

Tesis Doctoral

Determinantes de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética en ambientes antropizados

Corbelli, Julián Martín

2011

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

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

Cita tipo APA:

Corbelli, Julián Martín. (2011). Determinantes de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética en ambientes antropizados. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Corbelli, Julián Martín. "Determinantes de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética en ambientes antropizados". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2011.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Determinantes de la diferenciación taxonómica,
funcional y filogenética en ambientes antropizados**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Julián Martín Corbelli

Director de tesis: María Isabel Bellocq

Consejero de Estudios: María Busch

Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades y Macroecología

Buenos Aires, 2011

DETERMINANTES DE LA DIFERENCIACIÓN TAXONÓMICA, FUNCIONAL Y FILOGENÉTICA EN AMBIENTES ANTROPIZADOS

RESUMEN

Se estudió la diferenciación de las comunidades de aves y hormigas en relación al uso de la tierra (cultivo de soja, plantación de eucalipto) en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Primero, se examinó la estructura taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades en cada contexto regional; luego, se puso a prueba si la diversidad beta taxonómica, funcional y filogenética estuvieron acopladas entre sí y asociadas al uso de la tierra y al contexto regional. Utilizando el marco conceptual de la teoría de metacomunidades, los resultados indicaron que la diversidad beta taxonómica estuvo determinada por el uso de la tierra, en consistencia con el modelo de ordenamiento de especies. Además, se observó que la riqueza y abundancia de aves (en ambos contextos regionales) y la riqueza de hormigas (en bosque Atlántico) fueron mayores en el uso de la tierra de menor contraste con la vegetación nativa. Luego, se observó la agrupación fenotípica y la convergencia de rasgos funcionales en relación al uso de la tierra, indicando al filtrado ambiental como principal mecanismo de ensamble. La abundancia relativa de ciertos nodos de las filogenias fue mayor en cada uso de la tierra dependiendo del contexto regional, sugiriendo que la respuesta al grado de contraste entre hábitats modificados y naturales estaría conservada en ambos pools regionales. Finalmente, se mostró que los tres patrones de diversidad beta estuvieron acoplados entre sí, y asociados al uso de la tierra y al contexto regional, sugiriendo un ordenamiento de especies en el espacio de nicho ecológico y en el espacio ecogeográfico, en relación a rasgos filogenéticamente conservados. Esta Tesis constituye un aporte para la integración de los determinantes de la diferenciación biológica en ambientes antropizados.

Palabras clave: diversidad beta, aves, hormigas, uso de la tierra, contexto regional, metacomunidades, ordenamiento de especies, agrupación fenotípica, convergencia de rasgos, filogenética de comunidades, filtrado ambiental.

DETERMINANTS OF TAXONOMIC, FUNCTIONAL AND PHYLOGENETIC DIFFERENTIATION IN HUMAN-MODIFIED HABITATS

ABSTRACT

Differentiation of ants and bird communities was studied in relation to land use (soybean crop, eucalyptus plantation) in Pampean grasslands and the Atlantic forest. First, the taxonomic, functional and phylogenetic community structure was examined in each regional context; then, the role of land use and regional context in determining patterns of taxonomic, functional and phylogenetic beta-diversity was tested, as well as whether these patterns matched to each other. Using the metacommunity conceptual framework, results indicated that taxonomic beta-diversity was determined by land uses, in agreement with predictions from the species sorting model. Besides, it was observed that bird species richness and abundance (in both regional contexts) and ant species richness (in the Atlantic forest) were greater in the land use showing lower contrast with native vegetation. Results showed phenotypic clustering and convergence of functional traits in relation to land use, indicating that environmental filtering drove community assembly. Furthermore, the relative abundance of some nodes within phylogenies was greater in each land use depending on the regional context, suggesting that species responses to contrasting natural vs. human-modified habitats were conserved in both regional pools. Finally, it was demonstrate that patterns of taxonomic, functional and phylogenetic beta-diversity were themselves coupled and associated to the regional context and land use, suggesting species sorting within both local ecological niche space and ecogeographic space, in relation to functional traits that were phylogenetically conserved. This Thesis contributes to integrate the determinants of biological differentiation in human-modified habitats.

Key words: beta-diversity, birds, ants, land use, regional context, metacommunities, species sorting, phenotypic clustering, trait convergence, community phylogenetics, environmental filtering.

AGRADECIMIENTOS

A mi directora Isabel Bellocq, por su confianza, paciencia y comprensión durante este proceso. A Julieta Filloy y Gustavo A. Zurita, que realizaron los muestreos de aves, por su compañía y consejos desde mi desembarco en el grupo de investigación. A Natalia Vespa y Melisa Apellaniz, por su ayuda e inagotable fuerza de voluntad en el trabajo de campo. A Sabrina Grosso por su gran compañerismo día a día en la ciudad. A Myryam Velázquez por el apoyo logístico en Paraguay. A Genoveva Gatti y Anita Zurita por su hospitalidad en Puerto Iguazú. A Carola Monroy Urroz, Gabriela García, y estudiantes de la escuela de guardaparques por su colaboración en el campo. A Juan Pablo Galvis por su inmensurable asistencia en las identificaciones, por sus sábados a la mañana durante dos años, por compartir sus conocimiento, experiencia y pasión por las hormigas. A Martín González, Christian Carannante y Nahuel Cabrera Rodríguez, por su responsabilidad en la limpieza y separación de muestras. A Tobías García por su compromiso con las identificaciones, su valiosa compañía y amistad.

El trabajo desarrollado durante esta tesis fue financiado por el CONICET a través de una beca doctoral y un subsidio (PIP 5236), y la Universidad de Buenos Aires con una beca doctoral y un subsidio (UBACyT X014). Agradezco a Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por el lugar de trabajo; Administración de Parques Nacionales por los permisos de trabajo; CIES e Intendencia P.N. El Palmar por su hospitalidad; Desarrollos Madereros S.A., Tierra Roja S.A., Estancia El Palmar, Paul Forestal S.R.L., Aserradero Ubajay de Siete Hnos. S.R.L., La aurora del Palmar – Fundación Vida Silvestre Argentina por permitirme realizar muestreos; Mastellone Hnos. S.A., Redepa S.A. por la donación de materiales para el trabajo de campo.

ÍNDICE

1. Introducción general

<i>Tres aspectos de la diferenciación biológica entre comunidades</i>	7
<i>Actividades humanas: ¿el efecto es el mismo en todos lados?</i>	8
<i>Objetivos generales</i>	9
<i>Hipótesis generales de trabajo y modelos experimentales</i>	9
<i>Organización de la Tesis</i>	10

2. Materiales y métodos generales

<i>Área de estudio</i>	12
<i>Diseño de muestreo</i>	15
<i>Anexos</i>	21

3 Determinantes de la diversidad beta: el ordenamiento de especies según el uso de la tierra

<i>Resumen</i>	25
<i>Introducción</i>	27
<i>Objetivos</i>	32
<i>Hipótesis y predicciones</i>	33
<i>Materiales y métodos</i>	35
<i>Resultados</i>	42
<i>Discusión</i>	51
<i>Conclusiones</i>	57
<i>Anexos</i>	59

4 Convergencia de rasgos funcionales asociada al uso de la tierra

<i>Resumen</i>	64
<i>Introducción</i>	66
<i>Objetivos</i>	68
<i>Hipótesis y predicciones</i>	69
<i>Materiales y métodos</i>	70
<i>Resultados</i>	77
<i>Discusión</i>	84
<i>Conclusiones</i>	91
<i>Anexos</i>	93

5 Distribución filogenética de aves y hormigas en relación al uso de la tierra

<i>Resumen</i>	97
<i>Introducción</i>	99
<i>Objetivos</i>	101
<i>Hipótesis y predicciones</i>	102
<i>Materiales y métodos</i>	104
<i>Resultados</i>	108
<i>Discusión</i>	118
<i>Conclusiones</i>	124
<i>Anexos</i>	125

6 Integración de los patrones de diversidad beta taxonómica, funcional y filogenética a escala local y regional

Resumen.....140
Introducción.....141
Objetivos.....145
Hipótesis y predicciones.....146
Materiales y métodos.....147
Resultados.....156
Discusión.....172
Conclusiones.....177

7 Consideraciones finales

La ecología de comunidades en el siglo XXI.....179
Perspectivas de esta Tesis.....180

Literatura citada.....184

1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Tres aspectos de la diferenciación biológica entre comunidades

El estudio de la diversidad biológica ha llevado a los ecólogos a preguntarse cómo cambia la composición específica de las comunidades naturales dentro de un área geográfica determinada. Whittaker (1960, 1972) definió a esta variación como diversidad beta y, desde entonces, se ha convertido en un concepto clave para el conocimiento, el manejo y la conservación de comunidades y ecosistemas (Qian 2009). Sin embargo, la variación en la identidad de las especies en sí misma no brinda información suficiente para indagar cuáles fueron los determinaron de la diversidad beta o cuáles podrían ser sus consecuencias. Por ese motivo, la ecología de comunidades ha incorporado durante la última década un conjunto de conceptos, herramientas y metodologías de modo de obtener información de las relaciones filogenéticas de las especies (métodos filogenéticos) y de sus rasgos funcionales (métodos basados en el fenotipo) (Pausas & Verdú 2010). Si bien estos enfoques surgieron con el objetivo de inferir mecanismos de ensamble a partir del conocimiento de la composición funcional y filogenética de las comunidades, también han dado lugar al desarrollo de los conceptos de diversidad beta funcional y filogenética. En analogía con la diversidad beta taxonómica, la diversidad beta funcional y filogenética cuantifican el recambio en la composición funcional y la distancia filogenética entre las comunidades, respectivamente. De este modo, la ecología de comunidades ahora puede aproximarse a las causas y consecuencias de la diversidad biológica desde perspectivas que antes no

solían tenerse en cuenta. Además, el estudio simultáneo de los patrones de diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades está en sus inicios, constituyéndose como un área novedosa para el entendimiento de las respuestas de las especies a los cambios antrópicos del hábitat a distintas escalas espaciales (Devictor et al. 2010).

Actividades humanas: ¿el efecto es el mismo en todos lados?

En la actualidad los sistemas antropizados dominan prácticamente toda la superficie terrestre libre de hielo, ocupando las regiones más productivas del planeta (Ellis et al. 2010). Por ese motivo, el estudio de los factores y procesos que determinan cómo las especies usan los ambientes modificados por el hombre es un tema central en ecología, planificación del paisaje y ordenamiento territorial (Fischer & Lindenmayer 2007). Incluso se ha llegado a proponer una reformulación de los biomas tradicionales, reemplazándolos por “*antropobiomas*” definidos a partir de la distribución de usos de la tierra en el mundo y las densidades de población humana asociadas a cada uno de ellos (e.g. urbano, campo residencial, campo remoto) (Ellis & Ramnkutty 2008). Desde luego, esta propuesta no implica que los biomas “naturales” hayan dejado de ser apropiados para entender la distribución de las especies, sino que es necesario reconocer que los sistemas antrópicos y naturales están en contacto, incluso pudiendo interactuar. De hecho, se ha señalado que los usos de la tierra que resguarden en mayor medida la estructura del hábitat natural de una región, podrán aportar un mayor número de elementos claves del ecosistema para la conservación de la biodiversidad (Fischer et al. 2006). Por lo tanto se espera que al utilización del ambiente antrópico dependa del grado de contraste entre las estructuras del hábitat modificado y del hábitat natural, afectando los patrones de diferenciación entre las comunidades en distintos contextos regionales.

Objetivos generales

El objetivo general de esta tesis es estudiar la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades en usos de la tierra y contextos regionales contrastantes, así como estudiar el acoplamiento entre las diversidades beta taxonómica, funcional y filogenética a distintas escalas espaciales.

Hipótesis generales de trabajo y modelos experimentales

La hipótesis general de trabajo es que la distribución de especies en el ambiente está determinada por la existencia de un ordenamiento de especies en el hábitat local y en el hábitat regional, según sus adaptaciones al espacio de nicho ecológico y al espacio ecogeográfico de la región, respectivamente (Ricklefs 2004, 2008).

En ese sentido, la diferenciación taxonómica de las comunidades estará dada por respuestas que ocurren en tiempos evolutivos (relacionadas con la historia evolutiva de cada pool regional), así como por respuestas que ocurren en tiempos ecológicos (relacionadas con los mecanismos de ensamble). En el primer caso, la diversidad beta estará relacionadas con los efectos del uso de la tierra, mientras que en el segundo estará relacionada con los efectos del contexto regional. Si las adaptaciones al espacio de nicho ecológico y al espacio ecogeográfico de la región estuvieran conservadas filogenéticamente en el pool de especies, entonces se espera que la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades estén acopladas a escala local y regional.

Además, sea un sistema hipotético con dos usos de la tierra ambientalmente contrastantes (1-2) que ocurren en dos contextos regionales (A-B), tal que 1 es ambientalmente más similar que A y 2 es ambientalmente más similar que B; si las adaptaciones de las especies al hábitat local son opuestas en contextos regionales con ambientes naturales contrastantes, entonces se espera que la utilización de los usos 1 y 2 sean opuesta en las regiones A y B.

Para abordar esta hipótesis general ideamos una situación binaria de modelos contrastantes, utilizando como modelos de respuesta biológica las comunidades de aves y de hormigas, como modelos de usos de la tierra contrastantes los cultivos de soja y las plantaciones de eucalipto y como modelos de contextos regionales contrastantes al pastizal Pampeano y al bosque Atlántico.

Organización de la Tesis

En el Capítulo 2 se detalla el diseño de muestreo, y se brinda una descripción de la naturaleza del sistema de estudio, teniendo en cuenta las características generales del bosque Atlántico y del pastizal Pampeano, así como del reemplazo del hábitat para el cultivo de la soja y la forestación con eucalipto. Se realiza una descripción de los métodos de muestreo utilizados para las comunidades de aves y hormigas, y del procesamiento de muestras e identificación de hormigas en gabinete.

En los tres capítulos que le suceden, se estudian distintos aspectos de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades en respuesta al hábitat local (i.e. uso de la tierra) dentro de cada contexto regional.

En el Capítulo 3, utilizando como marco de interpretación la teoría de metacomunidades, se estudia en qué medida la diversidad beta estuvo determinada por procesos relacionados con diferencias interespecíficas en la utilización del nicho ecológico (representados por los efectos del uso de la tierra) y/o por el intercambio de especies por dispersión (representado por el efecto de la distribución espacial de los sitios de estudio). Además, se examina si la utilización de los usos de la tierra por parte de las especies (en términos de riqueza y abundancia) estuvo relacionada con el grado de contraste relativo de estos usos de la tierra con el ambiente natural de cada contexto regional.

En el Capítulo 4 se explora la ocurrencia de filtrado ambiental como mecanismo de ensamble en cada sitio de estudio, mediante el análisis de la agrupación fenotípica de especies para un conjunto de rasgos relevantes para la utilización de ambientes modificados. Luego, se estudian cuáles fueron los caracteres de las especies que

determinaron la diferenciación funcional de las comunidades entre usos de la tierra, poniendo a prueba la existencia de patrones de convergencia de rasgos funcionales a escala de la metacomunidad.

En el Capítulo 5 se explora la existencia de filtrado ambiental y/o diferenciación de nicho como determinantes de los patrones de coocurrencia, estudiando la representación de especies descendientes de cada nodo de las filogenias. Luego, se estudia cuáles fueron los nodos que aportaron una mayor proporción de la diferenciación filogenética entre usos de la tierra en cada contexto regional. Finalmente, se analiza el efecto del uso de la tierra sobre la intensidad del filtrado ambiental o la diferenciación de nicho, comparando el grado de parentesco dentro de plantaciones de eucalipto y cultivos de soja.

El capítulo siguiente integra los tres aspectos de la diferenciación de las comunidades estudiados, así como ambos usos de la tierra y contextos regionales, de modo de poner a prueba las predicciones derivadas de la hipótesis general de trabajo.

En el Capítulo 6 se estudia si el ordenamiento de especies en el hábitat local (representado por el efecto del uso de la tierra) y el hábitat regional (representado por el contexto regional) determinó patrones de diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades estudiadas; y si la conservación filogenética de las adaptaciones al espacio de nicho ecológico y al espacio ecogeográfico de la región determinaron el acoplamiento de los tres aspectos de la diversidad beta.

Por último se presentan las consideraciones finales y la literatura citada.

MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

ÁREA DE ESTUDIO

La conversión del hábitat es un proceso a gran escala que está afectando los biomas naturales de toda la región Neotropical y del mundo (Eva et al. 2004). En particular, esta Tesis fue desarrollada en dos biomas con fisonomías contrastantes, considerados de prioridad para la conservación de la biodiversidad: el bosque Atlántico y los pastizales del Río de la Plata (Henwood 1998, Myers et al. 2000). En ambos biomas, el uso de la tierra está actualmente destinado mayormente a la agricultura, a la plantación de especies forestales exóticas y a la ganadería; como consecuencia, sólo existen remanentes de vegetación nativa en un estado altamente degradado y fragmentado (Donald 2004, Baldi et al. 2006). Hasta mediados del siglo XX, la deforestación en el bosque Atlántico ha tenido un bajo impacto sobre la cobertura forestal, ya que se asociaba principalmente al raleo selectivo de árboles y a la cosecha de yerba mate; luego, con la expansión de los asentamientos humanos y de la frontera agrícola, la pérdida de bosque se aceleró superando los 2000 km² anuales, una de las tasas más altas en el mundo (Galindo-Leal & Câmara 2003). Los pastizales del Río de la Plata, ya desde la colonización europea (siglo XVI) han sido modificados progresivamente por el asentamiento humano y la introducción de la ganadería y de la

agricultura; en las últimas décadas, el reemplazo de pastizales alcanzó entre 1% y 10% anual, principalmente para el uso agrícola y forestal (Bilenca & Miñarro 2004).

El bosque Atlántico

El bosque Atlántico es una de las áreas más amenazadas y diversas del mundo, que mantiene sólo el 7% de su cobertura original. Se extiende desde la costa noreste de Brasil (estados de Ceará y Río Grande del Norte) hasta el estado de Rio Grande do Sul; y desde el Océano Atlántico hasta la cuenca del Río Paraná en el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina (Morrone 2001). Según sus características geomorfológicas y ecológicas, el bosque Atlántico se divide en distintas ecorregiones, entre las cuales el bosque Atlántico del Alto Paraná (Di Bitetti et al. 2003) es la de mayor superficie (471.204 km²). El bosque Atlántico del Alto Paraná se extiende desde las laderas occidentales de la Serra do Mar en Brasil, hasta el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina (Fig. 2.1). La vegetación predominante es la de un bosque semi-deciduo con árboles de 20-30 m de altura, cañas y helechos arborescentes. Entre las especies más representativas se encuentran el palmito (*Euterpe edulis*), el palo rosa (*Aspidosperma polyneuron*), y varias especies de laurel (géneros *Nectandra* y *Ocotea*). El clima de la región es subtropical, con temperatura media anual que oscila entre 16-22°C (con una estación fría entre junio y agosto) y precipitación media anual que oscila entre 1000-2000 mm (Di Bitetti et al. 2003). En particular, esta Tesis se desarrolló en el este de Paraguay, donde permanece aproximadamente el 13% del bosque nativo original. Actualmente, en los departamentos del este paraguayo se concentra el 81% de la superficie sembrada con soja del país (2.139.827 ha según Instituto de Biotecnología Agrícola, campaña 2007/2008). A partir de la Ley 536/95 de Fomento a la Forestación y Reforestación, se ha registrado un avance en esta actividad, donde más del 80% de la superficie reforestada se implantó con *Eucalyptus sp* (Mesa Forestal Nacional 2002).

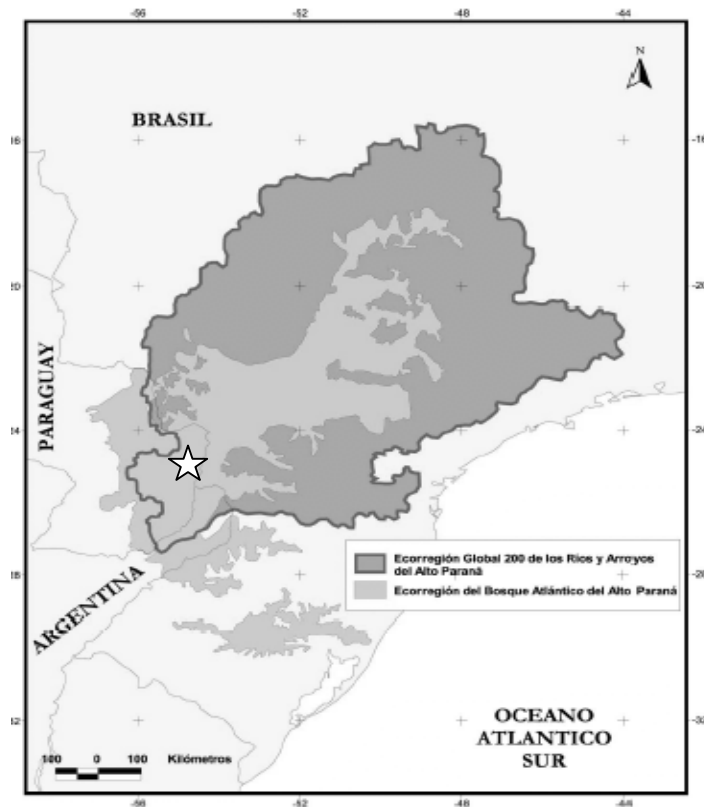


Fig. 2.1 Extensión del bosque Atlántico del Alto Paraná (gris claro), en superposición con la ecorregión de los Ríos y Arroyos del Alto Paraná (gris oscuro) (tomada de Di Bitteti et al. 2003). Esta Tesis se desarrolló en el sector del este de Paraguay (estrella).

Los pastizales del Río de la Plata

Los pastizales del Río de la Plata ocupan el centro-oeste de Argentina entre los 30° y 39° de latitud sur, Uruguay y sur del estado brasileño de Rio Grande do Sul, cubriendo más de 700000 km² (Fig. 2.2). Comprenden un área originalmente ocupada por sabanas, sabanas inundables y bosques en galería a lo largo de los ríos. Entre las gramíneas más representativas de la región pueden mencionarse *Paspalum*, *Axonopus*, *Stipa*, *Bromus* y *Piptochaetium* (Landi et al. 1987). El clima es templado, la temperatura media anual oscila entre 13°-17°C, y las precipitaciones se distribuyen a lo largo de todo el año con un promedio anual de 1000 mm al norte y 600 mm al sur (Morrone 2001). Según su geomorfología, características del suelo, drenaje y vegetación los pastizales del Río de la Plata han sido subdivididos en distintas unidades (León et al.,

1984, Soriano 1991). En particular, esta Tesis se desarrolló en la pampa Mesopotámica, ubicada entre los ríos Paraná y Uruguay (provincia de Entre Ríos, Argentina); una de las áreas más forestadas del sur de Sudamérica, con 91.100 y 10.500 ha de eucalipto y pino respectivamente (Brizuela et al. 2003). Además, en el período 1995-2003 el cultivo de la soja se expandió a esta zona, aumentando siete veces la superficie plantada (Dross 2004). Como el resto de la región, la pampa Mesopotámica se presenta como un ecosistema prácticamente antropizado (Bilenca & Miñarro 2004).



Fig. 2.2. Pastizales del Río de la Plata (tomado de Vega et. al 2009). Esta Tesis se desarrolló en pampa Mesopotámica, en la provincia de Entre Ríos, Argentina (estrella).

DISEÑO DE MUESTREO

Selección de sitios de estudio

En esta Tesis se asumió que el grado de contraste del uso de la tierra con el ambiente natural de pampa Mesopotámica (pastizales) fue menor en cultivos de soja que

en plantaciones de eucalipto, y que en bosque Atlántico (bosques) fue menor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja.

Para poner a prueba los efectos del uso de la tierra y del contexto regional sobre la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades, así como el efecto del grado de contraste relativo entre el uso de la tierra y el ambiente natural sobre la riqueza de especies y la abundancia, fueron seleccionados cinco cultivos de soja y cinco plantaciones de eucalipto en bosque Atlántico y pampa Mesopotámica (total 20 unidades experimentales) (ver la distribución espacial de los sitios en el Anexo 2.1).

Los sitios fueron seleccionados dentro de áreas destinadas casi exclusivamente al cultivo de la soja y a la forestación con eucalipto. De modo de minimizar los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la composición de las comunidades (Duelli 1997, Benton et al. 2003), los sitios de muestreo fueron ubicados en cultivos y plantaciones donde el uso de la tierra fuera el mismo en al menos 1km de radio. Se realizaron campañas de muestreo durante noviembre-diciembre de 2007 en bosque Atlántico (Dpto. Alto Paraná, Paraguay) y durante enero-febrero de 2008 en pampa Mesopotámica (Dptos. Colón y Concordia, Entre Ríos, Argentina). El desfase temporal entre ambas campañas permitió sincronizar las colectas de artrópodos y las observaciones de aves a la fenología del cultivo de soja en cada contexto regional. Al momento de los muestreos, los cultivos de soja tenían dos meses desde la siembra y las plantaciones de eucalipto una edad de 7-8 años en ambas regiones. Tanto el manejo agrícola como el silvícola fueron similares en bosque Atlántico y pampa Mesopotámica.

Selección de modelos biológicos

Se utilizaron dos modelos biológicos de estudio para aumentar el alcance de las generalizaciones. Los modelos seleccionados fueron las hormigas y las aves. Al tratarse de organismos con distintas escalas de acción, ecología e historias de vida se espera que sus respuestas puedan ser diferentes (Fernández 2003). Las hormigas y las aves son buenos modelos porque son abundantes, taxonómica y funcionalmente diversos, su taxonomía está bien estudiada y han probado ser sensibles a modificaciones humanas

del hábitat en relación a la alteración de la estructura de la vegetación (Wilson 1971, MacArthur 1972, Cody 1985, Andersen 1995, Underwood & Fisher 2006).

Muestreo e identificación de hormigas

En cada uno de los 20 sitios de estudio se instaló un total de 10 trampas de caída a lo largo de una transecta, separadas 10 m una de otra. La captura con trampas de caída es una de las técnicas de captura de invertebrados más utilizada, ya que es económica, de fácil implementación y permite estandarizar el esfuerzo de muestreo en distintas localidades (Sutherland 1996). En el caso de hormigas, es una técnica que permite estimar la abundancia y la composición de especies del suelo aunque, dado que la captura es sensible a la actividad y movilidad de los individuos, es necesario asumir que la actividad y movilidad de cada especie de hormiga fue similar entre tratamientos, lo cual es aceptable si los hábitats que se comparan no difieren mucho en la cantidad de piedras y hojarasca en el suelo (Agosti et al. 2000). Cada trampa consistió en un envase plástico (volumen: 500 ml; diámetro de la abertura: 85 mm) enterrado al ras del suelo y provisto de una tapa separada 5 cm de la abertura, de modo de reducir la caída de material del suelo y de agua de lluvia. Las trampas fueron llenadas con 150 ml de una solución preservante (1 propilenglicol: 2 agua), y permanecieron abiertas durante 28 días consecutivos, totalizando un esfuerzo de muestreo de 280 trampas/día por sitio. Regularmente durante el muestreo las trampas fueron revisadas y las capturas fueron colectadas y almacenadas en frascos conteniendo alcohol etílico (70%) que fue renovado periódicamente. Una vez en gabinete, las muestras fueron limpiadas y las hormigas separadas del resto de los artrópodos capturados. Siguiendo claves de identificación taxonómica (Anexo 2.2) y el catálogo de especies de Bolton (2003), se procedió a la identificación de los especímenes al nivel de especie. Para la identificación de especies de los géneros *Pheidole*, *Solenopsis* y *Atta* sólo se utilizaron los individuos pertenecientes a las castas mayores. En el caso de no lograr una identificación apropiada, se utilizó una clasificación a morfoespecie.

Relevamiento de aves

Se realizó el relevamiento de aves mediante el método de conteo por puntos de radio fijo; en cada sitio de estudio fueron determinados 10 puntos de observación separados 200 m entre sí para evitar la superposición de las submuestras (Bibby et al. 1998). Cada punto se encontraba a una distancia mínima de 200 m del borde del campo o la plantación para minimizar los efectos de borde. Para maximizar la confiabilidad de la identificación de las especies, los relevamientos fueron realizados por dos observadores independientes entrenados. Los relevamientos de aves se realizaron desde el amanecer hasta aproximadamente las 10:30 am en días despejados, y cada punto de observación fue visitado en una sola ocasión durante la etapa reproductiva. En cada punto de observación, todas las aves vistas u oídas fueron registradas dentro de un radio de 100 m, durante un período de 5 minutos (Bibby et al. 1998); las aves que sólo sobrevolaran el punto de observación no fueron registradas. Se controló que el tamaño de la unidad muestral fuera apropiado verificándose que entre seis y ocho puntos de observación en cada sitio de estudio eran suficientes para detectar entre el 75% y 100% de las especies registradas con un esfuerzo de 10 puntos de observación y un período de 5 minutos cada uno (Fillooy et al. 2010).

Variables de microhábitat

Dado que la composición de las capturas de hormigas podría estar afectada por la estructura de la vegetación donde fue instalada cada trampa de caída (Agosti et al. 2000), en cada sitio de estudio se registró un conjunto de variables relacionadas a la estructura vertical y horizontal de la vegetación circundante a cada trampa, así como a lo largo de la transecta. Los valores obtenidos para cada variable fueron promediados de modo de obtener un único valor en cada sitio de estudio.

En el espacio vertical ocupado por cada trampa se registró la presencia/ausencia o el porcentaje de cobertura promedio para 18 variables en 15 clases de altura utilizando un marco dividido en 60 celdas (15 clases de altura x 4 celdas de 10 cm x 10 cm cada una) (ver Tabla 2.1) (Gardner et al. 1995). Además, mediante fotografías se realizó un análisis digital de la cobertura vegetal alrededor de cada trampa. Cada fotografía fue

convertida a blanco-negro, asignando píxeles negros a cualquier estructura vegetal y píxeles blancos al resto. Mediante el conteo de píxeles negros y una unidad de referencia (cm) incluida en la foto, se calculó en cada trampa la biomasa vegetal, la distribución vertical y horizontal de la biomasa vegetal, y las alturas a las cuales se alcanzaron distintos porcentajes de cobertura (Zehm et al. 2003). Se utilizó el software Sidelook 1.1.01 (Nobis 2005).

Finalmente, a lo largo de la transecta de trampas de caída, se registró cada un metro el porcentaje de cobertura de herbáceas, gramíneas, helechos para ocho clases de altura (de 20 cm cada una), desde el suelo hasta 160 cm de altura) y la profundidad de la broza.

Tabla 2.1 Variables registradas en cada de una de las celdas del perfil vertical utilizado para describir el microhábitat donde fue instalada cada trampa de caída. Se indica para cada una si fue registrada con un valor de presencia/ausencia (P/A) o de porcentaje de cobertura (%). Entre paréntesis se indica la letra con la cuál será referida sucesivamente.

Variable registrada	Valor
Tallos verdes	%
Tallos secos	%
Yemas de hojas	P/A
Yemas de flores	P/A
Flores abiertas	P/A
Frutos inmaduros	P/A
Frutos maduros	P/A
Musgos	P/A
Líquenes	P/A
Helechos	%
Hojas secas	%
Monocotiledóneas de hoja suave	%
Monocotiledóneas de hoja dura	%
Hojas con superficie < 1cm ²	%
Hojas con superficie < 10cm ²	%
Hojas con superficie < 100cm ²	%
Hojas con superficie > 100 cm ²	%
Estructuras fúngicas	P/A

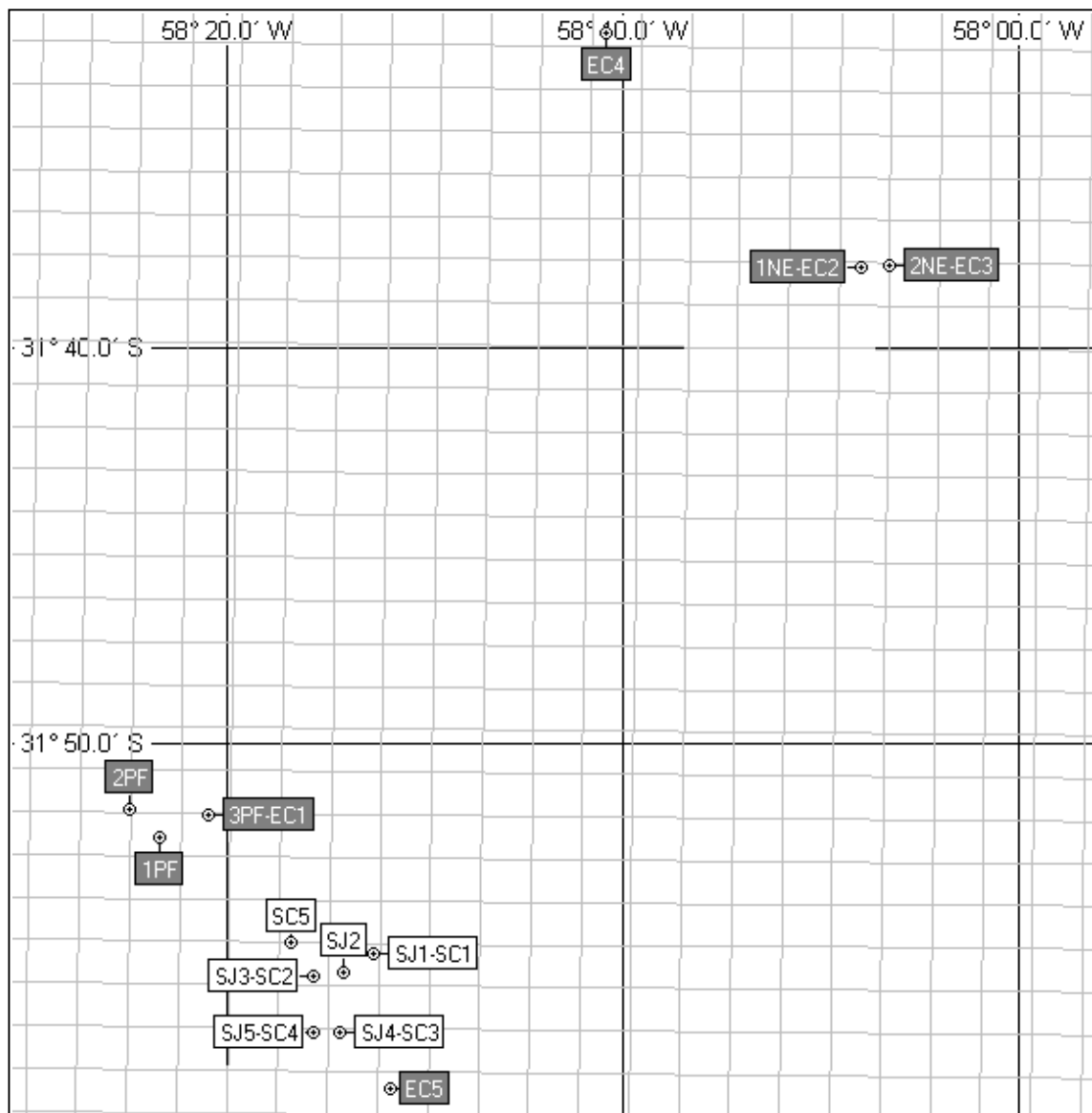
Análisis de datos y puesta a prueba de hipótesis

En los Capítulos correspondientes se especificarán las hipótesis y los análisis de datos realizados para ponerlas a prueba y para cumplir con los objetivos.

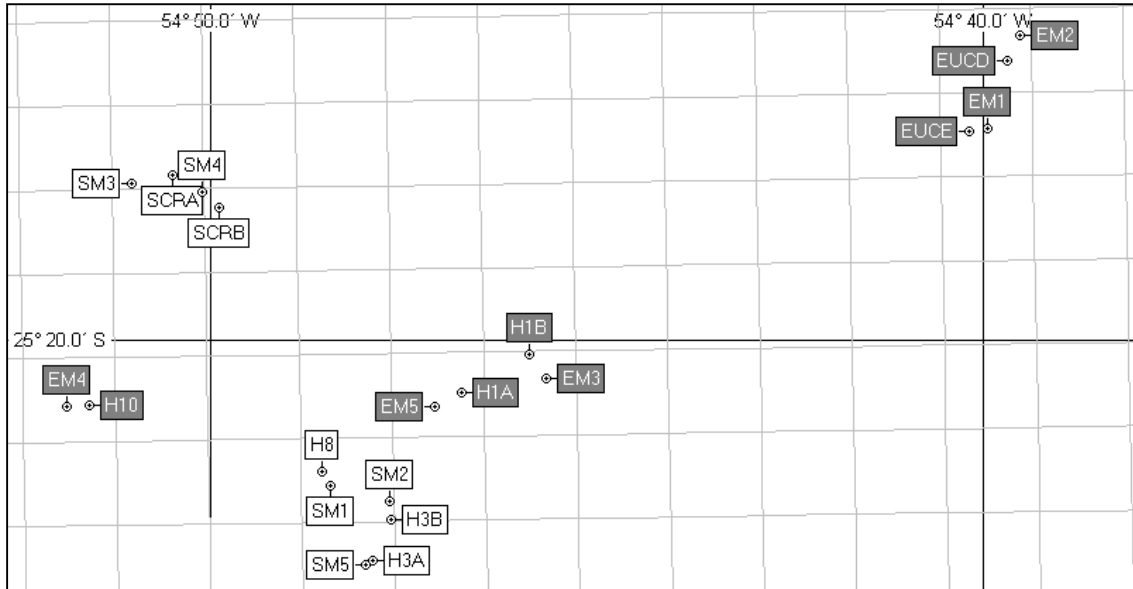
ANEXOS

Anexo 2.1. Distribución espacial de los sitios de estudio. Los rótulos rellenos con gris corresponden a plantaciones de eucalipto, los rótulos sin relleno corresponden a cultivos de soja. La cuadrícula muestra líneas con un intervalo de 2 km de distancia.

(A) En pampa Mesopotámica se realizaron relevamientos de aves y muestreos de hormigas en 1NE-EC2, 2NE-EC3, 3PF-EC1 (eucaliptales), SJ1-SC1, SJ3-SC2, SJ5-SC4, SJ4-SC3 (sojales); únicamente muestreos de hormigas en 1PF, 2PF (eucaliptales), SJ2 (sojal); y únicamente relevamientos de aves en EC4, EC5 (eucaliptales), SC5 (sojal).



(B) En bosque Atlántico se realizaron muestreos de hormigas en H10, H1A, H1B, EUCD, EUCE (eucaliptales), SCRA, SCRB, H8, H3B, H3A (sojales); y relevamientos de aves en EM1, EM2, EM3, EM4, EM5 (eucaliptales), SM1, SM2, SM3, SM4, SM5 (sojales).



Anexo 2.2 Bibliografía utilizada para la identificación de especies y la separación de morfoespecies de hormigas.

- ANTWEB: <http://www.antweb.org/>
- Fowler, H.G. (1988). Taxa of the Neotropical grass-cutting ants, *Acromyrmex* (Moellerius) (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Científica*, Sao Paulo 16, 281-296.
- Kempf, W.W. (1963). A review of the ant genus *Mycocepurus* Forel, 1893 (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 6, 417-432.
- Kempf, W.W. (1964). A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I. Group of strigatus Mayr (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica*, 7, 1-44.
- Kempf, W.W. (1966). A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II. Group of rimosus (Spinola) (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, 8, 161-200.
- Kusnezov, N. (1949). El género *Cyphomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) en la Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 8, 427-456.
- Kusnezov, N. (1951). El género *Pogonomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 11, 227-333.
- Kusnezov, N. (1952). El género *Camponotus* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 12, 183-252.
- Kusnezov, N. (1952). El género *Wasmannia* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 10, 173-182.
- Kusnezov, N. (1952) El género *Pheidole* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 12, 2-88.
- Kusnezov, N. (1978). Hormigas Argentinas: Clave para su identificación. Edición preparada por R. Golbach, Fundación Miguel Lillo, *Miscelánea*, 61.
- González-Campero, M.C. & Elizalde, L. (2008). A new species of *Anochetus* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerini) from Argentina and Paraguay, associated with a leaf cutter ants. *Entomotropica*, 23, 97-102.
- Gonçalves, C.R. (1942). Contribuição para o conhecimento do gênero *Atta* Fabr., das formigas saúvas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Agronomia*, 5, 333-358.
- Gonçalves, C.R. (1961). O genero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, 4, 113-180.
- Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T.M. & Lozano-Zambrano, F. H. (2007). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia
- Lattke, J. E. (1997). Revisión del Género *Apterostigma* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Arquivos Zoológica Sao Paulo*, 34, 121-221.
- Lattke, J. & Goitia, W. (1997). El género *Strumigenys* (Hymenoptera: Formicidae) en Venezuela. *Caldasia*, 19, 367-396.
- Mayhé-Nunes, A.J. (1995). Sinopsis do genero *Mycetarotes* (Hym., Formicidae), com a descrição de duas especies novas. *Bol. Entomol. Venez.*, 10, 197-205.
- Mayhé-Nunes, A.J. & Brandão, C.R.F. (2002). Revisionary studies on the attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. Part 1: Definition of the genus and the opulentus group (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 40, 667-698.
- Mayhé-Nunes, A.J. & Brandão, C.R.F. (2005). Revisionary studies on the attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. Part 2: The Iheringi group (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 45, 271-305.
- Mayhé-Nunes, A.J. & Brandão, C.R.F. (2007). Revisionary studies on the attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. Part 3: The Jamaicensis group (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1444, 1-21.
- Taber, S.W. (1998). *The world of the harvester ants*. Texas A & M University Press, College Station.
- The Ants of North America -William and Emma Mackay Centennial Museum, Laboratory for Environmental Biology, The University of Texas, El Paso, TX <http://www.utep.edu/leb/antgenera.htm>
- Trager, J.C. (1991). A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 99, 141-198.
- Quirán, E. M., Martínez, J.J. & Bachmann, A.O. (2004). El género *Brachymyrmex* Mayr en la Argentina. I. *Acta Zool. Mex.*, 20, 273-285.

- Quirán, E. M. (2005). El género Neotropical *Brachymyrmex* Mayr, 1868 (Hymenoptera: Formicidae) en la Argentina. II. Redescrición de las especies, *B. admotus* Mayr; *B. brevicornis* Emery y *B. gaucho* Santschi. *Neotrop. Entomol.*, 34, 761-768.
- Quirán, E.M. (2007). El género *Brachymyrmex* Mayr en la Argentina. III. Redescrición de *B. aphidicola* Forel, *B. australis* Forel y *B. constrictus* Santschi. *Neotrop. Entomol.*, 36, 699-706.
- Wild, A.L. (2002). The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 14, 1-18.
- Wild, A.L. (2007). Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). *University of California Publications in Entomology*, 126, 1-159.
- Wilson, E.O. (2003). *Pheidole* in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus. Harvard University Press, Cambridge, MA.

DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA: EL ORDENAMIENTO DE ESPECIES SEGÚN EL USO DE LA TIERRA

RESUMEN

En el estudio de los procesos que determinan los patrones de diversidad beta, la ecología de metacomunidades ha surgido como un intento de incorporar aspectos de la ecología de comunidades a escalas espacio-temporales mayores. El concepto de metacomunidad refiere a un conjunto de comunidades conectadas entre sí por dispersión, brindando un marco conceptual que permite integrar: la escala local, donde la distribución de las especies está determinada por las condiciones físicas del hábitat y las interacciones biológicas; y la escala regional, donde la distribución de las especies está determinada por las tasas de dispersión, extinción y especiación. Utilizando tres de los modelos de metacomunidades como marcos de interpretación en este capítulo se estudió en qué medida los patrones de diversidad beta, en dos contextos regionales diferentes (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico), estuvieron determinados por factores locales (representados por el efecto del uso de la tierra) y/o por el efecto de la dispersión de las especies (representado por el efecto de la distribución espacial de los sitios de estudio). Además, en este capítulo se propuso que la distribución de las especies en ambientes modificados estuvo determinada por el grado de contraste entre la estructura del hábitat natural de cada región y el uso de la tierra. En la medida que el

uso de la tierra resguarde la estructura del ambiente natural, se espera que pueda brindar recursos utilizables por las especies adaptadas al ambiente natural de la región. Por lo tanto, si una plantación de eucalipto resguarda en mayor grado la estructura de la vegetación del bosque, y un cultivo de soja resguarda en mayor grado la estructura de un pastizal, entonces se espera que la utilización de estos usos de la tierra sea mayor en bosque Atlántico o en pampa Mesopotámica, respectivamente.

Se realizaron análisis de partición de la varianza para poner a prueba los determinantes de la diversidad beta en cada contexto regional. Se utilizaron matrices de abundancias de aves y hormigas como variables respuesta y se incorporaron el uso de la tierra (junto a variables de microhábitat, en el caso de hormigas) y la estructura espacial de los sitios de estudio como variables explicativas. Luego, utilizando curvas de rarefacción y pruebas de ANOVA, se puso a prueba si en bosque Atlántico la riqueza y la abundancia fueron mayores en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja, y si en pampa Mesopotámica fueron mayores en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto.

Se probó que en pampa Mesopotámica y en bosque Atlántico la diversidad beta de aves y hormigas estuvo determinada por el uso de la tierra, sin contribuciones significativas de las variables espaciales. Estos resultados fueron consistentes con las predicciones del modelo de ordenamiento de especies, según el cual las especies se distribuyen en el ambiente de acuerdo a sus adaptaciones, sin efectos de la dispersión. En bosque Atlántico se probó que la riqueza de aves y hormigas, y la abundancia de aves, fueron mayores en plantaciones de eucalipto; mientras que en pampa Mesopotámica, se probó que la abundancia de aves fue mayor en cultivos de soja, aunque no hubo diferencias en la riqueza de aves, ni en la riqueza o abundancia de hormigas. Estos resultados sugieren que el grado de contraste relativo entre los usos de la tierra y la vegetación del ambiente natural afectó parámetros comunitarios de aves en ambos contextos regionales y de hormigas en bosque Atlántico.

INTRODUCCIÓN

Los determinantes de la diversidad beta

En una época caracterizada por el reemplazo del hábitat a escala global, una de las cuestiones fundamentales en ecología de comunidades es conocer cuáles son los procesos que determinan los patrones de la diversidad biológica en sistemas antropizados. Tradicionalmente se han reconocido tres componentes de la diversidad específica: alfa o diversidad local, gama o diversidad regional, y beta o tasa de recambio. A pesar que la diversidad beta ha sido largamente reconocida como un componente fundamental de la biodiversidad, recién en el siglo XXI ha sido abruptamente integrada a los estudios ecológicos de biodiversidad (Qian 2009 y referencias citadas). Whittaker (1960, 1972) definió la diversidad beta como la variación en la composición de especies dentro de un área geográfica determinada y es una medida de la diferenciación taxonómica entre dos o más ensamblajes (Koleff et al. 2003). El conocimiento de los patrones de diversidad beta, y el entendimiento de sus determinantes, son centrales en el desarrollo conceptual en ecología y biogeografía, así como en biología de la conservación (Lennon et al. 2001). Sin embargo, en la actualidad existe una “diversidad” de métodos con los que se estudia la diversidad beta, reflejando la existencia de diferencias conceptuales, de herramientas y de objetivos que se combinan. Por ejemplo, la diversidad beta puede medir la variación en la composición (o las abundancias relativas) de especies a lo largo de un gradiente (i.e. recambio direccional), o entre unidades de muestreo (i.e. recambio no direccional); puede estimarse mediante índices clásicos (calculados en función de la diversidad gama y alfa) o mediante índices multivariados (basados en la (dis) similitud entre unidades de muestreo); puede calcularse utilizando índices de abundancia o de presencia/ausencia, incluyendo o descartando la información que proveen las dobles ausencias (Anderson et al. 2011).

Así como no hay un único modo de estudiar el recambio o la variación de especies en el espacio y el ambiente, tampoco existe consenso respecto a cuál es el

efecto relativo de procesos que ocurren a distintas escalas espacio-temporales sobre la composición de las comunidades, y por lo tanto de su diferenciación (Brooker 2009). Si bien los ecólogos han advertido que las comunidades biológicas son el resultado de procesos y factores que ocurren a distintas escalas espaciales y temporales, históricamente el estudio de comunidades se ha caracterizado por seguir perspectivas locales o regionales, sin que existieran intentos de integración entre ellas (Ricklefs 1987, Mouquet & Loreau 2002). A escala local, se supone que los principales determinantes de la estructura de una comunidad (riqueza específica, abundancias relativas) son los procesos que ocurren dentro de los sitios de estudio y que involucran diferencias ecológicas entre las especies. A escala regional, en cambio, se supone que la estructura de una comunidad está principalmente determinada por el balance entre las tasas regionales de dispersión, extinción y especiación, donde las diferencias ecológicas entre las especies, si existieran, son irrelevantes (Gaston & Blackburn 2000). En la actualidad, la mayoría de los ecólogos entienden que estas perspectivas representan los extremos de un continuo y, lejos de ser incompatibles, cada aproximación será válida según cuál sea la escala del problema. Es decir, a una escala muy grande podría ser aceptable una aproximación que asuma que todas las especies son ecológicamente equivalentes; pero si las preguntas son de grano más fino, entonces sería útil tener en cuenta las diferencias de nicho entre las especies (Chase & Bengtsson 2010). Si bien esta postura resulta conciliadora, no contempla un cuestionamiento: ¿existe una interacción entre los procesos y/o factores locales y regionales que determinan las características de una comunidad?

Durante la última década la teoría de metacomunidades ha brindado un marco conceptual donde convergen diferentes visiones respecto a cómo y por qué varía la composición de las comunidades en el espacio y en el tiempo. Una metacomunidad fue definida como un conjunto de comunidades, donde la composición de cada una de ellas está determinada por procesos que ocurren dentro de la comunidad (i.e. locales), y por otros externos a la comunidad (i.e. en la metacomunidad) que involucra la llegada de especies desde otras comunidades (Leibold et al. 2004). En este capítulo, se utilizará ese marco de interpretación para estudiar si los patrones de diversidad beta de aves y hormigas, en dos contextos regionales diferentes, estuvieron determinados por procesos locales relacionados con un factor ambiental (e.g. el uso de la tierra); y/o con procesos

regionales relacionados con la capacidad de las especies para dispersarse. En el primer caso, se esperaría poder probar estadísticamente un efecto significativo del uso de la tierra sobre la composición de las comunidades, indicando que las aptitudes biológicas y/o los rangos de tolerancia fisiológica de las especies que ocurrieron en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto fueron diferentes. En cambio, en la medida que la composición de especies varíe en función del intercambio de especies entre las comunidades por dispersión, se esperaría poder probar estadísticamente que los patrones de diversidad beta estuvieron asociados a la distribución espacial de los sitios de estudio, independientemente del factor ambiental (i.e. el uso de la tierra) (Legendre et al. 2005).

Los modelos de metacomunidades

La teoría de metacomunidades se sintetiza en cuatro conjuntos de modelos que integran de distintas maneras los determinantes locales y regionales de la composición de las comunidades: el ordenamiento de especies (“*species sorting*”) (Leibold 1998, Cottenie et al. 2003), el efecto de masa (“*mass effects*”) (Mouquet & Loreau 2002, 2003), la dinámica de parches (“*patch dynamics*”) (Tilman 1994, Yu & Wilson 2001, Kneitel & Chase 2004, Cadotte 2007) y los modelos neutrales (Hubbel 2001). Cada uno de estos conjuntos de modelos se diferencia de los demás en algunos supuestos, tales como asumir heterogeneidad ambiental en la metacomunidad o no, si la capacidad de movimiento de las especies en la metacomunidad es localizada o ilimitada, o si existen diferencias competitivas o de rangos de tolerancia entre las especies.

El modelo de ordenamiento de especies tiene mucho en común con la teoría de partición de nicho ecológico y coexistencia, donde la distribución de las especies está determinada por sus rangos de tolerancia a las condiciones ambientales del hábitat y las diferencias de las especies para la explotación de los recursos (Hutchinson 1957, MacArthur 1958). Dentro del ordenamiento de especies, se supone que la dispersión es ilimitada; es decir, las especies son capaces de llegar a cualquier parche y “registrar” la heterogeneidad ambiental en toda la metacomunidad (Chase et al. 2005). Sin embargo, un fuerte control de las condiciones ambientales del hábitat sobre la composición

específica provoca que sólo aquellas especies tolerantes (o de mayor fitness) logren establecerse en cada tipo de hábitat. En este caso, se esperaría que los patrones de diversidad beta estén asociados con un factor ambiental (e.g. el uso de la tierra) y que no muestren relación alguna con la distribución espacial de los sitios de estudio (ya que la dispersión es ilimitada).

El modelo de efecto de masa es una adaptación para muchas especies de los modelos de fuente-sumidero utilizados para metapoblaciones (Pulliam 1988). Al igual que en el modelo de ordenamiento de especies, en el efecto de masa se supone que existe una fuerte asociación entre las condiciones ambientales del hábitat y la capacidad de las especies para sobrevivir; sin embargo, si las tasas de migración son altas en la metacomunidad, las especies podrían establecerse aún en hábitats que les fueran desfavorables (Chase et al. 2005). Este modelo reconoce heterogeneidad ambiental en la metacomunidad y que la dispersión de las especies es localizada (i.e. la llegada de especies disminuye con la distancia entre las comunidades). En consecuencia, se esperaría que la diversidad beta tenga una fuerte asociación tanto con el uso de la tierra como con la distribución espacial de los sitios de estudio, ya que por efecto de la llegada de individuos desde otras comunidades la composición de especies será más similar entre sitios más cercanos.

En el modelo de dinámica de parches la coexistencia de especies en la metacomunidad está dada por un compromiso entre las habilidades competitivas y las capacidades de dispersión (Holyoak & Mata 2008). En este caso, las comunidades serían ocupadas por el mismo conjunto de especies competitivamente superiores y la diversidad beta sería muy baja, excepto que las especies competitivamente inferiores se dispersen más que las competitivamente superiores (Chase et al. 2005). Dado que este modelo implica ausencia de heterogeneidad ambiental, no fue tenido en cuenta como marco de interpretación, ya que en este estudio específicamente se cuestiona cómo varía la composición de especies en distintos usos de la tierra.

