



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Desarrollo de plantaciones forestales en bioma pastizal: respuestas de la diversidad taxonómica y funcional en múltiples taxa.

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

Pamela Eugenia Pairo

Directora: María Isabel Bellocq

Co-director: Pablo Aceñolaza

Consejera de estudios: María Isabel Bellocq

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología (ECOMA). DEGE-FCEN-UBA

Fecha de defensa de Tesis: 19 de junio de 2020

Resumen

El filtrado ambiental es el principal mecanismo en la formación de ensamblajes biológicos en hábitats modificados por las actividades humanas. Las respuestas de los diferentes taxa a un mismo gradiente ambiental antrópico pueden ser congruentes dado a la acción de los mismos filtros ambientales. Entre los usos de la tierra que contribuyen a la pérdida de diversidad biológica, la actividad forestal se ha expandido a nivel mundial reemplazando ambientes naturales. Esta transformación altera las condiciones microclimáticas, estructura y composición de la vegetación original afectando la disponibilidad de recursos para las especies nativas. Utilizando el marco conceptual de la teoría de formación de ensamblajes biológicos, el objetivo general fue evaluar el efecto del ciclo forestal del eucalipto desarrollado en bioma de pastizal en la diversidad taxonómica y funcional utilizando una aproximación multitaxa y de esta manera determinar si hay congruencia en los patrones de respuesta. Se propone utilizar taxa con atributos contrastantes en sus requerimientos de nicho ecológico (plantas, aves y hormigas), y que cumplen roles clave en el funcionamiento del ecosistema. A medida que la edad de las plantaciones forestales va aumentando las condiciones ambientales típicas de bioma pastizal se van modificando cada vez más con el consecuente cambio en factores abióticos y disponibilidad de recursos en general. Los resultados indican la existencia de un gradiente ambiental a lo largo del ciclo forestal dado por el aumento de la disimilitud ambiental entre las plantaciones de diferentes edades y el pastizal. Luego, diversidad alfa taxonómica y funcional de los taxa disminuyó con el aumento de la disimilitud ambiental pero las respuestas funcionales variaron según el taxón. Por otra parte, la diversidad beta taxonómica de los ensamblajes de aves y plantas aumentaron con el aumento de la disimilitud ambiental pero no así para las hormigas. Para los ensamblajes de hormigas y aves, el anidamiento fue la componente que más contribuyó a la disimilitud taxonómica reflejando la pérdida de especies típicas de pastizal. Por el contrario, el recambio de especies fue la componente de la diversidad beta que más aportó a la disimilitud taxonómica del ensamblaje de plantas. La diversidad beta funcional mostró que los ensamblajes dentro de las plantaciones son subconjuntos del espacio funcional determinado por las especies del ambiente natural. Las comparaciones con modelos nulos de distribución de especies indicaron que el mecanismo estructurador de los ensamblajes a lo largo del ciclo forestal del eucalipto depende del taxon considerado. Esta Tesis constituye un aporte para la integración del enfoque de múltiples taxa en los determinantes de la diferenciación biológica en ambientes antropizados.

Palabras clave: ciclo forestal; múltiples taxa; pastizales; diversidad alfa; diversidad beta; filtrado ambiental; recambio; anidamiento; eucalipto

Abstract

Development of forest plantations in the grassland biome: responses of taxonomic and functional diversity in multiple taxa.

Environmental filtering is the main mechanism in the process of assemblage formation in anthropogenic habitats. The responses of the different taxa to the same anthropic environmental gradient may be congruent given the action of the same environmental filters. Among the land uses that contribute to the loss of biological diversity, tree plantations have expanded globally replacing natural habitats. This transformation alters the microclimatic conditions, structure and composition of the original vegetation affecting the availability of resources for native species. Using the conceptual framework of community assembly processes, the main objective was to assess the effect of the eucalypt forest cycle developed in grassland biome on taxonomic and functional diversity using a multitaxa approach and thus determine whether there is cross-taxon congruence. It is proposed to use taxa with contrasting attributes in their ecological niche requirements (plants, birds and ants), and that fulfill key roles in the ecosystem functioning. As the eucalypt plantation age increases the typical environmental conditions of grassland biome are increasingly modified and thus changing abiotic factors and availability of resources. The results showed the existence of an environmental gradient throughout the forest cycle due to the increase in environmental dissimilarity between plantations of different ages and the grasslands. Then, alpha taxonomic and functional diversity of the taxa decreased with the increase in environmental dissimilarity, but the functional responses varied according to the taxon. On the other hand, the taxonomic beta diversity of bird and plant increased with the increase in environmental dissimilarity but not so for ants. For ants and bird assemblages, nestedness was the component which most contributed to taxonomic dissimilarity reflecting the loss of typical grassland species. In contrast, turnover was the main component of the taxonomic dissimilarity of the plant assemblages. Functional beta diversity showed that assemblages within eucalypt plantations were subsets of the functional space determined by the species from the natural habitat. Comparisons with null models indicated that the mechanisms determining community assembly throughout the eucalypt forest cycle depends on the taxon considered. This thesis constitutes a contribution for the integration of the multiple taxa approach in the determinants of biological differentiation in human-modified habitats.

Keywords: forest cycle; multiple taxa; grassland; alpha diversity; beta diversity; environmental filtering; turnover; nestedness; eucalyptus plantations

Agradecimientos

Primero quiero agradecer infinitamente a mi directora Malé que a pesar de que no pudo ver la última versión de esta tesis, estuvo presente desde el inicio dirigiendo el norte (como ella solía decir) en todo momento. Fui muy afortunada en tenerte como directora desde la tesis de licenciatura y que después hayas apostado en mí para continuar en el doctorado. Mi crecimiento como científica se debe en gran parte a tu constante guía y enseñanzas. Las charlas y viajes compartidos quedarán en mi memoria como hermosos recuerdos que atesorare siempre. Espero que esta tesis haga honor a todo lo que me enseñaste. ¡Gracias por tanto Malé!

Mis infinitas gracias a Juli por acompañarme en esta última etapa, sin dudas tus sugerencias y correcciones me ayudaron muchísimo para mejorar esta tesis.

A Santi y Lucas que no solo me leyeron capítulos de la tesis e hicieron comentarios super constructivos, sino que siempre me ayudaron cuando lo necesite.

A Estela, por la inmensa ayuda en el trabajo de campo, identificación de plantas y las dudas aclaradas. Tu apoyo fue fundamental en el avance de la tesis. ¡Mil gracias!

A las amigas que conocí en mi estadía en Diamante, por su apoyo, charlas y salidas compartidas.

Esta tesis es un trabajo en equipo y tuve la suerte de trabajar con los mejores compañeros que alguien puede tener, mis compas Becaries del ECOMA: Ana, Martin, Santi, Caro Ramos, Caro Pinto, Flor y Celes. Extrañaré los mates, birras y el día a día tan ameno que es estar rodeada de personas tan piolas, inteligentes y capaces de lograr todo lo que se propongan.

A ese grupo hermoso que somos las CUCAS, que con su constante compañía hicieron que la vida sea más hermosa. Pude aprender muchísimo de todas ustedes porque son personas brillantes en todo sentido. Las quiero tanto y me encanta que seguimos juntas con el transcurso de los años. ¡Que siga siempre así!

A mis amigas de toda la vida, que también siempre estuvieron conmigo apoyándome cuando lo necesite y dándome ánimos para seguir adelante.

A las empresas de El Potrero, Aserradero Ubajay, Estancia El Palmar, Beyga por permitirnos el ingreso a los predios forestales muestreados en esta tesis. Al Parque Nacional El Palmar, por permitirnos alojarnos en sus establecimientos y poder acceder a los sitios de pastizal protegido.

A CONICET por brindarme la beca doctoral que me permitió dedicarme en tiempo completo a esta tesis.

A la Universidad de Buenos Aires por la calidad de enseñanza, a sus increíbles docentes y porque siempre siga siendo una Universidad Pública y gratuita.

A mi familia, que siempre me apoyaron incondicionalmente en mis proyectos y son mi ejemplo de vida.

A los jurados por acceder a leer esta tesis y los aportes realizados que ayudaron a mejorar este trabajo.

A mi mamá y papá

Índice

Resumen	- 2 -
Abstract.....	- 4 -
Agradecimientos	- 5 -
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	10
La diversidad biológica: sus componentes y facetas	11
Mecanismos de formación de ensamblajes.....	12
La congruencia de patrones de diversidad y la aproximación multitaxa en estudios ecológicos	14
Hipótesis de trabajo, objetivo general y particulares	15
Organización de la Tesis	16
METODOLOGÍA GENERAL	19
Área de Estudio	19
Manejo forestal	20
Diseño de muestreo	22
Selección de sitios.....	22
Modelos biológicos.....	24
Variables ambientales	26
Selección de rasgos funcionales.....	27
Análisis del gradiente ambiental.....	32
Descripción del gradiente ambiental dentro del ciclo forestal.....	33
PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL	39
Introducción	39
Objetivos	42
Objetivo general	42
Objetivos particulares.....	42
Hipótesis y predicciones.....	43
Materiales y Métodos	44
Estimación de la diversidad taxonómica	44
Estimación de la diversidad funcional	44
Análisis de datos	45

Resultados	48
Discusión	51
DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL	58
Introducción	58
Objetivos	61
Objetivo general	61
Objetivos particulares.....	61
Hipótesis y predicciones.....	61
Materiales y Métodos	63
Diseño de muestreo	63
Estimación de la disimilitud taxonómica y sus componentes.....	63
Estimación de la disimilitud funcional y sus componentes.....	64
Análisis de datos	64
Resultados	65
Discusión	70
MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO	74
Introducción	74
Objetivos	77
Objetivo general	77
Hipótesis y predicciones.....	77
Materiales y Métodos	78
Diseño del muestreo.....	78
Estimación de la magnitud de efecto estandarizada de la diversidad alfa (SES Alfa) y beta funcional (SES beta).....	78
Análisis de datos	80
Resultados	81
Discusión	85
REFLEXIONES FINALES.....	89
Anexos.....	92
Bibliografía	109

CAPÍTULO 1:

INTRODUCCIÓN GENERAL

La población humana mundial ha ido incrementándose de manera exponencial durante el siglo pasado aumentando en consecuencia la demanda de bienes y servicios provistos por los ecosistemas naturales (Sala *et al.* 2000). Particularmente, la intensificación y el cambio del uso de la tierra son dos de los mayores responsables de la pérdida de diversidad biológica en hábitats terrestres causando la simplificación de los hábitats naturales (Brooks *et al.* 2006; Newbold *et al.* 2015). Entre los usos de la tierra que contribuyen a la degradación de dichos hábitats, la actividad forestal se ha expandido a nivel mundial debido al aumento de la demanda de madera, pasta, celulosa y biocombustibles reemplazando principalmente áreas extensas de bosque nativo en América, Sudeste asiático y África (United Nation's Food and Agriculture Organization 2015). Esta transformación hacia ambientes antropizados altera las condiciones microclimáticas, estructura y composición de la vegetación, y disponibilidad de luz, modificando la disponibilidad de recursos para las especies nativas (Rabello *et al.* 2018).

El estudio de los procesos y factores que determinan cómo usan las especies los ambientes modificados por el hombre, es un tema central en ecología, planificación del paisaje y ordenamiento territorial (Fischer & Lindenmayer 2007). Estudios que evaluaron las respuestas de las comunidades biológicas a la actividad humana mostraron que los usos de la tierra que conserven, al menos parcialmente, la estructura y composición original de la vegetación y las condiciones de microclima son más utilizados por especies nativas que aquellos que implican un cambio drástico (Fillooy *et al.* 2010; Corbelli *et al.* 2015; Santoandré *et al.* 2019a; Vaccaro *et al.* 2019). Así, las plantaciones forestales tienden a sostener una mayor diversidad de especies nativas en bioma de bosque debido a la mayor similitud ambiental respecto a los campos agrícolas (Zurita & Bellocq 2012; Corbelli *et al.* 2015). Contrariamente, los campos agrícolas y ganaderos conservan mayor diversidad nativa cuando se desarrollan en bioma de pastizal (Vaccaro *et al.* 2019). Son muchos menos los estudios que evalúen el efecto de plantaciones forestales de diferentes edades en la biodiversidad nativa de los pastizales respecto a los bosques tropicales. En general, las plantaciones forestales generan cambios en las condiciones de luz y suelo limitando la productividad de las plantas herbáceas (Buscardo *et al.* 2008). Además, algunos estudios han mostrado que también el agua subterránea se puede ver perjudicada por la disminución de su caudal y acidificación a través del aumento

de la evapotranspiración en las plantaciones (Jobbágy *et al.* 2006; Van Dijk & Keenan 2007). El reemplazo de hábitats naturales por plantaciones forestales puede modificar las relaciones entre la biodiversidad y las funciones ecológicas por los cambios en la composición y comportamiento de las especies responsables de las diferentes funciones (Philpott *et al.* 2008; Leal *et al.* 2014). A pesar de que los pastizales templados desempeñan un rol ecológico y económico clave, proporcionando bienes y servicios fundamentales para la sociedad, están entre los más amenazados y menos conservados biomas a nivel global (Brooks *et al.* 2006; Blair *et al.* 2014). En este sentido, esta tesis propone analizar los cambios en las facetas y componentes de la diversidad en forestaciones que se desarrollan en bioma de pastizal.

