice indica que el número de especies de coleópteros esperado para el área de estudio sería de 182 especies. Lo que significa que la riqueza observada estaría cercana al 96.2% de la riqueza real. El número de especies raras capturadas se puede ver en la Tabla 6 y las curvas de acumulación correspondientes en la Fig. 3. Mientras que la pendiente de las curvas de acumulación (aleatorizadas) para las especies *singletons*, *uniques* y *doubletons* son iguales a cero para altos valores de esfuerzo de muestreo (e.g. 7500 individuos capturados) la pendiente de la curva correspondiente a las especies raras *duplicates* es positiva. Estos resultados, en conjunto, indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para caracterizar el ensamble de coleópteros.

Tabla 5. Especies raras capturadas en la totalidad de las muestras para distintos grupos taxonómicos. Sobs = número total de especies observadas, *Singletons* y *Doubletons*: especies con uno y dos individuos capturados respectivamente, *Uniques* y *Duplicates*: especies presentes en una y dos muestras respectivamente.

	Sobs	<i>Singletons</i>	<i>Doubletons</i>	<i>Uniques</i>	<i>Duplicates</i>
Coleoptera	175	55 (31%)	24 (14%)	59 (34%)	29 (17%)
Carabidae	20	3 (15%)	1 (5%)	3 (15%)	1 (5%)
Staphylinidae	28	7 (25%)	2 (7%)	8 (29%)	6 (21%)
Curculionidae	17	6 (35%)	2 (12%)	6 (35%)	2 (12%)
Formicidae	14	3 (21%)	0 (0%)	3 (21%)	1 (7%)
Araneae	78	24 (31%)	29 (37%)	12 (15%)	14 (18%)

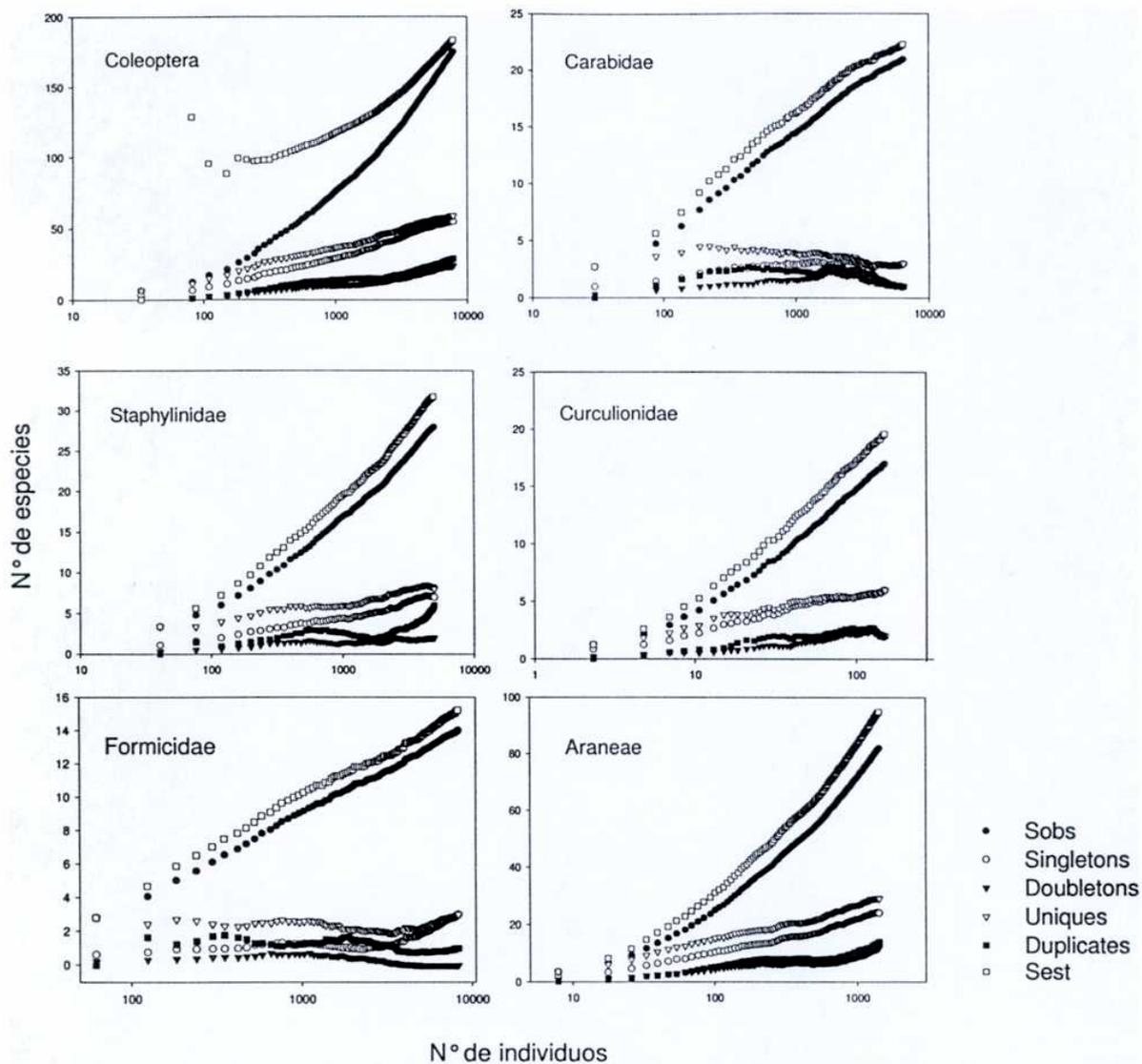


Figura 3. Curvas de acumulación de muestras aleatorizadas para el orden Coleoptera, sus familias más diversas (Carabidae, Curculionidae y Staphylinidae), hormigas (Formicidae) y arañas (Araneae). Sobs: número total de especies observadas, Singletons: número de especies con un solo individuo, Doubletons: número de especies con solo dos individuos, Uniques: número de especies presentes en una sola muestra, Duplicates: número de especies presentes en solo dos muestras, Sest: número de especies estimadas, para el orden Coleoptera el estimador es MMMean y para la familia Carabidae es Chao 1 y para los grupos restantes es Bootstrap. El eje de las abscisas está re-escalado a número de individuos y en escala logarítmica.

Para todos los grupos siguientes (Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae, Formicidae y Araneae) el índice de mejor desempeño, o sea aquel que estimó valores de riqueza mayores a los observados y con menor MD y MSD en conjunto, fue Bootstrap (Tabla 5).

Según este estimador, se habría capturado entre el 88.3% y el 91.2% de las especies de carábidos esperados para el área de estudio (Tabla 5). Por otro lado, el número de especies raras de esta familia disminuye o se mantiene constante a altos esfuerzos de muestreo, lo que indica una alta integridad del muestreo (Fig. 3). En la Tabla 6 se puede ver el número de especies raras capturadas.

En el caso de la familia Staphylinidae, el número de especies capturadas representaría el 88.3% de las especies esperadas para el área de estudio (Tabla 5). Para esta familia, el número de especies con uno o dos individuos capturados (*singletons* y *doubletons*) y el número de especies presentes en una sola muestra (*uniques*) disminuye con el esfuerzo de muestreo, aunque el número de especies capturadas en sólo dos muestras aumenta (Fig. 3). En la Tabla 6 se puede ver el número de especies raras de estafilínidos capturadas.

Para la familia Curculionidae, el número de especies capturadas representaría el 87% de la riqueza esperada para esta área (Tabla 5). En cuanto a las especies raras, se puede ver en la Figura 3 que mientras los *duplicates* disminuyen con el esfuerzo de muestreo, las *singletons*, *doubletons* y *uniques* se estabilizan, sugiriendo que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para lograr una buena representación del grupo. En la Tabla 6 se puede ver el número de especies raras capturadas.

Para la familia Formicidae, las especies obtenidas de los muestreos representarían el 92% de la riqueza esperada (Tabla 5). Pero, por otro lado, las curvas aleatorizadas correspondientes a las especies raras muestran que solo las *duplicates* disminuyen con el esfuerzo de muestreo y que las demás (*singletons*, *doubletons* y *uniques*) muestran una pendiente positiva (Fig. 3). Esto indica que el muestreo debería ser mas intenso para lograr una mayor integridad. En la Tabla 6 se puede ver el número de especies raras capturadas.

Finalmente, se habría capturado el 82.3% del total de especies de arañas esperado para el área de estudio (Tabla 5). Pero, mientras que las curvas de acumulación de especies raras se estabilizan en algunos casos (*singletons* y *uniques*), las *duplicates* y las *doubletons* continúan subiendo con el máximo esfuerzo de muestreo (Fig. 3). Esto indica que si se aumentara el esfuerzo de muestreo también aumentaría la riqueza de especies de manera importante. En la Tabla 6 se puede ver el número de especies raras capturadas.

Eficiencia de los distintos tipos de muestreo (n° de especies/individuos capturados)

Solamente los órdenes Coleoptera y Araneae y la familia Formicidae fueron capturados con ambos métodos de muestreo, mientras que el resto de los órdenes se muestreó con trampas de caída o Malaise. Como el número de hormigas capturadas por trampas Malaise fue muy bajo, no se analizó la eficiencia de los distintos métodos para este grupo. Pero, es interesante destacar que dos especies (*Myrmelachista vicina* y *M. schachovskoi*) fueron capturadas sólo en trampas Malaise por tratarse de especies de hábitos arborícolas.

Para bajos esfuerzos de muestreo (menos de 1200 individuos capturados) las trampas de caída y Malaise capturan el mismo número de especies de coleópteros, que además es el mismo que para ambos métodos combinados. A partir de los 1200 individuos capturados las trampas Malaise son más eficientes que las trampas de caída, en términos de obtención de número de especies. Además, las trampas Malaise, para todos los niveles de esfuerzo de muestreo capturan tantas especies como los dos métodos combinados (Fig. 4). A partir de los 1200 individuos capturados, la tasa de acumulación de especies en las trampas de caída es menor que para las trampas Malaise y que ambos métodos combinados. Esto significa que para obtener una especie nueva es necesario capturar más individuos en las trampas de caída que en las Malaise. Las trampas Malaise capturaron el 58% (n = 103) del total de especies observadas, mientras que las trampas de caída capturaron el 69% (n = 122) especies del total (n = 176). Sólo 48 (27%) especies fueron capturadas por ambos métodos, siendo 55 especies exclusivas de muestras de trampas Malaise y 74 de trampas de caída. A pesar que la combinación de métodos fue tan eficiente en términos de número de especies/individuos como las trampas Malaise, para el conjunto de todos los coleópteros los dos métodos de captura (Malaise y de caída) son complementarios (Fig. 5).

Por otro lado, la distribución de las abundancias relativas de las especies capturadas en ambos tipos de trampas y la distribución de las abundancias relativas de ambos métodos combinados son similares y se asemejan al modelo serie logarítmica (Fig. 6). Finalmente el alfa de Fisher fue muy similar para ambos tipos de muestreo; trampas Malaise: 22.3 ± 1.1 y trampas de caída: 23.0 ± 0.1 , pero fue mayor para ambos métodos combinados (31.9 ± 1.0)

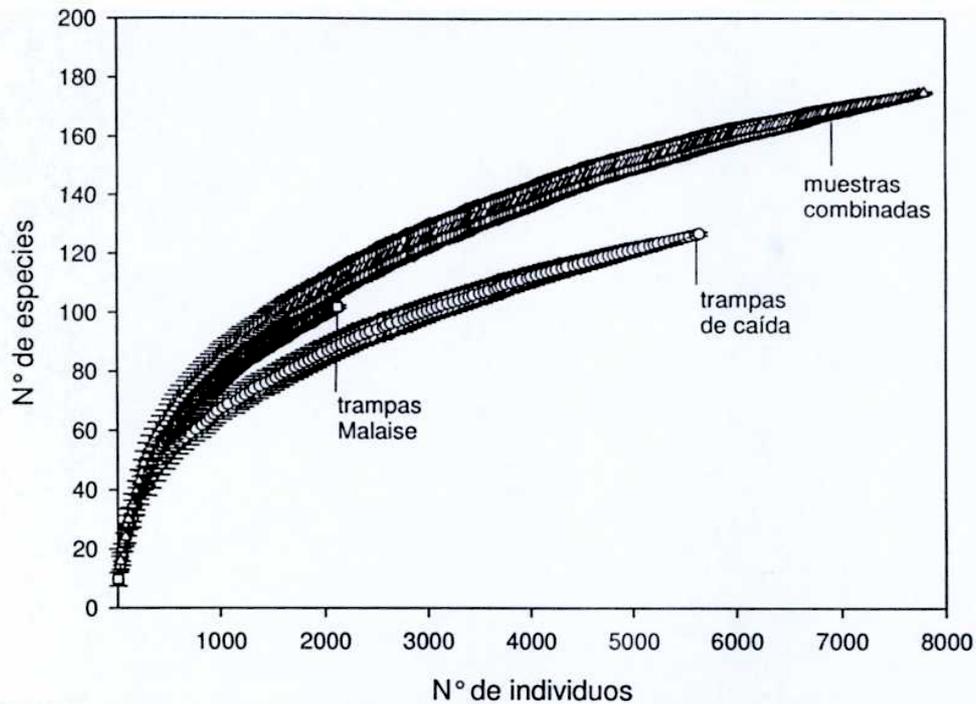


Figura 4. Eficiencia de diferentes métodos de muestreo para coleópteros según curvas de rarefacción de Coleman. “Combinado” corresponde a todas las muestras de trampas de caída y Malaise sumadas. Las barras indican el desvío estándar de la media producida luego de 50 aleatorizaciones.

En el caso de las tres familias más abundantes de Coleópteros, se puede ver que los métodos no son tan complementarios como para el conjunto de los Coleópteros (Fig. 7). En el caso de la familia Carabidae, mientras que las trampas de caída capturaron 19 especies, de las cuales 13 (68%) fueron exclusivas de este método, las trampas Malaise capturaron solo 7 especies, siendo solo una (14%) exclusiva del método. Lo mismo ocurrió con las familias Staphylinidae y Curculionidae, para las cuales las trampas de caída capturaron un mayor número de especies que las trampas Malaise 26 vs. 10 y 12 vs. 7 respectivamente. También el porcentaje de especies exclusivas fue mayor para trampas de caída que Malaise para ambas familias (17 vs. 2 y 8 vs. 3 respectivamente). En consecuencia, se puede concluir para estas tres familias, las más diversas dentro del orden Coleoptera, que las trampas de caída capturaron, en total, un mayor número de especies que las Malaise. Además, en los tres casos las capturas de las trampas Malaise aportan un bajo porcentaje de especies nuevas.

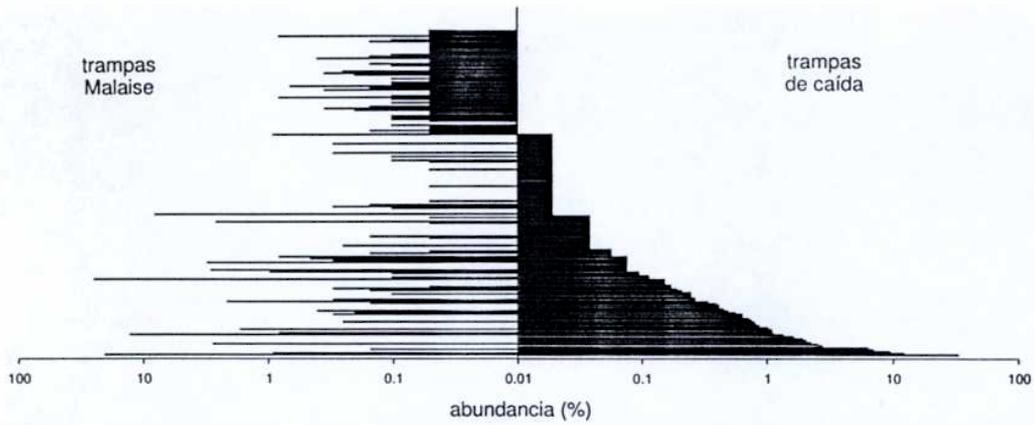


Figura 5. Comparación de los dos métodos de muestreo utilizados para capturar coleópteros. El lado derecho de la figura muestra la abundancia relativa de las especies ordenadas de mayor (abajo) a menor (arriba) abundancia, capturadas en trampas de caída. Del lado izquierdo se muestra la abundancia relativa de las mismas especies capturadas en trampas Malaise.

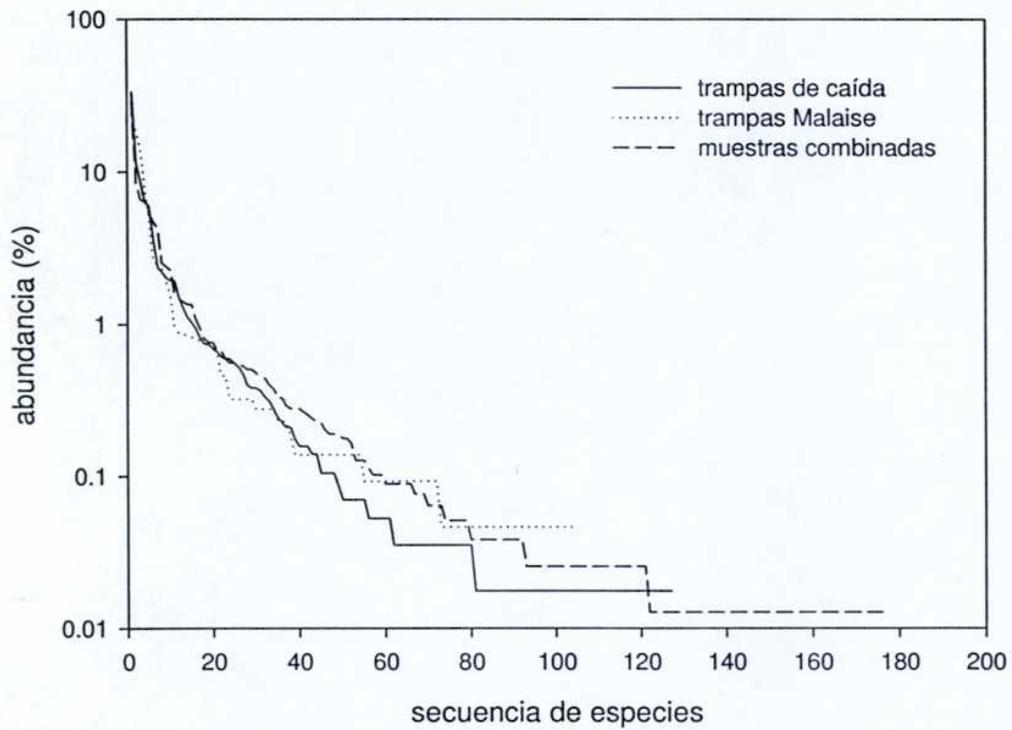


Figura 6. Abundancia relativa de las especies de coleópteros ordenadas de mayor a menor abundancia para los dos métodos de muestreo utilizados (trampas de caída y trampas Malaise) y para el conjunto de todas las muestras (muestras combinadas).

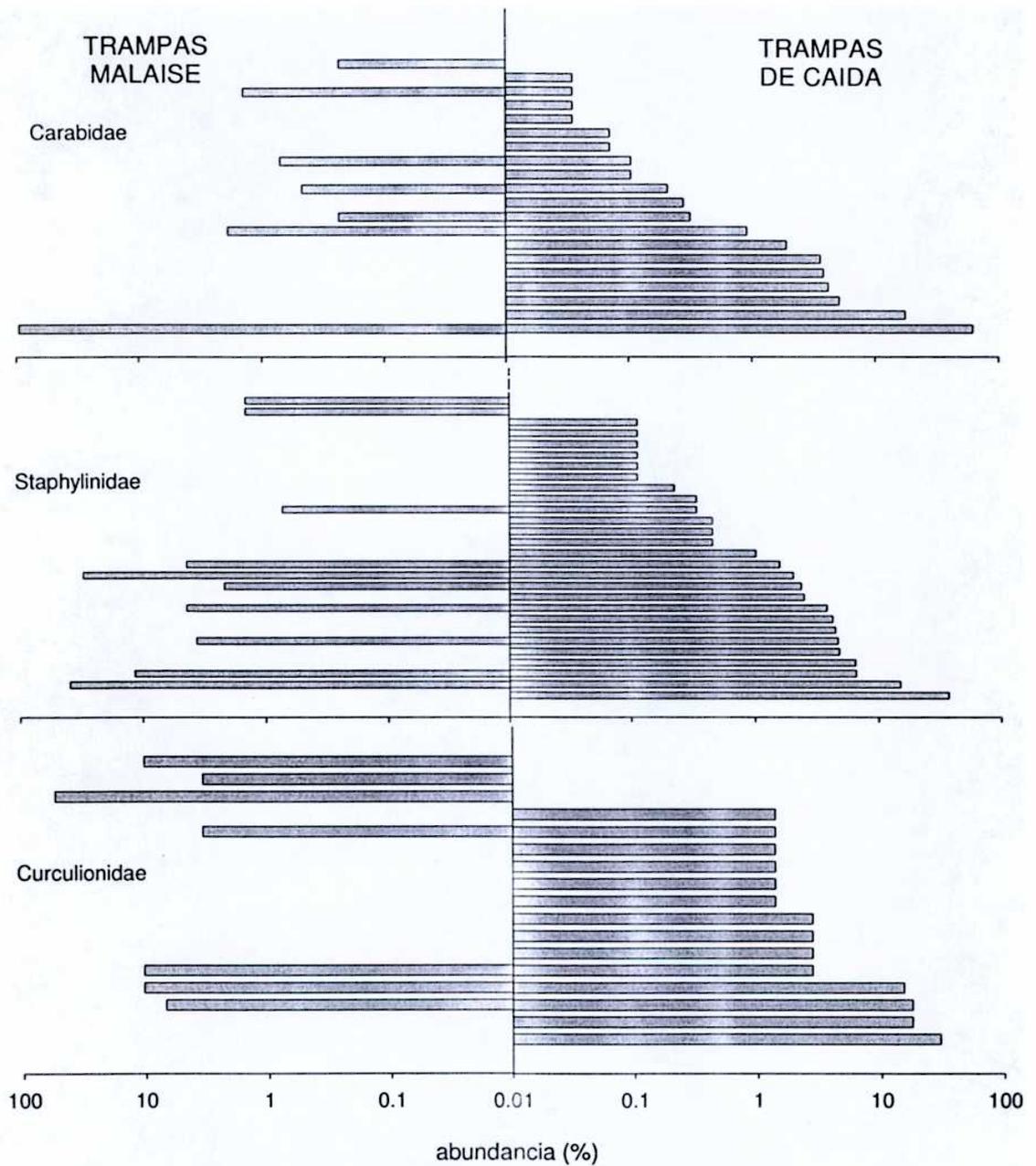


Figura 7. Comparación de los dos métodos de muestreo utilizados para capturar coleópteros de las familias Carabidae, Staphylinidae y Curculionidae. El lado derecho de la figura muestra la abundancia relativa de las especies ordenadas de mayor (abajo) a menor (arriba) abundancia, capturadas en trampas de caída. Del lado izquierdo se muestra la abundancia relativa de las mismas especies capturadas en trampas Malaise.

En cuanto a la captura de especies de arañas, las trampas de caída fueron más eficientes que las trampas Malaise, capturando mas especies a esfuerzos de muestreo similares (Fig. 8). Hasta los 800 individuos capturados (aproximadamente la mitad del total de este muestreo), las trampas de caída capturan con la misma eficiencia que ambos métodos combinados, pero a partir de ese umbral, la combinación de métodos es más eficiente en la captura de especies.

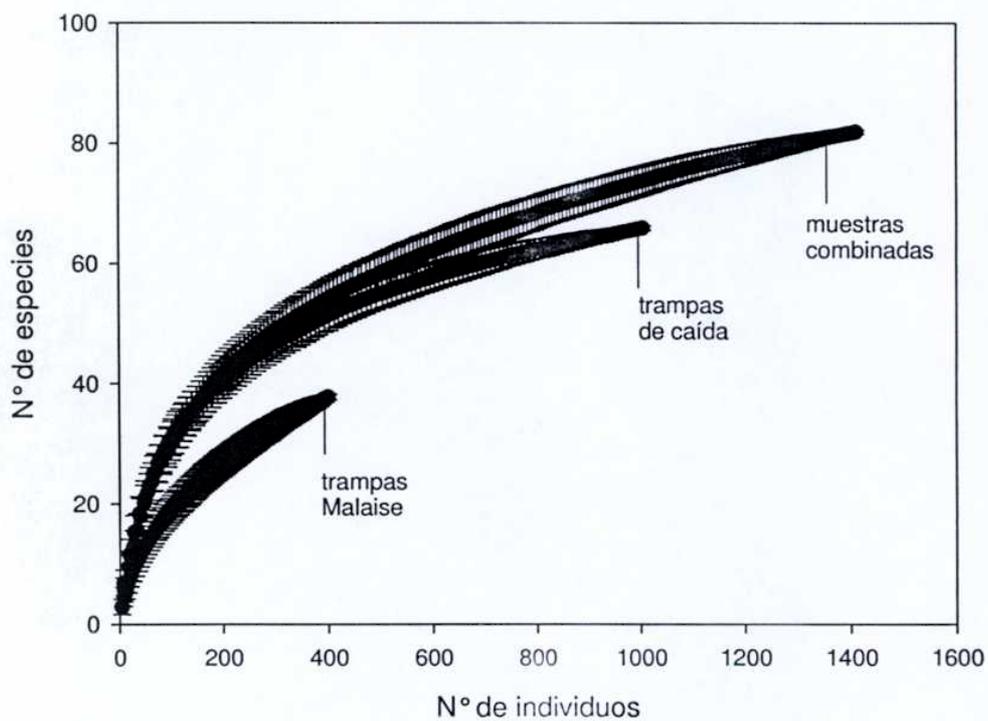


Figura 8. Eficiencia de dos métodos de muestreo para arañas según curvas de rarefacción de Coleman. "Combinado" corresponde a todas las muestras de trampas de caída y Malaise tomadas en conjunto.

Ambos métodos son complementarios, mientras que las trampas de caída capturaron 65 especies siendo el 66% especies exclusivas del método, las trampas Malaise capturaron 38 especies, siendo alto también el porcentaje de exclusividad (42%) (Fig. 9).

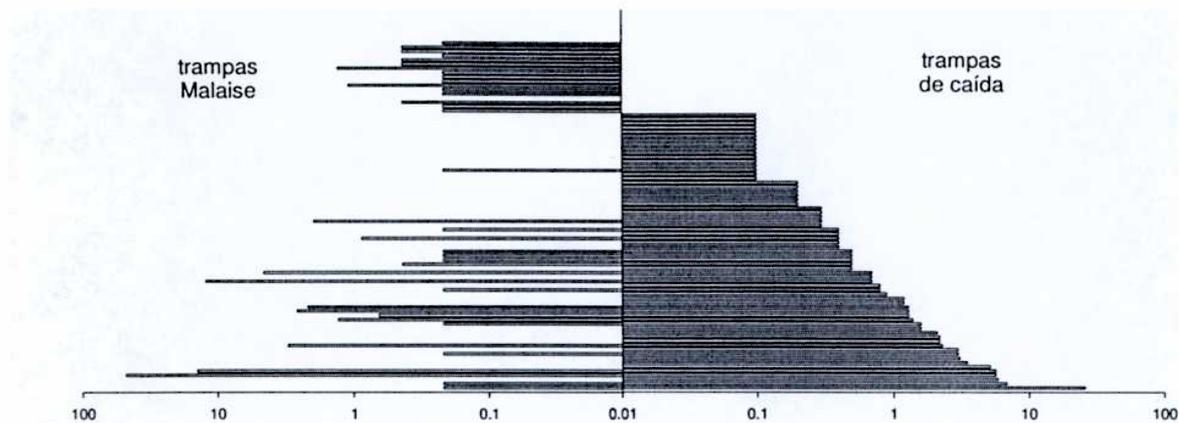


Figura 9. Comparación de los dos métodos de muestreo utilizados para arañas. El lado derecho de la figura muestra la abundancia relativa de las especies ordenadas de mayor (abajo) a menor (arriba) abundancia, capturadas en trampas de caída. Del lado izquierdo se muestra la abundancia relativa de las mismas especies capturadas en trampas Malaise.

Por último, la distribución de las abundancias relativas no es la misma para ambos métodos; mientras que las abundancias de las especies capturadas en trampas de caída se asemejan a una distribución de tipo serie logarítmica, al igual que la combinación de métodos, la distribución de las abundancias de las capturas de las trampas Malaise, se asemeja más a una serie geométrica (Fig. 10). Además el Alfa de Fisher calculado en base a las muestras de las trampas Malaise fue 10.3 ± 0.1 y 15.8 ± 1.0 para las trampas de caída. Esto indica que las muestras de las trampas Malaise son menos diversas que las de las trampas de caída y que capturan menor cantidad de especies con abundancias intermedias. El Alfa de Fisher para las muestras combinadas fue mayor (18.9 ± 1.1) que para ambos métodos en particular.