Los modelos neutrales se basan en la teoría neutral unificada de la biodiversidad y la biogeografía, donde la composición de especies de las comunidades tienen un comportamiento temporal y espacial conocido como *deriva ecológica* (*sensu* Hubbell 2001), variando en función de la probabilidad de ganar especies por inmigración y

especiación, y de perderlas por emigración y extinción. En estos modelos se asume que las especies son ecológicamente equivalentes (i.e. sus habilidades competitivas, su capacidad de dispersión y su fitness en distintos tipos de hábitats son similares), por lo que su distribución resulta independiente de cualquier interacción biótica o abiótica. Siguiendo las predicciones de la teoría neutral, se esperaría que los patrones de diversidad beta no estuvieran asociados al uso de la tierra, ya que las especies no difieren en la utilización de los recursos o de distintos tipos de hábitats; y que, si la dispersión de especies es localizada entonces la diferenciación taxonómica de las comunidades estará asociada a su distribución geográfica de los sitios de estudio (Nekola & White 1999, Sojininen et al. 2007).

La teoría de metacomunidades considera que las comunidades son unidades interconectadas, inmersas en un contexto que afecta en mayor o en menor medida los patrones de diversidad beta (Bengtsson 2010). Por ese motivo, se ha constituido en una herramienta útil para el estudio de comunidades en paisajes antropizados, donde las especies se distribuyen entre hábitats modificados por actividades humanas, bordes y hábitats semi-naturales.

Efectos del hábitat local en función del contexto regional

En paisajes antropizados, como los dominados por sistemas silvico-agropecuarios, la matriz consiste típicamente en hábitats modificados por actividades humanas que rodean fragmentos remanentes de ambiente (semi) natural (Ellis & Ramnkutty 2008). En la actualidad, el proceso de antropización de los paisajes se repite en todo el globo reemplazando ambientes naturales (Foley et al. 2005). Una visión conservacionista extrema interpreta que estos remanentes de hábitat natural soportan una situación de reclusión absoluta dentro de una matriz que es inhabitable e intransitable para las especies; si bien esto podría cumplirse en algunos sistemas, una matriz antrópica suele ser al menos parcialmente permeable, por lo que algunas especies serían efectivamente capaces de atravesarla, de utilizarla, e incluso de permanecer en ella (Norris 2008, Zurita & Bellocq 2010). Sin embargo, el efecto de la matriz antrópica podría diferir entre distintos paisajes y regiones. En este capítulo se propone que el

ordenamiento de especies a escala local y regional está afectado por el grado de contraste ambiental (representado por el contraste de la estructura de la vegetación) entre el hábitat modificado (e.g. cultivo de soja, plantación de eucalipto) y el hábitat natural de cada región (e.g. pastizal, bosque). Un mismo paisaje antrópico podría interactuar de formas diferentes con el pool de especies, ya que podría resguardar la estructura de la vegetación nativa en una región determinada, pero tener un alto contraste con el ambiente natural en otra región; en el primer caso, aportaría más elementos para la conservación de la biodiversidad (e.g. provisión de hábitat para especies nativas, aumento de la conectividad entre parches y reducción de los efectos de borde), que en el segundo caso (Fischer et al. 2006). En la medida que estos contrastes afecten la distribución de las especies propias del pool regional, se espera que la utilización del hábitat sea mayor en el uso de la tierra de menor contraste. En este capítulo se estudiará en cada contexto regional si la riqueza de especies y la abundancia fueron diferentes en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto.

OBJETIVOS

Los objetivos de este capítulo son estudiar en qué proporción la diversidad beta de aves y hormigas estuvo asociada a factores ambientales (efectos del uso de la tierra) o a la dispersión de especies (efecto de la distribución espacial de los sitios de estudio) en cada contexto regional; y estudiar si la utilización del hábitat fue mayor en el uso de la tierra de menor contraste con la estructura del hábitat natural de cada región.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

HIPÓTESIS 3.1a: La diversidad beta dentro de una metacomunidad está determinada por las condiciones ambientales del hábitat (modelo de ordenamiento de especies, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005).

PREDICCIÓN 3.1a. Si los usos de la tierra representan diferentes oportunidades de nicho para las especies y la dispersión de las especies en la metacomunidad es ilimitada, entonces se espera que: i) los patrones de diversidad beta en cada contexto regional estén asociados al uso de la tierra, ya que las especies se ordenarán según sus rangos de tolerancia o aptitudes biológicas en cada tipo de hábitat; y ii) que no estén asociados a la distribución espacial de los sitios de estudio ya que, si la dispersión de las especies no está restringida, el efecto de la inmigración sobre la composición será igual entre sitios cercanos o lejanos. Se pondrá a prueba si el uso de la tierra explicó una fracción significativa de la diversidad beta de aves y hormigas, sin un aporte significativo de la distribución espacial de los sitios de estudio.

HIPÓTESIS 3.1b: La diversidad beta dentro de una metacomunidad está determinada por el intercambio de especies entre comunidades por dispersión (modelos neutrales, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005).

PREDICCIÓN 3.1b. Si las especies son ecológicamente equivalentes y su dispersión a lo largo de la metacomunidad es localizada, entonces se espera que i) los patrones de diversidad beta estén asociados a la distribución espacial de los sitios de estudio, ya que el efecto de la migración sobre la composición será mayor entre sitios cercanos que entre sitios lejanos, y ii) que no estén asociados al uso de la tierra, ya que si los rangos de tolerancia o aptitudes biológicas de las especies son equivalentes en todo tipo de hábitat no debería esperarse un recambio de especies en respuesta a ese factor. Se pondrá a prueba si la distribución espacial de los sitios de estudio explicó una fracción

significativa de la diversidad beta de aves y hormigas, sin aportes significativos del uso de la tierra.

HIPÓTESIS 3.1c: La diversidad beta dentro de una metacomunidad está determinada tanto por las condiciones ambientales del hábitat como por el intercambio de especies entre las comunidades por dispersión (modelo de efecto de masa, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005).

PREDICCIÓN 3.1c. Si los usos de la tierra representan diferentes oportunidades de nicho para las especies y la dispersión de las especies en la metacomunidad es limitada, entonces se espera que: i) los patrones de diversidad beta en cada contexto regional estén asociados al uso de la tierra y a la distribución espacial de los sitios de estudio, ya que las especies se distribuyen en distintos tipos de hábitats según sus rangos de tolerancia o aptitudes biológicas; y ii) el efecto de la migración sobre la composición de las comunidades es mayor entre sitios cercanos que entre sitios lejanos. Se pondrá a prueba si el uso de la tierra y la distribución espacial de los sitios de estudio explicaron fracciones significativas de la diversidad beta de aves y hormigas.

HIPÓTESIS 3.2: El contraste entre el uso de la tierra y el ambiente natural de la región determina la capacidad de las especies del pool regional para utilizar ambientes modificados (Fischer et al. 2006).

PREDICCIÓN 3.2: Si en pampa Mesopotámica el hábitat de menor contraste relativo es el cultivo de soja; y si en bosque Atlántico es la plantación de eucalipto; entonces se espera que la riqueza de especies y la abundancia total de las comunidades en plantaciones de eucalipto y cultivos de soja dependan del contexto regional, ya que la cantidad de especies del pool regional capaces de utilizar cada uno de estos usos de la tierra sería opuesta en contextos regionales contrastantes. Esto sucedería porque si los pools regionales representan las adaptaciones a biomas contrastantes, entonces la distribución de las especies en

cultivos de soja y plantaciones de eucalipto será diferente en cada contexto regional. En pampa Mesopotámica, se espera que la riqueza de especies y la abundancia total en las comunidades sean mayores en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto, ya que una mayor cantidad de especies adaptadas a las condiciones ambientales de pampa podrán establecerse en el primero que en el segundo. Contrariamente, en bosque Atlántico se espera que la riqueza de especies y la abundancia total en las comunidades sean mayores en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Se examinará si existieron diferencias en la riqueza de especies y en la abundancia entre usos de la tierra dentro de cada contexto regional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

El sistema de estudio consistió en dos usos de la tierra (cultivos de soja y plantaciones de eucalipto) en dos contextos regionales (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico). Tanto para el estudio de las comunidades de aves como de hormigas, cada tratamiento (uso de la tierra x contexto regional) consistió de cinco réplicas. Por lo tanto, se trabajó en un total de 20 sitios de estudio (2 usos de la tierra x 2 contextos regionales x 5 réplicas). Para más detalles ver el Capítulo 2: Materiales y métodos generales.

Análisis de datos

En cada contexto regional, se estudió el efecto de factores locales (representado por el efecto del uso de la tierra) y de la dispersión de las especies (representado por el efecto de la distribución espacial de los sitios de estudio) sobre la diversidad beta de

aves y hormigas, a partir de la separación estadística de los determinantes de la varianza total de una matriz de abundancias (sitios x especies) (Anderson et al. 2011).

Matrices de abundancias

Se construyeron dos matrices de abundancias (sitios x especies), una para aves y otra para hormigas, las cuales fueron utilizadas en el cumplimiento del objetivo y puesta a prueba de las predicciones. Como medida de la abundancia se utilizó la incidencia de cada especie en cada sitio de estudio; es decir, la proporción de puntos de observación donde fue registrada cada especie de ave (*frecuencia de detección, sensu* Lindemayer et al. 2002), o la proporción de trampas donde fue colectada cada especie (o morfoespecie) de hormiga. Si bien la incidencia es una variable que tiende a subestimar la abundancia de las especies más comunes y a sobrestimar la abundancia de especies raras, ha resultado útil para la estimación de riqueza de especies y para estimar la diversidad beta entre ensamblajes (Magurran 2004). En el caso de aves, esto resulta ventajoso de modo de minimizar las diferencias entre ensamblajes debido a la ocurrencia de especies muy abundantes; aunque se ha mostrado que la incidencia está menos correlacionada a la actividad reproductiva de las aves que la abundancia promedio o la máxima abundancia entre los puntos de conteo (Betts et al. 2005). En el caso de hormigas, la utilización de la frecuencia de ocurrencia como medida de abundancia, en lugar del número de individuos por trampa, permite minimizar el sesgo de las capturas hacia especies con una mayor actividad y movilidad, con mayores tamaños poblacionales o densidad de colonias y con un reclutamiento de obreras por grupos o masivo (Andersen 1991).

Efectos del uso de la tierra y de la distribución espacial de los sitios de estudio sobre la diversidad beta

Para cada contexto regional (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico), se realizó un análisis de partición de la varianza (en adelante, APV) para determinar si el uso de la tierra (PREDICCIÓN 3.1a), la distribución espacial de los sitios de estudio (PREDICCIÓN 3.1b) o ambos (PREDICCIÓN 3.1c) tuvieron una contribución

significativa como variables explicativas de la diversidad beta. El APV consiste en una serie consecutiva de análisis de redundancia canónicos (RDA) parciales (Legendre & Legendre 1998), que se ejecutan con el objetivo de descomponer la varianza total de una matriz respuesta multivariada (en este caso, la matriz de abundancias) en sus componentes “puramente” ambientales y “puramente” espaciales (Borcard et al. 1992). Mediante un primer RDA, se obtiene el porcentaje de la varianza total explicada por las variables ambientales (E) y espaciales (S) juntas [E+S]; con un segundo RDA, se obtiene la fracción de la varianza explicada por las variables ambientales [E]; y con un tercer RDA, se obtiene la fracción de la varianza explicada por las variables espaciales [S]. Finalmente, por sustracción se obtiene: (1) la fracción de la varianza explicada por las variables ambientales, independientemente de las variables espaciales: $[E|S] = [E+S] - [S]$; (2) la fracción de la varianza explicada por las variables espaciales, independientemente de las variables ambientales: $[S|E] = [E+S] - [E]$; (3) la fracción de la varianza explicada por la correlación entre las variables ambientales y espaciales: $[ES] = [E] + [S] - [E+S]$; y (4) la fracción de la varianza residual: $[R] = 1 - [E+S]$.

En este estudio, la fracción [E|S] corresponde al efecto “puro” del uso de la tierra sobre la diversidad beta (representando el efecto de las condiciones ambientales del hábitat), mientras que la fracción [S|E] corresponde al efecto “puro” de la distribución espacial de los sitios de estudio (asociado con el efecto de la dispersión localizada). Aunque se los denomine efectos “puros”, cabe aclarar que no lo son en un sentido estricto, ya que los efectos “puramente” espaciales podrían incluir cualquier variable ambiental espacialmente estructurada que no haya sido considerada en el estudio. Por otra parte, [ES] representa la fracción de la varianza total explicada por factores que no pueden descomponerse estadísticamente en ambientales o espaciales; y [R] representa la fracción no explicada, e incluye efectos de variables no consideradas en el modelo y de procesos estocásticos que determinan la diversidad beta. Previo al análisis, la matriz de abundancias fue modificada implementando la transformación de Hellinger; de este modo RDA y APV se basan en las distancias Hellinger entre los sitios de estudio, en lugar de las distancias euclidianas, lo cual es más apropiado cuando una matriz de abundancias contiene muchos ceros (Legendre & Gallagher 2001), como ocurrió en este caso. La distancia Hellinger excluye el aporte de dobles ausencias a las distancias entre ensambles y enfatiza diferencias en la proporción de las especies

(Anderson et al. 2011). Una vez transformados los datos, se prefiere la utilización de un coeficiente de determinación ajustado (R_{adj}^2), ya que produce una estimación no sesgada de la contribución de una variable X para explicar la matriz respuesta Y (Peres-Neto et al. 2006). Dado que R_{adj}^2 puede tomar valores negativos en un APV cuando la variable X explica una fracción menor que lo que explicaría una variable aleatoria de distribución normal, estos valores son interpretados como ceros (Legendre 2008). El nivel de significancia de cada fracción fue calculado mediante permutaciones de la matriz de abundancias para obtener una distribución aleatoria del estadístico F utilizado por el APV (Legendre & Legendre 1998). El APV y las pruebas de significancia para cada fracción fueron implementados utilizando el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2011) aplicable en R (R-Development-Core-Team 2010).

Selección de variables ambientales

Como variable ambiental se designó el uso de la tierra (cultivo de soja o plantación de eucalipto) correspondiente a cada sitio de estudio. En el caso de hormigas se incorporaron además variables de microhábitat dado que la composición de las capturas pudo haber estado afectada por la estructura de la vegetación circundante de cada trampa de caída (Agosti et al. 2000) (ver Capítulo 2: Materiales y métodos generales). De modo de incluir en el modelo de APV sólo las variables de microhábitat que en principio explicaran una proporción significativa de la diversidad beta de hormigas en cada contexto regional, se realizó una selección previa de variables mediante un análisis multivariado con selección progresiva (Anderson 2003). Este procedimiento evita la inclusión de demasiadas variables en el APV, lo cual incrementaría simplemente por azar la proporción de varianza explicada por el modelo (Legendre & Legendre 1998). El RDA de selección progresiva se implementó en *DISTLMforward* (Anderson 2003).

Obtención de autovectores espaciales

La información espacial de los sitios de estudio puede incorporarse a un APV de diferentes formas, por ejemplo, incluyendo directamente las coordenadas geográficas de los sitios de estudio o una función polinómica de ellas, dependiendo de la necesidad de representar el efecto de tendencias espaciales lineales o complejas, respectivamente (Legendre 2007). Sin embargo, en este capítulo se utilizó el análisis de coordenadas principales basado en una matriz de distancias (Principal Coordinates of Neighbor Matrices, PCNM). A diferencia de los anteriores, este procedimiento permite obtener un conjunto de variables independientes que representan las relaciones espaciales entre los sitios de estudio, a lo largo del rango de escalas geográficas determinado por la extensión y el grano del diseño de muestreo (Borcard & Legendre 2002). En cada contexto regional, se utilizó PCNM para obtener una descomposición de las relaciones espaciales entre todos los sitios de estudio donde se realizaron las observaciones de aves y los muestreos de hormigas por separado, ya que las observaciones de aves no se realizaron exactamente en los mismos sitios donde se instalaron las trampas de caída. El procedimiento comienza con la obtención de una matriz de distancias euclidianas entre los sitios de estudio a partir de sus coordenadas geográficas. Luego, esta matriz es modificada, definiendo una distancia umbral debajo de la cual las distancias quedan tal cual fueron calculadas, y sobre la cual las distancias son reemplazadas por un valor arbitrariamente “grande” (empíricamente establecido 4 veces el valor umbral). En la práctica, el valor umbral define la resolución espacial del análisis, y usualmente se utiliza la mayor distancia entre sitios próximos (Borcard et al. 2004). Una vez construida la matriz de distancias modificadas, el método realiza un análisis de coordenadas principales para obtener una serie de variables ortogonales (autovectores espaciales), que pueden utilizarse en análisis de regresiones múltiples, ordenamientos canónicos y APV (Borcard et al. 2004). Dado que PCNM no logra representar completamente las distancias de la matriz modificada en un espacio euclideo, se obtienen autovectores espaciales con autovalores negativos, que no pueden utilizarse posteriormente; en consecuencia, el procedimiento sólo devuelve las coordenadas principales derivadas de autovalores positivos. Finalmente, para cada autovector espacial obtenido se puso a prueba la autocorrelación espacial de las coordenadas (prueba de Moran), descartando aquellos autovectores con una autocorrelación espacial

no significativa o negativa, ya que éstos no se relacionan con las dinámicas espaciales esperadas por los modelos de metacomunidades (Dray et al. 2006, Noorduijn et al. 2010). PCNM se implementó mediante el paquete PCMN (Legendre et al. 2010) aplicable en R.

Selección de variables espaciales

Para minimizar la cantidad de variables explicadoras en el APV, se realizó una selección preliminar entre las coordenadas geográficas de cada sitio de estudio y los autovectores espaciales obtenidos en el PCMN (Borcard et al. 2004). Para eso, se realizó un RDA con las coordenadas geográficas como variables independientes y la matriz de abundancias (de aves y hormigas, en cada caso) como variable respuesta. En el caso que las coordenadas geográficas no explicaran una fracción significativa de la diversidad beta, se incluyeron en el APV los autovectores espaciales significativos en un RDA de selección progresiva; en el caso que las coordenadas geográficas sí explicaran una fracción significativa de la diversidad beta, éstas fueron incluidas en el APV junto a aquellos autovectores espaciales significativos en un RDA con las coordenadas geográficas como covariables. De este modo pueden descartarse del APV aquellos autovectores espaciales que, al igual que las coordenadas geográficas, representan patrones lineales de variación. Los RDA se realizaron mediante el paquete *vegan* aplicable en R, y el RDA de selección progresiva en *DISTLMforward*.

Abundancia y riqueza específica en usos de la tierra y contextos regionales contrastantes

En cada contexto regional, se examinó si la riqueza y abundancia total de aves y hormigas fueron diferentes entre usos de la tierra (PREDICCIÓN 3.2). Mediante ANOVA y comparaciones post-hoc de Bonferroni, se pusieron a prueba los efectos del contexto regional y del uso de la tierra sobre la abundancia total de aves y hormigas dentro de las comunidades, calculada como la suma de las frecuencias de ocurrencia de

todas las especies colectadas dentro de cada sitio de estudio. Las pruebas de ANOVA y la comprobación de supuestos se realizaron en Infostat (Di Rienzo et al. 2010).

Luego, en cada contexto regional se estudio si el número de especies observadas fueron diferentes entre plantaciones de eucalipto y cultivos de soja (sumando las frecuencias de ocurrencias de todas las especies en las cinco réplicas, respectivamente). Si el número de especies observadas en dos muestras es diferente, esto indicaría en principio que la riqueza de especies fue diferente entre los ensambles. Sin embargo, esta diferencia también podría deberse a que la cantidad de individuos observados o colectados fue distinta en cada muestra; por lo que la comparación del número neto de especies sólo sería recomendable en el caso que las curvas de acumulación de individuos hayan llegado a una asíntota (i.e. la riqueza de especies no aumenta con la adición de individuos a la muestra) (Gotelli & Colwell 2001). Por lo tanto, para estudiar si la riqueza de aves y hormigas fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja (o viceversa) en cada contexto regional se calcularon curvas de rarefacción para poder comparar la riqueza de especies entre tratamientos con diferente número de observaciones y/o capturas. La rarefacción es un método que permite interpolar la información que proveen las especies ocurridas en un muestreo mayor para estimar la riqueza en una muestra de menor tamaño (Magurran 2004). En cada contexto regional, se construyó una curva de rarefacción para estimar la riqueza del uso de la tierra con mayor número de observaciones o capturas, al nivel de las observaciones o capturas del otro uso de la tierra. Se consideró que la riqueza fue diferente entre los usos de la tierra si para ese número de observaciones la riqueza observada en el uso de la tierra con menor número de capturas no estuvo solapada con el intervalo de confianza del 95% de la curva rarefaccionada (Gotelli & Colwell 2001). Este método para comparar la riqueza entre ensambles asume que los muestreos fueron suficientemente numerosos para capturar diferencias entre las comunidades; que la distribución espacial de los individuos fue aleatoria; que la naturaleza taxonómica de las comunidades fue similar (e.g. aves, hormigas); y que fueron utilizados técnicas de muestreo estandarizadas (Magurran 2004). La rarefacción se realizó mediante el software Ecosim (Gotelli & Entsminger 2011), utilizando 1000 iteraciones en cada re-muestreo con reposición.

RESULTADOS

Durante los relevamientos se registró un total de 638 aves pertenecientes a 50 especies; y un total aproximado de 25.000 hormigas, pertenecientes a 7 subfamilias (*Myrmicinae*, *Formicinae*, *Ponerinae*, *Pseudomyrmicinae*, *Ecitoninae*, *Cerapachyinae* y *Dolichoderinae*). Entre las especies de aves registradas, 28 hacen uso sólo de pastizales, 15 sólo de bosques, y las restantes utilizan ambos ambientes indistintamente (Stotz et al. 1996). De las 30 especies ocurridas en plantaciones de eucalipto, 27 fueron observadas en bosque Atlántico y 9 en pampa Mesopotámica. De las 28 especies ocurridas en cultivos de soja, 14 fueron observadas en bosque Atlántico y 21 en pampa Mesopotámica (Anexo 3.1). Dentro de los 35 géneros de hormigas ocurridos, se identificó un total de 84 especies y 15 morfoespecies, de las cuales según bibliografía (capítulo previo Anexo 2.1), 28 eran especies de bosque, 29 de pastizal, 14 utilizan indistintamente ambos ambientes, y del resto de las especies se carece de información. De las 78 especies identificadas en plantaciones de eucalipto, 51 fueron colectadas en bosque Atlántico y 52 en pampa Mesopotámica. De las 67 especies identificadas en cultivos de soja, 43 fueron colectadas en bosque Atlántico y 39 en pampa Mesopotámica (Anexo 3.2).

Selección de variables espaciales

En pampa Mesopotámica, a partir de las coordenadas geográficas de los sitios de observación de aves y de los sitios de colecta de hormigas, se obtuvieron 10 autovectores espaciales en el PCNM, utilizando como valores umbrales 7481 m y 8502 m, respectivamente (Tabla 3.1). Entre estos autovectores, solamente se conservaron los tres primeros (tanto para aves, como para hormigas) ya que fueron los únicos que presentaron una autocorrelación espacial positiva entre los sitios de estudio (índices de Moran I significativamente mayores a cero) (Tabla 3.2).

En las pruebas preliminares, se probó que las coordenadas geográficas de los sitios de estudio de aves no explicaron una proporción significativa de la diversidad beta ($F= 1,6513$; $p= 0,18$), indicando la ausencia de patrones espaciales lineales en la

variación de la composición de especies; y, entre los tres autovectores espaciales mencionados, sólo el primero explicó una fracción significativa de la diversidad beta en el RDA de selección progresiva ($F= 6,0297$; $p=0,02$). Por lo tanto, un único autovector de los obtenidos en el PCNM fue incorporado como variable espacial en el APV.

En el caso de hormigas, se probó que las coordenadas geográficas explicaron una fracción significativa de la diversidad beta ($F= 2,5965$, $p= 0,005$), indicando la presencia de un patrón espacial lineal en la variación de la composición de especies. Cuando las coordenadas geográficas fueron incorporadas como covariables en un RDA, ninguno de los tres autovectores obtenidos en el PCMN explicaron una fracción significativa de la diversidad beta ($F= 0,72463$, $p= 0,637$); por lo tanto, en el APV sólo fueron incorporadas las coordenadas geográficas de los sitios como variables espaciales.

Tabla 3.1. Autovectores espaciales (columnas) obtenidos en un análisis de coordenadas principales de una matriz de distancias (PCMN) en pampa Mesopotámica. PCMN fue implementado entre los sitios de observaciones de aves (EC1-5, SC1-5) y de colecta de hormigas (1-2NE, 1-3PF, SJ1-5) por separado. Cada autovector fue nombrado con un número que se indica entre corchetes.

	Sitios	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
Aves	EC1	-2717	890	20155	474	0	7537	3584	-61	5	0
	EC2	-12792	-13151	-2656	9739	0	-3498	4647	1	0	0
	EC3	-9960	-8303	-1530	15810	0	2942	-7060	18	-1	0
	EC4	-9652	-7369	-634	-16301	0	3000	-7338	19	-1	0
	EC5	11284	-515	-10637	-290	0	9685	4007	-84	10	0
	SC1	13919	-497	-2294	-5	0	-2036	-688	-2677	-73	0
	SC2	14097	-508	-2405	-7	0	-1840	-549	-345	340	0
	SC3	14088	-510	-2601	-14	0	-1365	-311	1191	-653	0
	SC4	14058	-507	-2512	-11	0	-1511	-385	1838	381	0
	SC5	10728	53	14481	450	0	-5873	-1708	82	-6	0
Hormigas	1NE	-11215	-14511	-10786	7107	2680	756	25	0	150	447
	2NE	-11174	-14444	-10760	7150	2805	1450	99	0	-148	-419
	1PF	-8437	16567	-9388	-7781	4711	-40	-5	889	3	0
	2PF	-8430	16539	-9380	-7800	4770	-53	-8	-889	-1	1
	3PF	-6702	20044	-4021	5887	-8861	118	16	0	-2	0
	SJ1	17829	-2782	129	-976	2350	-356	-2460	3	-227	39
	SJ2	17915	-2792	127	-977	2338	-405	-1083	-1	401	-96

	SJ3	16413	3181	-1524	3205	-10373	2303	131	-4	1	31
	SJ4	17873	-2794	130	-988	2415	-811	1483	4	-508	108
	SJ5	17856	-2789	130	-983	2387	-731	1927	-1	332	-81

Tabla 3.2. Pruebas de autocorrelación espacial para cada autovector obtenido en PCMN (números entre corchetes) para los sitios de estudio de aves y hormigas en pampa Mesopotámica. El signo de cada prueba indica si el índice de Moran I observado fue mayor (+) o menor (-) que el valor esperado por azar. Hubo una autocorrelación positiva significativa ($P < 0,05$) en los tres primeros autovectores.

	Aves			Hormigas		
	Moran I	p	Signo	Moran I	p	Signo
[1]	1,14	0,00	+	1,09	0,00	+
[2]	0,51	0,00	+	0,73	0,00	+
[3]	0,27	0,03	+	0,44	0,00	+
[4]	0,22	0,08	+	0,11	0,30	+
[5]	0,00	0,60	+	-0,12	0,83	-
[6]	-0,16	0,62	-	-0,33	0,18	-
[7]	-0,21	0,44	-	-0,33	0,12	-
[8]	-0,35	0,07	-	-0,34	0,06	-
[9]	-0,36	0,06	-	-0,34	0,13	-
[10]	-0,36	0,07	-	-0,34	0,08	-

En bosque Atlántico, se obtuvieron 11 autovectores espaciales en el PCNM, a partir de las coordenadas geográficas de los sitios de estudio de aves, utilizando como valor umbral 3467 m (Tabla 3.3). Entre ellos, solamente para los cinco primeros se obtuvieron índices de Moran I significativamente mayores que cero (Tabla 3.4); es decir que presentaron autocorrelaciones positivas entre los sitios de estudio. En las pruebas preliminares, se probó que las coordenadas geográficas no explicaron una proporción significativa de la diversidad beta ($F = 0,8543$; $p = 0,56$), indicando la ausencia de un patrón lineal en la variación de la composición de especies; y, entre los componentes espaciales mencionados, sólo el quinto ($F = 5,0383$; $p = 0,0212$) y el cuarto ($F = 10,5321$; $p = 0,0032$) explicaron una fracción significativa de la diversidad beta en el RDA de

selección progresiva. Por lo tanto, en el modelo del APV fueron incorporadas como variables espaciales sólo dos de los autovectores obtenidos en el PCNM.

En el caso de los sitios de estudio de hormigas en bosque Atlántico, se obtuvieron ocho autovectores espaciales en el PCNM, utilizando como valor umbral 5527 m (Tabla 3.3). Entre ellos, sólo los dos primeros fueron conservados ya que obtuvieron índices de Moran I significativamente mayores que cero (Tabla 3.4). En las pruebas preliminares, ni las coordenadas geográficas de los sitios ($F= 1,2843$; $p= 0,19$), ni los autovectores espaciales explicaron una fracción significativa de la diversidad beta, indicando la ausencia de patrones espaciales en la variación de la composición de especies. De todos modos, en el APV fue incluido el autovector al cual le fue atribuido una mayor proporción de la varianza total, de modo de incorporar en el modelo final al menos una variable espacial.

Tabla 3.3. Autovectores espaciales (columnas) obtenidos en un análisis de coordenadas principales de una matriz de distancias (PCMN) en bosque Atlántico. PCMN fue implementado entre los sitios de observaciones de aves (EM1-5, SM1-5) y de colecta de hormigas (HORM., H1A-B, H10, EUCD-E, SCRA-B, H8, H3A-B) por separado. Cada autovector fue nombrado con un número que se indica entre corchetes.

	Sitios	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]	[11]
Aves	EM1	-4217	-1229	-1783	-7792	1305	545	86	1164	0	0	0
	EM2	-4217	-1229	-1783	-7792	1305	545	86	-1164	0	0	0
	EM3	692	-3755	-98	-112	-8188	-2423	-2717	0	0	0	0
	EM4	-1725	8023	127	134	-2713	-3564	2550	0	0	0	0
	EM5	5587	-3944	-77	-85	-5549	1827	1916	0	0	0	0
	SM1	7498	1951	60	70	1827	3236	-1316	0	0	0	0
	SM2	7286	-2314	-17	-13	2741	-774	2903	0	0	0	0
	SM3	-4286	-1602	7584	2331	1235	539	85	0	0	783	0
	SM4	-4286	-1602	7584	2331	1235	539	85	0	0	-783	0
	SM5	5404	-439	21	28	5916	-3947	-2279	0	0	0	0
Hormigas	H1A	-10625	795	-562	-2838	-1793	1849	9	0	-	-	-
	H1B	-6271	5076	10092	304	-4798	-64	-5	0	-	-	-
	H10	4088	-9715	-56	11661	368	21	-2	0	-	-	-
	EUCD	8490	7034	-9777	317	-6062	-63	-5	0	-	-	-
	EUCE	10111	10787	-3913	1197	2266	57	5	0	-	-	-

	SCRA	8175	-8244	2247	-10270	-600	-477	558	0	-	-	-
	SCRB	9329	-11924	2212	-1570	-9	462	-557	0	-	-	-
	H8	-9491	-3055	-1097	5948	-425	-487	556	0	-	-	-
	H3A	-8838	-1285	-7429	-3069	6880	95	-2	0	-	-	-
	H3B	-10695	659	-1072	-2852	-961	-1394	-557	0	-	-	-

Tabla 3.4. Pruebas de autocorrelación espacial para cada autovector obtenido en PCMN para los sitios de estudio de aves y hormigas en bosque Atlántico. El signo de cada prueba indica si el índice de Moran I observado fue mayor (+) o menor (-) que el valor esperado por azar. Hubo una autocorrelación positiva significativa ($P < 0,05$) en los cinco primeros autovectores.

	Aves			Hormigas		
	Moran I	p	Signo	Moran I	p	Signo
[1]	1,18	0,00	+	0,88	0,00	+
[2]	0,63	0,00	+	0,56	0,00	+
[3]	0,60	0,01	+	0,19	0,15	+
[4]	0,59	0,01	+	0,10	0,30	+
[5]	0,43	0,05	+	-0,16	0,78	-
[6]	-0,25	0,52	-	-0,37	0,12	-
[7]	-0,38	0,26	-	-0,38	0,17	-
[8]	-0,59	0,01	-	-0,37	0,17	-
[9]	-0,60	0,01	-			
[10]	-0,60	0,01	-			
[11]	-0,60	0,03	-			

Selección de variables de microhábitat

Mediante un análisis multivariado de selección progresiva se probó que la cobertura promedio de hojas con una superficie menor a 10 cm^2 (mesófilas) en las clases de altura 5 ($F= 5,3765$; $p= 0,0004$) y 2 ($F= 1,888$; $p= 0,0199$), así como la altura promedio alcanzada por el 90% de la cobertura vegetal ($F= 1,8228$; $p= 0,0499$), explicaron una fracción significativa de la diversidad beta de hormigas en pampa Mesopotámica; mientras que la cobertura promedio de hojas mesófilas en las clases de altura 4 ($F= 4,3695$; $p= 0,0004$) y 8 ($F= 2,3244$; $p= 0,0027$) lo hicieron en bosque

Atlántico. En consecuencia, cada una de estas variables de microhábitat fue incluida en el APV como variable ambiental junto al uso de la tierra.

Efectos del uso de la tierra y de la estructura espacial en la diversidad beta

Tanto en pampa Mesopotámica como en bosque Atlántico, se probó que la diferenciación taxonómica de los ensamblajes de aves y de hormigas estuvo asociado al uso de la tierra (junto a las variables de microhábitat, en el caso de hormigas), sin contribuciones significativas de la fracción espacial (Tabla 3.5) (PREDICCIÓN 3.1a). Este resultado es consistente con que el ordenamiento de especies determinó la composición de especies en los sistemas estudiados.

Mediante los análisis de partición de la varianza se probó que en pampa Mesopotámica, el 48% de la diversidad beta de aves y el 42% de la diversidad beta de hormigas fueron explicados por las variables ambientales y espaciales [E+S] incluidas en el modelo. Las variables ambientales [EIS], explicaron el 19% de la diversidad beta de aves y el 16% de la diversidad beta de hormigas, aunque fue marginalmente no significativa en este último caso. El 30% de la diversidad beta en aves, y el 17% de la diversidad beta de hormigas fueron explicados por factores ambientales espacialmente estructurados [ES] (significancia no testeable), y las variables espaciales [SIE] no explicaron fracciones significativas de la diversidad beta en ninguno de los casos.

En bosque Atlántico se probó que el 68% y el 25% de la diversidad beta de aves y hormigas, respectivamente, fueron explicados por las variables ambientales y espaciales [E+S] incluidas en el modelo. Las variables ambientales [EIS] explicaron el 9% de la diversidad beta de aves y el 26% de la diversidad beta de hormigas. Los factores ambientales espacialmente estructurados [ES] (significancia no testeable) explicaron el 58% y el 3% de la diversidad beta en aves y hormigas, respectivamente. Al igual que para pampa Mesopotámica, las variables espaciales [SIE] no explicaron fracciones significativas de la diversidad beta en ninguno de los casos.

Tabla 3.5. Análisis de partición de la varianza (APV) utilizando variables ambientales y espaciales como modelo explicativo de la composición de las comunidades de aves y hormigas en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Se muestran las pruebas de significancia para las fracciones correspondientes a los efectos de las variables ambientales y espaciales juntas [E+S]; a los efectos “puros” de las variables ambientales [E|S]; a los efectos puros de las variables espaciales [S|E]; a los efectos de la correlación entre las variables ambientales y espaciales [ES].

		Aves				Hormigas			
	FV	GL	R _{adj} ²	F	p	GL	R _{adj} ²	F	p(>F)
pampa Mesopotámica	[E+S]	2	0,48	5,00	0,01	6	0,42	2,08	0,01
	[E S]	1	0,19	3,94	0,01	4	0,16	1,47	0,07
	[ES]	0	0,30	-	-	0	0,17	-	-
	[S E]	1	0,00	0,93	0,55	2	0,09	1,39	0,23
	Residuos		0,52				0,58		
bosque Atlántico	[E+S]	3	0,68	7,49	0,01	4	0,25	1,76	0,01
	[E S]	1	0,09	2,90	0,01	3	0,26	1,93	0,01
	[ES]	0	0,59	-	-	0	0,03	-	-
	[S E]	2	0,01	1,11	0,28	1	-0,04	0,70	0,82
	Residuos		0,32				0,75		

Abundancia y riqueza de especies en usos de la tierra y contextos regionales contrastantes

La utilización del hábitat fue mayor en el uso de la tierra de menor contraste con la estructura del hábitat natural de cada región (PREDICCIÓN 3.2), al menos en términos de abundancia de aves (en pampa Mesopotámica) y de riqueza de aves y hormigas (en bosque Atlántico).

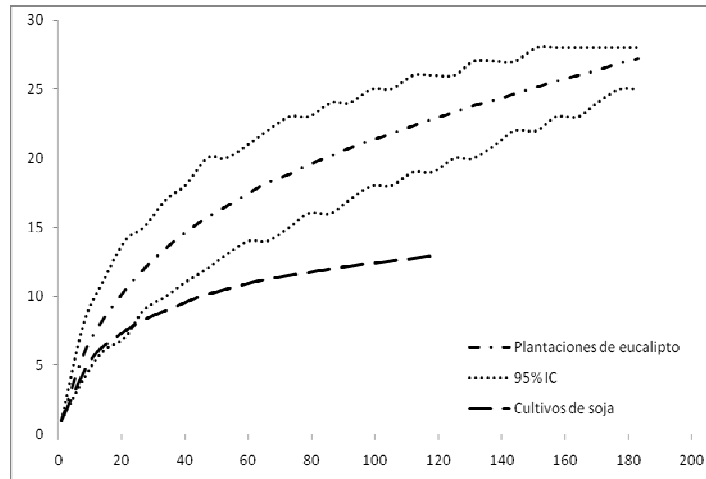
Mediante ANOVA se probó un efecto significativo del término de interacción sobre la abundancia total de aves ($F= 23,05$, $p< 0,01$). Esto significa que los efectos de uno de los factores fueron diferentes para cada nivel del otro factor: en bosque Atlántico, la abundancia total fue mayor en plantaciones de eucalipto (abundancia total media = 39) que en cultivos de soja (abundancia total media = 24) ($p< 0,05$); mientras que en pampa Mesopotámica fue mayor en cultivos de soja (abundancia total media = 26.2) que en plantaciones de eucalipto (abundancia total media = 8,6) ($p< 0,05$). Por el

contrario, no se observaron efectos significativos del uso de la tierra, el contexto regional o el término de interacción sobre la abundancia total de hormigas ($F= 1,93$, $p= 0,17$). Se probó el cumplimiento de los supuestos de ANOVA: la distribución normal de los residuos de la prueba (aves: $W= 0,94$; $p= 0,5428$; hormigas: $W= 0,90$; $p= 0,1076$) y la homogeneidad de la varianza entre tratamientos.

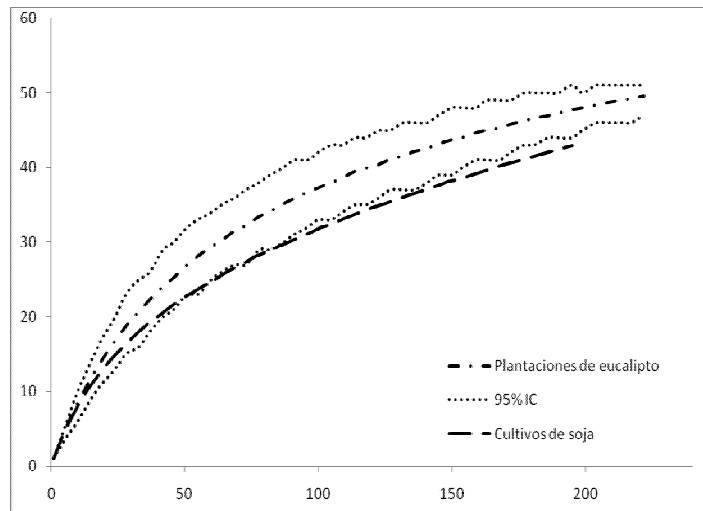
Se probó que la riqueza de aves y hormigas en bosque Atlántico (Fig. 3.1a y 3.1b) fue mayor en plantaciones de eucalipto, ya que los valores de riqueza en cultivos de soja no se solaparon con los intervalos de confianza de la riqueza estimada en plantaciones de eucalipto. En cultivos de soja, se registró un total de 13 especies de aves (en 120 observaciones) y 43 de hormigas (en un total de 195 capturas); mientras que la riqueza estimada por las curvas de rarefacción en plantaciones de eucalipto (para ese número de observaciones y capturas) tuvo un valor entre 19 y 26 para aves, y entre 44 y 51 para hormigas, con una confianza del 95%.

En pampa Mesopotámica, por otro lado, se probó que no hubo diferencias en la riqueza de especies entre usos de la tierra (Fig. 3.1b y 3.1c). La riqueza de aves observada en plantaciones de eucalipto fue de 10 especies (en un total de 43 observaciones), y la riqueza de hormigas fue de 39 (en un total de 169 capturas); mientras que la riqueza estimada para ese número de observaciones y capturas en cultivos de soja alcanzó un valor entre 10 y 16 para aves, y entre 38 y 48 para hormigas, con una confianza del 95%. Por lo tanto los valores de riqueza de aves y hormigas en plantaciones de eucalipto estuvieron solapados con los intervalos de confianza para las riquezas estimadas en cultivos de soja.

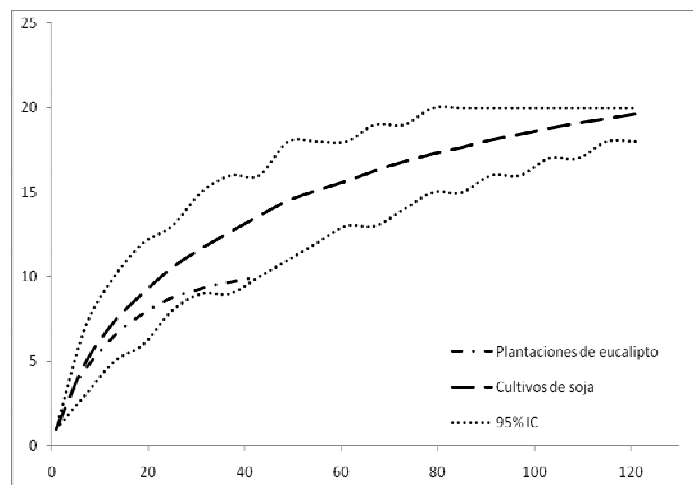
a)



b)



c)



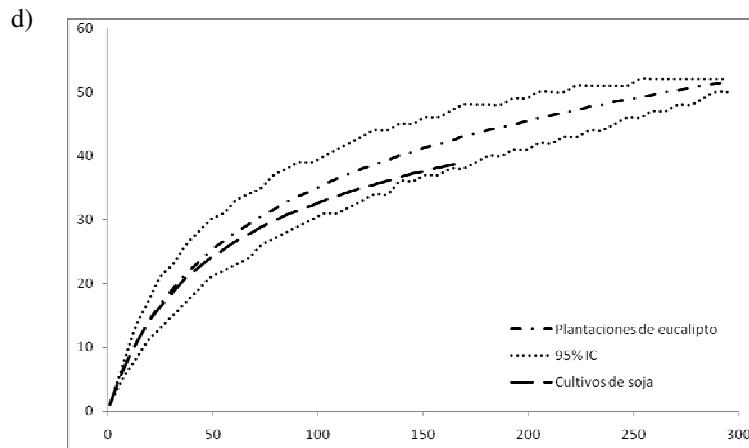


Figura 3.1. Riqueza de especies acumulada (ordenada) en función de la cantidad de observaciones o capturas en las cinco réplicas de cada uso de la tierra (abscisa). La curva de riqueza del uso de la tierra que alcanzó un mayor número de observaciones o capturas fue rarefaccionada para estimar su riqueza con un intervalo de confianza del 95% (líneas punteadas) al nivel de observaciones o capturas del otro uso de la tierra. La riqueza de aves (a) y hormigas (b) fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja en bosque Atlántico. En pampa Mesopotámica, la riqueza de aves (c) y hormigas (d) fue similar en ambos usos de la tierra.

DISCUSIÓN

El ordenamiento de especies y el uso de la tierra

En pampa Mesopotámica y en bosque Atlántico, los patrones de diversidad beta de aves y hormigas estuvieron asociados al uso de la tierra (i.e. la fracción “puramente” ambiental [EIS]), sin aportes significativos de la distribución espacial de los sitios de estudio (i.e. la fracción “puramente” espacial [SIE]) (PREDICCIÓN 3.1a). Estos resultados sugieren que el recambio de especies entre ensambles estuvo determinado por los rangos de tolerancia fisiológica y las aptitudes biológicas de las especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto. Además, los resultados sugieren que no

existieron efectos de una dispersión limitada de las especies en la conformación de los ensamblajes, ya que la diferenciación taxonómica entre ellos no dependió de sus localizaciones geográficas dentro de la metacomunidad. Estos resultados son consistentes con los esperados si el proceso que determinó la composición de las comunidades, y por lo tanto los patrones de diversidad beta observados, fue el propuesto por el modelo de ordenamiento de especies. Según el ordenamiento de especies, se esperaba que el uso de la tierra (junto a las variables de microhábitat, en el caso de las hormigas) explicara una proporción significativa de la diversidad beta, sin aportes significativos de la fracción espacial. En otros trabajos se ha señalado que la diferenciación taxonómica entre las comunidades de aves (Hudson & Bouwman 2007, Coppedge et al. 2008) y hormigas (Gómez et al. 2003, Narendra et al. 2011, Yeo et al. 2011) estuvo determinada por cambios en el uso de la tierra y/o prácticas de manejo, incluyendo una diversidad de hábitats tales como bosque primario y secundario, plantaciones forestales multi y monoespecíficas y distintos tipos de cultivos.

Los resultados presentados en este capítulo son consistentes con que el efecto de los factores ambientales prevalece sobre el efecto de los factores espaciales en la determinación de los patrones de diversidad beta (ver revisión en Chase et al. 2005). Esto no significa que la dispersión de las especies sea irrelevante, ya que la dispersión debe ser suficiente como para que las especies puedan “registrar” la heterogeneidad ambiental de la metacomunidad. En un meta-análisis, Cottenie (2005) mostró que aunque la mitad de la variación en la composición de las comunidades estuvo explicada por variables ambientales y espaciales, la mayoría de los set de datos estudiados se correspondieron con las predicciones del modelo de ordenamiento de especies (seguidos por una combinación con el efecto de masa), mientras que sólo una minoría con los modelos neutrales. De todos modos, el estudio experimental y observacional de metacomunidades ha estado sesgado hacia los ambientes acuáticos (particularmente lénticos) y organismos de dispersión pasiva, como bacterias, plantas, zooplancton y zoobentos (revisión de Logue et al. 2011). Entre los estudios realizados en vertebrados, Meynard & Quinn (2008) sugirieron que el ordenamiento de especies había sido el proceso determinante de la estructura de las comunidades de aves en bosques templados, ya que mostraron efectos significativos de las variables ambientales sobre la composición de aves, sin efectos significativos de la estructura espacial. En cambio,

estudiando la composición de las comunidades de aves y reptiles en regiones modificadas por la agricultura y la forestación con especies exóticas, Discroll & Lindemayer (2009) no encontraron evidencias en favor de ninguno de los modelos de metacomunidades, ya que la distancia taxonómica entre ensambles no estuvo asociada en mayor medida a su distancia ambiental o espacial. Los autores sugirieron que esto podría deberse a que distintos procesos (actuando simultáneamente o intermitentemente) podrían estar determinando la composición de las comunidades, confundiendo la interpretación de los patrones de la diversidad beta. Existe una dificultad inherente a la identificación de la dinámica de una metacomunidad, ya que en la naturaleza pueden ocurrir simultáneamente procesos que afecten la composición de las comunidades de distintas maneras, o bien distintos grupos de especies responden a dinámicas diferentes (Pandit et al. 2009).

Los APV detectaron una gran proporción de la diversidad beta de aves y hormigas atribuible a la fracción [ES], donde los efectos “puramente” ambientales y “puramente” espaciales no pueden ser estadísticamente distinguidos. De hecho, el porcentaje de la diversidad beta explicada por esta fracción fue incluso mayor que el explicado por la fracción “puramente” ambiental (excepto para la diversidad beta de hormigas en bosque Atlántico). A pesar de esto, se probó la existencia de efectos significativos de la fracción “puramente” ambiental en los sistemas estudiados. El origen de la fracción [ES] está relacionado con que los factores ambientales considerados tuvieron una estructura espacial *per sé*, impuesta en el diseño de muestreo por las características propias del paisaje silvicoagrícola (ver la distribución espacial de los sitios de estudio en el Anexo 2.1. del capítulo previo). En consecuencia, esta fracción podría estar enmascarando efectos “puros” del uso de la tierra, como efectos “puros” de la distribución espacial de los sitios de estudio. Por lo tanto, no se puede descartar cierta contribución de la dispersión de las especies para explicar los patrones de diversidad beta de las comunidades de aves y hormigas. En el único caso donde se podría especular la ausencia de efectos espaciales es sobre la diversidad beta de hormigas en bosque Atlántico, donde la fracción [ES] representó aproximadamente el 3% de la varianza total, frente al 26% representado por la fracción “puramente” ambiental. Si la fracción [ES] representara el efecto de la dispersión limitada de las especies, enmascarado por la estructura espacial del uso de la tierra, entonces el modelo

de efecto de masa también podría dar cuenta de la variación en la composición de especies observada. En el modelo de efecto de masa, la composición de las comunidades está determinada por las condiciones ambientales del hábitat y se ve constantemente afectada por la llegada de especies por dispersión (González 2009). Dado que en este modelo la dispersión se supone localizada, se espera que la diferenciación taxonómica entre las comunidades esté asociada a su distribución en el espacio geográfico.

El APV es el método más comúnmente utilizado para el estudio de los determinantes de la composición de las comunidades, sin embargo no logra discriminar sin ambigüedad entre todos los modelos de metacomunidades, ya que los patrones de diversidad beta podrían estar asociados justamente a variables ambientales espacialmente estructuradas (Logue et al. 2011). En qué medida los resultados de este capítulo podrían estar contenidos también dentro de las predicciones del efecto de masa, dependerá de la interpretación que pueda hacerse de la fracción [ES]. Los organismos de dispersión pasiva (e.g. plantas terrestres, organismos planctónicos) tienen una mayor tendencia a participar de dinámicas que se ajustan sólo a las condiciones ambientales del hábitat, mientras que las especies de dispersión activa participan más comúnmente de dinámicas donde la dispersión tiene efectos directos sobre la composición (Cottenie 2005). Dado que en esta Tesis se utilizaron modelos biológicos con dispersiones activas (aves, hormigas), la fracción [ES] encontrada en los APV podría estar representando, al menos en parte, el efecto de la dispersión de las especies sobre la composición de las comunidades.

Contraste con el ambiente natural

En este capítulo se sugirió que el ordenamiento de especies en ambientes antropizados podría estar relacionado con el grado de contraste entre las estructuras de la vegetación generada por la actividad humana y la del ambiente natural de la región. Esto explicaría porqué la ocurrencia (en términos de riqueza y abundancia) de las especies dentro de cada región (excluyendo especies que no fueran del pool regional) estuvo sesgada hacia el uso de la tierra de menor contraste relativo. Esta interpretación

puramente cualitativa, tiene la desventaja de estar influenciada por el punto de vista humano que, ante el desconocimiento de cuáles son los requerimientos de hábitat para cada especie en particular, toma un punto de referencia arbitrario sobre lo que se considera natural o no disturbado para todas las especies de una comunidad por igual (Lindemayer et al. 2008). De hecho, los efectos del contraste propuesto fueron diferentes entre aves y hormigas, y también entre pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Esto podría deberse a que cada grupo registra niveles de contraste y de heterogeneidad del hábitat a diferentes escalas espaciales (Fernández 2003). En principio, como era esperado, los resultados sugieren que en bosque Atlántico las preadaptaciones de las especies determinaron que la riqueza y la abundancia de aves fueran mayores en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja; mientras que en pampa Mesopotámica determinaron que la utilización de cultivos de soja fuera mayor que la utilización de plantaciones de eucalipto (al menos en términos de abundancia) (PREDICCIÓN 3.2). En el caso de las hormigas, en bosque Atlántico la utilización de hábitats antropizados por parte de las especies del pool regional también habría estado sesgado hacia las plantaciones de eucalipto (en términos de riqueza, pero no de abundancia); mientras que en pampa Mesopotámica los resultados indican que las especies no estarían preadaptadas a utilizar en mayor medida alguno de estos usos de la tierra en particular, en relación a su grado de contraste con el pastizal.

Las actividades humanas afectan los ensamblajes de una amplia variedad de organismos incluyendo mamíferos (Temple & Terry 2007), plantas (Smart et al. 2006), reptiles, anfibios (Smart et al. 2005, Wanger et al. 2009) y artrópodos (Gardner et al. 1995, Ekroos et al. 2010). En particular, la alteración de la densidad y la altura de la vegetación resultante de las actividades humanas puede provocar cambios en procesos y factores a nivel del ecosistema (e.g. balance energético e hídrico, temperatura superficial) (Foley et al. 2003), y está ampliamente documentado que la alteración de la estructura de la vegetación del hábitat afecta la distribución de especies de aves (e.g. Cueto & López de Casenave 1999; Sekercioglu 2002; Hudson & Bouwman 2007, Coppedge et al. 2008; Zurita & Bellocq 2010) y de hormigas (Matos et al. 1994; Oliveira et al. 1995, Coelho & Ribeiro 2006, Rivera & Armbrecht 2005). La estructura de la vegetación influye la disponibilidad de recursos tróficos y anidamiento para las aves, así como sitios de protección frente a depredadores y a parásitos de cría (Cody

1985); también influye sobre las condiciones microclimáticas (e.g. temperatura y humedad del suelo) que afectan las tasas de forrajeo de hormigas y otros insectos, el desarrollo de larvas y de pupas, la disponibilidad de recursos tróficos y la movilidad de los individuos (Wilson 1971, Andersen 1995, Ruano et al. 2000). Por ejemplo, en un estudio realizado en un gradiente de intensificación de cultivo de café (desde cafetales sombreados hasta cafetales soleados), a lo largo del cual incrementa la alteración de la estructura del bosque natural, se mostró que la pérdida de aves y hormigas que utilizan el bosque nativo fue mayor que la pérdida de especies que utilizan cualquier otro tipo de hábitat (Philpott et al. 2008).