La diversidad biológica: sus componentes y facetas

El término biodiversidad se ha popularizado con el significado de “la vida en la Tierra” a partir del “Foro Nacional de Biodiversidad” realizado en Washington D.C. en septiembre de 1986 (Willig *et al.* 2003). En su más amplio significado, el mismo incluye todo el espectro de niveles jerárquicos, desde la variación genética dentro de una especie hasta la diversidad a nivel regional (Hooper *et al.* 2005). Tradicionalmente, la biodiversidad ha sido utilizada como sinónimo de riqueza de especies en un sitio o diversidad alfa taxonómica y posteriormente fueron incluidos en los estudios ecológicos, los diferentes componentes de la diversidad (alfa, beta y gama). La diversidad gama es definida como el conjunto regional de especies, que puede ser calculada como el producto entre la diversidad alfa y beta (Whittaker 1972). La diversidad beta es definida como el cambio en la composición de especies a lo largo de un gradiente (Whittaker 1960) y puede ser entendida también como la variación en la estructura de la comunidad entre un conjunto de unidades de muestreo en un sitio o un tiempo dado sin una específica referencia a un gradiente (Anderson *et al.* 2011). Desde el 2000 ha habido un marcado interés en entender los patrones y determinantes de la diversidad beta en los estudios de ecología de comunidades y ha sido una útil herramienta en disciplinas como la conservación, restauración y biogeografía (Qian 2009).

Actualmente, se está utilizando la aproximación de rasgos funcionales (una de las facetas de la diversidad) para complementar la tradicional aproximación taxonómica en los estudios de riqueza y composición, porque permite entender cómo la diversidad se relaciona con las funciones ecosistémicas y la respuesta de las especies a cambios ambientales (Petchey & Gaston 2006; Flynn *et al.* 2009; Cadotte *et al.* 2011). La diversidad funcional fue definida como el valor y rango de los rasgos funcionales de los organismos en un dado ecosistema (Díaz & Cabido 2001). El concepto de rasgo funcional ha sido ambiguo desde los comienzos de la ecología funcional como una subdisciplina dentro de la ecología. Violle *et al.*

(2007) definen rasgo funcional como aquellas características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medibles a nivel del individuo, los cuales afectan indirectamente el fitness vía el crecimiento, reproducción y supervivencia. Una de las ventajas respecto al clásico uso de la diversidad taxonómica es que el enfoque de rasgos funcionales en estudios ecológicos permite dar generalidad y previsibilidad de la respuesta de los organismos a los disturbios naturales y antrópicos (McGill *et al.* 2006). Violle *et al.* (2007) proponen un marco integrativo y jerárquico de los rasgos funcionales de las especies que incluye los diferentes niveles de organización; desde el nivel individuo hasta el ecosistémico. Se ha propuesto la clasificación de los rasgos funcionales en rasgos efecto o rasgos respuestas cuyo uso depende del objetivo del estudio y la escala de análisis (Díaz & Cabido 2001). Los *rasgos funcionales efecto* fueron definidos como aquellos que tienen impacto en el funcionamiento del ecosistema y los *rasgos funcionales respuesta* son aquellos rasgos que están asociados a la respuesta de los organismos a los cambios ambientales tales como los disturbios o cambio en la disponibilidad de recursos (Díaz & Cabido 2001; Lavorel & Garnier 2002). El incremento en los estudios que utilizan la aproximación funcional ha sido promovido gracias al desarrollo de numerosos índices (Petchey & Gaston 2002; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010), protocolos para la selección y medición de rasgos (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013; Salgado Negret 2015) y la creación de bases de datos mundiales de rasgos funcionales (Kattge *et al.* 2011). Aunque gran parte de este progreso fue desarrollado con las plantas como organismo modelo, en los últimos años se han sumado otros organismos en los estudios de diversidad funcional, como las aves (Petchey *et al.* 2007) y los artrópodos terrestres (Corcuera *et al.* 2016; Santoandré *et al.* 2019a). Así, la diversidad funcional se ha convertido en una importante herramienta para evaluar no solo el efecto de los cambios ambientales en el funcionamiento del ecosistema, sino también para entender los mecanismos de formación de ensamblajes biológicos (Mouchet *et al.* 2010). En esta tesis se analizan los cambios ambientales y aspectos de la biodiversidad que ocurren en la cronosecuencia de plantaciones de eucalipto que se desarrollan en bioma de pastizal.

Mecanismos de formación de ensamblajes

Los primeros estudios del ensamblaje de comunidades de plantas mencionan el rol protagónico del ambiente y lo describen comparándolo como un “tamiz” o “filtro” que solo permite el establecimiento de especies con ciertos rasgos o fenotipos y excluye a las otras (van der Valk 1981; Woodward & Diament 1991). Desde entonces, el concepto *filtrado ambiental* ha sido utilizado más ampliamente y de manera

intercambiable con otros conceptos tales como “filtrado abiótico” o “filtrado de hábitat” haciendo confuso su significado (Kraft *et al.* 2015). Es por ello, Kraft *et al.* (2015) proponen el uso del filtrado ambiental *sensu stricto*, en casos donde los factores abióticos evitan el establecimiento o persistencia de especies en ausencia de interacciones bióticas.

Sin embargo, la dispersión y las interacciones bióticas entre las especies, también moldean los patrones de diversidad a través de múltiples escalas espaciales, que en conjunto con los factores abióticos determinan los patrones de ocurrencia de las especies (Cadotte & Tucker 2017). Distinguir la acción de dichos procesos cuando se estudia la estructura de las comunidades es compleja en estudios observacionales. Es decir, la ausencia de una especie puede deberse a que la misma es incapaz de tolerar las condiciones abióticas (i.e. nicho fundamental) o a diferencias en la aptitud competitiva con otras especies residentes (i.e. nicho realizado) (McGill *et al.* 2006). En cambio, la presencia de una especie en un sitio en particular reflejaría su tolerancia a condiciones ambientales particulares.

En ensambles de comunidades locales moldeadas principalmente por *filtrado ambiental* se espera que haya una convergencia o mayor similitud entre los rasgos de las especies o sea, menor diversidad funcional que la esperada por azar a partir del conjunto regional de especies (Zobel 2016). Esto puede ocurrir dado que se espera que las especies se clasifiquen de acuerdo con sus requisitos de hábitat similares. El patrón opuesto, es decir especies funcionalmente más disimiles o divergentes entre si de lo esperado por azar, puede ocurrir si el proceso preponderante en la formación de ensambles es la *diferenciación de nicho* debido a la competencia interespecífica. (Mayfield & Levine 2010; Cadotte & Tucker 2017). Es importante remarcar tal como lo hacen Cadotte & Tucker (2017), que un grupo de especies con una pequeña diferenciación de nicho pero alta tasa de crecimiento intrínseco pueden persistir en un sitio, originando igualmente un patrón de convergencia. Así, la baja diferenciación de nicho, pero alto desempeño de las especies genera la coexistencia de ambas. Avances recientes en la teoría del ensamble de comunidades, resaltan a los individuos en lugar de las especies como los verdaderos protagonistas, recalando que hay un compromiso entre la colonización y la habilidad competitiva a nivel del individuo durante el curso de la sucesión (Tatsumi *et al.* 2019).

La intensificación del uso de la tierra tiene lugar a diferentes escalas espaciales y, por lo tanto, afecta los procesos de ensamblaje de la comunidad alterando la magnitud y/o fuerza de los filtros ambientales (Neff *et al.* 2019). Los diferentes usos de la tierra provocan una simplificación del ambiente original ocasionando que solo las especies que poseen adaptaciones adecuadas puedan persistir (Temperton *et al.* 2005). Cada uso de la tierra tiene asociado una serie de manejos temporales que cambian

las condiciones ambientales y disponibilidad de recursos para las especies. Por ejemplo, el crecimiento de las plantaciones forestales suele estar acompañado con un aumento de la hojarasca y de cobertura de canopia y disminución de la temperatura, los cuales también varían de acuerdo con el manejo forestal típico de cada tipo de plantación. Estos cambios graduales, pueden actuar como filtros ambientales para el conjunto regional original de especies cambiando la composición funcional de las comunidades (Birkhofer *et al.* 2017).

La congruencia de patrones de diversidad y la aproximación multitaxa en estudios ecológicos

La aproximación multitaxa ha sido utilizada para monitorear las respuestas de las comunidades al fuego (Pryke & Samways 2012), intensificación del uso del suelo (Simons *et al.* 2016; Nagy *et al.* 2018), y para programas de restauración (Fournier *et al.* 2015). La mayoría de los estudios resaltan la importancia de incluir varios grupos taxonómicos para evaluar los impactos de perturbaciones a una gama más amplia de organismos y/o escalas espaciales y así poder encontrar congruencia entre los patrones de respuesta (Bello *et al.* 2010). La congruencia entre los taxa resulta cuando los patrones de diversidad y/o composición de los grupos biológicos covarían espacialmente (Rooney & Azeria 2015). Conocer la distribución del taxón más conocido puede proporcionar información útil sobre los procesos que estructuran la distribución y la diversidad de las especies congruentes con el mismo. La congruencia puede deberse a una misma respuesta al gradiente ambiental (factores abióticos) o por relaciones funcionales o interacciones entre los taxa (Duan *et al.* 2016). Aunque se ha visto que las interacciones bióticas entre los ensambles de plantas y animales pueden persistir aun cuando los factores ambientales están controlados (Kissling *et al.* 2008; Toranza & Arim 2010).

Sin embargo, la aproximación multitaxa en conjunto con el enfoque funcional ha sido recientemente incluida en los estudios de conservación para analizar la dinámica de las comunidades después de los disturbios aun conociendo que los taxa pueden tener respuestas disímiles (Batáry *et al.* 2012; Pedley & Dolman 2014). Focalizándose principalmente en la distribución de los rasgos de historia de vida de las especies puede lograrse mayor generalización de los resultados con propósitos teóricos y aplicados (McGill *et al.* 2006). Es importante un mejor entendimiento acerca de las relaciones funcionales entre los taxa, la congruencia espacial en los patrones y los mecanismos que los generan (Rooney & Bayley 2012). Por esta razón, es recomendable incorporar la aproximación multitaxa en los estudios

funcionales, especialmente si los taxa de estudio tienen roles ecológicos contrastantes y especializaciones de hábitat (Barbaro & Van Halder 2009; Hayes *et al.* 2009).

Hipótesis de trabajo, objetivo general y particulares

La hipótesis general subyacente es que el filtrado ambiental, dado por las condiciones ambientales y el nicho ecológico de las especies, e influenciado por la dispersión y la competencia interespecífica, determina la presencia o ausencia de las especies y la composición de los ensamblajes. La hipótesis de trabajo que resulta de incorporar la cronosecuencia de plantaciones forestales en bioma de pastizal y los ensamblajes de rasgos funcionales a la hipótesis general, es que los cambios ambientales producidos a lo largo de la cronosecuencia resultarán en la pérdida de especies nativas con rasgos funcionales típicos de pastizal y la adición de especies con una composición de rasgos diferente (Kremen 2005). Específicamente, a medida que la edad de las plantaciones forestales va aumentando las condiciones ambientales típicas de bioma pastizal se van alterando cada vez más con el consecuente cambio en factores abióticos y de recursos en general (la incorporación de una dimensión estructural vertical, reducción de la temperatura, aumento de la hojarasca). Los cambios en las condiciones ambientales actúan como filtros a lo largo del ciclo forestal alterando las condiciones de nicho de las especies y ocasiona que solo aquellas especies con una composición de rasgos particulares puedan persistir al final del ciclo forestal.

El **objetivo general** de esta tesis es evaluar el efecto del crecimiento de plantaciones de eucalipto (desarrollados en bioma de pastizal) en la diversidad taxonómica y funcional utilizando una aproximación multitaxa y de esta manera determinar si hay congruencia en los patrones de respuesta. Se propone utilizar taxa con atributos contrastantes (plantas, aves y hormigas) en sus requerimientos de nicho ecológico, y que cumplen roles clave en el funcionamiento del ecosistema (Andersen & Sparling 1997; Nic Lughadha *et al.* 2005; Sekercioglu 2012; Peyras *et al.* 2013) dado que permitiría la generalización de las respuestas más allá de un solo taxón. Combinando la aproximación taxonómica y funcional a través de diferentes niveles tróficos permite representar las funcionalidades clave de la biodiversidad en términos de la historia de vida de las especies y potencial de dispersión, para así poder implementar un monitoreo integral de la biodiversidad.