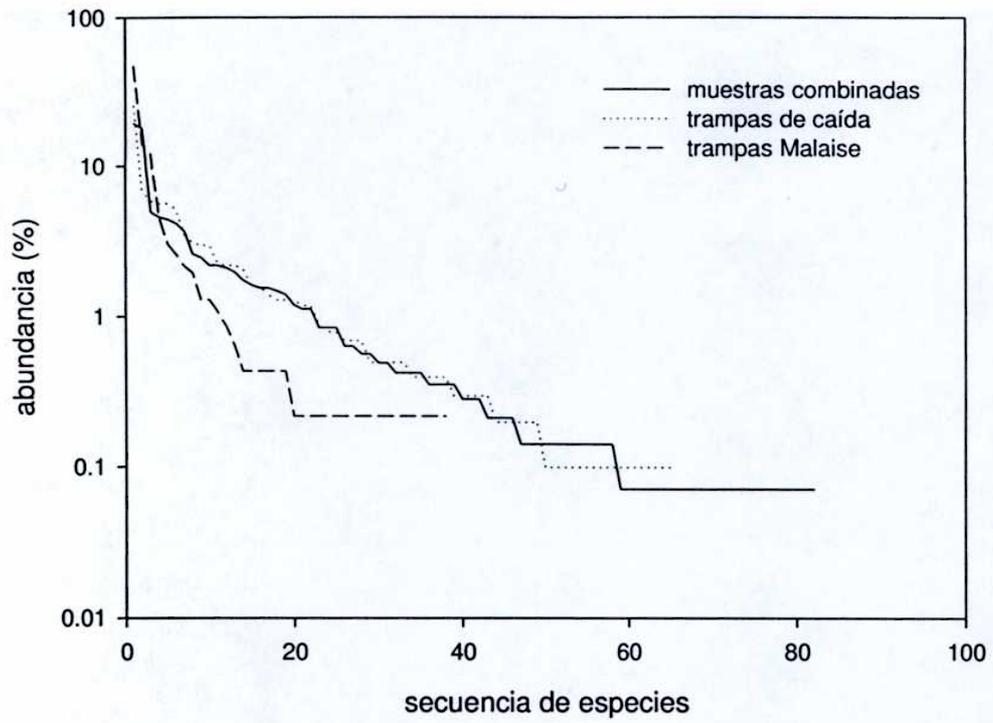


Figura 10. Abundancia relativa de las especies de arañas ordenas de mayor a menor abundancia para los dos métodos de muestreo utilizados (trampas de caída y trampas Malaise y para el conjunto de todas las muestras (ambos métodos combinados).

DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta la riqueza de especies observada y las estimaciones de riqueza obtenidas por extrapolación se puede suponer que el ensamble muestreado representa una buena proporción del ensamble real de artrópodos terrestres del área de estudio (entre un 86 - 96%). En los dos casos en que el número de especies para el área ya era conocido (familias Carabidae y Formicidae) las estimaciones obtenidas coincidieron con el número de especies capturadas (Sergio Roig Juñent IADIZA, Mendoza, y Fabiana Cuezco, Inst. M. Lillo, Tucumán, com. pers.). Esto permite suponer que en general las estimaciones son confiables

En este trabajo se obtuvieron estimaciones de riqueza de especies que son para algunos grupos la única medida de diversidad existente para el área de estudio. A pesar que la diversidad de artrópodos en el bosque andino patagónico es mucho mas baja que en otras regiones del país (e.g. Chaco, Selva Paranaense), se conoce poco sobre estos grupos en la región (Morrone & Coscarón 1998). En el caso de los carábidos las especies capturadas son las esperadas de acuerdo con el lugar de muestreo, con representantes de bosque subantártico y de la estepa (Sergio Roig-Juñent, com. pers.). En cuanto a los Staphylinidae, el número de especies capturadas representaría el 78% (88% según estimaciones por extrapolación) de las especies citadas por Newton & Thayer (2003) para las provincias de Chubut y Río Negro. Según este catálogo 8 especies serían nuevas citas para la Argentina (*Atheta araucana*, *A. chilensis*, *A. fogeli*, *Homalothricus nahuelbutensis*, *Loncovillius discoideus*, *Teratanytoma newton* y *Lordithion cf. unicolor*). Seguramente varias de las morfoespecies también constituyan nuevas citas, e incluso es probable que haya especies aún no descritas (Vladimir Gusarov Snow Entomological Hall, Univ. Kansas, com. pers)

Para el resto de los coleópteros se capturaron varias especies nuevas para la Argentina (*Dasydema anucella* Curculionidae, *Mordella abbreviata*, *M. erythrura*, *M. hieroglyphica*, *M. holosericea*, *Mordellaria scripta* Mordellidae y *Uleiota integricollis* Silvanidae, (Mario Elgueta, MNHN Santiago com. pers.). Esta última especie parece ser poco común y habitaría lugares muy húmedos (Mario Elgueta, com. pers.). El hecho de haber sido capturada en el sitio E1, cercano a un pequeño arroyo, apoyaría las observaciones de Elgueta. En el caso de las hormigas, no se capturó ninguna especie del género *Brachymyrmex*, aunque los métodos de muestreo

utilizados son potencialmente adecuados para su captura (Cuezzo com. pers). En cuanto a las dos especies de *Myrmelachista* se puede destacar que estas serían de las pocas citas desde su descripción en 1951, aunque son aparentemente comunes en este tipo de bosque (Fabiana Cuezzo, com. pers). En cuanto a las arañas, aparecieron ejemplares de especies nuevas de los géneros *Rubrius* (Amaurobiidae), *Platnickia* (Zodariidae), y probablemente también de *Tasata*, *Negayan* y *Coptoprepes* (Anyphaenidae). Además se colectaron ejemplares macho de algunas especies para las cuales eran aún desconocidos, como *Rubrius scottae* (Amphinectidae) y *Cybaeolus delfini* (Hahniidae). Finalmente, se registraron por primera vez para la Argentina especies hasta el momento sólo conocidas para Chile, como *Ctenophysis chilensis*, *Neomaso patagonicus*, *Neomaso abnormis*, *Rhabdogyna patagonica* (Linyphiidae) y *Theridion linairesense* (Theridiidae) y Brasil *Euryopis camis* (Theridiidae) (Cristian Grismado, MACN, Buenos Aires, com. pers). El número de especies estimado no es mucho más alto que el observado (78 vs. 95) pero hay que tener en cuenta que para la captura de este grupo se suelen utilizar otros métodos, como el batido de vegetación y búsqueda de telas. Entonces, es esperable que el número de especies de arañas en el área sea bastante más alto, teniendo en cuenta que otros métodos son necesarios para capturar otras especies. Las pendientes positivas a altos esfuerzos de muestreo de las curvas de acumulación de especies raras, pueden indicar que los métodos utilizados (trampas de caída y Malaise) capturan muchas especies, pero accidentalmente.

En cuanto al resto de los grupos colectados es muy poco lo que se puede inferir, ya que por una parte no fueron el foco de atención de este trabajo, y por otra no se consultó a especialistas. Sin embargo, habrá entre el material colectado algunas especies que nunca antes citadas para el país, debido a lo poco que se conoce la artropodofauna de la ladera oriental de los Andes del sur.

Dado que la validez de las estimaciones obtenidas por extrapolación esta aún en discusión (Longino *et al.* 2002) es importante evaluar la confiabilidad de las mismas para cada caso. En este trabajo, el desempeño de los estimadores fue analizado de varias maneras: principalmente, calculando la desviación de las estimaciones con respecto a la riqueza observada (MD y MSD), y teniendo en cuenta el patrón de acumulación de especies raras y la independencia de las estimaciones del esfuerzo de muestreo. En cuanto a la desviación de las estimaciones de los valores observados, en general se obtuvieron valores muy

bajos, indicando que las estimaciones son precisas y poco sesgadas (Palmer 1990). La acumulación de especies raras dependió del grupo analizado y del tipo de especie rara considerado. Por ejemplo, para los carábidos los *doubletons* y *duplicates* disminuyeron con el esfuerzo de muestreo, para los coleópteros en general los *singletons* y los *uniques* llegaron a una asíntota y para las hormigas todas las especies raras menos las *doubletons* aumentaron. A partir de estos resultados se podría esperar que el grado de correlación entre las estimaciones y los valores observados también difiriera entre grupos, pero en todos los casos las estimaciones fueron altamente dependientes del esfuerzo de muestreo. Dado que los índices se basan en el número de especies raras que se encuentran en las muestras y suponen que a medida que aumenta el número de muestras el número de especies raras disminuye (Colwell & Coddington 1994), al menos en el caso de los carábidos era esperable que las estimaciones se independizaran del esfuerzo de muestreo o que al menos la correlación fuera menor. Cuando esta independencia se alcanza, la riqueza estimada debe ser considerada la riqueza mínima esperada para el lugar de muestreo (Longino *et al.* 2002). Debido a las características propias de los ensamblajes de artrópodos (alto número de especies raras) es muy poco probable que se logre obtener una disminución en la acumulación de especies raras y por lo tanto estimaciones independientes del esfuerzo de muestreo (Longino *et al.* 2002).

Algunos de los resultados obtenidos en este trabajo (e.g. alta correlación entre las estimaciones y el esfuerzo de muestreo) son coincidentes con los resultados de otros en los estudios que estimaron la riqueza de especies a partir de muestras (e.g. Brehm 2003, Fisher 1999). Dado el estado experimental del uso de estimadores es importante analizar el desempeño de varios de ellos y seleccionar el que mejor se ajuste a los datos en cuestión (Colwell & Coddington 2002). Pero, a pesar de esto, es común encontrar en trabajos de diversidad en los que se selecciona un solo estimador *a priori* debido a las cualidades que se le asocian (e.g., Chao 1 en Brehm 2002 y ICE en Fisher 1999) y no se compara su desempeño con el de otro estimador. En el presente trabajo se comparó el desempeño de siete estimadores, eligiendo para cada conjunto de datos la estimación que en conjunto fuera más exacta y precisa. En la mayoría de los casos la estimación obtenida mediante el método "Bootstrap" fue la mejor (valores de MD y MSD más bajos). Este método ofrece las mejores estimaciones con respecto a otros métodos cuando el esfuerzo de muestreo es alto, además las estimaciones son poco variables y

bastante independientes de la frecuencia de especies raras (Poulin 1998, Walther & Morand 1998).

A pesar de las dificultades que existen cuando se quiere predecir un valor de riqueza a partir de muestras, hay que destacar que estas estimaciones son válidas para hacer comparaciones, ya que en general se pueden obtener altas correlaciones entre los valores de riqueza estimados y los observados. Aunque no es el caso de este trabajo, puede ocurrir que un ecólogo no quiera conocer el valor exacto de la riqueza de especies, y que en cambio sólo este interesado en conocer la relación que la riqueza pueda tener con un determinado tratamiento o variación ambiental. En este caso, la riqueza estimada no necesita estar cercana a la riqueza real, sino solamente estar positivamente correlacionada (Palmer 1990).

La proporción de especies raras fue mucho más alta para los órdenes Coleoptera y Araneae que para las familias analizadas. Esto es lógico porque los órdenes son más diversos. Dentro de las familias Carabidae, Staphylinidae y Curculionidae los porcentajes son similares, probablemente debido al uso de dos métodos de muestreo, que en conjunto obtienen una buena muestra de especies con diversos hábitos.

En el caso de los coleópteros, las trampas Malaise fueron más eficientes que las trampas de caída, capturando un mayor número de especies por individuo capturado; aunque la diversidad de las muestras, según el alfa de Fisher fue similar. Esto indica que con menor esfuerzo (número de individuos capturados) las trampas Malaise rinden más en número de especies y diversidad. Lo contrario se observó para las arañas; el mayor número de especies y diversidad se obtuvo con las trampas de caída. Pero hay que destacar, que tanto para los coleópteros como para las arañas, ambos métodos resultaron ser complementarios y las muestras de ambos métodos combinadas más diversas que las muestras provenientes de los métodos por separado. Esto indica que es necesario utilizar una variedad de estrategias de captura si lo que se pretende es inventariar la fauna de coleópteros y arañas. Por ejemplo, en el caso de las hormigas, las trampas Malaise capturaron un muy bajo número de individuos pero a pesar de ello, capturaron especies que por ser arborícolas no aparecieron en las muestras de trampas de caída.

En conclusión, mediante técnicas sencillas de muestreo es posible caracterizar con un alto grado de integridad un ensamble de artrópodos terrestres. A partir de muestras obtenidas mediante muestreos sistemáticos es posible obtener

estimaciones de riqueza para una determinada área de estudio. Lo interesante es que es posible evaluar la integridad de los muestreos y el grado de confiabilidad de las estimaciones de riqueza que de ellos se desprendan. Por otro lado, es posible evaluar la utilidad de diversos métodos de muestreo cuando se desea inventariar la artropodofauna de un área.



**IMPACTO DE *VESPULA GERMANICA*
SOBRE UN ENSAMBLE NATIVO DE ARTRÓPODOS
EN EL NO DE LA PATAGONIA**



INTRODUCCIÓN

Muchos autores han propuesto a las invasiones biológicas como una de las causas más importantes de la pérdida de biodiversidad, sin embargo sus hipótesis no siempre están apoyadas por datos experimentales (Bright 1998, Caughley 1994, Cronk & Fuller 1995, Diamond 1989, Elton 1958, Gurevitch & Padilla 2004, Pimm & Gilpin 1989). Frecuentemente se supone que las correlaciones implican causalidad y no se consideran otros factores que pueden actuar simultáneamente con una invasión, los cuales eventualmente también contribuyen a la declinación de las especies (Gurevitch & Padilla 2004).

Asimismo la mayoría de los trabajos sobre invasiones biológicas se han enfocado (1) sobre las características que determinan una invasión exitosa (e.g. capacidad de dispersión, dieta, plasticidad fenotípica, etc.) (Lawton & Brown 1986) y (2) sobre especies que han sido introducidas intencionalmente (e.g. para control biológico), dejando de lado el estudio de las introducciones no intencionales y su potencial impacto sobre las especies nativas en ambientes naturales.

La forma de determinar un impacto de las especies exóticas sobre los ensamblajes nativos también puede presentar inconvenientes. Este tipo de estudios, posiblemente debido a su complejidad, ha sido tradicionalmente realizado comparando un sitio antes y después de una invasión, o comparando al mismo tiempo diferentes sitios con y sin el invasor presente (e.g. Holway 1998, Porter & Savignano 1990, Vanderwoude *et al.* 2000). Sin embargo, este enfoque puede arribar a conclusiones sesgadas, ya que cambios en la estructura de los ensamblajes locales también pueden deberse a variaciones naturales en las características del hábitat entre los sitios invadidos y aún no invadidos. Una forma más rigurosa de analizar el efecto de invasiones sobre las especies locales es mediante manipulaciones experimentales, en donde aplicando diferentes técnicas se excluye a la especie exótica y se analiza cómo dicha exclusión afecta el ensamblaje nativo (e.g. Cook 2003).

Además, la posibilidad de detectar un efecto puede depender de la escala temporal y espacial a la cual se trabaje. Es común que los estudios sobre el impacto de las invasiones biológicas no tengan en cuenta las variaciones espaciales y temporales, tanto de la abundancia del invasor como de las variables respuesta (e.g. riqueza y abundancia de especies nativas). En consecuencia, los estudios más

convenientes serán aquellos que incorporen réplicas temporales y espaciales a fin de realizar comparaciones de tipo impacto/control logradas experimentalmente (Ej. agregando o removiendo el invasor de una comunidad) (Parker *et al.* 1999, Holway *et al.* 2002).

Pese a que no existe una forma general de evaluar el impacto de una especie invasora, dicho impacto puede ser medido sobre cinco niveles diferentes (Parker *et al.* 1999): 1) nivel individual (e.g. crecimiento, capacidad reproductiva), 2) nivel genético (e.g. hibridización), 3) nivel poblacional (e.g. abundancia, crecimiento poblacional), 4) nivel de comunidad (e.g. riqueza, abundancia y composición de especies) y 5) nivel de ecosistema (e.g. disponibilidad de nutrientes, productividad primaria). En general el nivel más estudiado, tanto en peces e invertebrados de agua dulce y marinos como en plantas e invertebrados terrestres, fue el poblacional, determinándose principalmente variaciones en abundancia y cobertura porcentual de la especie blanco. El nivel de comunidad solo fue estudiado con cierta intensidad en plantas, mientras que poco en invertebrados terrestres (ver revisión en Parker *et al.* 1999). Cuando este nivel es analizado, generalmente se hace hincapié en la riqueza de especies. En general, se supone que los invasores reducen el número de especies de una comunidad (e.g. Braithwaite & Lonsdale 1987), pero puede ocurrir lo opuesto (e.g. Cohen & Carlton 1998). En algunos casos, también se analizaron otras características de la comunidad como la equitatividad o diversos índices de diversidad (e.g. Holmes & Cowling 1997). A pesar de que los índices son comparables entre comunidades, reducen la información, dejando de lado características importantes como la composición de especies (Parker *et al.* 1999).

Como expresé anteriormente, la variable más estudiada a nivel de comunidad es la riqueza de especies, a pesar de que la abundancia y composición también pueden variar como consecuencia de una invasión. Un invasor puede disminuir la abundancia de todas las especies de una comunidad sin disminuir su diversidad o puede tener efectos diferentes sobre distintas especies, modificando la composición de la comunidad invadida sin afectar la riqueza general.

Por otro lado, un enfoque interesante es tratar de detectar "bioindicadores", cuya presencia o ausencia reflejen cambios que ocurren a nivel de la comunidad o inclusive ecosistema. Varios grupos pertenecientes a diversos taxa se han utilizado como bioindicadores a nivel comunitario, incluyendo aves (Burger 1997), arañas (Maelfait & Baert 1997) hormigas (Andersen 1997) y micorrizas (Leyval *et al.* 1997).

El impacto de un invasor sobre una comunidad puede ser negativo, positivo o neutro y producirse mediante procesos directos y/o indirectos. Los procesos directos involucran la competencia, la depredación y la transmisión de enfermedades (Dickman 1992), mientras que los procesos indirectos en general están mediados por las cadenas tróficas (e.g. Spiller & Schoener 1994). En el caso de la depredación, un invasor puede consumir especies nativas hasta el punto de reducir significativamente su abundancia o extinguiirlas (Atkinson 1989). Por otro lado, la competencia puede ocurrir cuando un invasor ocupa el nicho de especies nativas ecológicamente similares (comparten presas, territorios, etc). Si la especie invasora es competitivamente superior, entonces puede disminuir la abundancia o erradicar a algunas especies nativas (Brown & Moyle 1991).

Impacto de insectos sociales invasores

Varias especies de hormigas, avispas y abejas han demostrado ser invasoras exitosas, colonizando nuevas áreas en todo el mundo. Frecuentemente, cuando estas especies se establecen, causan pérdidas económicas al afectar cultivos y dificultar actividades al aire libre. Por ejemplo, las termitas pueden destruir construcciones, las avispas suelen afectar la apicultura y las hormigas pueden interferir con programas de control biológico (Moller 1996).

Además, estos insectos sociales tienen la capacidad de impactar sobre las comunidades invadidas debido a que son polívoros y porque sus características reproductivas y de dispersión los hacen invasores efectivos (Moller 1996). Estas especies pueden modificar la composición de especies de la comunidad que los recibe y este impacto tiene el potencial de producir cambios en el funcionamiento del ecosistema (Howarth 1985, Wojcik 1994, Moller 1996, Vitousek 1990). El caso más estudiado es el de las hormigas, especialmente el de los géneros *Linepithema*, *Solenopsis* e *Iridomyrmex*. El efecto más habitual de las hormigas invasoras sobre las especies de hormigas nativas es el desplazamiento competitivo, pudiendo reducir la abundancia de las especies locales en un 90% (e.g. Porter & Savignano 1990). Por otro lado, dado que las hormigas cumplen diversas funciones ecológicas, las hormigas invasoras también pueden interactuar con otros taxa (e.g. invertebrados), afectándolos negativamente (e.g. Russell Cole *et al.* 1992). El análisis del impacto de las hormigas invasoras sobre la comunidad nativa de hormigas y otros artrópodos

se realizó en general, comparando sitios invadidos y no invadidos (pareados), con muestreos de un año de duración y a una pequeña escala espacial (m²) (e.g. Kaspari 2000, Holway 1998, Porter & Savignano 1990). Las variables del ensamble analizadas fueron en general riqueza y abundancia de especies. En la minoría de los casos el enfoque fue experimental o abarcó una escala espacial y temporal mayor (varias hectáreas y años, Sanders *et al.* 2003, Cook 2003). En todos estos trabajos se encontraron cambios en riqueza y/o abundancia de especies y en general los autores concluyeron que cuando las hormigas invaden nuevas áreas tienen un efecto negativo sobre los ensambles de especies locales.

Otro caso de un insecto social invasor es el de la abeja melífera europea (*Apis mellifera*), que cuando es introducida en nuevas áreas por el hombre con fines productivos tiene la capacidad de establecer poblaciones silvestres. El caso más espectacular es el de *Apis mellifera scutellata*, una raza africana que fue introducida en Brasil en 1956 por el genetista Warwick E. Kerr con el fin de lograr híbridos mejor adaptados al clima y la vegetación neotropical (Kerr 1967). Al año siguiente, 26 reinas de esa raza se liberaron accidentalmente en la selva y desde entonces los híbridos africanizados se han expandido hacia el norte del continente a una velocidad de 330 - 500 Km por año (Winston 1987). Tanto la abeja melífera europea como los híbridos africanizados, compiten por néctar y polen con especies de polinizadores silvestres, y pueden provocar cambios dramáticos en la abundancia y composición de especies nativas (Schaffer *et al.* 1983, Moller 1996, Paini 2004).

Por otro lado, las avispas del género *Vespula* también son buenas invasoras y tienen la capacidad de impactar sobre los ensambles que invaden. Las avispas de este género pueden alcanzar altas abundancias en las áreas invadidas, por ejemplo 10000 obreras/ha (Beggs 2001). En el caso particular de Nueva Zelanda estas avispas consumen exudados de homópteros que también son un recurso alimenticio importante para aves y otros artrópodos. El consumo de este recurso por parte de las avispas alcanza el 90% durante cinco meses al año y altera el comportamiento de al menos tres especies de aves, aunque se desconoce si también afecta su supervivencia o reproducción (Beggs 2001). En el caso de los invertebrados que también utilizan este recurso, es esperable que las avispas los excluyan, afectando de esta manera la composición de la comunidad (Beggs 2001). Por otro lado, se ha calculado que estas avispas consumen la misma cantidad de artrópodos que la fauna nativa de aves insectívoras en Nueva Zelanda (Harris 1991). Además, algunos

estudios experimentales demostraron que la supervivencia de distintos tipos de orugas y arañas está fuertemente afectada por la depredación de avispas del género *Vespula* (Beggs & Rees 1999, Toft & Rees 1998). Según estos estudios, la abundancia de avispas debe reducirse entre un 80% y 90 % para asegurar la conservación de especies vulnerables de artrópodos, aunque niveles inferiores pueden proteger a especies no vulnerables (e.g. con altas tasas reproductivas o con baja superposición temporal). También existen evidencias empíricas que indican que la abundancia de ciertas especies de lepidópteros puede reducirse significativamente debido a la invasión de avispas *Vespula* en Nueva Zelanda (Beggs 2001). Pero es probable que estas avispas no alcancen a erradicar especies presa, sino solamente a reducir su abundancia (Beggs 2001). Esto puede deberse a que las avispas pueden cambiar de presa cuando la abundancia de las mismas disminuye (Harris 1991, Sackmann *et al.* 2000).

En el NO de la Patagonia, *Vespula germanica* se ha convertido en uno de los insectos depredadores más abundantes (Farji-Brener & Corley 1998, D'Adamo *et al.* 2002). En esta región, la dieta de la avispa incluye al menos nueve órdenes de artrópodos que representan el 79% de su dieta. Los grupos mas consumidos son arañas, larvas de coleópteros y lepidópteros y otras avispas (Sackmann *et al.* 2000). Estos datos, junto con la ausencia de depredadores y parásitos que puedan controlar sus poblaciones, permiten suponer que *Vespula germanica* puede afectar los ensambles nativos de artrópodos en el NO de la Patagonia.

El objetivo de este capítulo es comparar la riqueza, abundancia y composición de especies de diversos grupos de artrópodos entre sitios donde la abundancia de *Vespula germanica* se redujo experimentalmente durante tres años y sitios control.

Hipótesis

1) Dado que *Vespula germanica* depreda y/o compite potencialmente más con algunos grupos de artrópodos que otros, su efecto sobre diferentes taxa varia según estos grupos sean presa y/o competidores de la avispa.

Predicciones

- a) Dado que las arañas pueden ser tanto presa (con alta frecuencia) como competidoras de *Vespula germanica* serán el grupo que mostrará una mayor variación en al menos una variable respuesta (riqueza, abundancia o composición de especies).
- b) Dado que los carábidos y algunas especies de hormigas son potenciales competidores de *Vespula germanica*, alguna de las variables respuesta de estos grupos variará entre sitios en que se excluya la avispa y sitios control.
- c) Dado que las larvas de los órdenes Lepidoptera y Coleoptera (en menor proporción que las arañas) son consumidas por *Vespula germanica*, estos grupos mostrarán variaciones en al menos alguna de las variables respuesta.
- d) La riqueza y abundancia del suborden Apiformes variará entre sitios tratamiento y control dado que algunas especies de este grupo forman parte de la dieta de *Vespula germanica* y ésta además, visita flores para obtener néctar.
- e) La riqueza y abundancia de los órdenes Orthoptera, Blattaria, Dermaptera y Homoptera no variará entre los sitios con exclusión de *Vespula germanica* y sitio control, ya que no son presa (o si lo son, en baja frecuencia, e.g. Dermaptera) ni son potenciales competidores de la avispa.



METODOS

Se seleccionaron 10 sitios en la Reserva Natural Loma del Medio, El Bolsón. En 5 de esos sitios (sitios exclusión) se redujo la abundancia de avispas mediante el uso de cebos tóxicos y los 5 sitios restantes se usaron como control. La disposición de los sitios y las características del área de estudio se describen en el Capítulo 3.

Muestreo de artrópodos terrestres

Para determinar la abundancia relativa de artrópodos terrestres en todos los sitios se utilizaron dos técnicas diferentes: trampas de caída (pitfall) para artrópodos caminadores y trampas de intercepción (Malaise) para insectos voladores (incluyendo a *Vespula germanica*). En cada sitio se colocaron 9 trampas de caída, ubicadas en una grilla de 5 x 5 m (100 m²), y una trampa Malaise. Se realizaron cuatro muestreos por año (enero, febrero, marzo y abril) durante tres años con ambos tipos de trampa. Además, en los años 2003 y 2004 se agregó un muestreo con trampas Malaise en el mes de diciembre para monitorear solamente la abundancia de *Vespula germanica*. En el Capítulo 3 se describen los detalles de los métodos de muestreo.

Procesamiento de las muestras e identificación de los artrópodos capturados

De las muestras de trampas de caída se separaron todos los ejemplares de los órdenes Coleoptera, Homoptera, Dermaptera, Blattaria, Hemiptera y Araneae y de la familia Formicidae, mientras que de las muestras de las trampas Malaise se separaron ejemplares de los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Araneae, del suborden Apiformes y de la familia Formicidae. Cada grupo se fue separando en unidades taxonómicas cada vez menores hasta llegar a morfoespecies o especies. En el Capítulo 3 se describen los detalles de los métodos usados para la determinación de especies.

Control de la abundancia de avispas

En 5 de los sitios se redujo la abundancia de *Vespula germanica* durante tres años mediante la colocación de cebos tóxicos en las siguientes fechas: el 16 de febrero 2002, el 26 de febrero y 4 de marzo 2003 y el 6 y 13 de marzo 2004 . Los cebos tóxicos siempre se colocaron entre los muestreos de febrero y marzo. Las estaciones de alimentación (Foto 1, ver Capítulo 2 para descripción) se colocaron en el campo de forma sistemática, en una grilla de 20 x 50 m abarcando una superficie total aproximada de 80 hectáreas cada vez. Los cebos se prepararon mezclando fipronil 0.1% con carne vacuna picada. Cada aplicación de cebos tóxicos se realizó por la mañana y en forma simultánea en los 5 sitios de exclusión. Los sitios restantes no fueron tratados y se usaron como controles (ver Fig. 1 del Capítulo 3).



Foto 1. Estación de alimentación para avispas fabricada a partir de una botella plástica de 500 ml con ambos extremos cortados. Las estaciones se colocaron en los árboles a una altura promedio 1.5 m. Este diseño permite el libre acceso de las avispas al cebo tóxico y dificulta el acceso de las aves carroñeras y hormigas, que son los grupos no blanco que pueden visitar los cebos.

Análisis de los datos

1) Abundancia

La variación en la abundancia de avispas en la Reserva Forestal Loma del Medio se analizó con un ANOVA de medidas repetidas. El factor (fijo) entre grupos fue la exclusión de avispas (control vs. tratamiento) y el factor de medidas repetidas fueron los 16 meses de muestreo. Los datos se transformaron ($x = \log(x + 1)$) para cumplir con el supuesto de homocedácea.