Los resultados de este capítulo sugieren que el grado de contraste entre el hábitat local y el ambiente natural de la región, podría estar relacionado con el ordenamiento de aves en cada contexto regional y con el ordenamiento de hormigas en bosque Atlántico, afectando los patrones de riqueza específica y/o abundancia. En otros sistemas también se ha observado que los efectos del reemplazo del hábitat deben ser interpretados teniendo en cuenta las características de un contexto mayor. Por ejemplo, siguiendo la cronosecuencia de plantaciones de pino se observó que se ganaban especies del ambiente natural a medida que aumentaba la edad del rodal en un contexto de selva, pero que se perdían en un contexto de pastizal (Bellocq et al. com. pers., Martínez Mullo 2008). La falta de respuesta en la abundancia y riqueza de las comunidades de hormigas en pampa Mesopotámica podría indicar que ese no es un modelo biológico adecuado para reflejar niveles de disturbio en términos de abundancia y riqueza de especies en un contexto de pastizal. En ese sentido, New (2000) mostró que, si bien estos parámetros comunitarios estuvieron asociados a la simplificación de la estructura de la vegetación y la complejidad del hábitat en pastizales naturales, esto podría ser un artefacto de que el nivel de captura de las trampas de caída fuera mayor para especies cuya movilidad haya sido favorecida en espacios modificados. En cambio, en un contexto de bosque alterado por una variedad de disturbios de origen antrópico, Graham et al. (2009) mostraron que la riqueza de especies, si bien respondía unimodalmente al nivel de disturbio, fue un parámetro adecuado para reflejar la respuesta de las comunidades de hormigas al grado de heterogeneidad del hábitat y por lo tanto al uso de ambientes modificados.

Dado que se probó que el uso de la tierra fue un factor determinante de la composición de las comunidades, y que la utilización de ambientes modificados por parte de las especies de cada pool regional podría estar sesgado hacia el uso de la tierra de menor contraste con la vegetación natural, los resultados de este capítulo sugieren que serían deseables medidas de manejo destinadas a la conservación de la biodiversidad a escala local y regional (Chase & Bengtsson 2010). Se ha señalado que a escala local es deseable la retención o inclusión de estructuras clave del ambiente natural dentro de los cultivos y plantaciones o a lo largo de sus bordes y que a escala regional, el ordenamiento territorial del uso de la tierra debería orientarse a minimizar el grado de contraste entre los ambientes modificados y naturales en cada región (Fischer et al. 2008). Tews et al. (2004) definieron como estructuras clave del ecosistema (“*keystones structures*”) a aquellos elementos capaces de proveer recursos, refugio o simplemente “bienes y servicios” esenciales para otras especies (e.g. madera en descomposición, árboles, hojarasca). La inclusión de estos elementos podría mitigar la alteración de la estructura de la vegetación natural, provocada por actividades humanas que generen un ambiente estructuralmente muy contrastante con el contexto regional.

CONCLUSIONES

Este capítulo constituye un aporte al estudio de metacomunidades en un sistema raramente abordado, ya que implicó comunidades naturales de organismos terrestres de dispersión activa, cuyos límites y extensiones no estuvieron controlados experimentalmente. La utilización de la teoría de metacomunidades como marco de interpretación de los patrones de diferenciación taxonómica permitió poner en competencia factores locales (representados por el efecto del uso de la tierra) y regionales (representados por el efecto de la distribución espacial de las comunidades), y analizar el efecto relativo de cada uno de ellos sobre el origen y el mantenimiento de la diversidad biológica en sistemas antrópicos. La importancia de un enfoque de este estilo en ambientes modificados radica en la posibilidad de sugerir estrategias de

manejo adecuadas a la escala a la cual actúan los procesos que determinaron la diversidad biológica.

El uso de la tierra fue un factor significativo para entender la diferenciación taxonómica de las comunidades de aves y hormigas; y su grado de contraste con el contexto regional tuvo un efecto sobre la abundancia y la riqueza específica. Esto indica la importancia de incluir el ambiente antrópico en la agenda de la investigación ecológica contemporánea, así como de considerar sus posibles efectos “dependientes del contexto” en el establecimiento de políticas de ordenamiento territorial. Dado que el modelo de ordenamiento de especies implica que las especies tuvieron rangos de tolerancia fisiológica y/o aptitudes biológicas diferentes en cada tipo de hábitat, se espera que los rasgos ecológicos o funcionales que determinaron la respuesta de las especies a las condiciones ambientales hayan sido un factor determinante de la composición de las comunidades. En el próximo capítulo se estudiará en cada contexto regional cuál fue el efecto del uso de la tierra sobre la composición funcional de las comunidades.

ANEXOS

Anexo 3.1: Especies de aves registradas en cultivos de soja (S), plantaciones de eucalipto (E), pampa Mesopotámica (PM) y bosque Atlántico (BA).

Familia	Especie	Nombre común	Uso de la tierra	Contexto regional
Accipitridae	<i>Buteo magnirostris</i>	Taguató común	E	PM,BA
Accipitridae	<i>Circus buffoni</i>	Gavilán planeador	S	BA
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>	Palomita azulada	E	BA
Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>	Torcacita colorada	E,S	BA
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí común	E	PM
Columbidae	<i>Patagioenas maculosa</i>	Paloma manchada	E	BA
Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i>	Paloma picazuró	E	PM,BA
Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza	S	PM,BA
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>	Urraca común	E	BA
Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	Anó chico	E	BA
Cuculidae	<i>Guira guira</i>	Pirincho	E	BA
Emberezidae	<i>Ammodramus humeralis</i>	Cachilo ceja amarilla	S	PM,BA
Emberezidae	<i>Sicalis flaveola</i>	Jilguero dorado	E	BA
Emberezidae	<i>Volantinia jacarina</i>	Volatinero	S	BA
Emberezidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo	E,S	PM
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	Halconcito colorado	S	PM,BA
Furnariidae	<i>Anumbius annumbi</i>	Leñatero	S	PM
Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>	Hornero	E,S	PM,BA
Hirundinidae	<i>Progne tapera</i>	Golondrina parda	S	PM
Icteridae	<i>Cacicus haemorrhous</i>	Boyero cacique	E	BA
Icteridae	<i>Molothrus badius</i>	Tordo músico	S	PM
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo renegrado	S	PM
Icteridae	<i>Sturnella superciliaris</i>	Pecho colorado	S	PM,BA

Mimidae	<i>Mimus triurus</i>	Calandria real	S	PM
Motacillidae	<i>Anthus lutescens</i>	Cachirla chica	S	BA
Parulidae	<i>Basileuterus culicivorus</i>	Arañero coronado chico	E	BA
Picidae	<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero campestre	E,S	PM,BA
Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero real verde	E	BA
Psittacidae	<i>Myiopsitta monachus</i>	Cotorra	E	PM
Rheidae	<i>Rhea americana</i>	Ñandú	S	PM
Scolopacidae	<i>Tringa solitaria</i>	Pitotoy solitario	S	PM
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	Lechucita vizcachera	S	BA
Thraupidae	<i>Euphonia chlorotica</i>	Tangará común	E	BA
Thraupidae	<i>Thraupis sayaca</i>	Celestino común	E,S	PM,BA
Tinamidae	<i>Crypturellus parvirostris</i>	Tataupá chico	S	BA
Tinamidae	<i>Nothura maculosa</i>	Inambú común	S	PM
Tinamidae	<i>Rhynchotus rufescens</i>	Colorada	S	PM,BA
Trochilidae	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	Picaflor común	E	BA
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Ratona común	E	PM,BA
Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i>	Zorzal colorado	E	BA
Tyrannidae	<i>Empidonomus varius</i>	Tuquito rayado	E	BA
Tyrannidae	<i>Machetornis rixosa</i>	Picabuey	E	BA
Tyrannidae	<i>Megarhynchus pitangua</i>	Pitanguá	E	BA
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i>	Benteveo rayado	E	BA
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo común	E,S	PM,BA
Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Suirirí real	E,S	PM,BA
Tyrannidae	<i>Tyrannus savana</i>	Tijereta	E,S	PM,BA
Tyrannidae	<i>Xolmis irupero</i>	Monjita blanca	S	PM
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Juan chiviro	E	BA
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>	Chiví común	E	PM,BA

Anexo 3.2: Especies de hormigas registradas en cultivos de soja (S), plantaciones de eucalipto (E), pampa Mesopotámica (PM) y bosque Atlántico (BA).

Subfamilia	Especie	Uso de la tierra	Contexto regional
Cerapachyinae	<i>Acanthostichus</i> sp	S	PM
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus bispinosus</i>	S	BA
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex brunneus</i>	E,S	BA
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex exsanguis</i>	E,S	PM,BA
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex jheringi</i>	S	PM,BA
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex spurius</i>	S	BA
Dolichoderinae	<i>Linepithema gallardoi</i>	E	PM
Dolichoderinae	<i>Linepithema humile</i>	E,S	PM,BA
Dolichoderinae	<i>Linepithema micans</i>	E,S	PM,BA
Dolichoderinae	<i>Linepithema neotropicum</i>	E	BA
Ecitoninae	<i>Eciton mexicanum</i>	E,S	BA
Ecitoninae	<i>Eciton quadriglume</i>	E,S	BA
Ecitoninae	<i>Labidus coecus</i>	E	BA
Ecitoninae	<i>Labidus praedator</i>	E,S	BA
Ecitoninae	<i>Neivamyrmex pertyi</i>	E,S	PM
Ecitoninae	<i>Nomamyrmex hartigi</i>	E,S	BA
Ectatomminae	<i>Ectatomma bruneum</i>	E,S	BA
Ectatomminae	<i>Ectatomma edentatum</i>	E,S	PM,BA
Ectatomminae	<i>Ectatomma permagnum</i>	E	BA
Ectatomminae	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	E	BA
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys</i> sp	E	PM,BA
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys triangularis</i>	E	PM
Formicinae	<i>Brachymyrmex aphidicola</i>	E	PM
Formicinae	<i>Brachymyrmex brevicornis</i>	E,S	PM,BA
Formicinae	<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	E,S	PM,BA
Formicinae	<i>Brachymyrmex fiebrigi</i>	E,S	PM,BA
Formicinae	<i>Brachymyrmex nigricans</i>	E	BA
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	E,S	PM,BA

Formicinae	<i>Brachymyrmex</i> sp	E	BA
Formicinae	<i>Camponotus cameranoi</i>	E,S	PM,BA
Formicinae	<i>Camponotus leydigi</i>	S	PM
Formicinae	<i>Camponotus mus</i>	E	PM
Formicinae	<i>Camponotus punctulatus</i>	S	PM
Formicinae	<i>Camponotus rufipes</i>	E,S	PM,BA
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp1	E,S	PM
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp2	E	BA
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp3	E	BA
Formicinae	<i>Paratrechina fulva</i>	E	PM
Formicinae	<i>Paratrechina silvestrii</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Acromyrmex ambiguus</i>	E	PM
Myrmicinae	<i>Acromyrmex aspersus</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Acromyrmex heyeri</i>	S	PM
Myrmicinae	<i>Acromyrmex hispidus</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Acromyrmex landolti</i>	E	PM,BA
Myrmicinae	<i>Acromyrmex lundii</i>	E,S	PM
Myrmicinae	<i>Apterostigma madidiense</i>	E,S	BA
Myrmicinae	<i>Atta capiguara</i>	S	BA
Myrmicinae	<i>Atta laevigata</i>	S	BA
Myrmicinae	<i>Atta sexdens</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Atta vollenweideri</i>	S	BA
Myrmicinae	Basicerotini	E	BA
Myrmicinae	<i>Cephalotes clypeatus</i>	E	PM
Myrmicinae	<i>Crematogaster quadriformis</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Crematogaster scelerata</i>	E,S	PM
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex bruchi</i>	S	PM
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex lilloanus</i>	S	PM
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex morschi</i>	E	PM
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex olitor</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex transversus</i>	E	PM,BA
Myrmicinae	<i>Mycetarotes parallelus</i>	E,S	BA
Myrmicinae	<i>Mycocepurus goeldii</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Mycocepurus smithi</i>	S	BA
Myrmicinae	<i>Myrmicocrypta squamosa</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Pheidole aberrans</i>	E,S	PM
Myrmicinae	<i>Pheidole bergi</i>	E,S	PM,BA

Myrmicinae	<i>Pheidole cornicula</i>	S	BA
Myrmicinae	<i>Pheidole fimbriata</i>	S	BA
Myrmicinae	<i>Pheidole humeridens</i>	E,S	PM
Myrmicinae	<i>Pheidole nubila</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Pheidole obscurior</i>	E	PM
Myrmicinae	<i>Pheidole pampana</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Pheidole radozowsky</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Pheidole rudigenis</i>	E	PM
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp1	E	BA
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp2	E	PM
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp3	S	BA
Myrmicinae	<i>Pogonomyrmex coartactus</i>	S	PM
Myrmicinae	<i>Pogonomyrmex naegelli</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Pyramica eggersi</i>	E,S	BA
Myrmicinae	<i>Sericomyrmex</i> sp	S	BA
Myrmicinae	<i>Solenopsis interrupta</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Solenopsis macdonaghi</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Solenopsis quinquecuspis</i>	S	PM
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp	S	PM
Myrmicinae	<i>Strumigenys lousiana</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Strumigenys oglobini</i>	S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp1	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp2	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Wasmannia auropunctata</i>	E,S	PM,BA
Myrmicinae	<i>Wasmannia sulcaticeps</i>	E,S	PM
Ponerinae	<i>Anochetus neglectus</i>	E,S	BA
Ponerinae	<i>Odontomachus meinerti</i>	E	BA
Ponerinae	<i>Pachycondyla harpax</i>	E	BA
Ponerinae	<i>Pachycondyla striata</i>	E	PM,BA
Ponerinae	<i>Pachycondyla verena</i>	E	BA
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	E	PM
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex solisi</i>	E	PM
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex triplanarus</i>	E	PM

4

CONVERGENCIA DE RASGOS FUNCIONALES ASOCIADA AL USO DE LA TIERRA

RESUMEN

La teoría de nicho indica que, de manera análoga a un filtro, el efecto de las condiciones ambientales del hábitat sobre la composición de las comunidades es el establecimiento de especies tolerantes y la exclusión de las no tolerantes. Esto resulta en un patrón de agrupamiento fenotípico, es decir la coocurrencia de especies fenotípicamente más similares entre sí de lo que serían si la comunidad hubiera sido ensamblado por un proceso aleatorio (en el cual las características funcionales de las especies son irrelevantes) o por competencia interespecífica (en el cual las especies fenotípicamente similares son excluidas). A su vez, a escala de la metacomunidad se espera que los rasgos de las especies varíen en respuesta a factores ambientales, provocando la convergencia funcional de las comunidades según el tipo de hábitat. En este capítulo se estudió el agrupamiento fenotípico de aves y hormigas, poniendo a prueba si el espacio funcional ocupado en cada sitio de estudio fue menor al ocupado por comunidades aleatorias. Luego, en cada contexto regional se estudió la diferenciación funcional de los ensambles entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto, poniendo a prueba la ocurrencia de patrones de convergencia de rasgos funcionales en relación al uso de la tierra; esto se realizó mediante correlaciones entre las matrices de distancia funcional y de distancia ambiental entre los sitios de estudio dentro de cada región.

En la mayoría de los sitios de estudio se probó la agrupación fenotípica de aves u hormigas al menos para alguno de los rasgos estudiados, indicando que el filtrado ambiental determinó la coocurrencia de especies con un determinado valor o estado del rasgo estudiado en cada caso. En cada contexto regional, se probó la convergencia de rasgos funcionales en relación al uso de la tierra. Estos resultados indican que el ordenamiento de especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto estuvo relacionado con las diferencias funcionales de las especies y sus capacidades para utilizar ambientes modificados en cada contexto regional. En particular, se probó que en bosque Atlántico la frecuencia de aves que utilizan el bosque, el estrato de forrajeo alto, que tienen una dieta insectívora y que son favorecidas por la antropización del hábitat fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja; mientras que la frecuencia de hormigas con dieta de tipo granívora fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. En pampa Mesopotámica, se probó que la frecuencia de aves y hormigas que utilizan el bosque fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja, así como la frecuencia de hormigas con una dieta depredadora especialista. Para el resto de los rasgos estudiados, se probó que no existieron patrones de convergencia asociados al uso de la tierra en ninguno de los contextos regionales. Esto sugiere que los estados de estos rasgos no habrían brindado ventajas adaptativas diferenciales en cultivos de soja o plantaciones de eucalipto. Los resultados de este capítulo sugieren que los factores ambientales representados por el uso de la tierra estuvieron involucrados en la diferenciación funcional de las comunidades, al menos para alguno de los rasgos funcionales, y que estos fueron diferentes en cada contexto regional.

INTRODUCCIÓN

En el Capítulo 3 se probó que los patrones de diversidad beta de aves y hormigas estuvieron significativamente asociados a los usos de la tierra en cada contexto regional; y se ha sugerido que los rasgos ecológicos de las especies deberían ser un factor determinante de la composición de las comunidades en cada uso de la tierra.

El efecto del filtrado ambiental sobre los rasgos de las especies

Tanto la teoría de nicho ecológico a escala de comunidad (Hutchinson 1957, MacArthur 1958) como el modelo de ordenamiento de especies a escala de metacomunidad (Leibold et al. 1998, Cottenie et al. 2003), postularon que las especies se establecen en distintos tipos de hábitat en la medida que cumplan con los requerimientos fisiológicos y que posean las aptitudes biológicas adecuadas y, eventualmente, que sean competitivamente superiores. Por lo tanto, se ha señalado que la coocurrencia de las especies dentro de una comunidad estaría determinada por una serie de “reglas” o “filtros” relacionados con las estrategias o rasgos ecológicos y funcionales de las especies: el filtrado ambiental y la diferenciación de nicho (MacArthur & Levins 1967, Weiher & Keddy 1995, Díaz et al. 1998, Grime 2006). El filtrado ambiental corresponde al efecto de las condiciones ambientales del hábitat sobre la composición de las comunidades que, de modo análogo a un filtro, selecciona especies con rasgos funcionales o ecológicos similares; por el contrario, la diferenciación de nicho previene que especies ecológicamente o funcionalmente muy similares coocuran dentro de un mismo ensamble, minimizando la competencia interespecífica (Cornwell et al. 2006, Jung et al. 2010). En consecuencia, si una comunidad estuvo ensamblada principalmente por filtrado ambiental, se esperaría que la similitud funcional entre las especies sea mayor que a) en una comunidad ensamblada por un proceso aleatorio, donde la asociación entre el ambiente y los rasgos de las especies es irrelevante; y que b) en una comunidad ensamblada por diferenciación de nicho, donde se excluyen especies fenotípicamente similares (Tilman 1982). El agrupamiento fenotípico (i.e. la coocurrencia de especies fenotípicamente más similares que lo esperado por azar) indica que el rango o el tipo de combinaciones favorables para que las especies sobrevivan estuvieron restringidas por efecto de las condiciones ambientales del hábitat (van der Valk 1981, Keddy 1992, Weiher et al. 1998, Weiher & Keddy 1999). La existencia de agrupamiento fenotípico puede

identificarse poniendo a prueba la reducción del espacio funcional que ocupan las especies de una comunidad respecto al espacio ocupado por comunidades ensambladas al azar (Pausas & Verdú 2010). En ausencia de filtrado ambiental, se espera que la combinación de rasgos no estén restringidos y, por lo tanto, se espera que la comunidad ocupe un espacio similar al ocupado por comunidades aleatorias (Cornwell et al. 2006, Pausas & Verdú 2008). En este capítulo se estudió si el espacio funcional ocupado por las especies en cada sitio de estudio fue significativamente menor que el ocupado por especies tomadas al azar del pool de especies muestreadas. Esto se llevó a cabo utilizando un estimador adecuado del espacio funcional que ocupa un conjunto de especies, para un conjunto de rasgos ecológicos o funcionales relacionados a la utilización del hábitat.

A su vez, como resultado del filtrado ambiental se esperaría que la composición funcional de las comunidades sea diferente en cada tipo de hábitat. La composición funcional de una comunidad corresponde al valor promedio de los rasgos o caracteres funcionales pesados por las abundancias relativas de las especies (Violle et al. 2007), y su estudio es un aspecto clave para la conservación de la biodiversidad en paisajes antropizados. Si los cultivos de soja y las plantaciones de eucalipto representaron diferentes oportunidades de nicho para las especies de aves y hormigas, entonces se espera que la composición funcional haya sido diferente entre estos usos de la tierra. En otras palabras, se espera que exista un conjunto de rasgos funcionales para los cuales las especies que coocurren en cultivos de soja o en plantaciones de eucalipto sean más similares entre sí que con las especies que ocurren en un uso de la tierra distinto. Una forma de aproximarse al estudio de la diferenciación funcional en una metacomunidad se basa en la búsqueda de patrones de convergencia de caracteres asociados a variaciones ambientales (Pillar et al. 2009). Estos patrones se identifican cuando el cambio en el valor (para caracteres cuantitativos) o el estado (para caracteres cualitativos) de un rasgo funcional presente en la comunidad está correlacionado con el cambio en las condiciones ambientales del hábitat. En este capítulo se estudió la diferenciación funcional entre los ensambles que ocurren en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en cada contexto regional, poniendo a prueba la ocurrencia de patrones de convergencia de rasgos funcionales (de aves y de hormigas) asociados al uso de la tierra.

¿Qué rasgos?

Un rasgo funcional es un carácter asociado al funcionamiento de un organismo y que determina su respuesta a factores de presión (i.e. carácter de respuesta), así como el efecto que tiene el organismo sobre procesos o servicios del ecosistema (i.e. carácter de efecto) (Petchey & Gaston 2006, Violle et al. 2007). La selección de los rasgos informativos en una investigación es un paso crucial y depende de la función biológica en la cual esté puesto el interés. En este estudio el interés está puesto en cómo se diferenciaron las especies que ocuparon cultivos de soja y plantaciones de eucalipto; por lo tanto, los rasgos considerados no necesitan estar asociados, por ejemplo, a un servicio del ecosistema como polinización o dispersión de semillas (Baiser & Lockwood 2011). En este capítulo se estudiará la composición funcional en dos modelos de organismos animales (aves, hormigas), en dos usos de la tierra y contextos regionales, donde los rasgos funcionales típicamente involucran caracteres asociados al comportamiento, a la alimentación y a la historia de vida de las especies (de Bello et al. 2010).

OBJETIVOS

Los objetivos de este capítulo son estudiar la ocurrencia de agrupamiento fenotípico dentro de cada sitio de estudio; y estudiar si la composición funcional de las comunidades en cada contexto regional fue diferente en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

HIPÓTESIS 4.1: El filtrado ambiental determina la coocurrencia de especies que comparten las adaptaciones y/o rasgos que las hacen tolerantes a las condiciones ambientales del hábitat (Weiher & Keddy 1995; Díaz et al. 1998; Grime 2006).

PREDICCIÓN 4.1. Si las condiciones ambientales del hábitat fueron el principal determinante de la composición de especies, y si las especies difieren en sus rasgos funcionales; entonces se espera que las especies que coocurrieron en un mismo sitio sean más similares entre sí que lo esperado por azar, al menos para alguno de los rasgos funcionales estudiados. Esto se debería a que si las condiciones ambientales restringieron el valor o el estado de los rasgos funcionales de las especies, entonces la similitud funcional sería mayor que en una comunidad ensamblada por el muestreo aleatorio de especies, donde las adaptaciones al uso del hábitat son irrelevantes; y también sería mayor que en una comunidad ensamblada por diferenciación de nicho, donde se espera que las especies sean funcionalmente diferentes por exclusión competitiva. Para cada rasgo estudiado, se puso a prueba si el espacio funcional ocupado en cada sitio de estudio fue menor que el ocupado por una comunidad ensamblada al azar.

PREDICCIÓN 4.2. Si los cultivos de soja y las plantaciones de eucalipto representaron diferentes oportunidades de nicho para las especies de aves y hormigas, entonces se espera la diferenciación funcional entre las comunidades presentes en estos usos de la tierra, al menos para alguno de los rasgos estudiados. Esto se debería a que el ordenamiento de especies en el ambiente está determinado por las adaptaciones de las especies para utilizar distintos tipos de hábitats. En cada contexto regional, se puso a prueba la ocurrencia de patrones de convergencia para cada rasgo funcional en relación al uso de la tierra.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

El sistema de estudio consistió en dos usos de la tierra (cultivos de soja y plantaciones de eucalipto) en dos contextos regionales (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico). Tanto para el estudio de las comunidades de aves como de hormigas, cada tratamiento (uso de la tierra x contexto regional) consistió de cinco réplicas. Por lo tanto, se trabajó en un total de 40 sitios de estudio (2 usos de la tierra x 2 contextos regionales x 5 réplicas). Para más detalles ver el Capítulo 2: Materiales y métodos generales.

Análisis de datos

Selección de rasgos y construcción de las matrices funcionales

A partir de distintas fuentes bibliográficas, se recopiló un conjunto de rasgos funcionales asociados a la biología general, a la utilización del hábitat y de los recursos alimentarios, habitualmente considerados en estudios de diversidad funcional y relevantes para la respuesta de aves (Cofre et al. 2007, Feeley et al. 2007, Petchey et al. 2007, Vandewalle et al. 2010) y hormigas (Linksvayer & Janssen 2008, Bihn et al. 2010, Gibb & Parr 2010) al disturbio del hábitat. Aquellos rasgos para los cuales se necesitó codificar más de un estado para cada especie (i.e. tipo de hábitat, estrato de forrajeo) fueron transformados a múltiples caracteres de tipo categórico con dos estados (i.e. binario) (Petchey et al. 2007). Con esta información se construyó una matriz funcional para las especies (especies x rasgos), para aves y hormigas por separado (Anexo 4.1 y 4.2, respectivamente). Entre las aves, *Tringa solitaria* fue excluida del análisis por tratarse de una especie relacionada con hábitats acuáticos. Entre las hormigas, no se obtuvo información para el tipo de hábitat utilizado para 27 especies, las cuales fueron excluidas de los análisis cada vez que se estudiara la frecuencia de hormigas de bosque y pastizal en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto. A continuación se describen los rasgos funcionales utilizados en aves y hormigas; se definen los

estados posibles para cada rasgo y entre paréntesis se indica la abreviatura utilizada a lo largo de este capítulo para referir a cada rasgo y/o a sus estados.

Aves:

I. *Amplitud en el uso del hábitat* (AUH): Expresa la cantidad de hábitats diferentes (bosques, pastizales, agroecosistemas, urbanos, etc.) que utiliza una especie. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0=baja-media (de 1 a 5 hábitats), 1=alta (más de 5 hábitats) (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

II. *Amplitud trófica* (AMT): Expresa la variabilidad dietaria de una especie. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0= generalista, 1= especialista (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

III. *Potencial reproductivo* (POT): Expresa el tamaño de puesta de la especie. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0= bajo o medio (de 1 a 3 huevos), 1= alto (más de tres huevos) (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

IV. *Sensibilidad a la antropización del hábitat* (SEN): Expresa la respuesta de una especie a la modificación, reemplazo y contaminación del ambiente. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0= favorecidas por la antropización, 1= desfavorecidas (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

V. *Tamaño corporal* (TAM): Expresa el peso de cada especie. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0= chico (menor o igual a 100 gr), 1= mediano, grande (mayor a 100 gr) (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

VI. *Dieta* (DIE): Expresa cuál es el principal recurso para la alimentación de una especie (Codesido & Bilenca 2004; Sekercioglu et al. 2004, Giraudo et al. 2006). Se utilizó como un carácter de tipo categórico con cuatro estados posibles: i) frugívoro-granívoro (FGR), ii) insectívoro (INS), iii) ave de presa (PRE), iv) omnívoro (OMN). El estado nectívoro no fue tenido en cuenta por ocurrir en una única especie (*Chlorostilbon lucidus*).

VII. *Asociación con el tipo de hábitat* (HAB): Expresa el tipo de hábitat (pastizal y/o bosque) comúnmente utilizado por las especies (Stotz et al. 1996). En el análisis de datos, este rasgo fue convertido a dos caracteres de tipo binario (0= no, 1= si): i) pastizal (HAB:PAS), ii) bosque (HAB:BOS); de modo que una especie capaz de usar ambos ambientes sería codificada como HAB:BOS= 1, HAB:PAS= 1; y si sólo usa el bosque HAB:BOS= 1, HAB:PAS= 0; si sólo usa el pastizal HAB:BOS= 0, HAB:PAS= 1.

VIII. *Estrato de forrajeo* (EST): Expresa el estrato de forrajeo (alto y/o bajo y/o aéreo) para cada especie (Stotz et al. 1996). En el análisis de datos, este rasgo fue convertido a dos caracteres de tipo binario (0= no;1= si): i) alto (EST:ALT), ii) bajo (EST:BAJ). De este modo, una especie capaz de usar ambos estratos de forrajeo sería codificada como: EST:ALT= 1, EST:BAJ= 1; si sólo usa el estrato alto: EST:ALT= 1, EST:BAJ= 0; y si sólo usa el estrato bajo: EST:ALT= 0, EST:BAJ= 1. El estrato de forrajeo aéreo fue excluido ya que correspondió a una única especie (*Progne tapera*).

IX. *Estatus migratorio* (MIG): Expresa el uso estacional del territorio por parte de una especie. Se utilizó como un carácter de tipo binario: 0 (residente), 1 (migrante) (adaptado de López-Lanús et al. 2008).

Hormigas:

Los estados de cada rasgo en cada una de las especies fueron obtenidos a partir de claves taxonómicas y diagnosis (ver bibliografía en el Anexo 2.1).

I. *Grupo Funcional (GRF)*: Corresponde a la clasificación de grupos funcionales propuesta por Andersen (1995). Esta clasificación integra información en relación a la capacidad competitiva, la respuesta a disturbios del hábitat y a la alteración del rango de temperaturas de hormigas a nivel de género. Se utilizó como un carácter de tipo categórico con ocho estados posibles: i) dolícoderinas dominantes (DD), ii) mirmicinas generalizadas (GM), iii) oportunistas (O), iv) especialistas de climas tropicales (TCS), v) especialistas de climas cálidos (HCS), vi) crípticas (C), vii) camponitinas subordinadas (SC), viii) depredadoras especialistas (SP). Cada especie fue asignada con el estado correspondiente a su género.

II. *Asociación con el tipo de hábitat (HAB)*: Al igual que para las especies de aves, expresa el tipo de hábitat (pastizal y/o bosque) comúnmente utilizado por cada especie. Este rasgo fue convertido a dos caracteres de tipo binario (0= no, 1= sí): i) pastizal (HAB:PAS), ii) bosque (HAB:BOS).

III. *Tamaño de la obrera (TAM_{obr})*: Expresa la longitud total del cuerpo de la obrera (u obrera mayor, en el caso de especies polimórficas) de cada especie. Se utilizó como un carácter de tipo categórico con tres estados posibles: i) pequeña (menor que 2 mm) (PEQ), ii) mediana (entre 2 y 3 mm) (MED), iii) grande (mayor que 3 mm) (GRA) (adaptados de las categorías utilizadas en Fernández 2003).

IV. *Dieta (DIE)*: Expresa la utilización de los principales recursos alimentarios de cada especie. Se utilizó como un carácter de tipo categórico con cinco estados posibles: i) forrajeo generalizado (FG), ii) depredador especialista (DEPE), iii) depredador generalista (DEPG), iv) vegetal fresco (VF), v) granívora (GRV) (adaptado de las

categorías utilizadas en Fernández 2003). El estado colector de exudados no fue tenido en cuenta ya que correspondió a una única especie (*Cephalotes clypeatus*). Las especies cultivadoras de hongos (tribu Attini) fueron asignadas con un tipo de dieta de vegetal fresco o forrajeo generalizado (según el género), ya que tienen un efecto de remoción sobre estos recursos aunque no constituyen su dieta.

Estudio del agrupamiento fenotípico en cada sitio

Para estudiar la ocurrencia de agrupamiento fenotípico en cada sitio de estudio (PREDICCIÓN 4.1), se puso a prueba si el espacio funcional (estimado mediante algún índice de diversidad funcional) que ocuparon las especies dentro de cada comunidad fue menor que el espacio ocupado por comunidades aleatorias, donde las características funcionales de las especies son irrelevantes. Este es un método habitualmente utilizado en la actualidad para poner a prueba el filtrado ambiental de las comunidades en distintos tipos de organismos (Pakeman 2011, Pakeman et al. 2011, Schleicher et al. 2011, Bertrand et al. en prensa). Mason et al. (2005) propusieron tres componentes de la diversidad funcional (riqueza, equitatividad y divergencia) que representan la distribución de las comunidades en el espacio multidimensional definido por las características funcionales de las especies que las integran. Entre ellas, la riqueza funcional representa la cantidad de espacio funcional ocupado por una comunidad (Mouchet et al. 2010). Por ejemplo, en el caso de un único carácter continuo, la riqueza funcional de una comunidad se estima como la diferencia entre los valores máximo y mínimo ocurridos (i.e. el rango observado del carácter en la comunidad). En el caso de múltiples caracteres el cálculo es más complejo, pero puede utilizarse cualquier análogo multivariado del rango, como por ejemplo el mínimo volumen ocupado por la comunidad en el espacio funcional (Villegger et al. 2008). Dado que la riqueza funcional no tiene en cuenta las abundancias de las especies, y una especie rara (i.e. poco frecuente) con valores funcionales extremos tendría el efecto de incrementar desproporcionadamente el espacio funcional ocupado por la comunidad, Laliberté & Legendre (2010) propusieron como alternativa un índice de la dispersión funcional (FD_{is}). FD_{is} representa la distancia promedio que hay entre cada especie y el centroide de todas las especies de la comunidad dentro del espacio funcional. Al tener en cuenta las abundancias, el centroide de todas las especies se aproxima a las especies más abundantes, por lo que las

distancias de las especies al centroide están pesadas por su abundancia. Entre las ventajas de FDis, puede mencionarse que no está afectado por la riqueza de especies, que puede ser computado para cualquier índice de distancia y que puede implementarse para cualquier tipo y cantidad de caracteres (Laliberté & Legendre 2010). Por lo tanto, para el estudio del espacio funcional ocupado por las especies en cada sitio, en relación al espacio ocupado por comunidades aleatorias, se siguieron los siguientes pasos:

1: Para cada rasgo se calculó el índice de dispersión funcional ($FDis_{obs}$) dentro de cada comunidad (cada uno de los 20 sitios de estudio). Dado que FDis puede computarse para múltiples caracteres simultáneamente, los caracteres múltiples obtenidos por la binarización del estrato de forrajeo (EST), o la asociación con el tipo de hábitat (HAB), fueron ingresados juntos en el análisis, de modo que se obtuvo un único valor de dispersión funcional para ellos en cada sitio de estudio.

2: A partir de 499 permutaciones de la matriz de abundancias (sitios x especies) (ver Capítulo 3), se obtuvo una distribución aleatoria para el índice de dispersión funcional ($FDis_{rnd}$) para cada rasgo y comunidad. Se seleccionó un método de permutación que mantuvo constantes las frecuencias totales de los sitios y de las especies simultáneamente.

3: Para cada comunidad y rasgo, se obtuvo la diferencia entre $FDis_{obs}$ y el percentilo del 50% de $FDis_{rnd}$. La probabilidad p de la prueba ($H_0: FDis_{obs} < FDis_{rnd}$) correspondió a la proporción de índices calculados aleatoriamente menores al índice observado. Si $FDis_{obs}$ fue significativamente menor al percentilo 50% de la distribución aleatoria de $FDis_{rnd}$, entonces el espacio funcional ocupado por las especies de la comunidad fue menor que el esperado por azar; eso significa que en ese sitio de estudio existió una agrupación fenotípica de las especies en relación al rasgo funcional estudiado.

$FDis_{obs}$ fue calculado mediante el paquete FD (Laliberté & Shipley 2010) y la distribución aleatoria $FDis_{rnd}$ mediante el paquete vegan, ambos aplicables en R.

Diferenciación funcional entre usos de la tierra en cada contexto regional

En cada contexto regional se estudió la ocurrencia de patrones de convergencia de rasgos asociados al uso de la tierra (Pillar et al. 2009) (PREDICCIÓN 4.2). Para cada rasgo por separado, se puso a prueba si la disimilitud funcional entre las comunidades estuvo significativamente correlacionada con su disimilitud ambiental. Dado que el software utilizado no opera con variables categóricas multiestado, la dieta de aves y hormigas (DIE), así como el grupo funcional (GRF) y el tamaño corporal de la obrera (TAM_{obr}) fueron convertidos a múltiples caracteres de tipo binario (0= no, 1= si). La dieta de aves fue convertida a cuatro caracteres: i) frugívoro-granívoro (DIE:FGR), ii) insectívoro (DIE:INS), iii) ave de presa (DIE:PRE), iv) omnívoro (DIE:OMN); la dieta de hormigas fue convertida a cinco caracteres: i) forrajeo generalizado (DIE:FG), ii) depredador especialista (DIE:DEPE), iii) depredador generalista (DIE:DEPG), iv) vegetal fresco (DIE:VF), v) granívora (DIE:GRV); el tamaño corporal de la obrera fue convertida a tres caracteres: i) pequeña (TAM_{obr} :PEQ), ii) mediana (TAM_{obr} :MED), iii) grande (TAM_{obr} :GRA). Por lo tanto, la matriz de disimilitud funcional (dT) (utilizando distancias euclidianas) se obtuvo a partir de la frecuencia de ocurrencia de cada rasgo (o del estado =1) en cada sitio de estudio. La matriz de disimilitud ambiental (dE) se obtuvo calculando las distancias euclidianas entre todos los sitios de estudio utilizando el uso de la tierra como única variable ambiental de tipo cualitativa. De este modo, la distancia entre dos cultivos de soja o dos plantaciones de eucalipto igualó a cero, mientras que la distancia entre un cultivo de soja y una plantación de eucalipto igualó a 1. Se puso a prueba la asociación entre las matrices dT y dE mediante una prueba de correlación de matrices de distancia (Mantel 1967). Se obtuvo el nivel de significación para cada correlación a partir de 9999 pruebas, utilizando matrices de distancias funcionales aleatorias obtenidas por permutación de los rasgos de las especies. La probabilidad p de la prueba correspondió a la proporción de correlaciones aleatorias con un índice de correlación mayor que el índice de correlación observado (es decir, con un $\alpha=0,05$ la correlación fue significativa si menos del 5% de los índices de correlación aleatorios fueron mayores al índice de correlación observado). Todas las matrices y las pruebas fueron calculadas con el software SYNCSA (Pillar 1999), disponible en <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/software.html>.

RESULTADOS

Agrupamiento fenotípico en cada sitio de estudio

Tanto en bosque Atlántico como en pampa Mesopotámica, se probó que existieron sitios de estudio con un índice de dispersión funcional ($FDis_{obs}$) significativamente menor al obtenido en distribuciones aleatorias de ese índice ($FDis_{esp}$) para aves (Tabla 4.1) y hormigas (Tabla 4.2), al menos para alguno de los rasgos estudiados (PREDICCIÓN 4.1). Este resultado indica que existió filtrado ambiental para esos rasgos dentro de esas comunidades. Si bien este análisis de datos fue realizado a escala de sitio de estudio y no permite extrapolar conclusiones respecto al uso de la tierra o al contexto regional, en bosque Atlántico, todos los cultivos de soja mostraron la agrupación fenotípica de aves sensibles a la antropización del hábitat ($SEN=1$), de aves que utilizan el pastizal como tipo de hábitat ($HAB:PAS=1$; $HAB:BOS=0$) y el estrato bajo de forrajeo ($EST:ALT=0$; $EST:BAJ=1$); mientras que en todas las plantaciones de eucalipto se observó la agrupación fenotípica de aves favorecidas por la antropización del hábitat ($SEN=0$) y con una dieta insectívora ($DIE=INS$). Para el resto de los rasgos estudiados de aves, así como para todos los rasgos estudiados de hormigas, sólo se observó la agrupación fenotípica en algunos de los sitios de estudio, sin involucrar a todos los cultivos de soja o a todas las plantaciones de eucalipto. Por ejemplo, se observó la agrupación fenotípica de hormigas de bosque ($HAB:PAS=0$; $HAB:BOS=1$) en tres plantaciones de eucalipto (H1A, EUCD y EUCE) y de hormigas de pastizal ($HAB:PAS=1$; $HAB:BOS=0$) en un cultivo de soja (H3A).

En pampa Mesopotámica, todos los cultivos de soja mostraron la agrupación fenotípica de aves de pastizal ($HAB:PAS=1$), y tres (SJ2, SJ3 y SJ5, marginalmente SJ4) mostraron la agrupación fenotípica de hormigas de pastizal ($HAB:PAS=1$). El resto de los rasgos estudiados, mostraron una agrupación fenotípica sólo en algunos sitios de estudio, sin involucrar todos los cultivos de soja o todas las plantaciones de eucalipto.

Tabla 4.1. Disminución del espacio funcional ocupado por las especies dentro de cada sitio de estudio en bosque Atlántico y pampa Mesopotámica para nueve rasgos de aves. Para cada sitio y rasgo (ver abreviaturas en *Análisis de datos*) se indica la diferencia entre el índice de dispersión funcional observado (FDis_{obs}) y esperado (FDis_{md}). Se remarcan los sitios de estudio donde esta diferencia fue significativamente negativa (** p< 0.01; * p<0.05; . p<0.1) y entre paréntesis se indica cual fue el estado del rasgo más frecuente en cada sitio de estudio.

Contexto regional	Uso de la tierra	Sitio de estudio	RASGO								
			AUH	AMT	POT	SEN	TAM	HAB:PAS HAB:BOS	DIE	EST:ALT EST:BAJ	MIG
bosque Atlántico	plantaciones de eucalipto	EM1	1,07	-0,71	0,71	-9,60 (0)**	-0,39	0,52	-5,31 (INS)**	0,93	1,46
		EM2	1,19	-0,08	0,01	-10,96 (0)**	-1,25	-0,25	-2,55 (INS)*	-0,31	1,27
		EM3	1,47	-0,48	0,73	-9,46 (0)**	-0,11	-1,29	-3,32 (INS)**	-0,68	0,02
		EM4	1,37	-1,52 (0).	0,47	-6,65 (0)**	0,99	0,48	-3,90 (INS)**	-0,64	0,18
		EM5	0,48	0,68	0,83	-9,51 (0)**	0,57	-0,96	-2,89 (INS)*	-1,49 (BAJ,ALT).	2,03
	cultivos de soja	SM1	-1,97 (0).	0,48	0,71	-9,26 (1)**	-0,98	-7,62 (PAS)**	-0,34	-7,09 (BAJ)**	-1,91 (0)*
		SM2	-4,07 (0)*	0,04	0,73	-8,60 (1)**	-1,32	-3,19 (PAS)*	-0,27	-4,10 (BAJ)**	-1,49 (0).
		SM3	-0,95 (0).	0,74	0,35	-16,86 (1)**	1,34	-7,59 (PAS)**	-1,19	-5,17 (BAJ)**	-0,92
		SM4	-1,73	-1,86 (0).	-2,85 (1).	-18,38 (1)**	0,12	-7,74 (PAS)**	-0,25	-6,63 (BAJ)**	-1,14
		SM5	-1,59	0,7	0,73	-15,63 (1)**	0,67	-6,46 (PAS)**	-0,09	-4,52 (BAJ)**	-0,88
pampa Mesopotámica	plantaciones de eucalipto	EC1	0,48	0,88	-9,45 (0)**	0,75	0,39	1,73	0,53	0,71	-1,84 (0).
		EC2	-1,03	-0,34	-3,07 (0)*	-2,61 (1).	0,22	0,61	0,34	0,98	-1,79
		EC3	-0,08	0,37	-0,78 (0).	-0,52	0	1,38	0,04	-0,31	-1,33
		EC4	-2,06	1,37	0,24	-1,12	0	0,35	0,08	-2,96 (ALT)**	1,34
		EC5	-0,06	1,14	-0,62	0,66	0,32	0,17	0,96	-0,20	-1,26
	cultivos de soja	SC1	0,89	0,74	-0,91	0,83	0,21	-3,14 (PAS)**	0,12	-0,93	1,19
		SC2	0,22	-0,23	-1,36	0,74	0,22	-2,92 (PAS)**	-0,01	-0,25	1,26
		SC3	0,24	0,1	0,7	0,82	0,12 (0)*	-2,90 (PAS)**	-0,16	-1,66 (ALT).	0,66
		SC4	0,42	-2,63 (0)*	-1,07	-0,56	0,43	-2,42 (PAS)**	-0,58	-3,13 (ALT)*	-0,6
		SC5	0,63	-0,63	-0,25	-0,49	0,47	-2,19 (PAS)**	0,56	-3,55 (ALT)**	-0,47

Tabla 4.2. Disminución del espacio funcional ocupado por las especies dentro de cada sitio de estudio en bosque Atlántico y pampa Mesopotámica para cuatro rasgos de hormigas. Para cada sitio y rasgo (ver abreviaturas en *Análisis de datos*) se indica la diferencia entre $FDis_{obs}$ y $FDis_{rnd}$. Se remarcan los sitios de estudio donde esta diferencia fue significativamente negativa (** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; . $p < 0.1$) y entre paréntesis se indica cual fue el estado del rasgo más frecuente en cada sitio de estudio.

Contexto regional	Uso de la tierra	RASGO				
		Sitio	GRF	DIE	HAB:PAS HAB:BOS	TAM _{obr}
Bosque Atlántico	plantaciones de eucalipto	H1A	-0,16	-0,95	-2,65 (BOS)*	-0,33
		H1B	-0,85	-3,03 (FG)*	-0,14	-0,82
		H10	-0,66	-2,89 (FG)**	-0,24	-2,96 (GRA)*
		EUCD	0,97	0,03	-4,42 (BOS)**	0,64
		EUCE	1,45	-3,95 (FG)**	-2,15 (BOS)*	-0,76
	cultivos de soja	SCRA	0,29	0,39	-0,25	1,38
		SCRB	-4,20 (TCS)**	-3,90 (VF)**	-0,67	-1,37
		H8	0,61	-1,37 (FG).	-0,18	-0,57
		H3A	0,44	0,68	-4,91 (PAS)**	-1,97 (GRA)*
		H3B	-1,21	-0,25	0,01	-0,06
Pampa Mesopotámica	plantaciones de eucalipto	1NE	1,55	-1,03	0,24	-0,66
		2NE	1,23	0,34	-0,04	0,57
		1PF	-0,34	0,27	1,23	-5,57 (C)**
		2PF	-0,8	2,08	1,08	0,71
		3PF	-2,40 (TCS)*	-0,55	0,18	-0,4
	cultivos de soja	SJ1	-0,64	-1,26	-1,19	1,96
		SJ2	0,44	0,69	-2,33 (PAS)*	1,08
		SJ3	1,08	-0,36	-4,42 (PAS)**	-0,1
		SJ4	0,35	-1,04	-1,82 (PAS).	0,01
		SJ5	-1,74 (TCS)*	0,36	-8,92 (PAS)**	-19,05 (G)**

Diferenciación funcional entre usos de la tierra en cada contexto regional

En pampa Mesopotámica y en bosque Atlántico se probó la convergencia de rasgos funcionales en relación al uso de la tierra (PREDICCIÓN 4.2), es decir que las correlaciones entre las matrices de distancia funcional (dT) y de distancia ambiental (dE) fueron significativas para aves (Tabla 4.3) y hormigas (Tabla 4.4) al menos para alguno de los rasgos considerados. Esto significa que las frecuencias de ocurrencia de esos rasgos fueron significativamente diferentes entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en cada contexto regional.. En bosque Atlántico, la frecuencia de aves que usan el estrato alto de forrajeo (EST:ALT=1), el bosque como tipo de hábitat (HAB:BOS=1), con una dieta insectívora (DIE:INS=1) y favorecidas por la antropización del hábitat (SEN=0) fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja (Tabla 4.5); mientras que la frecuencia de hormigas granívoras (DIE:GRV=1) fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. En pampa Mesopotámica, la frecuencia de aves y hormigas que utilizan el bosque (HAB:BOS=1), así como la frecuencia de hormigas depredadoras especialistas (DIE:DEPE=1) fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja.

Tabla 4.3. Convergencia de rasgos funcionales de aves asociados al uso de la tierra en cada contexto regional. Para cada rasgo (ver abreviaturas en *Análisis de datos*) se muestra el coeficiente de correlación entre la distancia funcional y la matriz ambiental, $r(\text{TE})$ y el p-valor obtenido de la permutación de la identidad de las especies en la matriz de rasgos funcionales (p). Para cada sitio de estudio se muestra la frecuencia de ocurrencia de cada rasgo.

Contexto regional	Uso de la tierra	Sitio de estudio	RASGO													
			AUH	AMT	POT	SEN	TAM	DIE: FGR	DIE: INS	DIE: PRE	DIE: OMN	HAB: PAS	HAB: BOS	EST: ALT	EST: BAJ	MIG
bosque Atlántico	plantaciones de eucalipto	EM1	0,37	0,61	0,52	0,24	0,15	0,15	0,72	0,09	0,15	0,74	0,61	0,67	0,59	0,15
		EM2	0,43	0,61	0,61	0,13	0,09	0,04	0,7	0,13	0,26	0,83	0,61	0,65	0,7	0,17
		EM3	0,42	0,4	0,49	0,23	0,16	0,07	0,65	0,12	0,26	0,77	0,7	0,63	0,74	0,09
		EM4	0,39	0,37	0,55	0,29	0,22	0,1	0,67	0,12	0,22	0,76	0,59	0,59	0,78	0,1
		EM5	0,32	0,47	0,5	0,21	0,21	0,03	0,68	0,12	0,29	0,74	0,71	0,71	0,71	0,21
	cultivos de soja	SM1	0,17	0,45	0,48	0,83	0,1	0,52	0,21	0,07	0,24	1	0	0,07	1	0
		SM2	0	0,38	0,5	0,94	0,06	0,44	0,13	0	0,44	0,94	0,06	0,06	0,94	0
		SM3	0,21	0,5	0,58	0,96	0,29	0,38	0,04	0,04	0,54	1	0	0,08	0,96	0,04
		SM4	0,18	0,32	0,71	0,96	0,18	0,36	0,21	0	0,43	1	0	0,04	0,96	0,04
		SM5	0,17	0,52	0,52	0,96	0,22	0,3	0,13	0,09	0,52	1	0	0,09	0,96	0,04
	$r(\text{TE})$	0,75	-0,04	-0,08	0,98	-0,1	0,85	0,97	0,52	0,47	0,93	0,99	0,99	0,86	0,69	
p	0,34	0,92	0,97	0,01	0,98	0,22	0,03	0,48	0,53	0,1	0	0	0,21	0,38		
pampa Mesopotámica	plantaciones de eucalipto	EC1	0,32	0,63	0,47	0,16	0,26	0,68	0,37	0,16	0	0,74	0,63	0,63	0,37	0,05
		EC2	0,13	0,63	0,63	0,38	0,13	0,75	0,5	0	0	0,75	0,75	0,5	0,5	0
		EC3	0,2	0,4	0,4	0	0	0,2	0,2	0	0,6	0,4	0,8	0,8	0,2	0
		EC4	0	1	0,83	0,33	0	0,5	0,5	0	0	1	0,67	1	0	0,5
		EC5	0,2	1	0,8	0	0,2	0,6	0,4	0,2	0	0,8	0,8	0,8	0,2	0
	cultivos de soja	SC1	0,38	0,21	0,62	0,53	0,12	0,47	0,35	0	0,21	1	0,03	0,35	0,74	0,26
		SC2	0,29	0,17	0,67	0,54	0,13	0,54	0,29	0,04	0,17	1	0	0,33	0,71	0,29
		SC3	0,32	0,16	0,52	0,52	0,06	0,58	0,39	0	0,13	1	0,03	0,26	0,77	0,23
		SC4	0,31	0	0,69	0,69	0,31	0,56	0,13	0	0,31	1	0	0,13	0,88	0,13
		SC5	0,33	0,14	0,62	0,67	0,38	0,33	0,33	0	0,33	1	0,05	0,14	0,86	0,14
	$r(\text{TE})$	0,35	0,66	0,01	0,64	-0,03	-0,02	0,06	0,06	0,24	0,34	0,98	0,7	0,76	0,24	
p	0,46	0,19	0,82	0,2	0,89	0,87	0,75	0,67	0,51	0,42	0	0,17	0,13	0,52		

Tabla 4.4. Convergencia de rasgos funcionales de hormigas asociados al uso de la tierra en cada contexto regional. Para cada rasgo (ver abreviaturas en *Análisis de datos*) se muestra el coeficiente de correlación entre la distancia funcional y la matriz ambiental, $r(TE)$ y el p-valor obtenido de la permutación de la identidad de las especies en la matriz de rasgos funcionales (p). Para cada sitio de estudio se muestra la frecuencia de ocurrencia de cada rasgo.