Los objetivos particulares son los siguientes:

- 1) Caracterizar los cambios ambientales llevados a cabo a lo largo del ciclo forestal del eucalipto desarrollado en bioma de pastizal.
- 2) Estudiar la variación en la diversidad alfa taxonómica y de rasgos funcionales de los ensambles de plantas, aves y hormigas y su relación con variables ambientales a lo largo del ciclo forestal del eucalipto.
- 3) Analizar la disimilitud de la composición específica (diversidad beta taxonómica) y la disimilitud funcional (diversidad beta funcional) entre los diferentes taxa de pastizales y plantaciones de distinta edad de eucalipto, relacionarla con los cambios ambientales que ocurren y analizar la congruencia en las respuestas.
- 4) Explorar los posibles mecanismos generadores de los ensambles de plantas, aves y hormigas observados en lo largo del ciclo forestal, e indagar la convergencia funcional asociada a la historia de vida de los taxa.

Organización de la Tesis

El Capítulo 1 trata sobre la Introducción general, donde se presenta el marco teórico en el cual se enmarca esta tesis, la hipótesis de trabajo, el objetivo general y los particulares. Luego, en el Capítulo 2, se presentan los Materiales y Métodos generales en el cual se describen las características ambientales e historia de uso del área de estudio (Pampa Mesopotámica) y se detallan los métodos de muestreo de los taxa junto con la lista de rasgos funcionales seleccionados y su justificación. El capítulo finaliza con la caracterización del gradiente ambiental generado durante el ciclo forestal del eucalipto (Objetivo Particular 1), el cual es utilizado para indagar las posibles causas de los patrones de respuesta taxonómicos y funcionales encontrados para los tres taxa. En el Capítulo 3 se analiza la variación y la congruencia de la diversidad alfa taxonómica y funcional de los tres taxa a lo largo de la cronosecuencia forestal y su asociación con las variables ambientales (Objetivo Particular 2). En el Capítulo 4 se estudian los patrones de disimilitud taxonómica y funcional (junto con los componentes de anidamiento y recambio) entre los pastizales y las plantaciones forestales de distinta edad, y la asociación con las variables ambientales

(Objetivo Particular 3). En el Capítulo 5 se analizan los resultados generados a partir de los Capítulos 3 y 4 para explorar el mecanismo preponderante de la formación de los ensamblajes a lo largo de la cronosecuencia (Objetivo Particular 4). Finalmente, en las Reflexiones Finales se presentan las conclusiones generales de la tesis junto con las recomendaciones para mejorar la conservación de la diversidad y sus funciones.

CAPÍTULO 2:

METODOLOGÍA GENERAL

Área de Estudio

Los pastizales del Río de la Plata ocupan el centro-este de Argentina, Uruguay y sur del estado brasileño de Río Grande del Sur. Comprenden un área originalmente ocupada por pastizales, sabanas, sabanas inundables y bosques en galería a lo largo de los ríos (Krapovickas & Di Giacomo 1998). La Región Pampeana puede ser subdividida en distritos o unidades que se diferencian en cuanto a las características geológicas, geomorfológicas, edáficas, hidrológicas y de vegetación (Morello *et al.* 2012; Rodríguez *et al.* 2018). En particular, el área de estudio se sitúa en la subregión Pampa Mesopotámica ubicada entre los ríos Paraná y Uruguay, Provincia de Entre Ríos (León 1991). La comunidad característica es el flechillar que constituye un tapiz continuo o casi continuo de gramíneas. Las especies dominantes son *Nassella neesiana*, *Nassella tenuissima*, *Melica brasiliensis*, *Piptochaetium montevidense*, *Paspalum notatum* entre otras (Cabrera 1971). El clima es templado húmedo con una temperatura media anual que oscila entre 13°-18°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 (Morrore 2001; Morello *et al.* 2012). La historia del uso de la tierra de la región comenzó con la ganadería durante siglo XIX, seguido por los cultivos de cítricos y la expansión del cultivo de soja en el siglo XX (Inta 2011).

La Pampa Mesopotámica alberga algunos de los focos forestales de mayor crecimiento del continente (Bilenca & Miñarro 2004; FAO 2015). El avance de la actividad forestal sobre tierras originalmente dedicadas a la ganadería se vio favorecido a partir de la promulgación de la ley Nacional N° 25.080 a fines de la década de los 90. Bajo la misma, el Estado Nacional fomenta las plantaciones forestales mediante aportes económicos no reintegrables y beneficios fiscales, promoviendo la generación de nuevos proyectos foresto-industriales y la ampliación de los existentes mediante beneficios impositivos e importes para el manejo sostenible (Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca 2015). En la actualidad, la Provincia de Entre Ríos tiene unas 154 mil ha forestadas, de los cuales el 69% corresponden a plantaciones de *Eucalyptus grandis*, las cuales se concentran sobre las terrazas del Río Uruguay

(Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca 2015). El *Eucalyptus dunnii*, el *Eucalyptus globulus*, el *Pinus elliottii* y el *Pinus taeda* son otras de las especies que se plantan, en la mayoría de los casos ocupando sitios que no resultan aptos para el *E. grandis*.

Manejo forestal

La plantación, el control de malezas y plagas

La etapa de establecimiento de la plantación es importante en la productividad de las plantaciones maduras de *E. grandis*. Las técnicas de mayor impacto son la preparación del terreno, el raleo, la poda, el control de malezas y la fertilización; su aplicación adecuada incrementa la productividad, mejora la homogeneidad y beneficia la sustentabilidad (Larroca *et al.* 2004). La plantación se realiza principalmente durante los meses de primavera una vez que las heladas y los fríos más intensos del invierno han cesado. La preparación de los suelos varía de acuerdo con características propias y al uso previo recibido. En suelos arenosos, normalmente se realiza un disqueado y una pasada de rastra en ambos sentidos de la plantación tantas veces como sea necesario para eliminar malezas. Si el sitio que se va a plantar ya estuvo forestado es necesario realizar un trabajo de eliminación/acomodamiento de los residuos de la cosecha anterior. Algunas alternativas que se utilizan son la quema, el triturado–chipeado del residuo para ser incorporado al suelo y, la redistribución o acomodamiento del material (constituido principalmente por las hojas, cortezas y ramas) fuera de la línea de plantación (Aparicio *et al.* 2005). Para dar inicio de la plantación, es necesario conseguir los plantines de los viveros los cuales tienen una altura que ronda entre 25 y 30cm. La plantación se hace en forma manual, con densidades que oscilan entre las 1000-1200 plantas/ha (Aguerre *et al.* 1995). Las configuraciones de plantación comúnmente utilizadas en la región son 3 x 3m, 4 x 2.5m y 4 x 3m que permiten obtener en rotaciones de 10-12 años, madera de diámetro para aserradero (Aguerre *et al.* 1995). En el caso de las plantaciones de *E. grandis*, la fertilización de arranque es una práctica muy habitual, fundamentalmente para aportar nitrógeno y fósforo asimilable (Francisco *et al.* 2016). Con la aplicación de fertilizantes se busca cubrir posibles deficiencias nutricionales, mejorar el crecimiento inicial de los plantines y en consecuencia hacer un aprovechamiento más eficiente de la capacidad productiva del sitio. Con la fertilización de arranque se logran en los primeros 2 años incrementar la altura y el diámetro de copa un 20-30 % por encima de plantaciones sin tratar (Graciano *et al.* 2015).

El control de malezas durante el primer año de la plantación es muy importante dado que el eucalipto es altamente susceptible a la competencia radicular, siendo imprescindible su control para asegurar la supervivencia y el buen desarrollo de la plantación (Aguerre *et al.* 1995). El sistema de raíces de las malezas, de mayor densidad y más finas, ocupa primero el suelo limitando el crecimiento de las raíces de *E. grandis* y en consecuencia la absorción de nutrientes y agua, interceptando luz y ocupando espacio (Larroca *et al.* 2004; Aparicio *et al.* 2005). De este modo se ve afectado el crecimiento y la homogeneidad. Otro aspecto importante en el crecimiento del eucalipto es el monitoreo y control de plagas que al afectar a la plantación puedan ocasionar una disminución del crecimiento por herbivoría. Una de las plagas más comunes que afecta a las plantaciones de temprana edad son las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* (Araujo *et al.* 2008; Vilela *et al.* 2015).

Manejo silvicultural

Los tratamientos silviculturales de poda y raleo son empleados por los productores y las empresas de la región con el objetivo de producir madera de calidad al final de la cosecha y obtener ingresos intermedios a lo largo de la rotación (Larroca *et al.* 2004). La poda tiene como objetivo primordial de generar madera libre de nudos, mejorar el acceso, la visibilidad y disminuir el riesgo de incendios (SAGyP & INTA 1995). Dado que no es práctico podar todos los años, se trata de establecer 2 o 3 momentos de podas. Como regla práctica, en las plantaciones de eucalipto del área de estudio, se poda los 2.5 m basales cuando el árbol tiene 6 m (a los dos años), y elevar la poda a 5 m, cuando el árbol alcanza los 11 m (Aguerre *et al.* 1995). De esta manera se obtiene un rollizo largo para aserrado, o dos cortos para desbobinado o flaqueado libre de nudos. El raleo es una intervención silvicultural que reduce el número de árboles por hectárea y con el objetivo de reducir la competencia entre árboles de eucalipto y permitir el mejor crecimiento en diámetro de los individuos que quedan en la plantación (Albano 1994). El primer raleo se realiza generalmente a los 2 años reduciendo la densidad de plantación a 650-700 árboles/ha y el segundo, a los 7 años llegando a densidades que oscilan en los 400-500 árboles/ha (SAGyP & INTA 1995). Esta última práctica está siendo cada vez más aplicada en la región.

Otra de las prácticas que se utiliza a menudo en la región es el manejo del rebrote después de la cosecha. La capacidad de rebrotar de las especies que pertenecen al género *Eucalyptus*, ha propiciado el desarrollo de la práctica (Geldres *et al.* 2004). Sin embargo, no se recomienda manejar el rebrote durante más de 2 a 3 rotaciones dado que disminuye la calidad de los ejemplares que originan (Dalla 1995). En cambio, la replantación o plantaciones de primera permiten obtener plantaciones con una distribución más

homogénea, mejores crecimientos y características más deseables de forma del fuste, y niveles más altos de producción por unidad de superficie (SAGyP & INTA 1995). El esquema de manejo recomendado según Subsecretaría de Desarrollo Foresto Industrial del Ministerio de Agroindustria de la Nación es el siguiente: plantación de 1000 pl/ha, a los 2 años (aprox.) raleo muerto y primera poda hasta 1,8 a 2,5 m de altura (dependiendo de la altura promedio de la plantación) sobre la totalidad de las plantas, entre los 4 y 5 años segundo raleo (pulpable - aserrable fino/intensidad 30%) y segunda poda hasta los 4,5 a 5m sobre las plantas remanentes, entre los 7 y 8 años tercer raleo y poda hasta 7 m (opcional), corta final entre los 10 y 12 años.

Diseño de muestreo

Selección de sitios

Se seleccionaron plantaciones de *E. grandis* homogéneas (se excluyeron las plantaciones con manejo de rebrotes) verificando que las plantaciones estén en óptimo estado de crecimiento (i.e que no hayan sufrido heladas y sin la presencia de áreas sin plantar), hayan recibido el mismo manejo forestal y que no fueran cosechadas durante los muestreos de los taxa y la medición de variables ambientales. Para establecer la cronosecuencia, se seleccionaron 3 rodales de *E. grandis* de 9 edades diferentes (0, 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9 y 12 años; total de 27 rodales, ver Figura 2.2) y se seleccionaron 3 áreas de pastizal como ambientes de referencia (Fig. 2.1). Los muestreos fueron realizados durante la primavera del 2015 y verano del 2016.