Las variaciones de la abundancia de los distintos grupos taxonómicos se analizaron mediante ANOVA de medidas repetidas. Para cada grupo taxonómico se realizó un análisis independiente. En cada análisis, el factor entre grupos fue la exclusión de avispas (control vs. tratamiento) y el factor de medidas repetidas fueron los 12 meses de muestreo. Los datos se transformaron ($x' = \log(x + 1)$) para cumplir con el supuesto de homocedácea.

También se analizó la variación de la diferencia de la abundancia promedio (el promedio de los sitios exclusión menos el promedio de los sitios control) para los 12 meses de muestreo mediante correlaciones de Spearman. Esta prueba permitió determinar si a lo largo del tiempo la diferencia entre los promedios de los sitios control y exclusión se mantuvo constante, aumentó o disminuyó y por lo tanto completó la información obtenida de los resultados del término de la interacción en los ANOVA de medidas repetidas.

Debido a que se realizaron múltiples pruebas sobre el mismo conjunto de datos el nivel de significancia (alfa) para cada prueba se ajustó según el método de Benjamini & Hochberg (Verhoeven *et al.* 2005, ver Apéndice C).

2) Riqueza

Debido a que las estimaciones de riqueza pueden estar sesgadas por diferencias en el número de individuos capturados, y estas deberse a variaciones ambientales más que a diferencias en la composición de especies, la riqueza se estimó mediante rarefacción (curvas aleatorizadas de Coleman, ver análisis de datos en Capítulo 3). Dado que la abundancia de los diversos grupos analizados mostró un patrón de variación estacional, siendo mayor en los meses de enero y febrero y muy baja en los meses de marzo y abril, se comparó la riqueza rarefaccionada de los

meses de enero y febrero (los datos de cada sitio se sumaron) para los tres años de muestreo. De esta manera, el valor de riqueza obtenido para el año 2002 correspondió al valor pre-exclusión. Las comparaciones del valor de la riqueza se realizaron para el mismo nivel de individuos capturados.

También se analizó la variación de la diferencia de la riqueza promedio (el promedio de los sitios exclusión menos el promedio de los sitios control) para los 12 meses de muestreo mediante correlaciones de Spearman. Al igual que para la abundancia, esta prueba permitió determinar si la diferencia en la riqueza bruta promedio entre sitios exclusión y control se mantuvo constante a lo largo de los tres años o si aumentó o disminuyó.

3) Índice de diversidad alfa de Fisher

Para tener una medida de diversidad calculó el Alfa de Fisher para los mismos grupos y datos para los que se calcularon las curvas de rarefacción de Coleman. Los índices para cada grupo se compararon para un mismo nivel de individuos capturados, porque se detectó una correlación positiva entre los valores del índice y el número de individuos capturados (e.g. $R_s = 1$). Para facilitar la interpretación, los índices de los sitios exclusión y control para los tres años se graficaron, de la misma forma que se hizo para analizar la posible interacción del tratamiento y el tiempo para la riqueza rarefaccionada.

Debido a que la abundancia de avispas no se redujo significativamente en los sitios E4 y E5 en el año 2003, los análisis correspondientes a la variación de la abundancia, riqueza y diversidad de los diversos grupos taxonómicos en sitios exclusión y control se relizaron incluyendo y excluyendo los datos provenientes de los mismos de los análisis. En caso de existir diferencias entre los análisis se mostrarán ambos resultados, mientras que de no existir diferencias se mostrarán los resultados los correspondientes a la totalidad de los datos.

4) Composición de especies

Para analizar las variaciones en la composición de especies entre sitios con y sin exclusión de avispas en los tres años de muestreo se realizaron ordenamientos mediante Análisis de Correspondencia (CA) para los distintos grupos taxonómicos. Los ordenamientos se realizaron con los datos correspondientes a los meses de

enero y febrero sumados, por lo que el ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión. En cada análisis se incluyeron los 10 sitios (casos) y la totalidad de morfos de cada grupo (variables, Tablas 2, 3 y 4 en Capítulo 3 y Tabla 4 este Capítulo). En algunos casos, se eliminaron especies del análisis que, por estar presentes en un solo sitio y en alta abundancia dificultaban la interpretación de los resultados. Para realizar el ordenamiento de los sitios en base a la composición de especies del orden Coleoptera del año 2004 se eliminó del análisis la morfoespecie *Chiliotis* sp., para el ordenamiento correspondiente al orden Araneae del año 2003 se eliminaron los morfos *Tasata* sp. y *Laminacauda plagiata*, y para el ordenamiento de la familia Formicidae del año 2002 se eliminó *Lasiophanes valdiviensis*.

Para comparar los ordenamientos de los diferentes años se realizaron correlaciones de Spearman entre las coordenadas de los sitios de los distintos pares de ordenamientos. Si la correlación entre las coordenadas de los sitios en un eje y las coordenadas de los mismos sitios en el mismo eje de otro ordenamiento es significativa, entonces se puede suponer que el ordenamiento es similar. A partir de los análisis de correspondencia se detectaron las especies responsables de la separación de los sitios en cada eje, para las cuales se analizó la variación de su abundancia a lo largo de los tres años de muestreo en los sitios control y tratamiento. El análisis de la variación de la abundancia se realizó mediante ANOVAs de medidas repetidas, siendo el factor entre grupos la exclusión de avispas (control vs. tratamiento) y el factor de medidas repetidas los 12 meses de muestreo. De los diversos métodos de ordenamiento multivariados se eligió el CA ya que permite ordenar tablas de frecuencias de especies con muchas filas (casos) y/o columnas (variables), representándolos en pocas dimensiones (dos en este trabajo). Este método es particularmente eficiente para ordenar tablas de frecuencias de ensambles de artrópodos (Brehem 2003).

RESULTADOS

Control de la abundancia de *Vespula germanica*

La abundancia de *Vespula germanica* en los sitios donde se aplicaron cebos tóxicos se redujo significativamente con respecto a los sitios control ($F = 7.81$, $df = 1$, $p = 0.03$; Fig. 1A). La diferencia en las capturas acumuladas de avispas entre los sitios control y exclusión al final de los tres años fue de 44.6% (Fig. 2A). La abundancia de avispas no difirió en sitios de exclusión y control antes de comenzar el tratamiento con cebos tóxicos (para enero Fisher LSD Test, $p = 0.5$ y febrero: $p = 0.6$, Fig. 1 A).

En el año 2002 la reducción porcentual en las capturas de avispas acumuladas a partir del tratamiento con cebos tóxicos fue de 80 % (Fig. 2A); por otro lado la abundancia de avispas en los sitios control fue significativamente mayor que en los sitios exclusión en los meses de marzo y abril (Fisher LSD Test, $p = 0.01$). Mientras que durante todo el año la abundancia de avispas en los sitios exclusión se mantuvo muy por debajo del umbral de daño ecológico (18.2 - 19.6 avispas/trampa/semana, Beggs & Rees 1999, Toft & Rees 1998), en los meses de marzo y abril la abundancia de avispas en los sitios control superó dicho umbral (Fig. 1A).

En el año 2003, la reducción porcentual en las capturas de avispas acumuladas a partir del tratamiento con cebos tóxicos fue solo del 27.6 % (Figs. 1A y 2A); esta baja efectividad del tratamiento se debe a que en dos de los cinco sitios exclusión (E4 y E5) la colocación de cebos tóxicos no fue efectiva (ver nota al pie de página). Eliminando estos dos sitios del análisis la reducción porcentual de las capturas de avispas acumuladas asciende a 85.6%, mientras que la reducción al cabo de los tres años asciende a 54% (Fig. 1B y 2B). Teniendo en cuenta la totalidad de los sitios, en el mes de marzo la abundancia de avispas en las exclusiones fue significativamente menor que en los controles (Fisher LSD Test, $p = 0.03$, Fig. 1A).

Nota: El fracaso de la exclusión de avispas en el año 2003 en los sitios E4 y E5 pudo haberse debido a la geografía del sitio, junto con algún otro factor (e.g. baja atractividad del cebo en el momento de la oferta, fuentes alternativas de recursos, etc.). Estos sitios están ubicados en un faldeo con una pendiente muy pronunciada y al borde del cauce encañonado del Arroyo del Medio, lo que obligó a disponer los cebos tóxicos en un área de forma longitudinal, aumentando la probabilidad de re-invasión del área por avispas provenientes de zonas adyacentes no envenenadas.

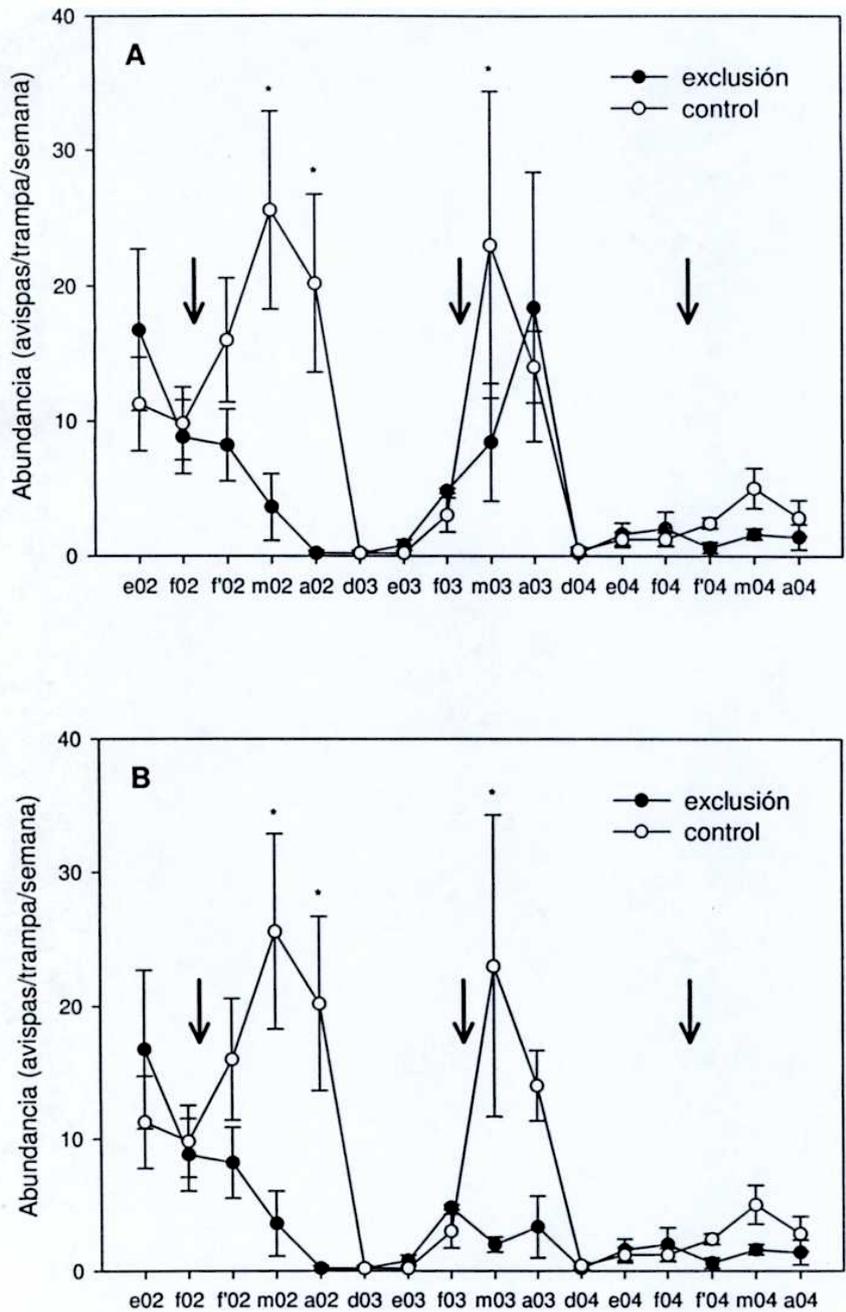


Figura 1. Abundancia de avispas a lo largo de los 3 años de muestreo en sitios de exclusión y sitios control. A) Todos los sitios incluidos, B) sin E4 y E5 a partir de marzo 2003. Las barras corresponden al error estándar de las medias, las flechas indican los momentos de aplicación de cebos tóxicos en los sitios exclusión y los asteriscos marcan las diferencias significativas en la abundancia de avispas entre los sitios tratamiento y control (Fisher LSD Test).

En cuanto al umbral de daño ecológico, para el mes de marzo la abundancia de avispas en los sitios control estuvo por encima de este valor, mientras que en los sitios exclusión no (Fig. 1A). En el mes de abril, tanto en sitios exclusión como control las capturas de avispas superaron el umbral de daño ecológico (Fig. 1A). Eliminando los sitios E4 y E5 del análisis, en el mes de marzo la abundancia de avispas fue mayor en los sitios control que tratamiento y superó daño ecológico, mientras que las capturas en los sitios de exclusión nunca superaron dicho umbral (Fig. 1B).

En el año 2004 la abundancia de avispas fue naturalmente baja en toda el área de estudio, es por eso que la diferencia en las capturas acumuladas entre tratamientos y controles fue del 56% (Fig. 1A y 2A). A pesar de que se observaron avispas removiendo cebo tóxico en los sitios exclusión, al estar deprimida la abundancia en los controles el efecto del envenenamiento fue menor que en los años anteriores. Durante este año la abundancia de avispas, tanto en los sitios exclusión como en los sitios control nunca sobrepasó el umbral de daño ecológico. Tampoco fueron significativas las diferencias en la abundancia de avispas entre sitios exclusión y control a lo largo de todo la temporada de vuelo de las avispas (Fig. 1A y 2A).

La variación de la abundancia de avispas a lo largo del tiempo en los sitios de exclusión y control fue diferente ($F = 3.88$, $df = 15$, $p < 0.001$, Fig. 1A). Mientras que en los años 2002 y 2003 la abundancia en los sitios control fue mayor en los meses de marzo y abril que en diciembre, enero y febrero (comparaciones a posteriori Fisher LSD alfa = 0.05), en los sitios exclusión estos picos se suprimieron mediante la aplicación de cebos tóxicos (comparaciones a posteriori Fisher LSD alfa = 0.05, Fig. 1A y 1B).

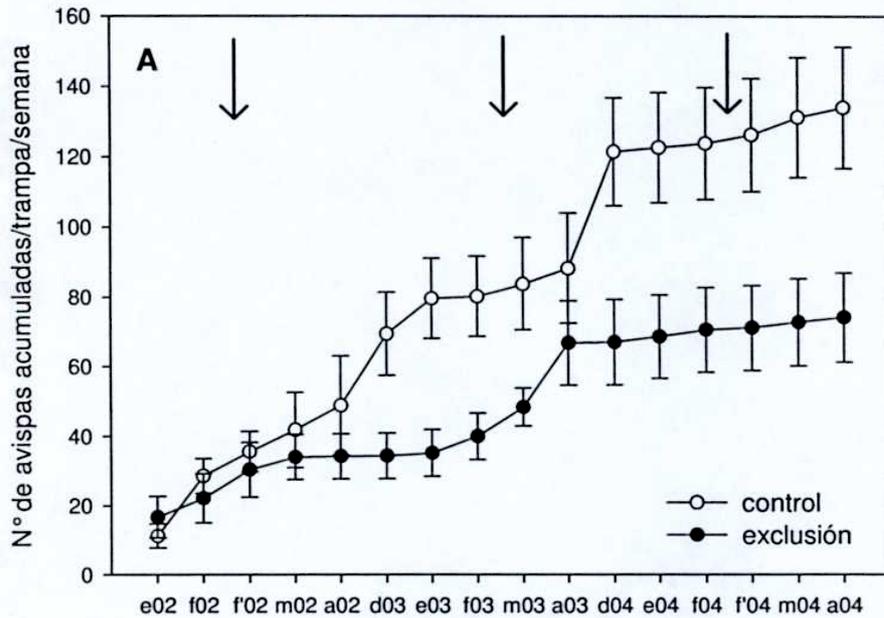
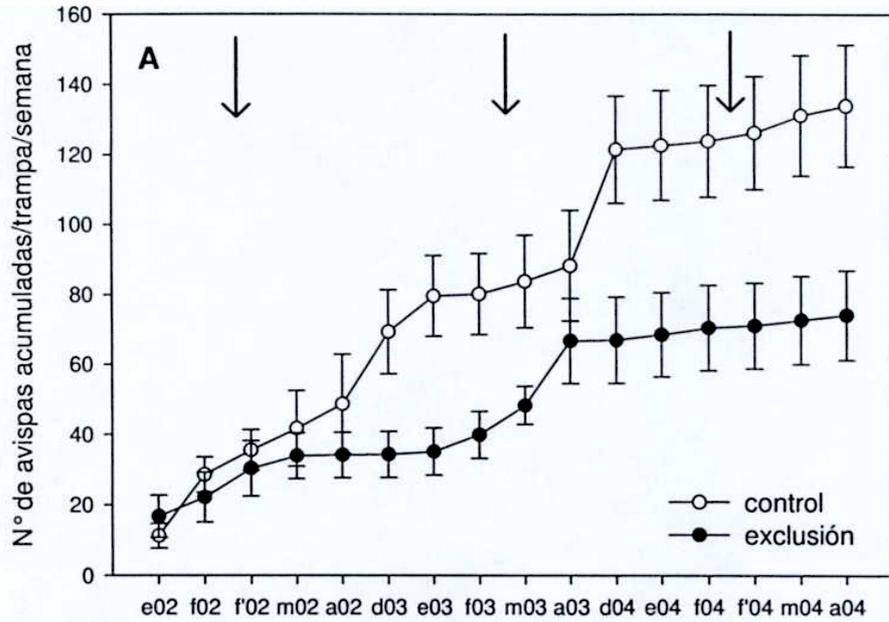


Figura 2. Capturas acumuladas de avispas a lo largo de 3 años de muestreo en los sitios exclusión y control. A) Todos los sitios incluidos, B) sin E4 y E5 a partir de marzo 2003. Las barras corresponden al error estándar de las medias, las flechas indican los momentos de aplicación de cebos tóxicos en los sitios exclusión.

Efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble de artrópodos

Variación de la abundancia entre sitios control y exclusión

La exclusión de *Vespula germanica* no afectó la abundancia del ensamble tomado en conjunto (todos los grupos sumados). Además, la variación de la abundancia entre sitios control y sitios en los que la avispa fue excluida fue similar (Tabla 1, Fig. 3). Finalmente, la diferencia de la abundancia promedio entre sitios exclusión y control no varió a lo largo del tiempo (Tabla 2).

Tabla 1. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas para el análisis de la variación de la abundancia del ensamble de artrópodos tomado en conjunto (General) y los diferentes grupos taxonómicos que lo componen. Los p indicados en negrita son menores que el alfa corregido mediante el método de Benjamini & Hochberg (ver Apéndice C para consultar los valores) y por lo tanto las diferencias son significativas. Se indican la abundancia promedio para los sitios exclusión y control y su error estándar.

Taxon	Tratamiento		Tiempo		Interacción		Abundancia	
	F _(1, 8)	p	F _(11, 88)	p	F _(11, 88)	p	Control	Exclusión
General	0.05	0.84	13.09	<0.001	1.41	0.18	176.2 ± 18.4	228.7 ± 31.2
Coleoptera	3.71	0.09	6.79	<0.001	2.18	0.02	36.7 ± 4.9	93.4 ± 15.6
Formiciadae	1.31	0.28	5.18	<0.001	1.26	0.25	59.5 ± 7.8	57.4 ± 11.3
Araneae	8.23	0.02	16.86	<0.001	0.58	0.84	13.1 ± 1.2	10.4 ± 1.3
Apiformes	5.16	0.05	6.71	<0.001	1.72	0.08	2.4 ± 0.5	0.9 ± 0.3
Lepidoptera	2.97	0.12	8.86	<0.001	1.05	0.40	42.3 ± 11.6	24.7 ± 5.3
Blattaria	11.00	0.01	8.76	<0.001	3.94	<0.001	0.6 ± 0.2	10.1 ± 2.8
Hemiptera	1.71	0.22	11.68	<0.001	1.96	0.04	4.1 ± 1.2	8.8 ± 2.5
Homoptera	15.19	0.004	2.06	0.03	0.51	0.88	14.0 ± 2.8	2.4 ± 0.5
Orthoptera	1.56	0.24	4.16	<0.001	1.03	0.42	1.7 ± 0.4	1.2 ± 0.5
Dermaptera	17.14	0.003	20.10	<0.001	3.70	<0.001	2.7 ± 0.6	19.2 ± 4.0
Carabidae	0.61	0.45	17.08	<0.001	2.70	0.05	13.4 ± 3.9	36.8 ± 11.0

Para los órdenes Coleoptera, Araneae, Lepidoptera, Hemiptera, Homoptera, Orthoptera, el suborden Apiformes y las familias Formicidae y Carabidae, los resultados fueron similares que para el ensamble en general (Tabla 1 Fig. 4 y 5). En ningún caso la exclusión de avispas afectó la abundancia de estos grupos, ni la variación de la misma a lo largo del tiempo. Además, para estos grupos, la diferencia de la abundancia promedio entre sitios exclusión y control, no varió a lo largo de los tres años de muestreo (Tabla 2). Para los órdenes Coleoptera Hemiptera y Homoptera y la familia Carabidae, los picos de abundancia en los sitios de exclusión fueron más pronunciados que en los sitios control, sin embargo, estos picos de abundancia (años 2003 y 2004) no sobrepasaron el del año pre-exclusión (2002, Fisher LSD $p > 0.05$ para todas las comparaciones, Fig. 5). Además, en los sitios control, la abundancia post-exclusión también mantuvo valores similares al los pre-exclusión (Fisher LSD $p > 0.05$ para todas las comparaciones, Fig. 5).

Finalmente, abundancia del orden Blattaria fue similar en sitios exclusión y control, mientras que la abundancia del orden Dermaptera fue mayor en sitios exclusión que en sitios control (Tabla 1, Fig. 5). La variación de la abundancia a lo largo del tiempo entre sitios exclusión y control difirió para ambos órdenes, aunque la diferencia de la abundancia promedio en sitios exclusión y control se mantuvo constante a lo largo del tiempo (Tabla 2). Antes de comenzada la exclusión de avispas ya existían diferencias en la abundancia de estos órdenes entre sitios control y exclusión, siendo mayor la abundancia en los sitios exclusión que control, donde ambos órdenes fueron siempre escasos (comparaciones a posteriori Test de Fisher LSD $\alpha = 0.05$). Entonces, mientras que en los sitios exclusión, donde los órdenes son abundantes, la abundancia mostró variaciones temporales típicas, en los sitios control estas variaciones fueron inexistentes porque el orden prácticamente también lo es. Es por esta diferencia tan acusada, que existía antes de aplicado el tratamiento de cebos tóxicos, que el patrón observado no puede atribuirse a la exclusión de *Vespula germanica*.

Por otro lado, la variación de la abundancia a lo largo del tiempo fue significativa para todos los grupos indicando la existencia de una marcada variación estacional (Tabla 1). Para la mayoría de los grupos analizados, la abundancia fue mayor en los meses de enero y febrero que en los meses de marzo y abril (comparaciones a posteriori Fisher LSD, $\alpha = 0.05$, Figs. 3, 4 y 5).

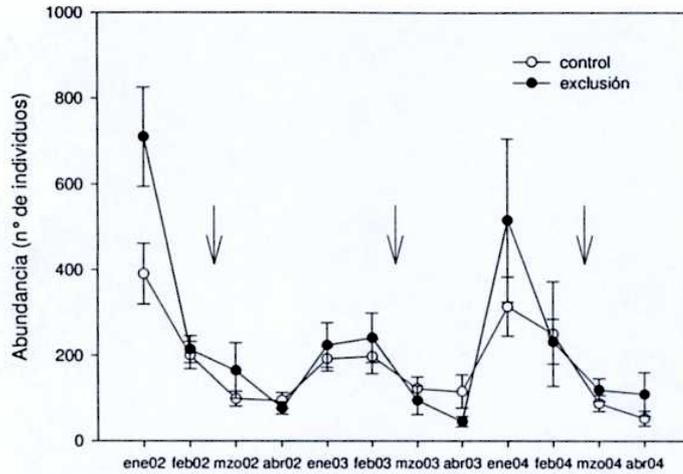


Figura 3. Variación de la abundancia del ensamble de artrópodos en general (todos los grupos sumados) a lo largo de los tres años de muestreo en sitios exclusión y control. Las flechas indican el momento de colocación de los cebos tóxicos. Los promedios de enero y febrero de 2002 corresponden a la situación pre-exclusión. Las barras corresponden al error estándar de las medias.

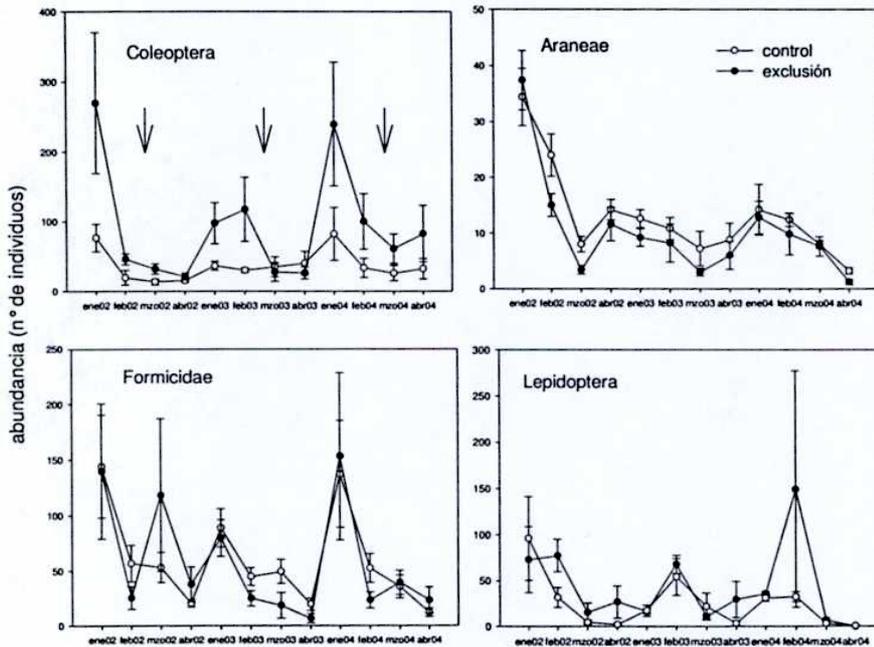


Figura 4. Variación de la abundancia de los órdenes Coleoptera, Araneae y Lepidoptera y de la familia Formicidae a lo largo de los tres años de muestreo en sitios exclusión y control. Las flechas indican el momento de colocación de los cebos tóxicos. Los promedios de enero y febrero de 2002 corresponden a la situación pre-exclusión. Las barras corresponden al error estándar de las medias.

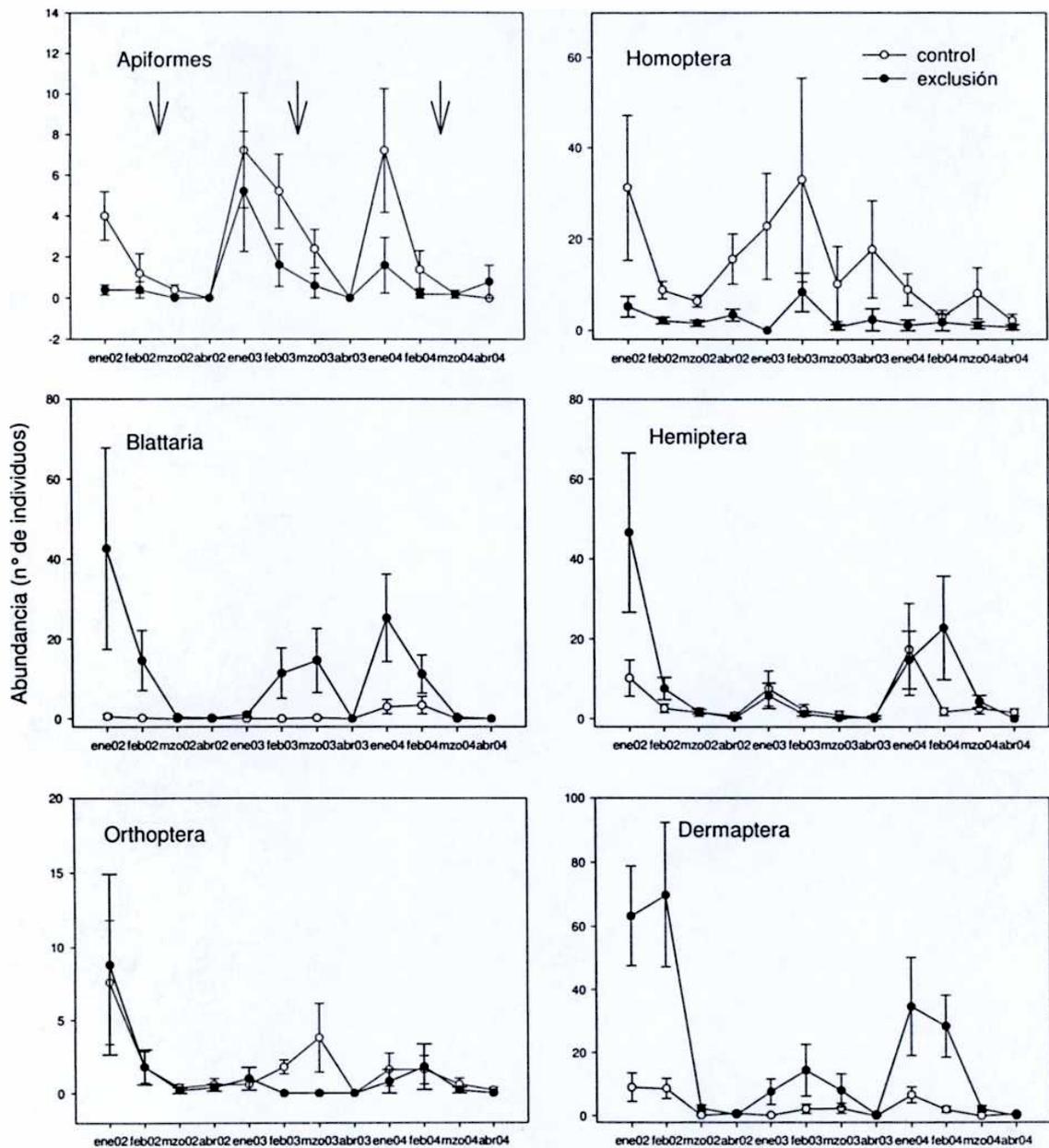


Figura 5. Variación de la abundancia de los órdenes Homoptera, Blattaria, Hemiptera, Orthoptera, Germaptera, suborden Apiformes y Familia Carabidae a lo largo de los tres años de muestreo en sitios exclusión y control. Las flechas indican el momento de colocación de los cebos tóxicos. Los promedios de enero y febrero de 2002 corresponden a la situación pre-exclusión. Las barras corresponden al error estándar de las medias.