Contexto regional	Uso de la tierra	Sitio de estudio	RASGO									
			GRF: DD	GRF: GM	GRF: O	GRF: TCS	GRF: HCS	GRF: C	GRF: SC	GRF: SP	HAB: PAS	HAB: BOS
Bosque Atlántico	plantaciones de eucalipto	H1A	0,03	0,03	0,5	0,25	0,03	0,11	0,06	0	0,28	0,67
		H1B	0	0,12	0,35	0,53	0	0	0	0	0,35	0,47
		H10	0,03	0,1	0,2	0,51	0	0,03	0,03	0,09	0,37	0,62
		EUD	0,02	0,09	0,31	0,38	0	0,18	0,02	0	0,27	0,71
		EUE	0	0,02	0,27	0,34	0	0,15	0,2	0,02	0,32	0,66
	cultivos de soja	SCA	0	0,16	0,26	0,47	0,05	0	0	0,05	0,37	0,68
		SCB	0,03	0,06	0,2	0,71	0	0	0	0	0,31	0,51
		H8	0,05	0,18	0,14	0,46	0,14	0,05	0	0	0,68	0,36
		H3A	0	0,16	0,18	0,46	0,13	0,07	0	0	0,62	0,18
		H3B	0	0,14	0,24	0,53	0,09	0	0	0	0,36	0,47
	$r(TE)$		-0,09	0,3	0,17	0,1	0,37	0,17	0,14	-0,06	0,12	0,16
	p		0,94	0,21	0,34	0,42	0,06	0,33	0,38	0,8	0,39	0,34
	Pampa Mesopotámica	plantaciones de eucalipto	1NE	0,02	0,09	0,17	0,3	0,04	0,11	0,24	0,02	0,63
2NE			0	0,09	0,11	0,3	0,02	0,13	0,3	0,04	0,65	0,52
1PF			0,01	0,18	0,08	0,48	0,08	0,07	0,1	0	0,45	0,51
2PF			0,03	0,13	0,06	0,5	0,08	0,08	0,09	0,04	0,5	0,44
3PF			0,02	0,03	0,03	0,58	0	0,09	0,15	0,1	0,39	0,56
cultivos de soja		SJ1	0	0,08	0,13	0,5	0,04	0	0,25	0	0,5	0,29
		SJ2	0,04	0,16	0,08	0,44	0,04	0,08	0,16	0	0,52	0,2
		SJ3	0,13	0,21	0	0,29	0,13	0	0,25	0	0,67	0,17
		SJ4	0,03	0,08	0,05	0,41	0,14	0	0,3	0	0,57	0,24
		SJ5	0	0,06	0	0,57	0,11	0	0,26	0	0,66	0,03
$r(TE)$		0	-0,11	-0,01	-0,13	0,14	0,57	0,09	0,27	-0,04	0,81	
p		0,6	0,96	0,66	0,99	0,29	0,06	0,45	0,11	0,75	0,01	

...continuación

Contexto regional	Uso de la tierra	Sitio de estudio	RASGO							
			TAM _{obr:} : PEQ	TAM _{obr:} : MED	TAM _{obr:} : GRA	DIE: FG	DIE: DEPE	DIE: DEPG	DIE: VF	DIE: GRV
Bosque Atlántico	plantaciones de eucalipto	H1A	0,47	0,06	0,47	0,42	0,11	0,39	0,06	0,03
		H1B	0,59	0,18	0,24	0,59	0	0,12	0,27	0,03
		H10	0,39	0,03	0,58	0,46	0,06	0,39	0,08	0,02
		EUD	0,44	0,13	0,42	0,31	0,2	0,38	0,11	0
		EUE	0,56	0,12	0,32	0,61	0,17	0,17	0,05	0
	cultivos de soja	SCA	0,26	0,37	0,37	0,42	0,05	0,16	0,16	0,21
		SCB	0,2	0,2	0,6	0,23	0,03	0,09	0,6	0,06
		H8	0,5	0	0,5	0,55	0,27	0	0,05	0,14
		H3A	0,3	0,12	0,59	0,3	0,16	0,03	0,34	0,16
		H3B	0,19	0,28	0,53	0,29	0,03	0,09	0,41	0,17
	r(TE)	0,43	0,06	0,07	0,06	-0,11	0,43	0,16	0,68	
	p	0,12	0,51	0,47	0,49	0,93	0,12	0,36	0,02	
	Pampa Mesopotámica	plantaciones de eucalipto	1NE	0,52	0,11	0,37	0,7	0,11	0,04	0,09
2NE			0,44	0,15	0,41	0,61	0,13	0,15	0,07	0,04
1PF			0,63	0,06	0,32	0,62	0,12	0,18	0	0,08
2PF			0,45	0,17	0,39	0,49	0,1	0,23	0,05	0,12
3PF			0,44	0,1	0,46	0,66	0,09	0,2	0,05	0
cultivos de soja		SJ1	0,33	0,29	0,38	0,71	0	0,08	0,15	0,06
		SJ2	0,4	0,2	0,4	0,56	0,08	0,04	0,16	0,16
		SJ3	0,17	0,29	0,54	0,67	0	0,13	0	0,21
		SJ4	0,32	0,16	0,51	0,7	0	0,03	0,08	0,19
		SJ5	0,03	0,06	0,91	0,6	0	0,06	0,23	0,11
r(TE)		0,37	0,16	0,06	-0,08	0,71	0,35	0,18	0,28	
p		0,16	0,37	0,51	0,86	0,03	0,18	0,33	0,21	

DISCUSIÓN

La agrupación fenotípica y el filtrado ambiental

En la mayoría de los sitios de estudio se probó el agrupamiento fenotípico de aves y hormigas, al menos para alguno de los rasgos funcionales estudiados (PREDICCIÓN 4.1). Esto significa que por filtrado ambiental en esos sitios de estudio coocurrieron especies funcionalmente similares para ciertos rasgos, los cuales les otorgarían tolerancia a ese hábitat y/o ventajas adaptativas (Pausas & Verdú 2010). Sin embargo, los patrones de agrupación fenotípica observados no estuvieron en todos los casos asociados al uso de la tierra, ya que la agrupación fenotípica de las especies para ciertos rasgos a escala local, no derivó en un patrón de convergencia asociado al uso de la tierra para esos rasgos en la metacomunidad (ver próxima sección). Por ejemplo, plantaciones de eucalipto y cultivos de soja en bosque Atlántico estuvieron diferenciados por la frecuencia de hormigas granívoras; sin embargo, en ninguno de los sitios de estudio se había observado una disminución del espacio funcional ocupado por las especies en favor de este tipo de dieta. Por el contrario, se mostró la agrupación fenotípica de hormigas con una dieta de tipo forrajeo generalizado en tres plantaciones de eucalipto. Algo similar ocurrió en pampa Mesopotámica, donde los usos de la tierra se diferenciaron por la frecuencia de hormigas con una dieta de tipo depredadora especialista, mientras que en ninguno de los sitios de estudio se observó la agrupación fenotípica de especies con algún tipo de dieta en particular. Esto indica que a escala de la metacomunidad pueden encontrarse patrones de convergencia para rasgos que no fueron los más frecuentes dentro de cada comunidad. De modo inverso, si el valor de un rasgo es seleccionado por filtrado ambiental sistemáticamente en todas las comunidades de una región, no se esperaría ver patrones de convergencia asociados a variables ambientales, justamente porque la similitud funcional para ese rasgo no varía con la similitud ambiental entre las comunidades (de hecho, sería constante). En ese caso, podría concluirse erróneamente que no existió filtrado ambiental para ese rasgo en las comunidades.

Otro resultado recurrente en este capítulo fue el agrupamiento fenotípico de especies en algunos sitios de estudio respecto a rasgos para los cuales no se observaron patrones de convergencia asociados al uso de la tierra. Por ejemplo, esto sucedió en bosque Atlántico para

la amplitud en el uso del hábitat de aves o el tipo de hábitat utilizado por hormigas; y en pampa Mesopotámica, para la utilización del estrato de forrajeo o el potencial reproductivo de aves. Una interpretación de estos resultados es que el filtrado ambiental que provocó el agrupamiento fenotípico de especies portadoras de estos rasgos, estuvo relacionado con factores ambientales no asociados con el uso de la tierra y/o idiosincrásicos de cada sitio de estudio. Por lo tanto, la variación en la frecuencia o el valor de esos rasgos en la metacomunidad no estuvo relacionada con que los sitios fueran plantaciones de eucalipto o cultivos de soja.

En síntesis, la ausencia de un patrón a escala de la metacomunidad no descarta el efecto de las condiciones ambientales sobre la frecuencia o valor de un rasgo, sino su variación en relación a las variables ambientales consideradas. Los resultados de este capítulo muestran que los estudios de la composición funcional dentro de la comunidad y entre las comunidades son complementarios para entender el “filtrado ambiental” de especies como mecanismo de ensamble.

Convergencia de rasgos asociados al uso de la tierra

Consistentemente a que cultivos de soja y plantaciones de eucalipto representarían oportunidades de nicho diferentes para las especies, se probó la convergencia de caracteres asociados al uso de la tierra tanto para aves como para hormigas en cada contexto regional (PREDICCIÓN 4.2). Estos resultados sugieren que el ordenamiento de especies en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico (ver Capítulo 3) estuvo determinado por el filtrado ambiental de especies en relación a rasgos que les otorgaron capacidad para utilizar cada uso de la tierra. En otros trabajos se ha mostrado que el reemplazo del hábitat afecta la distribución de las especies, según su dependencia con el ambiente natural, su capacidad de utilizar forestaciones comerciales, el ecotono, o hábitats abiertos como los reemplazados para la agricultura (Blair 1996, Sekercioglu 2002, Naidoo 2004, Zurita et al. 2006, Zurita & Bellocq, en prensa).

En bosque Atlántico, las especies de aves capaces de utilizar bosques y el estrato de forrajeo alto fueron más frecuentes en las plantaciones de eucalipto que en los cultivos de soja. Sorprendentemente, esto no coincidió con la agrupación fenotípica de especies de

bosque o de estratos altos en las plantaciones de eucalipto; por el contrario, los patrones de convergencia para estos rasgos se explican por la agrupación fenotípica de especies de pastizal y de estratos bajos en los cultivos de soja. Esto significa que por filtrado ambiental, en el uso de la tierra donde la alteración de un bosque natural sería mayor, fueron excluidas aquellas especies capaces de utilizar únicamente bosques y estratos altos, siendo seleccionadas aquellas capaces de utilizar pastizales y estratos bajos. Por lo tanto, se sugiere que la exclusión de especies en cultivos de soja no fue aleatoria, sino que involucró especies que sólo podían utilizar un único tipo de hábitat o estrato de forrajeo. Se ha señalado que la alteración de la estructura del hábitat de un bosque natural afecta la distribución de especies de bosque o que hacen uso de estratos de forrajeo en particular. Por ejemplo, estudiando rasgos funcionales y ecológicos de las aves de bosque, Lindell et al. (2004) mostraron que especies que utilizaban el estrato alto o el borde del bosque fueron más frecuentes en hábitats abiertos destinados a la agricultura que las especies que hacían uso exclusivo del interior del bosque. En gradientes de intensificación de cultivo de café (desde cafetales sombreados hasta cafetales soleados), a lo largo del cual incrementa la alteración de la estructura del bosque natural, se mostró que la pérdida de aves que utilizan el bosque nativo y un único estrato de forrajeo, fue mayor que la pérdida de especies que utilizan indistintamente cualquier tipo de hábitat o estrato (Philpott et al. 2008).

También se observó que en bosque Atlántico la frecuencia de aves insectívoras fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Es decir que, al igual que para las aves de bosque y de estratos altos, éstas fueron más frecuentes en el uso de la tierra que, comparativamente, resguarda más la estructura de un bosque. Comparadas con otros grupos tróficos, se ha señalado que las aves insectívoras son más susceptibles a las perturbaciones, ya que generalmente se trata de especies más dependientes del bosque como fuente de recursos alimentarios (Sekercioglu 2002). Cockle et al. (2005) mostraron que la frecuencia de especies de canopia e insectívoras fue similar en cultivos de yerba mate bajo sombra y en una reserva forestal adyacente, aunque especies del suelo y del sotobosque estuvieron ausentes de la plantación. Estudiando los patrones de abundancia de aves en bosques de Chile central, Cofre et al. (2007) mostraron que las especies raras en la región (i.e. las de menor frecuencia de ocurrencia a esa escala o las de menor rango latitudinal de distribución) fueron aves con una dieta de tipo no-herbívora (principalmente insectívora), entre otros caracteres (e.g. tamaño corporal mayor a 300gr y uso exclusivo del bosque). De un modo similar, Lindell et

al. (2004) señalaron que las aves con una baja amplitud trófica (mayoritariamente insectívoras) fueron poco capaces de utilizar tierras destinadas a la agricultura; sin embargo, también mostraron que especies con una baja tolerancia a los disturbios eran menos capaces de utilizar tierras agrícolas, mientras que en este capítulo se mostró que aves favorecidas por la antropización fueron más frecuentes en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja.

La convergencia de estos rasgos de aves según el uso de la tierra, sugiere que en bosque Atlántico la respuesta funcional de las comunidades de aves podría estar relacionada con el grado de contraste entre el uso de la tierra y el hábitat natural de la región. Estos resultados coinciden con los hallados en el capítulo previo, donde se mostró que la abundancia y riqueza de aves de bosque Atlántico fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Se ha señalado que la conservación de la estructura de la vegetación natural en los usos de la tierra, así como el mantenimiento de la heterogeneidad del hábitat y la inclusión de vegetación nativa en el paisaje antrópico, son medidas de manejo deseables para la conservación de la biodiversidad en sistemas productivos para las sociedades humanas (Benton et al. 2003, Foley et al. 2005, Fischer et al. 2008).

En hormigas, sin embargo, la frecuencia de especies capaces de utilizar bosques fue similar entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en bosque Atlántico. Este resultado coincide con un estudio sobre la composición funcional de hormigas en bosque Atlántico, donde se mostró que las especies presentes en plantaciones de pino no representaban un subconjunto de las especies presentes en un bosque secundario, sino más bien un grupo de especies adaptadas a ambientes abiertos que habían logrado invadir las plantaciones (Pacheco et al. 2009). En cambio, sí se mostraron patrones de convergencia asociados al uso de la tierra para hormigas con dieta granívora (marginamente no significativos para las especialistas de climas cálidos), cuya frecuencia fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. Las hormigas categorizadas como *especialistas de climas cálidos* pertenecieron al género *Pogonomyrmex*, un género especializado en el forrajeo de semillas, y por lo tanto categorizadas con una dieta de tipo granívora (ver Anexo 4.2). Esto sugiere que probablemente los patrones de convergencia observados para el tipo de dieta y este grupo funcional hayan estado relacionados entre sí. Aunque las hormigas *especialistas de climas* (tropicales, cálidos y fríos) responden a cambios ambientales a escalas mayores, como los cambios climáticos relacionados con la latitud (Linksvayer & Janssen 2008), se ha señalado que las especialistas de climas cálidos prefieren hábitats más abiertos, por lo cual pueden dar

cuenta de la modificación del hábitat a escalas menores (Hoffmann & Andersen 2003). Esto explicaría por qué su frecuencia fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto.

Si bien se mostró para cuáles rasgos funcionales las comunidades de hormigas estuvieron funcionalmente diferenciados según el uso de la tierra, ninguno de los rasgos estudiados explican los resultados presentados en el capítulo previo, donde se mostró que la riqueza de hormigas fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Por lo tanto, deberían existir rasgos funcionales no considerados en este capítulo, relacionados con las preadaptaciones de las especies de hormigas de bosque Atlántico para utilizar plantaciones de eucalipto.

En pampa Mesopotámica, la frecuencia de aves y hormigas capaces de utilizar bosques fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Al igual que lo observado en bosque Atlántico, esto se debió a la agrupación fenotípica de especies de pastizal en cultivos de soja, en detrimento de las aves (y hormigas) de bosque. A diferencia de lo observado para las comunidades de aves en bosque Atlántico, las especies capaces de utilizar el ambiente natural de la región (en este caso, especies de pastizal) no fueron más frecuentes en el uso de la tierra con menor contraste con el ambiente natural (en este caso, cultivos de soja), ya que no se observaron patrones de convergencia asociados al uso de la tierra para la utilización del pastizal (HAB:PAS). Por lo tanto, se entiende que la mayor abundancia de aves señalada en cultivos de soja en el capítulo 3, no involucró diferencias en la capacidad para utilizar pastizales, ni ningún otro rasgo funcional considerado en este capítulo.

Por su parte, la frecuencia de hormigas con una dieta de tipo depredadora especialista (marginalmente la del grupo funcional de hormigas crípticas) fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja en pampa Mesopotámica. Al igual que hormigas granívoras y especialistas de climas cálidos, en este caso el tipo de dieta y el grupo funcional también estuvieron asociados, ya que todas las especies categorizadas como *crípticas* (GRF:C) tuvieron una dieta depredadora especialista (DIE:DEPE) (ver Anexo 4.2), por lo que los patrones de convergencia de estos rasgos probablemente hayan estado relacionados. Puede sorprender que no se hayan mostrado también patrones de convergencia para el grupo funcional de las depredadoras especialistas (GRF:SP); sin embargo cabe aclarar que, a pesar

de su denominación, las especies categorizadas en ese grupo funcional (género *Pachycondyla*) fueron categorizadas con una dieta de tipo depredadora generalista (DIE:DEPG) (ver Anexo 4.2). Las especies crípticas presentan tal grado de especificidad de requerimientos ecológicos, que han sido señaladas como buenas indicadoras del disturbio del hábitat (Hoffmann & Andersen 2003). Por ejemplo, Rivera & Armbrrecht (2005) mostraron que la riqueza de especies crípticas fue menor en cafetales soleados, donde la estructura del bosque se ve más alterada, que en cafetales sombreados. Narendra et al. (2011) mostraron que la riqueza y la abundancia de especies crípticas (y de especialistas de climas tropicales) en hábitats disturbados estuvieron positivamente correlacionadas con la profundidad de la broza. Las especies crípticas son típicamente muy pequeñas, predominantemente mirmicinas (Formicidae: Myrmicinae) o ponerinas (Formicidae: Ponerinae), que forrajean y anidan en el suelo, hojarasca y madera en putrefacción y son más abundantes en bosque que en otro tipos de hábitat (Agosti et al. 2000).

Similitudes funcionales entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto

Si bien se esperaba que las especies de aves y hormigas presentes en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto pudieran diferir en cuanto al valor o estado de otros rasgos funcionales incluidos en el análisis, se probó que no existieron patrones de convergencia para estos rasgos en relación al uso de la tierra en ninguno de los dos contextos regionales. Este resultado sugiere que el valor o estado que las especies portaron para estos rasgos no otorgó ventaja adaptativa alguna en cultivos de soja o plantaciones de eucalipto, en ninguno de los contextos regionales.

Entre los rasgos incluidos en la matriz funcional para las especies de aves, la amplitud en el uso del hábitat y la amplitud en el uso de recursos para la alimentación, están relacionados con el grado de especialización de las especies de aves. Si bien se ha señalado que el grado de especialización de una comunidad podría estar relacionado con el nivel de degradación del hábitat (Julliard et al. 2006, Devictor et al. 2008), los resultados indican que la frecuencia de especies con distintas categorías de especialización no fue diferente entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto, a pesar que el grado de contraste de estos usos de la tierra con el ambiente natural se supuso diferente. Incluso en el estudio del espacio

funcional ocupado por las especies dentro de cada sitio, respecto al ocupado por comunidades aleatorias, sólo en un cultivo de soja (SC4) se observó la agrupación fenotípica de aves con una dieta generalista, y sólo en otro (SM2) se observó la agrupación fenotípica de aves con una baja amplitud en el uso de distintos tipos de hábitat. De todos modos, el grado de especialización de las comunidades como respuesta al reemplazo del hábitat ha mostrado resultados divergentes. Por ejemplo, Filippi-Codaccioni et al. (2010) mostraron que la abundancia de especialistas fue menor en cultivos con un manejo intensivo; Clavel et al. (2011) sugirieron que es esperable que en paisajes antrópicos continuamente sujetos a disturbios las especies generalistas desplacen a las especialistas, ya que la especialización es una respuesta evolutiva de especies que ocurren en ambientes estables. Por el contrario, Clavero & Brotons (2010) mostraron que a lo largo de un gradiente bosque natural-uso agrícola, las comunidades de aves en tierras agrícolas eran más especializadas que en el bosque, a pesar que esperaban encontrar que en ambientes antropizados ocurrieran comunidades más “generalistas”. Tampoco se observaron diferencias entre las aves presentes en cada uso de la tierra en cuanto a su tamaño corporal, potencial reproductivo y comportamiento migratorio en ninguno de los contextos regionales estudiados, a pesar que todos estos rasgos han sido señalados como caracteres de importancia en la utilización de sistemas antrópicos por parte de las especies (Shirley & Kark 2009).

Respecto a los rasgos incluidos en la matriz de hormigas, no se observaron diferencias en la frecuencia de la mayoría de los grupos funcionales y tipos de dieta (excepto especialistas de climas cálidos-granívoras en pampa Mesopotámica; crípticas-depredadoras especialistas en bosque Atlántico). La clasificación de grupos funcionales utilizada en este capítulo fue diseñada para estudiar la respuesta funcional de las comunidades de hormigas a escala biogeográfica y continental, y puede por lo tanto perder precisión para capturar diferencias a escalas menores (Lach et al. 2009). Sin embargo, su utilización también ha sido sugerida para el estudio de las respuestas funcionales al uso de la tierra, especialmente cuando implica grandes cambios en el hábitat (King et al. 1998, Andersen & Majer 2004). Linksvayer & Janssen (2008) señalaron una diversidad de características individuales (e.g. rangos de tolerancia a temperaturas) y de la colonia (e.g. tamaño, número de reinas, diversidad de castas) que explicarían los distintos tipos de respuesta de los grupos funcionales a los disturbios del hábitat. En particular, se ha señalado que las oportunistas y mirmicinas generalizadas (dadas sus grandes amplitudes de tolerancia de hábitat), así como las

depredadoras especialistas (dadas sus bajas amplitudes de tolerancia de hábitat) podrían ser indicadores del grado de disturbio del hábitat (New 2000, Hoffmann & Andersen 2003). Sin embargo, los resultados de este capítulo mostraron que la clasificación de grupos funcionales en general no fue sensible a las diferencias que habría entre plantaciones de eucalipto y cultivos de soja como factores de disturbio (arriba se señalaron las respuestas marginalmente no significativas de especialistas de climas cálidos y crípticas).

Tampoco se observaron patrones de convergencia asociados al uso de la tierra para el tamaño corporal de las obreras en ninguno de los contextos regionales, si bien este rasgo se utiliza como indicador de la cantidad de recursos que consume una especie (Bihn et al. 2010). En consecuencia, cultivos de soja y plantaciones de eucalipto no habrían brindado oportunidades de hábitat diferentes para especies con distintos requerimientos en la cantidad de recursos tróficos.

CONCLUSIONES

Los factores ambientales representados directa o indirectamente por los usos de la tierra, estuvieron involucrados en la diferenciación funcional de las comunidades de aves y hormigas en cada contexto regional, al menos para alguno de los rasgos estudiados. Estos resultados fueron consistentes con una dinámica de ordenamiento de especies a escala de metacomunidad, donde la diferenciación de las comunidades queda determinada principalmente por las adaptaciones de las especies a las condiciones ambientales del hábitat.

Dado que los efectos del uso de la tierra sobre la diferenciación funcional de las comunidades fueron diferentes en cada contexto regional, toda acción de manejo basada en la variación del valor o el estado de un rasgo dentro de las comunidades debería estar referida un contexto en particular. En otras palabras, dado que un determinado uso de la tierra podría favorecer distintos valores o estados de rasgos dependiendo de cuál sea el pool de especies

regional, el efecto de la modificación del hábitat sobre la diferenciación funcional de las comunidades debería ser evaluado en función del contexto donde tenga lugar.

En la medida que la diferenciación funcional de las comunidades haya involucrado rasgos conservados en las filogenias, se espera que el ordenamiento de especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto haya afectado no sólo la composición funcional de las comunidades, sino también las relaciones de parentesco entre las especies que coocurrieron en un mismo ensamble. En el próximo capítulo se estudiará el efecto del uso de la tierra sobre el grado de parentesco dentro de las comunidades y sobre la diferenciación filogenética entre las comunidades.

ANEXOS

Anexo 4.1. Estado para los nueve rasgos incluidos en la matriz de composición funcional de aves. AUH, amplitud en el uso del hábitat (M, media; B, baja, A, alta); AMT, amplitud trófica (G, generalista; E, especialista), POT, potencial reproductivo (A, alto; M, medio; B, bajo); SEN, sensibilidad a la antropización del hábitat (D, desfavorecida; F, favorecida); TAM, tamaño corporal (C, chico; M, mediano; G, grande); HAB, asociación con el tipo de hábitat (P, pastizal; B, bosque); DIE, dieta (FG, frugívoro-granívoro; IN, insectívoro; PRE, ave de presa; OMN, omnívoro; NE, nectívoro); EST, estrato de forrajeo (A, alto; B, bajo; AR, aéreo); MIG, estatus migratorio (R, residente; M, migrante).

Familia	Especie	RASGO									
		AUH	AMT	POT	SEN	TAM	HAB	DIE	EST	MIG	
Accipitridae	<i>Buteo magnirostris</i>	M	E	M	F	M	B	PR	A	R	
Accipitridae	<i>Circus buffoni</i>	M	E	M	D	G	P	PR	B,A	R	
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>	B	G	M	D	C	B	FG	B	R	
Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>	M	G	A	D	M	P	FG	B	R	
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	M	G	M	D	C	B	FG	B	R	
Columbidae	<i>Patagioenas maculosa</i>	M	G	M	D	C	P,B	FG	A	R	
Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i>	M	E	A	F	C	P,B	FG	A	R	
Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>	A	E	M	F	C	P	FG	B	R	
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>	M	G	M	D	C	B	OMN	A	R	
Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	M	G	A	D	C	P	IN	B,A	R	
Cuculidae	<i>Guira guira</i>	M	E	M	D	C	B	IN	B	R	
Emberezidae	<i>Ammodramus humeralis</i>	M	G	A	D	C	P	FG	B	R	
Emberezidae	<i>Sicalis flaveola</i>	M	E	M	F	C	P	FG	B	R	
Emberezidae	<i>Volantinia jacarina</i>	M	E	M	D	C	P	OMN	B	R	
Emberezidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	A	G	M	F	C	P	FG	B	R	
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	M	E	A	F	M	P	PR	B,A	R	
Furnariidae	<i>Anumbius annumbi</i>	M	E	A	D	C	P	IN	B	R	
Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>	M	G	M	D	M	P	IN	B	R	
Hirundinidae	<i>Progne tapera</i>	M	E	A	F	C	P	IN	AR	M	
Icteridae	<i>Cacicus haemorrhous</i>	M	G	M	D	C	B	OMN	A	R	
Icteridae	<i>Molothrus badius</i>	M	G	M	D	C	P	FG	B	R	
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	A	G	A	F	C	P	FG	B	R	
Icteridae	<i>Sturnella supercilialis</i>	M	G	A	D	C	P	IN	B	R	
Mimidae	<i>Mimus triurus</i>	A	G	A	F	C	P	OMN	A	M	
Motacillidae	<i>Anthus lutescens</i>	B	G	M	D	C	P	IN	B	R	
Parulidae	<i>Basileuterus culicivorus</i>	M	E	M	D	C	B	IN	B	R	
Picidae	<i>Colaptes campestris</i>	M	E	M	D	C	P	IN	B,A	R	
Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i>	M	E	A	D	C	B	IN	B,A	R	
Psittacidae	<i>Myiopsitta monachus</i>	A	G	B	F	M	B	FG	A	R	
Rheidae	<i>Rhea americana</i>	B	G	A	D	G	P	OMN	B	R	

Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	M	E	A	D	C	P	PR	B	R
Thraupidae	<i>Euphonia chlorotica</i>	A	G	M	F	C	B	IN	A	R
Thraupidae	<i>Thraupis sayaca</i>	M	G	M	F	C	B	OMN	A	R
Tinamidae	<i>Crypturellus parvirostris</i>	M	E	A	D	C	P	FG	B	R
Tinamidae	<i>Nothura maculosa</i>	M	G	B	F	M	P	OMN	B	R
Tinamidae	<i>Rhynchotus rufescens</i>	A	G	A	D	G	P	OMN	B	R
Trochilidae	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	A	E	M	F	C	P,B	NE	B,A	R
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	A	E	A	F	C	P	IN	B	R
Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i>	M	G	M	F	C	P,B	OMN	B,A	R
Tyrannidae	<i>Empidonomus varius</i>	A	E	M	F	M	B	IN	A	M
Tyrannidae	<i>Machetornis rixosa</i>	M	G	M	D	C	P	IN	B	R
Tyrannidae	<i>Megarhynchus pitangua</i>	M	G	A	F	C	B	OMN	A	M
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i>	M	G	A	D	M	B	IN	A	M
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	A	G	A	F	C	P,B	IN	B,A	R
Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>	M	E	M	F	C	P,B	IN	A	M
Tyrannidae	<i>Tyrannus savana</i>	M	G	M	F	C	P	IN	A	M
Tyrannidae	<i>Xolmis irupero</i>	M	E	M	F	C	P	IN	B	R
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	M	E	A	D	C	B	IN	A	R
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>	M	E	A	D	C	P	IN	A	M

Anexo 4.2. Estado para los cuatro rasgos incluidos en la matriz de composición funcional de aves. GRF, grupo funcional (C, crípticas; T-HCS, especialistas de climas tropicales o cálidos, respectivamente; SP, depredadores especialistas; SC, camponitinas subordinadas; GM, mirmicinas generalizadas; O, oportunistas; DD, dolicoderinas dominantes); DIE, dieta (DEPE, depredador especialista; VG, vegetal fresco; FG, forrajeo generalizado; E, colector de exudados; DEGE, depredador generalista; GRV, granívora); HAB, asociación con el tipo de hábitat (P, pastizal; B, bosque); TAM_{obr}, tamaño corporal de la obrera (P, pequeña; M, mediana; G, grande).

Subfamilia	Especie	RASGO			
		GRF	DIE	HAB	TAM _{obr}
Cerapachyinae	<i>Acanthostichus</i> sp	C	DEPE	-	P
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus bispinosus</i>	TCS	FG	P,B	M
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex brunneus</i>	O	FG	P	P
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex exsanguis</i>	O	FG	P	P
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex jheringi</i>	O	FG	P	P
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex spurius</i>	O	FG	P	P
Dolichoderinae	<i>Linepithema gallardoi</i>	DD	FG	P,B	P
Dolichoderinae	<i>Linepithema humile</i>	DD	FG	P,B	P
Dolichoderinae	<i>Linepithema micans</i>	DD	FG	P,B	P
Dolichoderinae	<i>Linepithema neotropicum</i>	DD	FG	B	P
Ecitoninae	<i>Eciton mexicanum</i>	TCS	DEGE	B	G

Ecitoninae	<i>Eciton quadriglume</i>	TCS	DEGE	B	G
Ecitoninae	<i>Labidus coecus</i>	TCS	DEGE	P,B	G
Ecitoninae	<i>Labidus praedator</i>	TCS	DEGE	B	G
Ecitoninae	<i>Neivamyrmex pertyi</i>	TCS	DEGE	-	M
Ecitoninae	<i>Nomamyrmex hartigi</i>	TCS	DEPE	-	G
Ectatomminae	<i>Ectatomma bruneum</i>	O	DEGE	B	G
Ectatomminae	<i>Ectatomma edentatum</i>	O	VG	B	M
Ectatomminae	<i>Ectatomma permagnum</i>	O	DEGE	B	G
Ectatomminae	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	O	DEGE	P,B	G
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys</i> sp	TCS	DEGE	B	P
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys triangularis</i>	TCS	DEPE	B	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex aphidicola</i>	TCS	FG	B	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex brevicornis</i>	TCS	FG	-	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	TCS	FG	B	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex fiebrigi</i>	TCS	FG	-	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex nigricans</i>	TCS	FG	-	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	TCS	FG	B	P
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i> sp	TCS	FG	-	P
Formicinae	<i>Camponotus cameranoi</i>	SC	FG	P	M
Formicinae	<i>Camponotus leydigi</i>	SC	FG	-	G
Formicinae	<i>Camponotus mus</i>	SC	FG	-	G
Formicinae	<i>Camponotus punctulatus</i>	SC	FG	P,B	G
Formicinae	<i>Camponotus rufipes</i>	SC	FG	P,B	G
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp1	SC	FG	P	G
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp2	SC	FG	-	G
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp3	SC	FG	-	G
Formicinae	<i>Paratrechina fulva</i>	O	FG	P,B	P
Formicinae	<i>Paratrechina silvestrii</i>	O	FG	-	P
Myrmicinae	<i>Acromyrmex ambiguus</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	<i>Acromyrmex aspersus</i>	TCS	VG	B	G
Myrmicinae	<i>Acromyrmex heyeri</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	<i>Acromyrmex hispidus</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	<i>Acromyrmex landolti</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	<i>Acromyrmex lundi</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	<i>Apterostigma madidiense</i>	TCS	FG	B	M
Myrmicinae	<i>Atta capiguara</i>	TCS	VG	-	G
Myrmicinae	<i>Atta laevigata</i>	TCS	VG	B	G
Myrmicinae	<i>Atta sexdens</i>	TCS	VG	-	G
Myrmicinae	<i>Atta vollenweideri</i>	TCS	VG	P	G
Myrmicinae	Basicerotini	C	DEPE	B	P
Myrmicinae	<i>Cephalotes clypeatus</i>	TCS	E	-	G
Myrmicinae	<i>Crematogaster quadriformis</i>	GM	FG	P	P
Myrmicinae	<i>Crematogaster scelerata</i>	GM	FG	-	P
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex bruchi</i>	TCS	FG	-	P
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex lilloanus</i>	TCS	FG	-	P
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex morschi</i>	TCS	FG	P	P
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex olitor</i>	TCS	FG	B	P

Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	TCS	FG	B	P
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex transversus</i>	TCS	FG	P	P
Myrmicinae	<i>Mycetarotes parallelus</i>	TCS	FG	P	P
Myrmicinae	<i>Mycocepurus goeldii</i>	TCS	FG	P,B	P
Myrmicinae	<i>Mycocepurus smithi</i>	TCS	FG	P,B	P
Myrmicinae	<i>Myrmicocrypta squamosa</i>	TCS	FG	B	P
Myrmicinae	<i>Pheidole aberrans</i>	GM	GRV	P	M
Myrmicinae	<i>Pheidole bergi</i>	GM	DEGE	B	G
Myrmicinae	<i>Pheidole cornicula</i>	GM	DEPE	P	G
Myrmicinae	<i>Pheidole fimbriata</i>	GM	GRV	P	M
Myrmicinae	<i>Pheidole humeridens</i>	GM	GRV	B	G
Myrmicinae	<i>Pheidole nubila</i>	GM	DEGE	P	G
Myrmicinae	<i>Pheidole obscurior</i>	GM	DEGE	P	M
Myrmicinae	<i>Pheidole pampana</i>	GM	DEGE	-	M
Myrmicinae	<i>Pheidole radozowsky</i>	GM	DEGE	B	M
Myrmicinae	<i>Pheidole rudigenis</i>	GM	DEGE	-	M
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp1	GM	GRV	P	M
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp2	GM	DEGE	-	P
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp3	GM	DEGE	-	G
Myrmicinae	<i>Pogonomyrmex coartactus</i>	HCS	GRV	P	G
Myrmicinae	<i>Pogonomyrmex naegelli</i>	HCS	GRV	P	G
Myrmicinae	<i>Pyramica eggersi</i>	C	DEPE	P,B	P
Myrmicinae	<i>Sericomyrmex</i> sp	TCS	FG	-	M
Myrmicinae	<i>Solenopsis interrupta</i>	TCS	FG	-	G
Myrmicinae	<i>Solenopsis macdonaghi</i>	TCS	FG	P	G
Myrmicinae	<i>Solenopsis quinquecuspis</i>	TCS	FG	P	G
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp	TCS	FG	-	G
Myrmicinae	<i>Strumigenys lousianae</i>	C	DEPE	P,B	P
Myrmicinae	<i>Strumigenys oglobini</i>	C	DEPE	-	P
Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp1	TCS	FG	-	G
Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp2	TCS	FG	-	G
Myrmicinae	<i>Wasmannia auropunctata</i>	TCS	FG	P,B	P
Myrmicinae	<i>Wasmannia sulcaticeps</i>	TCS	FG	P	P
Ponerinae	<i>Anochetus neglectus</i>	SP	DEPE	B	M
Ponerinae	<i>Odontomachus meinerti</i>	O	DEGE	B	G
Ponerinae	<i>Pachycondyla harpax</i>	SP	DEGE	P,B	G
Ponerinae	<i>Pachycondyla striata</i>	SP	DEGE	B	G
Ponerinae	<i>Pachycondyla verenae</i>	SP	DEGE	B	G
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	TCS	DEGE	B	G
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex solisi</i>	TCS	DEGE	B	G
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex triplanarus</i>	TCS	DEGE	B	G

DISTRIBUCIÓN FILOGENÉTICA DE AVES Y HORMIGAS EN RELACIÓN AL USO DE LA TIERRA

RESUMEN

Con el desarrollo de la *filogenética de comunidades* durante la última década se ha incorporado la información filogenética de las especies a la ecología de las comunidades. La idea central de la *filogenética de comunidades* es que la composición de una comunidad resulta del muestreo de especies presentes en un pool mayor y distribuidas a lo largo de una filogenia regional; y que los procesos ecológicos y/o biogeográficos que tienen lugar durante ese muestreo, dejan su impronta en el grado de parentesco de las especies que coocurren en los ensamblajes. En este capítulo se utilizaron herramientas y conceptos de la *filogenética de comunidades* para estudiar cómo cambiaron las relaciones de parentesco dentro y entre las comunidades de aves y hormigas en respuesta al uso de la tierra.

A partir de listados de especies y filogenias publicadas, se ensamblaron dos superárboles (aves, hormigas) representando las relaciones de parentesco entre todas las especies ocurridas en este estudio y las especies pertenecientes a los pools regionales de pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Con esta información se puso a prueba en cada sitio de estudio la atracción y la repulsión filogenética a distintos niveles de los superárbol. Se espera que por filtrado ambiental en una comunidad coocurrán más especies descendientes del mismo nodo que lo

esperado por azar (sobrerrepresentación de ese nodo); mientras que por diferenciación de nicho coocuran menos especies descendientes del mismo nodo que lo esperado por azar (subrepresentación de ese nodo). Luego, se puso a prueba el efecto del uso de la tierra sobre la composición filogenética de las comunidades, representada como la abundancia relativa de cada nodo de la filogenia en cada sitio de estudio. Se examinaron cuáles fueron los nodos que mejor discriminaron entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en cada contexto regional. Finalmente, se estudió si el grado de parentesco dentro de las comunidades fue diferente entre usos de la tierra. Para calcular las distancias filogenéticas entre todos los pares de especies, se ajustaron los largos de rama (millones de años) de cada superárbol utilizando como restricción las edades de divergencia estimadas en artículos publicados para la mayor cantidad de nodos posibles. Como medida del grado de parentesco se utilizaron dos índices, la distancia filogenética pareada promedio (MPD), y la distancia filogenética promedio al taxón más cercano (MNTD).

En la mayoría de los sitios de estudio se probó la sobrerrepresentación de algún nodo a lo largo de la filogenia de aves y hormigas, sugiriendo que el filtrado ambiental determinó la coocurrencia de las especies descendientes de esos nodos. En cada contexto regional se probó que existieron efectos del uso de la tierra sobre la composición nodal de las comunidades, sugiriendo que la respuesta de las especies al uso de la tierra estaría conservada a lo largo de las filogenias. En particular, para los nodos de aves interiores a la familia de los tiránidos se mostró que tuvieron una mayor frecuencia en plantaciones de eucalipto en bosque Atlántico, pero en cultivos de soja en pampa Mesopotámica. Lo mismo ocurrió para el clado que incluye hormigas ectatominas, formicinas y mirmicinas. Este resultado sugiere que en estos grupos de especies estarían conservadas las respuestas relacionadas al grado de contraste entre los usos de la tierra y el ambiente natural de la región. Finalmente, se probó que el grado de parentesco dentro de las comunidades fue similar entre usos de la tierra, excepto en pampa Mesopotámica donde la distancia promedio al taxón más cercano fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. Estos resultados sugieren que los mecanismos de ensamble fueron los mismos en ambos usos de la tierra; y que en pampa Mesopotámica, o bien el filtrado ambiental fue mayor en cultivos de soja, o bien la diferenciación de nicho fue menor en plantaciones de eucalipto.

INTRODUCCIÓN

La ecología de comunidades pocas veces ha tenido en cuenta las relaciones de parentesco entre las especies que, por el contrario, son tratadas generalmente como unidades equivalentes a pesar que es esperable una asociación entre su cercanía filogenética y su similitud ecológica (Cavender-Bares et al. 2009). ¿Estuvieron las especies más emparentadas que lo esperado por azar en cada sitio de estudio? ¿Estuvo esto relacionado con el uso de la tierra? ¿Podría la filogenia de las especies estar relacionada con su ocurrencia en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto? ¿O la distribución de los organismos en el ambiente fue independiente de sus relaciones de parentesco? Para responder estas preguntas fueron utilizados conceptos y herramientas provenientes de un área de reciente desarrollo dentro de la ecología de comunidades: la filogenética de comunidades.

La estructura filogenética de las comunidades

La filogenética de comunidades (“*community phylogenetics*”) surgió durante la última década con el objetivo de incorporar información filogenética de las especies al estudio de los mecanismos de ensamble de las comunidades (Webb et al. 2002). El modelo central de esta perspectiva es que, a cualquier escala, el listado de especies en un área de estudio (e.g. una comunidad, una ecorregión) es el resultado del muestreo de especies presentes en un pool mayor (e.g. regional, continental) y distribuidas a lo largo de una filogenia. Cada vez que ocurre un muestreo, (e.g. de un pool regional para formar una comunidad), se espera que los procesos ecológicos y/o biogeográficos mediante los cuales sólo algunas especies permanecen en la muestra, dejen una huella en la distribución filogenética de sus miembros, es decir en su estructura filogenética (Webb et al. 2008a).

En un artículo fundacional, Webb et al. (2002) establecieron un marco heurístico mediante el cual pudieran inferirse los mecanismos de ensamble de una comunidad a partir del conocimiento de su estructura filogenética. Para eso se requiere de 1) el listado de especies en una muestra y en un pool mayor (del cual potencialmente provienen las especies); 2) una hipótesis filogenética para las especies presentes en el pool; 3) un índice que exprese el grado

de parentesco de las especies que co-ocurren en la muestra; y 4) un modelo neutro a partir del cual simular comunidades ensambladas por un proceso aleatorio (Webb et al 2008a). El modelo inicialmente propuesto parte de una simplificación al asumir que en el ensamblado de las comunidades prevalecen sólo dos mecanismos: el filtrado de especies por efecto de las condiciones ambientales del hábitat (i.e. filtrado ambiental), y la diferenciación de nicho por efecto de la competencia interespecífica; dejando de lado el efecto que otras interacciones (e.g. depredación, mutualismo, planta-herbívoro, planta-patógeno) pudieran tener sobre la estructura filogenética de una comunidad (Cavender-Bares et al. 2009). Según este modelo, el efecto de las condiciones ambientales del hábitat como filtro es la atracción fenotípica de especies que comparten rasgos ecológicos (e.g. rangos de tolerancia fisiológica, tipos de dieta); si estos rasgos están conservados a lo largo de la filogenia (i.e. las especies comparten rasgos por ancestralidad común), entonces se espera que la comunidad presente una estructura filogenética agrupada (“*phylogenetic clustering*”). Es decir, el modelo predice que la estructura filogenética esté caracterizada por la co-ocurrencia de especies más emparentadas que lo esperado por azar. Nótese, sin embargo, que si las especies compartieran rasgos por convergencia evolutiva (i.e. los rasgos surgieron independientemente en distintos linajes) y no por ancestralidad común, la atracción fenotípica por efecto de las condiciones ambientales del hábitat generaría una estructura filogenética uniforme (“*phylogenetic evenness*”), en lugar de agrupada (Cavender-Bares et al. 2009). Alternativamente al filtrado ambiental, cuando la competencia interespecífica es el principal mecanismo de ensamble, se espera que por repulsión fenotípica se excluyan de la comunidad especies que comparten caracteres ecológicos determinantes, minimizando la interferencia o el uso de un mismo recurso (i.e. similitud limitada). Cuando estos rasgos se comparten por ancestralidad común, entonces la repulsión fenotípica genera en la comunidad una estructura filogenética uniforme, es decir, la co-ocurrencia de especies menos emparentadas que lo esperado por azar (Cavender-Bares et al. 2009). Este simple marco de interpretación es consistente con las teorías de nicho, en las cuales las comunidades son ensambles limitados, donde las especies coexisten por partición de recursos limitantes.

La filogenética de comunidades ha brindado un marco teórico que permite discutir cómo se ensamblan las comunidades y abordar con otras herramientas el debate acerca de las teorías de nicho y neutrales en ecología de comunidades. Sin embargo, hasta el momento no existe consenso respecto a cuál es la combinación apropiada de índices y modelos neutros para la inferencia de los mecanismos de ensamble, y respecto a cuáles son los efectos de la escala

geográfica y taxonómica del estudio sobre la estructura filogenética de la comunidad (Kraft et al. 2007, Hardy 2008, Kembel 2009). Entre otras desventajas de este enfoque, los índices que se utilizan para estimar la estructura filogenética de una comunidad, al ser unidimensionales, no permiten distinguir cuáles son las especies o nodos responsables de la estructura, o identificar patrones múltiples o anidados de estructura filogenética (Parra et al. 2010); además, la validez de las predicciones del modelo descansan en el cumplimiento de una serie de supuestos subyacentes que no siempre son explícitos ni se ponen a prueba (Mayfield & Levine 2010). Por ese motivo, en este capítulo se utilizó un procedimiento que permite realizar una exploración visual de cómo estuvieron representados los distintos nodos de la filogenia en cada sitio de estudio, y cuáles fueron los nodos que mejor diferenciaron plantaciones de eucalipto y cultivos de soja en cada contexto regional.

Más allá de cuál sea el mecanismo de ensamble en cada comunidad, si el ordenamiento de especies en el ambiente está determinado por rasgos (e.g. rangos de tolerancia, y/o habilidades competitivas) filogenéticamente conservados, entonces se espera un efecto del uso de la tierra sobre la distribución filogenética de las especies, afectando el grado de parentesco dentro de las comunidades y/o su composición filogenética (Pillar & Duarte 2010).

OBJETIVOS

Los objetivos de este capítulo son explorar la atracción y repulsión filogenética dentro de cada sitio de estudio a distintos niveles filogenéticos; así como estudiar el efecto del uso de la tierra sobre la composición filogenética y el grado de parentesco dentro de las comunidades.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

HIPÓTESIS 5.1: La distribución filogenética de las especies dentro de una comunidad está determinada por el filtrado ambiental cuando los rangos de tolerancia, aptitudes biológicas y/o habilidades competitivas están conservados en la filogenia (Webb et al. 2002).

PREDICCIÓN 5.1. Si las condiciones ambientales del hábitat fueron determinantes de la composición de especies de una comunidad; entonces se espera que las especies que comparten rasgos implicados durante el filtrado ambiental estén sobrerrepresentadas en la muestra, respecto a lo que se observaría en una comunidad ensamblada al azar. En consecuencia, se observaría el agrupamiento de especies emparentadas, ya que se asume que especies filogenéticamente cercanas comparten rasgos por ancestralidad común. Para cada nodo dentro de la filogenia de aves y hormigas, se puso a prueba si la cantidad de especies descendientes presentes en la muestra fue mayor (sobrerrepresentación) que lo observado en muestreos aleatorios de cada pool regional.

HIPÓTESIS 5.2: La distribución filogenética de las especies dentro de una comunidad está determinada por la diferenciación de nicho cuando los rangos de tolerancia, aptitudes biológicas y/o habilidades competitivas están conservados en la filogenia (Webb et al. 2002).

PREDICCIÓN 5.2. Si la composición de especies estuvo determinada por competencia interespecífica; entonces se espera que las especies que comparten rasgos implicados en la diferenciación de nicho estén subrepresentadas respecto a un muestreo al azar. En ese caso, se observaría la repulsión fenotípica de especies emparentadas, ya que se asume que especies filogenéticamente cercanas comparten rasgos por ancestralidad común. Para cada nodo dentro de la filogenia de aves y hormigas, se puso a prueba si la cantidad de especies descendientes presentes en la muestra fue menor (subrepresentación) que lo observado en muestreos aleatorios de cada pool regional.

HIPOTESIS 5.3: El ordenamiento de especies en la metacomunidad está asociado a la selección de rasgos filogenéticamente conservados (Pillar & Duarte 2010).

PREDICCIÓN 5.3a. Si los rasgos que determinaron la ocurrencia de las especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto son diferentes, entonces se espera que estos usos de la tierra también estén filogenéticamente diferenciados dentro de cada contexto regional. Eso se debería a que si las especies comparten rasgos por ancestralidad común, entonces se espera que la abundancia relativa de los nodos haya sido diferente entre estos usos de la tierra. En cada contexto regional se puso a prueba el efecto del uso de la tierra sobre la distancia Bray-Curtis de la composición nodal de los sitios de estudio. Luego se estudió cuales fueron los nodos que mejor discriminaron entre usos de la tierra.

PREDICCIÓN 5.3b. Si los mecanismos de ensamble fueron distintos en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto; entonces se espera que exista un efecto del uso de la tierra sobre la distribución filogenética de las especies dentro de cada comunidad. Esto se debería a que el filtrado ambiental tiene como efecto la atracción filogenética de especies emparentadas, mientras que la diferenciación de nicho tiene como efecto la repulsión filogenética de especies emparentadas, cuando los rasgos están filogenéticamente conservados, cuando no existe desplazamiento de carácter y cuando las especies difieren en sus espacios de nicho y no en sus habilidades competitivas. Se puso a prueba el efecto del contexto regional y el uso de la tierra sobre las relaciones de parentesco dentro de las comunidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

El sistema de estudio consistió en dos usos de la tierra (cultivos de soja y plantaciones de eucalipto) en dos contextos regionales (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico). Tanto para el estudio de las comunidades de aves como de hormigas, cada tratamiento (uso de la tierra x contexto regional) consistió de cinco réplicas. Por lo tanto, se trabajó en un total de 20 sitios de estudio (2 usos de la tierra x 2 contextos regionales x 5 réplicas). Para más detalles ver el Capítulo 2: Materiales y métodos generales.

Análisis de datos

Selección de filogenias

Para poner a prueba las hipótesis de este capítulo fue necesario, en primer lugar, obtener una filogenia que incluyera las especies registradas en este estudio y las de los pools regionales de pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Para eso se construyeron cuatro superárboles informales (para aves y para hormigas en cada región). Un superárbol informal es la combinación de árboles filogenéticos menores que resulta del proceso de substitución taxonómica, donde el taxón terminal de un árbol es reemplazado por un árbol que representa las relaciones de parentesco internas de ese taxón (Bininda-Emonds 2004). La principal desventaja de esta técnica es que los superárboles informales no dan cuenta de la información que aportarían filogenias conflictivas entre sí (Bininda-Emonds 2004). A pesar de esto, la construcción informal de un superárbol permite la inclusión de especies para las cuales no hay información molecular disponible, y aún sigue siendo una forma de obtener las relaciones de parentesco entre las especies en filogenética de comunidades (e.g. Helmus et al. 2007, Ives & Helmus 2010).

Como pool regional de aves y hormigas se utilizaron listados de especies de aves (Stotz et al. 1996, Narosky & Yzurieta et al. 2003, BirdLife International 2004) y hormigas (Kempff 1972, Watkins 1976, Brandão 1991, Cuezco 1998, Fernandez & Sendoya 2004, Wild 2007),

pero excluyendo aquellas pertenecientes a órdenes de aves y a subfamilias de hormigas no registradas durante el muestreo. Estas especies fueron integradas a los superárboles utilizando artículos científicos con filogenias publicadas. En el caso de aves, se utilizó la filogenia propuesta en Hacket et al. (2008) como topología para los niveles taxonómicos más inclusivos; luego, se fueron integrando especies al árbol siguiendo las relaciones de parentesco sugeridas por filogenias publicadas y en Tree of Life Web Project (Maddison & Schulz 2007) para niveles taxonómicos menos inclusivos (Birdsley 2002, Irestedt et al. 2002, Fjeldsa et al. 2005, Ericson et al. 2006, Irestedt et al. 2006, Jonsson & Fjeldsa 2006, Lerner & Mindell 2006, Brown 2007, Tree of Life Web Project 2007, Harshman 2008, Mindell & Harshman 2008, Baker & Pereira 2009, Brown & Mindell 2009a, 2009b, 2009c, Moore & Miglia 2009). En el caso de hormigas, se utilizó la topología propuesta por Moreau et al. (2006) y se fueron integrando las especies según las filogenias en Brady et al. (2006), Schultz & Brady (2008), Brandão & Mayhé-Nunes (2007) y Wild (2009). Aquellas especies ausentes en las filogenias utilizadas como referencia, fueron integradas al superárbol junto a un taxón emparentado siguiendo la clasificación de Bolton (2003) para hormigas, y la clasificación de Stotz et al. (1996) para aves.

Representación de nodos dentro de cada comunidad

En cada sitio de estudio se analizó si el número de especies descendientes de cada nodo de la filogenia regional fue mayor (sobrerrepresentación) (PREDICCIÓN 5.1) o menor (subrepresentación) (PREDICCIÓN 5.2) que lo esperado por azar. Para eso se utilizó el procedimiento *nodesig*, que compara la representación de nodos observada en una comunidad con la representación de nodos obtenida en comunidades aleatorias (Webb et al. 2008a). El modelo nulo utilizado por este procedimiento mantiene la riqueza de especies de la comunidad observada, pero intercambia la identidad de las especies mezclando los terminales del árbol. Entonces, para un sitio de estudio con una riqueza específica n y con k descendientes del clado i en una filogenia regional, el procedimiento pone a prueba para el clado i , si k es significativamente menor o mayor que los percentilos 5-95 de una distribución aleatoria de k obtenida a partir del muestreo aleatorio de n especies entre los terminales de la filogenia regional (Parra et al. 2010). Para ajustar el muestreo aleatorio de especies al pool regional, se separaron del superárbol de aves y hormigas las especies pertenecientes a pampa Mesopotámica

y bosque Atlántico según correspondiera a cada sitio de estudio. El procedimiento *nodesig* fue implementado con Phylocom (Webb et al. 2008b) y sus resultados visualizados con Mesquite (Maddison & Maddison 2010).