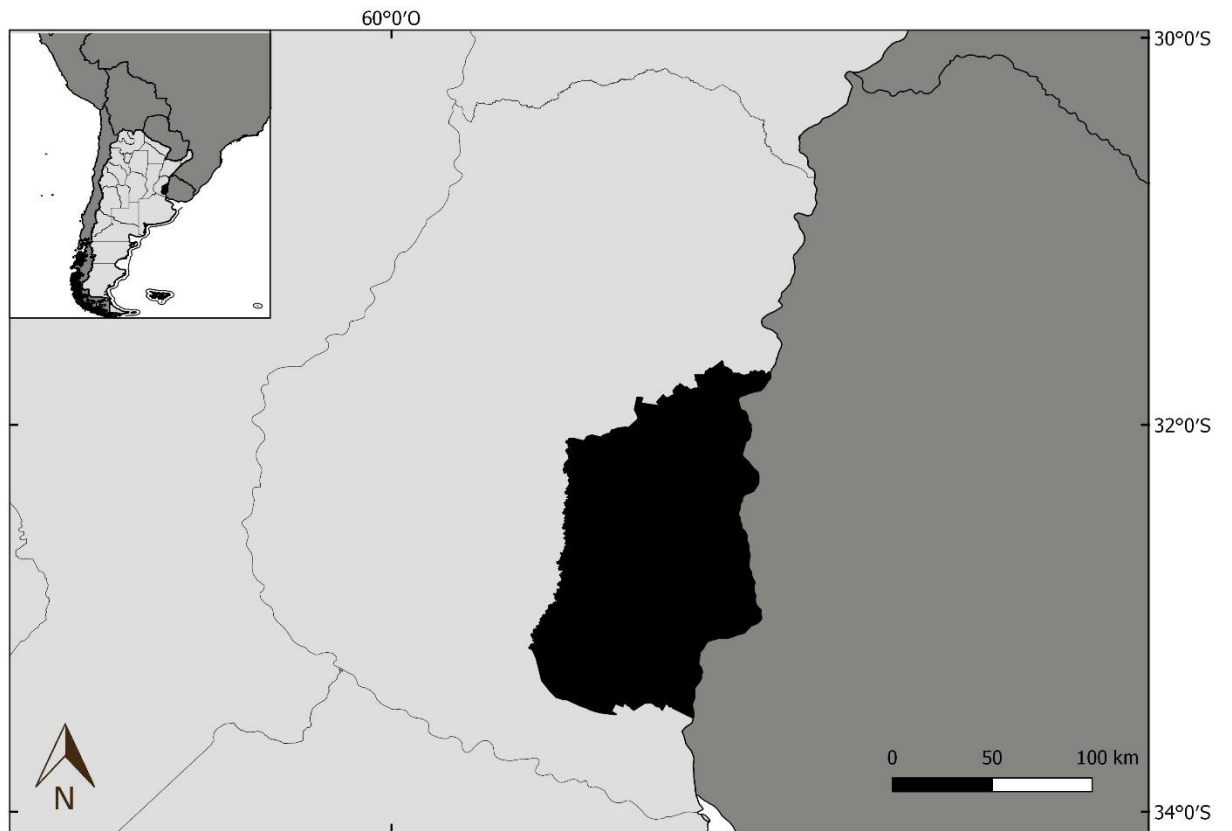


Figura 2.1. El punto muestra el área de estudio donde se localizaron las plantaciones forestales de distintas edades y los sitios de pastizal natural dentro de la Provincia de Entre Ríos.

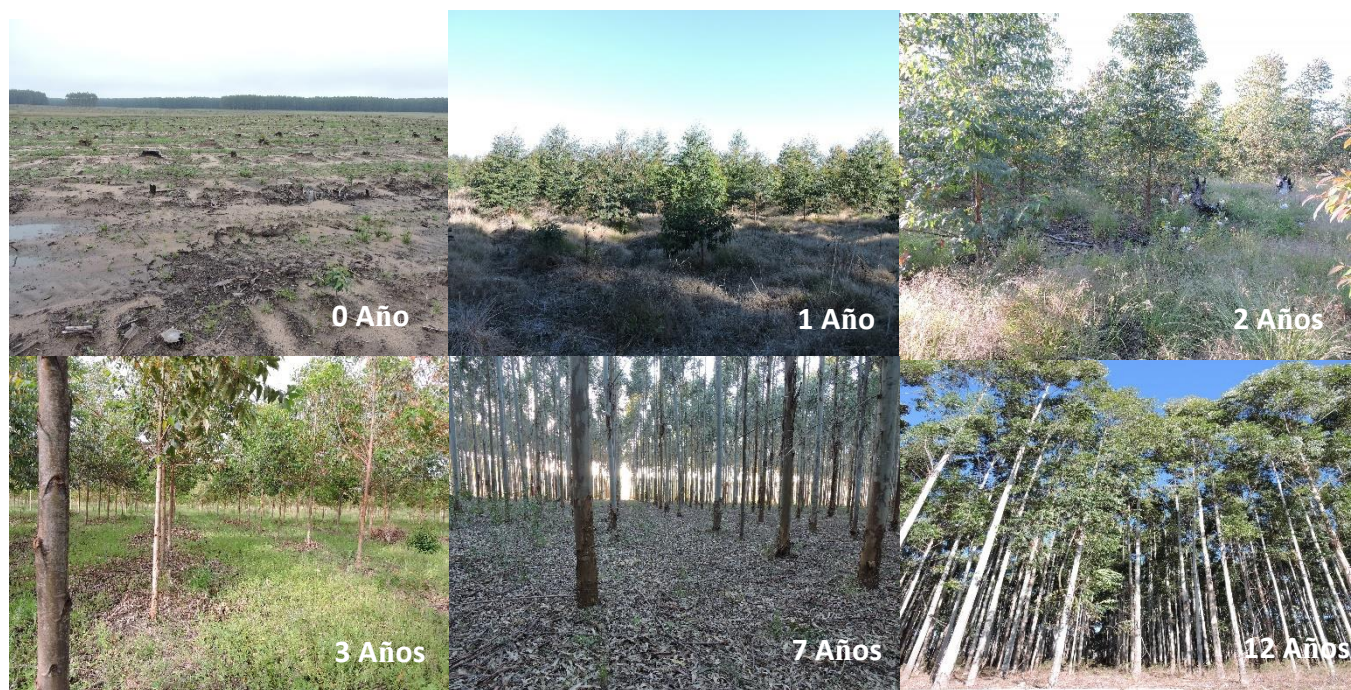


Figura 2.2 Fotos de las plantaciones de eucalipto de diferentes edades. Los años indican la edad de la plantación.

Modelos biológicos

Se utilizaron taxa con atributos contrastantes en sus requerimientos de nicho ecológico: plantas, aves y hormigas. Estos grupos fueron seleccionados porque han probado ser sensibles a la actividad forestal (Peyras *et al.* 2013), son muy abundantes y diversos en varios ambientes, cumplen funciones fundamentales en el ecosistema (Sekercioglu 2012), y su taxonomía es relativamente bien conocida. Las hormigas como representante del grupo de los insectos, juegan un rol clave en el ciclado de nutrientes, dispersión de semillas y regulación de las poblaciones de otros insectos (Corley *et al.* 2006). Las aves son sensibles a las alteraciones en la estructura de la vegetación y las modificaciones humanas del hábitat (Phifer *et al.* 2016). Cumplen una variedad de servicios ecosistémicos fundamentales tales como, la polinización, control de plagas, remoción de la materia en descomposición y dispersión de semillas (Sekercioglu 2006). Las plantas suelen utilizarse en varios estudios como indicadores biológicos porque son sensibles a los cambios en las condiciones abióticas y del uso del suelo, y proporcionan hábitat para los animales, lo cual influye en su diversidad y distribución (Nic Lughadha *et al.* 2005).

Muestreo e identificación de hormigas epígeas

En cada sitio de muestreo se colocaron 4 trampas de caída separadas por al menos 10m (total 120 trampas de caída) y a 50m del borde para el relevamiento de hormigas epígeas (Agosti *et al.* 2000). Las trampas de caída fueron enterradas al ras del suelo y provistas de una tapa separada por al menos 5 cm de la abertura, con el fin de reducir la caída de material del suelo y del agua de lluvia. Todas las trampas fueron llenadas hasta la mitad con una mezcla de propilenglicol y agua (30%) para la adecuada conservación de los ejemplares capturados. El propilenglicol resulta adecuado como conservante y no es tóxico para los vertebrados. Para romper la tensión superficial del agua y evitar que los insectos caminadores puedan escapar de las trampas una vez caídos, se colocó a la solución de propilenglicol y agua, un poco de detergente (Schauff 2001). Se recolectó el material caído cada 3 semanas aproximadamente y se renovó el líquido. Los individuos colectados fueron colocados en alcohol etílico 80% para su posterior identificación en el laboratorio. El muestreo de hormigas se realizó en primavera del 2015 y verano del 2016.

El contenido de cada trampa se procesó individualmente separando las hormigas del resto de los invertebrados de la muestra. Se montó en seco al menos 3 hormigas por especie/morfoespecie observada por trampa, para su posterior identificación, medición de rasgos funcionales y el armado de la colección de referencia. Las hormigas fueron identificadas a nivel de especie/morfoespecie utilizando claves taxonómicas (Kusnezov 1978), páginas web (AntWeb y AntMaps) y la asistencia de entomólogos especializados.

Relevamiento e identificación de plantas

En cada sitio de estudio se establecieron 3 parcelas de relevamiento de 16m² (total 90 parcelas) en donde se registraron las especies vasculares presentes y su valor de cobertura utilizando el método de Braun-Blanquet (Kuchler *et al.* 1976). Se colectaron las plantas vasculares reconocidas en estado reproductivo para realizar el herbario de referencia y las plantas no reconocidas a nivel específico para su posterior asignación taxonómica. Las plantas colectadas fueron identificadas a especie/morfoespecie consultando los manuales de flora del área de estudio (Burkart 1969, 1987). Los muestreos se llevaron a cabo al final de la primavera 2015 y finalizaron en enero de 2016, época en la cual la gran parte de la flora de la región florece y fructifica.

Relevamiento de aves

El relevamiento de aves se realizó mediante el método de conteo por puntos de radio fijo (Bibby *et al.* 1998). Se establecieron 10 puntos de observación por sitio, separados al menos 150m entre sí para evitar la superposición de submuestras y el doble conteo de aves (Ralph *et al.* 1996; Bibby *et al.* 1998). Para minimizar el efecto borde, los puntos fueron ubicados a por lo menos 100 metros del límite con otro tipo de hábitat, el cual podía pertenecer a otro uso de la tierra, o ser un camino, ruta o arroyo, etc. Los relevamientos de aves fueron realizados por dos observadores entrenados, desde el amanecer hasta aproximadamente las 10:30 am en días despejados. En cada punto de observación se registraron las aves vistas y oídas en un círculo de radio de 50m durante 5 minutos. Para la grabación de los cantos de las aves se utilizó un grabador TASCAM DR40. Todas las aves que abandonaron el área dentro del radio de conteo durante el traslado de los observadores al centro del punto fueron registradas a diferencia de las aves que sobrevolaron los puntos de observación durante los 5 minutos. El relevamiento se llevó a cabo durante la época reproductiva, principio de octubre de 2015 hasta principio de enero de 2016. Se ha verificado para la zona de estudio que entre seis y ocho puntos de observación en cada sitio de estudio son 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). La identificación de los cantos de aves grabados durante el muestreo fue realizada por un experimentado ornitólogo.

Variables ambientales

Se midieron variables ambientales en los sitios de estudio con el objetivo de caracterizar las plantaciones de diferentes edades de la cronosecuencia de eucalipto. Las variables seleccionadas fueron aquellas que potencialmente cambian con la edad de plantación y que influencia la ocurrencia de los taxa seleccionados. Se colectaron datos de temperatura utilizando sensores I-Button para cada edad de la cronosecuencia y el ambiente de referencia (Yates *et al.* 2014). Cabe señalar que únicamente se colocaron los sensores I-Button en una réplica por edad y en un solo sitio de pastizal, dada la limitada disponibilidad de sensores. Los mismos fueron puestos cerca y al mismo nivel de las trampas de caída con el fin de registrar la temperatura a nivel del suelo y todos los sensores fueron puestos en simultaneo. Los I-Button fueron provistos con techos para evitar que les llegue el agua de lluvia y estuvieron activos durante 3 semanas del verano del 2016.

Para registrar la cobertura por estrato de la vegetación, se identificaron los tipos de estratos presentes en 3 parcelas de 16 m². Se estimó la cobertura de cada estrato (leñoso, arbustivo, gramíneo/herbáceo) a partir de una adaptación del método Braun Blanquet. Adicionalmente, se registró la proporción de la superficie cubierta por el suelo, hojarasca, material seco (ramas, palos). La profundidad promedio de la hojarasca se midió seleccionando 10 puntos al azar por sitio a lo largo de la transecta que unió las trampas de caída. Luego, la cobertura promedio de la canopia de eucalipto fue estimada a través de fotos tomadas de la línea y entrelínea de la forestación. Luego con el programa IMAGEJ se transformó digitalmente la imagen en blanco y negro, asignando los pixeles negros a la estructura vegetal y los pixeles blanco al cielo y/o nubes (Schneider *et al.* 2012). Posteriormente, se calculó el porcentaje de pixeles negros respecto al total de la imagen, el cual correspondía al porcentaje de canopia (Vespa *et al.* 2014). Para caracterizar al suelo de las plantaciones de eucalipto se tomaron muestras de suelo en todos los sitios de estudio. En cada sitio se recorrió el terreno en forma de zig-zag y se tomó una submuestra cada 10m a una profundidad de 0-20cm (Carretero *et al.* 2016). Se utilizó un barreno para tomar 10 submuestras de suelo por sitio, las cuales fueron mezcladas en una bandeja de plástico. Se rompieron los terrones y se eliminó los restos de material vegetal como hojas y ramas secas y se extrajo 300gr de tierra. Se llevaron las 30 muestras al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, para hacer los análisis correspondientes y de esa manera obtener los valores de pH, P, N, C del suelo, salinidad y granulometría. Finalmente, se registraron los valores de altura promedio del eucalipto y DAP (diámetro a la altura del pecho) de 10 árboles de eucalipto por sitio.