Tabla 2. Resultados de las correlaciones de Spearman utilizadas para analizar la variación de las diferencias entre la abundancia promedio en los sitios exclusión menos la abundancia promedio en los sitios control a lo largo de los 12 meses de muestreo.

Taxa	Spearman R	p
General	-0.17	0.59
Coleoptera	0.00	1.00
Carabidae	-0.35	0.26
Araneae	0.37	0.23
Formicidae	0.04	0.89
Apiformes	0.25	0.42
Lepidoptera	-0.04	0.87
Blattaria	-0.4	0.20
Homoptera	0.46	0.13
Orthoptera	-0.36	0.25
Hemiptera	-0.3	0.34
Dermaptera	-0.42	0.17

Del ensamble de artrópodos general *Vespula germanica* fue la tercer especie más abundante en los sitios control (670 individuos capturados a lo largo de los tres años), luego de dos especies de hormigas: *Lasiophanes picinus* (1837 ejemplares) y *Pogonomyrmex angustus* (830 individuos capturados). Pero, la abundancia de avispas representó solo el 5.9% del total de capturas de artrópodos en los sitios control. Además, la abundancia de avispas fue igual al 30% de la abundancia de coleópteros, el 20% de la abundancia de hormigas, el 85% de la abundancia de arañas y el 45% de la abundancia del orden Lepidoptera. En los sitios donde se excluyeron las avispas las especies mas abundantes fueron *Lasiophanes picinus* (3260 ejemplares) y *Mimodromites nigrocetaceus* (2069 ejemplares), una especie de la familia Carabidae (Coleoptera). La abundancia de avispas en estos sitios fue el 2.3% de la abundancia total de artrópodos capturados.

Variación de la riqueza entre sitios control y sitios exclusión

La riqueza rarefaccionada del ensamble general fue mayor en sitios control que exclusión antes de comenzar el tratamiento con cebos tóxicos (Figs. 6 y 11). La variación de la riqueza rarefaccionada del ensamble general a lo largo de los tres años difirió entre sitios control y sitios exclusión. Mientras que la riqueza en los sitios control se mantuvo constante a lo largo de los tres años, la riqueza en los sitios exclusión fue mayor en el año 2003 que en el 2002 y 2004, siendo la riqueza de estos años igual entre sí, por lo que la diferencia encontrada en el año 2003 no se mantuvo en el 2004. Por otro lado, la variación de la diferencia de la riqueza no rarefaccionada en sitios exclusión y control no varió a lo largo del tiempo (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de las correlaciones de Spearman utilizadas para analizar la variación de las diferencias entre la riqueza promedio en los sitios exclusión menos la abundancia promedio en los sitios control a lo largo de los 12 meses de muestreo.

Taxon	Spearman R	p
General	-0.30	0.33
Coleoptera	-0.49	0.10
Carabidae	-0.53	0.07
Araneae	0.27	0.39
Formicidae	0.26	0.41
Apiformes	0.38	0.21
Orthoptera	-0.1	0.78
Hemiptera	-0.17	0.58

Al igual que para el ensamble en general, la riqueza rarefaccionada del orden Coleoptera fue mayor en sitios control que exclusión antes de comenzar el tratamiento con cebos tóxicos y esta diferencia se mantuvo a lo largo del tiempo (Fig. 7 y 11). La variación de la riqueza rarefaccionada del orden Coleoptera a lo largo de los tres años fue similar en sitios exclusión que control (Fig. 7). Por otro lado, la variación de la diferencia de la riqueza no rarefaccionada en sitios exclusión y control no varió a lo largo del tiempo (Tabla 3).

En el caso del orden Aranea, la riqueza rarefaccionada fue similar en sitios control que exclusión antes de comenzar con la colocación de cebos tóxicos (Figs. 8 y 11). La variación de la riqueza no fue la misma en sitios exclusión y control; mientras que en los sitios tratamiento la riqueza se mantuvo constante, en los sitios exclusión aumentó en el 2003, aunque en el 2004 la riqueza fue similar a la del 2002 (Fig. 11). Asimismo, la diferencia de la riqueza promedio en sitios exclusión y control se mantuvo constante a lo largo del tiempo (Tabla 3).

La riqueza rarefaccionada de la familia Formicidae fue mayor en los sitios exclusión que control y esta diferencia se mantuvo a lo largo del tiempo (Figs. 9 y 11). La variación de la riqueza rarefaccionada en sitios control y exclusión fue la misma (Fig. 11). Finalmente, la variación de la diferencia de la riqueza promedio no rarefaccionada entre sitios control y exclusión se mantuvo constante a lo largo de los tres años de muestreo (Tabla 3).

La riqueza rarefaccionada de la familia Carabidae, fue similar en sitios exclusión y control antes de comenzada la colocación de cebos tóxicos (Fig. 10 y 11). La variación de la riqueza difirió entre los sitios exclusión y control (Fig. 11). Mientras que en los sitios exclusión la riqueza no varió con el tiempo, en los sitios control la riqueza aumentó en el año 2003 con respecto al 2002, pero volvió al mismo nivel similar del año 2002. La variación de la diferencia de la riqueza no rarefaccionada en sitios exclusión y control no varió a lo largo del tiempo (Tabla 3).

Finalmente, la variación de la diferencia de la riqueza no rarefaccionada de los órdenes Hemiptera y Orthoptera y del suborden Apiformes no varió a lo largo del tiempo entre sitios exclusión y control (Tabla 3).

Variación del índice de diversidad "Alfa de Fisher" entre sitios control y exclusión

El Alfa de Fisher del ensamble en general en los sitios control se mantuvo constante a lo largo de los tres años, mientras que en los sitios exclusión el índice fue mayor en el año 2003, que en los años 2002 y 2004, que fueron iguales entre sí (Fig. 12). En los años 2002 y 2004 el índice fue mayor en los sitios control que exclusión, o sea que la diferencia que existía antes de comenzada la exclusión de avispa se mantuvo en el último año de muestreo. Este patrón es el mismo que se detectó para la riqueza rarefaccionada, o sea que a pesar que la diversidad subió más en los sitios exclusión que control en el segundo año, esta diferencia no se mantuvo al año siguiente.

Para el orden Coleoptera, el comportamiento del índice a lo largo de los tres años fue el mismo en sitios control que exclusión (Fig. 12). En el caso de la familia Carabidae, el índice en los sitios control disminuyó en el tercer año, con respecto a los dos primeros que fueron iguales entre sí. En los sitios exclusión el índice disminuyó en el año 2003 con respecto a los otros dos, pero el aumento del 2003 al 2004 no supera al del primer año.

Para el orden Araneae la diferencia en los valores del índice esta dada en el tercer año, que luego de dos años de tomar valores similares, disminuyó en los sitios exclusión hasta el mismo valor que el año 2002, pero se mantuvo constante en los sitios control (Fig. 12).

Finalmente, la variación del índice correspondiente a la familia Formicidae fue la misma en los sitios control que en los sitios donde las avispas fueron excluidas (Fig. 12).

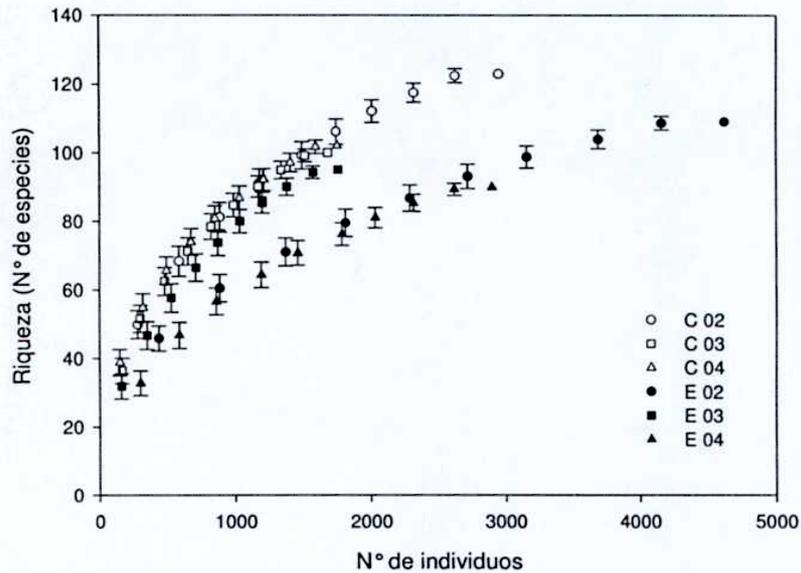


Figura 6. Variación de la riqueza de especies del ensamble general en sitios con y sin exclusión de avispas. Se muestran las curvas de rarefacción de Coleman para los años 2002, 2003 y 2004 (las curvas del año 2002 corresponden a la situación pre-exclusión). C = Control y E = exclusión de avispas. Las barras indican la desviación estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

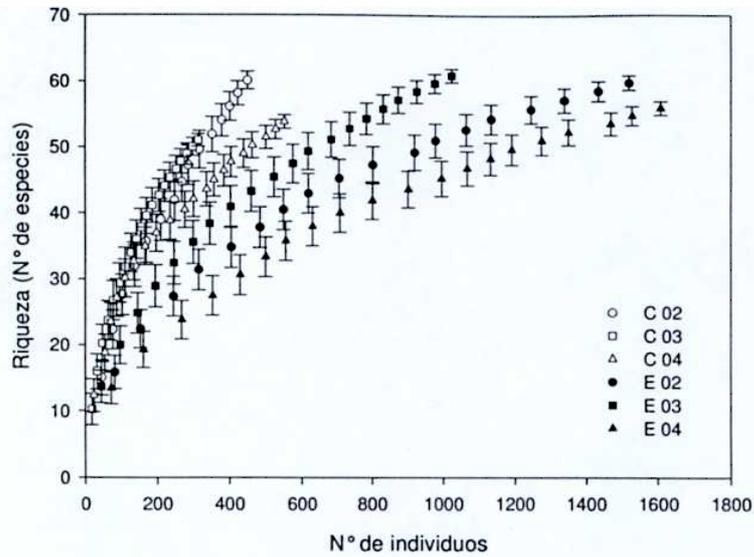


Figura 7. Variación de la riqueza de especies del orden Coleoptera en sitios con y sin exclusión de avispas. Se muestran las curvas de rarefacción de Coleman para los años 2002, 2003 y 2004 (las curvas del año 2002 corresponden a la situación pre-exclusión). C = Control y E = exclusión de avispas. Las barras indican la desviación estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

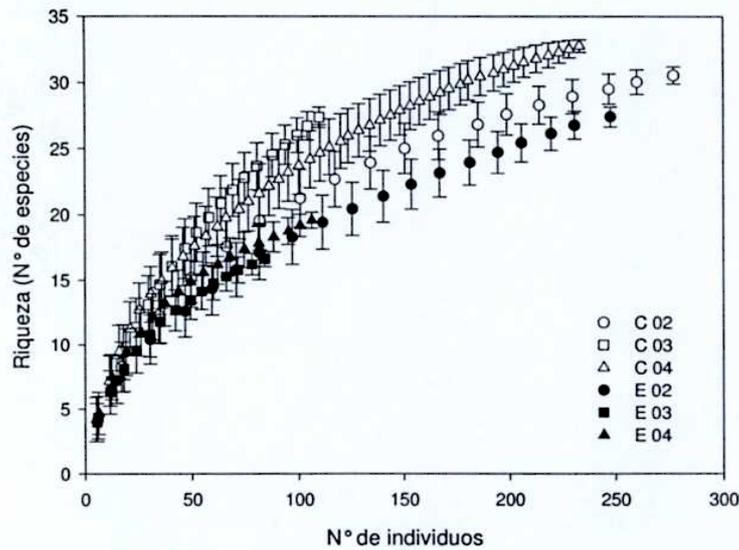


Figura 8. Variación de la riqueza de especies del orden Araneae en sitios con y sin exclusión de avispas. Se muestran las curvas de rarefacción de Coleman para los años 2002, 2003 y 2004 (las curvas del año 2002 corresponden a la situación pre-exclusión). C = Control y E = exclusión de avispas. Las barras indican la desviación estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

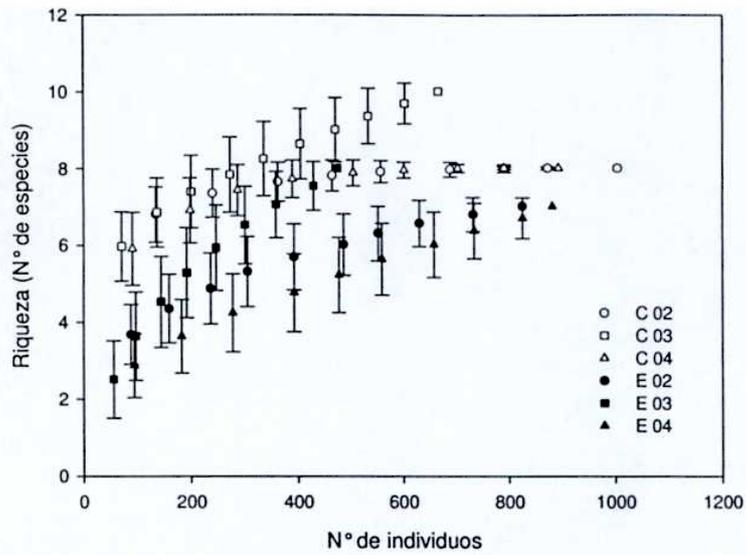


Figura 9. Variación de la riqueza de especies de la familia Formicidae en sitios con y sin exclusión de avispas. Se muestran las curvas de rarefacción de Coleman para los años 2002, 2003 y 2004 (las curvas del año 2002 corresponden a la situación pre-exclusión). C = Control y E = exclusión de avispas. Las barras indican la desviación estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

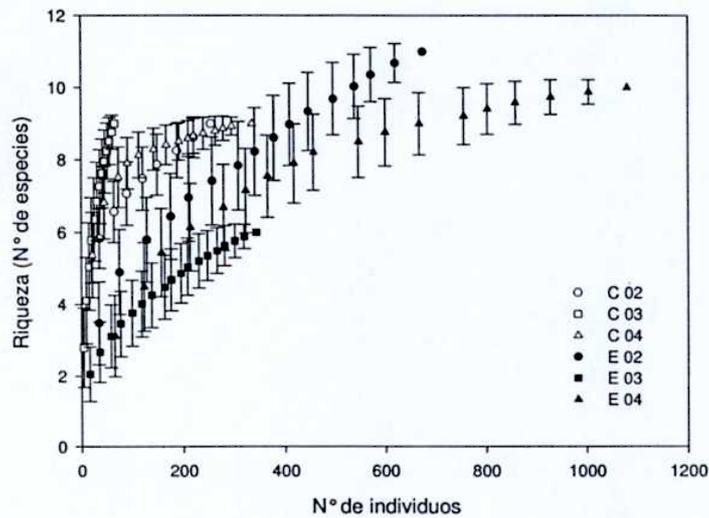


Figura 10. Variación de la riqueza de especies de la familia Carabidae en sitios con y sin exclusión de avispas. Se muestran las curvas de rarefacción de Coleman para los años 2002, 2003 y 2004 (las curvas del año 2002 corresponden a la situación pre-exclusión). C = Control y E = exclusión de avispas. Las barras indican la desviación estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

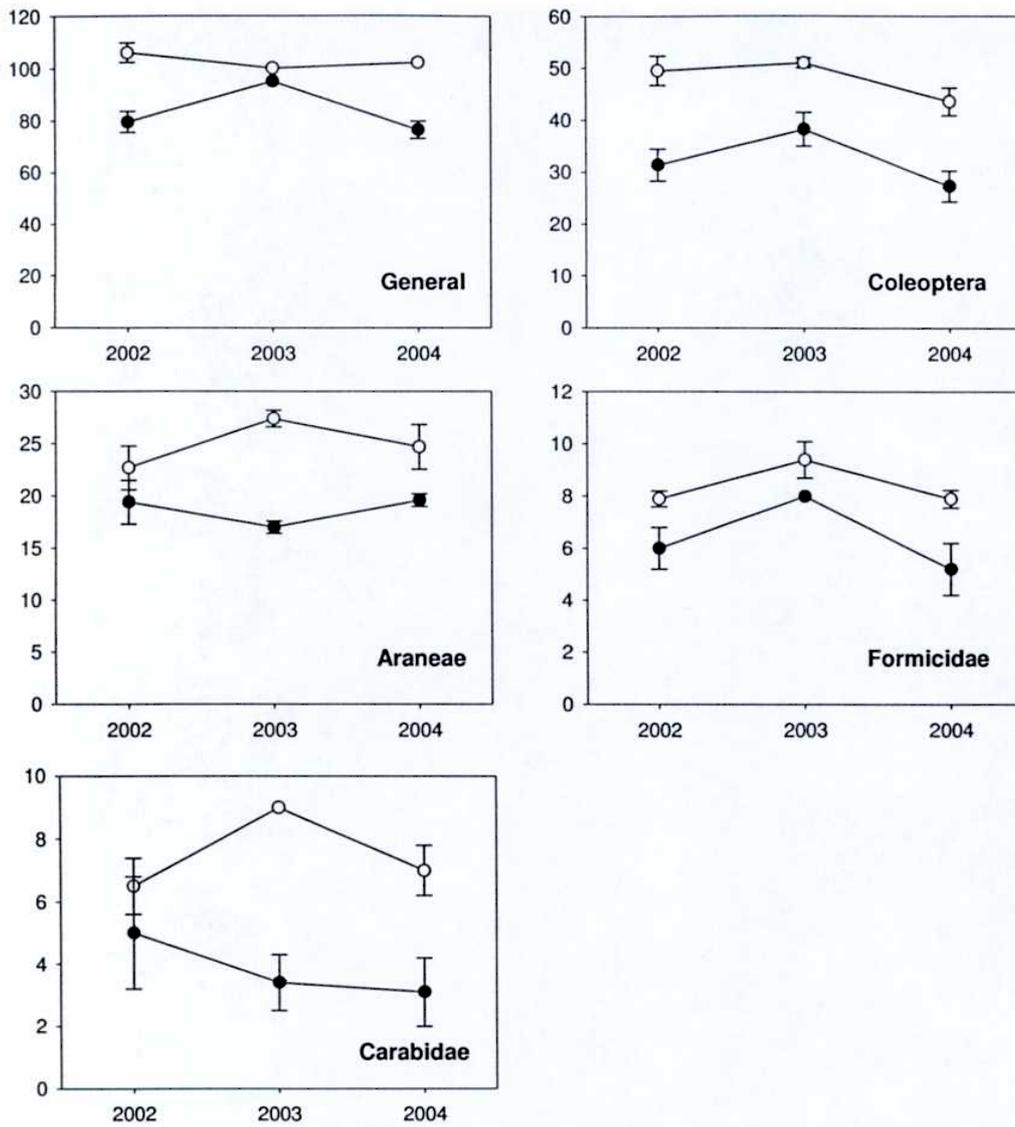


Figura 11. Variación de la riqueza rarefaccionada en tres años y comparada para un mismo número de individuos capturados ($n = 1800$ para el ensamble en general, 325 para Coleoptera, 110 para Araneae, 500 para Formicidae y 70 para Carabidae). Los círculos blancos corresponden a la riqueza de los sitios control y los negros a los sitios exclusión. Las barras corresponden al desvío estándar del promedio obtenido luego de 50 aleatorizaciones.

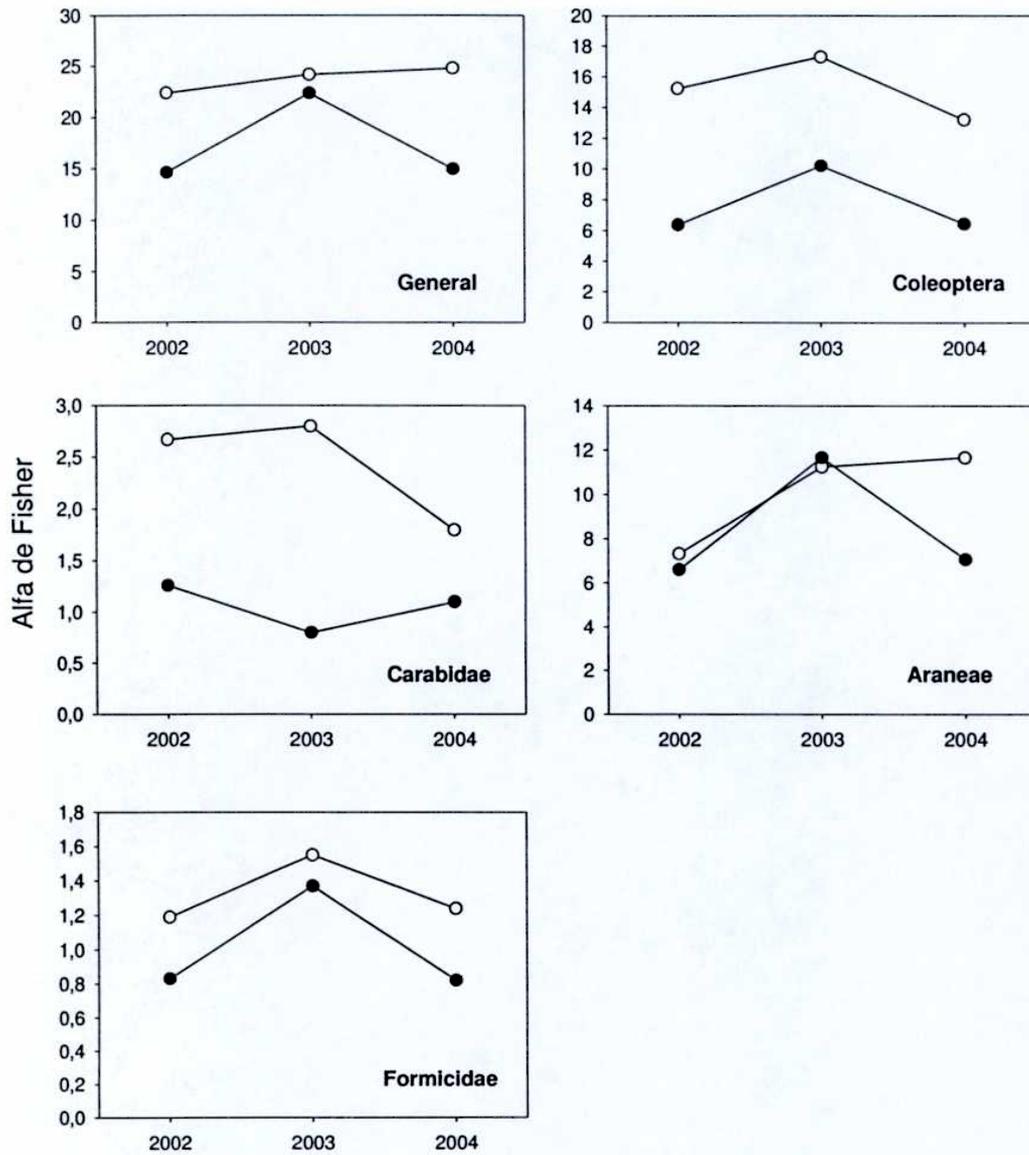


Figura 12. Índice de diversidad "Alfa de Fisher" comparado para un mismo número de individuos capturados ($n = 1700$ para el ensamble en general, 325 para Coleoptera, 110 para Araneae, 500 para Formicidae y 70 para Carabidae). Los círculos blancos corresponden a la riqueza de los sitios control y los negros a los sitios exclusión.

4) Variación de la composición de especies entre sitios control y exclusión

En la Tabla 4, para todos los ordenamientos, se indica el número de variables incluidas en el análisis, el valor de la inercia total, el valor de Chi^2 con los correspondientes grados de libertad y significancia y los eigenvalues con el porcentaje de inercia asociada. En todos los ordenamientos las dimensiones extraídas estuvieron asociadas a los valores de las variables en la tabla original (Tabla 4); y por otro lado, el porcentaje de la variación explicada por las dos primeras dimensiones varió entre 40% y 85% según los grupos analizados.

Para el ensamble en general existían diferencias entre los sitios exclusión y control *antes* de haber comenzado con el tratamiento de cebos tóxicos. Esta diferenciación se refleja en el primer eje del diagrama (Fig.13), pero no el segundo. El primer eje se correlacionó principalmente con el orden Homoptera (familia Cicadellidae) y con las especies *Metius malachiticus* y *Mimodromites nigroetaceus* (Carabidae, Tabla 5). Mientras que *Metius malachiticus* estuvo presente solo en algunos sitios control, *Mimodromites nigroetaceus* solo fue abundante en los sitios exclusión, al igual que el orden Homoptera. El segundo eje se correlacionó principalmente con el orden Lepidoptera, que fue más abundante en los sitios ubicados en la parte inferior del diagrama (C2, C1 y E1) que en los sitios de la parte superior del mismo. *Chilothis* sp. también contribuyó al ordenamiento de los sitios, estando presente en los sitios C3, E4 y E3 y ausente en los demás.

El patrón de ordenamiento de los sitios fue muy similar en los tres años (Fig. 13). Luego de comenzada la exclusión de avispas, los sitios control y exclusión en el eje 1 se mantuvieron segregados entre sí como en el año 2002 (pre-exclusión, 2002-2003: $R_s = -0.86$, $p = 0.001$ y 2002-2004: $R_s = -0.86$, $p = 0.001$). Además, el ordenamiento de los sitios en el eje 1 en los años 2003 y 2004 también fue similar ($R_s = 0.95$, $p < 0.001$). En el segundo eje, y para los tres años, los sitios exclusión y control estuvieron entremezclados (2002-2003: $R_s = 0.63$, $p = 0.04$; 2002-2004: $R_s = -0.29$, $p = 0.40$ y 2003-2004: $R_s = -0.03$, $p = 0.93$).

Las especies u órdenes que determinaron los ordenamientos en cada eje en los tres años de muestreo se repitieron a lo largo de los tres años (Tabla 5). Además, la abundancia de estas especies, salvo *Systolosoma breve*, y su variación a lo largo de los tres años fue similar en los sitios exclusión y control (Tabla 1 para Homoptera y Lepidoptera y Tabla 6 para los demás grupos). La abundancia de

Systolosoma breve fue siempre significativamente mayor en sitios exclusión que control. Dado que en los sitios exclusión la abundancia de la especie mostró variaciones estacionales típicas y no en los sitios control donde la abundancia de la especie fue baja, la interacción entre el tiempo y el tratamiento fue significativa (Tabla 6).

Para el orden Coleoptera, el ordenamiento pre-exclusión (2002) de los sitios fue muy similar que para el ensamble en general (Fig. 14). Los sitios exclusión fueron similares entre sí (ejes 1 y 2) y diferentes de la mayoría de los sitios control en el eje 1. Nuevamente *Metius malachiticus* fue la principal especie que ordenó los sitios en el eje 1 (fue más abundante en los sitios control que exclusión), mientras que *Perilopsis flava* (Nitidulidae), solo abundante en el sitio C2, determinó el ordenamiento en la segunda dimensión.