Diferenciación nodal entre usos de la tierra

Para examinar si el uso de la tierra tuvo un efecto sobre la abundancia relativa de los nodos de las filogenias (PREDICCIÓN 5.3a), se obtuvo una representación de la composición nodal de cada comunidad. Esto se realizó mediante el procedimiento *naf* (*node as factor*) que calcula la matriz de abundancias para los nodos de una filogenia dentro de una comunidad (i.e. sitios x nodos) (Webb et al. 2008b). Con este procedimiento, el valor de abundancia de un nodo corresponde a la frecuencia de ocurrencia de las especies descendientes en la comunidad. Dividiendo la abundancia de cada nodo por la abundancia de la raíz, se obtuvo la abundancia relativa de cada nodo en cada sitio de estudio. Luego, utilizando la composición nodal como matriz respuesta, en cada contexto regional se puso a prueba el efecto del uso de la tierra mediante un análisis de varianza multivariada no paramétrico permutacional (PERMANOVA; Anderson 2001). PERMANOVA se basa en cualquier índice de disimilitud, sin necesidad de cumplir el supuesto de normalidad multivariada (raramente verificado para matrices de abundancia), ni que las variables individuales medidas en cada unidad de muestreo sean independientes entre sí (Anderson 2005), lo cual no sería cierto para la composición nodal de una comunidad. En este caso se utilizó la disimilitud Bray-Curtis de la composición nodal de las comunidades (Dinnage 2009). Con esta medida de distancia, PERMANOVA compara la variación en la similitud de especies dentro y entre tratamientos utilizando un estadístico pseudo-F, donde un pseudo-F alto indica que los sitios dentro del tratamiento son más cercanos en el espacio multivariado que entre tratamientos. Se obtuvo la significación para el efecto de cada factor mediante 9999 permutaciones de Monte Carlo, a partir de las cuales se obtiene una distribución asintótica del estadístico pseudo-F.

Luego, se calculó cuáles fueron los nodos que aportaron una mayor proporción de las distancias Bray-Curtis entre usos de la tierra mediante el algoritmo SIMPER (Similitude Percentage) (Clarke 1993). SIMPER calcula para cada componente el porcentaje de contribución promedio al total de la disimilitud Bray-Curtis entre tratamientos, así como su

desvío estándar. Los componentes que mejor discriminan entre grupos son aquellos con una mayor tasa de porcentaje de contribución promedio/desvío estándar (Quinn & Keough 2002). Dado que SIMPER no constituye una puesta a prueba de hipótesis, se presentan en cada contexto regional los nodos de aves y hormigas que contribuyeron aproximadamente al 50% de las diferencias entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto ordenadas según su porcentaje de contribución promedio/desvío estándar. PERMANOVA fue implementado en PERMANOVA (Anderson 2005) y SIMPER en Past v1.90 (Hammer et al. 2001).

Efectos del uso de la tierra y del contexto regional sobre el grado de parentesco dentro de las comunidades

Para estudiar el efecto del uso de la tierra sobre el grado de parentesco dentro de cada comunidad (PREDICCIÓN 5.3b), se compararon las distancias filogenéticas dentro de las comunidades utilizando dos índices comúnmente usados en filogenética de comunidades: la distancia pareada promedio (mean pairwise distance -PD, MPD) y la distancia promedio al taxón más cercano (mean nearest taxon distance -NN, MNTD) (Webb et al. 2008b). Mientras MPD refiere a las distancias a lo largo de toda la filogenia y da cuenta de cambios en todos los niveles del árbol, MNTD refiere a las distancias entre especies cercanas y da cuenta de cambios a niveles terminales del árbol. Dado que ambos índices se basan en una matriz de distancias filogenéticas entre todos los pares de especies, a las topologías de cada superárbol fue necesario incorporarle los largos de rama (e.g. en millones de años). Para eso, se utilizó el algoritmo *bladj* (Phylocom, Webb 2008b) que configura los largos de rama de un árbol, ubicando uniformemente nodos sin datar entre nodos datados y entre nodos datados y los terminales. La datación de nodos fue obtenida utilizando como soporte el sitio web del proyecto Time Tree of Life (<http://www.timetree.org/>). El sitio cuenta con una base de datos de filogenias moleculares publicadas, y permite realizar una búsqueda de los artículos donde haya sido estimada la distancia filogenética (en millones de años) entre dos taxa (Hedges et al. 2006). De este modo, fueron asignadas las edades para todos los nodos dentro de cada superárbol para los cuales hubiera estimaciones disponibles (Anexo 5.1). En el caso que la búsqueda arrojara más de una publicación, se utilizó como edad del nodo el tiempo de divergencia promedio pesado por la cantidad de genes utilizados en cada publicación. El efecto de *bladj* es minimizar la varianza entre largos de rama dentro de las restricciones dadas por los nodos datados. Como resultado se

obtiene una pseudo-cronología útil para la estimación de distancias filogenéticas entre taxa (Webb et al. 2008b).

RESULTADOS

Para aves se construyó un superárbol con 521 terminales y 285 nodos internos (Anexo 5.2). Una vez extraídas las especies correspondientes a cada contexto regional, se trabajó con un árbol de 486 terminales y 269 nodos internos en bosque Atlántico y otro de 223 terminales y 157 nodos internos en pampa Mesopotámica. Para hormigas se construyó un superárbol con 434 terminales y 136 nodos internos (Anexo 5.3), a partir del cual se obtuvo un árbol de 419 terminales y 134 nodos internos para bosque Atlántico, y otro de 129 terminales y 51 nodos internos para pampa Mesopotámica.

Representación de nodos en cada sitio de estudio

Los resultados de *nodesig* mostraron que en la mayoría de los sitios de estudio existió sobrerrepresentación de al menos uno de los nodos del superárbol de aves (18 de 20 comunidades) y de hormigas (13 de 20 comunidades), mientras que la subrepresentación sólo ocurrió en algunos nodos y sitios de estudio (Tabla 5.1; Figura 5.1) (PREDICCIÓN 5.1). Estos resultados indican que la incidencia de las especies descendientes de ciertos nodos fue mayor que lo esperado si las comunidades hubieran sido ensambladas a partir de un muestreo aleatorio de las especies del pool regional. En el caso que los rasgos ecológicos de las especies estén conservados a lo largo de la filogenia, la sobrerrepresentación de estos nodos estaría explicada por el filtrado ambiental en cada sitio de estudio.

Los nodos con mayor sobrerrepresentación entre las aves fueron nodos internos de *Tyrannidae* en plantaciones de eucalipto de bosque Atlántico, y en cultivos de soja de pampa Mesopotámica; el nodo *Ammodramus humeralis* + *Zonotrichia capensis* (dentro de *Passeroidea*) en cultivos de soja de pampa Mesopotámica; el nodo *Rhea americana* +

Tinamidae en cultivos de soja de ambos contextos regionales; y nodos internos de *Columbidae* en plantaciones de eucalipto de ambos contextos regionales (Figura 5.1). En el caso de hormigas, los nodos más veces sobrerrepresentados fueron nodos internos de *Mirmicinae* (en particular géneros de la tribu *Attini*, e.g. *Atta*, *Acromyrmex*, *Trachymyrmex*, *Cyphomyrmex* y *Mycocepurus*) en cultivos de soja de bosque Atlántico, nodos internos de *Formicinae* en plantaciones de eucalipto de ambos contextos regionales, y nodos internos de *Ectatomminae* en plantaciones de eucalipto y cultivos de soja de bosque Atlántico.

La subrepresentación de nodos fue menos frecuente que la sobrerrepresentación. Una subrepresentación significativa indica que las especies descendientes de un nodo fueron menos frecuentes que lo esperado de un muestreo al azar del pool regional. En el caso que los rasgos ecológicos de las especies estuvieran filogenéticamente conservados, de este patrón se interpreta que especies emparentadas no coocurrieron en un sitio por exclusión competitiva. Por lo tanto, este resultado sugiere que la exclusión competitiva de especies emparentadas no fue común en el sistema de estudio. Los nodos de aves más veces subrepresentados fueron “Neoaves”, en tres cultivos de soja de cada contexto regional. También se observó la subrepresentación de nodos internos de *Passeroidea* en dos plantaciones de eucalipto de bosque Atlántico. En el caso de hormigas, la subrepresentación más frecuente fue de nodos internos de *Myrmicinae* en cuatro plantaciones de eucalipto de pampa Mesopotámica.

Tabla 5.1. Sobrerrepresentación (+) y subrepresentación (-) de nodos dentro de distintos grupos taxonómicos de aves y hormigas (filas) para cada sitio de estudio (columnas).

Uso de la tierra	plantaciones de eucalipto										cultivos de soja									
	pampa Mesopotámica					bosque Atlántico					pampa Mesopotámica					bosque Atlántico				
Contexto regional	EC1	EC2	EC3	EC4	EC5	EM1	EM2	EM3	EM4	EM5	SC1	SC2	SC3	SC4	SC5	SM1	SM2	SM3	SM4	SM5
“Neoaves”											-			-	-			-	-	-
<i>Rhea + Tinamidae</i>											+			+	+	+		+	+	+
<i>Cuculidae</i>									+											
<i>Columbidae</i>	+	+						+	+											
<i>Accipitridae</i>																		+		
“Corvida”						+														
<i>Muscicapoidea</i>					+															
<i>Passeroidea</i>									-	-	+	+	+	+	+		+			
<i>Tyrannidae</i>						+	+	+	+	+	+		+		+					
Nodos de hormigas	1NE	2NE	1PF	2PF	3PF	H1A	H1B	H10	EUD	EUE	SJ1	SJ2	SJ3	SJ4	SJ5	H3A	H3B	H8	SCRA	SCRB
<i>Ponerinae</i>										+										
<i>Ecitoninae</i>								+												+
<i>Pseudomyrmicinae</i>		+	+																	
<i>Dolichoderinae</i>																+				
<i>Ectatomminae</i>						+	+		+	+							+		+	+
<i>Formicinae</i>		+	+		+		+		+	+										
<i>Myrmicinae</i>		-	-	-	-			-		+				+		+	+			+

Efecto del uso de la tierra sobre la composición nodal de las comunidades

Los resultados de PERMANOVA probaron que en ambos contextos regionales existió un efecto significativo del uso de la tierra sobre la composición nodal de aves (pampa Mesopotámica: $F= 11,032$; $p= 0,0022$; bosque Atlántico: $F= 31,4937$; $p= 0,0001$) y hormigas (pampa Mesopotámica: $F= 2,8202$; $p= 0,0417$; bosque Atlántico: $F= 3,2519$; $p= 0,0296$) (PREDICCIÓN 5.3a). Esto significa que la abundancia relativa de los nodos a lo largo de las filogenias de aves y hormigas fue diferente en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto. Este resultado sugiere que las adaptaciones de las especies que determinaron su ordenamiento en cultivos de soja o plantaciones de eucalipto estarían conservadas en diferentes nodos a lo largo de las filogenias de aves y hormigas.

En pampa Mesopotámica, los resultados de SIMPER mostraron que la abundancia relativa de “Oscines” y *Tyrannidae* (y nodos interiores) fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto, mientras que la del nodo (*Patagioenas picazuro*, *Patagioenas maculosa*) fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja (aves) (Tabla 5.2, Figura 5.1). En el caso de la comunidades de hormigas, el nodo (*Dolichoderinae*, (*Ectatomminae*, (*Formicinae*, *Myrmicinae*))) tuvo una abundancia relativa mayor en cultivos de soja, aunque los nodos internos (*Camponotus*, *Paratrechina*), (*Wasmannia*, ((*Crematogaster*, *Solenopsis*), *Pogonomyrmex*)) y (((*Strumigenys*, *Pyramica*), ((*Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*), *Apterostigma*)), *Basicerotini*), ((((*Atta*, *Acromyrmex*), *Trachymyrmex*), *Sericomyrmex*), *Cyphomyrmex*), *Mycetarotes*)) fueron mayores en plantaciones de eucalipto (Tabla 5.2, Figura 5.1).

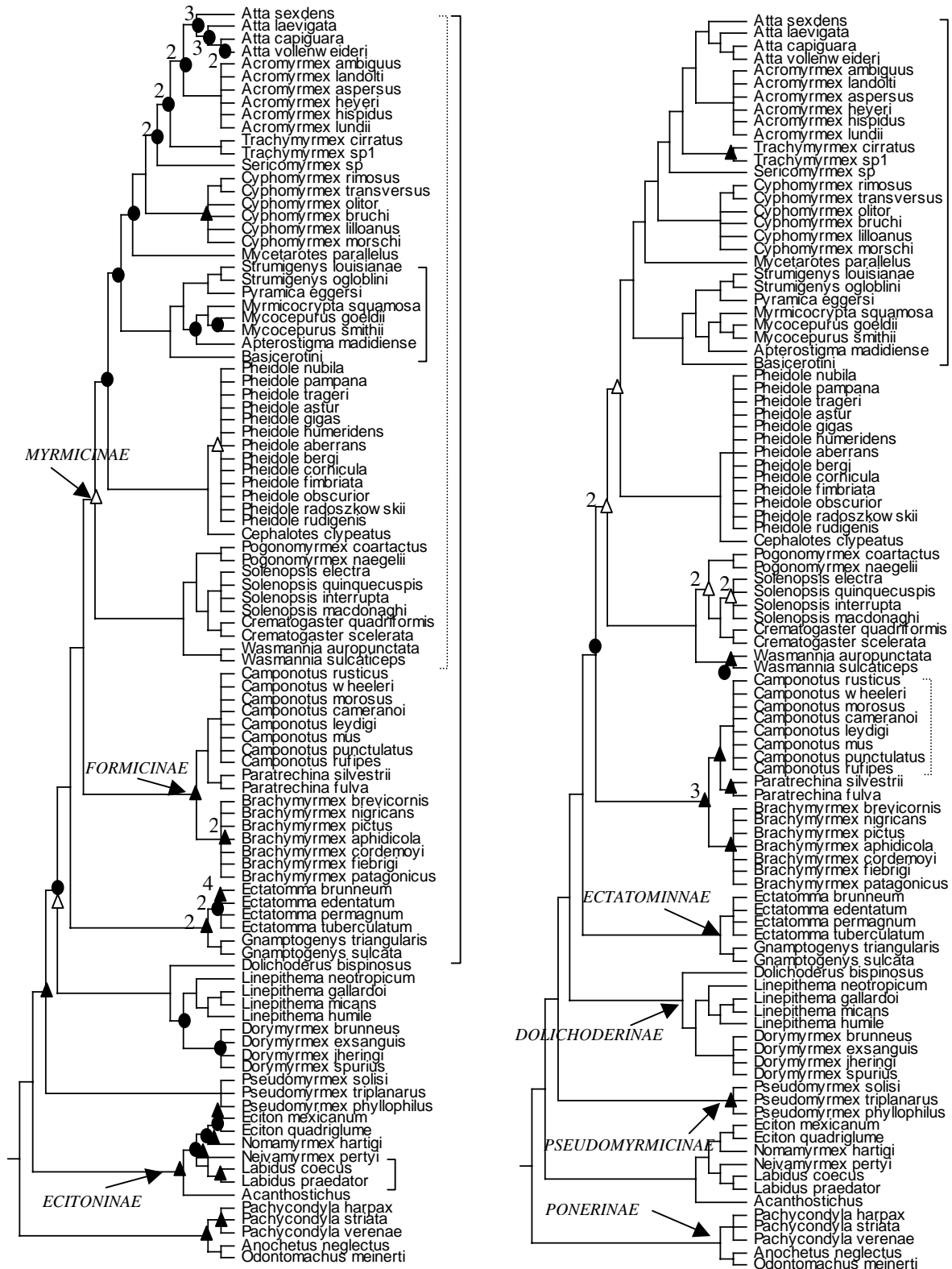
En bosque Atlántico, la abundancia relativa de *Passeroidea* fue mayor en cultivos de soja, mientras que la de “Suboscines” y *Muscicapoidea* fue mayor en plantaciones de eucalipto (aves) (Tabla 5.2, Figura 5.1); *Myrmicinae* y nodos internos tuvieron una abundancia relativa mayor en cultivos de soja, aunque el nodo interno (((*Strumigenys*, *Pyramica*), ((*Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*), *Apterostigma*)) fue más frecuente en plantaciones de eucalipto. Los nodos (*Labidus*, *Neivamyrmex*) y (*Ectatomminae*, (*Formicinae*, *Myrmicinae*)) tuvieron abundancias relativas mayores en plantaciones de eucalipto (hormigas) (Tabla 5.2, Figura 5.1).

Tabla 5.2. Nodos de aves y hormigas que aportaron un mayor porcentaje de las distancias (contr.) entre usos de la tierra (~50% de la distancia Bray-Curtis acumulada) en cada contexto regional. Los nodos se presentan en orden decreciente según el cociente *porcentaje de contribución promedio/desvío estándar* (tasa). Para cada nodo se indica si su abundancia relativa fue mayor en cultivos de soja (S) o en plantaciones de eucalipto (E) (Uso).

		Nodo	contr.	tasa	Uso
Aves	pampa Mesopotámica	((<i>Molothrus</i> , <i>Cacicus</i> , <i>Sturnella</i>), (<i>Basileuterus</i> , (<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>)))	5,35%	3,75	S
		“Passerida”	4,51%	3,17	S
		(<i>Passeroidea</i> , <i>Muscicapoidea</i>)	4,42%	3,10	S
		(<i>Basileuterus</i> , (<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>))	4,72%	2,96	S
		(<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>)	4,72%	2,96	S
		“Oscines”	3,56%	2,69	S
		<i>Patagioenas</i>	5,59%	2,57	E
		(<i>Pitangus</i> , (<i>Myiodynastes</i> , (<i>Megarhynchus</i> , (<i>Empidonomus</i> , <i>Tyrannus</i>))))	1,77%	2,16	S
		<i>Passeroidea</i>	4,64%	2,12	S
		(((<i>Molothrus</i> , <i>Cacicus</i> , <i>Sturnella</i>), (<i>Basileuterus</i> , (<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>))), (<i>Sicalis</i> , <i>Volantinia</i>))	4,64%	2,12	S
		<i>Tyrannidae</i>	1,92%	2,12	S
	(<i>Myiodynastes</i> , (<i>Megarhynchus</i> , (<i>Empidonomus</i> , <i>Tyrannus</i>)))	1,62%	2,11	S	
	(<i>Megarhynchus</i> , (<i>Empidonomus</i> , <i>Tyrannus</i>))	1,62%	2,11	S	
	(<i>Empidonomus</i> , <i>Tyrannus</i>)	1,62%	2,11	S	
	bosque Atlántico	(((<i>Molothrus</i> , <i>Cacicus</i> , <i>Sturnella</i>), (<i>Basileuterus</i> , (<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>))), (<i>Sicalis</i> , <i>Volantinia</i>))	9,10%	6,51	S
		<i>Passeroidea</i>	9,76%	6,14	S
		(<i>Pitangus</i> , (<i>Myiodynastes</i> , (<i>Megarhynchus</i> , (<i>Empidonomus</i> , <i>Tyrannus</i>))))	3,69%	5,73	E
		<i>Tyrannidae</i>	3,75%	5,48	E
		(<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>)	4,23%	5,18	S
(<i>Basileuterus</i> , (<i>Ammodramus</i> , <i>Zonotrichia</i>))		4,16%	5,00	S	
(<i>Sicalis</i> , <i>Volantinia</i>)		4,44%	4,60	S	
<i>Muscicapoidea</i>		5,68%	4,36	E	
“Suboscines” (<i>Sicalis</i> , <i>Volantinia</i> , <i>Thraupis</i>)		4,30% 4,22%	4,12 3,51	E S	
Hormigas	bosque Atlántico	(((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)), <i>Basicerotini</i>)	1,86%	2,26	E
		(<i>Cephalotes</i> , <i>Pheidole</i>)	2,36%	2,11	S
		<i>Pheidole</i>	2,36%	2,11	S
		<i>Solenopsis</i>	1,05%	2,06	S
		((((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)), <i>Basicerotini</i>), (((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i> , <i>Mycetarotes</i>))	3,47%	2,02	S

	(((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>))	1,58%	1,86	E
	<i>Myrmicinae</i>	4,66%	1,80	S
	<i>Brachymyrmex</i>	1,29%	1,79	E
	(((((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i>), <i>Mycetarotes</i>)	3,53%	1,78	S
	(<i>Pheidole</i> , <i>Cephalotes</i>), ((((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)), <i>Basicerotini</i>), ((((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i>), <i>Mycetarotes</i>))	3,91%	1,65	S
	(((((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i>), <i>Mycetarotes</i>)	3,60%	1,61	S
	(<i>Crematogaster</i> , <i>Solenopsis</i>)	1,16%	1,60	S
	<i>Pogonomyrmex</i>	1,66%	1,57	S
	((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)	1,07%	1,51	S
	(<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>)	1,49%	1,49	E
	((<i>Crematogaster</i> , <i>Solenopsis</i>), <i>Pogonomyrmex</i>)	2,09%	1,49	S
	<i>Formicinae</i>	2,93%	1,46	E
	(<i>Labidus</i> , <i>Neivamyrmex</i>)	0,75%	1,45	E
	<i>Labidus</i>	0,75%	1,45	E
	<i>Ectatomminae</i> , (<i>Formicinae</i> , <i>Myrmicinae</i>)	2,39%	1,44	E
	(((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>)	3,80%	1,44	S
	(<i>Trachymyrmex</i> , (<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>))	3,73%	1,43	S
pampa Mesopotámica	(<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>)	2,43%	3,03	E
	<i>Strumigenys</i>	2,43%	3,03	E
	<i>Paratrechina</i>	2,19%	2,48	E
	(((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)), <i>Basicerotini</i>)	2,43%	2,26	E
	(((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), ((<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>))	2,43%	2,26	E
	(<i>Dolichoderinae</i> , (<i>Ectatomminae</i> , (<i>Formicinae</i> , <i>Myrmicinae</i>)))	2,70%	1,89	S
	(<i>Camponotus</i> , <i>Paratrechina</i>)	2,93%	1,87	E
	<i>Wasmannia</i>	2,11%	1,67	E
	(<i>Ectatomminae</i> , (<i>Formicinae</i> , <i>Myrmicinae</i>))	2,31%	1,62	S
	(<i>Wasmannia</i> , ((<i>Crematogaster</i> , <i>Solenopsis</i>), <i>Pogonomyrmex</i>))	3,87%	1,61	E
	<i>Pogonomyrmex</i>	1,67%	1,58	S
	(<i>Pseudomyrmicinae</i> , (<i>Dolichoderinae</i> , (<i>Ectatomminae</i> , (<i>Formicinae</i> , <i>Myrmicinae</i>))))	1,37%	1,54	S
	(((((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i>), <i>Mycetarotes</i>)	3,45%	1,53	S
	(((((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i>)	3,45%	1,53	S
	<i>Camponotus</i>	2,78%	1,50	S
	<i>Brachymyrmex</i>	1,61%	1,46	E
	((<i>Crematogaster</i> , <i>Solenopsis</i>), <i>Pogonomyrmex</i>)	4,45%	1,42	S

	<i>Myrmicinae</i>	3,33%	1,40	S
	(((<i>Strumigenys</i> , <i>Pyramica</i>), (<i>Myrmicocrypta</i> , <i>Mycocepurus</i>), <i>Apterostigma</i>)), <i>Basicerotini</i> , (((<i>Atta</i> , <i>Acromyrmex</i>), <i>Trachymyrmex</i>), <i>Sericomyrmex</i>), <i>Cyphomyrmex</i> , <i>Mycetarotes</i>))	3,68%	1,38	E



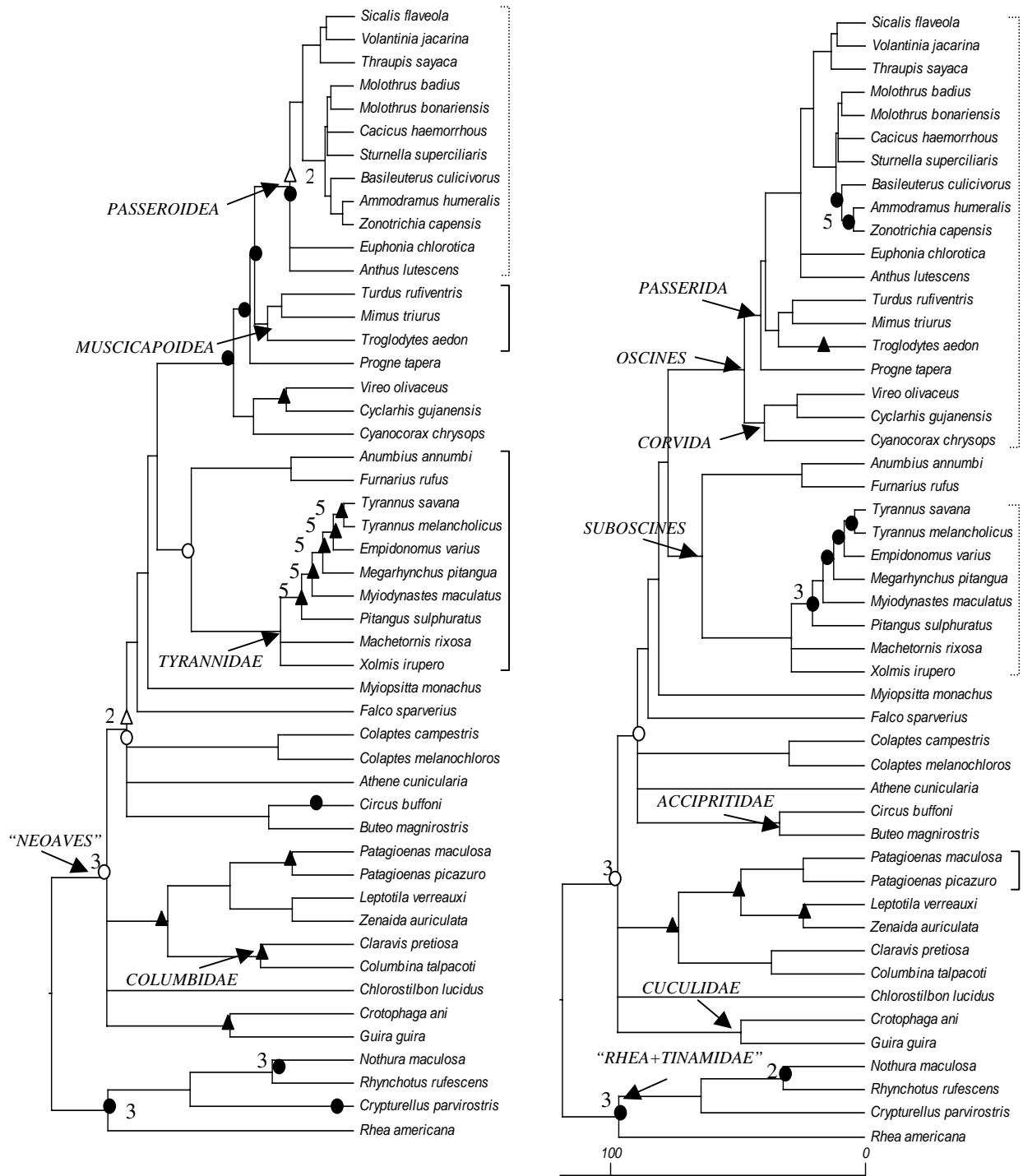


Figura 5.1. Sub (símbolo sin relleno) - sobre (símbolo con relleno) representación de nodos a lo largo de la filogenia de hormigas (página anterior) y aves (arriba) en bosque Atlántico (izquierda) y en pampa Mesopotámica (derecha). Los corchetes señalan los clados que mejor discriminaron entre usos de la tierra, y que fueron más frecuentes en cultivos de soja (línea punteada) y en plantaciones de eucalipto (línea continua). Aquí se representa la filogenia de cada contexto regional de un modo simplificado, incluyendo sólo las especies ocurridas en este estudio, y excluyendo el resto del pool regional. Cultivos de soja: círculos; plantaciones de eucalipto: triángulos. Los números indican la cantidad de sitios de estudio donde se observó la representación de cada nodo (no se indican en caso de corresponder a un único sitio).

Efecto del uso de la tierra sobre el grado de parentesco dentro de las comunidades

El grado de parentesco de aves y hormigas dentro de plantaciones de eucalipto y cultivos de soja fue similar en cada contexto regional, excepto utilizando la distancia filogenética promedio al taxón más cercano (MNTD) en las comunidades de aves de pampa Mesopotámica (Tabla 5.2) (PREDICCIÓN 5.3b). En ese caso, el resultado de ANOVA mostró que la distancia filogenética dentro de cultivos de soja fue mayor que dentro de plantaciones de eucalipto ($F= 13,92$; $p= 0,0058$), indicando que el grado de parentesco de aves medido al nivel de los terminales del árbol filogenético fue mayor en cultivos de soja. En bosque Atlántico, la distancia filogenética promedio fue similar dentro de cultivos de soja y plantaciones de eucalipto, tanto para las comunidades de aves (MPD: $H= 1,32$; $p= 0,3095$; MNTD: $H= 0,53$; $p= 0,5476$) como para las comunidades de hormigas (MPD: $F =2,97$; $p= 0,1234$; MNTD: $H= 0,10$; $p= 0,8413$); algo similar ocurrió en pampa Mesopotámica donde no se observaron diferencias para las comunidades de aves utilizando la distancia filogenética pareada promedio (MPD) ($F= 4,59$; $p= 0,0645$), ni para las comunidades de hormigas utilizando como medida de distancia MPD ($F= 3,63$; $p= 0,0931$) o MNTD ($F =4,83$; $p= 0,0592$).

En los análisis de varianza realizados para aves de pampa Mesopotámica se probó la normalidad de los errores para MPD ($W= 0,95$; $p= 0,5797$) y MNTD ($W =0,96$; $p=0,7814$), así como su homogeneidad de varianzas (MPD: $F= 3,88$; $p= 0,2174$; MNTD: $F= 3,78$; $p= 0,2257$); mientras que en bosque Atlántico, si bien se probó la normalidad de los errores para MPD ($W= 0,91$; $p= 0,3992$) y MNTD ($W= 0,94$; $p= 0,6928$), no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianzas (MPD: $F= 0,03$; $p =0,0038$; MNTD: $F= 0,03$; $p= 0,0058$); por lo que se realizó un análisis de varianza no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis). En el caso de las pruebas realizadas para el grado de parentesco dentro de las comunidades de hormigas, en pampa Mesopotámica se probó la normalidad de los errores y la homogeneidad de la varianza para MPD ($W= 0,92$; $p= 0,5006$; $F= 0,29$; $p= 0,2575$) y MNTD ($W= 0,96$; $p= 0,8732$; $F= 1,58$; $p= 0,6706$); mientras que en bosque Atlántico, para MPD se probó la normalidad de los errores ($W= 0,95$; $p= 0,8060$) y la homogeneidad de la varianza ($F= 0,87$; $p= 0,8984$), pero no para MNTD ($W= 0,83$; $p= 0,0489$; $F=0,07$; $p= 0,0277$); realizándose una prueba de Kruskal-Wallis.

Tabla 5.2. Distancia filogenética promedio pareada (MPD) y al taxón más cercano (MNTD) (en millones de años) dentro de las comunidades de aves y hormigas. Se indica el valor promedio y el desvío estándar (entre paréntesis) para cada uso de la tierra en cada contexto regional.

Contexto regional		pampa Mesopotámica		bosque Atlántico	
Uso de la tierra		plantaciones de eucalipto	cultivos de soja	plantaciones de eucalipto	cultivos de soja
Aves	MPD	108,69 (20,66)	132,17 (13,18)	129,52 (8,44)	106,48 (38,38)
	MNTD	137,42 (40,52)	63,64 (17,68)	77,84 (3,78)	67,19 (20,04)
Hormigas	MPD	202,30 (7,18)	189,39 (13,34)	203,74 (12,31)	189,86 (13,17)
	MNTD	87,06 (21,82)	59,63 (17,39)	82,12 (15,66)	87,45 (57,27)

DISCUSIÓN

Sobrerrepresentación de nodos y filtrado ambiental

Para la mayoría de las comunidades estudiadas se probó la sobrerrepresentación de al menos un nodo dentro de la filogenia de aves y de hormigas (PREDICCIÓN 5.1). Si los rangos de tolerancia y/o las adaptaciones al uso del hábitat estuvieran conservados en las filogenias, entonces la coocurrencia de las especies descendientes de esos nodos podría atribuirse al filtrado ambiental como principal mecanismo de ensamblaje (Webb et al. 2002). Este resultado es consistente con el observado al estudiar la disminución del espacio funcional de las comunidades en relación a ensamblajes aleatorios (ver Capítulo 4) y con el modelo de ordenamiento de especies señalado al estudiar los patrones de diversidad beta taxonómica (ver Capítulo 3).

Utilizando medidas globales para describir la estructura filogenética de la comunidad, la mayoría de los estudios han encontrado la agrupación fenotípica de especies como evidencia

del filtrado ambiental como mecanismo de ensamble (revisión en Vamosi et al. 2009). Sin embargo, en su corta historia el estudio de la estructura filogenética de las comunidades ha presentado cierto sesgo hacia el estudio de comunidades de plantas, microorganismos y/o sistemas de estudio donde las comunidades tienen límites más o menos bien definidos y discretos (Vamosi et al. 2009). Sólo recientemente pueden encontrarse trabajos realizados en otro tipo de organismos tales como mamíferos (Cardillo et al. 2008, Cooper et al. 2008), reptiles (Van Wilgen & Richardson 2011), aves (Graham et al. 2009, Santos et al. 2010) y hormigas (Lessard et al. 2009, 2011, Machac et al. 2011). Por ejemplo, en aves se observó que ensambles de la familia *Parulidae* estuvieron menos emparentadas que lo esperado por azar, sugiriendo que la competencia entre especies que comparten rasgos ecológicos dificultó la coexistencia de especies emparentadas (Lovette & Hochachka 2006); y se mostró que las comunidades de aves de la familia *Tamnophilidae* presentaron una estructura filogenética uniforme a escala regional, no por exclusión competitiva sino por la atracción fenotípica de rasgos ecológicos para los cuales no se había detectado una señal filogenética significativa (Gómez et al. 2010). En hormigas, si bien la competencia ha sido propuesta tradicionalmente como el mecanismo que estructura las comunidades (Hölldobler & Wilson 1990, Andersen 1992), se ha observado la atracción fenotípica de especies en relación al filtrado ambiental. Por ejemplo, estudiando las comunidades de hormigas, Lessard et al. (2011) observaron una estructura filogenética agrupada a escala regional, sugiriendo que factores ambientales regionales habían moldeado el pool de especies a esa escala. En este capítulo se mostró que la subrepresentación de nodos fue un resultado menos frecuente; en algunos sitios de estudio se mostró que la cantidad de especies descendientes de nodos profundos de aves (e.g. “Neoaves”) y hormigas (e.g. *Myrmicinae*) fue menor que lo observado en comunidades ensambladas al azar. Estos resultados indican que en algunos sitios de estudio, distintos mecanismos de ensamble podrían haber actuado a distintas escalas filogenéticas. En particular, el filtrado ambiental podría explicar la coocurrencia de especies para nodos más cercanos a los terminales de los árboles (i.e. niveles filogenéticamente menos inclusivos), mientras que la diferenciación de nicho podría explicar la coocurrencia de especies sobre niveles taxonómicos más basales (i.e. filogenéticamente más inclusivos).

A pesar que pudieron observarse ciertas tendencias respecto al uso de la tierra, la capacidad de *nodesig* para poner a prueba la representación de nodos es sensible a la naturaleza de cada set de datos, ya que la probabilidad de tomar un número de especies aleatoriamente de

un clado depende de la cantidad de especies en el clado, en la comunidad y en el pool regional (Parra et al. 2010). Dado que la riqueza de especies fue distinta entre las comunidades, e incluso se utilizaron superárboles de diferente tamaño en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico, la detectabilidad pudo haber sido diferente en sitios con riqueza específica diferente o pertenecientes a distintos contextos regionales. Por lo tanto, este método no permite realizar inferencias respecto a cuáles fueron los mecanismos de ensamble en cada uso de la tierra. Más allá de esa limitación, los resultados de *nodesig* sugieren que la distribución filogenética de aves y hormigas en las comunidades estudiadas no fue aleatoria y que el filtrado ambiental actuando sobre grupos de especies emparentadas pudo haber sido el mecanismo de ensamble más frecuente.

Composición nodal en distintos usos de la tierra

Los resultados presentados en este capítulo demostraron que el uso de la tierra tuvo un efecto sobre la composición nodal de las comunidades (PREDICCIÓN 5.3a). Este resultado sugiere que las adaptaciones y/o rasgos ecológicos que determinaron la coocurrencia de especies en cada uso de la tierra estuvieron filogenéticamente conservados lo largo de diferentes nodos de las filogenias. Sin embargo, los resultados de SIMPER mostraron que la abundancia relativa de ciertos nodos fue mayor en plantaciones de eucalipto o en cultivos de soja dependiendo del contexto regional. Entre ellos, puede destacarse que aves pertenecientes a la familia de los tiránidos estuvieron entre las que mejor discriminaron entre usos de la tierra. Sin embargo, la abundancia relativa de este nodo fue mayor en cultivos de soja en pampa Mesopotámica, pero en bosque Atlántico fue mayor en plantaciones de eucalipto. Un resultado similar se encontró para el clado que agrupa hormigas ectatominas, formicinas y mirmicinas. Dado que la abundancia relativa de estos nodos fue mayor en el uso de la tierra que más resguardaría (en relación al otro uso) la estructura del ambiente natural de cada región, estos resultados sugieren que en estos clados podrían estar conservadas respuestas al grado de alteración del hábitat natural de cada contexto regional. De un modo similar, pero estudiando la composición nodal de las comunidades de plantas herbáceas, Dinnage (2009) mostró que la diferenciación filogenética entre hábitats disturbados y no disturbados estuvo dada por diferencias en la abundancia relativa de nodos intermedios, sugiriendo que la utilización del hábitat habría estado conservada a esa escala filogenética.

Efectos del uso de la tierra sobre el grado de parentesco dentro de las comunidades

El uso de la tierra no afectó las distancias filogenéticas dentro de las comunidades, excepto para la distancia filogenética de aves en pampa Mesopotámica medida con MNTD (PREDICCIÓN 5.3b). Esto indica que el grado de parentesco de aves y hormigas que coocurrieron dentro de plantaciones de eucalipto fue similar al grado de parentesco dentro de cultivos de soja. Si los rasgos ecológicos y funcionales involucrados durante el ensamblado de las comunidades estuvieron filogenéticamente conservados, y el filtrado ambiental y la diferenciación de nicho afectan la distribución filogenética de las especies de una comunidad, entonces estos resultados sugieren que los mecanismos de ensamble fueron similares entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto.

Sin embargo, utilizando como medida de distancia filogenética MNTD, en pampa Mesopotámica se probó que el grado de parentesco dentro de las comunidades de aves fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. El hecho que hubiera un efecto del uso de la tierra sobre MNTD, pero no sobre MPD, sugiere que los procesos o mecanismos que determinaron la estructura filogenética dentro de las comunidades afectaron los niveles terminales de la filogenia, sin afectar las distancias promedio a lo largo de todo el árbol. Dado que la estructura filogenética de una comunidad es dependiente de la escala filogenética a la que están conservados los rasgos ecológicos que determinan el uso del hábitat (Emerson & Gillespie 2008), este resultado sugiere que las adaptaciones y/o rasgos implicados durante el ordenamiento de aves entre usos de la tierra no están conservados profundamente en la filogenia de aves, si no a lo largo de clados más derivados (e.g. familias). Estudios previos han señalado que el grado de agrupamiento filogenético depende de la escala filogenética a la cual se estudian las comunidades; sin embargo, a diferencia de lo observado en este estudio, Cavender-Bares et al. (2006) mostraron un incremento en el agrupamiento filogenético de las comunidades de robles al considerar escalas filogenéticas mayores en el análisis. Se ha sugerido que si la conservación de rasgos ecológicamente relevantes incrementara desde los terminales del árbol hacia nodos más profundos, el filtrado ambiental sería mayor a escalas filogenéticas más inclusivas (Cavender-Bares et al. 2009).

Si el uso del hábitat o los rasgos que determinan el uso del hábitat estuvieron conservados dentro de la filogenia, el resultado obtenido con MNTD en pampa Mesopotámica sugiere que los mecanismos de ensamble fueron diferentes entre estos usos de la tierra,

afectando de distintas maneras las relaciones filogenéticas de las especies que coocurrieron. Por lo tanto, o bien la atracción fenotípica de especies fue mayor en cultivos de soja, o bien la repulsión fenotípica fue mayor en plantaciones de eucalipto, promoviendo la coocurrencia de especies filogenéticamente más cercanas o lejanas, respectivamente. En el primer caso, se debería a que el efecto del filtrado ambiental fue de mayor magnitud en cultivos de soja; mientras que en el segundo se debería a que el efecto de la diferenciación de nicho fue mayor en plantaciones de eucalipto. En otros trabajos donde se estudió el efecto del disturbio del hábitat sobre la distribución filogenética de las especies dentro de las comunidades, Dinnage (2009) sugirieron que el filtrado ambiental de rasgos filogenéticamente conservados fue mayor en hábitats disturbados que en hábitats no disturbados; mientras que Santos et al. (2010) no encontraron efectos de la fragmentación del hábitat sobre la estructura filogenética de las comunidades de árboles en bosque Atlántico. En aves se observó que comunidades andinas de la familia Trochilidae tuvieron una estructura filogenética uniforme en altitudes bajas, pero una estructura filogenética agrupada en altitudes mayores, sugiriendo que el filtro ambiental fue mayor en condiciones de hábitat más extremas (Graham et al. 2009). Por ejemplo, Machac et al. (2011) sugirieron, al igual que en el trabajo con Trochilidae (Graham et al. 2009), que en condiciones climáticas desfavorables (e.g. comunidades de altura) los efectos de las condiciones locales del hábitat prevalecerían sobre los efectos de la competencia, generando estructuras filogenéticas agrupadas. En otro artículo donde no se puso a prueba la señal filogenética de rasgos ecológicos, se mostró que la estructura filogenética de las comunidades pasó de estar uniformemente distribuida en la filogenia, a estar agrupada en presencia de especies invasoras (Lessard et al. 2009). Los autores sugirieron que las especies invasoras tuvieron el efecto de recortar el árbol de especies nativas de un modo no aleatorio, ya que sólo unas pocas especies emparentadas serían capaces de subsistir en un sistema invadido. En este último caso, el agrupamiento filogenético podría atribuirse a la atracción fenotípica de un linaje competitivamente superior en condiciones de invasión biológica; es decir que, por competencia entre linajes que difieren en sus habilidades competitivas, se obtuvo una estructura filogenética agrupada. A diferencia de estos trabajos donde las comunidades fueron clasificadas como filogenéticamente “agrupadas” o “uniformes” respecto a la distribución filogenética de las especies en comunidades nulas, en este capítulo se estudio si el grado de parentesco dentro de una comunidad varió entre tratamientos. Por lo tanto, la interpretación de los resultados no estuvo sesgada por la elección de un modelo nulo durante el análisis de datos.

Los resultados obtenidos en este capítulo están sujetos al cumplimiento de los supuestos del modelo inicial de filogenética de comunidades. Se han señalado dos críticas fuertes a las predicciones del modelo inicialmente propuesto por la *filogenética de comunidades*: 1) asumir conservación filogenética del nicho; 2) asumir que la competencia interespecífica siempre genera la exclusión competitiva de especies emparentadas y ecológicamente similares. En cuanto al primer supuesto, la mayoría de los estudios donde la estructura filogenética de las comunidades fue utilizada para inferir mecanismos de ensamble, no han puesto a prueba la historia filogenética de caracteres funcionales y asumieron que la similitud ecológica está positivamente correlacionada con la cercanía filogenética (Emerson & Gillespie 2008; Vamosi et al. 2009). Sin embargo, no está documentado que la conservación filogenética del nicho se cumpla frecuentemente; por el contrario, pareciera ocurrir sólo en algunos clados y con algunos caracteres solamente (Losos 2008). Respecto al segundo supuesto, la teoría de nicho predice que, en condiciones de escasez de recursos, dos especies con un alto solapamiento de nicho no pueden coexistir en el equilibrio (principio de exclusión competitiva) (Wiens 1989). Sin embargo, las especies no sólo difieren en cuanto al nicho que ocupan, sino que también difieren en cuanto a sus habilidades competitivas. Por ejemplo, si la diferenciación de nicho fuera el principal mecanismo de ensamble en una comunidad, se espera la exclusión de especies competitivamente débiles en favor de la permanencia de especies competitivamente superiores; si las habilidades competitivas estuvieran conservadas a lo largo de la filogenia, esto provocaría la atracción fenotípica del linaje competitivamente superior en esa comunidad (Mayfield & Levine 2010). Esto significa que por competencia también podría obtenerse una estructura filogenética agrupada, en lugar de la exclusión de especies emparentadas y ecológicamente similares. Por otro lado, el desarrollo inicial de la filogenética de comunidades asume que la repulsión fenotípica siempre provoca la exclusión competitiva entre las especies, y nunca un desplazamiento de los caracteres determinantes. Sin embargo, la divergencia morfológica y/o la separación en el uso de recursos podría minimizar la competencia interespecífica, favoreciendo la coexistencia de especies filogenéticamente cercanas en comunidades donde la diferenciación de nicho es el principal mecanismo de ensamble (Silvertown et al. 2006). Aunque sin aceptar ciertos supuestos el mecanismo permanece oculto, pudo ponerse a prueba que no hubo efectos del uso de la tierra sobre la estructura filogenética de hormigas y de aves, excepto en pampa Mesopotámica, donde el grado de parentesco utilizando MNTD fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto. La validez de las interpretaciones dependerá de en qué medida los caracteres ecológicos determinantes del uso del hábitat estén filogenéticamente

conservados, la repulsión fenotípica no haya provocado desplazamiento de caracteres y la competencia interespecífica haya actuado sobre diferencias de nicho de las especies y no sobre diferencias en sus habilidades competitivas.

CONCLUSIONES

En el estudio de los efectos del uso de la tierra sobre las comunidades biológicas, la filogenética de comunidades permite que las respuestas individuales de las especies sean interpretadas dentro de un contexto mayor donde se integran las relaciones de parentesco con el resto del ensamble. Un enfoque de este estilo permite que las acciones de manejo y conservación de la biodiversidad puedan encontrar la escala filogenética más adecuada para cumplir los objetivos que se planteen.

La inclusión de la información filogenética de las especies al estudio de comunidades de aves y hormigas ha permitido en este capítulo sugerir posibles mecanismos de ensamble a distintos niveles filogenéticos, constituyendo un aporte novedoso para el estudio de los determinantes de la diversidad biológica en ambientes antropizados. Además, mediante la comparación de la composición nodal de las comunidades en cada uso de la tierra y contexto regional pudieron identificarse grupos taxonómicos en los cuales podrían estar conservadas las adaptaciones al grado de contraste entre el hábitat modificado y el natural. Finalmente, se sugirió que en cada contexto regional existió un ordenamiento de especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto determinado por el filtrado ambiental de rasgos filogenéticamente conservados. Por lo tanto, en el próximo capítulo se estudiará si la diferenciación de los ensambles estuvo acoplada en sus dimensiones taxonómica, funcional y filogenética, tanto a escala local, como regional; y se pondrá a prueba la conservación filogenética de los rasgos estudiados en el Capítulo 4.

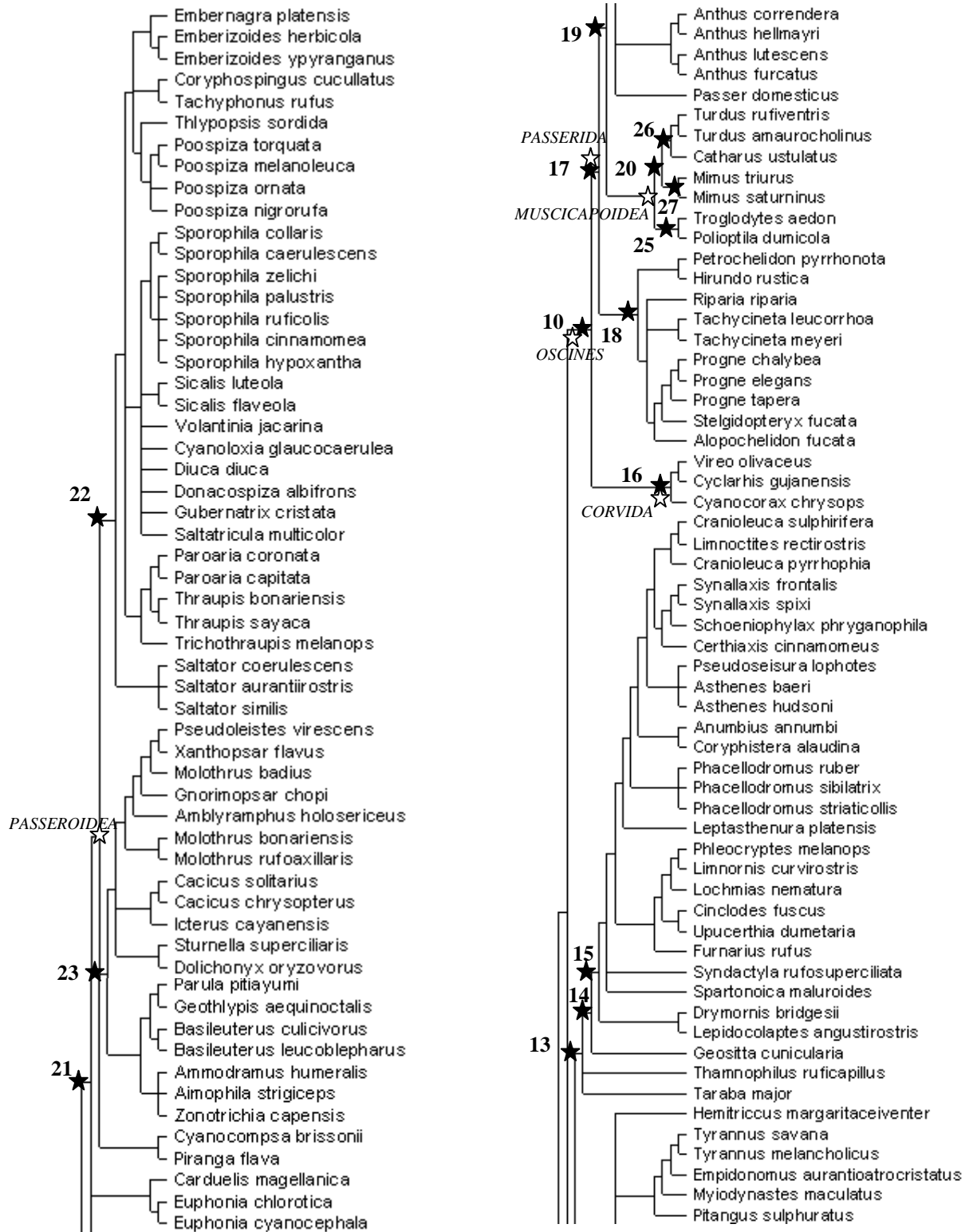
ANEXOS

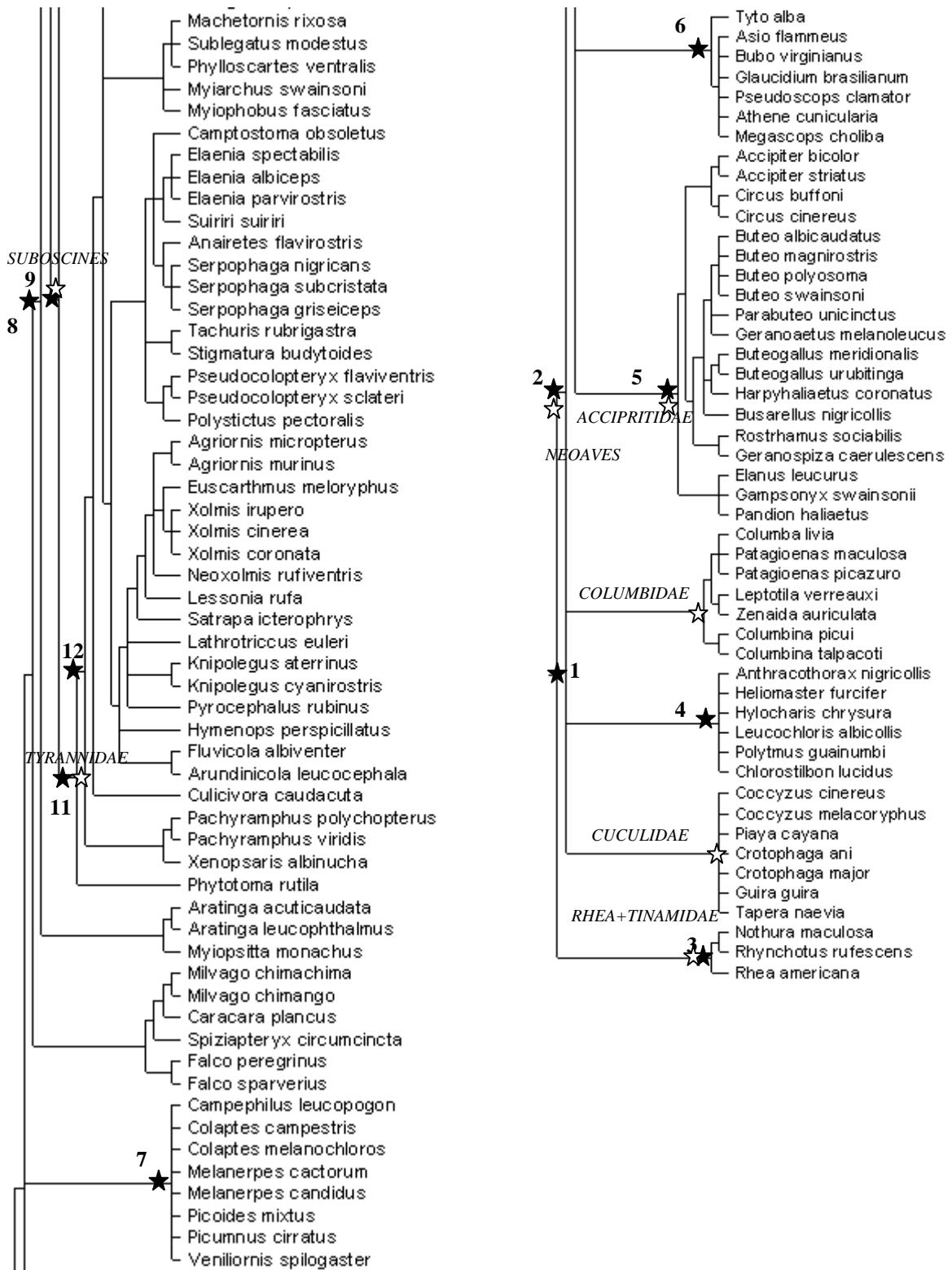
Anexo 5.1 Edades de divergencia (en millones de años) estimadas en bibliografía para los distintos nodos de los superárboles de aves y hormigas. Las edades para los nodos de aves fueron tomadas de la compilación presentada por Hedges & Kumar (2008) y las de hormigas de Moreau et al. (2006), Brady et al. (2006) y Schultz et al. (2008). En uno de los superárboles de aves y hormigas (Anexos 5.2 y 5.3) los nodos datados fueron marcados con estrellas negras para su localización; las estrellas blancas indican nodos particulares citados durante el desarrollo del capítulo.