Selección de rasgos funcionales

Se seleccionaron rasgos funcionales basados en las estrategias de historia de vida de las especies, adquisición y conservación de recursos, los cuales se espera que sean buenos predictores de la respuesta de las especies al cambio del hábitat. En el caso de las aves, se seleccionaron 7 rasgos funcionales considerando su alimentación (dieta, forrajeo y tamaño del cuerpo), reproducción (tamaño de puesta y tipo de hábitat de anidamiento), y características del hábitat (amplitud del uso del hábitat y habita primario) (López-Lanús *et al.* 2008; De la Peña 2013; Luck *et al.* 2013). Luego para las plantas, solamente se consideraron los rasgos funcionales de las especies dominantes porque son las que tienen un fuerte impacto en el funcionamiento del ecosistema (Carreño-Rocabado *et al.* 2015). Además, los rasgos

funcionales seleccionados estuvieron relacionados con su capacidad de sobrevivir en hábitats perturbados: forma de crecimiento, síndromes de dispersión, potencial de dispersión e historia de vida (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Finalmente, para las hormigas se midieron 9 rasgos morfológicos por cada especie/morfoespecie (a partir de aquí se va a referir como especie) (Figura 2.3). Información detallada de los rasgos funcionales seleccionados, su justificación y los valores o estados del rasgo, se encuentra en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1: Listado de rasgos funcionales seleccionados para las aves, plantas y hormigas. Se describe el valor o estado de los rasgos junto la justificación de su uso en esta tesis.

Taxon	Rasgo funcional	Valor o estado del rasgo	Descripción
Aves	Dieta	Frugívoro, Granívoro, Carnívoro, Herbívoro, Insectívoro, Otro invertebrado, Omnívoro	Influencia todos los aspectos relacionados al comportamiento de forrajeo y el flujo de materia y energía en los ecosistemas. Indica la posición en la cadena trófica; regulación de la población de invertebrados y vertebrados (algunos pueden ser pestes). Nectívoros involucrados en la polinización y frugívoros en la dispersión de semillas (Sekercioglu, 2006; Leveau, 2013; Corbelli et al., 2015).
	Sustrato de forrajeo	Suelo, Arbusto, Árbol, Aire, Agua, Forrajeo a lo largo	Dictamina dónde las aves llevan a cabo sus actividades y cómo adquieren los recursos del ambiente (Flynn <i>et al.</i> 2009).
	Tamaño del cuerpo	Pequeño (menor a 100gr), Mediano (100-500gr), Grande (mayor a 500gr)	Fuertemente relacionado con la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo, longevidad y tamaño del home-range. Flujo de energía en el ecosistema (Cofre <i>et al.</i> 2007; Flynn <i>et al.</i> 2009).

Tamaño de puesta	1 huevo, 2 o 3 huevos, más de 3 huevos	Especies con baja tasa reproductiva son menos resilientes a los cambios ambientales (i.e tienen menos capacidad de recuperación de las perturbaciones). Especies que tienen un alto tamaño de puesta requieren mayor aprovisionamiento de alimento (Luck <i>et al.</i> 2012).
Hábitat de nidificación	Suelo, Pasto, Arbusto, Árboles, Cavidades naturales, Varias	Indica la sensibilidad a los cambios en el hábitat. Ingeniería del ecosistema vía la construcción de cavidades para nidificar (Sekercioglu 2006).
Hábitat principal	Bosque, Arbustal, Pastizal, sin hábitat principal	Requerimientos del hábitat y capacidad de usar varios hábitats (Feeley <i>et al.</i> , 2007; Corbelli <i>et al.</i> , 2015).
Plantas	Forma de crecimiento	Árbol, Hierba, subarbusto
Síndrome de dispersión	Anemocoria, Anemozoocoria, Barocoria, Zoocoria	Asociado con la adaptación ecofisiológica (Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2013; Rodríguez <i>et al.</i> 2018).
Potencial de dispersión	Alto, Medio, Bajo	Asociado con las distancias recorrida, el camino y el destino final (Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2013).
Historia de vida	Anual, Perenne	Bienal, Indicador de la persistencia de la población, longevidad de la planta adulta (Burkart 1969; Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2013).

Hormiga	Ancho de la cabeza	Continuo	Tamaño de la cabeza puede variar alométricamente con el tamaño del cuerpo. Tamaño del espacio a través del cual las obreras pueden pasar (Sarty <i>et al.</i> 2006); musculatura mandibular (Kaspari 1993).
	Posición del ojo	Continuo	Relacionado con los métodos de caza, ojos de las hormigas predadoras son posicionados más lateralmente (Gibb <i>et al.</i> 2015).
	Largo de la cabeza	Continuo	Puede ser indicativo de la dieta, cabezas más largas pueden indicar herbivoría (Yates <i>et al.</i> 2014). Indica el tamaño del cuerpo de la obrera (Parr <i>et al.</i> 2017).
	Ancho máximo del ojo	Continuo	Habilidad de ver lateralmente. Indica el comportamiento de alimentación; hormigas predadoras tienen relativamente ojos más pequeños (Weiser & Kaspari 2006).
	Largo del escapo	Continuo	Información quimiosensorial, escapos largos facilitan el seguimiento de los caminos de feromonas (Weiser & Kaspari 2006).
	Largo del fémur posterior	Continuo	Indica de la eficiencia de locomoción y forrajeo, el cual refleja la complejidad del hábitat (Feener <i>et al.</i> 1986).
	Largo de Weber	Continuo	Indicativo del tamaño del cuerpo de la obrera (Weber 1938), y por lo tanto refleja el uso de los recursos (Kaspari & Weiser 1999).
	Ancho del pronoto	Continuo	Estimativo del tamaño del agujero a través del cual la obrera puede pasar (Sarty <i>et al.</i> 2006).

Predictor de la masa corporal (Kaspari & Weiser 1999)

Largo de la mandíbula Continuo

Indica la especialización en la predación; mandíbulas más largas pueden permitir el consume de presas más grandes (Fowler *et al.* 1991).

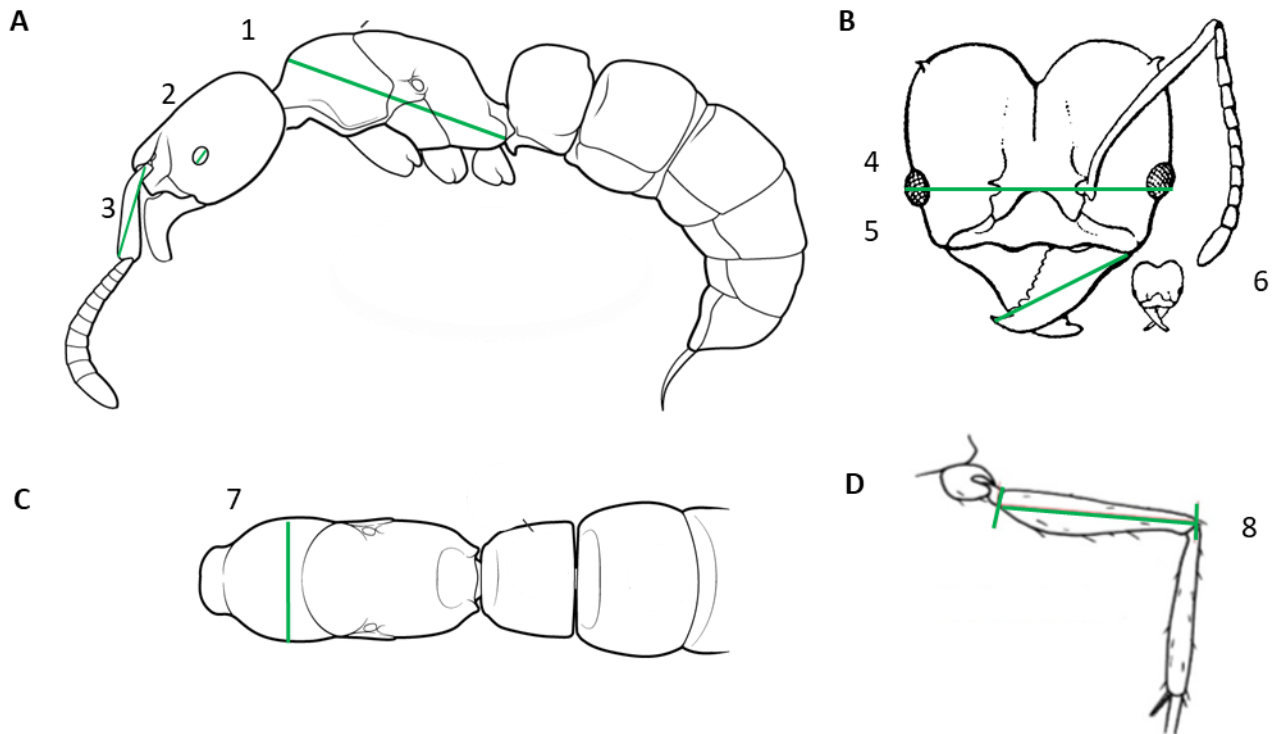


Figura 2.3 A-Vista lateral de una hormiga donde se muestra el largo de weber (1), el ancho máximo del ojo (2) y el largo del escapo (3). B- Vista frontal de la cabeza de la hormiga donde se indica el ancho a través (4) y entre los ojos (5) para calcular la posición de los ojos. Largo de la mandíbula (6). C- Vista

dorsal donde se indica el ancho del pronoto (7). D- Tercer pata donde se indica la longitud del fémur (8). Fotos adaptadas del Global Ants Database (<http://globalants.org/>).

Análisis del gradiente ambiental

A lo largo de esta tesis se pretende analizar los cambios en la diversidad taxonómica y funcional y los mecanismos que la generan, utilizando un enfoque multitaxa. Para ello, la existencia de un gradiente ambiental dentro del ciclo forestal permite poner a prueba las hipótesis y predicciones que se plantean a lo largo de los capítulos. Es así, que previamente se evaluaron los cambios ambientales que ocurren a lo largo del ciclo forestal del eucalipto desarrollados en un contexto de bioma de pastizal. Además, se analizaron los cambios en la disimilitud ambiental entre las diferentes edades de la plantación y el pastizal, que es nuestro ambiente de referencia. Dado que la plantación de eucaliptos en pastizales conlleva la incorporación de una estructura vertical y cambios en las condiciones de microclima, se espera que las plantaciones más jóvenes sean microclimáticamente más similares a los pastizales que las plantaciones maduras. La existencia de un gradiente ambiental a lo largo del ciclo forestal es un modelo ideal para evaluar si hay filtrado ambiental para cada uno de los grupos taxonómicos seleccionados.

Análisis de datos

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para describir los cambios ambientales que ocurren en el ciclo forestal del eucalipto. Se utilizaron las variables ambientales relacionadas a los cambios en la estructura de la vegetación y condiciones de microclima que potencialmente afectan a los taxa seleccionados anteriormente descriptas. Se estandarizaron las variables ambientales ya que las mismas fueron medidas en diferentes unidades (Legendre & Legendre 2012).

Con la misma matriz de variables ambientales se calculó el índice de disimilitud de Gower entre cada sitio y el ambiente natural con la función *vegdist* en el paquete “VEGAN” del R. Este índice permite analizar variables estimadas con distintas unidades de medición. Cabe señalar que el ambiente natural previamente mencionado consistió en el promedio de los tres sitios de pastizal. Para visualizar el patrón de cambio de la disimilitud ambiental respecto a la edad de plantación, se graficó una curva suavizada que se obtuvo a partir de modelos de regresiones líneas y no paramétricas. Se utilizó la función *loess* del paquete “STATS” del R (R Core Team 2018).

Descripción del gradiente ambiental dentro del ciclo forestal

Las dos primeras componentes del PCA realizado con las variables ambientales explican un 81% de la variabilidad de los datos (Figura 2.4). El primer componente del PCA explica el 63% de la variación y ordena a los sitios de acuerdo con la cronosecuencia, a medida que aumenta el valor del PCA 1 aumenta la edad de la plantación. Las plantaciones más jóvenes (valores negativos para el PCA 1) se caracterizan por tener mayor cobertura de suelo y herbáceas, mayor temperatura y valores altos del pH en el suelo. Además, estas plantaciones se asocian a menor cobertura y profundidad de la hojarasca, menor altura de los eucaliptos y menor cobertura de la canopia como era de esperarse. Por el contrario, las plantaciones maduras (valores positivos para el PCA 1) se asocian a una mayor altura de los eucaliptos, mayor cobertura y altura de hojarasca, mayor DAP y canopia. En cambio, el PCA 2 explicó el 18% de la variación en las características ambientales entre sitios y se relaciona positivamente con la cobertura de herbáceas. Este eje en particular separa a los sitios de edad de plantación cero (que son los que tienen menor cobertura de herbáceas) del resto de las plantaciones jóvenes. La Tabla 2.1 muestra los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los dos primeros ejes del PCA.