El ordenamiento de los sitios en el eje 1 fue similar en todos los años (2002-2003: $R_s = -0.86$, $p = 0.001$; 2002-2004: $R_s = -0.73$, $p = 0.01$ y 2003-2004: $R_s = -0.85$, $p = 0.001$). El ordenamiento de los sitios en el eje 2 en el año 2003 fue similar al del 2002 ($R_s = 0.81$, $p = 0.003$), pero varió en el 2004 ($R_s = -0.00$, $p = 1$). El ordenamiento de los sitios en el eje dos en los años 2003 y 2004 difirió ($R_s = -0.07$, $p = 0.82$). Las especies que determinaron los ordenamientos en cada eje no fueron las mismas durante los tres años de muestreo (Tabla 5), pero la abundancia de las mismas y su variación a lo largo de los tres años fue igual en los sitios exclusión y control (Tabla 6).

Los sitios exclusión y los sitios control también difirieron entre sí antes de comenzada la exclusión de avispas según la composición de especies del orden Araneae (año 2002 eje 1, Fig. 15). Esta diferencia se debió principalmente a que juveniles de la familia Anyphaenidae y *Meriola penai* estuvieron presentes solo en los sitios exclusión. El ordenamiento del segundo eje se debe a la presencia de *Meriola penai* en E1 y E3 y su ausencia en los demás sitios y a la menor abundancia de *Metaltella rorulenta* en los mismos sitios y en C4 y C2, que en el resto de los sitios.

Tabla 4. Resultados de los Análisis de Correspondencia. Para todos los grupos taxonómicos el número de sitios (casos) ordenados fue diez. Inercia total (% de la varianza en la tabla original que puede ser explicada por el total de dimensiones extraídas en el análisis: es la suma de todos los eigenvalues y refleja la dispersión de los puntos alrededor del centroide (origen) que es la media ponderada de los perfiles de las variables y casos. χ^2 = estadístico de la prueba utilizada para analizar la asociación de las dimensiones con los valores de las variables en la tabla original. Grados de libertad de la prueba $\chi^2 = df$. La significancia del χ^2 (p) indica que las dimensiones están asociadas con los valores de las variables en la tabla original y que la inercia total es distinta de cero. Eigenvalue: refleja la importancia relativa de cada dimensión (entre paréntesis se indica el porcentaje de la inercia total explicada por la dimensión).

Taxa	Año	N° var.	Inercia total	χ^2	df	p	Eigenvalues (% inercia)	
							Dimensión 1	Dimensión 2
General	2002	172	2.0	11564.6	1539	0.000	0.47(23.8)	0.31(15.7)
	2003	153	1.40	6134.9	1368	0.000	0.44 (31.3)	0.22 (15.6)
	2004	151	1.80	12085.8	1350	0.000	0.47 (26.1)	0.33 (18.1)
Coleoptera	2002	93	3.46	7117.7	828	0.000	0.72 (20.9)	0.59 (17.3)
	2003	82	1.98	2784.5	729	0.000	0.59 (30.1)	0.34 (17.4)
	2004	79	1.88	3947.9	702	0.000	0.50 (26.8)	0.31 (16.7)
Araneae	2002	41	1.72	951.1	360	0.000	0.44 (25.9)	0.27 (15.1)
	2003	32	2.40	448.2	279	0.000	0.50 (20.9)	0.45 (18.8)
	2004	35	2.50	621.9	306	0.000	0.51 (20.3)	0.47 (18.8)
Formicidae	2002	9	2.21	17.7	63	0.000	0.67 (30.6)	0.53 (24.0)
	2003	11	0.64	772.7	90	0.000	0.41 (63.1)	0.13 (21.5)
	2004	10	0.52	931.2	81	0.000	0.37 (71.5)	0.07 (13.5)
Carabidae	2002	15	1.63	1525.4	126	0.000	0.78 (47.7)	0.40 (24.6)
	2003	11	1.57	656.2	90	0.000	0.67 (43.2)	0.38 (24.0)
	2004	12	0.74	1066.9	99	0.000	0.38 (52.3)	0.16 (21.1)

El ordenamiento de los sitios basado en la composición de especies de arañas fue similar en los años 2002 y 2003 para el eje 1 ($R_s = -0.85$, $p = 0.001$) y marginalmente similar en 2004 con respecto al 2002 ($R_s = -0.56$, $p = 0.08$, Fig. 15). La composición de especies varió en el 2004 con respecto al 2003 para el mismo eje ($R_s = 0.28$, $p = 0.42$, Fig. 15). El ordenamiento de los sitios varió a lo largo del tiempo en el eje 2 (2002-2003: $R_s = 0.15$, $p = 0.67$; 2002-2004: $R_s = -0.36$, $p = 0.29$ y 2003-2004: $R_s = 0.36$, $p = 0.38$). Sin embargo, las especies que determinaron los ordenamientos fueron mas o menos las mismas a lo largo de los tres años (Tabla 5).

Por otro lado, la abundancia de esas especies y su variación a lo largo de los tres años fue igual en los sitios exclusión y control (Tabla 6). Sólo la variación de la

abundancia de *Cybaeodamus enigmaticus* fue diferente en sitios control y exclusión, pero la diferencia de la abundancia promedio en sitios exclusión y control se mantuvo constante a lo largo del tiempo ($R_s = 0.41$, $p = 0.18$).

Los sitios exclusión y control también difirieron en composición de especies de hormigas antes de comenzada la exclusión de avispas (Fig. 16). Para esta familia la segregación de los sitios se ve en el eje 2, la cual se debe a la mayor abundancia de *Lasiophanes picinus* en los sitios exclusión (Tabla 5). El eje 1 está correlacionado principalmente con *Lasiophanes atriventris*, *Pogonomyrmex odoratus* y *Dorymyrmex minutus* (Tabla 5). La primera especie fue abundante en el sitio C3 y las dos restantes en el sitio C4.

El patrón de ordenamiento de los sitios según la composición de especies de hormigas en el eje 1 varió en 2003 y 2004 con respecto al ordenamiento pre-exclusión ($R_s = -0.34$, $p = 0.32$; $R_s = -0.34$, $p = 0.32$ y $R_s = 0.87$, $p < 0.001$). Pero, tomando como referencia el eje 2 del año 2002 (eje que separó los sitios exclusión y control) la composición de especies de hormigas no varió luego del comienzo de la exclusión de avispas (eje 2 2002 vs. eje 1 2003: $R_s = -0.62$, $p = 0.05$ y eje 2 2002 vs. eje 1 2004: $R_s = -0.75$, $p = 0.01$). Las especies que determinaron el ordenamiento de los sitios fueron más o menos las mismas a lo largo de los tres años (Tabla 5). Salvo para la especie *Pogonomyrmex angustus*, la abundancia de esas especies y su variación a lo largo de los tres años fue igual en los sitios exclusión y control (Tabla 6). La abundancia de *Pogonomyrmex angustus* fue significativamente mayor en sitios control que exclusión, algo que ocurría también en el periodo pre-exclusión. Mientras que en los sitios control la abundancia de la especie mostró variaciones estacionales, en los sitios exclusión no, porque allí fue siempre escasa.

La composición de especies de la familia Carabidae difirió antes de comenzar con la exclusión de avispas (Fig. 17). La especie que explicó principalmente el ordenamiento de los sitios en el eje 1 fue *Metius malachiticus*, al igual que para el orden Coleoptera (Tabla 5). Esta especie fue más abundante en sitios control que en sitios exclusión. El ordenamiento de los sitios según la composición de especies de esta familia no varió a lo largo de los años en el eje 1; los sitios exclusión y control siempre se segregaron en el eje 1 (2002-2003: $R_s = 0.74$, $p = 0.01$; 2002-2004: $R_s = 0.72$, $p = 0.02$ y 2003-2004: $R_s = 0.85$, $p = 0.001$, Fig. 17). El ordenamiento de los sitios a lo largo del eje 2 varió a lo largo de los años (2002-2003: $R_s = -0.03$, $p = 0.93$; 2002-2004: $R_s = 0.24$, $p = 0.48$ y 2003-2004: $R_s = -0.57$, $p = 0.08$, Fig. 17).

Las especies que determinaron el ordenamiento de los sitios fueron más o menos las mismas a lo largo de los tres años (Tabla 5). Por otro lado, la abundancia de las especies que determinaron el ordenamiento de los sitios y su variación a lo largo de los tres años fue igual en los sitios donde las avispas fueron excluidas y en los sitios control (Tabla 6).



Tabla 5. Detalle de las especies y grupos que determinaron el ordenamiento de los sitios en los Análisis de Correspondencia. Entre paréntesis se indica el porcentaje de la inercia total que aportó cada especie o grupo a los dos primeros ejes.

Taxón	Eje	2002	2003	2004
General	1	Cicadellidae (0.14) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.13) <i>Metius malachiticus</i> (0.10)	<i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.15) <i>Systolosoma breve</i> (0.13) Cicadellidae (0.11) <i>Chiliosis</i> sp. (0.14) <i>Lasiophanes picipus</i> (0.11)	Lepidoptera (0.36) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.21) <i>Chiliosis</i> sp. (0.76)
Coleoptera	1	<i>Metius malachiticus</i> (0.48) <i>Tetragonoderes viridis</i> (0.16)	<i>Chiliosis</i> sp. (0.17) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.14) <i>Sericoides</i> sp. 3 (0.11) <i>Chiliosis</i> sp (0.24) <i>Cnemalobus araucanus</i> (0.11)	<i>Eunemadus chilensis</i> (0.25) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.14)
	2	<i>Perilopsis flava</i> (0.52)	<i>Chiliosis</i> sp (0.24) <i>Cnemalobus araucanus</i> (0.11)	<i>Loncovilius discoideus</i> (0.35) <i>Atheta chilensis</i> (0.11)
Carabidae	1	<i>Metius malachiticus</i> (0.52) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.23) <i>Tetragonoderes viridis</i> (0.15)	<i>Cnemalobus araucanus</i> (0.57) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.18) <i>Trirammatus unistriatus</i> (0.11)	<i>Trirammatus unistriatus</i> (0.44) <i>Mimodromites nigroctaceus</i> (0.13) <i>Tetragonoderes viridis</i> (0.12) <i>Tetragonoderes aeneus</i> (0.10) <i>Cnemalobus araucanus</i> (0.42) <i>Tetragonoderes aeneus</i> (0.29) <i>Trirammatus unistriatus</i> (0.18)
	2	<i>Metius malachiticus</i> (0.37) <i>Tetragonoderes viridis</i> (0.32) <i>Cnemalobus araucanus</i> (0.15)	<i>Trirammatus unistriatus</i> (0.36) <i>Metius malachiticus</i> (0.22) <i>Cnemalobus araucanus</i> (0.18)	<i>Lycosidae</i> juv. indet. (0.25) <i>Anyphaenidae</i> juv. indet. (0.16)
Araneae	1	<i>Lycosidae</i> juv. indet. (0.15) <i>Meriola penai</i> (0.14) <i>Cybaeodamus enigmaticus</i> (0.11)	<i>Euryopis camis</i> (0.12) <i>Amaurobidae</i> juv. indet. (0.11) <i>Anyphaenidae</i> juv. indet. (0.19) <i>Meriola foraminosa</i> (0.11)	<i>Lycosa</i> sp. 3 (0.16) <i>Metaltella rorulenta</i> (0.15) <i>Amphinectidae</i> juv. indet. (0.13) <i>Meriola penai</i> (0.12)
	2	<i>Meriola penai</i> (0.31) <i>Metaltella rorulenta</i> (0.16)	<i>Lycosidae</i> juv. indet. (0.13) <i>Lycosa</i> sp. 2 (0.11) <i>Euryopis spinifera</i> (0.11)	<i>Pogonomyrmex angustus</i> (0.41) <i>Lasiophanes picipus</i> (0.32) <i>Camponotus chilensis</i> (0.14) <i>Dorymyrmex tener</i> (0.50) <i>Pogonomyrmex odoratus</i> (0.25)
Formicidae	1	<i>Lasiophanes atriventris</i> (0.45) <i>Pogonomyrmex odoratus</i> (0.28) <i>Dorymyrmex minutus</i> (0.16)	<i>Pogonomyrmex angustus</i> (0.28) <i>Lasiophanes picipus</i> (0.27) <i>Camponotus chilensis</i> (0.27) <i>Camponotus distinguendus</i> (0.47)	<i>Pogonomyrmex angustus</i> (0.41) <i>Lasiophanes picipus</i> (0.32) <i>Camponotus chilensis</i> (0.14) <i>Dorymyrmex tener</i> (0.50) <i>Pogonomyrmex odoratus</i> (0.25)
	2	<i>Lasiophanes picipus</i> (0.64) <i>Lasiophanes atriventris</i> (0.19)	<i>Dorymyrmex tener</i> (0.32)	

Tabla 6. Variación de la abundancia de las especies o grupos que determinaron el ordenamiento de los sitios en los Análisis de Correspondencia. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas (factor entre grupos: tratamiento (exclusión vs. control) y factor de medidas repetidas los 3 años de muestreo). En negrita se indican los p menores al alfa corregido según el método de Benjamini & Hochberg (Apéndice C).

Orden	Especie	Tratamiento (exclusión de avispa)		Tiempo		Interacción (tratamiento x tiempo)	
		Fdf =1	p	Fdf = 11	p	Fdf = 11	p
Coleoptera	<i>Mimodromites nigrocetaceus</i>	0.02	1	11.46	<0.001	2.57	0.01
	<i>Metius malachiticus</i>	2.41	0.16	1.45	0.17	1.15	0.16
	<i>Chiliotis</i> sp.	0.03	0.89	3.45	0.001	0.18	0.06
	<i>Tetragonoderes viridis</i>	4.56	0.06	1.52	0.14	1.54	0.13
	<i>Perilopsis flava</i>	1.83	0.68	1.88	0.05	0.71	0.72
	<i>Trirammatius unistriatus</i>	4.00	0.08	6.33	<0.001	1.66	0.10
	<i>Tetragonoderes aeneus</i>	4.4	0.07	1.82	0.05	1.86	0.55
	<i>Sericoides</i> sp. 3	0.83	0.39	11.9	<0.001	1.55	0.13
	<i>Eunemadus chilensis</i>	0.17	0.69	2.57	0.007	2.19	0.02
	<i>Systolosoma breve</i>	30.4	<0.001	9.69	<0.001	7.03	<0.001
	<i>Cnemalobus araucanus</i>	0.68	0.43	17.59	<0.001	1.06	0.40
	<i>Loncovilius discoideus</i>	2.12	0.18	3.52	<0.001	2.37	0.01
	<i>Atheta chilensis</i>	0.131	0.72	1.9	0.05	0.85	0.59
	Araneae	<i>Meriola penai</i>	1.86	0.21	2.57	0.007	2.3
<i>Cybaeodamus enigmaticus</i>		3.09	0.11	2.3	0.016	2.93	0.002
Lycosidae juveniles		11.74	0.01	2.01	0.04	2.05	0.03
<i>Metaltella rorulenta</i>		5.5	0.05	5.53	<0.001	0.82	0.62
<i>Meriola foraminosa</i>		3.77	0.09	0.74	0.70	0.75	0.70
Anyphaenidae juveniles		11.47	0.01	8.86	<0.001	1.41	0.18
Amaurobidae juveniles		0.88	0.38	1.19	0.30	0.54	0.87
<i>Euryopsis camis</i>		0.058	0.82	0.69	0.74	0.59	0.82
<i>Euryopsis spinifera</i>		2.01	0.20	2.27	0.003	0.52	0.88
<i>Lycosa</i> sp. 2		0.01	0.91	1.14	0.34	0.99	0.45
Anphinctidae juveniles		0.07	0.80	5.73	<0.001	1.99	0.04
Formicidae	<i>Lasiophanes atriventris</i>	0.1	0.76	1.4	0.16	0.30	0.98
	<i>Lasiophanes picinus</i>	0.014	0.91	2.9	0.03	1.05	0.41
	<i>Dorymyrmex minutus</i>	0.46	0.51	0.77	0.66	1.4	0.18
	<i>Pogonomyrmex angustus</i>	277.1	<0.001	8.55	<0.001	7.26	<0.001
	<i>Pogonomyrmex odoratus</i>	1.28	0.29	2.05	0.03	1.16	0.32
	<i>Camponotus chilensis</i>	11.03	0.01	5.61	<0.001	1.7	0.08
	<i>Camponotus distinguendus</i>	7.85	0.02	2.64	0.006	1.22	0.28
	<i>Dorymyrmex tener</i>	1.87	0.21	1.14	0.336	1.15	0.335

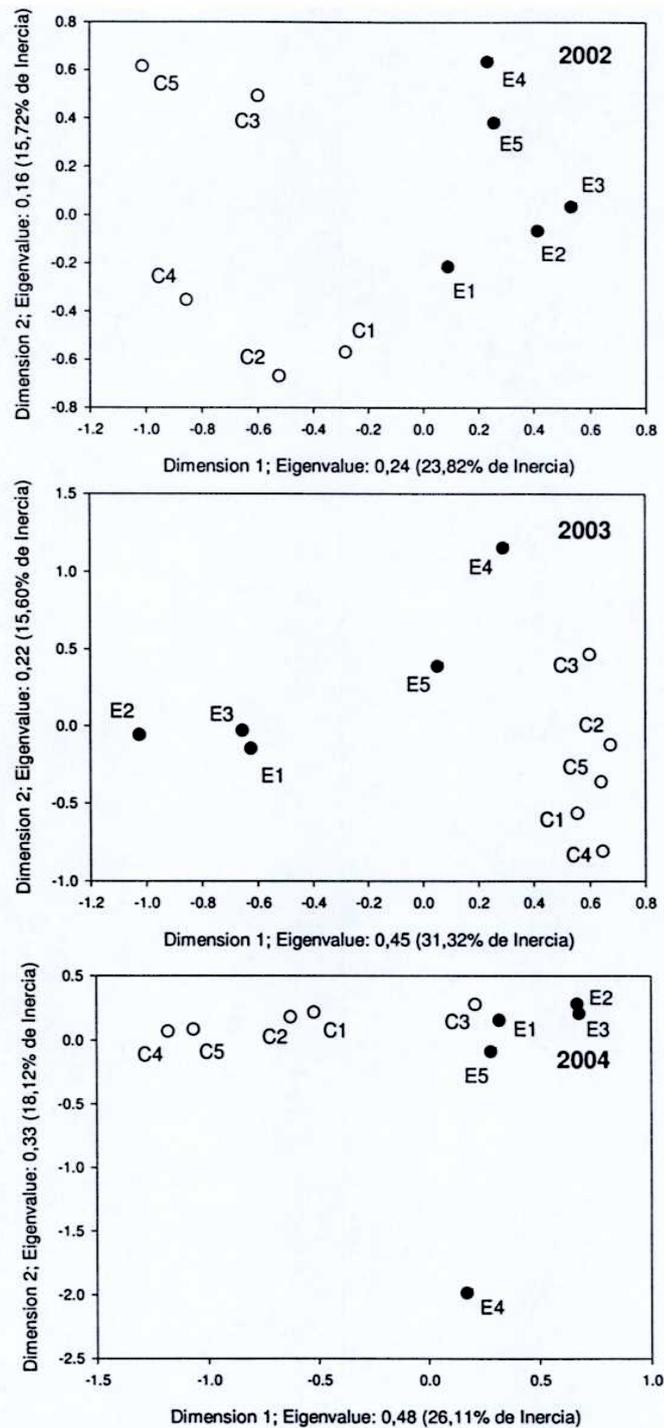


Figura 13. Ordenamiento de los sitios control (C, círculos blancos) y exclusión (E, círculos negros) mediante análisis de correspondencia basado en la composición de especies del ensamble en general. El ordenamiento se hizo para la composición de especies de los períodos de alta abundancia (enero y febrero). El ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión (antes de comenzada la exclusión de avispas).

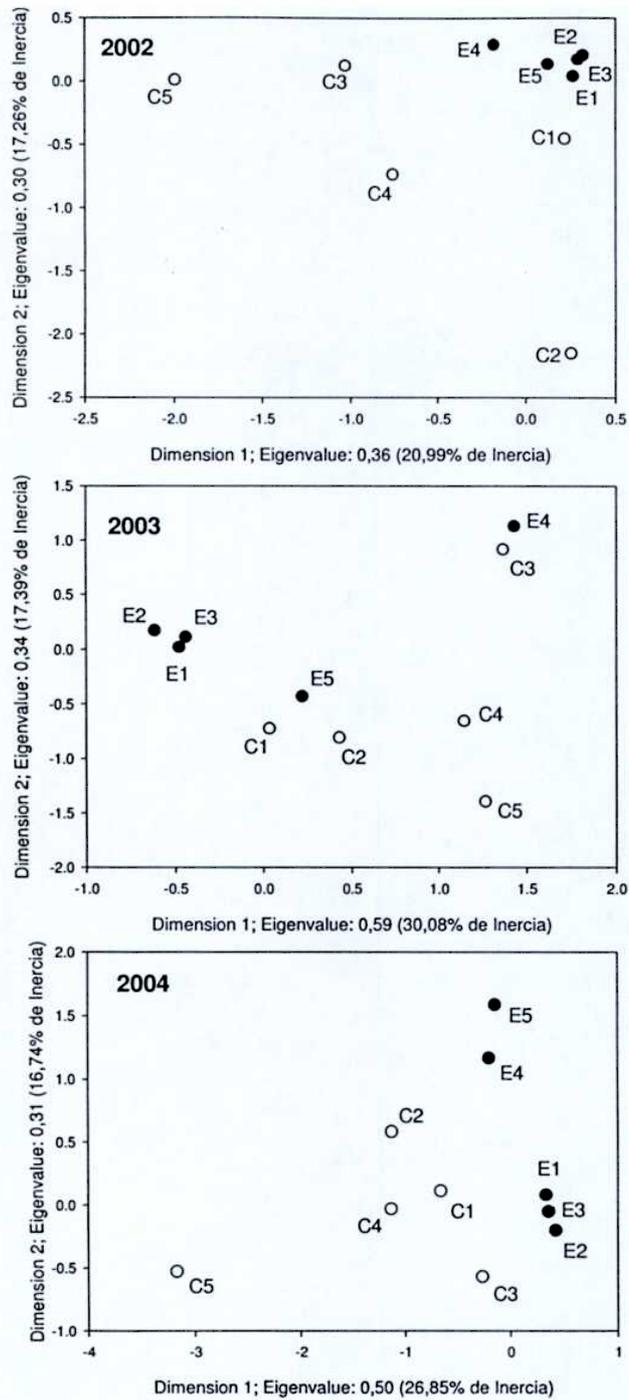


Figura 14. Ordenamiento de los sitios control (C, círculos blancos) y exclusión (E, círculos negros) mediante análisis de correspondencia basado en la composición de especies del orden Coleoptera. El ordenamiento se hizo para la composición de especies de los períodos de alta abundancia (enero y febrero). El ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión (antes de comenzada la exclusión de avispas).

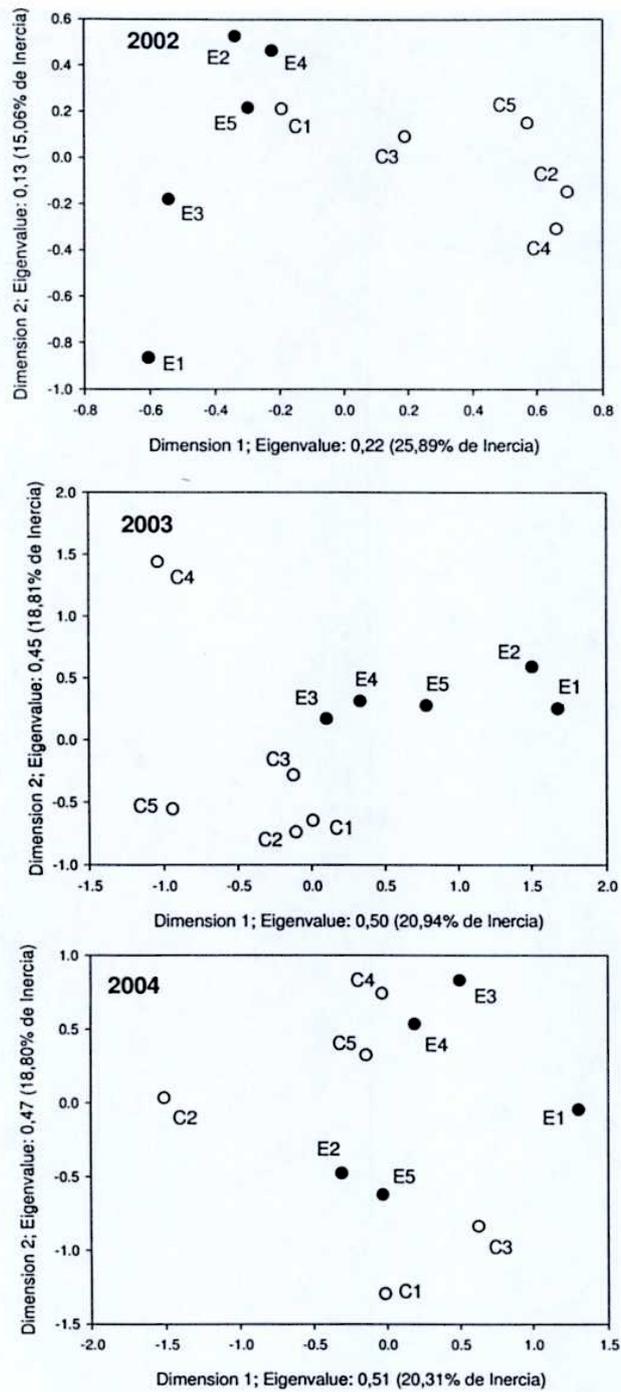


Figura 15. Ordenamiento de los sitios control (C, círculos blancos) y exclusión (E, círculos negros) mediante análisis de correspondencia basado en la composición de especies del orden Araneae. El ordenamiento se hizo para la composición de especies de los períodos de alta abundancia (enero y febrero). El ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión (antes de comenzada la exclusión de avispas).

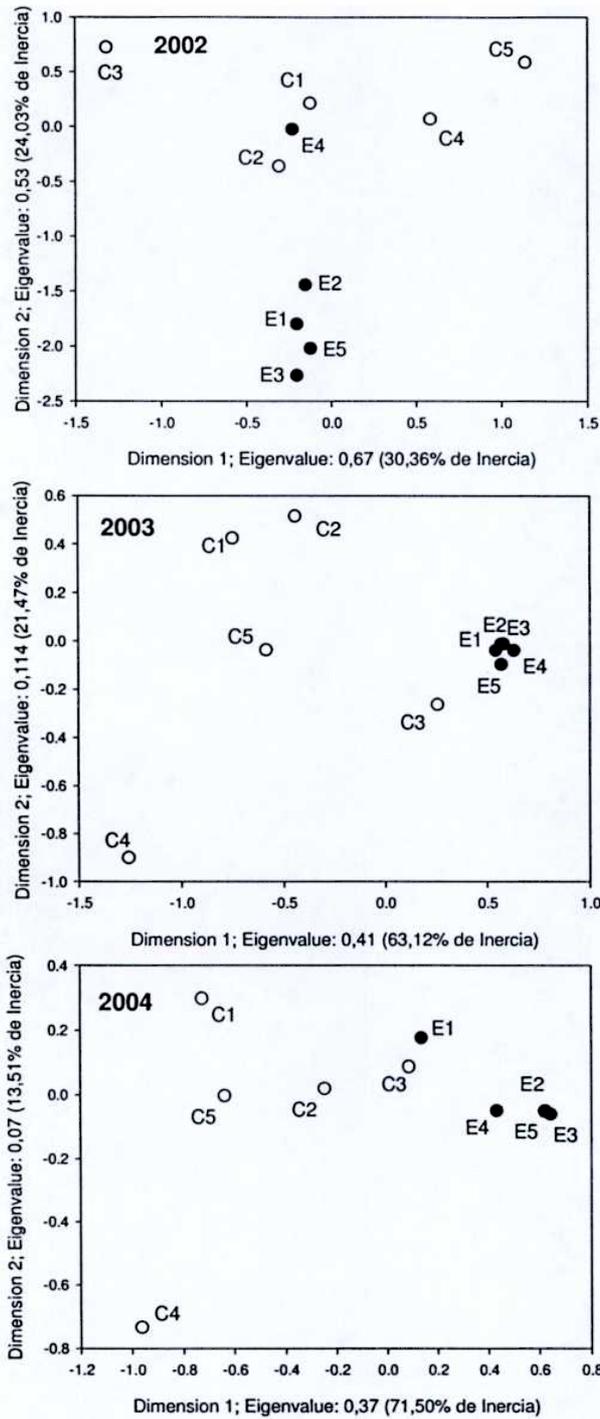


Figura 16. Ordenamiento de los sitios control (C, círculos blancos) y exclusión (E, círculos negros) mediante análisis de correspondencia basado en la composición de especies de la familia Formicidae. El ordenamiento se hizo para la composición de especies de los períodos de alta abundancia (enero y febrero). El ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión (antes de comenzada la exclusión de avispas).