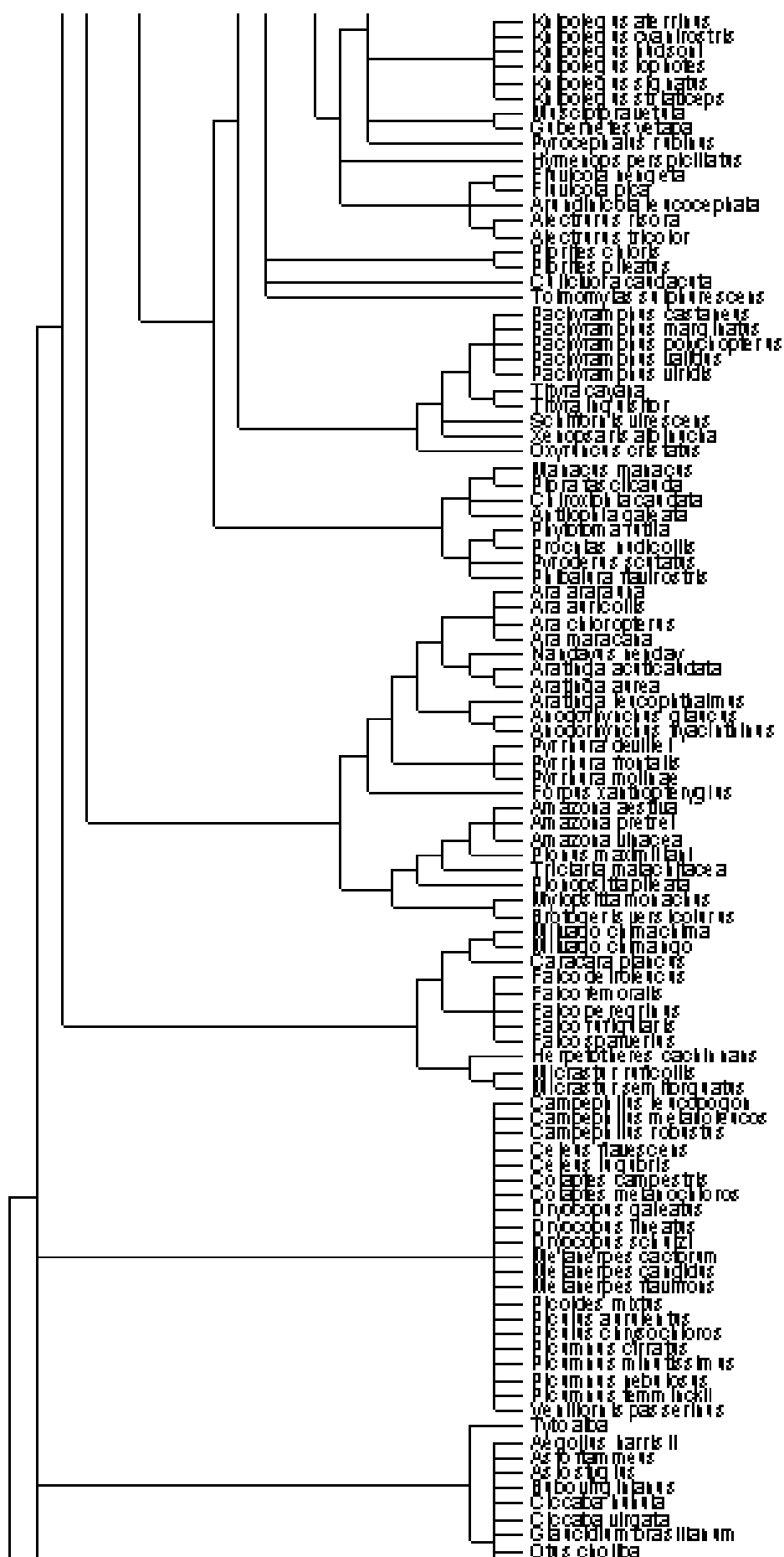
	Nodo	Edad
Aves	1	119
	2	97.3
	3	96.7
	8	77.1
	4	71.5
	6	71.1
	9	63.7
	13	51.2
	5	49.9
	10	47.2
	14	46
	17	40.8
	16	39.5
	19	39.2
	11	38.6
	12	35.1
	15	30.3
	7	29.9
	18	29.4
	20	28.6
	21	25
	22	24.6
	20	24.3
16	24.2	
26	20.8	
22	15.2	
23	11.3	

	Nodo	Edad
Hormigas	1	129.7
	2	129.2
	Z	127.3
	Y	126.4
	X	124.5
	W	122.2
	T	115.8
	N	110
	V	101
	Q	95
	3	90
	4	89.2
	M	89
	P	87
	L	84.4
	O	83
	J	82
	I	82
	K	79.2
	H	74.8
	U	60
	5	54.4
	D	50
G	44	
S	43.6	
R	40.6	
F	40	
E	38.8	
C	37	
B	33.6	
A	8	

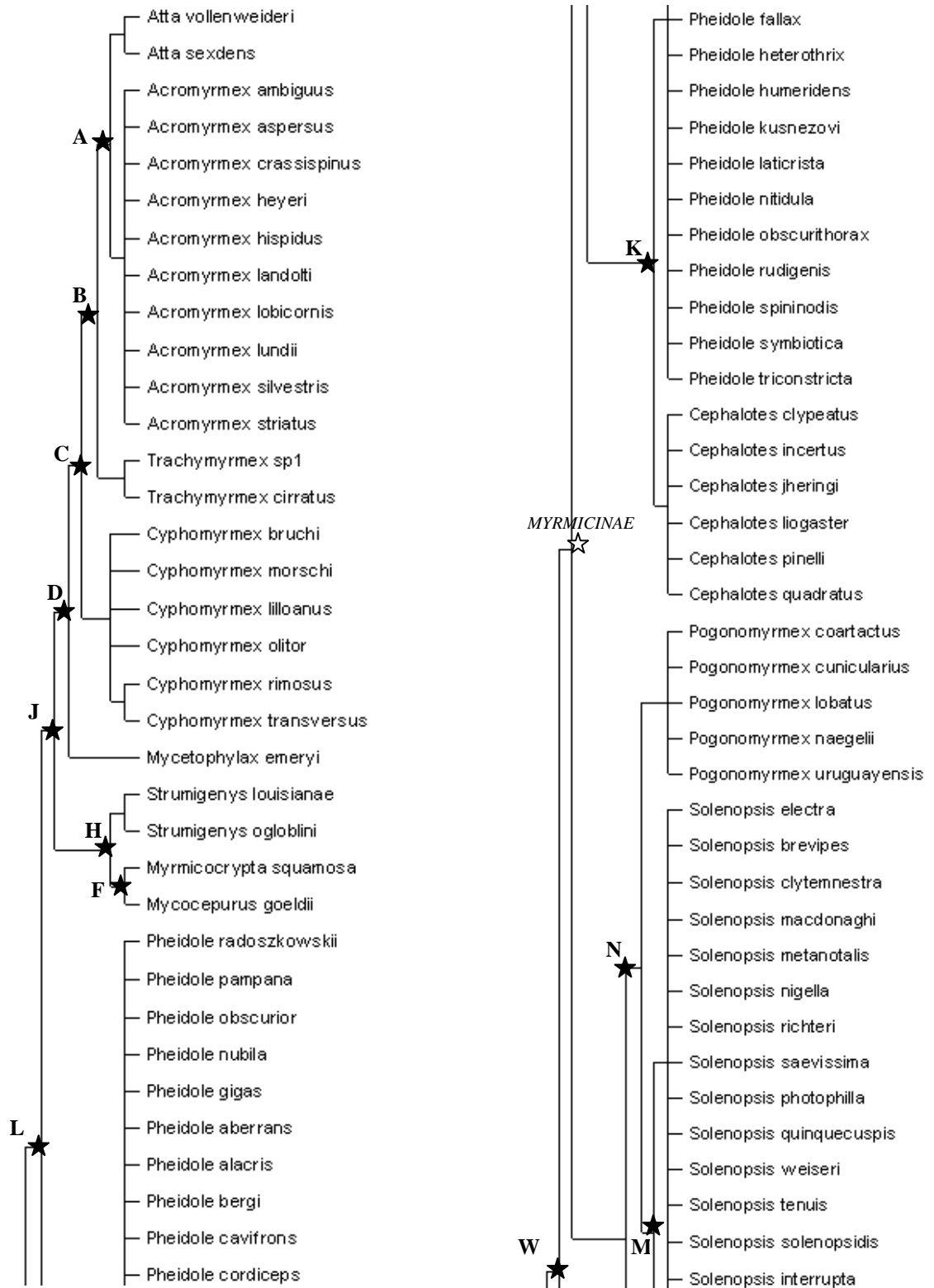
Anexo 5.2. Superárbol de aves ensamblado con las especies registradas en este estudio y las correspondientes a los pools regionales de pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Fueron excluidas las especies pertenecientes a órdenes no observados en este estudio. Los largos de rama no son proporcionales a las edades de divergencia.

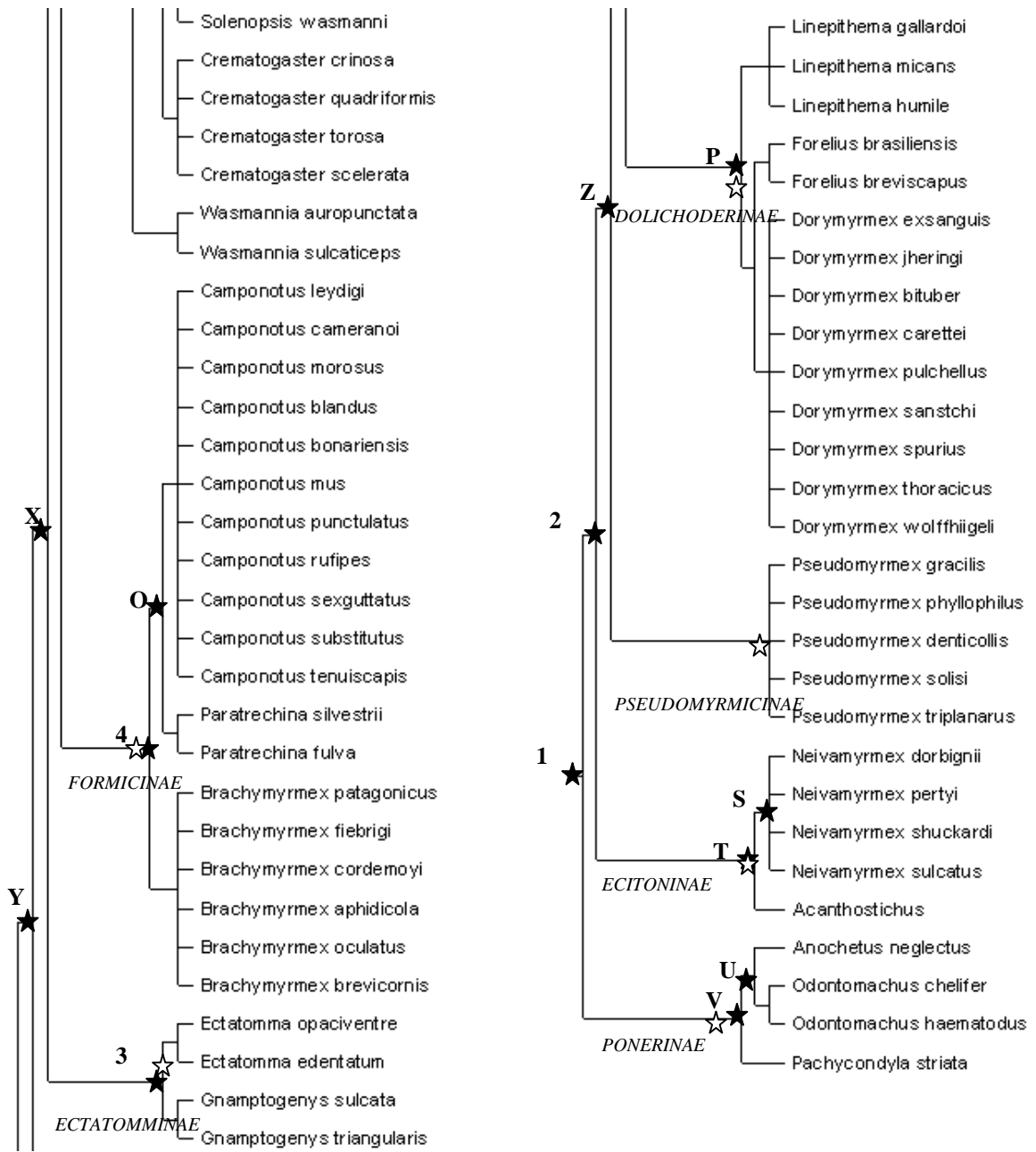


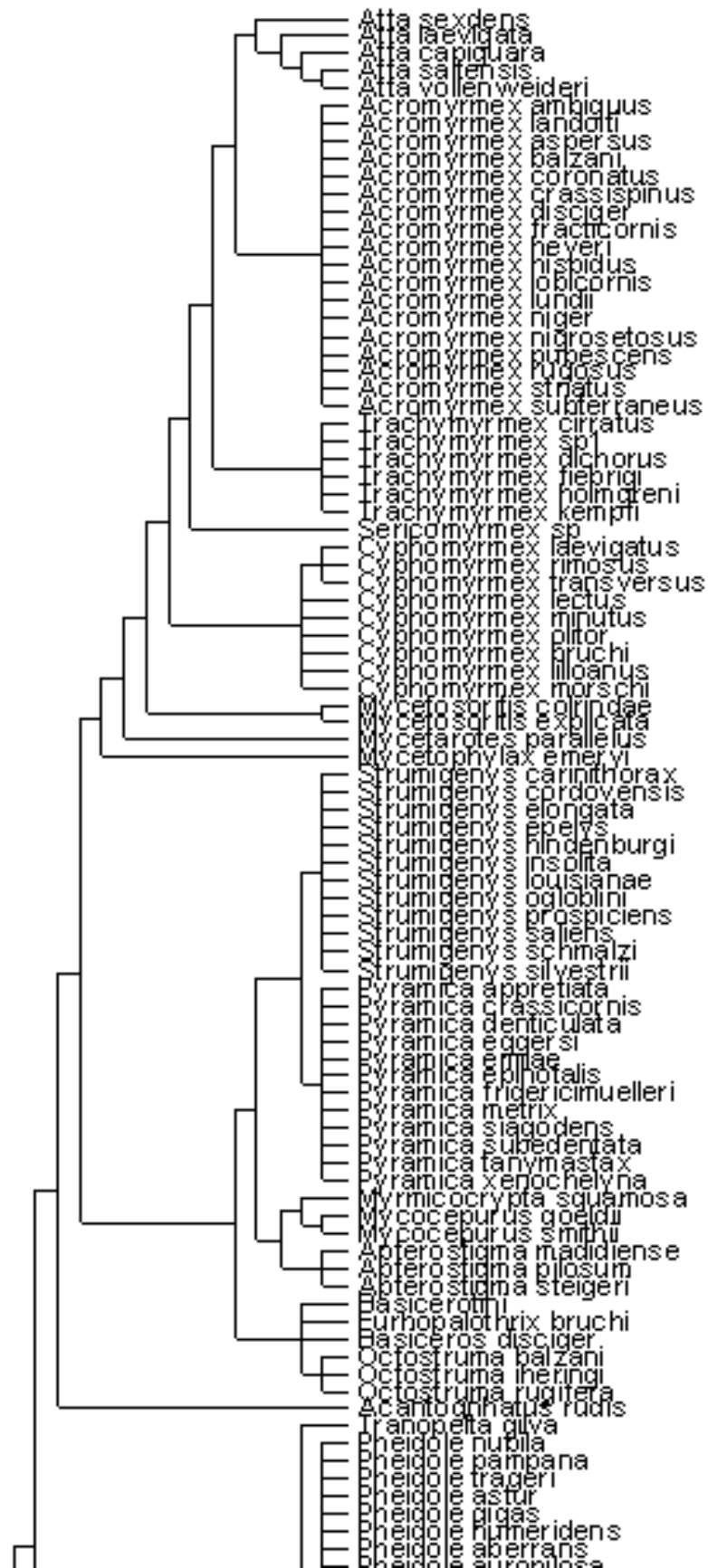


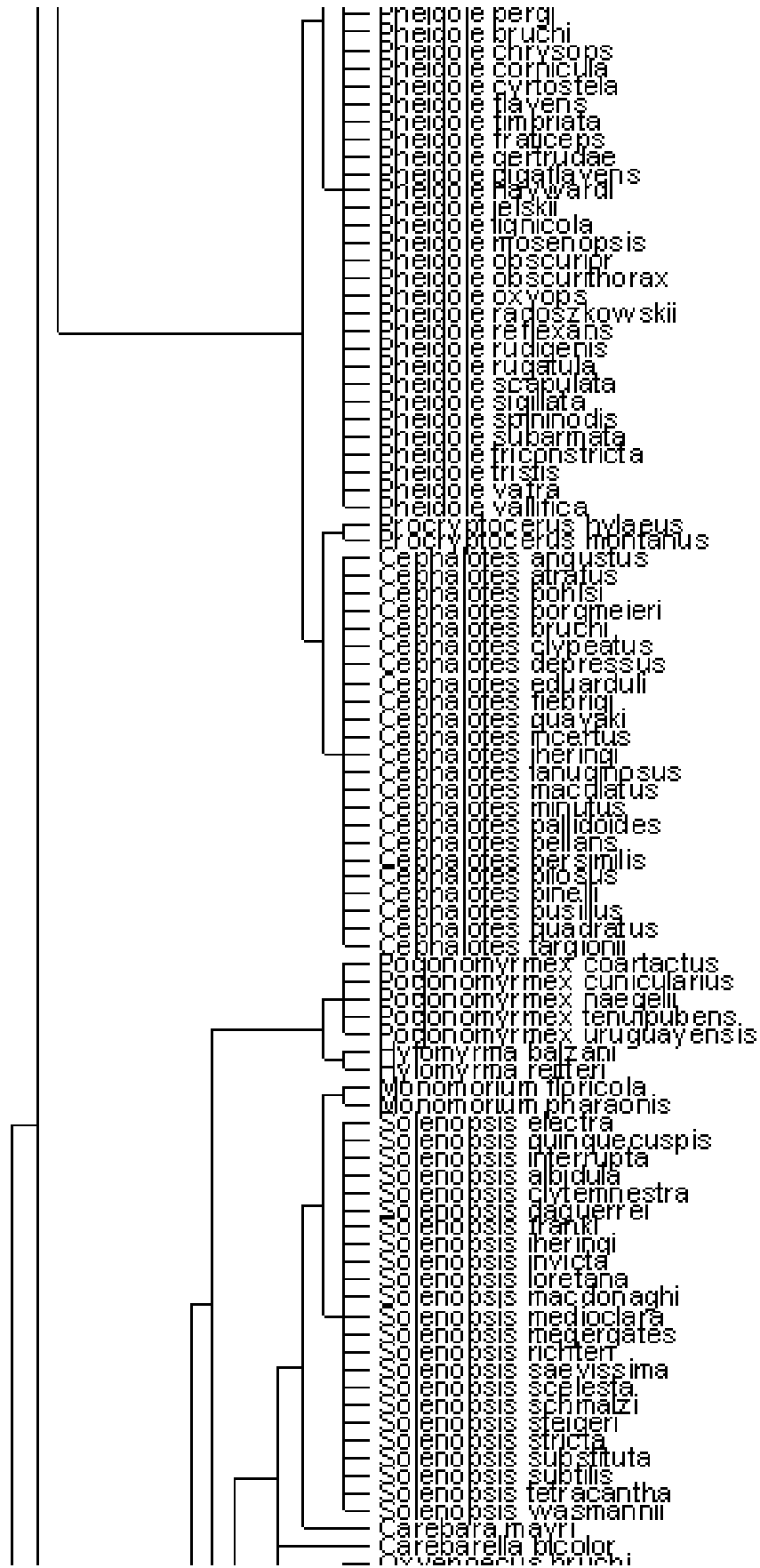


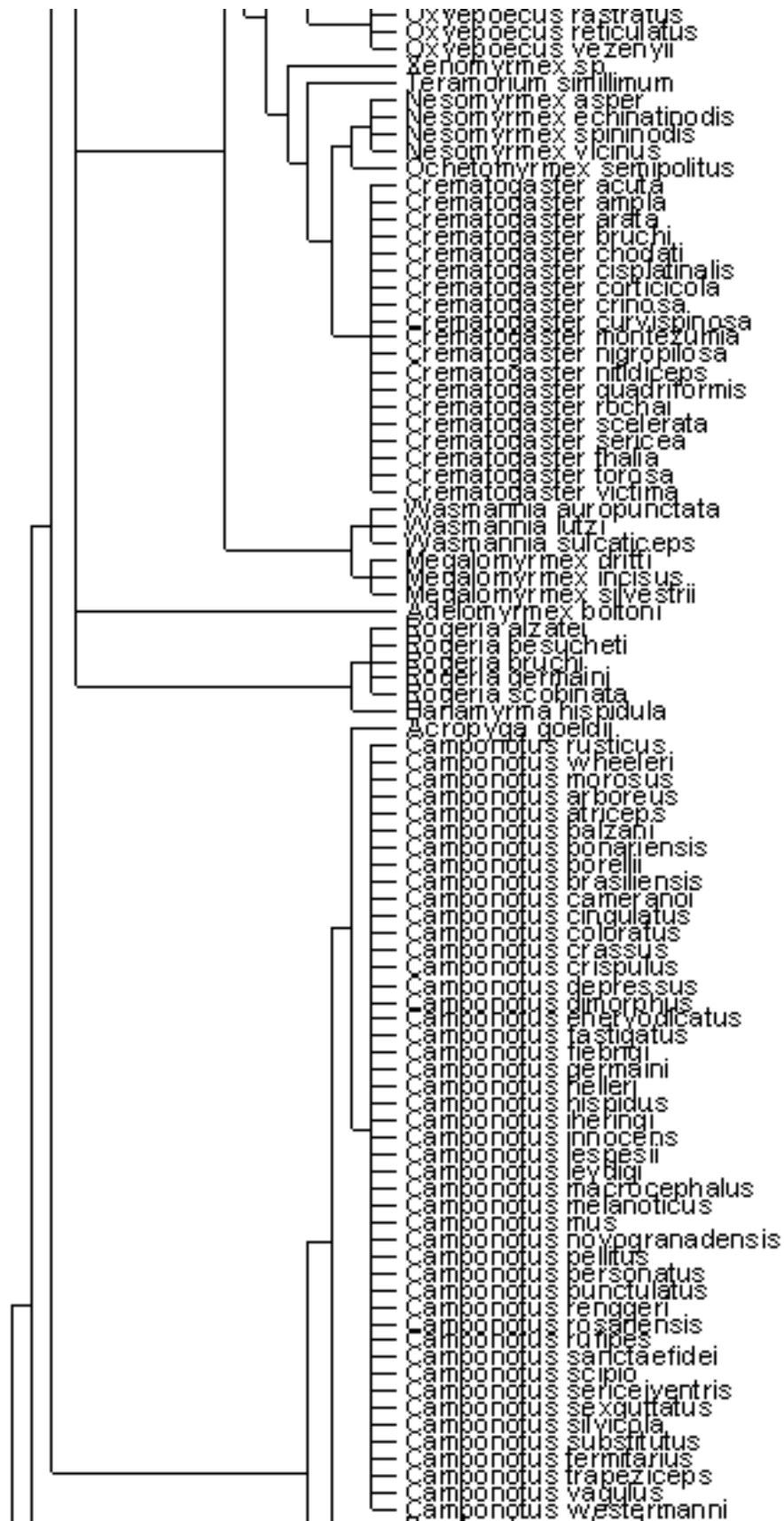
Anexo 5.2. Superárbol de hormigas ensamblado con las especies registradas en este estudio y las correspondientes a los pools regionales de pampa Mesopotámica y bosque Atlántico. Fueron excluidas las especies pertenecientes a subfamilias no colectadas en este estudio. Los largos de rama no son proporcionales a las edades de divergencia.

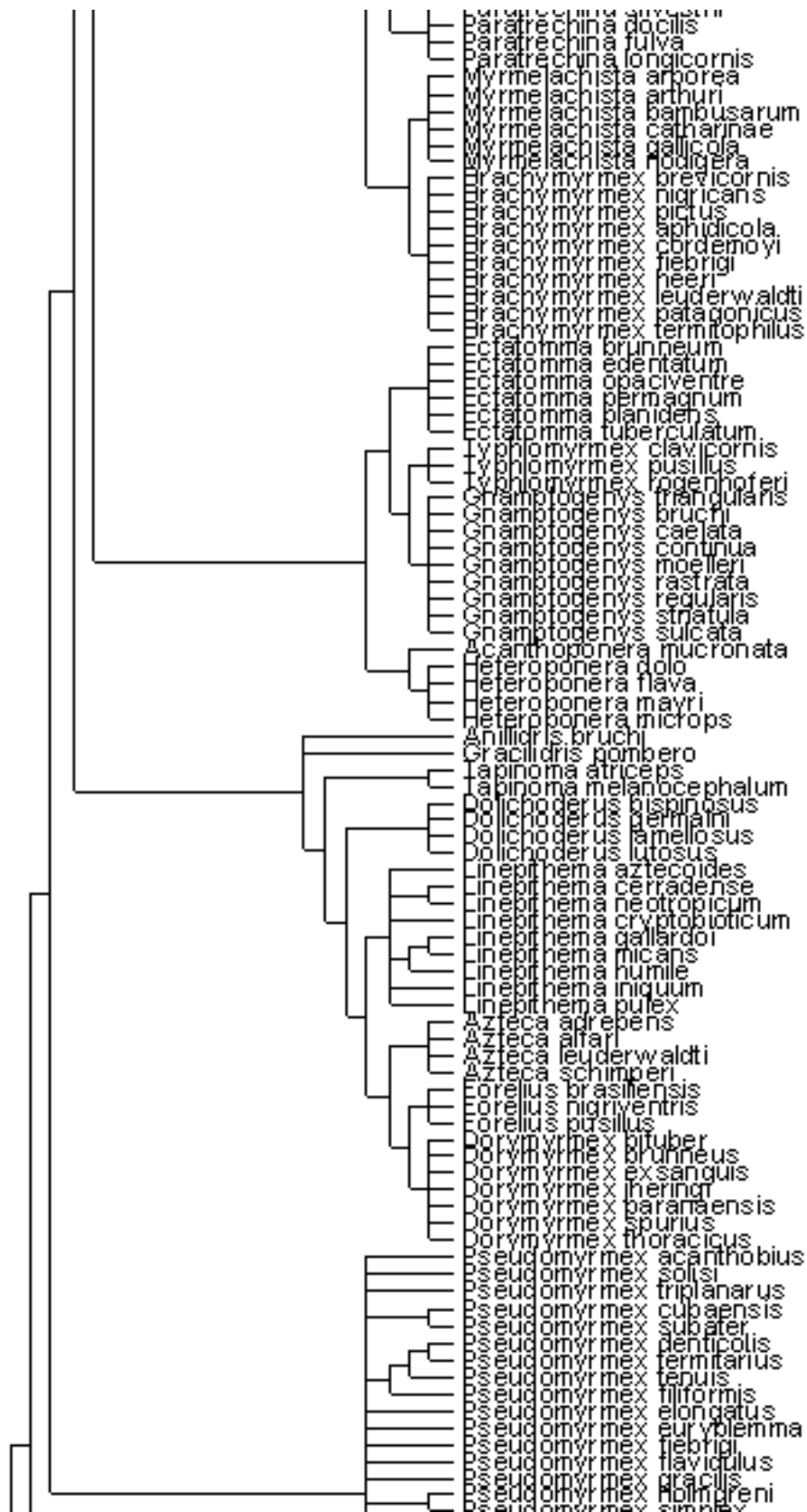


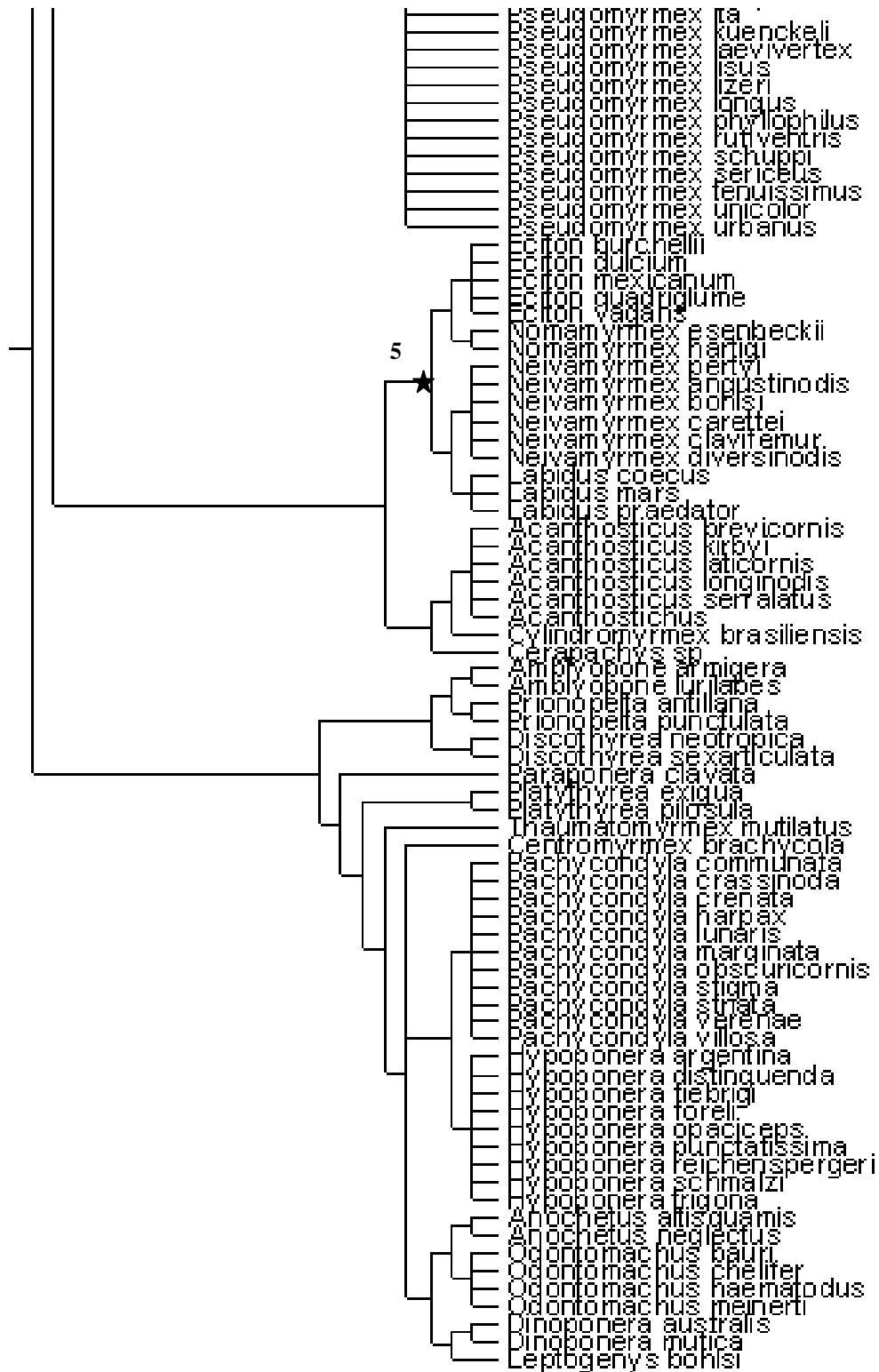












6

INTEGRACIÓN DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA, FUNCIONAL Y FILOGENÉTICA A ESCALA LOCAL Y REGIONAL

RESUMEN

La teoría ha propuesto que las especies se distribuyen en el hábitat local y regional según sus adaptaciones al espacio de nicho ecológico y al espacio ecogeográfico de una región, aunque el modo en que estos ordenamientos se relacionan permanece desconocido. Por lo tanto, en el sistema de estudio de esta Tesis (cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico) se espera que exista un efecto combinado del hábitat local (representado por el uso de la tierra) y el hábitat regional (representado por el contexto regional) sobre la diferenciación de las comunidades. Si las adaptaciones involucradas en estos ordenamientos en el hábitat local y regional estuvieran filogenéticamente conservadas, entonces se espera que los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional estén acoplados entre sí. En este capítulo se puso a prueba el efecto del uso de la tierra (plantaciones de eucalipto y cultivos de soja) y el contexto regional (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico) sobre la diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional, así como la asociación entre estas tres facetas de la diferenciación biológica. Mediante un análisis de varianza multivariada permutacional no paramétrico (PERMANOVA), se pusieron a

prueba los efectos del uso de la tierra y del contexto regional sobre la diversidad beta taxonómica (calculada con distancia Bray Curtis), filogenética y funcional (calculadas con distancias pareadas promedio, distancias al taxón más cercano y con la proporción del largo de ramas en común). Luego, se realizaron pruebas de Mantel y pruebas de Mantel parciales para poner a prueba el acoplamiento entre los distintos aspectos de la diversidad beta estudiados, y se examinó la conservación filogenética de rasgos funcionales.

Se probó que los patrones de diferenciación taxonómica, filogenética y funcional estuvieron acoplados entre sí y significativamente asociados al uso de la tierra y al contexto regional. Además, se probó la conservación filogenética para algunos de los rasgos funcionales estudiados en aves y en hormigas. Estos resultados sugieren que en el sistema de estudio existió un ordenamiento de especies a escala local y regional, asociado con la diferenciación funcional de los ensamblajes respecto a rasgos filogenéticamente conservados.

INTRODUCCIÓN

El ordenamiento de las especies a escala local y regional

La teoría ha propuesto que la distribución de las especies en el ambiente está determinada por un componente local y uno regional (Ricklefs 2004, 2008). El componente local involucra respuestas de las especies en tiempos ecológicos (i.e. ordenamiento de especies en un espacio de nicho, por filtrado ambiental de las condiciones del hábitat y/o por exclusión competitiva). El componente regional involucra respuestas en tiempos evolutivos (i.e. ordenamiento de especies en un espacio ecogeográfico, según sus adaptaciones a la historia fisiográfica y ambiental de la región. Si esto fuera válido, se esperaría que el recambio de especies entre ambientes antropizados que se extienden en distintas regiones estén asociados al uso de la tierra y

al contexto regional, ya que las preadaptaciones de las especies para utilizar cultivos de soja y plantaciones de eucalipto serían diferentes en cada contexto regional. En este capítulo se estudiará si los patrones de diversidad beta taxonómica de los ensambles de aves y hormigas estuvieron asociados al uso de la tierra (ordenamiento a escala local) y al contexto regional (ordenamiento a escala regional).

Acoplamiento de la diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional

Si bien los índices de diversidad beta filogenética y funcional han sido incorporados a la ecología de comunidades durante la primer década del siglo XXI, fue recién en 2010 (hasta mi conocimiento) que han sido examinados simultáneamente con la diversidad taxonómica (Devictor et al. 2010, Meynard et al. 2011). Estos trabajos pioneros surgieron de la necesidad de evaluar el acoplamiento en el espacio de distintos aspectos de la biodiversidad, con perspectivas de aportar al conocimiento de sus determinantes a mediana y gran escala, y poder identificar zonas prioritarias para la conservación tanto en sistemas antropizados como en áreas protegidas. Dado su reciente desarrollo, el estudio conjunto de los cambios taxonómicos, funcionales y filogenéticos que ocurren entre las comunidades y sus factores determinantes son aún confusos. Esto se debe, sobre todo, a la falta de un marco heurístico explícito que permita la interpretación simultánea de los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional (Stegen & Hurlbert 2011). Intentado aportar a esta área en desarrollo, al igual que con el recambio de especies, se estudiará si los patrones de diversidad beta filogenética y funcional estuvieron asociados al uso de la tierra y al contexto regional; y si estuvieron acoplados entre sí y con los patrones de diversidad beta taxonómica.

Diversidad beta taxonómica y funcional

Si las condiciones ambientales del hábitat ejercen un fuerte control sobre las tasas demográficas de cada especie y sobre el resultado de las interacciones interespecíficas, se espera que el recambio en la composición taxonómica de las comunidades en respuesta a factores ambientales esté acompañado por un cambio en las

funciones o en los rasgos ecológicos de las especies (Leibold et al. 2004). Sin embargo, cada vez que existan diferencias taxonómicas entre dos comunidades, esto no implica necesariamente que existan diferencias desde una perspectiva funcional (Baiser & Lockwood 2011). Por ejemplo, se ha señalado que, como parte del proceso de antropización del paisaje, el reemplazo del hábitat a gran escala puede conducir a la selección de especies funcionalmente similares dando lugar a la homogeneización funcional de la biota (Clavero & Brotons 2010). La homogeneización funcional es un proceso ecológico que se caracteriza por el establecimiento de especies con roles ecológicos equivalentes y la desaparición de especies con roles ecológicos únicos, resultando en el aumento de la similitud funcional entre las comunidades (Olden 2006). A grandes escalas, existe evidencia que la fragmentación, el disturbio del hábitat y la intensificación del uso de la tierra provocan la homogeneización funcional de la biota (Devictor et al. 2008, Flynn et al. 2009). La urbanización también ha sido señalada como un factor determinante de la homogeneización funcional, al constituir un sistema relativamente simple y homogéneo que se expande uniformemente en el espacio geográfico, favoreciendo el establecimiento de especies funcionalmente redundantes (McKinney 2006, Devictor et al. 2007). En un estudio que comparó la composición funcional de aves en distintas regiones, se mostró que las especies presentes en el ambiente urbano compartieron los mismos rasgos ecológicos relacionados con la utilización del hábitat y de los recursos para la alimentación (Croci et al. 2008). Los cultivos de soja y las plantaciones de eucalipto se presentan cada uno como ambientes uniformes y de relativamente baja complejidad estructural; consecuentemente, podría esperarse que la composición funcional (de aves y hormigas) dentro de cada uso de la tierra fuera similar aún cuando estén localizados en regiones diferentes; en consecuencia, el recambio en la identidad de las especies podría estar desacoplado al recambio de sus rasgos funcionales. Por el contrario, en la medida que la composición funcional de las comunidades dependa de cuál sea el pool de especies regional, se espera que los patrones de diversidad beta taxonómica ocurridos en relación al uso de la tierra y al contexto regional estén acoplados a la variación en la composición funcional de las comunidades (i.e. variación en los valores o estados de los rasgos que portan las especies dentro de cada ensamble).

Diferenciación filogenética y funcional

Para que los procesos que determinan la composición de las comunidades a escala local (e.g. filtrado ambiental, exclusión competitiva) tengan un efecto sobre las relaciones de parentesco entre las especies de una comunidad (i.e. su estructura filogenética), es necesario que los rasgos de las especies estén filogenéticamente conservados, o al menos que presenten una señal filogenética significativa (Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2009). La señal filogenética fue definida como la tendencia de especies emparentadas a ser más similares entre sí para un rasgo o carácter de lo que serían dos especies tomadas al azar de la filogenia (Blomberg & Garland 2002). Esta señal es esperable para aquellos caracteres que evolucionan de acuerdo a un modelo de movimiento browniano, donde el cambio del carácter en un intervalo de tiempo determinado es pequeño en magnitud y aleatorio en dirección (e.g. caracteres sometidos a deriva génica o a selección natural fluctuante y aleatoria), de modo que la similitud fenotípica de dos especies estaría altamente correlacionada con su tiempo de divergencia (Losos 2008). Por otro lado, la conservación filogenética de nicho sugiere que algún mecanismo (e.g. selección estabilizadora) determinó que especies emparentadas sean fenotípicamente más similares que lo esperado simplemente por un modelo browniano de evolución (Losos 2008). En cualquiera de estos casos, se esperaría que como resultado del ordenamiento de especies en respuesta a factores ambientales, la similitud funcional entre las comunidades esté mediada por su similitud filogenética (Pillar & Duarte 2010). En consecuencia, se espera que los patrones de diversidad beta filogenética y funcional estén acoplados siempre y cuando el ordenamiento de especies haya involucrado rasgos filogenéticamente conservados.

Diversidad beta filogenética: diferenciación taxonómica en una dimensión temporal

Mientras que la diversidad beta provee información respecto a la diferenciación taxonómica entre dos comunidades, la diversidad beta filogenética provee información respecto a cuál es la profundidad filogenética de esos cambios, expresando la diversidad beta en una dimensión temporal (Graham & Fine 2008). Exceptuando el caso

improbable en el cual todas las especies del pool regional estén igualmente emparentadas (i.e. filogenia en estrella), se espera que la diferenciación taxonómica y filogenética de las comunidades estén acopladas cuando el recambio taxonómico sea bajo dentro y/o entre regiones, o bien cuando exista un filtrado ambiental sobre linajes que divergieron hace mucho tiempo. En el primer caso, tanto la diversidad beta taxonómica como la filogenética serían bajas. Un patrón así podría observarse por homogeneización biológica, el proceso ecológico por el cual los hábitats creados por el hombre son ocupados por unas pocas especies ampliamente distribuidas (“ganadoras”) y frecuentemente filogenéticamente emparentadas (McKinney & Lockwood 1999). En el segundo caso, si la utilización de nicho es distinta y filogenéticamente conservada en cada uno de estos linajes, el ordenamiento de especies provocaría la coocurrencia de especies muy emparentadas dentro de cada tipo de hábitat, por lo que los patrones de diversidad beta taxonómica y filogenética estarían acoplados (Bryant et al. 2008). Por el contrario, si no existe una conservación filogenética de nicho, los patrones de diversidad beta taxonómica y filogenética podrían estar desacoplados. Por ejemplo, podría ocurrir un ordenamiento de especies en el ambiente independientemente de sus relaciones de parentesco, de modo que mientras la diversidad beta taxonómica será alta entre sitios con diferentes condiciones ambientales del hábitat, la diversidad beta filogenética podría ser incluso baja. El caso inverso no sería observable, ya que si la diversidad taxonómica es baja, es altamente improbable que la diversidad filogenética sea alta (Graham & Fine 2008).

OBJETIVOS

Los objetivos de este capítulo son estudiar los efectos del uso de la tierra y del contexto regional sobre la diferenciación taxonómica, filogenética y funcional de las comunidades. Luego, se estudió si los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional estuvieron acoplados entre sí y si existió la conservación filogenética de los rasgos funcionales considerados.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

HIPÓTESIS 6: Las adaptaciones de las especies al espacio ecogeográfico de la región y al espacio de nicho ecológico determinan el ordenamiento de especies a escala regional y local, respectivamente (basada en Ricklefs 2004, 2008).

PREDICCIÓN 6: Si las adaptaciones de las especies al espacio ecogeográfico de la región y al espacio de nicho ecológico están conservadas a lo largo de las filogenias y son distintas en cada uso de la tierra y contexto regional; entonces se espera:

que la diferenciación a) taxonómica, b) filogenética y c) funcional de las comunidades esté determinada por una combinación de los efectos del contexto regional y del uso de la tierra. Esto se debería a que si las adaptaciones al uso del hábitat son diferentes en cada bioma, las especies y linajes pre-adaptados al uso de cultivos de soja y plantaciones de eucalipto (ordenamiento a escala local) serían diferentes en cada región (ordenamiento a gran escala). Se puso a prueba si la distancia taxonómica, filogenética y funcional entre ensamblajes fue menor dentro de cada uso de la tierra y cada contexto regional, que entre usos de la tierra y entre contextos regionales.

que d) los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional estén acoplados entre sí, y que e) exista la conservación filogenética para los rasgos funcionales estudiados, ya que si las adaptaciones que determinan la distribución de las especies en el espacio están filogenéticamente conservados, entonces la similitud taxonómica entre las comunidades estará mediada por su similitud filogenética y funcional (Bryant et al. 2008). Se puso a prueba la correlación entre las matrices de distancia taxonómica, filogenética y funcional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

El sistema de estudio consistió en dos usos de la tierra (cultivos de soja y plantaciones de eucalipto) en dos contextos regionales (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico). Tanto para el estudio de las comunidades de aves como de hormigas, cada tratamiento (uso de la tierra x contexto regional) consistió de cinco réplicas. Por lo tanto, se trabajó en un total de 20 sitios de estudio (2 usos de la tierra x 2 contextos regionales x 5 réplicas). Para más detalles ver el Capítulo 2: Materiales y métodos generales.

Análisis de datos

Diversidad beta taxonómica

Utilizando la matriz de abundancias (de aves y hormigas por separado) para todos los sitios de estudio (ver Capítulo 3: *Análisis de datos: Matrices de abundancias*) se calculó una matriz de distancias taxonómicas (sitios x sitios) utilizando la distancia Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957). Bray-Curtis es un índice cuantitativo utilizado comúnmente en estudios de diversidad beta y que satisface una serie de criterios deseables tales como: a) dados dos ensambles iguales, entonces la distancia es cero; b) si los ensambles no comparten especies, la distancia es uno; c) un cambio en la unidad de abundancia no modifica el valor del índice; d) la inclusión de un tercer ensamble no modifica la distancia entre otros dos; e) el índice refleja diferencias en la abundancia total, y no solo en las abundancias relativas (Magurran 2004).

Diversidad beta filogenética

La diferenciación filogenética entre ensamblajes fue calculada mediante tres índices, D_{pw} , D_{nn} y *PhyloSor*. Estos índices están entre los más utilizados en la literatura y se distinguen por capturar las diferencias filogenéticas entre dos ensamblajes a distintos niveles de la filogenia (i.e. basales o terminales), por incluir o no la abundancia de las especies en los cálculos de distancia filogenética, y por calcularse a partir de las matrices de distancia filogenética entre las especies o dendogramas con largos de rama definidos (Stegen & Hurlbert 2011).

La distancia filogenética pareada promedio (D_{pw}) y la distancia filogenética al taxón más cercano (D_{nn}) pueden incluir información de la abundancia de las especies, por lo que se interpretan como la distancia filogenética promedio entre dos individuos elegidos al azar de dos muestras; y se calculan a partir de matrices de distancias filogenéticas entre las especies (Webb et al. 2008b). La distancia pareada promedio es un índice basal, ya que es sensible a las diferencias filogenéticas profundas entre los ensamblajes y se calcula como la distancia filogenética promedio entre todos los pares de taxa provenientes de dos muestras (Swenson 2011):

$$D_{pw}' = \frac{\sum_{i=1}^{nk_1} f_i \overline{\delta_{ik_2}} + \sum_{j=1}^{nk_2} f_j \overline{\delta_{jk_1}}}{2}$$

donde $f_i \overline{\delta_{ik_2}}$ es la distancia filogenética pareada promedio de la especie i en la comunidad k_1 a todas las especies de la comunidad k_2 (pesada por su frecuencia, f_i), y $\overline{\delta_{jk_1}}$ es la distancia filogenética pareada promedio de la especie j en la comunidad k_2 a todas las especies de la comunidad k_1 (pesada por su frecuencia, f_j).

La distancia promedio al taxón más cercano es un índice terminal, ya que es sensible a cambios filogenéticos a lo largo de nodos cercanos a los terminales del árbol y se calcula como el promedio de las distancias mínimas entre los taxa de dos muestras (Swenson 2011):

$$D_{nn}' = \frac{\sum_{i=1}^{nk_1} f_i \min \delta_{ik_2} + \sum_{j=1}^{nk_2} f_j \min \delta_{jk_1}}{2}$$

donde $f_i \min \delta_{ik_2}$ es la distancia mínima de la especie i en la comunidad k_1 a alguna especie de la comunidad k_2 (pesada por su frecuencia), y $f_j \min \delta_{jk_1}$ es la distancia mínima de la especie j en la comunidad k_2 a alguna especie presente en la comunidad k_1 (pesada por su frecuencia).

PhyloSor es un índice de diversidad beta filogenética construido en analogía al índice Sorensen de diversidad beta taxonómica, y representa la proporción del largo de ramas de un árbol filogenético que comparten dos ensamblajes (Bryant et al. 2008). Por ese motivo, *PhyloSor* se obtiene a partir de un árbol o dendograma con los largos de rama definidos. Es considerado un índice terminal por ser más sensible a las diferencias filogenéticas próximas a los terminales, y no contempla la abundancia de las especies durante el cálculo de las distancias entre ensamblajes (Swenson 2011):

$$PhyloSor_{ij} = \frac{BL_{ij}}{(BL_i + BL_j) \frac{1}{2}}$$

donde BL_{ij} es el largo de ramas (*branch lenght*) compartido por el ensamblaje i y el ensamblaje j , y BL_i y BL_j son el largo de ramas total en el ensamblaje i y el ensamblaje j , respectivamente. *PhyloSor* se acerca a cero cuando dos ensamblajes comparten apenas la raíz del árbol, y es igual a uno cuando los ensamblajes tienen la misma composición taxonómica.

En este capítulo se utilizaron D_{pw} (en adelante MPD_{phy} -*mean pairwise distance*), D_{nn} (en adelante $MNTD_{phy}$ -*mean nearest neighbour distance*) incluyendo las abundancias de las especies y *Phylosor* (en adelante Sor_{phy}) para el cálculo de la diversidad beta filogenética de aves y hormigas entre todos los sitios de estudio. El ensamblado de los superárboles filogenéticos para las especies presentes en este estudio, así como la obtención de los largos de rama y las distancias filogenéticas entre todos los pares de especies fue descrito en el capítulo previo (ver Capítulo 5: *Análisis de datos: Selección de filogenias*). MPD_{phy} , $MNTD_{phy}$ y Sor_{phy} fueron calculados mediante el paquete *picante* (Kembel et al. 2010) aplicable en R.

Diversidad beta funcional

El estudio de la diversidad beta funcional está en sus inicios, haciendo uso de los índices que se utilizan para el cálculo de la diversidad beta filogenética pero aplicados a los rasgos de las especies (Stegen & Hurlbert 2011, Swenson 2011). A partir de una matriz de distancias funcionales entre todos los pares de especies, se calculó la distancia funcional pareada promedio entre todos los ensambles (D_{pw} , en adelante MPD_{fx}), así como la distancia funcional promedio al taxón más cercano (D_{pw} , en adelante $MNTD_{fx}$), en analogía a MPD_{phy} y $MNTD_{phy}$ respectivamente. La matriz de distancias funcionales entre todos los pares de especies se obtuvo calculando las distancias euclidianas de la matriz funcional de aves y hormigas (especies x rasgos) construida en el capítulo 4 (ver Capítulo 4: *Análisis de datos: Selección de rasgos y construcción de las matrices funcionales*). A partir de esa matriz de distancia, se construyó un dendograma para el cálculo de Sor_{fx} , en analogía con Sor_{phy} . Dado que para 27 especies de hormigas no se contó con información respecto a la asociación con el tipo de hábitat (“HAB”, ver Apéndice 4.2), éstas fueron excluidas de las matrices de distancias taxonómicas, filogenéticas y funcionales. La matriz de distancias euclidianas se obtuvo con PCOrd (Grandin 2006), el dendograma mediante el paquete *cluster* (Maechler et al. 2005) y los cálculos de MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$ y Sor_{fx} mediante el paquete *picante*, ambos aplicables en R.

Efectos del contexto regional y del uso de la tierra sobre la diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional

Para poner a prueba si el uso de la tierra y el contexto regional tuvieron efectos sobre la diferenciación taxonómica, filogenética y funcional de las comunidades (PREDICCIÓN 6a, b, c) se utilizó un análisis de varianza multivariada no paramétrico permutacional (PERMANOVA; Anderson 2001) siguiendo un diseño factorial de 2 (cultivo de soja y plantación de eucalipto) x 2 (pampa Mesopotámica y bosque Atlántico). A diferencia de los métodos multivariados paramétricos (e.g. MANOVA), PERMANOVA no supone una distribución multivariada normal (supuesto difícil de cumplir con matrices de abundancias con muchos ceros), puede computarse para cualquier índice de distancia y permite poner a prueba el término de interacción entre factores. Utilizando las matrices de distancias taxonómicas, filogenéticas y funcionales, PERMANOVA comparó la disimilitud dentro y entre tratamientos utilizando un estadístico pseudo-F, donde un pseudo-F alto indica que los sitios dentro del tratamiento son más cercanos en el espacio multivariado que entre tratamientos. Se obtuvo la significación para el efecto de cada factor mediante 9999 permutaciones de Monte Carlo, a partir de las cuales se obtiene una distribución asintótica del estadístico pseudo-F. Cuando el término de interacción (uso de la tierra x contexto regional) fue significativo, se realizaron comparaciones a posteriori para contrastar los efectos del uso de la tierra en cada contexto regional y los efectos del contexto regional en cada uso de la tierra. Las interacciones multivariadas son de compleja interpretación ya que pueden darse por diferencias en la dirección o en la magnitud del efecto que tiene un factor sobre los niveles del otro. Se examinó la dirección de los efectos proyectando las distancias Bray-Curtis entre los sitios de estudio a un plano, mediante un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Si el efecto de un factor fue diferente en cada nivel del otro factor, entonces se observaría que la localización de los tratamientos sería opuesta en el espacio multivariado. Esto podría ocurrir si las especies más determinantes de los patrones de diversidad beta fueron, por ejemplo, más frecuentes en cultivos de soja en pampa Mesopotámica y en plantaciones de eucalipto en bosque Atlántico. Se estudió cuáles fueron las especies que aportaron una mayor proporción de la diversidad beta entre usos de la tierra, en cada contexto regional, mediante el procedimiento SIMPER (Similitude Percentage) (Clarke 1993) (para detalles del

procedimiento ver Capítulo 5: *Análisis de datos: Diferenciación nodal entre usos de la tierra*). Como resultado del análisis se presentan las especies que contribuyeron aproximadamente en 50% a las diferencias entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto en cada contexto regional, ordenadas según el cociente *porcentaje de contribución promedio/desvío estándar*. Este análisis no se realizó con la diversidad beta filogenética y funcional, ya que el análisis de datos partió de matrices de distancias y no de abundancias, y por lo tanto el aporte de cada elemento a la distancia total no es identificable.