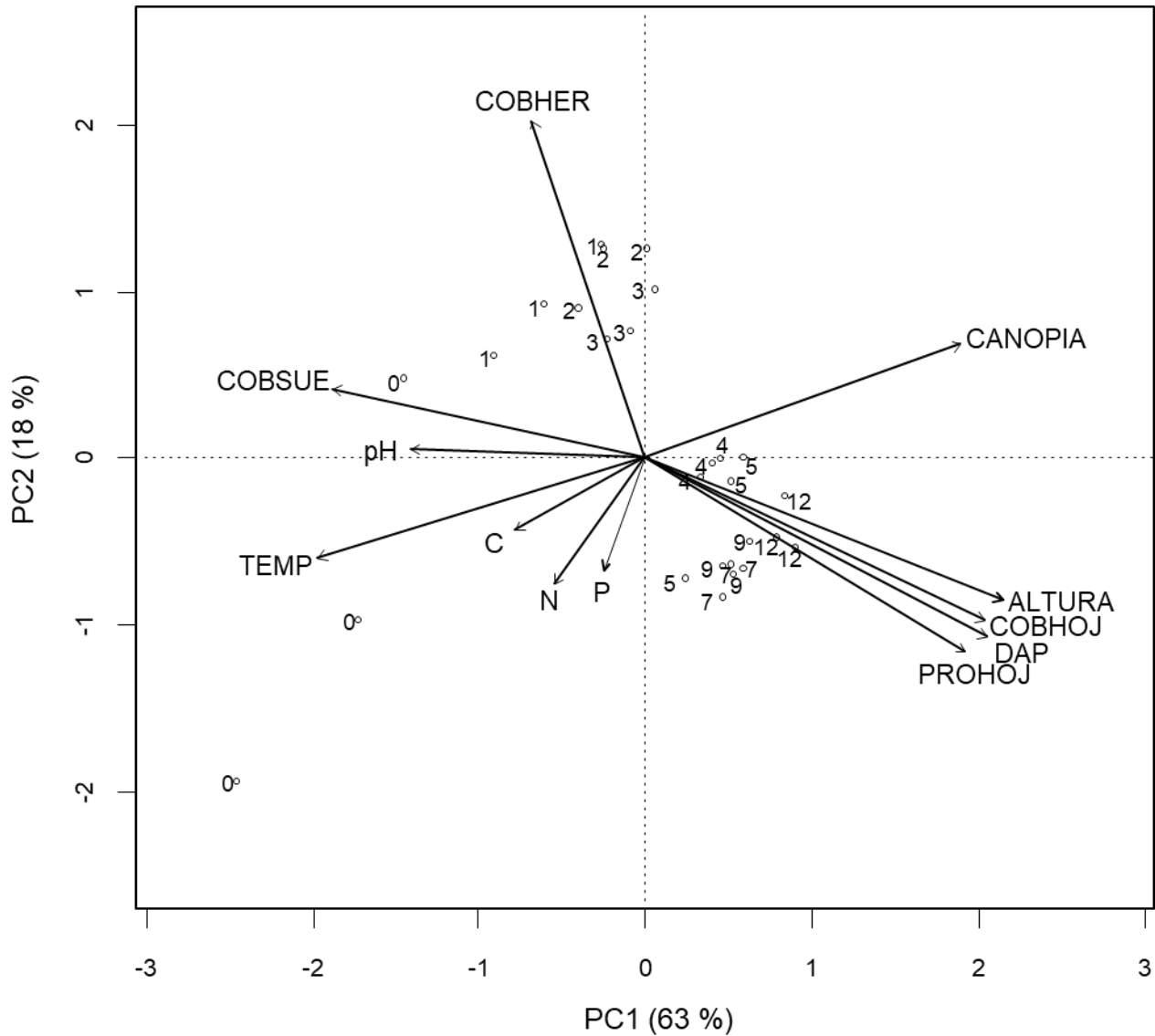


Figura 2.4. Biplot del PCA realizado con las variables ambientales medidas a lo largo del ciclo forestal de plantaciones de eucalipto de la Pampa Mesopotámica. La varianza explicada por cada componente principal se indica entre paréntesis. Los números representan la edad de la plantación y las rectas, las variables ambientales. COBSUE= cobertura promedio del suelo, COBHER= cobertura promedio de herbáceas, CANOPIA= cobertura promedio de la canopia, COBHOJ= cobertura promedio de la hojarasca, ALTURA= altura promedio de los eucaliptos, PROHOJ= profundidad promedio de la hojarasca, DAP= diámetro promedio del eucalipto a la altura de pecho, TEMP=temperatura promedio al nivel del suelo, pH= pH del suelo, P= contenido de fósforo en el suelo, N= contenido de nitrógeno en el suelo, C=contenido de carbono inorgánico en el suelo.

Tabla 2.1. Valores de los coeficientes de correlación de Pearson entre las variables ambientales y los componentes PC1 y PC2. Los acrónimos de las variables ambientales se indican en la Figura 2.1.

	PC1	PC2
pH	-0.59	0.02
N	-0.23	-0.31
P	-0.11	-0.28
ALTURA	0.90	-0.36
DAP	0.86	-0.45
PROHOJ	0.80	-0.48
CANOPIA	0.79	0.28
COBHER	-0.29	0.85
TEMP	-0.82	-0.25
COBHOJ	0.85	-0.41
COBSUE	-0.78	0.17
C	-0.33	-0.18

Por último, la disimilitud ambiental aumentó a lo largo del ciclo forestal (Figura 2.5). En particular, se observa que dicho aumento es hasta los siete años a partir del cual hay un efecto umbral.

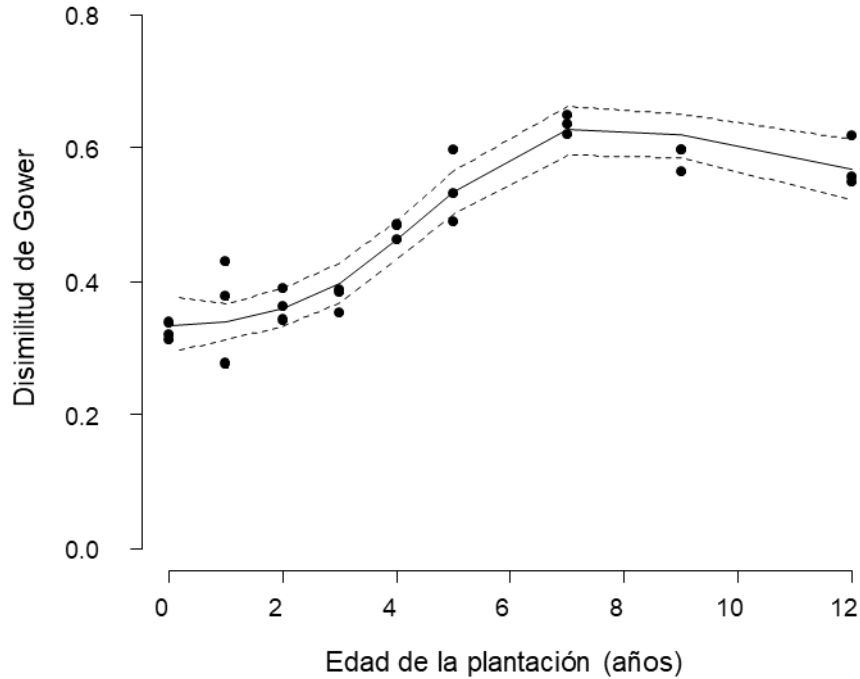


Figura 2.5. Disimilitud ambiental en función de la edad de la plantación del eucalipto. La línea continua corresponde a los modelos de regresiones locales y las líneas punteadas corresponden a los intervalos de confianza al 95%. Los tres sitios de pastizal fueron promediados y usados como el ambiente de referencia.

En síntesis, a medida que la plantación de eucalipto crece en un contexto de pastizal, las condiciones ambientales se van diferenciando cada vez más de las condiciones del ambiente que reemplaza. El gráfico del PCA realizado con las variables ambientales medidas y en particular la componente PCA 1 diferencian ambientalmente a dos grupos de edades. Las plantaciones jóvenes conformadas por las plantaciones de 0 a 3 años y las plantaciones maduras de 4 a 12 años, siendo los 4 años la edad promedio de cierre de la canopia para este tipo de plantaciones (Aguerre *et al.* 1995). Cabe destacar que las plantaciones jóvenes son las más similares ambientalmente a los sitios de pastizal que las plantaciones maduras. Estas últimas son más similares entre si a partir de los 7 años y tienen un pH ácido en el suelo, lo cual es característico de este tipo de plantaciones (Jobbágy *et al.* 2006). Además, estas plantaciones tienen alta cobertura de canopia, lo cual puede generar la disminución de la temperatura al nivel del suelo limitando el crecimiento de las plantas de pastizal las cuales suelen crecer a intensidades lumínicas altas. Dado los resultados obtenidos, se pudo verificar la existencia de un gradiente ambiental a lo largo del ciclo forestal, el cual es un modelo ideal para evaluar si hay filtrado ambiental para cada uno

de los grupos taxonómicos seleccionados. Los cambios de intensidad de filtrado están relacionados a la similitud ambiental entre las distintas edades de las plantaciones y los pastizales naturales.

CAPÍTULO 3:

PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Introducción

La intensificación y el cambio del uso del suelo son los mayores responsables de la pérdida de biodiversidad en hábitats terrestres causando la degradación y pérdida de los ambientes naturales (Sala *et al.* 2000). En este sentido, los cambios en las condiciones ambientales causados por los usos de la tierra fuerzan que solo algunas especies del conjunto regional de especies puedan adaptarse (pérdida de riqueza) y generan cambios en la estructura de las comunidades de los ambientes naturales que reemplazan (Fillooy *et al.* 2010; Wilcove & Pin 2010; Ribeiro de Castro Solar *et al.* 2016; Santoandré *et al.* 2019a). En general, las especies especialistas son las que primero se pierden localmente y aumentan las especies generalistas que son capaces de tolerar las nuevas condiciones ambientales que trae como consecuencia la homogenización biótica (McKinney & Lockwood 1999).

En general, las actividades humanas impactan negativamente en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de aves, roedores, hormigas y otros invertebrados a causa de los cambios en las condiciones abióticas, la abundancia y disponibilidad de recursos, la heterogeneidad y composición de la vegetación (Medan *et al.* 2011; Azpiroz *et al.* 2012; Corbelli *et al.* 2015; Phifer *et al.* 2016; Rodriguez *et al.* 2018; Vilardo *et al.* 2018). Particularmente, muchos estudios han evaluado el impacto de las prácticas de manejo forestales en la diversidad nativa y se ha profundizado menos en los cambios en las condiciones del suelo, vegetación, microclima y microhábitat que acompañan el crecimiento de las plantaciones (Chaudhary *et al.* 2016). Dichos cambios están relacionados con la disponibilidad de recursos y la heterogeneidad ambiental a escala local que afectan el ensamblado de las comunidades (Zellweger *et al.* 2016). Para explorar los mecanismos por los cuales el manejo forestal impacta la biodiversidad, es importante centrarse en cómo el manejo cambia las características de la plantación y ampliar el espectro de grupos taxonómicos.

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

La mayoría de los estudios acerca del impacto de las plantaciones forestales en la biodiversidad se han focalizado en analizar un único taxón y en la faceta taxonómica de la diversidad, la cual provee información limitada sobre el funcionamiento del ecosistema (McGill *et al.* 2006). Así, numerosos estudios han complementado sus trabajos de riqueza y composición de especies con información de las características funcionales de los organismos involucrados ya que ayuda a entender mejor la respuesta de las comunidades biológicas a los cambios del uso del suelo (Yates *et al.* 2014). En un principio, para evaluar la diversidad funcional de una comunidad, las especies se clasificaron en grupos funcionales en función de la similitud de sus rasgos, la cual fue criticada porque falla en considerar la variación de los rasgos dentro del grupo (Wright *et al.* 2006). Posteriormente, se desarrollaron numerosos índices de diversidad funcional que vinculan la suma o el promedio de las distancias entre pares de especies de una comunidad, en un espacio de rasgos funcionales multivariado (Petchey & Gaston 2002, 2007; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). Sin embargo, teniendo en cuenta que algunas especies pueden tener un gran impacto sobre el funcionamiento del ecosistema debido a su alta abundancia (Díaz & Cabido 2001), se desarrollaron índices cuantitativos que incluyen este atributo. (Laliberté & Legendre 2010).