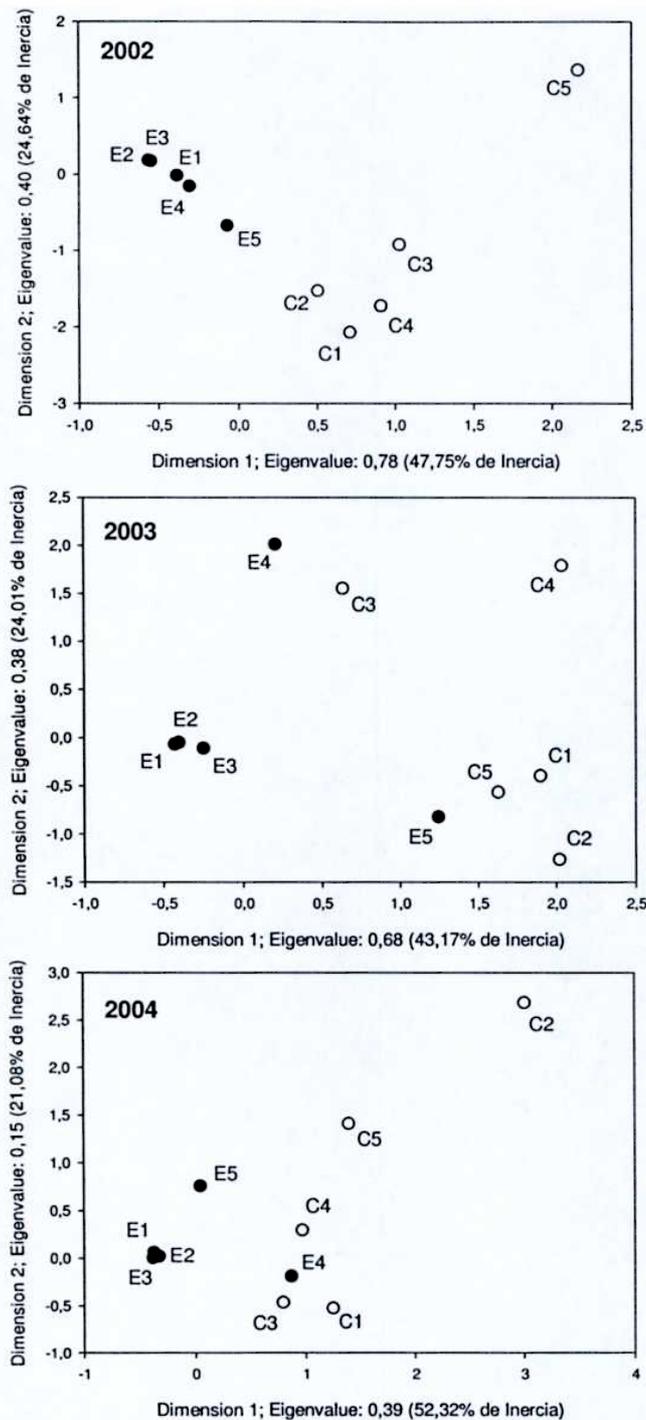


Figura 17. Ordenamiento de los sitios control (C, círculos blancos) y exclusión (E, círculos negros) mediante análisis de correspondencia basado en la composición de especies de la familia Carabidae. El ordenamiento se hizo para la composición de especies de los períodos de alta abundancia (enero y febrero). El ordenamiento del año 2002 corresponde a la situación pre-exclusión (antes de comenzada la exclusión de avispas).

DISCUSIÓN

La exclusión de avispas no afectó ninguna de las variables analizadas para el ensamble de artrópodos en general, ni para los diferentes grupos taxonómicos (órdenes, subórdenes, familias), ni para las especies que lo componen. Las únicas diferencias encontradas se debieron a posibles efectos de sitio, los cuales existían *antes* de la exclusión de *Vespula germanica*. A pesar de que los sitios se encontraban próximos entre sí y dentro de un mismo tipo de hábitat, las diferencias pre-exclusión en la abundancia, riqueza y composición de especies entre los sitios seleccionados como control y exclusión fueron, en general, muy marcadas. En particular, en muchos casos, el ordenamiento de los sitios según la composición de especies de los distintos grupos se correspondió con su localización geográfica. Estos resultados sugieren que la abundancia, riqueza y composición de los ensambles de artrópodos terrestres responden a cambios ambientales que pueden no ser percibidos directamente por el ser humano (e.g. Andersen 1997, Niemelä *et al.* 2000, Ribera *et al.* 2001, Moretti *et al.* 2004).

Varias hipótesis pueden explicar la ausencia de impacto de *Vespula germanica* sobre el ensamble estudiado y los diferentes grupos que lo componen. Estas hipótesis están relacionadas con las características del ensamble invadido (e.g. capacidad de volver al estado de pre-invasión), factores metodológicos (e.g. porcentaje de reducción de la abundancia de avispas) o características propias de la avispa (e.g. comportamiento o abundancia relativa). A continuación discutiré estas alternativas.

La hipótesis más parsimoniosa es que *Vespula germanica* no afecta los ensambles nativos. Sin embargo, esto no se correspondería con lo que ha ocurrido en otros países, en particular Nueva Zelanda, que posee un tipo de hábitat similar al aquí analizado (Beggs 2001). Toft & Rees (1998) y Beggs & Rees (1999) demostraron que la supervivencia de distintos tipos de orugas y arañas está fuertemente afectada por la depredación de avispas del género *Vespula*. De todas formas es importante destacar que las conclusiones de estos trabajos están basadas en experimentos de exclusión (70% de reducción de la abundancia de avispas) en donde las presas de las avispas fueron presentadas en condiciones semi-naturales. Estos resultados no distan mucho de lo que se podría concluir si en vez de presas se ofreciera cebo, por lo tanto los resultados no deberían generalizarse a todo el

ensamble de artrópodos. Por otro lado, la conclusión de que *Vespula* sp. afecta a las comunidades nativas a través del consumo de exudados de homópteros son especulativas, ya que solo se basan en el consumo que las avispas hacen del recurso y no en variables medidas sobre los diferentes componentes del sistema (Beggs 2001).

Otra hipótesis que explica la falta de efecto de la exclusión de avispas sobre el ensamble de artrópodos, es que la comunidad invadida no tiene la capacidad de volver al estado inicial cuando el invasor es removido experimentalmente del sistema (e.g. baja resiliencia). En general, los estudios sobre efecto de hormigas invasoras, fueron realizados comparando ensambles en áreas invadidas y no invadidas (e.g. Porter & Savignano 1990, Vanderwoude *et al.* 2000), y son menos frecuentes los trabajos en los que se excluye al invasor del sistema. Por ejemplo, Cook (2003) excluyó a la hormiga invasora *Solenopsis invicta* de un área en que la especie se hallaba establecida hacia unos 23 - 13 años, pero en la cual pudo determinar que aún existía un ensamble nativo de hormigas bien representado. En el presente trabajo, se excluyeron las avispas durante 3 años en un área que fue invadida hace unos 20 años (el tiempo de exclusión representa el 13% desde el establecimiento de *Vespula germanica* en la región); pero resulta difícil establecer si un lapso de 3 años es suficiente para la recuperación del sistema. Además, no se dispone de información sobre el estado del ensamble en el estado de pre-invasión. Pero, teniendo en cuenta que *Vespula* sp. alterna entre presas según su abundancia relativa (Harris 1991, Sackmann *et al.* 2000) es esperable que sólo reduzca la abundancia de las mismas sin llegar a extinguirlas (Beggs 2001). Entonces, es posible que su exclusión permita eventualmente recuperar la abundancia de las presas disminuidas numéricamente, ya que éstas siguen estando presentes en el ensamble.

Otra hipótesis alternativa para explicar la falta de efecto de las avispas sobre el ensamble, es que el porcentaje de exclusión alcanzado en los ensayos llevados a cabo para este trabajo no fue suficientemente elevado. En los experimentos realizados en Nueva Zelanda se determinó que la abundancia de avispas debe ser reducida en un 80-90% para proteger especies vulnerables (Toft & Rees 1998, Beggs & Rees 1999). En este trabajo, la reducción de la abundancia de avispas promedio fue 45%, aunque el primer año la abundancia se redujo en un 85% y en el 2003 también, eliminando del análisis los sitios en los cuales la exclusión de avispas

fracasó (E4 y E5). Cabe recordar que los análisis de la variación de las diferentes variables se repitieron incluyendo y excluyendo los sitios E4 y E5, y que los resultados siempre fueron los mismos: nunca se detectó un efecto de la exclusión de avispas. De todas formas, reducciones menores al 80-90% propuesto serían suficientes para proteger especies no vulnerables. O sea que con reducciones en la abundancia de avispas menores al 90% se podría esperar cierta recuperación de la comunidad, teniendo en cuenta que la avispa sólo reduciría la abundancia de presas sin llegar a erradicarlas (Beggs 2001). Consecuentemente, creo que la reducción de la abundancia de avispas lograda en este trabajo fue lo suficientemente importante como para detectar un efecto si este existiese.

La hipótesis que parece explicar mejor la ausencia de efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble de artrópodos es que en el NO de la Patagonia hasta la fecha, es que esta avispa exótica presenta abundancias relativas demasiado bajas como para afectar a las especies nativas. Por ejemplo, la abundancia de avispas es hasta 20 veces menor que en regiones en donde experimentalmente se demostró que *Vespula germanica* puede afectar la fauna local. Según los resultados del capítulo 2 y de este capítulo, la abundancia de avispas en el área de estudio, en el pico de actividad de la temporada (marzo) es entre 1.8 y 2.5 avispas/trampa/día, mientras que en Nueva Zelanda es de unas 40 avispas/trampa/día. Por lo tanto, la reducción del 90% del número de avispas llevaría en Nueva Zelanda la abundancia a unas 5 avispas/trampa/día, un valor aún mayor que el máximo de la temporada en esta región (2.6 avispas/trampa/día). Otras medidas de abundancia de avispas también son mayores en Nueva Zelanda que en el NO de la Patagonia. Por ejemplo, la densidad de nidos promedio en el bosque de *Nothofagus* sp. en Nueva Zelanda es de 12 nidos/hectárea (Thomas *et al.* 1990), mientras que partir de los resultados de este trabajo la densidad de nidos de avispas en bosques comparables es de 3.4 nidos/ha.

Por otro lado, es interesante destacar que los estudios realizados con hormigas invasoras, en los cuales se detectó un efecto sobre los ensambles de hormigas nativas, reportan una abundancia del invasor superior al 90% del total de capturas (Holway 1998, Porter & Savignano 1990, Vanderwoude *et al.* 2000). Adicionalmente, los resultados del trabajo de Russell Cole *et al.* (1992) sugieren que para un mismo sistema, el impacto de *Iridomyrmex humilis* es mayor cuando su abundancia aumenta proporcionalmente con respecto al ensamble afectado. Para

carábidos depredadores se sugiere lo mismo; Menalled *et al.* (1999), encontraron que la tasa de depredación de larvas de dípteros estaba positivamente correlacionada con la abundancia de carábidos.

Los resultados del presente trabajo indican que la abundancia de *Vespula germanica* representa solo el 6% del total de capturas de artrópodos en sitios control, el 20% de las capturas de hormigas, el 30% de las capturas de coleópteros, 45% de las capturas de Lepidópteros y el 85% de las capturas de arañas. Para ninguno de estos grupos se detectó un efecto de la exclusión de avispas, incluso tampoco para las arañas, que además de ser presa de las avispas y potenciales competidoras de las mismas, son comparativamente menos abundantes.

Además, es interesante notar que al igual que se describió para el área de distribución original y para otras áreas de invasión (Archer 1985, Barlow *et al.* 2002), la abundancia de avispas muestra variaciones interanuales importantes, lo que podría servir de escape a especies que no se ven afectadas por las mismas variables ambientales que determinan la dinámica poblacional de las avispas. Los resultados de este trabajo indican que la abundancia de avispas durante el año 2004 fue muy baja (80% menos que el promedio de los años anteriores). Por otro lado, la abundancia y riqueza de especies de los grupos que componen el ensamble estudiado fue comparativamente baja en el 2003, y alta en el 2004.

A partir de una serie de tiempo de 13 años, Barlow *et al.* (2002) concluyeron que, además de ciertos factores endógenos de las poblaciones (e.g. cantidad de reinas producidas en otoño), las lluvias abundantes en primavera tienen un efecto negativo sobre la abundancia de avispas en esa misma temporada. Los registros de precipitaciones en la estación meteorológica de Radio Nacional de El Bolsón, indican que durante la primavera del año 2003 (septiembre – diciembre) llovió significativamente más que en los años 2002 y 2004. Aunque la serie temporal es muy corta, realicé varios análisis exploratorios mediante correlaciones cruzadas y para ningún período (e.g. precipitaciones de la primavera o invierno del mismo año o anterior) encontré una correlación significativa entre las precipitaciones y la abundancia de avispas. Por lo tanto, estos resultados parecen no coincidir con los de Barlow *et al.* (2002). Asimismo, la temperatura media mensual y la humedad relativa ambiente no mostraron variaciones importantes entre años. Los datos de este trabajo no permiten realizar un análisis detallado que permita determinar cuál o cuáles variables afectan la abundancia de avispas y del resto de los grupos de

artrópodos, pero parecería que esos factores pueden ser diferentes para ambos grupos. Esta particularidad, permitiría al ensamble nativo de artrópodos escapar a la depredación y/o competencia de *Vespula germanica* en algunos años.

El pico de la abundancia estacional de *Vespula germanica* en Patagonia, al igual que en Nueva Zelanda, se da principalmente en marzo, mientras que en general en la zona de estudio del presente trabajo, la abundancia de artrópodos es máxima en enero (resultados de este trabajo y comunicación personal de Yamila Sasal y Carolina Morales, Lab Ecotono, CRUB-UNC). Esta variación natural en las poblaciones de avispas, sumada a su baja abundancia en el área de estudio, podrían minimizar el efecto de este insecto exótico sobre el ensamble nativo de artrópodos. Sin embargo, es difícil establecer si este desacople temporal entre la abundancia de artrópodos nativos y la avispa es causa de la falta de efecto o una consecuencia del mismo. Aunque es sólo una observación, se puede destacar que la variación estacional de la abundancia de los artrópodos en los sitios control fue igual en el 2004 (baja abundancia de avispas) que en los años anteriores (alta abundancia de avispas). Esto indicaría que el patrón observado no es una consecuencia de la invasión de *Vespula germanica*, y que el desacople en la variación de la abundancia podría explicar, al menos en parte, la falta de efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble nativo de artrópodos.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo parecen indicar que la baja abundancia de las poblaciones de avispas en la actualidad, sería una de las principales causas de la ausencia de efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamble nativo de artrópodos. Si se compara el clima del área original de distribución de la avispa, con el clima de Patagonia, se advierte que esta última región no posee condiciones climáticas óptimas para el desarrollo de sus poblaciones, pero en el futuro podría dispersarse hacia el norte y centro del país donde las condiciones climáticas le son más favorables (D'Adamo *et al.* 2002). Si la baja abundancia de *Vespula germanica* es la causa de su falta de efecto sobre las especies de artrópodos locales, es lógico suponer que ésto puede revertirse en áreas donde su abundancia aumente. Por lo tanto sería interesante monitorear la abundancia de esta especie exótica en el norte del país y planificar estudios similares al realizado en este trabajo, en dichas áreas. Por otra parte es esperable que la abundancia de *Vespula germanica* no llegue a valores tan altos como en Nueva Zelanda, donde una de las causas de su incremento poblacional es la

presencia de *Ultacoelostoma* sp. (homóptero productor de exudados azucarados que son fuente de alimento para las avispas), insecto ausente en esta región (Beggs 2001)

Una de las causas del éxito en el establecimiento de *Vespula germanica* en la Patagonia fue aparentemente la ausencia de competidores y enemigos naturales (Farji-Brener & Corley 1998). Sin embargo, en el año 2003 se citó la presencia de *Polistes dominulus* en la localidad de El Bolsón, aunque no se capturó ningún individuo de esta especie en el área de estudio (Sackmann *et al.* 2003). *Polistes dominulus* es una avispa depredadora de artrópodos y competitivamente superior a otras avispas sociales cazadoras (Clapperton 1999). La abundancia de *Polistes dominulus* parece ir en aumento (José Villacide, INTA Bariloche), y es esperable que de alguna manera interactúe con *Vespula germanica*.

INTERACCIÓN COMPETITIVA ENTRE *VESPULA GERMANICA* Y UN
ENSAMBLE NATIVO DE HORMIGAS



INTRODUCCION

La competencia es una interacción ecológica a través de la cual las especies invasoras pueden tener un impacto negativo sobre las comunidades invadidas. Por ejemplo, mediante interacciones competitivas una especie invasora puede reducir el crecimiento poblacional de especies nativas o modificar intensamente la organización de la comunidad (e.g. Porter & Savignano 1990). Por otro lado, esta misma interacción puede ser la causa de que las especies invasoras no logren establecerse en nuevas regiones, o si lo hacen sus poblaciones estén limitadas en su crecimiento (Levine *et al.* 2004). Se ha argumentado que uno de los factores que explican el éxito de especies invasoras es la ausencia de competidores en las áreas que colonizan (e.g. Farji-Brener & Corley 1998). Por lo tanto, la presencia o ausencia de competencia entre una especie invasora y especies nativas puede determinar el resultado y curso de una invasión (Levine *et al.* 2004).

Vespula germanica es un invasor exitoso porque, entre otras razones, posee varias características que usualmente se atribuyen a especies que tienen la capacidad de colonizar y establecerse en otras regiones diferentes a la de su distribución original (e.g. organización social, capacidad de beneficiarse de las modificaciones que el hombre introduce en el ambiente, Moller 1996). En particular, *Vespula germanica* es una avispa con una dieta muy amplia que incluye artrópodos vivos y carroña (Sackmann *et al.* 2000). Por otro lado, esta especie tiene la capacidad de buscar alimento y realizar actividades relacionadas con la construcción y mantenimiento de la colonia en un amplio rango de temperaturas y cantidad de luz (Paula Sackmann, observaciones personales). Además, aunque las obreras realizan buscan alimento individualmente, existe un comportamiento de agregación que permite a la especie explotar de manera muy eficiente los recursos alimenticios. Se ha postulado que debido a estas características, y a que *Vespula germanica* no posee en Patagonia enemigos naturales (parasitoides, depredadores y / o competidores), la especie se ha establecido con éxito en la región y tiene la posibilidad de afectar negativamente a los ensamble nativos de artrópodos, ya sea por depredación y / o competencia (Farji-Brener & Corley 1998).

Muchas especies de hormigas comparten algunas de las características mencionadas para *Vespula germanica*, ya que son especies sociales. Gran parte de ellas son cazadoras y carroñeras, y reclutan sobre fuentes de alimento (Hölldobler &

Wilson 1990). La fauna de hormigas del NO de la Patagonia está compuesta por unas 25 especies (Kusnezov 1959), siendo las especies del género *Dorymyrmex* las más abundantes, especialmente en las zonas más áridas. Estas especies poseen tolerancias fisiológicas amplias, lo que les permite acceder a fuentes alimenticias bajo condiciones extremas de temperatura (Bestelemeyer 2000). Por otro lado, al menos el 80% de las especies de hormigas presentes en los hábitats de matorral y estepa recluta sobre cebos, mostrando un comportamiento oportunista y de consumo de carroña (Farji-Brener *et al.* 2002, Paula Sackmann datos sin publicar).

Debido a las características que comparten avispas y hormigas, estos grupos son competidores potenciales por el recurso alimenticio. Si estos grupos compitieran y las avispas fueran competitivamente superiores, los ensambles de hormigas se podrían verse afectados negativamente por la invasión de esta especie exótica. Pero, si las hormigas fueran competitivamente superiores, entonces podríamos estar frente a un caso de resistencia biótica y el establecimiento y dispersión de *Vespula germanica* en Patagonia podría verse restringido, al menos bajo ciertas condiciones. El objetivo de este capítulo fue determinar si existe competencia entre *Vespula germanica* y un ensamble nativo de hormigas cuando forrajean sobre cebos alimenticios. Mi hipótesis es que, dado que gran parte de la comunidad de hormigas comparte potenciales recursos alimenticios con *Vespula germanica* y estos recursos pueden ser limitantes en el área de estudio, avispas y hormigas compiten cuando forrajen sobre la misma fuente de alimento. Por lo tanto, si las avispas son competitivamente superiores, al excluir a *Vespula germanica* de cebos, la abundancia y/o riqueza de especies de hormigas aumentará con respecto a un control, mientras que la abundancia de avispas no variará entre cebos control y cebos en los cuales se excluyeron las hormigas. Pero, si las hormigas son competitivamente superiores, entonces la abundancia de avispas aumentará con respecto a un control al excluir las hormigas de cebos, mientras que la abundancia y / o riqueza de hormigas no variará entre cebos control y cebos en los que se excluyeron avispas.

METODOS

Para determinar si existe competencia por interferencia en cebos alimenticios entre *Vespula germanica* y un ensamble nativo de hormigas se seleccionaron 13 sitios, separados por al menos 1 Km, dentro del hábitat "matorral" (Foto 1), en los alrededores del Lago Nahuel Huapi, Bariloche. La especie vegetal dominante de este hábitat en los sitios seleccionados es *Nothofagus antarctica* ("ñire") en su forma de crecimiento arbustiva acompañada por *Chusquea culleou* ("caña colihue"). La proporción de suelo desnudo en los sitios de muestreo fue de aproximadamente 50%. En cada sitio se colocaron 15 tapas de pots de plástico de 7 cm de diámetro y 2 cm de profundidad con 40 g aproximadamente de una mezcla 1:1 de atún y carne picada, además se agregó un poco de miel líquida. Los cebos fueron adjudicados a tres tratamientos: (1) exclusión de avispas: un tercio de las tapas se colocó al ras del suelo bajo la protección de una malla metálica para impedir el ingreso de *Vespula germanica* pero no el ingreso de las hormigas; (2) exclusión de hormigas: a otro tercio de las trampas se les colocó vaselina sólida en su borde externo y se las dejó apoyadas sobre el suelo, de manera de impedir el acceso de las hormigas al cebo pero no de las avispas, y (3) control: las 5 tapas restantes se enterraron al ras del suelo, permitiendo el libre acceso de avispas y hormigas al cebo (Fotos 2-5). Las tapas se colocaron en 5 grupos de 3, estando representados los 3 tratamientos en cada grupo, y cubriendo una superficie aproximada de 100 m². Una hora después de iniciado el experimento se contaron las avispas presentes en cada cebo (los 15) y luego los cebos con hormigas se guardaron en alcohol 70%. En el laboratorio se separaron las hormigas de los cebos, se identificaron las especies y se contó el número de individuos. Los datos de las 5 estaciones por sitio, para cada tratamiento (control y exclusiones) se sumaron, quedando así un único dato por sitio para cada tratamiento. Los ensayos se realizaron por la mañana y la tarde, evitando las altas temperaturas del mediodía en la que la actividad de las hormigas es menor (Paula Sackmann, observaciones personales).

Los resultados se analizaron mediante un ANOVA de una vía (factor fijo: exclusión) en bloques (cada sitio se tomó como un bloque para controlar posibles diferencias en la abundancia de hormigas o avispas entre sitios), transformando previamente los datos como $x' = \log(x+1)$.



Foto 1. Hábitat de matorral donde se realizaron los ensayos.

Foto 2. Detalle del diseño experimental: arriba izquierda: exclusión de avispas, arriba derecha: control y abajo: exclusión hormigas.

Foto 3: Detalle del control.

Foto 4: Detalle de la exclusión de avispas.

Foto 5: Detalle de la exclusión de hormigas.

RESULTADOS

Se capturaron un total de 9665 hormigas de las cuales el 98.96% pertenecieron a la especie *Dorymyrmex tener*, el 0.98% a *D. antarcticus* y el 0.05% a *Camponotus chilensis*. Por otro lado, se contaron un total de 737 avispas. Tanto para las avispas como para las hormigas los tratamientos modificaron la abundancia de las mismas (ANOVA avispas $F_{\text{tratamiento (2, 24)}} = 26.93$, $p < 0.001$, $F_{\text{bloque (12, 24)}} = 0.99$, $p = 0.48$ y hormigas $F_{(2, 24)} = 13.39$, $p < 0.001$, $F_{\text{bloque (12, 24)}} = 2.03$, $p = 0.06$). Las exclusiones fueron efectivas para ambos grupos; la abundancia de avispas se redujo un 94% con respecto al control (Fisher LSD $p < 0.001$) y la abundancia de hormigas un 99% (Fisher LSD $p < 0.001$, Fig. 28). Pero, mientras que el número de hormigas forrajeando sobre los cebos control y sobre los cebos donde se excluyeron las avispas fue el mismo (Fisher LSD $p = 0.5$, Fig. 28), el número de avispas en los cebos aumentó cuando las hormigas fueron excluidas (Fisher LSD $p = 0.017$, Fig. 28).

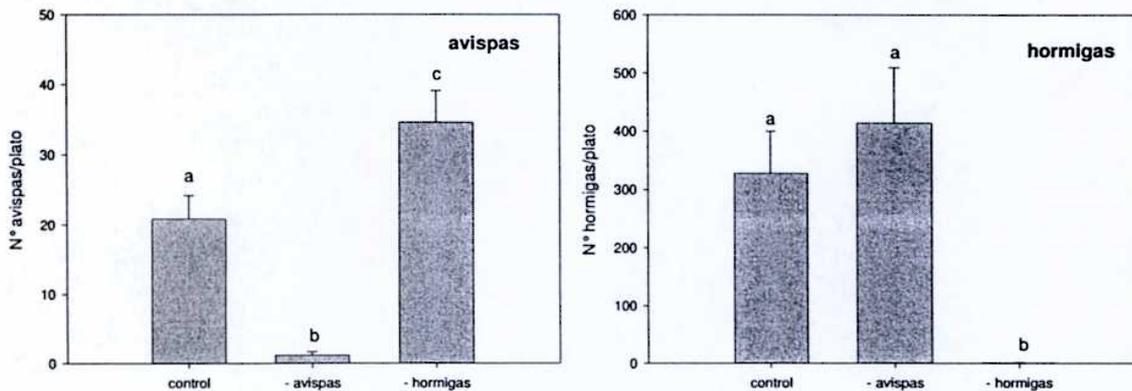


Figura 1. Número de avispas y hormigas en cebos bajo distintos tratamientos. Control: libre acceso al cebos de avispas y hormigas, -avispa: se excluyeron las avispas de los cebos, -hormiga: se excluyeron las hormigas de los cebos. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas cuando son diferentes entre si (Fisher LSD $p < 0.05$).

DISCUSION

La abundancia de *Vespula germanica* aumentó cuando las hormigas fueron excluidas de los cebos experimentales, pero no ocurrió lo mismo en el caso inverso, sugiriendo que las hormigas son competitivamente superiores a las avispas en monopolizar y consumir recursos alimenticios. A pesar de que la riqueza de hormigas en el hábitat de matorral, en la región del Nahuel Huapi, es de aproximadamente 12 especies (Paula Sackmann, datos sin publicar), el 99% de las hormigas capturadas en los cebos correspondieron a la especie *Dorymyrmex tener*. En otras regiones, las especies del género *Dorymyrmex* suelen ser especies subordinadas en las interacciones competitivas con otras especies de hormigas (Andersen 1977, Bestelemeyer 1997, 2000). Las especies subordinadas generalmente poseen tolerancias fisiológicas más amplias que las de sus competidores, lo que les permite acceder a fuentes alimenticias bajo condiciones microclimáticas en las cuales las especies dominantes están inactivas (Bestelemeyer 2000). Se ha sugerido que esta mayor tolerancia a fluctuaciones microclimáticas diarias podría permitir la expansión de especies subordinadas hacia regiones climáticamente rigurosas (Bestelemeyer 1997, Farji-Brener & Corley 2002). Tal sería el caso de *Dorymyrmex* spp, especies subordinadas en los bosques xerófilos subtropicales en la Región Chaqueña, pero abundantes y dominantes en ciertas áreas de Patagonia (Bestlemeyer 1997, 2000, Paula Sackmann, datos sin publicar). En particular, *Dorymyrmex tener* es la especie mas abundante dentro del género en la región del Nahuel Huapi y es especialmente abundante en el hábitat de matorral (90% de la abundancia total, Paula Sackmann, datos sin publicar). Debido a su alta abundancia, que entre otros factores podría estar dada por su dominancia competitiva, *Dorymyrmex tener* es una especie capaz de excluir de cebos alimenticios tanto a otras especies de hormigas como a *Vespula germanica*. Las observaciones realizadas durante los ensayos indican que *Dorymyrmex tener* excluye a las avispas de los cebos porque su alta agregación prácticamente no deja espacio libre para que las avispas se posen sobre el cebo. De todas formas, en algunas situaciones se observaron avispas, que al intentar posarse sobre el cebo, fueron atacadas agresivamente por las hormigas.