La segunda fuente de interacción (i.e. diferencias en la magnitud de los efectos) fue examinada mediante pruebas de homogeneidad de la dispersión multivariada (Anderson 2006) entre plantaciones de eucalipto de pampa mesopotámica y bosque Atlántico, entre cultivos de soja de pampa Mesopotámica y bosque Atlántico, entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto de pampa Mesopotámica, y entre cultivos de soja y plantaciones de eucalipto de bosque Atlántico. La dispersión multivariada puede utilizarse como una medida de la magnitud de la diversidad beta, por lo que si un tratamiento tuvo menor dispersión multivariada que otro, esto significa que la diferenciación taxonómica, filogenética o funcional (dependiendo la matriz de distancia en cuestión) dentro de ese tratamiento fue significativamente menor (Anderson et al. 2006).

Dado que el índice de disimilitud taxonómica utilizado (Bray-Curtis) es sensible a cambios en el número de especies o el tamaño de la muestra (Magurran 2004), podrían existir efectos significativos del término de interacción sobre el recambio de especies en relación a diferencias en la riqueza o la abundancia entre tratamientos, por lo que se recomienda acompañar las pruebas multivariadas con exámenes univariados (Terlizzi et al. 2005). En consecuencia, también fueron tenidos en cuenta los resultados mostrados en el Capítulo 3, donde se comparó la riqueza de especies y la abundancia entre usos de la tierra en cada contexto regional (ver Capítulo 3: *Abundancia y riqueza específica en usos de la tierra y contextos regionales contrastantes*).

PERMANOVA fue implementado en PERMANOVA (Anderson 2005), las pruebas de homogeneidad de la dispersión multivariada en PERMDISP (Anderson

2004), NMDS mediante el paquete *vegan* aplicable en R y SIMPER en Past v1.90 (Hammer et al. 2001).

Acoplamiento entre los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional

Para poner a prueba la asociación entre los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional (PREDICCIÓN 6d) se realizaron correlaciones de Mantel entre las matrices de distancia taxonómica, filogenética y funcional. Además se realizaron pruebas de correlación parciales para poner a prueba la asociación entre dos matrices de distancia, eliminando los efectos de una tercera matriz. En primer lugar, se examinó la correlación entre las matrices de distancia taxonómica y funcional, utilizando la matriz de distancias filogenéticas como covariable; de modo de poner a prueba si las distancias taxonómicas entre los ensamblajes estuvo significativamente relacionada con sus distancias funcionales, pero quitando el efecto que podría tener la distribución filogenética de los rasgos estudiados. Una correlación no significativa, indicaría que no hubo una relación entre la diversidad beta taxonómica y funcional de las comunidades más allá que la asociada con la conservación filogenética de esos rasgos. También se estudió la correlación entre la diferenciación filogenética y funcional de los ensamblajes utilizando como covariable la distancia taxonómica, poniendo a prueba la relación entre la diversidad beta filogenética y funcional, teniendo en cuenta el efecto que tiene la diferenciación taxonómica *per sé* sobre el grado de parentesco entre las comunidades. Una correlación no significativa indicaría que no existe una relación entre la diferenciación filogenética y funcional de las comunidades más allá de los cambios filogenéticos implicados por el cambio en la identidad de las especies. Finalmente, se puso a prueba la existencia de una relación entre la diversidad beta taxonómica y filogenética, más allá de la diferenciación de los ensamblajes dada por los rasgos funcionales estudiados. Al igual que en los casos anteriores, se realizó una correlación parcial entre las distancias taxonómicas y filogenéticas utilizando como covariable la matriz de distancias funcionales. Una prueba no significativa indicaría en este caso que el cambio en las relaciones filogenéticas entre las comunidades estuvo totalmente explicado por cambios en los rasgos funcionales estudiados. Como matriz de

distancia taxonómica se utilizó la distancia Bray-Curtis sobre la matriz de abundancias de aves y hormigas en todos los sitios de estudio, mientras que se construyeron tres matrices de distancias filogenéticas (utilizando los índices MPD, MNTD y Phylosor, respectivamente; ver Diversidad beta filogenética a continuación) y tres de distancias funcionales (MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$ y FxSor; ver Diversidad beta funcional a continuación). Por lo tanto, se realizaron tres pruebas de correlación con la matriz de distancia taxonómica en cada caso (cada una con su correlación parcial correspondiente) y tres correlaciones entre las matrices funcionales y filogenéticas, una para cada tipo de índice (MPD/MPD_{fx} , $MNTD/MNTD_{fx}$, PhyloSor/FxSor -cada una con su correlación parcial correspondiente). Las pruebas de correlación se realizaron mediante el paquete *vegan* aplicable en R, utilizando 1000 permutaciones de las matrices de distancia para obtener el nivel de significación.

Señal y conservación filogenética de rasgos ecológicos

Finalmente se puso a prueba la señal filogenética para distintos rasgos a lo largo de las filogenias de aves y hormigas (PREDICCIÓN 6e). Los métodos utilizados convencionalmente para el cálculo de la señal filogenética son sólo aplicables a caracteres continuos (Blomberg et al. 2003, Pagel 1999). Por ese motivo, en este capítulo se utilizó el estadístico D propuesto por Fritz y Purvis (2010) para medir el grado de señal filogenética en caracteres binarios. En presencia de señal filogenética, se espera que especies emparentadas compartan el estado de un rasgo o carácter; como consecuencia, la suma de las diferencias entre clados hermanos será mínima para un carácter que está muy conservado en la filogenia, mientras que será máxima para un carácter distribuido aleatoriamente en el árbol (Fritz & Purvis 2010). Dado que el estadístico D no sólo es sensible al grado de señal filogenética, sino también al tamaño de la filogenia y a la frecuencia de cada estado (0, 1) entre los terminales, su valor se estandariza por la suma de las diferencias que resultan bajo un modelo de evolución aleatorio y bajo un modelo de evolución browniano (Orme et al. 2011). Como consecuencia de esta estandarización, el estadístico D es igual a 1 cuando el estado del carácter sigue una distribución aleatoria a lo largo de los terminales del árbol, y D es igual a cero si los estados están distribuidos según un modelo de evolución browniano.

Partiendo de una distribución aleatoria del carácter en el árbol ($D \sim 1$), a medida que la conservación filogenética del carácter aumenta, el valor de D se va haciendo menor que 1; valores de D menores que 0 corresponden a caracteres altamente conservados (i.e. más conservados que lo esperado por evolución browniana del carácter) (Fritz & Purvis 2010). Se estudió el grado de conservación filogenética para la amplitud en el uso del hábitat (AUH), la amplitud trófica (AMT), el potencial reproductivo (POT), la sensibilidad a la antropización del hábitat (SEN), el estrato de forrajeo (EST) y el estatus migratorio (MIG) (aves); el grupo funcional (GRF) (hormigas); el tipo de dieta (DIE), la asociación con el tipo de hábitat (HAB) y el tamaño corporal (TAM) (aves y hormigas) (para más detalles ver Capítulo 4: *Análisis de datos: Selección de rasgos y construcción de las matrices funcionales*). Para el cálculo del estadístico D , los rasgos de tipo categórico multiestado (HAB, EST, DIE, GRF, TAM_{hormigas}) fueron transformados a múltiples caracteres binarios, del mismo modo que en el capítulo previo (ver Capítulo 4: *Análisis de datos: Diferenciación funcional entre usos de la tierra en cada contexto regional*). El valor observado de D se comparó con la distribución aleatoria de D obtenida por permutación de los terminales del árbol para poner a prueba si D fue menor que 1; y con los valores de D obtenidos por evolución browniana del rasgo para poner a prueba si D fue significativamente mayor que cero. Si el rasgo estuvo altamente conservado en la filogenia, se espera que el estadístico D sea significativamente menor que uno, pero no significativamente mayor que cero; si el rasgo estuvo moderadamente conservado, se espera que D sea significativamente menor que 1 y mayor que cero; y si el estado del rasgo fue independiente de la filogenia, se espera que D sea significativamente mayor que cero, pero no significativamente menor que 1. El estadístico D y las permutaciones para la obtención de D aleatorios y el p de la prueba se obtuvieron mediante el paquete *caper* (Orme et al. 2011) aplicable en R.

RESULTADOS

Efectos del contexto regional y del uso de la tierra sobre la diversidad beta taxonómica

Las comunidades de aves y hormigas estuvieron diferenciadas taxonómicamente según el uso de la tierra y el contexto regional (PREDICCIÓN 6a). Los resultados del PERMANOVA probaron un efecto significativo del término de interacción sobre la diversidad beta taxonómica de aves (pseudo-F= 9,4649; p(MC)= 0,0001) y de hormigas (pseudo-F= 5,4216; p(MC)= 0,0001). Estos resultados sugieren que el ordenamiento de especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto fue diferente en cada contexto regional. Los análisis de efectos simples probaron efectos significativos del contexto regional sobre la diversidad beta de aves y hormigas en cultivos de soja (aves: t= 2,8595, p(MC)= 0,0014; hormigas: t= 2,2755; p(MC)= 0,0025) y en plantaciones de eucalipto (aves: t= 3,1990; p(MC)= 0,0005; hormigas: t= 2,5211; p(MC)= 0,0015), así como efectos significativos del uso de la tierra sobre la diversidad beta en bosque Atlántico (aves: t= 5,7838; p(MC)= 0,0001 ; hormigas: t= 2,0726; p(MC)= 0,0042) y en pampa Mesopotámica (aves: t= 3,5120; p(MC)= 0,0004 ; hormigas: t= 2,232; p(MC)= 0,0037).

Los resultados de PERMDISP probaron que: a) la dispersión en el espacio multivariado de las comunidades de aves dentro de las plantaciones de eucalipto fue mayor en pampa Mesopotámica que en bosque Atlántico, y similar entre los demás tratamientos; y b) no existieron diferencias en la dispersión de las comunidades de hormigas entre los distintos tratamientos (Tabla 6.1). Estos resultados indican que la magnitud del recambio de especies de aves en plantaciones de eucalipto fue mayor en pampa Mesopotámica que en bosque Atlántico, constituyendo una fuente de interacción multivariada sobre la diferenciación taxonómica. Por el contrario, no existieron diferencias en la magnitud de la diversidad beta de hormigas entre usos de la tierra y contextos regionales.

Tabla 6.1. Prueba de homogeneidad de la dispersión multivariada (PERMDISP) de la diferenciación taxonómica de aves y hormigas entre tratamientos (Trat.). La dispersión de las comunidades de aves fue mayor en plantaciones de eucalipto de pampa Mesopotámica (EC) que en plantaciones de eucalipto de bosque Atlántico (EM). No se observaron diferencias significativas en la dispersión de las comunidades de hormigas. Se muestran las distancias promedio al centroide de cada tratamiento, el error estándar, y para cada contraste el estadístico t y el p-valor de la prueba de significación obtenido por permutaciones. Cultivos de soja de pampa Mesopotámica (SC), de bosque Atlántico (SM).

	Trat.	Distancia promedio al centroide	Error estándar	Contraste	t	p
Aves	EC	38,07471	5,42698	(EC, EM)	2,83806	0,017
	EM	22,19179	1,36662	(EC, SC)	1,75201	0,1573
	SC	27,00053	3,24050	(EM, SM)	1,13529	0,308
	SM	22,35660	2,49632	(SC, SM)	0,05791	0,9591
Hormigas	EC	33,66572	1,64814	(EC, EM)	1,54563	0,142
	EM	37,53519	1,88445	(EC, SC)	1,37955	0,2469
	SC	38,15759	2,80811	(EM, SM)	0,52511	0,6833
	SM	39,80275	3,88535	(SC, SM)	0,34318	0,7864

Los resultados de SIMPER mostraron que las especies que mejor discriminaron entre usos de la tierra fueron diferentes dentro de cada contexto regional, salvo algunas excepciones (Tabla 6.2). Este resultado es consistente con los efectos significativos del uso de la tierra y del contexto regional sobre los patrones de diversidad beta y los cuatro grupos observados en los NMDS. Por lo tanto, dado que los efectos de estos factores sobre la composición de las comunidades fueron independientes entre sí, la identidad de las especies no resultó una fuente de interacción multivariada. Como excepción, puede señalarse que la frecuencia de ocurrencia de las hormigas *Brachymyrmex patagonicus* y *Pogonomyrmex naegelli* fue mayor en cada uso de la tierra dependiendo del contexto regional: en pampa Mesopotámica las frecuencias de ocurrencia de estas especies fueron mayores en plantaciones de eucalipto, mientras que en bosque Atlántico fueron mayores en cultivos de soja (ver su posición intermedia en la Fig. 6.1b). Para el resto de las especies compartidas entre pampa Mesopotámica y bosque Atlántico, sus frecuencias de ocurrencia fueron mayores en cultivos de soja (e.g. aves: *Ammodramus*

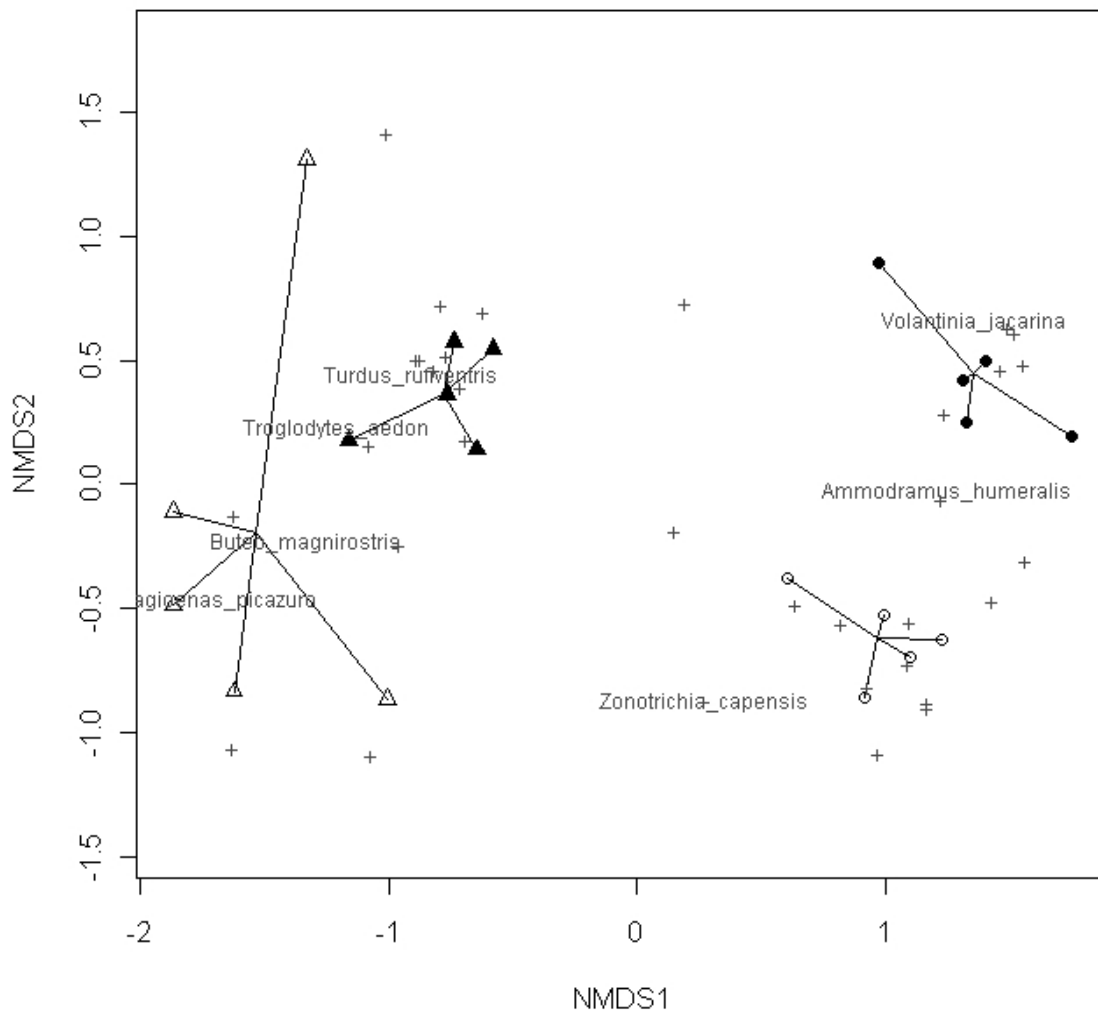
humeralis, *Rynchotus rufescens*; hormigas: *Solenopsis interrupta* y *Ectatomma edentatum*) o en plantaciones de eucalipto (e.g. hormigas: *Paratrechina silvestrii*, *Brachymyrmex patagonicus*), independientemente del contexto regional.

Tabla 6.2. Especies de aves y hormigas que aportaron un mayor porcentaje de las distancias (contr.) entre usos de la tierra (~50% de la distancia Bray-Curtis acumulada) en cada contexto regional. Las especies se presentan ordenadas de manera decreciente según el cociente *porcentaje de contribución promedio/desvío estándar* (tasa). Para cada especie se indica si su frecuencia de ocurrencia fue mayor en cultivos de soja (S) o en plantaciones de eucalipto (E) (Uso).

		Especie	contr.	tasa	Uso
Aves	bosque Atlántico	<i>Troglodytes aedon</i>	13,45	8,22	E
		<i>Buteo magnirostris</i>	4,56	4,61	E
		<i>Volantinia jacarina</i>	11,70	4,41	S
		<i>Turdus rufiventris</i>	10,01	3,46	E
		<i>Ammodramus humeralis</i>	11,22	3,35	S
	pampa Mesopotámica	<i>Ammodramus humeralis</i>	25,40	4,05	S
		<i>Zonotrichia capensis</i>	5,81	2,35	S
		<i>Tyrannus savana</i>	10,92	2,22	S
		<i>Patagioneas picazuro</i>	10,50	2,20	E
Hormigas	bosque Atlántico	<i>Solenopsis interrupta</i>	3,00	2,90	S
		<i>Ectatomma bruneum</i>	6,86	1,83	E
		<i>Camponotus rusticus</i>	1,15	1,64	E
		<i>Pheidole cornicula</i>	1,36	1,62	S
		<i>Atta sexdens</i>	5,43	1,50	S
		<i>Ectatomma edentatum</i>	4,00	1,46	S
		<i>Pyramica eggersi</i>	5,20	1,40	E
		<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	2,34	1,35	E
		<i>Paratrechina silvestrii</i>	3,61	1,33	E
		<i>Pogonomyrmex naegelli</i>	4,21	1,30	S
		<i>Mycetarotes parallelus</i>	3,08	1,27	E
		<i>Labidus praedator</i>	2,32	1,25	E
		<i>Mycocepurus goeldii</i>	2,21	1,18	E
		<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	3,18	1,14	S
		<i>Atta vollenweideri</i>	3,93	1,13	S

	pampa Mesopotámica	<i>Strumigenys lousiana</i>	7,27	5,00	E
		<i>Camponotus morosus</i>	4,06	2,03	S
		<i>Paratrechina silvestrii</i>	4,96	1,83	E
		<i>Wasmannia auropunctata</i>	5,59	1,77	E
		<i>Pheidole aberrans</i>	1,76	1,60	S
		<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	2,70	1,38	E
		<i>Camponotus cameranoi</i>	3,52	1,35	S
		<i>Camponotus punctulatus</i>	4,03	1,34	E
		<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	3,90	1,32	E
		<i>Camponotus leydigi</i>	2,13	1,27	E
		<i>Trachymyrmex cirratus</i>	2,14	1,27	S
		<i>Pogonomyrmex naegelli</i>	3,12	1,25	E
		<i>Wasmannia sulcaticeps</i>	1,68	1,17	E
		<i>Pachycondyla striata</i>	3,21	1,15	E

Con el escalamiento dimensional no métrico (NMDS) pudo visualizarse que las comunidades de aves (Figura 6.1a) y de hormigas (Figura 6.1b) se distribuyeron en cuatro grupos, correspondientes al efecto combinado del uso de la tierra y del contexto regional sobre la diversidad beta, sin diferencias aparentes en la dirección de los efectos de cada factor sobre los niveles del otro. Puede observarse también que la dispersión de los ensambles de aves en plantaciones de eucalipto de pampa Mesopotámica es aparentemente mayor que la de bosque Atlántico.



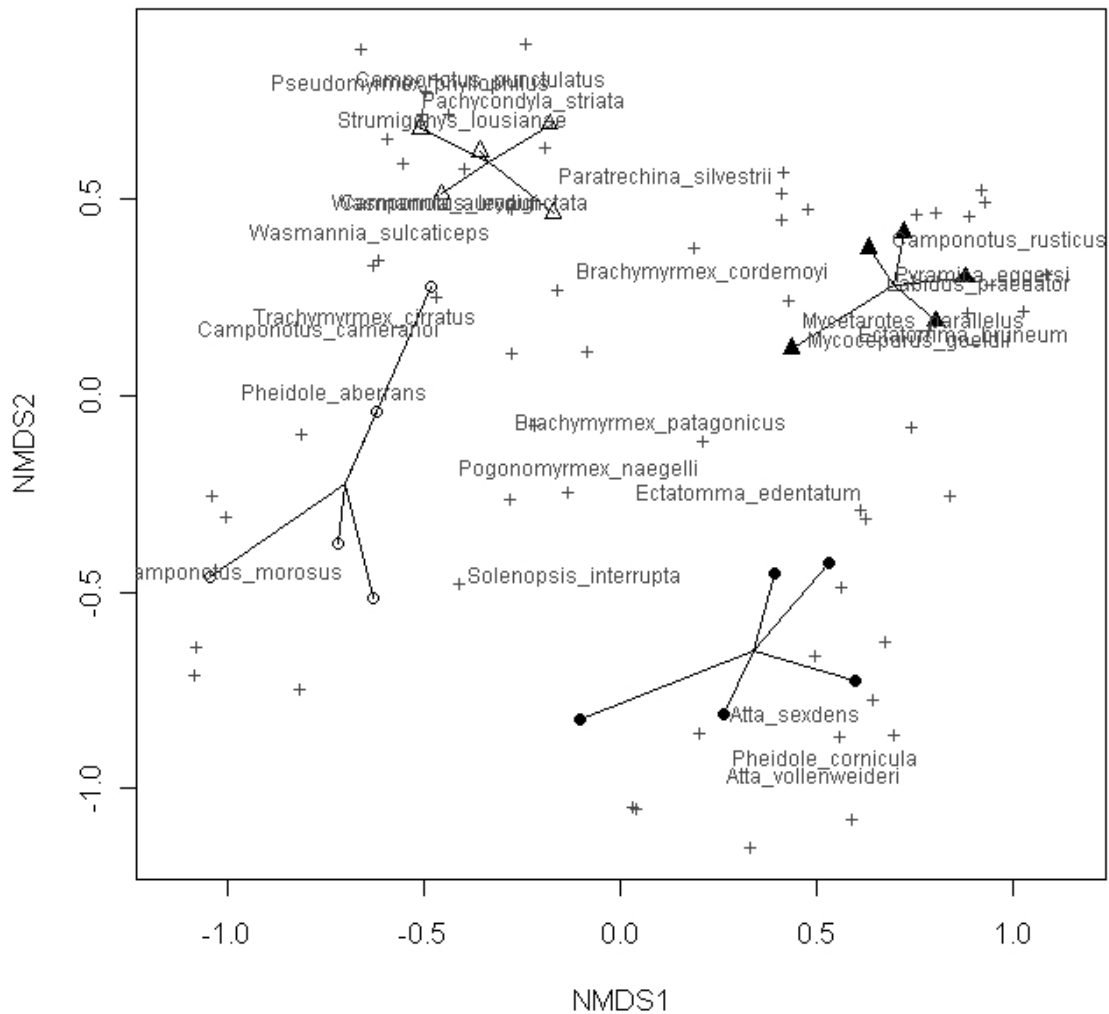


Figura 6.1. Escalamiento dimensional no métrico (NMDS) sobre las distancias (Bray-Curtis) entre las comunidades de (a) aves (stress= 11,19) y (b) hormigas (stress= 15,62): cultivos de soja: círculos; plantaciones de eucalipto: triángulos; pampa Mesopotámica: sin relleno; bosque Atlántico: con relleno. El efecto del contexto regional sobre la diferenciación taxonómica de aves quedó representado a lo largo del eje vertical (NMDS2), mientras que el efecto del uso de la tierra sobre el eje horizontal (NMDS1) (al revés en hormigas). Se representan los centroides de las especies (+) y el nombre de aquellas que en cada contexto regional discriminaron mejor entre usos de la tierra (Tabla 6.2). Las líneas representan las distancias de los sitios de estudio al centroide de cada tratamiento.

Los resultados del Capítulo 3 (*Abundancia y riqueza específica en usos de la tierra y contextos regionales contrastantes*) mostraron que la abundancia de aves fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja en bosque Atlántico, mientras que en pampa Mesopotámica la abundancia fue mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto; y que la riqueza de aves y hormigas fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja en bosque Atlántico. Por lo tanto, las diferencias de riqueza y abundancia entre tratamientos pudieron haber sido otra fuente de interacción en la diferenciación taxonómica de aves y hormigas.

Efectos del contexto regional y del uso de la tierra sobre la diversidad beta filogenética y funcional

Al igual que con el recambio de especies, se probó que la diversidad beta filogenética y funcional de las comunidades de aves y hormigas estuvo asociada al uso de la tierra y al contexto regional (PREDICCIÓN 6b,c). Este resultado sugiere que el ordenamiento de especies a escala local y regional estuvo relacionado con la posición de las especies en la filogenia así como con sus valores o estados para los rasgos funcionales estudiados. Los resultados del PERMANOVA, sin embargo, fueron diferentes según el índice de distancia filogenética y funcional utilizado. Se probaron efectos significativos del término de interacción utilizando como medida de distancia filogenética $MNTD_{phy}$ y Sor_{phy} en aves ($F= 16,7492$; $p= 0,0002$; $F= 8,4796$; $p= 0,0003$) y en hormigas ($F= 4,2932$; $p= 0,0119$; $F= 2,9718$; $p= 0,0158$), pero sólo en aves utilizando MPD_{phy} ($F= 2,3727$; $p= 0,0159$). La diferenciación filogenética de los ensamblajes de hormigas utilizando como distancia MPD_{phy} sólo estuvo afectada por el contexto regional ($F= 1,6681$; $p= 0,0460$). Se probaron efectos independientes del uso de la tierra y el contexto regional sobre la diferenciación funcional de los ensamblajes de hormigas utilizando MPD_{fx} (uso: $F= 2,0834$; $p= 0,0132$; región: $F= 2,2285$; $p= 0,0091$), $MNTD_{fx}$ (uso: $F= 21,6374$; $p= 0,0001$; región: $F= 23,9173$; $p= 0,0003$) y Sor_{fx} (uso: $F= 7,1451$; $p= 0,0003$; región: $F= 9,9583$; $p= 0,0001$) y sobre la diferenciación funcional de los ensamblajes de aves utilizando MPD_{fx} (uso: $F= 6,2241$; $p= 0,0001$; región: $F= 2,1031$; $p= 0,0313$). La diferenciación funcional de los ensamblajes de aves medida con $MNTD_{fx}$

y Sor_{fx} estuvo afectada por el término de interacción ($F= 13,0673$; $p= 0,0003$; $F= 9,0934$; $p= 0,0002$).

Todos los casos de efectos significativos del término de interacción (uso de la tierra x contexto regional) sobre la diferenciación filogenética o funcional de los ensamblajes estuvieron asociados a diferencias en la dispersión multivariada (excepto al utilizar la distancia MPD_{phy}). Esto significa que la magnitud de la diferenciación (filogenética o funcional) fue diferente entre los tratamientos. Los resultados de PERMDISP probaron que la dispersión multivariada (filogenética y funcional) fue mayor en plantaciones de eucalipto de pampa Mesopotámica que en plantaciones de bosque Atlántico. Además, utilizando como distancia $MNTD_{phy}$ se probó que la dispersión multivariada de los ensamblajes de aves fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja en pampa Mesopotámica; y mayor en cultivos de soja que en plantaciones de eucalipto, en bosque Atlántico (Tabla 6.3). El efecto del término de interacción sobre la diferenciación filogenética de los ensamblajes de aves medida con MPD_{phy} no estuvo asociada a diferencias en la dispersión entre tratamientos, sino a que en el estudio de los efectos simples con PERMANOVA no existieron efectos significativos del contexto regional sobre la diferenciación filogenética en cultivos de soja ($t= 1,1762$; $p= 0,2215$).

Tabla 6.3. Pruebas de homogeneidad de la dispersión multivariada entre tratamientos (Trat.) (E, plantaciones de eucalipto; S, cultivos de soja; C, pampa Mesopotámica; M, bosque Atlántico) para cada índice de distancia filogenético (X_{phy}) y funcional (X_{fx}): distancia pareada promedio (MPD), distancia promedio al taxón más cercano (MNTD) y proporción del largo de ramas compartido (Sor). Se muestran las distancias promedio al centroide de cada tratamiento, el error estándar, y para cada contraste el estadístico t y el p-valor de la prueba de significación obtenido por permutaciones. Se resaltan los contrastes que mostraron diferencias significativas ($p<0,05$).

Índice	Trat.	Distancia promedio al centroide	Error estándar	Contraste	t	p
MPD_{phy} (Aves)	EC	85,73	3,28	(EC, EM)	0,58	0,70
	EM	83,64	1,53	(EC, SC)	0,45	0,67
	SC	87,85	3,31	(EM, SM)	1,38	0,29
	SM	73,48	7,22	(SC, SM)	1,81	0,19
$MNTD_{phy}$ (Aves)	EC	27,67	4,39	(EC, EM)	4,05	0,01
	EM	9,51	0,92	(EC, SC)	3,17	0,02
	SC	13,08	1,38	(EM, SM)	3,64	0,01

MNTD _{phy} (Hormigas)	SM	20,82	2,97	(SC, SM)	2,36	0,06
	EC	23,81	3,18	(EC, EM)	3,34	0,01
	EM	37,53	2,61	(EC, SC)	0,83	0,46
	SC	29,80	6,50	(EM, SM)	0,63	0,61
	SM	31,62	8,93	(SC, SM)	0,17	0,85
Sor _{phy} (Aves)	EC	0,23	0,02	(EC, EM)	2,54	0,03
	EM	0,15	0,02	(EC, SC)	1,18	0,35
	SC	0,19	0,02	(EM, SM)	1,76	0,20
	SM	0,25	0,05	(SC, SM)	1,02	0,51
Sor _{phy} (Hormigas)	EC	0,20	0,01	(EC, EM)	4,19	0,01
	EM	0,26	0,01	(EC, SC)	1,16	0,33
	SC	0,24	0,03	(EM, SM)	0,58	0,48
	SM	0,25	0,02	(SC, SM)	0,32	0,79
MNTD _{fx} (Aves)	EC	0,52	0,14	(EC, EM)	2,59	0,02
	EM	0,17	0,02	(EC, SC)	2,20	0,08
	SC	0,22	0,03	(EM, SM)	1,17	0,25
	SM	0,23	0,03	(SC, SM)	0,41	0,75
Sor _{fx} (Aves)	EC	0,29	0,04	(EC, EM)	2,76	0,02
	EM	0,18	0,01	(EC, SC)	1,64	0,31
	SC	0,22	0,02	(EM, SM)	1,05	0,45
	SM	0,21	0,03	(SC, SM)	0,16	0,88

Correlación entre los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional

Se probó que la diversidades beta taxonómica, funcional y filogenética de aves y hormigas estuvieron significativamente correlacionadas entre sí en dos usos de la tierra y contextos regionales (Fig. 6.3, 6.4 y 6.5) (PREDICCIÓN 6d). Estos resultados sugieren que en el ordenamiento de las especies a escala local y regional estuvo asociado al ordenamiento de rasgos funcionales filogenéticamente conservados.

Las pruebas de correlación parciales indicaron que la diferenciación taxonómica-funcional (Tabla 6.4) y la diferenciación filogenética-funcional (Tabla 6.5) fueron significativas aún quitando los efectos de la diversidad beta filogenética y taxonómica, respectivamente. Estos resultados indican que la diferenciación taxonómica-funcional de los ensamblajes no estuvo totalmente determinada por la distribución filogenética de los rasgos estudiados, es decir que una proporción de la diferenciación entre los ensamblajes según estos rasgos no está filogenéticamente conservada; y que la

diferenciación filogenética-funcional no estuvo totalmente determinada por el cambio en la identidad de las especies, es decir que los cambios funcionales involucraron cambios filogenéticos profundos, más allá que cambios en los terminales.

La diferenciación taxonómica-filogenética de las comunidades de hormigas también fue significativa quitando los efectos de la diferenciación funcional, pero no así para las comunidades de aves. Excepto para la correlación entre la matriz de distancia taxonómica y la matriz de distancia filogenética calculada con MPD_{phy} , las otras dos correlaciones parciales no fueron significativas entre la diversidad beta taxonómica y filogenética de aves, utilizando como covariables las correspondientes matrices de distancias funcionales (Sor_{fx} , MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$). Estos resultados indican que la diferenciación taxonómica entre los ensambles de aves estuvo asociada a la conservación filogenética de los rasgos funcionales estudiados; mientras que en hormigas, la diversidad beta taxonómica involucró cambios filogenéticos más allá de la conservación de los rasgos funcionales estudiados.

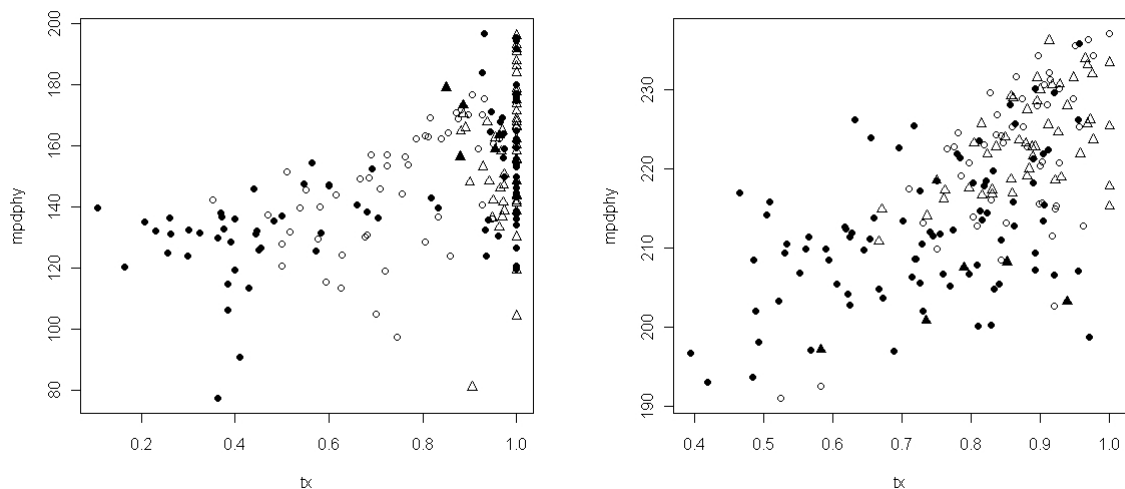
Tabla 6.4. Pruebas de correlación entre la diversidad beta taxonómica (Tx) y la diversidad beta funcional (Sor_{fx} , MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$) y filogenética (Sor_{phy} , MPD_{phy} , $MNTD_{phy}$) de aves y hormigas. Se indica el índice de correlación y el nivel de significación de la prueba entre paréntesis. También se muestran las pruebas de correlaciones parciales (cor.parcial), utilizando como covariable las matrices de distancias filogenéticas o funcionales, en cada caso.

	Tx Aves	cor.parcial	Tx Hormigas	cor.parcial
Sor_{fx}	0,9265 (0,001)	0,7184 (0,001)	0,6844 (0,001)	0,1358 (0,03)
MPD_{fx}	0,826 (0,001)	0,7489 (0,001)	0,5343 (0,001)	0,2936 (0,002)
$MNTD_{fx}$	0,9128 (0,001)	0,7076 (0,001)	0,688 (0,001)	0,1449 (0,035)
Sor_{phy}	0,8433 (0,001)	0,112 (0,063)	0,7787 (0,001)	0,5228 (0,001)
MPD_{phy}	0,5378 (0,001)	0,1325 (0,043)	0,629 (0,001)	0,4766 (0,001)
$MNTD_{phy}$	0,8161 (0,001)	-0,0154 (0,598)	0,8055 (0,001)	0,5891 (0,001)

Tabla 6.5. Pruebas de correlación entre la diversidad beta filogenética y funcional de aves y hormigas utilizando las matrices de distancias construidas con índices análogos (Sor_{phy}/Sor_{fx} , MPD_{fx}/MPD_{phy} , $MNTD_{fx}/MNTD_{phy}$). Se indica el índice de correlación y el nivel de significación de la prueba entre paréntesis. También se muestran las pruebas de correlaciones parciales (*cor.parcial*), utilizando como covariable la matriz de distancias taxonómicas (Bray-Curtis).

	Aves	<i>cor.parcial</i>	Hormigas	<i>cor.parcial</i>
Sor_{fx-phy}	0,8894 (0,001)	0,5343 (0,001)	0,8156 (0,001)	0,6178 (0,001)
MPD_{fx-phy}	0,5772 (0,001)	0,2799 (0,006)	0,5453 (0,001)	0,3183 (0,002)
$MNTD_{fx-phy}$	0,8971 (0,001)	0,6447 (0,001)	0,7886 (0,001)	0,5451 (0,001)

Al examinar la distribución de los pares de ensamblajes en los espacios definidos por la diversidad beta taxonómica-funcional (Fig. 6.3), taxonómica-filogenética (Fig. 6.4) y filogenética-funcional (Fig. 6.5) puede visualizarse una tendencia donde la diferenciación es menor entre ensamblajes que comparten el uso de la tierra y el contexto regional; intermedia entre ensamblajes con el mismo uso de la tierra pero diferente contexto regional (esto parece más claro entre las comunidades de aves, pero no entre las comunidades de hormigas); y mayor entre ensamblajes que no comparten ni uso de la tierra ni contexto regional.



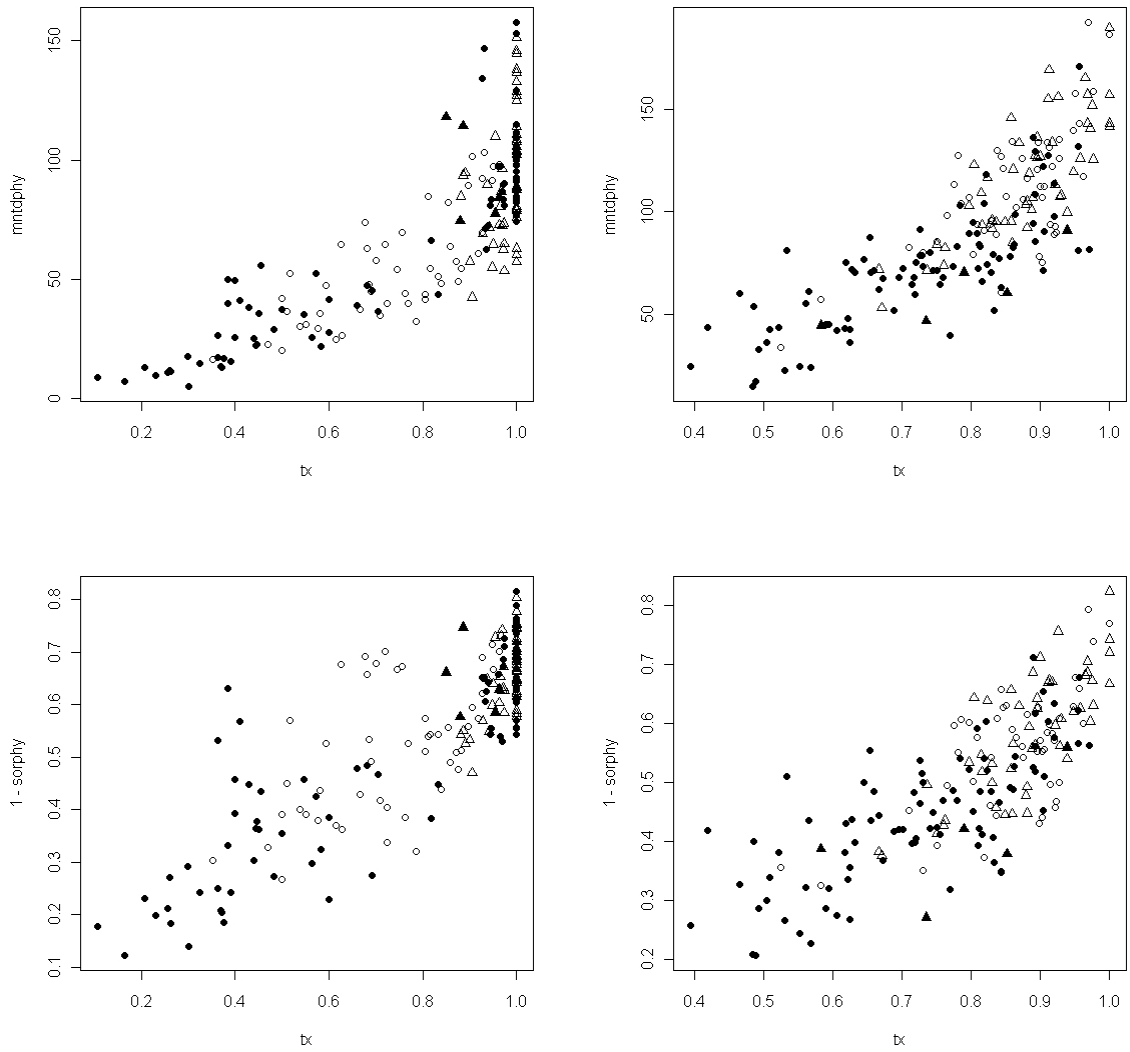
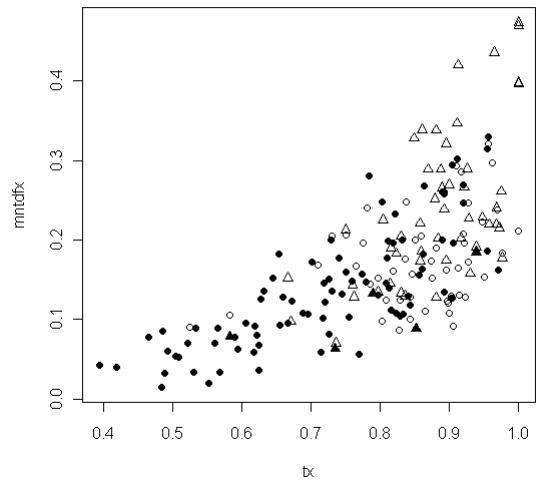
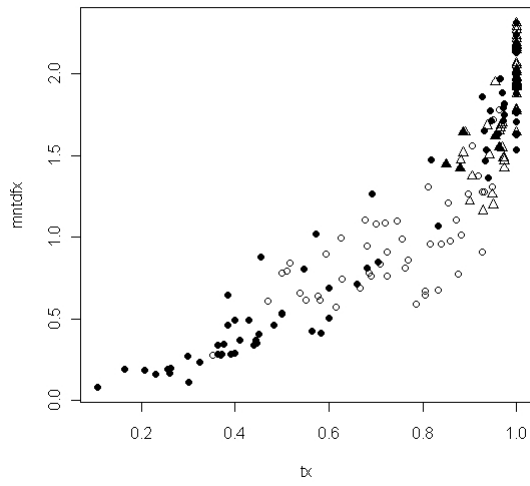
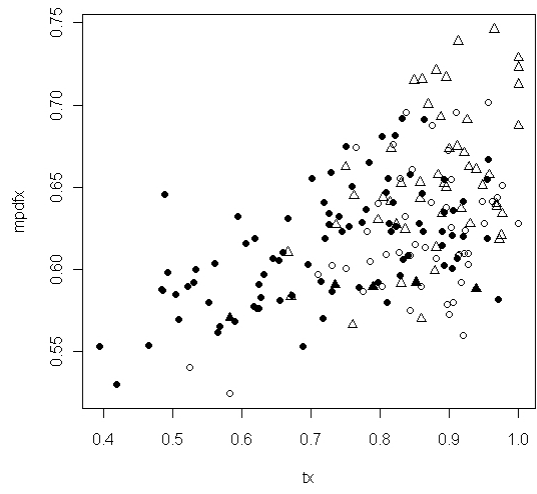
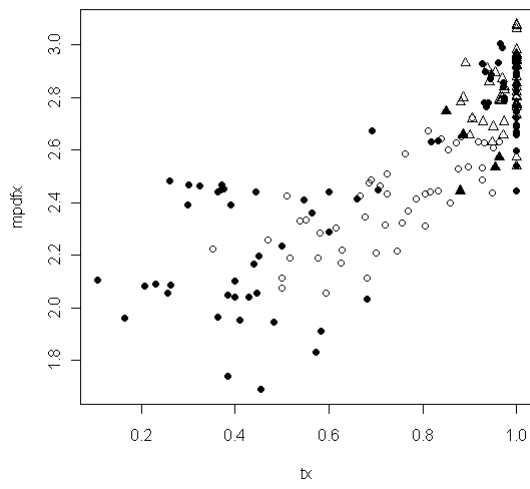


Figura 6.3. Diferenciación taxonómica (tx)-funcional (Sor_{fx} , MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$) entre todos los pares de ensamblajes de aves (izq.) y hormigas (der.). Círculo: mismo uso de la tierra; triángulo: distinto uso de la tierra; relleno: mismo contexto regional; sin relleno: distintos contextos regionales.



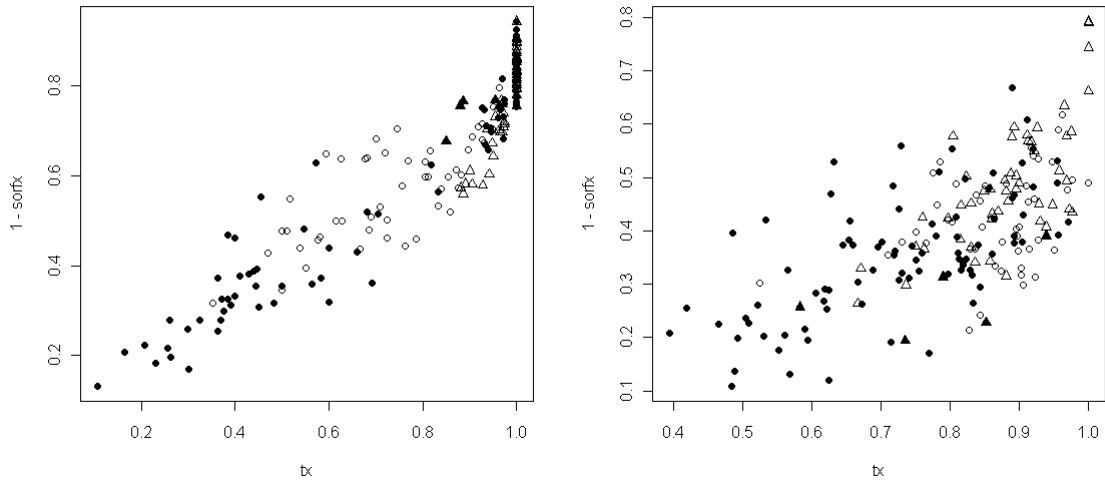
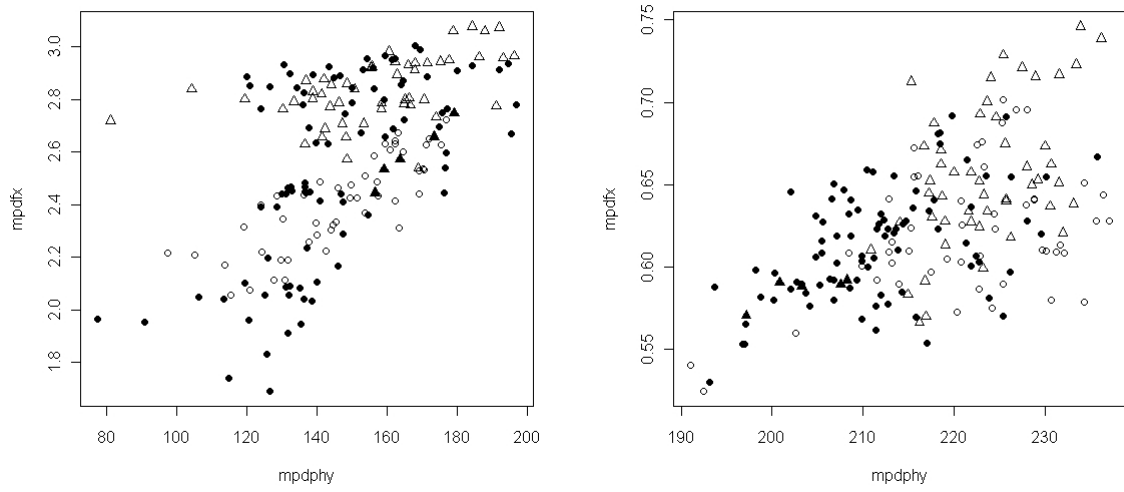


Figura 6.4. Diferenciación taxonómica (tx)-filogenética (Sor_{phy} , MPD_{phy} , $MNTD_{phy}$) entre todos los pares de ensamblajes de aves (izq.) y hormigas (der.). Círculo: mismo uso de la tierra; triángulo: distinto uso de la tierra; relleno: mismo contexto regional; sin relleno: distintos contextos regionales.



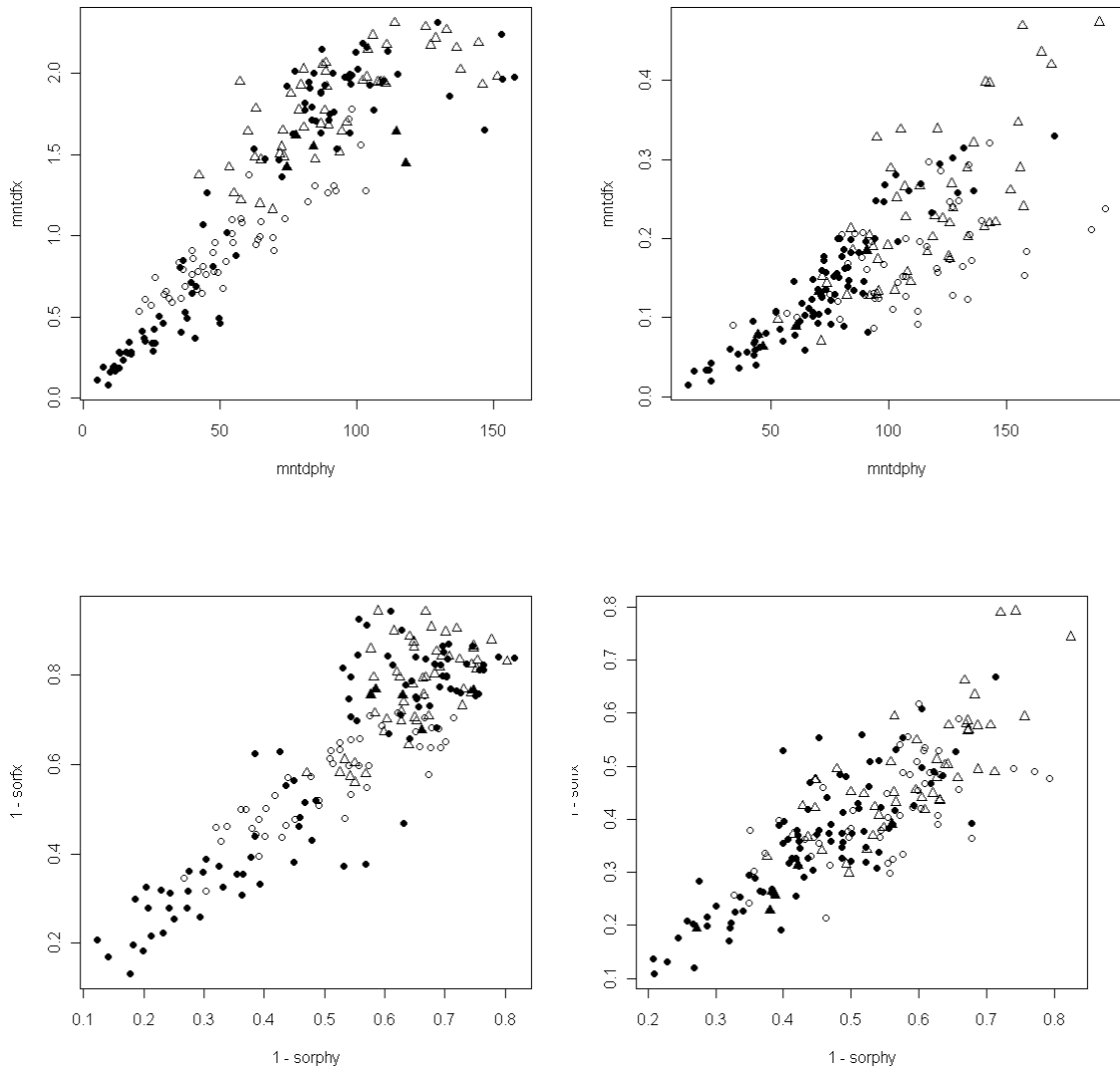


Figura 6.5. Diferenciación filogenética (Sor_{phy} , MPD_{phy} , $MNTD_{phy}$)-funcional (Sor_{fx} , MPD_{fx} , $MNTD_{fx}$) entre todos los pares de ensamblajes de aves (izq.) y hormigas (der.). Círculo: mismo uso de la tierra; triángulo: distinto uso de la tierra; relleno: mismo contexto regional; sin relleno: distintos contextos regionales.

Señal filogenética de rasgos funcionales

Todos los rasgos estudiados en hormigas estuvieron altamente conservados, ($D_{obs} < 1$; $D_{obs} \leq 0$), excepto la utilización del pastizal como tipo de hábitat (HAB:PAS) que resultó moderadamente conservado ($D_{obs} < 1$; $D_{obs} > 0$) (Tabla 6.6). Entre los rasgos

de aves, la dieta tipo aves de presa (DIE:PRE), tipo frugívora-granívora (DIE:FGR) e insectívora (DIE:INS), el estatus migratorio (MIG), el tamaño corporal (TAM) y la utilización de los estratos de forrajeo alto (EST:ALT) y bajo (EST:BAJ) estuvieron altamente conservados ($(D_{obs} < 1; D_{obs} \leq 0)$) (Tabla 6.6). Eso significa que la similitud fenotípica para esos rasgos estuvo asociada con el grado de parentesco entre las especies (PREDICCIÓN 6e).