A pesar del auge de la medición de la diversidad funcional y su inclusión en estudios ecológicos, pocos son los estudios que hasta el momento la han utilizado para evaluar y comparar el impacto de las actividades humanas en múltiples taxa (Aubin *et al.* 2013; Fournier *et al.* 2015). En general, los resultados muestran que el cambio en el uso del suelo moldea la composición funcional de las comunidades de invertebrados y de plantas resultando en la pérdida de ciertos rasgos y especies que poseen requerimientos de nicho ecológico particulares (Janeček *et al.* 2013; Nagy *et al.* 2018; Neff *et al.* 2019). Además, Fournier *et al.* (2015) mostraron que el impacto del estrés hídrico del suelo y los pulsos de inundación en la diversidad funcional de plantas e invertebrados depende del grupo taxonómico y del gradiente ambiental considerado. La respuesta funcional de las comunidades a la intensificación del uso de la tierra va a depender de si se pierden primero las especies con funcionalidad única (que son generalmente las especies especialistas) o no y del nivel de redundancia funcional que la comunidad posea (Flynn *et al.* 2009; Mayfield *et al.* 2010). Dos o más especies se consideran redundantes con respecto a un proceso del ecosistema cuando la desaparición de una o más de esas especies no afecta ese proceso de manera significativa, porque las especies restantes pueden compensarlo (Díaz & Cabido 2001). En comunidades con alta redundancia funcional, la pérdida de especies con el aumento de la intensificación del uso de la tierra no genera cambios en la diversidad funcional. En cambio, si hay poca redundancia funcional, la

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

pérdida aleatoria de especies es acompañada por una disminución de la diversidad funcional. Los filtros ambientales pueden ser más restrictivos o no a causa de los cambios en el uso de la tierra, favoreciendo a un conjunto de rasgos funcionales sobre otro (Flynn *et al.* 2009). Por ejemplo, la remoción de ciertos filtros ambientales puede generar que la pérdida de especies este acompañada por la colonización de especies con nuevos rasgos funcionales lo que genera el aumento de la diversidad funcional (Mayfield *et al.* 2010).

La congruencia de los patrones espaciales de riqueza de plantas, aves y mamíferos es explicada principalmente por la acción del clima (temperatura y precipitaciones), la heterogeneidad del hábitat y la disponibilidad de energía que actúan a escala regional (Field *et al.* 2009). Se ha documentado que el nivel de congruencia entre la riqueza de los taxa varía con la escala de análisis y el gradiente ambiental considerado (Willig *et al.* 2003). En general, la alta congruencia a escalas regionales y a nivel taxonómico puede ser a causa de una historia biogeográfica en común, una respuesta similar a los gradientes ambientales o al rol estructurante de las interacciones bióticas entre los taxa (Pearson & Carroll 1999; Lamoreux *et al.* 2006; Larsen *et al.* 2012; van Schalkwyk *et al.* 2019). Varios estudios realizados encontraron alta congruencia entre la riqueza de plantas y la riqueza de los vertebrados lo cual puede deberse a que las plantas proporcionan hábitat y recursos alimenticios para los animales (Kissling *et al.* 2007; Weerd & Udo 2010). Sin embargo, es difícil determinar si dicha congruencia se debe en gran parte a la misma respuesta a los factores ambientales o al efecto de un taxón (e.g., plantas) sobre el otro (e.g., hormigas y aves) (Hawkins & Porter 2003). Además, algunos estudios identificaron que la intensidad del disturbio antrópico, la escala de análisis y el contexto regional son factores clave que influyen el grado de congruencia (Rooney & Azeria 2015). Es así que la incorporación de los gradientes ambientales antrópicos a los análisis de congruencia de patrones puede ayudar al monitoreo de la biodiversidad y la planificación de la conservación, ya que permitiría la identificación de mecanismos generales subyacentes a las variaciones espaciales en la biodiversidad (Duan *et al.* 2016).

El gradiente ambiental impuesto por el crecimiento de las plantaciones de eucalipto genera que los filtros ambientales, relacionados con la estructura de la vegetación, condiciones del suelo y microclima, afecten diferencialmente a los taxa de estudio. Tanto a escala local como regional se ha enfatizado la importancia de la complejidad del hábitat y la estructura vertical de la vegetación en la riqueza de especies más móviles (como las hormigas y las aves) (MacArthur & MacArthur 1961). En cambio, los factores abióticos relacionados con el clima y las propiedades edáficas, como el pH del suelo, explican la

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

distribución de especies y los patrones de riqueza de plantas a escalas regionales y locales (Pausas & Austin 2001). Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo y de qué manera los cambios estructurales y ambientales causados por las forestaciones impactan en taxa con diferentes historias de vida y a las relaciones entre los mismos (Seibold *et al.* 2018; Penone *et al.* 2019).

Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de este Capítulo es evaluar los cambios en la diversidad alfa taxonómica y funcional en relación con los cambios ambientales que ocurren a lo largo del ciclo forestal y determinar el grado de congruencia en los patrones de respuesta entre los taxa. Se consideraron un amplio espectro de grupos taxonómicos los cuales responden de manera diferente a los factores que controlan la diversidad de especies.

Objetivos particulares

1. Analizar la variación de diversidad alfa taxonómica y funcional de las comunidades de aves, hormigas y plantas en relación con la disimilitud en las condiciones ambientales entre las plantaciones forestales y el ambiente natural.
2. Identificar las variables ambientales que principalmente explican los cambios en la riqueza específica observada a lo largo del ciclo forestal.
3. Generar un modelo integrador para identificar las relaciones directas e indirectas entre la diversidad de plantas, aves y hormigas y las principales variables ambientales explicativas.
4. Analizar el grado de asociación entre las riquezas de los taxa y las diversidades funcionales a lo largo del ciclo forestal.

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 3.1. El efecto de las plantaciones de eucalipto sobre las comunidades de aves, plantas y hormigas, depende de la similitud ambiental entre los pastizales nativos y la edad de la plantación como resultado de los cambios en la variedad y disponibilidad de recursos, condiciones de microclima y estructura de la vegetación. En este contexto, se hipotetiza que el ciclo forestal del eucalipto afecta negativamente a las comunidades nativas de aves, plantas y hormigas de los pastizales pampeanos a pesar de que estos taxa posean requerimientos de nicho ecológico diferentes.

Predicción 3.1.1. La riqueza específica de los taxa disminuye a medida que aumenta la disimilitud ambiental entre los pastizales y las plantaciones forestales de distintas edades.

Predicción 3.1.2. La diversidad funcional de los taxa disminuye a medida que aumenta la disimilitud ambiental entre los pastizales y las plantaciones forestales de distintas edades.

Predicción 3.1.3. Los patrones de riqueza entre los taxa están correlacionados positivamente a lo largo del ciclo forestal

Predicción 3.1.4. Los patrones de diversidad alfa funcional entre los taxa están correlacionados positivamente a lo largo del ciclo forestal.

Hipótesis 3.2. La congruencia entre taxa puede deberse a una respuesta común a los cambios ambientales generados por el ciclo forestal del eucalipto o a que dichos cambios afecten las relaciones entre los mismos. Considerando que las plantas son la base de las redes tróficas terrestres y pueden proveer gran variedad de recursos alimenticios (e.g. semillas para las hormigas y aves granívoras) y hábitat (e.g. pasturas como sitio de nidificación) para las aves y hormigas (Hutchinson 1959; Kissling *et al.* 2007), se hipotetiza que las comunidades de plantas influyen positivamente en la presencia de especies de aves y hormigas a lo largo del ciclo forestal.

Predicción 3.2.1. La riqueza de plantas esta afecta positivamente en la riqueza de aves y de hormigas.

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Materiales y Métodos

En el Capítulo 2 se detalla el diseño de muestreo, las variables ambientales medidas y los rasgos funcionales seleccionados para cada taxón. A modo de resumen, para la representación de la cronosecuencia se seleccionaron 9 edades (0, 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 12 años) con tres réplicas por edad y además de tres sitios de pastizal natural (30 sitios en total). La riqueza taxonómica de las comunidades de aves, plantas y hormigas se estimó contabilizando la cantidad total de especies presente en los muestreos, registrándose la riqueza de especies por sitio.

Estimación de la diversidad taxonómica

Para estimar la diversidad alfa taxonómica de los taxa, se consideraron las especies/morfoespecies (de aquí en más se referirá como especie) registradas por sitio. Se construyeron primero las matrices de abundancias por sitios, y para así obtener las matrices de presencia-ausencia con las cuales se calculó la riqueza de los grupos taxonómicos. La abundancia de las plantas se calculó promediando la cobertura de cada especie por sitio considerando los 3 cuadrantes en cada sitio. Para las hormigas, la abundancia por especie se calculó como el número de trampas con presencia de la especie por sitio, pudiendo tomar valores entre cero y cuatro. La elección de la frecuencia de ocurrencia como estimador de abundancia se debe a que las hormigas son organismos eusociales; por ello, estimar la abundancia como el número de individuos por trampa produce sesgos de las capturas hacia especies con una mayor actividad y movilidad, con mayores tamaños poblacionales o densidad de colonias y con distintos comportamientos de forrajeo (Andersen 1991). Para las aves, la abundancia se calculó sumando los datos de abundancia de las especies correspondientes a los 10 puntos de observación en cada sitio.

Estimación de la diversidad funcional

Actualmente existe una gran variedad de índices para estimar la diversidad funcional de una comunidad (Petchey & Gaston 2002; Villéger *et al.* 2008; Laliberté *et al.* 2010). Para esta tesis se seleccionó el índice de dispersión funcional (FDis) desarrollado por Laliberté & Legendre (2010) el cual representa la distancia media ponderada por la abundancia relativa de las especies al centroide en el espacio multidimensional de rasgos. FDis tiene las ventajas de no estar afectado por la riqueza de especies, los datos atípicos no lo influyen fuertemente, puede incluir cualquier número y tipo de rasgos, y puede

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

ser calculado con cualquier medida de distancia o disimilitud (Anderson *et al.* 2006). FDis se estimó por sitio para los tres grupos taxonómicos utilizando los rasgos funcionales descritos en la Tabla 2.1.

Respecto a las hormigas, se midieron los rasgos funcionales de 3-6 individuos por especie considerando únicamente a las obreras (Bihn *et al.* 2010) y se utilizó un estereomicroscopio Zeiss Discovery v8. Dado que varios de los rasgos seleccionados correlacionan con el tamaño del cuerpo, se transformaron y estandarizaron los datos antes de calcular el índice FDis. Se dividieron todos los rasgos funcionales por el largo de Weber (indicativo del tamaño del cuerpo de las hormigas), a excepción del propio largo de Weber (Weber 1938). Se calculó el logaritmo de los valores relativos de los rasgos funcionales y luego, la media para cada especie (Fichaux *et al.* 2019). Un PCA con la matriz de rasgos por especies fue realizado para después extraer las primeras cinco componentes sobre los cuales se calculó el índice FDis (Fichaux *et al.* 2019). Se resumió toda la información en componentes principales con el objetivo de eliminar información redundante para que no afecte la estimación de la diversidad funcional.

Posteriormente, se calculó la matriz de distancia entre especies a partir de la matriz original de especies y rasgos, utilizando el índice de Jaccard para las aves y plantas (función `vegdist` en el paquete “VEGAN” del R) porque es adecuado para datos categóricos (Legendre & Legendre 2012; R Core Team 2018). En cambio, para las hormigas se utilizó la distancia euclidiana. El cálculo del índice FDis por cada sitio se realizó con el paquete “FD” utilizando la matriz de distancia entre especies y la matriz de sitios por especies (Laliberté *et al.* 2014).

Análisis de datos

Los cambios en la riqueza de especies con el aumento de la disimilitud ambiental (calculada en el capítulo anterior), se evaluaron mediante Modelos Lineales Generalizados (GLMs). Dado que la riqueza es un conteo de números enteros se eligió modelarla con la distribución de Poisson (solo hormigas) o con una distribución binomial negativa (plantas y aves) para reducir la sobredispersión. Se utilizó la función `glm` y `glm.nb` del paquete “MASS” para modelar las riquezas. En ambos casos se utilizó como función de enlace la función logarítmica y se chequeó que el gráfico de residuos versus valores predichos de los modelos no tenga ningún patrón. La variación del índice FDis con el aumento de la disimilitud ambiental fue analizada con GLMs utilizando la distribución gaussiana y también agregando un término cuadrático. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos fueron chequeados. Cuando dos o más

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

modelos significativos lograron los supuestos requeridos, elegimos el más informativo, es decir, el que tiene el Criterio de Información de Akaike (AIC) más bajo (Burnham & Anderson 2002).