Los resultados de este experimento indican que podría existir, al menos en ciertas situaciones y en determinados hábitats, resistencia biótica (e.g. especies

nativas competitivamente superiores a la exótica), fenómeno que podría afectar negativamente el crecimiento y expansión de las poblaciones de *Vespula germanica* en Patagonia. *Dorymyrmex tener* es una especie endémica de Patagonia y en la actualidad su distribución coincide en gran medida con la distribución de *Vespula germanica*. En la Argentina, *Dorymyrmex tener* se encuentra desde Mendoza (Puente del Inca) hasta Santa Cruz, a la altura de Puerto Deseado y de Copiapó a Valdivia en Chile (Kusnezov 1959), mientras que *Vespula germanica* también se distribuye en toda la Patagonia desde Mendoza hasta Santa Cruz en Argentina y desde la Región Central hasta el sur del país en Chile. Este solapamiento en la distribución de las especies implica que la competencia entre avispa y hormigas podría actuar como un mecanismo que impida el crecimiento de las poblaciones de avispa en su área de distribución actual.

En general la resistencia biótica ha sido propuesta como una causa del fracaso de invasiones biológicas o como un regulador de las poblaciones exóticas mediante interacciones ecológicas (Levine *et al.* 2004). Por ejemplo, en Nueva Zelanda, se obtuvieron resultados similares; algunos experimentos parecen indicar que cuando *Apis mellifera* es abundante, es capaz de excluir a *Vespula vulgaris* de sitios con alta abundancia de exudados de pulgones (Markwell *et al.* 1993). A partir de estos resultados, los autores propusieron el uso de colmenas como un método de control de la abundancia de *Vespula* sp. En Argentina, la interacción competitiva entre avispa y ciertas especies de hormigas podría ser una de las causas por las cuales las poblaciones de avispa no alcanzan abundancias tan altas como en otras regiones invadidas.

CONCLUSIONES GENERALES



La abundancia de *Vespula germanica* puede ser reducida mediante el uso de cebos tóxicos a niveles muy bajos. Usando carne picada vacuna fresca con fipronil 0.1% es posible reducir la abundancia de avispa en un 85%. Esta técnica puede ser utilizada para analizar experimentalmente el efecto que esta avispa exótica pudiera tener sobre un ensamble nativo de artrópodos, dado que es efectiva tanto a escala predial como a escala de hectáreas. Por otro lado, mediante técnicas sencillas de muestreo es posible caracterizar con un alto grado de integridad un ensamble nativo de artrópodos terrestres y por lo tanto obtener conclusiones generales y confiables del efecto que un invasor pueda tener sobre el mismo. A partir de muestras obtenidas mediante muestreos sistemáticos es posible obtener estimaciones de riqueza para una determinada área de estudio. Lo interesante es que es posible evaluar la integridad de los muestreos y el grado de confiabilidad de las estimaciones de riqueza que de ellos se desprendan. Por otro lado, es posible evaluar la utilidad de diversos métodos de muestreo cuando se desea inventariar la arthropodofauna de un área. En el presente trabajo, se determinó que para la gran mayoría de los grupos taxonómicos analizados los muestreos realizados durante tres años (12 meses, 1 semana/mes) fueron suficientes para capturar alrededor del 80% de las especies existentes en el área de estudio. Por otro lado, los métodos de muestreo empleados se complementaron entre sí, aumentando el número total de especies registradas. En el ensayo destinado a determinar el efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble de artrópodos, la abundancia de avispa se redujo entre un 60 – 80% durante tres años. A pesar de ello, tanto la abundancia, como la riqueza y la composición de especies del ensamble de artrópodos muestreado no variaron entre sitios exclusión y control. Las únicas diferencias encontradas en dichas variables se debieron a diferencias entre sitios, ya existentes antes de comenzar con la exclusión de avispa o a variaciones temporales (inter e intra- anuales). Este resultado destaca la importancia de realizar comparaciones *a priori* entre los sitios destinados a controles o tratamientos y por otro lado, la necesidad de abarcar una escala temporal amplia cuando se quiere analizar el efecto de un invasor sobre una comunidad. Dada la sensibilidad de los artrópodos a pequeños variaciones ambientales, siempre se deberían tener en cuenta las posibles diferencias entre los sitios en cuanto a las variables que luego serán medidas para determinar el efecto de una especie invasora, ya sea para hacer comparaciones pre-

exclusión o para discutir esta posibilidad como una hipótesis alternativa en estudios comparativos. Sin embargo, esto rara vez ocurre (e.g. Russell Cole *et al.* 1992, Cook 2003).

Finalmente, en este trabajo se exploró la existencia de interacciones competitivas entre *Vespula germanica* y un ensamble de hormigas nativas. Mediante exclusiones sencillas se determinó que la abundancia de *Vespula germanica* aumentó cuando se excluyeron hormigas de cebos experimentales, pero no a la inversa. Estos resultados sugieren que en determinadas situaciones el crecimiento poblacional de la avispa invasora podría estar limitado por resistencia biótica (e.g. existencia de especies nativas competitivamente superiores a la especie invasora).

Contrariamente a lo esperado, no se encontraron evidencias que indiquen que *Vespula germanica* afecta, en la actualidad, los ensamblajes nativos de artrópodos. Esto tendría varias causas; por un lado, la abundancia de *Vespula germanica* en Patagonia no sería lo suficientemente alta como para impactar negativamente sobre otras especies de artrópodos, ya sean presas y/o competidores. Además, la abundancia de avispas puede tener variaciones interanuales importantes permitiendo el escape temporal de las especies locales, siendo las variables que determinan esas fluctuaciones diferentes a las que afectarían a otros componentes del ensamble. Finalmente, la presencia en Patagonia de *Polistes dominulus*, otra avispa social depredadora exótica podría afectar negativamente la dispersión y crecimiento de *Vespula germanica* en la Patagonia en el futuro.

Es esperable que la abundancia de *Vespula germanica* en Patagonia no alcance valores tan altos como en otras áreas de invasión, por ejemplo en Nueva Zelanda, donde la presencia de ciertos homópteros permiten un gran crecimiento de las poblaciones de avispas en bosques de *Nothofagus* sp. Sin embargo, esta especie podría establecerse en el norte y centro del país donde las condiciones son más favorables que en la Patagonia, alcanzando abundancias mayores, y por ende afectando a las especies nativas.

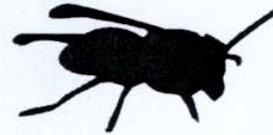
Consideración final

Rechazar ideas preconcebidas en base a estudios sólidos es un proceso importante para mantener la evolución de las ideas en ecología, pues éstos

resultados aparentemente contradictorios mantienen en un estado dinámico el conocimiento de los sistemas naturales (Slobodkin 2001, Graham & Dayton 2002). Dentro de este contexto, el valor de un estudio puede ser mayor cuando rechaza una idea que cuando la apoya. Creo que este es el mayor mérito de este trabajo.

Generalmente se acepta que las invasiones biológicas tienen un impacto negativo sobre los ensamblajes nativos de especies. Sin embargo, la información que sustenta este argumento suele ser anecdótica, especulativa, basada en estudios con pocas observaciones y/o realizados a escalas espaciales y temporales pequeñas. Además, generalmente, los trabajos sobre el efecto de invasiones biológicas no incorporan variaciones temporales y/o espaciales de la abundancia de los invasores o de los ensamblajes invadidos (Bright 1998, Caughley 1994, Cronk & Fuller 1995, Diamond 1989, Elton 1958, Gurevitch & Padilla 2004, Pimm & Gilpin 1989). El presente trabajo incluyó un total 80 hectáreas en las cuales se excluyó experimentalmente la especie invasora, más otras tantas en áreas control. Además se realizó durante tres años, en los cuales existieron variaciones importantes en la abundancia de todos los componentes del sistema. Por otro lado, se tuvo en cuenta la variación espacial de las distintas variables consideradas *antes* de comenzar a analizar el posible efecto de *Vespula germanica* sobre el ensamblaje nativo de artrópodos. Todos los resultados de este trabajo son consistentes en demostrar que, hasta el presente, en el área de estudio, esta avispa exótica no afectó la abundancia, riqueza ni la composición de los ensamblajes de artrópodos terrestres. Esto sugiere que las invasiones biológicas no siempre tienen un impacto negativo (Gurevitch & Padilla 2004), y que eventualmente la intensidad de dicho impacto depende -entre otras cosas- de la abundancia relativa de la especie exótica y de la capacidad competitiva de las especies locales.





- Akre R. & MacDonald P. 1986. Biology, economic importance and control of yellow jackets. Pp. 353 - 412. In: Bradleigh Vinson, S. (eds.). Economic Impact and Control of Social Insects. Pergamon Press, New York.
- Akre R., Ramsay C., Gable A., Baird C., & Standford A. 1989. Additional range extension by the german yellowjacket *Paravespula germanica* (Fabricius), in North America (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* 65:79-88.
- Akre R. 1991. Wasp research: strengths, weakness and future directions. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 223-227.
- Andersen A. 1997. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation ecology* (online) [http:// www.consecol.org/vol1/iss1/art8](http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8)
- Anderson R. S. & Ashe J. S. 2000. Leaf litter beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera, Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiversity and Conservation* 9: 617-653.
- Archer M. E. 1985. Population dynamics of the social wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England. *Journal of Animal Ecology* 54: 473-485.
- Archer M. E. 1998. The world distribution of the euro-asian species of *Paravespula* (Hym., Vespinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 134:279-284.
- Atkinson I. A. E. 1989. Introduced animals and extinctions. In: western D. & Peral M. C. (Eds.): *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Oxford.
- Ausden M. 1999. Invertebrates. In: Sutherland W. J. (ed.). *Ecological Census Techniques, A Handbook*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barlow N. D., Moller H. & Beggs R. J. 1996. A model for the effect of *Sphecophaga vesparum vesparum* as a biological control agent of common wasps in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 33: 31-44.
- Barlow N. D., Beggs R. J. & Barron M. C. 2002. Dynamics of common wasps in New Zealand beech forests: a model with density dependence and weather. *Journal of Animal Ecology* 71: 663-671.
- Barr K., Moller H., Christmas E., Lyer P. & Beggs J. 1996. Impact of introduced common wasps (*Vespula vulgaris*) on experimentally placed mealworms in a New Zealand beech forest. *Oecologia* 105:266-270.
- Basset Y., Novotny V., Millar S. E. & Springate N. D. 1998. Assessing the impacts of forest disturbance on tropical invertebrates: some comments. *Journal of Applied Ecology* 35: 461-466.
- Beattie A. J. & Oliver I. 1994. Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 488-490.
- Beggs J., Harris R. & Read P. 1996. Invasion success of the wasp parasitoid *Sphecophaga vesparum vesparum* (Curtis) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 23: 1-9.
- Beggs J. R., Toft R. J., Malham J. P., Rees J. S., Tilley J. A. V, Moller J. A., H. & Alspach P. 1998. The difficulty of reducing introduced wasp (*Vespula vulgaris*) populations for conservation gains. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 55-63.
- Beggs J. R. & Rees J. S. 1999. Restructuring of Lepidoptera communities by introduced *Vespula* wasps in a New Zealand beech forest. *Oecologia* 119: 565-571.
- Beggs J. 2001. The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. *Biological conservation* 99: 17-28.

- Bestlemeyer, B. 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioral dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009.
- Bolger D. T., Suarez A. V., Crooks K. R., Morrison S. A. & Case T. J. 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10: 1230-1248.
- Borror D. J., Triplehorn C. A. & Johnson N. F. 1992. An introduction to the study of insects. Saunders College, Orlando.
- Braithwaite R. W. & Lonsdale W. M. 1987. The rarity of *Sminthopsis virginiae* in relation to natural and unnatural habitats. *Conservation Biology* 1: 341-343.
- Brehm G. 2002. Diversity of geometrid moths in a montane rainforest in Ecuador. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Fakultät Biologie / Chemie / Geowissenschaften der Universität Bayreuth. Bayreuth, Germany.
- Bright C. 1998. Life out of bounds. W. W. Norton, New York.
- Brown L. R. & Moyle, P. B. 1991. Changes in habitat and micro-habitat partitioning within an assemblage of stream fishes in response to predation by Sacramento squawfish (*Ptychocheilus grandis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 849-856.
- Burger J. 1997. Heavy metals and selenium in herring gulls (*Larus argentatus*) nesting in colonies from eastern Long Island to Virginia. *Environmental Monitoring and Assessment* 48: 285-296.
- Cabrera A. L. & Willink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington.
- Caughley G. 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology* 63:215-244.
- Chang V. 1988. Toxic baiting of the western yellow jacket (Hymenoptera: Vespidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 81: 228-235.
- Chehebar C. & Ramilo E. 1992. Fauna del Parque Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales y Asociación Amigos del Museo de la Patagonia F. Moreno. Bariloche.
- Christie M. 1984. Relevamiento de la fauna de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi. Vol. I, II y III. Administración de Parques Nacionales, Bariloche.
- Clapperton B. R. 1999. Abundance of wasp and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in Northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 23(1): 11-19.
- Cohen A. N. & Carlton, J. T. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 279: 555-558.
- Colwell R. K. & Coddington J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London: Biological Sciences*. 345: 101-118.
- Colwell R. K. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Version 6. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Colwell R. & Coddington J. 2002. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345: 101-118.
- Cook J. L. 2003. Conservation of biodiversity in an area impacted by the red fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Biodiversity and Conservation* 12: 187-195.
- Cronk Q. C. B. & Fuller, J. L. 1995. Plant invaders. Chapman & Hall, London.

- D'Adamo P., Rabinovich M. y Corley J. C. 1997. Distribución e impacto de la avispa exótica *Vespula germanica* en la Patagonia. Documento de Trabajo 18 – Universidad de Belgrano – Serie Programa de Investigación y Desarrollo ambiental.
- D'Adamo P., Sackmann P., Lozada M., Corley, J. C. 2000. Are visual clues all that matter? *Insectes Sociaux* 47 (3): 289-291.
- D'Adamo P., Sackmann P., Rabinovich, M., Corley, J. C. 2002. The potential distribution of the German wasps (*Vespula germanica*) in Argentina. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 79-85.
- Diamond J. 1989. The present, past and future of human caused extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 325:469-477.
- Dickman C. R. 1992. Commensal and mutualistic interactions among terrestrial vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 194-197.
- Donovan B. J. & Edgar R. L. 1987. Attempted biological control of social wasps, *Vespula* spp. (Hymenoptera: Vespidae) with *Sphexophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 14: 329-335.
- Drake J. & Mooney H. 1989. Biological invasions: a Global Perspective. Pp. 315-325. SCOPE 37. Program overview, John Wiley and Sons, Chichester, England.
- Edwards R. 1980. Social wasps, their biology and control. East Grinstead, Rentokil Limited.
- Elton C. S. 1958. The Ecology of Invasions by animals and Plants. Methuen, London.
- Ennik F. 1973. Abatement of yellow jackets using encapsulated formulations of diazinon and rabon. *Journal of Economic Entomology* 66: 1097-1098.
- Eubanks M. D. 2001. Estimates of direct and indirect effects of red imported fire ants on biological control in field crops. *Biological Control* 21: 35-43.
- Farji-Brener A. G. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral* 6: 144-150.
- Farji-Brener A. & Corley J. C. 1998. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8: 237-249.
- Farji-Brener A. G., Corley, J. C. & Bettinelli, J. 2002. The effects of fire on ant communities in northwestern Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity & Distributions* 8: 235-243.
- Feinsinger P. 1987. Approches in nectivore – plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 285-319.
- Fisher B. L. 1999. Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications* 9: 714-731.
- Folgarait P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- Friend G. R. & Williams M. R. 1996. Impact of fire on invertebrate communities in mallee-heath shrublands of southwestern Australia. *Pacific Conservation Biology* 2: 244-267.
- Fritts T. H. & Rodda G. H. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140.
- Gambino P., Medeiros A. C. & Loope L. L. 1987. Introduced vespid *Paravespula pensylvanica* prey on Maui's endemic arthropod fauna. *Journal of Tropical Ecology* 3:169-170.
- Gobbi M., Puntieri, J. & Calvello, S. 1995. Post-fire recovery and invasion by alien plant species in a South American woodland-steppe ecotone. Pp. 105-115. In:

- Pysek, P., M. Rajmanek and M. Wade (eds.) Plant invasions: General Aspects and Special Problems. Academic Pub., Amsterdam.
- Gotelli N. J. & Ellison A. M. 2002. Biogeography at a regional scale: determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83: 1604-1609.
- Gotelli N. J. & Colwell R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Goulet H. & Huber, J. 1993. Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Canada.
- Graham M. H & Dayton P. K. 2002. On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress. *Ecology* 83:1481-1489.
- Grant C. D., Rogers C. J & Lauret T. H. 1968. Control of ground-nesting yellow jackets with toxic baits – a five year testing program. *Journal of Economic Entomology* 61: 1653-1656.
- Grigera D., Ubeda C. & Cali S. 1994. Caracterización de la asamblea de tetrápodos del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 273-298.
- Gurevitch J. & Padilla D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 470 - 474.
- Hainzl D. & Casida J. E. 1996. Fipronil insecticide – novel photochemical desulfinylation with retention of neurotoxicity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 12764-12767.
- Hammond P. M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345: 119-136.
- Harris R. J. 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in honeydew beech forest of the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 8:159-169.
- Harris R. J. 1996. Frequency of overwintered *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) colonies in scrubland-pasture habitat and their impact on prey. *New Zealand Journal of Zoology* 23: 11-17.
- Harris R. J., Harcourt S., Glare T. R., Rose E. A. F. & Nelson T. J. 2000. Susceptibility of *Vespula vulgaris* and *V. germanica* (Hymenoptera: Vespidae) to generalist entomopathogenic fungi and their potential for wasp control. *Journal of Invertebrate Pathology* 75(4): 251-258.
- Harris R. J., & Etheridge N. D. 2001. Comparison of baits containing fipronil and sulphuramid for the control of *Vespula* wasps. *New Zealand Journal of Zoology* 28: 39-48.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holmes P. M. & Cowling R. M. 1997. Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South-African fynbos shrublands. *Plant Ecology* 133: 107-122.
- Holway D. A. 1998. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* 116: 252-258.
- Holway D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80: 238-251.

- Holway D. A., Lach L., Suarez A. V., Tsutsui N. & Case T. J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233.
- Howarth F. G. 1985. Impacts of alien land arthropods and molluscs on native plants and animals in Hawaii. In *Hawaii's terrestrial ecosystems: preservation and management*, ed. C. P. Stone & J. M. Scout. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Kaspari M. 2000. Do imported fire ants impact canopy arthropods? Evidence from simple arboreal de caída traps. *The Southwestern Naturalist* 45: 18-122.
- Kerr W.E. 1967. The history of the introduction of African bees to Brazil. *South African Bee Journal* 39:3-5.
- Kim K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2: 191-214.
- Kitt Y. T. & Hopkins D. C. 1996. Toxic baiting of European Wasp (*Vespula germanica*). SARDI Technical Report, Melbourne, Australia.
- Koivula M., Punttila P., Haila Y. & Niemelä J. K. 1999. Leaf litter and small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424-435.
- Kremer C., Colwell R. K., Erwin T. L. Murphy D. D., Noss R. F. & Sanjayan M. A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.
- Kusnezov N. 1953. Las hormigas en los Parques Nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados. *Anales del Museo Nahuel Huapi, Perito Francisco P. Moreno*. Tomo III. Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Nación. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires.
- Kusnezov N. 1959. La fauna de hormigas en el oeste de la Patagonia y Tierra del Fuego. *Acta Zoológica Lilloana*. Tomo XVII: 321-401.
- Lawton J. & Brown K. 1986. The population and community ecology of invading insects. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* 314: 607 – 617.
- Lawton J. H., Bignell D. E., Bolton B., Bloemers G. F., Eggleton P., Hammond P. M., Hodda M., Holt R. D., Larsen T. B., Mawdsley N. A., Stork N. E., Srivastava D. S. and Watt A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72-76.
- Levine J. M., Adler P. B. & Yelenik S. G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- Leyval C., Turnau K. & Haselwandter K. 1997. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7: 139-153.
- Lodge D. M. 1993. Biological invasions: lesson for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133-135.
- Longino J. T. & Colwell R. K. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7: 1263-1277.
- Longino J. T., Coddington J. & Colwell R. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness in three different ways. *Ecology* 83: 689-702.
- Luff M. L. 1975. Some features influencing the efficiency of de caída traps. *Oecologia* 19:345-357.
- Maelfait J. P. & Baert L. 1997. Spiders asi bio-indicators for nature conservation in Flanders. *Levende Natuur* 98: 174-179.

- Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Malham J. P., Rees J. S., Alspach P. A., Beggs J. R., & Moller H. 1991. Traffic rate as an index of colony size in *Vespula* wasps. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 105-110.
- Markwell T. J., Nelly D. & Duncan K. W. 1993. Competition between Honey bees (*Apis mellifera*) and wasps (*Vespula* sp.) in honeydew beech (*Nothofagus solandri* var. *solandri*) forest. *New Zealand Journal of Ecology* 17: 85-93.
- Menalled F., Lee J. C. & Landis D. A. 1999. Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl* 43: 441-456.
- Miller J. C. 1993. Insect Natural History, multi-species interactions and biodiversity in ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 2: 233-241.
- Moller H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* 78: 125-142.
- Mooney H. A. & Cleland E. E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5446-5451.
- Moretti M., Obrist M. K. & Duelli P. 2004. Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps. *Ecography* 27: 173-186.
- Morrone, J. J & Coscarón S. (Directores). 1998. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos: una perspectiva biotaxonomica. Ediciones Sur, La Plata, Argentina.
- Nabhan G. P. & Fleming T. 1993. The conservation of mutualisms. *Conservation Biology* 7: 457-459.
- Newton A. F. & Thayer M. K. 2003. Austral species of Staphylinidae, Silphidae, Leiodidae, and Agyrtidae [online]. Chicago: Field Museum of Natural History. Available from URL: http://www.fieldmuseum.org/peet_staph/db_1c.html
- Niemelä J., Kotz J., Ashworth A., Brandmayr P., Desender K., New T., Penev L., Samways M. & Spence J. 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation* 4: 3-9.
- Oliver I. & Beattie A. J. 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology* 7: 562-568.
- Olivier I. & Beattie A. J. 1996a. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications* 6: 594-607.
- Oliver I. & Beattie A. J. 1996b. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study. *Conservation Biology* 10: 99-109.
- Paini D. R. 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology* 29: 399-407.
- Palmer M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Parker I. M., Simberloff D., Lonsdale W. M., Goodell K., Wonham M., Kareiva O. M., Williamson M. H., Von Holle B., Moyle P. B., Byers J. E. & Goldwasser L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- Peña Guzmán L. E. 1987. Introducción al estudio de los insectos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

- Perrot D. C. F. 1975. Factors affecting use of mirex-poisoned protein baits for control of German yellow jacket (*Paravespula germanica*) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 4: 491-508.
- Pik A. J., Oliver I. & Beattie A. J. 1999. Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates. *Australian Journal of Ecology* 24: 555-562.
- Pimm S. & Gilpin M. 1989. Theoretical Issues in Conservation Biology. In: J. Roughgarden, R. M. May, S.A. Levin (eds.). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press.
- Pimm S. D. 1991. *The balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. The University of Chicago Press.
- Porter S. D. & Savignano D. A. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106.
- Poulin R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84: 485-490.
- Rappoport E. H. 1991. Tropical versus Temperate Weeds: A glance into the present and Future. Pp. 11-51. In Ramakrishnan, P. S. (ed.). *Ecology of Biological Invasions in the Tropics*. National Institute of Ecology. ISF, New Delhi.
- Rappoport E. H. 1993. The process of Plant Colonization in small settlements and large cities. Pp. 190-207. In Mac Donell, M. J. and S. Pickett (eds.) *Humans as components of Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Reid B. L. & MacDonald J. F. 1986. Influence of meat texture and toxicants upon the European wasp (*Paravespula germanica*) in New Zealand. *Journal of Economic Entomology* 79: 50-53.
- Ribera I., Doleddec S., Downie I. S. & Foster G. N. 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetles assemblages. *Ecology* 82: 1112-1129.
- Ricciardi A. & Rasmussen J. B. 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology* 13: 1220-1222.
- Richardson D. M., Williams P. & Hobbs R. 1994. Pine invasions in the southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Roig-Alsina A. & Aizen M. 1996. *Bombus ruderatus* Fabricius, un nuevo *Bombus* para la Argentina (Hymenoptera: Apidae). *Physis, Secc. C* 51: 49-50.
- Rosenzweig M. L. 2001. The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3: 361-367.
- Rosenzweig M. L., Turner W. R., Cox J. G. & Ricketts T. H. 2003. Estimating diversity in unsampled habitats of a biogeographical province. *Conservation Biology* 17: 864-874.
- Ross D. R., Shukle R. H. & MacDonald J. F. 1984. Meat extracts attractive to scavenger *Vespula* in eastern North America (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Economic Entomology* 77: 637-642.
- Russell Cole F., Medeiros A. C., Loope L. L. & Zuehlke W. W. 1992. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73: 1313-1322.
- Rykken J. J., Capen D. E. & Mahabir S. P. 1997. Ground beetles as indicators of land Type Diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology* 11: 522-530.
- Sackmann P., D'Adamo P. & Corley J. C. 2000. Presencia de la avispa exótica, *Vespula germanica* en los Parques Nacionales de la Patagonia. *Comunicación Técnica No. 10*. Grupo Forestal. EEA INTA Bariloche.

- Sackmann P., Villacide J. M. y Corley J. C. 2003. Presencia de una nueva avispa social exótica, *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) en la Patagonia argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina - RSEA* Vol. 62: 68-70.
- Sackmann P., D'Adamo P., Rabinovich M., Corley J. C. 2000. Arthropod prey foraged by the European Wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia, Argentina. *The New Zealand Entomologist* 23: 55-59.
- Sackmann P., Ruggiero A., Kun M. & Farji-Brener A. (en prensa). Efficiency of a rapid assessment of the diversity of ground beetles and ants, in natural and disturbed habitats of the Nahuel Huapi region (NW Patagonia, Argentina). *Biodiversity and Conservation*.
- Sanders N. J., Gotelli N. J., S  ller N. E. & Gordeon D. M. 2003. Community disassembly by an invasive species. *PNAS* 100, [www.pnas /cgi/doi/ 10.1073/pnas.0437913100](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0437913100)
- Samways M. J. 1993. Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives. *Biodiversity and Conservation* 2: 258-282.
- Schaffer W. M., Zeh D. W., Buchmann S. L., Kleinhaus S., Schaffer M.V. & Antrim J.. 1983. Competition for nectar between introduced honeybees and native North American bees and ants. *Ecology* 64: 564-577.
- Scudder G. G. E. 2000. De ca  da trapping. Ecological Monitoring and Assessment Network Coordinating Office, Ecosystem Science Directorate of Environment Canada. <http://eqb-dqe.cciw.ca/eman>
- Sieman E., Haarstad, J. & Tilman D. 1996. Short-term and long-term effects of burning on Oak Savanna Arthropods. *American Midland Naturalist* 137: 349-361.
- Simberloff D. 1989. Which insect introductions succeed and which fail? Pp. 61-72. In: Drake, J and H Mooney (eds). *Biological Invasions: A Global Perspective*. SCOPE 37. John Willey and Sons, Chichester.
- Slobodkin, L. B. 2001. The Good, the bad and the reified. *Evolutionary Ecology Research* 3: 1-13.
- Smith D. R. 1991. African bees in the Americas: insights from Biogeography and Genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 17 -21.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. Chapman & Hall.
- Spence J. R. & Niemel   J. K. 1994. Sampling carabid assemblages with de ca  da traps: the madness and the method. *Canadian Entomologist* 126: 881-894.
- Spiller D. A. & Schoener T. W. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75: 182-196.
- Spradbery J. P., Maywald G. F. 1992: The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* [F.] (Hymenoptera: Vespidae), in Australia: past, present and future. *Australian Journal of Zoology* 40: 495-510.
- Spradbery J. P. 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of the solitary and social wasps*. Univ. of Washington Press, Seattle.
- Spurr E. B. 1991a. Reduction of wasp (Hymenoptera: Vespidae) populations by poison-baiting; experimental use of sodium monofluoroacetate (1080) in canned sardine. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 215-222.
- Spurr E. B. 1991b Wasp control by poison baiting: experimental use of hydramethylnon in canned sardine bait. *In Proceedings of the forty fourth New Zealand Weed and Pest Control Conference*. New Zealand Pest and Weed Control Society. Palmerston North, New Zealand. Pp 42-46.