Tabla 6.6. Pruebas de conservación filogenética para los rasgos funcionales (binarios) de las especies de aves y hormigas. Los rasgos están ordenados en forma creciente del estadístico D calculado (D_{obs}), es decir en orden decreciente del grado de conservación filogenética; $p(D_{obs} < 1)$ es el nivel de significación para la prueba que el rasgo estuvo aleatoriamente distribuido en la filogenia, y $p(D_{obs} > 0)$ para la prueba que el rasgo no estuvo distribuido según un modelo de evolución browniano. Se resaltan los rasgos filogenéticamente conservados según estas pruebas.

	Rasgo	D_{obs}	$P(D_{obs} < 1)$	$p(D_{obs} > 0)$
Aves	DIE:PRE	-1,01	0	0,9
	DIE:FGR	-0,39	0	0,776
	MIG	-0,08	0,015	0,563
	TAM	0,03	0,007	0,493
	EST:ALT	0,03	0,001	0,503
	EST:BAJ	0,19	0,003	0,365
	DIE:INS	0,37	0,013	0,227
	DIE:OMN	0,58	0,132	0,156
	SEN	0,72	0,129	0,065
	AMT	0,97	0,441	0,009
	HAB:BOS	1,04	0,531	0,008
	HAB:PAS	1,13	0,662	0,005
	POT	1,21	0,789	0
	AUH	1,40	0,868	0,002
	Hormigas	GRF:HCS	-4,76	0
GRF:SP		-2,64	0	0,989
GRF:DD		-2,57	0	0,985
GRF:SC		-2,04	0	0,999
DIE:VF		-1,56	0	0,999
GRF:GM		-1,41	0	1
GRF:C		-1,34	0	0,932
GRF:O		-1,05	0	0,966
DIE:FG		-0,94	0	0,999
GRF:TCS		-0,82	0	0,999

TAM:PEQ	-0,63	0	0,988
DIE:DEPG	-0,35	0	0,841
DIE:GRV	-0,27	0,002	0,694
TAM:GRA	-0,17	0	0,74
DIE:DEPE	-0,07	0	0,585
HAB:BOS	0,27	0	0,169
TAM:MED	0,40	0,003	0,2
HAB:PAS	0,73	0,02	0,002

DISCUSIÓN

El ordenamiento de especies a escala local y regional

La diferenciación taxonómica de los ensamblajes de aves y hormigas estuvo asociada al uso de la tierra y al contexto regional (PREDICCIÓN 6a). Este resultado fue consistente con la hipótesis que la distribución de las especies responde a un ordenamiento tanto a escala local como regional, en relación a la respuesta de las especies en tiempos ecológicos (adaptaciones al uso de nicho ecológico) y en tiempos evolutivos (adaptaciones del pool regional a la historia ambiental de la región) (Ricklefs 2008). La existencia de un efecto combinado del hábitat local y regional sobre los patrones de diversidad beta sugiere que los efectos de la alteración del hábitat sobre la biodiversidad deben ser interpretados en función del contexto regional donde ocurren. Allen & O'Connor (2000) sugirieron que la composición de las comunidades de aves en el norte de Estados Unidos resultaba de una interacción entre el uso de la tierra y el contexto regional, a tal punto que los efectos de la intensificación del uso de la tierra (agricultura, forestación, urbanización) sobre la composición eran equiparables en extensión y magnitud a los efectos climáticos y geomorfológicos de la región. En ese trabajo se sugirió que el efecto del reemplazo del hábitat sobre las condiciones locales del hábitat dependía del contexto regional. Los autores señalaron que esto había ocurrido debido a que el clima de las distintas regiones había determinado el tipo y la intensidad de las actividades humanas que se podían desarrollar y, en consecuencia, la

capacidad de las especies nativas o introducidas para ocuparlos. En insectos, por ejemplo, se ha señalado que la composición de los ensambles está determinada en principio por las condiciones de temperatura y humedad dadas por cada bioma; luego por la topografía, estructura y química del suelo, la exposición a los vientos; y finalmente por el efecto de los disturbios naturales (fuego, tormenta, sequías, inundaciones) y antrópicos (reemplazo del hábitat) que pueden alterar significativamente las condiciones del hábitat local (Schowalter 2006). Respecto a procesos del ecosistema, se ha planteado que la implantación de sistemas forestales en áreas originalmente boscosas (actualmente sometidas a deforestación) podría constituirse en una herramienta útil para la regulación hidrológica de cuencas, minimizando el riesgo de inundación; mientras que en contextos naturalmente dominados por pastizales, la forestación provocaría la evapotranspiración de agua que de otra manera alcanzaría ríos y acuíferos (Jobbágy et al. 2006).

Al estudiar las fuentes de interacción multivariada, se mostró que el grado de diferenciación (taxonómico, filogenético y funcional) entre las comunidades presentes en plantaciones de eucalipto fue mayor en el contexto regional donde habría tenido un mayor contraste con el ambiente natural. Los resultados del análisis de homogeneidad de la dispersión multivariada (PERMDISP) mostraron que, para algunos de los índices utilizados (i.e. Bray-Curtis, MNTD, Sor), en pampa Mesopotámica las plantaciones de eucalipto tuvieron una diferenciación taxonómica y funcional (para aves) y filogenética (para aves y hormigas) significativamente mayor de la que ocurrió en plantaciones de eucalipto de bosque Atlántico. En consecuencia, se sugiere que los mecanismos que determinaron la composición taxonómica, filogenética y funcional de aves y hormigas en plantaciones de eucalipto estuvieron más relajados en pampa Mesopotámica, resultando en comunidades menos convergentes que las de bosque Atlántico. No se observaron este tipo de diferencias entre los cultivos de soja.

Además, en pampa Mesopotámica también se mostró que utilizando $MNTD_{phy}$ como distancia filogenética, la dispersión en plantaciones de eucalipto fue mayor que en cultivos de soja, sugiriendo que la magnitud de la diferenciación filogenética de aves fue mayor en el uso de la tierra de mayor contraste relativo con el pastizal. Esto es consistente con los resultados presentados en el capítulo previo, donde se sugirió que, o bien la intensidad del filtrado ambiental fue mayor dentro de los cultivos, o bien la

diferenciación de nicho fue mayor dentro de las plantaciones, ya que el grado de parentesco (medido con el mismo tipo de índice, MNTD) dentro de cultivos de soja había sido mayor que en plantaciones de eucalipto.

Por otra parte, los resultados de SIMPER mostraron que la composición de las especies no fue una fuente de interacción, ya que solo en algunos casos particulares (entre las comunidades de hormigas), las especies que mejor discriminaron entre usos de la tierra fueron más abundantes en uno u otro uso de la tierra según el contexto regional. Estos resultados son consistentes con la ausencia aparente de diferencias en la dirección de los efectos en los ordenamientos dimensionales no métricos.

El uso de la tierra y el contexto regional también tuvieron efectos sobre los patrones de diversidad beta filogenética y funcional (PREDICCIÓN 6b, c), indicando que el ordenamiento de especies en el espacio ecogeográfico y en el espacio de nicho involucró la diferenciación funcional de los ensamblajes, así como cambios en su grado de parentesco. Estos resultados sugieren que la composición filogenética y funcional de las comunidades estuvo determinada tanto por factores locales como regionales. Por ejemplo, Kennedy et al. (2010) mostraron que la composición de las comunidades de aves dentro de fragmentos de bosque estuvo relacionada con variables a escala del paisaje, y que las especies portaron rasgos funcionales (e.g. tipo de dieta, estrato de forrajeo y de anidamiento, asociación a distintos tipos de hábitats) que les permitían utilizar los recursos presentes en la matriz antrópica (Kennedy et al. 2010). También se ha mostrado que la composición de las comunidades en hábitats modificados por agricultura, no sólo estuvo determinada por el hábitat local, sino también por la cercanía a remanentes de ambiente natural, desde los cuales arriban especies con una combinación particular de rasgos ecológicos (Tschardt et al. 2008). Utilizando herramientas de la filogenética de comunidades, Fine & Kembel (2011) mostraron que la diversidad beta filogenética entre las comunidades de árboles en Amazonas estuvo determinada por factores locales y regionales sugiriendo que tanto la especialización al hábitat (en su caso, tipo de suelo) como la historia biogeográfica de las especies determinaron la estructura de los ensamblajes estudiados.

En esta Tesis no se estudió el comportamiento temporal de la diferenciación filogenética y funcional, y por lo tanto no se evaluó la existencia de un proceso de

homogeneización biológica. Sin embargo, permite documentar como antecedente la existencia de efectos del contexto regional en la diferenciación taxonómica, filogenética y funcional de los ensamblajes de aves y hormigas en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto, donde no fueron registradas especies introducidas o invasoras. Estudios previos han señalado que la intensificación en el uso de la tierra estuvo relacionado con una disminución de la diversidad funcional en distintos tipos de organismos, tales como plantas (Laliberté et al. 2010), aves (Petchey et al. 2007, Devictor et al. 2007, Devictor et al. 2008) y mamíferos (Flynn et al. 2009), dando lugar al proceso de homogeneización funcional de la biota a gran escala. En la medida que este proceso involucra especies cercanamente emparentadas, la homogeneización funcional de la biota estará acoplada a una homogeneización filogenética, es decir el aumento del grado de parentesco entre ensamblajes inicialmente diferenciados (Olden et al. 2004). Por ejemplo, Winter et al. (2009) sugirieron que en la homogeneización filogenética de los listados florísticos a lo largo de Europa estuvo determinada por la extinción e invasión de especies durante los últimos 500 años; y que estos procesos involucraron respuestas a disturbios ambientales antrópicos y naturales que no están aleatoriamente distribuidas en la filogenia. En consecuencia, la diferenciación filogenética-funcional de ensamblajes que ocupan el mismo uso de la tierra en distintos biomas podría ser un patrón transitorio que, ante la invasión o introducción de especies mejor adaptadas a utilizar ambientes antrópicos, podría ir disminuyendo en el tiempo. Incluso, dado que en cada contexto regional los patrones de diversidad beta correspondieron a las predicciones del ordenamiento de especies (ver Capítulo 3), se espera que si la composición de una comunidad es afectada por la llegada de especies invasoras competitivamente superiores, sea poco probable la recolonización por dispersión de especies propias del pool regional (Chase et al. 2005).

Acoplamiento de los patrones de diversidad beta taxonómica, filogenética y funcional

La diferenciación taxonómica de las comunidades de aves y hormigas estuvo acoplada con su diferenciación filogenética y funcional (PREDICCIÓN 6d). Estos resultados sugieren que el recambio taxonómico en dos usos de la tierra y contextos regionales, fue el resultado de un ordenamiento de especies a escala local y regional,

que involucró rasgos funcionales filogenéticamente conservados. La ocurrencia de señal filogenética para algunos de los rasgos funcionales estudiados permite sugerir que la relación entre los patrones de diversidad beta taxonómica con los patrones de diversidad filogenética y funcional estuvo mediada por una correlación entre la similitud funcional y el grado de parentesco de las especies (PREDICCIÓN 6e). La asociación entre los patrones de diversidad beta taxonómica-filogenética y/o taxonómica-funcional ha sido mostrada en otros trabajos a gran escala. Utilizando datos del programa de monitoreo de aves en Francia, Devictor et al. (2010) mostraron que los patrones de diversidad beta taxonómico, filogenético y funcional de las comunidades estuvieron positivamente correlacionados entre sí, sugiriendo su utilización como herramientas para la delimitación de zonas de transición entre regiones con distintos pools de especies, y composiciones filogenéticas y funcionales; sin embargo, advirtieron que la diversidad beta por sí misma no es informativa respecto a la diversidad taxonómica, filogenética o funcional presente en un área determinada (i.e. diversidad gama). Con la misma base de datos, Meynard et al. (2011) mostraron que los patrones de diferenciación taxonómica, filogenética y funcional de los ensamblajes de aves estuvieron acoplados a lo largo de ambientes heterogéneos en cuanto a la configuración del paisaje, la topografía y la productividad primaria; mientras que estuvieron desacoplados en ambientes climáticamente homogéneos, donde el recambio filogenético y funcional entre las comunidades fue mayor que el recambio de especies. Los autores especularon que estas diferencias podrían haber ocurrido porque en áreas con clima poco variables pero topográficamente heterogéneas, las barreras para la dispersión podrían haber afectado diferencialmente a los grupos funcionales (asumiendo conservación filogenética de nicho). Por su parte, Swenson (2011) mostró que en bosques tropicales del oeste de India, la diversidad beta taxonómica y filogenética de las comunidades de árboles estuvieron similarmente asociadas a un gradiente de precipitación media anual.

Los resultados de las correlaciones entre las matrices de distancia permitieron observar que el acoplamiento entre el recambio taxonómico, filogenético y funcional fue mayor entre los ensamblajes de aves que entre los ensamblajes de hormigas. Incluso en el caso de las hormigas, los patrones de diversidad beta no estuvieron igualmente afectados por el uso de la tierra y el contexto regional; por ejemplo, utilizando como distancia MPD_{phy} sólo se mostraron efectos significativos del contexto regional,

mientras que utilizando la distancia MPD_{fx} y la distancia Bray-Curtis se observaron efectos significativos de ambos factores. Sin embargo, esto podría deberse a que el índice de distancias pareadas promedio (MPD) sería menos efectivo que *Phylosor* o el índice de distancias promedio al taxón más cercano (MNTD) para capturar la asociación entre los patrones de diversidad beta filogenética y funcional, aún en presencia de una moderada señal filogenética de los rasgos funcionales (Swenson 2011). De hecho, las correlaciones entre MPD_{fx-phy} , fueron menores que sus contrapartes utilizando MNTD o *PhyloSor*, tanto para aves como para hormigas. Entre las comunidades de hormigas la correlación entre el recambio taxonómico y filogenético aún fue significativa luego de quitar los efectos de las distancias funcionales, indicando que el recambio de especies en los ensamblajes de hormigas no estuvo dado únicamente por diferencias en los rasgos filogenéticamente conservados estudiados, sino por alguna otra característica distribuida no aleatoriamente en la filogenia. Entre las aves, esto también se observó para la correlación entre la matriz de distancias Bray-Curtis y la matriz de distancias MPD_{phy} , utilizando como covariable la matriz de distancias MPD_{fx} , aunque en este caso podría deberse a la menor capacidad del índice de distancia filogenética pareada para representar la señal filogenética de rasgos funcionales.

CONCLUSIONES

Hasta mi conocimiento, en esta Tesis se ha analizado por primera vez bajo un diseño factorial el efecto de dos factores de agrupación sobre la diversidad beta taxonómica, funcional y filogenética, así como su acoplamiento a escala local y regional. Este enfoque constituye un aporte novedoso para el estudio del origen y el mantenimiento de la diversidad biológica en ambientes modificados.

El estudio simultáneo de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades presentes en dos usos de la tierra y dos contextos regionales ha permitido durante este capítulo explorar la naturaleza de las respuestas biológicas a

cambios antrópicos ocurridos en distintas eco-regiones. Los patrones de diversidad beta taxonómica observados fueron consistentes con la existencia de un ordenamiento de especies que ocurre en el hábitat local y regional, determinado por adaptaciones biológicas filogenéticamente conservadas dentro de cada pool regional.

CONSIDERACIONES FINALES

La ecología de comunidades en el siglo XXI

Durante la primer década del segundo milenio la teoría ecológica ha iniciado un proceso de síntesis con el objetivo de establecer cuáles son las regularidades detrás del ensamblado de las comunidades. Esto es, una década más tarde que Lawton (1999) argumentara que la ecología de comunidades carece intrínsecamente de leyes y reglas generales (ver revisión en Jaksic & Marone 2007), los ecólogos han comenzado a construir un marco capaz de integrar escalas, conceptos y herramientas de estudio de modo de reducir la “confusión” que genera estudiar sistemas con un nivel de contingencia tan alto como una comunidad (Lawton 1999).

En analogía con la Teoría Sintética de la Evolución, Vellend (2010) ha sintetizado la diversidad de procesos que determinan la estructura de una comunidad clasificándolos en cuatro tipos: selección, en relación a los postulados de la teoría de nicho (Hutchinson 1957, MacArthur 1958); dispersión, en relación a los postulados de la teoría de metacomunidades (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005); especiación, en relación al efecto de los pooles regionales como determinantes de las comunidades locales (Ricklefs 1987); deriva, en relación a los postulados de la teoría neutral unificada de la ecología (Hubbell 2001). La propuesta de Vellend (2010) fue articular estos procesos en una teoría general de la ecología de comunidades, estableciendo que: *“las especies son añadidas a las comunidades por especiación y dispersión; y luego, la*

abundancia relativa de estas especies es afectada por deriva y selección, así como por dispersión, impulsando la dinámica de la comunidad”, aunque el modo en que estos procesos interactúan entre sí dependerá de las condiciones que presente cada sistema en particular.

Desde un punto de vista metodológico, la ecología de comunidades ha incorporado durante la última década un conjunto de procedimientos diseñados para obtener información a partir de los caracteres funcionales de las especies y de su grado de parentesco (Pausas & Verdú 2010). Por lo tanto, el estudio de la biodiversidad ya no está restringido a analizar cómo están distribuidas las especies en el ambiente, sino que se ha ampliado a conocer cómo están distribuidas sus características funcionales y sus relaciones de parentesco, constituyendo nuevos enfoques para la biología de la conservación. Conociendo la composición funcional y la distribución filogenética de las especies dentro de una comunidad, la ecología de comunidades ha desarrollado modelos heurísticos para la inferencia de mecanismos de ensamble en ambientes naturales y antropizados (Emerson & Gillespie 2008, Mouchet et al. 2010). En 2010 y 2011 se han publicado los primeros trabajos que contemplan simultáneamente tres aspectos de la diversidad beta (i.e. taxonómico, funcional y filogenético) y en estudiar su acoplamiento en respuesta a factores ambientales a distintas escalas (Devictor et al. 2010, Meynard et al. 2011, Stegen & Hurlbert 2011).

Perspectivas de esta Tesis

En sintonía con estos nuevos marcos de interpretación y metodologías, en esta Tesis se han abordado temas de vanguardia dentro de la ecología de comunidades, constituyendo un aporte para el desarrollo de una teoría que unifique los procesos que determinan la composición de las comunidades y, por lo tanto, de su variación en el espacio y en el ambiente. Como un aporte al estudio empírico de metacomunidades no controladas experimentalmente y de organismos terrestres de dispersión activa, se mostró que los patrones de diversidad beta en pampa Mesopotámica y bosque Atlántico fueron consistentes con las predicciones del modelo de ordenamiento de especies, ya que estuvieron determinados por el efecto de factores locales relacionados con la teoría

de nicho (representados por los efectos del uso de la tierra), sin aportes significativos de la dispersión de las especies (representado por el efecto de la distribución espacial de los sitios de estudio); y se sugirió que este ordenamiento estuvo asociado al grado de contraste entre el uso de la tierra y el ambiente natural de la región, afectando la utilización del hábitat por parte de aves y hormigas en términos de riqueza específica y/o abundancia (Capítulo 3). Luego, examinando la agrupación fenotípica para ciertos rasgos funcionales, se mostró que el filtrado ambiental explicaría la coocurrencia de especies fenotípicamente similares en la mayoría de los sitios de estudio y, en consistencia con el modelo de ordenamiento de especies a escala de la metacomunidad, en cada contexto regional se mostró la convergencia del valor o estado de diferentes rasgos funcionales según el uso de la tierra (Capítulo 4). Luego, examinando la representación de nodos a lo largo de las filogenias en cada sitio de estudio, se infirió que el filtrado ambiental fue más frecuente que la diferenciación de nicho como mecanismo de ensamble, aunque éstos habrían actuado a escalas filogenéticas diferentes. Estudiando la distribución filogenética de las especies no sólo se mostró que las abundancias relativas de los nodos fueron diferentes en cada uso de la tierra, sino que también se identificaron nodos donde estarían conservadas las respuestas al grado de contraste entre el uso de la tierra y el ambiente natural de cada región (Capítulo 5). Por lo tanto, si bien los mecanismos de ensamble habrían sido similares en ambos contextos regionales, la respuesta (taxonómica, funcional y filogenética) de las comunidades al uso de la tierra fue diferente en pampa Mesopotámica y en bosque Atlántico. Finalmente, con un diseño de muestreo simple se mostraron efectos del hábitat local y del hábitat regional sobre los patrones de diferenciación biológica, sugiriendo que en el sistema de estudio las especies se distribuyeron en el ambiente en función de sus adaptaciones al espacio de nicho ecológico (ordenamiento en el hábitat local) y al espacio ecogeográfico de la región (ordenamiento en el hábitat regional) (Ricklefs 2004, 2008) (Capítulo 6). El estudio del acoplamiento de la diversidad beta taxonómica, funcional y filogenética permitieron sugerir que en esos ordenamientos estuvieron implicados rasgos funcionales filogenéticamente conservados en el pool de especies muestreadas.

Esta tesis constituye un aporte para el conocimiento del efecto sobre las comunidades biológicas de los mismos usos de la tierra presentes en distintos contextos

regionales. La homogeneización del paisaje antrópico ha sido señalada como una de las mayores causas de pérdida de la biodiversidad (Benton 2003). En particular, el cultivo de la soja y la forestación con eucalipto y otras especies exóticas son usos de la tierra que se extienden en el territorio argentino y países limítrofes, atravesando ecorregiones y reemplazando distintos tipos de ambiente natural (Aizen et al. 2009, Vega et al. 2009). Los resultados de esta Tesis sugieren que el efecto del hábitat local sobre los distintos aspectos de la diferenciación de las comunidades (taxonómico, funcional, filogenético) deben ser tenidos en cuenta en función del contexto regional donde ocurren, ya que los pools regionales interactuaron de diferentes modos con los mismos usos de la tierra. De esta manera, la magnitud del impacto negativo de un determinado uso de la tierra sobre distintos componentes de la biodiversidad dependerá del contexto regional; y por lo tanto permite jerarquizar los usos de la tierra en relación a la magnitud del impacto dentro de cada bioma. En economías basadas en actividades humanas que requieren grandes extensiones de espacios para su desarrollo (i.e., agricultura, ganadería), aportes como el de esta tesis constituyen una herramienta valiosa para realizar ordenamientos territoriales más compatibles con la conservación de la biodiversidad. Algunos de los cuestionamientos que surgen de esta Tesis es cómo se extienden los resultados presentados a sistemas más amplios, incluyendo otros usos de la tierra, contextos regionales y organismos; cuál es la dinámica temporal de los patrones descriptos y cómo se verían afectado el acoplamiento de la diversidad beta taxonómica, funcional y filogenética por la ocurrencia de especies invasoras.

A pesar de reconocer que los procesos a escala local afectan la estructura de las comunidades, Ricklefs (2008) ha desafiado la ecología de comunidades proponiendo que lo que los ecólogos llaman comunidad no es una entidad natural, sino el solapamiento en un sitio geográfico de poblaciones distribuidas en un área mayor, de modo que *“la distribución regional de las especies es biológicamente más fundamental que la coexistencia de muchas especies en un punto”*. De algún modo, esta sentencia revitaliza la dicotomía entre las comunidades “gleasonianas”, donde los ensamblajes son entendidos como el solapamiento de respuestas individuales de las especies a las condiciones ambientales (Gleason 1926), y las comunidades “clementsianas”, donde las comunidades son entidades naturales compuestas por especies interdependientes y que se organizan siguiendo algún principio general. Más allá del debate respecto a la

coherencia o la integridad de la comunidad como objeto de estudio, las propiedades de las comunidades son un tema de interés central para la ecología de la conservación y el estudio de la interdependencia de procesos que ocurren a escala local y regional parece mucho más productivo que la discusión del concepto de comunidad (Brooker 2009). En ese sentido, el desarrollo de esta Tesis ha mostrado que es innecesario el abandono del ensamble como unidad de observación, ya que este fue compatible con el estudio de la respuesta de las especies al hábitat local y regional.

LITERATURA CITADA

- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (2000). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A. & Dondo, M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecol. Austral*, 19, 45-54.
- Allen, A.P. & O'Connor, R.J. (2000). Interactive effects of land use and other factors on regional bird distributions. *J. Biogeogr.*, 27, 889-900.
- Andersen, A.N. (1991). Sampling communities of ground foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Aust. J. Ecol.*, 16, 273-279.
- Andersen, A.N. (1992). Regulation of 'momentary' diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *Am. Nat.*, 140, 401-420.
- Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *J. Biogeogr.*, 22, 15-29.
- Andersen, A.N. & Majer, J.D. (2004). Ants show the way down under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontier in Ecology and Environment*, 2, 291-298.
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.*, 26, 32-46.
- Anderson, M.J. (2003). DISTLM forward: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model using forward selection. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J. (2004). PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J. (2005). PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62, 245-253.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecol. Lett.*, 14, 19-28.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol. Lett.*, 9, 683-693.
- Baiser, B. & Lockwood, J.L. (2011). The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecol. Biogeogr.*, 20, 134-144.
- Baker, A.J. & Pereira, S.L. (2009). Ratites and tinamous (Paleognathae). En: Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*. Oxford University Press
- Baldi, G.; Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. (2006). Fragmentation in temperate South America grasslands. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 116, 197-208.

- Bengtsson, J. (2010). Applied (meta)community ecology: diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes. En: Verhoef, H.A. & Morin, P.J. (eds.), *Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.*, 4, 182–188.
- Bertrand, F., Malysheva, E., Mazei, Y., Moretti, M. & Mitchell, E.A.D. (en prensa). Toward the use of testate amoeba functional traits as indicator of floodplain restoration success. *Eur. J. Soil Biol.*
- Betts, M.G., Simon, N.P.P., & Nocera, J.J. (2005). Point count summary statistics differentially predict reproductive activity in bird-habitat relationship studies. *J. Ornithology*, 146, 151-159.
- Bibby, C., Jones, M. & Mardsen, S. (1998). *Expedition Field Techniques. Bird Surveys*. Expedition Advisory Centre, London.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91, 782-792.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. (2004). *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bininda-Emonds, O.R.P. (2004). The evolution of supertrees. *Trends Ecol. Evol.*, 19, 315-322.
- BirdLife International (2004) *Birdlife's online World Bird Database: the site for bird conservation*. Version 2.0. Cambridge, UK: BirdLife International. <http://www.birdlife.org>
- Birdsley, J.S. (2002). Phylogeny of the Tyrant Flycatchers (Tyrannidae) Based on Morphology and Behavior. *The Auk*, 119, 715-734.
- Blair, R.B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecol. Appl.*, 6, 506–519.
- Blomberg, S.P. & Garland, T.J. (2002) Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.*, 15, 899–910.
- Blomberg, S.P., Garland, T.J. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Bolton, B. (2003). Synopsis and classification of Formicidae. *Mem. Am. Entomol. Inst.*, 71, 1-370.
- Borcard, D. & Legendre, P., (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.*, 153, 51–68.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet & C., Tuomisto, H., (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85, 1826–1832.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045–1055.
- Brady, S.G., Schultz, T.R., Fisher, B.L. & Ward, P.S. (2006) Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 103, 18172–18177.
- Brandão, C.R.F. (1991) Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35, 319-412.
- Brandão, C.R.F. & Mayhé-Nunes, A.J. (2007). A phylogenetic hypothesis for the *Trachymyrmex* species groups, and the transition from fungus-growing to leaf-cutting in the Attini. En: Snelling, R.R., Fisher, B.L. & Ward, P.S. (eds.), *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E. O. Wilson – 50 years of contributions*. Memoirs of the American Entomological Institute, 80.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27, 325–349.
- Brizuela, B.A., Milera, S. & Mestres, J. (2003). Plantaciones de eucaliptos y pinos en los departamentos del este de Entre Ríos. En: *Actas: XVIII Jornadas Forestales de Entre Ríos*. Argentina.
- Brooker, R.W. (2009) Don't Diss Integration: A Comment on Ricklefs's Disintegrating communities. *Am. Nat.*, 174, 919-927.
- Brown, J.W. (2007). Tinamiformes. Tinamidae, tinamous. Version 07 March 2007 (temporary). <http://tolweb.org/Tinamiformes/15838/2007.03.07> en The Tree of Life Web Project.
- Brown, J.W. & Mindell, D.P. (2009a). Diurnal birds of prey (Falconiformes). En: *The Timetree of Life*. (Hedges, S.B. & Kumar, S., eds.), Oxford University Press
- Brown, J.W. & Mindell, D.P. (2009b). Owls (Strigiformes). En: Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*. Oxford University Press
- Brown, J.W. & Mindell, D.P. (2009c). Swifts, treeswifts, and hummingbirds (Apodiformes). En: Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*. Oxford University Press
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008). Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 105, 11505–11511.

- Cadotte, M.W. (2007) Competition–colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology*, 88, 823–829.
- Cardillo, M., Gittleman, J.L., & Purvis, A. (2008). Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. *Proc R Soc Lond B*, 275, 1549–1556
- Cavender-Bares, J., Keen, A., & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109–S122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.*, 12, 693–715.
- Chase, J.M., Amarasekare, P., Cottenie, K., González, A., Holt, R., et al. (2005). Competing theories for competitive metacommunities. En: Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (eds.), *Metacommunity Ecology: Emerging views of community structure and dynamics above the local scale*. University of Chicago Press.
- Chase, J. & Bengtsson, J. (2010). Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. En: Verhoef, H.A. & Morin, P.J. (eds.), *Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18, 117–143.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology & Environment*, 9, 222–228.
- Clavero, M. & Brotons, L. (2010). Functional homogenization of bird communities along habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecol. Biogeogr.*, 19, 684–696.
- Cockle, K.L., Leonard, M.L., & Bodrati, A.A. (2005). Presence and Abundance of Birds in an Atlantic Forest Reserve and Adjacent Plantation of Shade-Grown Yerba Mate, in Paraguay. *Biodivers. Conserv.* 14, 3265–3288.
- Codesido, M.A. & Bilenca, D.B. (2004). Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. *Biotrópica*, 36, 544–554.
- Cody, M.L. (1985). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando
- Coelho, I. R. & Ribeiro, S. P. (2006). Environment heterogeneity and seasonal effects in ground-dwelling ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in the Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brazil. *Neotrop. Entomol.*, 35, 19–29.
- Cofre, H.L., Böhning-Gaese, K. & Marquet, P.A. (2007), Rarity in Chilean forest birds: which ecological and life-history traits matter?. *Diversity and Distributions*, 13, 203–212.
- Cooper, N., Rodriguez, J. & Purvis, A. (2008). A common tendency for phylogenetic overdispersion in mammalian assemblages. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 275, 2031–2037.
- Coppedge, B.R., Fuhlendorf, S.D., Harrell, W.C., & Engle, D.M. (2008). Avian community response to vegetation and structural features in grasslands managed with fire and grazing. *Biol. Conserv.*, 141, 1196–1203.
- Cornwell, W.K, Schwilk, D.W & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.*, 8, 1175–1182.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84, 991–1000.
- Croci S., Butet A. & Clergeau P. (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor*, 110, 223–240.
- Cueto, V. & López de Casenave, J. (1999). Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *J. Biogeogr.* 26, 487–492.
- Cuezzo, F. (1998). Formicidae. En: Morrone, J.J. & Coscarón, S. (eds.), *Diversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Ediciones Sur, La Plata.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A. & Harrison, P.A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.*, 19, 2873–2893.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. & Jiguet, F. (2007). Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conserv. Biol.*, 21, 741–751.
- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117, 507–514.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol. Lett.*, 13, 1030–1040.

- Di Bitetti, M.S., Placci, G. & Dietz, L.A. (2003). *Una visión de biodiversidad para la ecorregión del bosque Atlántico del Alto Paraná: diseño de un paisaje para la conservación y prioridades para las acciones de conservación*. Washington, D.C., World Wildlife Fund.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. (2010). InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Diaz, S, Cabido, M. & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Plant Science*. 9, 113-122.
- Dinnage, R. (2009). Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLoS ONE*, 4, e7071.
- Donald, P. F. (2004). Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. *Conserv. Biol.*, 18,17-37.
- Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol. Model.*, 196, 483–493.
- Driscoll, D.A. & Lindenmayer, D.B. (2009). Empirical test of metacommunity theory using an isolation gradient. *Ecol. Monogr.*, 79, 485-501.
- Dros. J.M. (2004). *Managing the Soy Boom: Two Scenarios of Soy Production Expansion in South America*. Amsterdam: AIDEnvironment-WWF
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 62, 81–91.
- Ekroos, J., Heliölä, J. & Kuussaari, M. (2010). Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.*, 47, 459–467.
- Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D. & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecol. Biogeogr.*, 19, 589-606.
- Ellis, E.C. & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Front. Ecol. Environ.*, 6, 439-447.
- Emerson, B.C. & Gillespie, R.G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 619-630.
- Eva, H.D., Belward, A.S., De Miranda, E.E. et al. (2004) A land cover map of South America. *Glob. Change Biol.*, 10, 731–744.
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J. & Julliard, R. (2010). Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biol. Conserv.*, 143, 883-890.
- Filloy J, Zurita, G.A, Corbelli, J.M & Bellocq, M.I. (2010). On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecol.*, 36, 333-338.
- Fine, P. & Kembel, S.W. (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34, 552–565.
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D. B., Manning, A.D., Mooney, A.H., Pejchar, L., Ranganathan, J. & Tallis, H. (2008). Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Front. Ecol. Environ.*, 6, 380-385.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 16, 265–280.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. & Manning, A.D. (2006). Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front Ecol Environ*, 4, 80–86.
- Ericson, P.G.P., Zuccon, D., Ohlson, J.I., Johansson, U.S., Alvarenga, H., & Prum, R.O. (2006). Higher-level phylogeny and morphological evolution of tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannida). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40, 471-483.
- Feeley, K.J., Gillespie, T.W., Lebbin, D.J. & Walter, H.S. (2007). Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. *Anim. Conserv.*, 10, 493–501.
- Fernández F. (ed.) (2003). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Fernández, F. & Sendoya, S. (2004). Special issue: List of Neotropical Ants. Número monográfico: Lista de las hormigas neotropicales *Biota Colombiana*, 5, 3-93.
- Fjeldsa, J., Irestedt, M., & Ericson, P. G. P. (2005). Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. *J. Ornithol.*, 146, 1-13.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.*, 12, 22–33.

- Foley, J.A., Costa, M.H., Delire, C., Ramankutty, N. & Snyder, P. (2003). Green Surprise? How terrestrial ecosystems could affect the future of earth's climate. *Front. Ecol. Environ.*, 1, 38-44.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., et al. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309,, 570-574.
- Fritz, S.A. & Purvis, A. (2010). Selectivity in Mammalian Extinction Risk and Threat Types: a New Measure of Phylogenetic Signal Strength in Binary Traits. *Conserv. Biol.*, 24, 1042-1051.
- Galindo-Leal C., & Câmara, I.G. (2003). *The Atlantic forest of South America: biodiversity status, threats and outlook*. Island Press, Washington.
- Gardner, S.M., Cabido, M, Valladares, G.R. & Díaz, S. (1995). The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veg. Sci.*, 6, 349-356.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford
- Gibb, H. & Parr, C.L. (2010). How does habitat complexity affect ant foraging success? A test of functional responses on three continents. *Oecologia*, 164, 1061-1073.
- Giraudó, L., Kufner, M., Torres, R., Tamburini, D., Briguera, V. & Gavier, G. (2006). Avifauna del bosque chaqueño oriental de la provincia de Córdoba, Argentina. *Ecología Aplicada*, 5,127-136.
- Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7-26.
- Gómez, C., Casellas, D., Oliveras, J. & Bas, J.M. (2003). Structure of ground-foraging ant assemblages in relation to land-use change in the northwestern Mediterranean region. *Biodivers. Conserv.*, 12, 2135-2146.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Anim. Ecol.*, 79, 1181-1192.
- González, A. (2009) Metacommunities: Spatial Community Ecology. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.*, 4, 379-391.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2011). EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Graham, C.H. & Fine, P.V.A. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol. Lett.*, 11, 1265-1277.
- Graham, J.H., Krzysik, A.J., Kovacic, D.A., Duda, J.J., Freeman, D.C., Emlen, J.M., Zak, J.C., Long, R.W., Wallace, M.P., Chamberlin-Graham, C., Nutter, J.P. & Balbach, H.E. (2009). Species richness, equitability, and abundance of ants in disturbed landscapes. *Ecol. Indic.*, 9, 866-877.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & McGuire, J.A. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 106, 19673-19678.
- Grandin, U. (2006). PC-ORD version 5: A user-friendly toolbox for ecologists. *J. Veg. Sci.*, 17, 843-844.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.*, 17, 255-260.
- Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C., & Yuri, T. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320, 1763-1768.
- Hammer O, Harper, D & Ryan, P. (2001). PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica*, 4, 1-9.
- Hardy, O.J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *J. Ecol.*, 96, 914-926.
- Harshman, J. (2008). Piciformes. Woodpeckers and relatives. Version 27 June 2008 (under construction). <http://tolweb.org/Piciformes/26411/2008.06.27> en The Tree of Life Web Project.
- Hedges, S.B., Dudley, J., & Kumar, S. (2006). TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics*, 22, 2971-2972.
- Helmus, M.R., Bland, T.J, Williams, C.K & Ives, A.R. (2007). Phylogenetic measures of biodiversity. *Am. Nat.*, 169, E68-E83.
- Henwood, W.D. (1998). An overview of protected areas in the temperate grassland biome. *PARKS*, 8:3-8.
- Hoffman, B.D. & Andersen, A.N. (2003) Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Aust. Ecol.*, 28, 444-464.
- Hölldobler, A. & Wilson, O. (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.

- Holyoak, M., Leibold, M.A., Mouquet, N.M., Holt, R.D. & Hoopes, M.F. (2005). Metacommunities: A framework for large-scale community ecology. En: Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (eds.), *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Holyoak, M. & Mata, T.M. (2008). Metacommunities. En: Erik, J.S. & Brian, F. (eds). *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford
- Hubbell, S.J. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hudson, A. & Bouwman, H. (2007). Different land-use types affect bird communities in the Kalahari, South Africa. *Afr. J. Ecol.*, 45, 423–430.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22, 415–427.
- Instituto de Biotecnología Agrícola (INBIO). Superficie Cultivada con Soja, 2008/2009. República de Paraguay. <http://www.inbio.org.py/>
- Irestedt, M., Fjeldsa, J. & Ericson, P. G. P. (2006). Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves: Furnariidae) - major shifts in nest architecture and adaptive radiation. *J. Avian Biol.*, 37, 260–272.
- Irestedt, M., Fjeldsa, J., Johansson, U.S. & Ericson, P.G. (2002). Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Mol Phylogenet Evol.*, 23, 499–512.
- Ives, A.R. & Helmus, M.R. (2010). Phylogenetic metrics of community similarity. *Am. Nat.*, 176, E128–E142.
- Jaksic F y Marone L (2007) *Ecología de Comunidades. Segunda edición ampliada*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago
- Jobbágy, E.G., Vasallo, M., Farley, K.A., Piñeiro, G., Garbulsky, M.F., Noretto, M.D., Jackson, R.B., et al. (2006). Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 10, 109–124.
- Jönsson, K.A. & Fjeldsa, J. (2006). A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves: Passeri). *Zool. Scr.*, 35, 149–186.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.*, 9, 1237–1244.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, 3, 157–164.
- Kembel, S.W. (2009). Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecol. Lett.*, 12, 949–960.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464.
- Kempf, W.W. (1972). Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomologica*, 15, 3–344.
- Kennedy, C.M., Marra, P.P., Fagan, W.F., & Neel, M.C. (2010). Landscape matrix and species traits mediate responses of Neotropical resident birds to forest fragmentation in Jamaica. *Ecol. Monogr.*, 80, 651–669.
- King, J.R., Andersen, A.N. & Cutter, A.D. (1998). Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia humid tropics. *Biodivers. Conserv.*, 7, 1627–1638.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol. Lett.*, 7, 69–80.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.*, 72, 367–382.
- Kraft, N.J., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *Am. Nat.*, 170, 271–283.
- Lach, L., Parr, C. & Abbott, K. (eds.) (2009). *Ant ecology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E. & Shipley, B. (2010). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for Funct. Ecol.. R package version 1.0-7.
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesik, P. A. &

- Mayfield, M. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.*, 13, 76–86.
- Landi, M., Oesterheld, M. & Deregibus, V.A. (1987). Manual de especies forrajeras de los pastizales naturales de Entre Ríos. AACREA.
- Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Legendre, P. (2007). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 31, 976–981.
- Legendre, P. (2008). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *J. Plant Ecol.*, 1, 3–8.
- Legendre, P., Borcard, D., Blanchet, G., & Dray, S. (2010). PCNM: PCNM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1/r82
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol. Monogr.*, 75, 435–450.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M.A. (1998). Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.*, 12, 95–110.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F, Holt, R.D., et al. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601–613.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J. (2001). The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *J. Anim. Ecol.*, 70, 966–979.
- León, R.J.C., Rusch, G.M. & Oesterheld, M. (1984). Pastizales pampeanos–impacto agropecuario. *Phytocoenología*, 12, 201–218.
- Lerner, H.R.L. & Mindell, D.P. (2006). Accipitridae. Version 09 May 2006 (temporary). <http://tolweb.org/Accipitridae/26375/2006.05.09> en The Tree of Life Web Project.
- Lessard, J.P., Borregaard, M.K., Fordyce, J.A., Rahbek, C., Weiser, M.D., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities Proc Biol Scdoi:10.1098/rspb.2011.0552 Published online
- Lessard, J.P., Fordyce, J.A., Gotelli, N.J., & Sanders, N.J. (2009). Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. *Ecology*, 90, 2664–2669.
- Lindell, A.C., Chomentowski, H.W., & Zook R.J. (2004). Characteristics of bird species using forest and agricultural land covers in southern Costa Rica. *Biodivers. Conserv.*, 13, 2419–2441.
- Lindenmayer, D.B., Cunningham, R.B., Donnelly, C.F., Nix, H.A. & Lindenmayer, B.D (2002). The distribution of birds in a novel landscape context. *Ecol. Monogr.*, 72, 1–18.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M. *et al.* (2008). A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.*, 11, 78–91.
- Linksvayer, T.A., & Janssen, M.A. (2009). Traits Underlying the Capacity of Ant Colonies to Adapt to Disturbance and Stress Regimes. *Syst. Res. Behav. Sci.*, 329, 315–329.
- Logue J.B., Mouquet, N., Hannes, P.H. & Hillebrand, H. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 482–491.
- López-Lanús, B., Grilli, P., Coconier, E., Di Giacomo, A. & Banchs, R. (2008). *Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación*. Informe de Aves Argentinas /AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Losos, J.B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.*, 11, 995–1003.
- Lovette, I.J. & Hochachka, W.M. (2006). Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, 87, S14–S28.
- MacArthur, R.H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39, 599–619.
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical ecology: Patterns in the distributions of species*. Harper y Row, New York
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101, 377–385.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011). Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34, 364–371.

- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2010). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>
- Maddison, D.R. & Schulz, K.S. (eds.) (2007). *The Tree of Life Web Project*. <http://tolweb.org>
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. (2005). Cluster Analysis Basics and Extensions; unpublished
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, 27, 209–220.
- Martínez Mullo, E. (2008). *Patrones temporales de riqueza y similitud: artrópodos de suelo en una coronosecuencia de Pinus taeda en el bosque Atlántico*. Tesis de Licenciatura. FCEyN, UBA.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111,112–118.
- Matos, J.A., Yamanaka, C.N., Castellani, T.T & Lopes, B.C. (1994). Comparação da fauna de formigas de solo em áreas de plantio de *Pinus elliottii*, com diferentes graus de complexibilidade estrutural (Florianópolis, SC.). *Biotemas*, 7, 57-64.
- McKinney, M.L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.*, 127, 247-260.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.*, 14, 450-453.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.*, 13, 1085–1093.
- Mesa Forestal Nacional (2002). *Estudio para la identificación de áreas prioritarias para el Manejo de Bosques Nativos y la Reforestación*. M.F.N. / FAO / GTZ. Paraguay
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (2011). Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France?. *Global Ecol. Biogeogr.*, doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x
- Meynard, C.N., & Quinn, J. F. (2008). Bird metacommunities in temperate South American forest: vegetation structure, area, and climate effects. *Ecology*, 89, 981-990.
- Mindell, D.P. & Harshman, J.. (2008). Falconiformes. Falconidae. Falcons. Version 27 June 2008 (under construction). <http://tolweb.org/Falconidae/26379/2008.06.27> en The Tree of Life Web Project.
- Moore, W.S. & Miglia, K.J.(2009). Woodpeckers, toucans, barbets, and allies (Piciformes). En: Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.), *The Timetree of Life*. Oxford University Press
- Moreau, C.S, Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B. & Pierce, N.E. (2006). Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science*, 312,101–104.
- Morrone, J.J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.*, 24, 867–876.
- Mouquet, N. & Loreau, N. (2002). Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *Am. Nat.*, 159,420-426.
- Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source–sink metacommunities. *Am. Nat.*, 162, 544–557.
- Myers, M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., & J. Kent. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Naidoo, R. (2004). Species richness and community composition of songbirds in a tropical forest-agricultural landscape. *Animal Conservation*, 7, 93-105.
- Narendra, A., Gibb, H. & Ali, T.M. (2011). Structure of ant assemblages in Western Ghats, India: role of habitat, disturbance and introduced species. *Insect Conserv. Diver.*, 4: 132–141.
- Narosky, T. & D. Yzurieta. (2003). *Guía para la Identificación de las Aves de Argentina y Uruguay*. Edición de Oro. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.*, 26, 867–878.
- New, T.R. (2000). How useful are ant assemblages for monitoring habitat disturbance on grasslands in south eastern Australia? *J. Insect Conserv.*, 4, 153–159.
- Nobis, M. (2005): SideLook 1.1 - Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs. <http://www.appleco.ch>.

- Noorduijn, S.L., Ghadouani, A., Vogwill, R., Smettem K.R.J. & Legendre, P. (2010). Water table response to an experimental alley farming trial: dissecting the spatial and temporal structure of the data. *Ecol Appl.*, 20, 1704–1720.
- Norris, K. (2008). Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. *Conservation Letters*, 1, 2–11.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011). vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-11. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olden, J.D. (2006). Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.*, 33,2027-2039.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R, Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.*, 19,18–24.
- Oliveira, M.A.; Della Lucia, T.M.C., Araujo, M.S. & Cruz, A.P. (1995). A fauna de formigas em povoamentos de Eucalipto e mata nativa no estado do Amapá. *Acta Amazônica*, 25, 117-126.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S. & Isaac, N. (2011). caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.4. <http://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Pacheco, R., Silva, R.R. & Morini, M. S de C & Brandão, C.R F. (2009). A comparison of the leaf-litter ant fauna in a secondary atlantic forest with an adjacent pine plantation in southeastern Brazil. *Neotrop. Entomol.*, 38, 55-65.
- Pakeman, R.J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.*, 99, 1143–1151.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J., Brooker, R.W. (2011). Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*, 44, 1-10.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884.
- Pandit, S.N., Kolasa, J. & Cottenie, K. (2009). Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90, 2253-2262.
- Parra, J.L., McGuire, J.A., & Graham, C.H. (2010). Incorporating clade identity in analyses of phylogenetic community structure: an example with hummingbirds. *Am. Nat.*, 176, 573-587.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2008). Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*, 89, 2181–2186.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60, 614-625.
- Peres-Neto, P., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., & Gaston, K.J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *J. Anim. Ecol.*, 76, 977-985.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.*, 9, 741–758.
- Philpott, S.M., Arendt, W., Armbrrecht, I., Bichier, P., Dietsch, T., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams, G. & Valenzuela, J. (2008) Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: Reviewing evidence on ants, birds, and trees. *Conserv. Biol.*, 22, 1093–1105.
- Pillar, V.D. (1999). SYNCSA, software for character-based community analysis. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS.
- Pillar, V.D. & Duarte, L.d.S. (2010). A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecol. Lett.*, 13,587–596.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci.*, 20, 334–348.
- Pulliam, H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.*, 132, 652–661.
- Qian, H. (2009). Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *J. Syst. Evol.*, 47, 509-514.
- Quinn, G.P.; Keough, M.J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York, U.S.A.
- R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ricklefs, R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* 7, 1-15.
- Ricklefs, R. E. (2008). Disintegration of the ecological community. *Am. Nat.*, 172, 741–750.

- Rivera, L. & Armbrrecht, I. (2005). Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. *Revista Colombiana de Entomología*, 31, 89-96.
- Ruano F, Tinaut, A. & Soler, J.J. (2000). High surface temperatures select for individual foraging in ants. *Behav. Ecol.*, 11, 396–404.
- Santos, B.A, Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E. & Tabarelli, M. (2010). Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 5, e12625. doi:10.1371/journal.pone.0012625
- Schleicher, A., Peppler-Lisbach, C. & Kleyer, M. (2011). Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven?. *Preslia*, 83, 347–370.
- Schowalter, T.D. (2006). *Insect Ecology: an Ecosystem Approach*, 2nd ed. Elsevier/Academic, San Diego, CA.
- Schultz, T.R., & Brady, S.G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 105, 5435-5440.
- Sekercioglu, C.H. (2002). Impacts of birdwatching on human and avian communities. *Environ. Conserv.*, 29, 282–289.
- Sekercioglu, C.H., Daily, G.C., & Ehrlich, P.R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 18042-18047.
- Shirley, S.M., & Kark, S. (2009). The role of species traits and taxonomic patterns in alien bird impacts. *Global Ecol. Biogeogr.*, 18, 450-459.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C. & McConway, K. (2006). Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, 87, S39–S49.
- Smart S.M., Marrs R.H., Le Duc M.G., Thompson K., Bunce R.G.H., Firbank L.G. & Rossall M.J. (2006). Spatial relationships between intensive land cover and residual plant species diversity in temperate farmed landscapes. *J. Appl. Ecol.*, 43, 1128-1137.
- Smart, R.M., M.J. Whiting, & W. Twine. (2005). Lizards and landscapes: Integrating field surveys and interviews to assess the impact of human disturbance on lizard assemblages and selected reptiles in a savanna in South Africa. *Biol. Conserv.*, 122, 23-31.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3–12.
- Soriano, A. (1991). Río de la Plata Grasslands. En: R.T. Coupland (ed.), *Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World* 8th ed. Elsevier, Amsterdam
- Sutherland, W.J. (1996). *Ecological Census Techniques: A Handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Stegen, J.C. & Hurlbert, A.H. (2011). Inferring Ecological Processes from Taxonomic, Phylogenetic and Functional Trait β -Diversity. *PLoS ONE* 6, e20906. doi:10.1371/journal.pone.0020906
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moskovits, D.A. (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Swenson, N.G. (2011). Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLoS ONE* 6, e21264. doi:10.1371/journal.pone.0021264
- Temple, H.J. & Terry, A. (comp). (2007). *The Status and Distribution of European Mammals*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Terlizzi, A., Benedetti-Cecchi, L., Bevilacqua, S., Frascchetti, S., Guidetti, P. & Anderson, M.J. (2005). Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: a case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 289, 27–42.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.*, 31, 79-92.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2–16.
- Tree of Life Web Project (2007) Columbiformes. Columbidae. Pigeons and Doves. Version 23 September 2007 (temporary). <http://tolweb.org/Columbidae/26404/2007.09.23> en The Tree of Life Web Project.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn, P. & Tylianakis, J.M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89, 944–951.
- Underwood, E.C., & Fisher, B.L. (2006). The role of ants in conservation monitoring: if, when, and how. *Biol. Conserv.*, 132, 166-182.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.*, 18, 572-592.

- van der Valk, A.G. (1981). Succession in wetlands: A Gleasonian approach. *Ecology*, 62, 688–696.
- Van Wilgen, N.J. & Richardson, D.M. (2011). Is phylogenetic relatedness to native species important for the establishment of reptiles introduced to California and Florida?. *Diversity and Distributions*, 17, 172–181.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Martins da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J. & Woodcock, B.A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers. Conserv.*, 19, 2921–2947.
- Vega, E., Baldi, G., Jobbágy, E.G. & Paruelo, J.M. (2009). Land use change patterns in the Río de la Plata grasslands: the influence of phytogeographic and political boundaries. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 134, 287–292.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Q.Rev. Biol.*, 85, 183–206.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wanger, T.C., Saro, A., Iskandar, D.T., Brook, B.W., Sodhi, N.S., Clough, Y., & Tscharntke, T. (2009). Conservation value of cacao agroforestry for amphibians and reptiles in South-East Asia: Combining correlative models with follow-up field experiments. *J. Appl. Ecol.*, 46, 823–832.
- Watkins, J.F. (1976). *The identification and distribution of New World army ants* (Dorylinae: Formicidae). Markham Press Fund of Baylor University Press, Waco, TX.
- Webb, C.O. Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008b). Phylocom: Software for the Analysis of Community Phylogenetic Structure and Trait Evolution, Version 4.0.1.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 475–505.
- Webb, C.O., Cannon, C.H., Davies, S.J. (2008a). Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of rainforest tree communities. En: Carson, W. & Schnitzer, S. (eds.), *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 73, 323–335.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30, 279–338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Wiens, J.A. (1989). *The Ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wild, A.L. (2007). A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1622, 1–55.
- Wild, A. L. (2009). Evolution of the Neotropical ant genus *Linepithema*. *Systematic Entomology*, 34, 49–62.
- Wilson, E.O. (1971). *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., et al. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 106, 21721–21725.
- Yeo, K., Konate, S., Tiho, S. & Camara, S.K. (2011). Impacts of land use types on ant communities in a tropical forest margin (Oumé – Côte d’Ivoire). *African Journal of Agricultural Research*, 6, 260–274.
- Yu, D.W. & Wilson, H.B. (2001). The competition–colonization tradeoff is dead; long live the competition–colonization trade-off. *Am. Nat.*, 158, 49–63.
- Zehm, A., Nobis, M., Schwabe, A. (2003): Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. *Flora*, 198, 142–160.
- Zurita, G.A & Bellocq, M.I. Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic Forest. *Biotropica*, en prensa.
- Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2010). Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. *Landscape Ecol.*, 25, 147–158.
- Zurita, G.A., Rey, N., Varela, D.M., Villagra, M. & Bellocq, M.I. (2006) Conversion of the Atlantic forest into native and exotic tree plantations: effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecol. Manag.*, 235, 164–173.