- Spurr E. B. 1993. The effectiveness of sulfuramid in sardine bait for control of wasps (Hymenoptera: Vespidae). *In* Proceedings 46th New Zealand Plant Protection Conference. 307-312.
- Spurr E. B. 1995. Protein bait of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) at Mt. Thomas, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 22: 281-289.
- Spurr E. B. 1997. Freeze-dried bait for wasp control. *Proc. 50th New Zealand Plant Protection Conference* 401-404.
- Strong D. R. & Pemberton R. W. 2000. Biological control of invading species risk and reform. *Science* 288: 1967-1970.
- Thomas C. D., Moller H., Toft R. J., Tilley J. A. V., Plunkett G. M. & Harris R. J. 1989. Impact of *Vespula* wasps on native insects and birds. Ecology Division Report No. 25, DSRI, New Zealand.
- Thomas C. D., Moller H., Plunkett G. M. & Harris R. 1990. The prevalence of introduced *Vespula vulgaris* wasps in a New Zealand Beech forest community. *New Zealand Journal of Ecology* 13: 63-72.
- Toft R. J., & Rees J. S. 1998. Reducing predation of orb-web spiders by controlling common wasps (*Vespula vulgaris*) in a New Zealand beech forest. *Ecological Entomology* 23: 90-95.
- Townes H. 1972. A light-weight Malaise trap. *Entomological News* 83: 239-247.
- Tribe G. D., Richardson D. M. 1994. The European wasp, *Vespula germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae), in southern Africa and its potential distribution as predicted by ecoclimatic matching. *African Entomology* 2: 1-6
- Vanderwoude C., Lobry de Bruyn L. A. & House A. P. N. 2000. Response of an open-forest ant community to invasion by introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology* 25: 253-259.
- Vázquez D. P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4: 175-191.
- Vázquez D. & Aragón R. 2002. Introduction of the Special Issue: Biological Invasions in Southern South America: A first step towards a synthesis. *Biological Invasions* 4: 1-5.
- Veblen T., Mermoz M., Martín C. & Kitzberger, T. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6: 71-83.
- Verhoeven K. J. F., Simonsen K. L. & McIntyre L. M. 2005. Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108: 643-647.
- Vinson S. 1994. Impact of the invasion of *Solenopsis invicta* Buren) on native food webs. Pp. 246-258. *In* Williams, D. (Ed.). *Exotic ants, Biology, Impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder.
- Vitousek P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- Wagner R. E. & Reiersen D. A. 1969. Yellow Jacket control by baiting. 1. Influence of toxicants and attractants on bait acceptance. *Journal of Economic Entomology* 62: 1192-1197.
- Walther, B. A. & Morand S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116: 395-405.
- Werner S. M. & Raffa K. F. 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management* 139: 135-155.
- Wilson E. O. 1987. The little things that run the world (the important and

- conservation of invertebrates). *Conservation Biology* 1: 344-346.
- Wilson E. O. (ed.) 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington DC.
- Williamson M. 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall, London. 254 pp.
- Williamson M. 1999. *Invasions*. *Ecography* 22: 5-12.
- Willink A. 1980. Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropica* 26:205-206.
- Willink A. 1991. Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. *Boletín de la Academia nacional de Ciencias de Córdoba, Argentina* 59:125-147.
- Winston M. L. 1987. *The biology of the honeybee*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 281 pp.
- Wojcik D. P. 1994. Impact of the red imported fire ant on native ant species in Florida. In: *Exotic ants biology*, ed. D. F. Williams. Westview Press, Boulder, CO.
- World Health Organization. 1990. *Permethrin*. Environmental Health Criteria 94. Geneva, Switzerland: World Health Organization, United Nations Environment Programme, and International Labor Organization.
- Worthington E. B. & R. Lowe M. C. & McConnell R. 1994. African lakes reviewed — Creation and destruction of biodiversity. *Environmental Conservation* 21: 199-213.



APENDICE A

Especies y morfoespecies capturadas en la Reserva Natural Loma del Medio, El Bolsón, Río Negro, en los meses de enero, febrero, marzo y abril entre los años 2002 y 2004.

Observaciones: NR = nuevo registro para Argentina, NSP = especie nueva para la ciencia, SND = sexo nunca descrito (macho en todos los casos).

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.		
Coleoptera	Anobiidae	gen. sp. 1			
		gen. sp. 2			
		gen. sp. 3			
		gen. sp. 4			
			<i>Caenocara humerale</i> White		
		Archeocrypticidae	<i>Enneboeus patagonicus</i> (Kaszab)		
			<i>Archeocrypticus topali</i> Kaszab		
		Bruchidae	gen. sp. 2		
			gen. sp. 1		
		Buprestidae	<i>Epistomentis pictus</i> Gory		
		Cantharidae	gen. sp. 1		
			<i>Chauliognathus magellanicus</i> (Blanchard)		
			<i>Chauliognathus</i> sp.		
			<i>Hyponotum</i> sp.		
		Carabidae	<i>Carboniella platensis</i> (Berg)		
			<i>Cnemalobus araucanus</i> Germain		
			<i>Homalodera centromaculata</i> Solier		
			<i>Homalodera limbata</i> Solier		
			<i>Metius amaroides</i> Motschulsky		
			<i>Metius blandus</i> (Dejean)		
			<i>Metius malachitichus</i> (Dejean)		
			<i>Mimodromites nigrocetaceus</i> (Solier)		
			<i>Mimodromius chilensis</i> (Solier)		
			<i>Mimodromius chopardi</i> Mateu		
			<i>Mimodromius cyanipennis</i> (Brullé)		
			<i>Mimodromius obscuripennis</i> Chaudoir		
			<i>Pelmatellina</i> gen. sp.		
			<i>Plagiotelum irinum</i> Solier		
			<i>Systolosoma breve</i> Solier		
			<i>Tetragonoderes aeneus</i> Dejean		
			<i>Tetragonoderes chalceus</i> Chaudoir		
			<i>Tetragonoderes viridis</i> Dejean		
			<i>Trechisibus nigripennis</i> Solier		
			<i>Trirammatus unistriatus</i> (Dejean)		
			Cerambycidae	<i>Calydon submetallicum</i> Blanchard	
				<i>Eryphus laetus</i> (Blanchard)	
			Chrysomelidae	<i>Alticinae</i> gen. sp.	
		Chrysomelinae? gen. sp.			
		Cryptocephalinae gen. sp.			
		Eumolpinae gen.sp. 1			
		Eumolpinae gen sp. 2			
		Cleridae	<i>Silviella nudatum</i> (Spinola)		
		Coccinellidae	<i>Adalia angulifera</i> Mulsant		
			<i>Adalia deficiens</i> Mulsant		
			<i>Coccidophilus citricola</i> Brèthes		
			<i>Coccinella chilena</i> Weise		

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.
		<i>Cranoryssus variegatus</i> (Philippi & Philippi)	
		<i>Eriopis conexa</i> Germar	
		<i>Nothocolus indefinitus</i> Gordon	
		<i>Nothocolus</i> sp. 1	
		<i>Nothocolus</i> sp. 2	
		<i>Orynipus darwini</i> Brèthes	
		<i>Psyllobora picta</i> (Germain)	
		<i>Sycmnus macula</i> (Germain)	
	Cryptophagidae	<i>Atomaria lewisi</i> Reitter	
		<i>Chiliotis</i> gen. sp. 1	
		<i>Chiliotis</i> gen. sp. 2	
		<i>Chiliotis</i> gen. sp. 3	
		<i>Chiliotis</i> gen. sp. 4	
	Curculionidae	<i>Antarctobius</i> sp.	
		<i>Anthonomini</i> gen. sp.	
		<i>Apion</i> gen. sp.	
		<i>Cryptorrhynchini</i> gen. sp. 1	
		<i>Cryptorrhynchini</i> gen. sp. 2	
		<i>Cylydrorhinus caudiculatus</i> (Fairmaire)	
		<i>Dasydema anucella</i> Kuschel	NR
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 1	
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 2	
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 3	
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 4	
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 5	
		<i>Entiminae</i> gen. sp. 6	
		<i>Germainiellus</i> sp.	
		<i>Alastropolus strumosus</i> (Olivier)	
		<i>Rhyephenes maillei</i> (Gay & Solier)	
		<i>Strangaliodes mutuarius</i> Kuschel	
	Elateridae	gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
		<i>Gabryella</i> sp. 1	
		<i>Gabryella</i> sp. 2	
	Erotylidae	<i>Xalpirta valdiviana</i> Philippi & Philippi	
	Geotrupidae	<i>Frickius variolosus</i> Germain	
	Lampyridae	<i>Pyractonema obscura</i> (Olivier)	
		<i>Pyractonema</i> sp.	
	Lathridiidae	<i>Aridius</i> sp.	
		<i>Enicmus transversithorax</i> Dajoz	
	Leiodidae	<i>Colon</i> sp.	
		<i>Dasytelates gracilis</i> Portevin	
		<i>Eunemadus chilensis</i> Portevin	
		<i>Eupelates transversestrigosus</i> (Fairmaire & Germain)	
		gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
		gen. sp. 3	
		Sogdini gen. sp.	
	Lucanidae	<i>Apterodorcus bacchus</i> Hope	
		<i>Pycnosiphorus</i> sp.	
	Melyridae	gen. sp.	
	Mordellidae	<i>Mordella abbreviata</i> Solier	NR
		<i>Mordella erythrura</i> Fairmaire & Germain	NR

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.
		<i>Mordella hieroglyphica</i> Fairmaire & Germain	NR
		<i>Mordella holosericea</i> Solier	NR
		<i>Mordella luctuosa</i> Solier	
		<i>Mordella vidua</i> Solier	
		<i>Mordellaria scripta</i> (Fairmaire & Germain)	NR
	Nitidulidae	gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
		gen. sp. 3	
		gen. sp. 4	
		gen. sp. 5	
		gen. sp. 6	
		gen. sp. 7	
		<i>Perilopsis flava</i> Reitter	
		<i>Cybocephalus</i> sp.	
		<i>Somatoxus chilensis</i> Grouvelle	
	Pedilidae	<i>Copobaenus</i> sp.	
		<i>Copobaenus tristis</i> Fairmaire & Germain	
	Peltidae	<i>Diontolobus punctipennis</i> Solier	
	Protocucujidae	<i>Ericmodes sylvaticus</i> Philippi & Philippi	
	Pselaphidae	gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
		gen. sp. 3	
		gen. sp. 4	
	Ptinidae	gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
		gen. sp. 3	
	Scaphidiidae	gen. sp. 1	
	Scaphidiidae	<i>Baeocera</i> sp.	
	Scarabaeidae	<i>Sericoides</i> sp. 1	
		<i>Sericoides</i> sp. 2	
		<i>Sericoides</i> sp. 3	
		<i>Sericoides</i> sp. 4	
		<i>Sericoides</i> sp. 5	
		<i>Sericoides</i> sp. 6	
		<i>Sericoides</i> sp. 7	
	Scirtidae	<i>Cyphon</i> sp.	
		gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
	Scolytidae	gen. sp. 1	
		gen. sp. 2	
	Scraptiidae	gen. sp. 1	
	Silphidae	<i>Silpha</i> sp.	
	Silvanidae	<i>Uleiota integricollis</i> Fairmaire & Germain	NR
	Staphylinidae	<i>Aleochara atra</i> (Solier & Gay)	
		Aleocharinae sp. 2	
		Aleocharinae sp. 10	
		<i>Teratanytoma newton</i> Pace	NR
		<i>Alloproteinus nigriceps</i> (Fauvel)	
		<i>Atheta araucana</i> Pace	NR
		<i>Atheta chilensis</i> Pace	NR
		<i>Atheta fogeli</i> Pace	NR
		<i>Cheilocolpus pyrostoma</i> (Solier & Gay)	
		<i>Gastrorhopalus</i> sp.	

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.
		<i>Glypholoma pustuliferum</i> Jeannel	
		<i>Glypholoma pecki</i> Thayer & Newton.	
		<i>Holobus</i> sp.	
		<i>Homalotrichus nahuelbutensis</i> Coffait & Saiz	NR
		<i>Leptoglossula laeviventris</i> (Fauvel)	
		<i>Leptoglossula mixta</i> Pace	
		<i>Leptoglossula</i> sp. 3	
		<i>Leptusa muscicola</i> (Coffait & Saiz)	
		<i>Loncovilius discoideus</i> (Fairmaire & Germain)	NR
		<i>Lordithon unicolor</i> Fairmaire & Germain	NR
		<i>Omalinae</i> gen. sp.	
		<i>Oxypoda puberula</i> Fauvel	
		<i>Oxypodini</i> gen. sp.	
		<i>Polylobus</i> sp.	
		<i>Spanioda</i> cf. <i>splendens</i> Pace	
		<i>Thinodromus</i> sp.	
		<i>Tricolpochila</i> cf. <i>variisimilis</i> Scheerpeltz	
		<i>Tricolpochila topali</i> (Scheerpeltz)	
	Tenebrionidae	<i>Nyctelia rotundipennis</i> Fairmaire	
		<i>Praocis fimbriata</i> Burmeister	
	Trogidae	<i>Polynoncus mirabilis</i> Pittino	
	Zopheridae	<i>Sparactus sharpi</i> Reitter	
		<i>Synchita</i> sp.	
Araneae	Anyphaenidae	<i>Coptoprepes</i> sp.	
		JUV.INDET.	
		<i>Monapia</i> sp.	
		<i>Monapia</i> sp. 1	
		<i>Monapia lutea</i> (Nicolet)	
		<i>Negayan ancha</i> Lopardo	
		<i>Negayan</i> cf. <i>ancha</i>	
		<i>Negayan</i> sp.	
		<i>Philisca tripunctata</i> (Nicolet)	
		<i>Sanogasta maculosa</i> (Nicolet)	
		<i>Sanogasta</i> sp.	
		<i>Tasata</i> sp.	
		<i>Tomopisthes horrendous</i> (Nicolet)	
		<i>Tomopisthes pusillus</i> (Nicolet)	
		<i>Tomopisthes</i> sp.	
	Thomisidae	JUV.INDET.	
		<i>Misumenops</i> sp. 1	
		<i>Misumenops</i> sp. 2	
		<i>Stephanopsis</i> sp.	
		<i>Thomisinae</i> sp. 1	
		<i>Tmarus</i> sp.	
	Zodariidae	<i>Cybaeodamus enigmaticus</i> (Mello-Leitão)	
		JUV.INDET.	
		<i>Platnickia elegans</i> (Nicolet)	
		<i>Platnickia</i> sp. 1	NSP
		<i>Platnickia</i> sp. 2	
	Corinnidae	JUV.INDET.	
		<i>Meriola arcifera</i> (Simon)	
		<i>Meriola</i> cf. <i>longitarsis</i>	
		<i>Meriola foraminosa</i> (Keyserling)	

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.	
Hymenoptera	Theridiidae	<i>Meriola penai</i> Platnick & Ewing		
		<i>Meriola</i> sp.		
		<i>Steatoda ancorata</i> (Holmberg)		
		<i>Euryopsis camis</i> Levi	NR	
		<i>Euryopsis spinifera</i> (Mello-Leitão)		
		<i>Euryopsis</i> sp.		
		JUV.INDET.		
		<i>Theridion linarense</i> Levi	NR	
		Salticidae	<i>Euophrys</i> sp.1	
			<i>Euophrys</i> cf. <i>anotata</i>	
	JUV.INDET.			
	gen sp.			
	gen sp. 1			
	Gnaphosidae	gen sp. 2		
		<i>Apodrassodes trances</i> Platnik & Shadab		
		<i>Camillina chilensis</i> (Simon)		
		<i>Eilica</i> sp.		
		<i>Eilica trilineata</i> (Mello-Leitão)		
	Oonopidae	JUV.INDET.		
		<i>Orchestina</i> sp.		
	Mimetidae	<i>Orchestina</i> sp. 1		
		<i>Gnolus cordiformis</i> (Nicolet)		
	Linyphidae	gen. sp. 1		
		<i>Ctenophysis chilensis</i> Millidge	NR	
		JUV.INDET.		
		<i>Laminacauda plagiata</i> (Tullgren)		
		<i>Neomaso</i> cf. <i>abnormis</i>		
		<i>Neomaso patagonicus</i> (Tullgren)		
		<i>Neomaso</i> cf. <i>patagonicus</i>		
		<i>Rhabdogyna patagonica</i> (Tullgren)		
		Lycosidae	<i>Allocosa</i> sp. 1	
			<i>Allocosa</i> sp. 2	
JUV.INDET.				
<i>Lycosa</i> sp. 1				
<i>Lycosa</i> sp. 2				
<i>Lycosa</i> sp. 3				
Amphinectidae	<i>Calacadia</i> cf. <i>Dentifera</i>			
	<i>Calacadia dentifera</i> (Tullgren)			
	<i>Calacadia</i> sp.			
	JUV.INDET.			
Amaurobiidae	<i>Metaltella (=Exlinea) rorulenta</i> (Nicolet)			
	gen sp. 1			
	JUV.INDET.			
	<i>Rubrius scottae</i> Mello-Leitão	SND		
	<i>Rubrius</i> sp.	NSP		
Philodromidae	<i>Rubrius</i> sp. 1			
	<i>Petrichus</i> sp. 1			
Hahniidae	<i>Cybaeolus</i> cf. <i>delfini</i>	SND		
Halictidae	<i>Sphecodes</i> sp.			
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1			
	<i>Caenohalictus</i> sp. 2			
	<i>Dialictus</i> sp. 1			
	<i>Dialictus</i> sp. 2			

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	OBS.
	Apidae	<i>gen. sp.</i> <i>Manuelia sp.</i> <i>Apis mellifera</i> Linneus <i>Bombus dahlbomii</i> Guérin <i>Bombus ruderatus</i> Fabricius	
	Megachillidae	<i>gen. sp.</i> <i>Anthidium gayi</i> Spinola <i>Megachile sp.</i>	
	Colletidae	<i>Megachile sp. 1</i> <i>Chilicola sp. 1</i> <i>Chilicola sp. 2</i>	
	Formicidae	<i>Camponotus chilensis</i> Spinola <i>Camponotus distinguendus</i> Spinola <i>Lasiophanes atriventris</i> Spinola <i>Lasiophanes picinus</i> Roger <i>Lasiophanes valdiviensis</i> Forel <i>Myrmelachista schachovskoi</i> Kusnezov <i>Myrmelachista vicina</i> Kusnezov <i>Dorymyrmex tener</i> Mayr <i>Dorymyrmex minutus</i> Emery <i>Dorymyrmex antarcticus</i> Forel <i>Acromyrmex lobicornis</i> Emery <i>Solenopsis patagonica</i> Emery <i>Pogonomyrmex odoratus</i> Kusnezov <i>Pogonomyrmex angustus</i> Mayr	
Hemiptera	Lygaeidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i> <i>gen. sp. 3</i>	
	Miridae	<i>gen. sp. 1</i>	
	Pentatomidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i> <i>gen. sp. 3</i> <i>gen. sp. 4</i> <i>gen. sp. 5</i>	
Homoptera	Cicadellidae	<i>gen. sp.</i>	
Orthoptera	Tettigonidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i>	
	Acriidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i> <i>gen. sp. 3</i>	
	Gryllacriidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i>	
Dermaptera	Forficulidae	<i>gen. sp. 1</i> <i>gen. sp. 2</i>	
	Labiduridae	<i>gen. sp. 1</i>	
Blattaria		Morfoespecie 1	
Lepidoptera		El orden no se separó en diferentes morfos	

APENDICE B

ESTIMADORES NO PARAMÉTRICOS DE LA RIQUEZA DE ESPECIES (TOMADO DE COLWELL 2000)

Definición de variables

S_{est}	Riqueza de especies estimada, donde "est" se reemplaza en la formula por el nombre del estimador
S_{obs}	Número total de especies observadas en el total de las muestras agrupadas
S_{rare}	Número de especies raras (con 10 o menos individuos) cuando se combinan todas las muestras
S_{abund}	Número de especies abundantes (con 10 o mas individuos) cuando se combinan todas las muestras
S_{infr}	Número de especies infrecuentes (especies encontradas en 10 o menos muestras)
S_{freq}	Número de especies frecuentes (especies encontradas en 10 o mas muestras)
m	Número total de muestras
m_{infr}	Número de muestras que tienen al menos una especie infrecuente
F_i	Número de especies que tienen exactamente i individuos cuando todas las muestras son agrupadas (F_1 es la frecuencia de <i>singletons</i> , F_2 es la frecuencia de <i>doubletons</i>)
Q_j	Número de especies que ocurren en exactamente j muestras (Q_1 es la frecuencia de <i>uniques</i> , Q_2 es la frecuencia de <i>duplicates</i>)
p_k	Proporción de muestras que contienen k especies
N_{rare}	Número total de individuos de especies raras
N_{infr}	Número total de ocurrencias de especies infrecuentes
C_{ace}	Estimador de cobertura de abundancia en muestras
C_{ice}	Estimador de cobertura de incidencia en muestras
γ_{ace}^2	F_i para especies raras
γ_{ice}^2	Coficiente estimado de variación de Q_i 's para especies infrecuentes

Los estimadores

Chao 1: estimador de la riqueza basada en la abundancia de las especies

$$S_{\text{Chao1}} = S_{\text{obs}} + \frac{F_1^2}{2(F_2 + 1)} - \frac{F_1 F_2}{2(F_2 + 1)^2}$$

$$\text{var}(S_{\text{Chao1}}) = F_2 \left[\frac{G^4}{4} + G^3 + \frac{G^2}{2} \right],$$

donde,

$$G = \frac{F_1}{F_2}$$

Chao 2: estimador de la riqueza basada en la incidencia de las especies

$$S_{\text{Chao2}} = S_{\text{obs}} + \frac{Q_1^2}{2(Q_2 + 1)} - \frac{Q_1 Q_2}{2(Q_2 + 1)^2}$$

La varianza se calcula igual que para Chao 1 pero se reemplaza Q_2 por F_2 donde,

$$G = \frac{Q_1}{Q_2}$$

Jackknife 1: Jackknife de primer orden basado en la incidencia de las especies

$$S_{\text{jack1}} = S_{\text{obs}} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$$

Jackknife 2: Jackknife de segundo orden basado en la incidencia de las especies

$$S_{\text{jack2}} = S_{\text{obr}} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right]$$

Bootstrap: estimador basado en la incidencia de las especies

$$S_{\text{boot}} = S_{\text{obs}} + \sum_{k=1}^{S_{\text{obs}}} (1 - p_k)^m$$

ICE: Estimador de cobertura basado en la incidencia de las muestras

Dado que,

$$S_{\text{obs}} = S_{\text{inf r}} + S_{\text{freq}}$$

La estimación de la cobertura de la muestra es,

$$C_{\text{ice}} = 1 - \frac{Q_1}{N_{\text{inf r}}}$$

donde

$$N_{\text{inf r}} = \sum_{j=1}^{10} jQ_j$$

De esta manera, la estimación de la cobertura de la muestra es la proporción de los individuos perteneciente a las especies infrecuentes que no son *uniques*. Entonces, la estimación de ICE para la riqueza de especies es,

$$S_{\text{ice}} = S_{\text{freq}} + \frac{S_{\text{inf r}}}{C_{\text{ice}}} + \frac{Q_1}{C_{\text{ice}}} \gamma_{\text{ice}}^2$$

Donde,

$$\gamma_{\text{ice}}^2 = \max \left[\frac{S_{\text{inf r}}}{C_{\text{ice}}} \frac{m_{\text{inf r}}}{(m_{\text{inf r}} - 1)} \frac{\sum_{j=1}^{10} j(j-1)Q_j}{(N_{\text{inf r}})^2} - 1, 0 \right]$$

Método asintótico de Holdridge basado en la ecuación de Michaelis Menten (tomado de Rozenzweig *et al.* 2003).

$$S_{\text{obs}} = S (N / N + a)$$

donde S es la asíntota (número de especies estimado) N es el número de de individuos en la muestra y a es un coeficiente de curvatura.

APENDICE C

Tabla 1. Método de Benjamini & Hochberg (Verhoeven *et al.* 2005) para la corrección del alfa global cuando se realizan múltiples pruebas sobre un mismo conjunto de datos. m = número total de pruebas.

Tests ordenados de menor a mayor valor de p	Benjamini & Hochberg
1	alfa / m
2	2 alfa / m
3	3 alfa / m
i	i alfa / m
m	alfa

Tabla 2. Alfa corregido para los ANOVA de medidas repetidas realizados para analizar la variación de la abundancia de diferentes taxa en sitios donde *Vespula germanica* fue excluida mediante el uso de cebos tóxicos y en sitios control. Para cada término de los ANOVA de medidas repetidas se indica en la primera columna el p de la prueba y en la segunda columna el alfa corregido mediante el método de Benjamini & Hochberg. Alfa = 0.05, $m = 44$.

TAXA	Tratamiento		Tiempo		Interacción	
	p	alfa B&H	p	alfa B&H	p	alfa B&H
Amaurobidae juveniles	0.38	0.03295455	0.3	0.04431818	0.87	0.04659091
Anphinctidae juveniles	0.8	0.04318182	0.00001	0.00454545	0.038	0.01363636
Anypaenidae juveniles	0.01	0.00681818	0.00001	0.00795455	0.18	0.025
Apiformes	0.05	0.01363636	0.001	0.02045455	0.08	0.01931818
Araneae	0.02	0.01022727	0.001	0.02613636	0.84	0.04545455
<i>Atheta chilensis</i>	0.72	0.04090909	0.05	0.0375	0.59	0.03977273
Blattaria	0.01	0.00909091	0.001	0.01477273	0.001	0.00454545
<i>Camponotus chilensis</i>	0.01	0.00795455	0.0001	0.01136364	0.08	0.01818182
<i>Camponotus distinguendus</i>	0.023	0.01136364	0.006	0.02727273	0.28	0.02954545
Carabidae	0.45	0.03636364	0.001	0.01818182	0.05	0.01590909
<i>Chilothis</i> sp.	0.89	0.04659091	0.001	0.01931818	0.06	0.01704545
<i>Cnemalobus araucanus</i>	0.43	0.03522727	0.00001	0.00909091	0.402	0.03409091
Coleoptera	0.09	0.01931818	0.001	0.01590909	0.02	0.01022727
<i>Cybaeodamus enigmaticus</i>	0.11	0.02045455	0.016	0.03068182	0.002	0.00568182
Dermaptera	0.00325	0.00340909	0.001	0.01363636	0.001	0.00340909
<i>Dorymyrmex minutus</i>	0.51	0.0375	0.66	0.04772727	0.18	0.02613636
<i>Dorymyrmex tener</i>	0.21	0.02727273	0.336	0.04545455	0.335	0.03181818
<i>Eunemadus chilensis</i>	0.69	0.03977273	0.007	0.02954545	0.022	0.01136364
<i>Euryopsis camis</i>	0.82	0.04431818	0.74	0.05	0.82	0.04431818
<i>Euryopsis spiniifera</i>	0.2	0.025	0.017	0.03181818	0.88	0.04886364
Formiciadae	0.28	0.03068182	0.001	0.02272727	0.25	0.02840909
General*	0.84	0.04545455	0.001	0.02159091	0.18	0.02727273
Hemiptera	0.22	0.02840909	0.001	0.01704545	0.04	0.01477273
Homoptera	0.00456	0.00454545	0.03147	0.03409091	0.88	0.04772727
<i>Lasiophanes atriventris</i>	0.76	0.04204545	0.16	0.04204545	0.98	0.05
<i>Lasiophanes picinus</i>	0.91	0.04886364	0.0026	0.03295455	0.41	0.03522727
Lepidoptera	0.12	0.02159091	0.001	0.02386364	0.4	0.03295455

	Tratamiento		Tiempo		Interacción	
	p	alfa B&H	p	alfa B&H	p	alfa B&H
<i>Loncovilius discoideus</i>	0.18	0.02386364	0.0004	0.0125	0.013	0.00795455
<i>Lycosa</i> sp. 2	0.91	0.04772727	0.34	0.04659091	0.45	0.0375
Lycosidae juveniles	0.009	0.00568182	0.036	0.03636364	0.033	0.0125
<i>Meriola foraminosa</i>	0.09	0.01818182	0.7	0.04886364	0.7	0.04204545
<i>Meriola penai</i>	0.21	0.02613636	0.007	0.02840909	0.016	0.00909091
<i>Metaltella rorulenta</i>	0.047	0.0125	0.00001	0.01022727	0.62	0.04090909
<i>Metius malachiticus</i>	0.16	0.02272727	0.17	0.04318182	0.16	0.02386364
<i>Mimodromites nigrocetaceus</i>	1	0.05	0.000001	0.00340909	0.01	0.00681818
Orthoptera	0.24	0.02954545	0.001	0.025	0.42	0.03636364
<i>Perilopsis flava</i>	0.68	0.03863636	0.05	0.03863636	0.72	0.04318182
<i>Pogonomyrmex angustus</i>	0.00000	0.00113636	0.00000	0.00113636	0.00000	0.00113636
<i>Pogonomyrmex odoratus</i>	0.29	0.03181818	0.032	0.03522727	0.32	0.03068182
<i>Sericoides</i> sp. 3	0.39	0.03409091	0.00001	0.00681818	0.13	0.02272727
<i>Systolosoma breve</i>	0.00056	0.00227273	0.00000	0.00227273	0.00000	0.00227273
<i>Tetragonoderes aeneus</i>	0.07	0.01590909	0.055	0.03977273	0.55	0.03863636
<i>Tetragonoderes viridis</i>	0.06	0.01477273	0.14	0.04090909	0.13	0.02159091
<i>Trirammatus unistriatus</i>	0.08	0.01704545	0.00001	0.00568182	0.096	0.02045455

*Incluye la totalidad de las morfoespecies del ensamble de artrópodos.