Para identificar las variables ambientales que explican los cambios en la riqueza de los taxa, se realizaron selecciones de modelos hacia atrás incluyendo al modelo nulo que contempla la ausencia de patrón (Johnson & Omland 2004). Cada taxón fue modelado por un conjunto diferente de variables ambientales dado que tienen requerimientos de nicho diferente (Tabla 3.1). Para visualizar la relación entre las variables ambientales se calculó el índice de correlación de Spearman para todos los pares de variables (Anexo 3.1). Se utilizó el Factor de Inflación de la Varianza (VIF) para detectar multicolinealidad entre las variables ambientales que explican la riqueza de los grupos taxonómicos. Si una variable ambiental dentro de un modelo tiene $VIF \geq 5$ indica que esa variable tiene una colinealidad importante dentro del modelo y entonces fue excluida de la selección de modelos (Dormann *et al.* 2013). Luego, para analizar la congruencia taxonómica y funcional entre los taxa, se calcularon correlaciones de Spearman (debido a la ausencia de normalidad) entre las riquezas de los taxa y también entre las diversidades funcionales previamente calculadas (Kissling *et al.* 2008; Osorio *et al.* 2012).

Tabla 3.1. Variables ambientales utilizadas para explicar la variación de la riqueza de las plantas, aves y hormigas. Las cruces indican que fueron incluidas en el modelo y la raya indican que no fueron incluidas. Los acrónimos de las variables pueden verse en la Anexo 3.1.

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

	Plantas	Aves	Hormigas
pH	X	-	-
P	X	-	-
CANOPIA	X	X	X
ALTURA	X	X	X
N	X	-	-
TEMP	X	-	X
COBSD	-	X	X
COBHER	-	X	X

Los Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM) permiten inferir relaciones causales pudiendo separar efectos directos e indirectos entre las diferentes variables que integran el modelo (Grace 2006). Teniendo en cuenta los resultados obtenidos a partir de la selección de modelos previamente descripta, se generó un modelo teórico que incluyó a la riqueza de los taxa y a las variables ambientales más importantes poniendo a prueba las relaciones directas e indirectas entre ellas a partir del SEM. El número máximo de relaciones planteadas dentro de un modelo viene dado por la relación entre el $N/5$, por lo que únicamente se planteó un modelo con 6 interacciones como máximo (Fan *et al.* 2016). Los SEM se basan en relaciones lineales y por lo tanto suponen normalidad en los datos. La falta de normalidad modifica la estimación de los intervalos de confianza de los parámetros y sus valores de significancia. Es así que se utilizó la técnica de *Bootstrapping* para calcular los intervalos de confianza de los parámetros estimados (Bollen & Stine 1993). Dicha técnica consiste en tomar muestras sucesivas con reposición de los datos y estimar los parámetros del modelo cada vez y por lo tanto los intervalos de confianza se basan en la distribución de nuestros propios datos. El modelo teórico fue ajustado usando una selección de modelos hacia atrás con la función *anova* y el paquete “LAVAAN” en R (Rosseel 2012). Para evaluar el ajuste del modelo final se estimó el *Bollen-Stine p value Bootstrap*, que se utiliza cuando los supuestos de la prueba de chi-cuadrado no se cumplen (Walker & Smith 2017). La hipótesis nula implica que el modelo propuesto es correcto y, por lo tanto, se espera no rechazarla ($p > 0.05$).

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Resultados

Se registraron un total de 76 especies de aves, 67 especies de hormigas y 249 especies de plantas en los sitios de pastizal y las plantaciones de eucalipto de diferentes edades (ANEXO 3.3, 3.4, 3.5).

La riqueza específica de las comunidades de aves (Figura 3.1 A), hormigas (Figura 3.1 C) y plantas (Figura 3.1 E) disminuyó significativamente a medida que la disimilitud ambiental entre las forestaciones de distintas edades y los sitios de pastizal aumentaba (LR= 5.72 $p=0.02$, Devianza=-7.37 $p<0.01$, LR=10.64 $p<0.001$). Sin embargo, no se observaron cambios en la diversidad funcional en las comunidades de aves con el incremento de la disimilitud ambiental (Figura 3.1 B, ver Anexo 3.2). La diversidad funcional de las comunidades de hormigas epígeas aumentó significativamente con el aumento de disimilitud ambiental (Figura 3.1 D, $F=6.67$, $p= 0.02$). Finalmente, la diversidad funcional de las comunidades de plantas disminuyó significativamente con el incremento de la disimilitud ambiental y su ajuste fue mejor a una función polinómica de segundo grado que a una función lineal (Figura 3.1 F, ver Anexo 3.2).

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

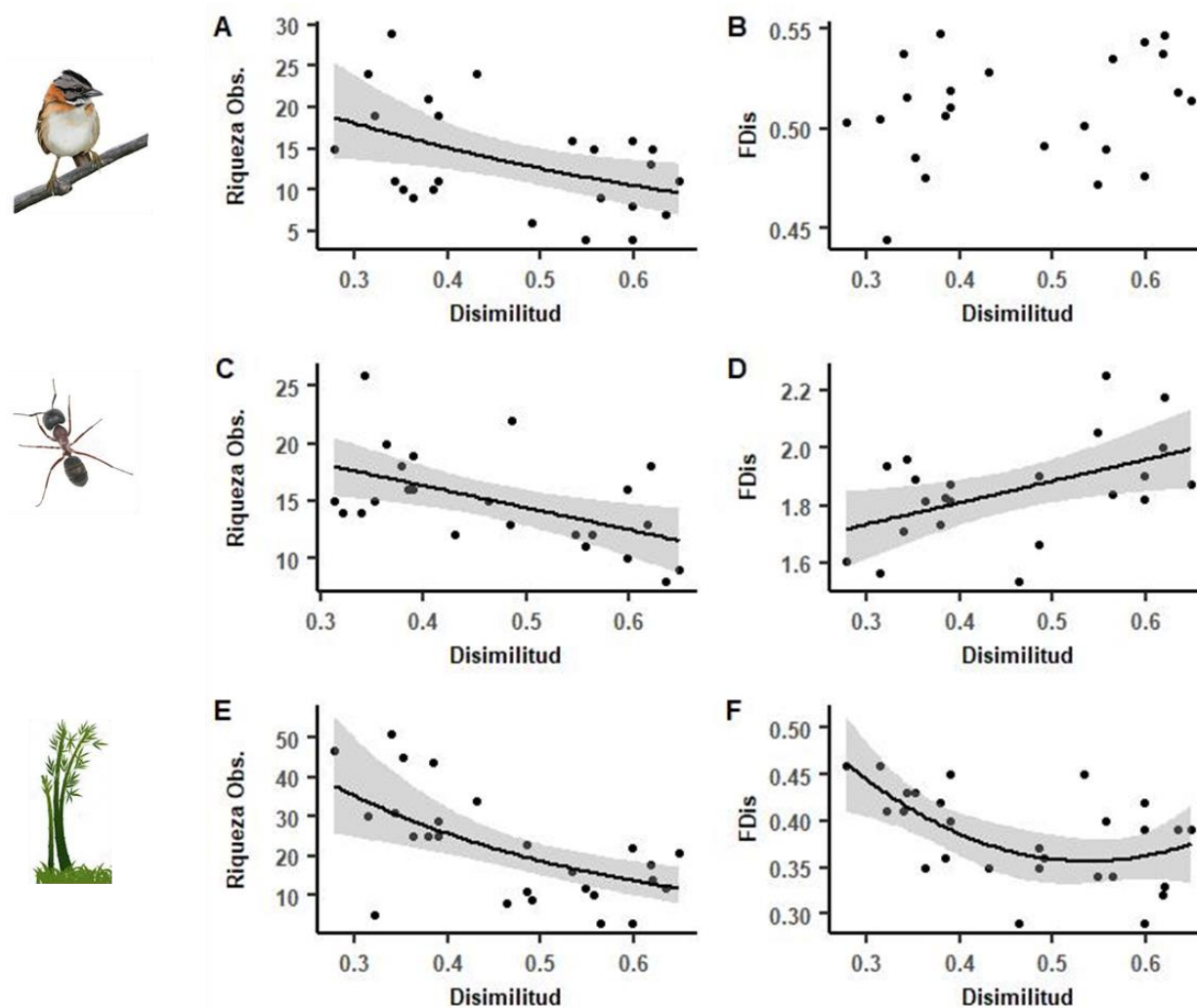


Figura 3.1. Riqueza específica (A, C, E) y diversidad funcional (FDIs) (B, D y F) de las comunidades de aves, hormigas y plantas en función de la disimilitud ambiental (índice de Gower) con los sitios de pastizal natural. El área gris corresponde al 95% de la banda de confianza.

Los resultados de la selección de modelos (Tabla 3.2) mostraron que la altura de los eucaliptos (ALTURA) se relaciona negativamente con la variación de la riqueza de plantas y aves (test LR= 7.96, $p=0.004$, test LR= 8.92 $p=0.002$, respectivamente). En cambio, la riqueza de hormigas disminuyó a menor cobertura de herbáceas (Devianza = -7.25, $p<0.01$). Por último, el análisis de la congruencia entre los taxa mostró únicamente una correlación positiva y significativa entre la riqueza de plantas y aves ($r=0.46$, $p=0.02$) (Tabla 3.3).

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Tabla 3.2. Resultados de la selección de modelos realizado con las variables ambientales relevantes para explicar la riqueza de cada grupo taxonómico. Se muestran los valores de los estimadores, el error estándar (E.E), el valor Z, el p-valor de cada estimador y el porcentaje de la variabilidad explicada de cada modelo (V.E %).

Grupo taxonómico		Estimador	E.E	Valor Z	p-valor	V.E %
Hormigas	Intercepto	2.557	0.079	32.26	< 0.001	28
	COBHER	0.004	0.001	2.73	0.006	
Aves	Intercepto	3.015	0.150	20.16	< 0.001	31
	ALTURA	-0.040	0.012	-3.23	0.001	
Plantas	Intercepto	3.649	0.222	16.44	< 0.001	24
	ALTURA	-0.054	0.018	-3.06	0.002	

Tabla 3.3. Resultados de los análisis de congruencia taxonómica y funcional entre los taxa de estudio. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman entre los taxa y su p-valor asociado. En negrita se muestra el p-valor significativo. RiqH=riqueza de hormigas, RiqP=riqueza de plantas, RiqA= riqueza de aves, FDisA= diversidad alfa funcional de aves, FDisP= diversidad alfa funcional de plantas, FDisH= diversidad alfa funcional de hormigas.

	Coef. Spearman	p-valor
RiqH-RiqP	0.11	0.61
RiqP-RiqA	0.46	0.02
RiqH-RiqA	0.02	0.93
FDisA-FDisH	-0.27	0.23
FDisA-FDisP	0.24	0.25
FDisH-FDisP	-0.22	0.30

El modelo de ecuaciones estructurales ajustado para evaluar las relaciones directas e indirectas entre los taxa y las variables ambientales más relevantes (Figura 3.2), mostró un buen ajuste de los datos

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

al modelo (Prueba de $\chi^2= 48.6$, $p=0.10$). La riqueza de hormigas resultó estar influenciada positiva y directamente por la cobertura promedio de herbáceas, pero negativamente por la riqueza de plantas. Además, la variable altura afectó indirectamente a la riqueza de las hormigas mediada por la cobertura de herbáceas. La riqueza de aves solo se vio influenciada directa y negativamente por la altura de los eucaliptos. Por último, la riqueza de las plantas se vio influenciada directamente por la variable altura.

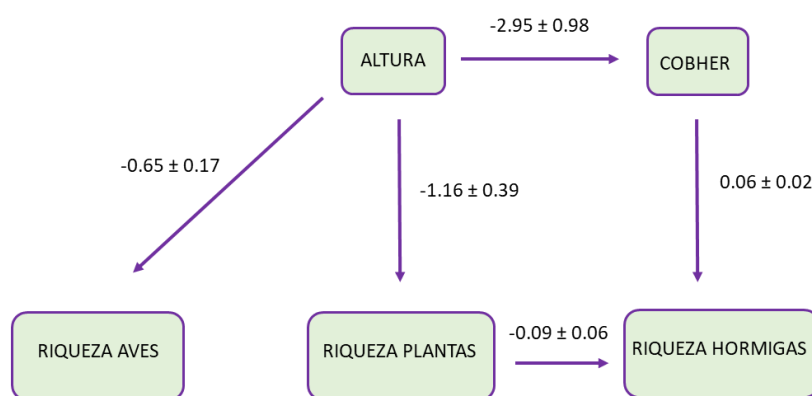


Figura 3.2. Modelos de ecuaciones estructurales ajustado para evaluar las relaciones directas e indirectas entre la riqueza de los grupos taxonómicos y la influencia de la altura del eucalipto (ALTURA) y la cobertura promedio de herbáceas (COBHER). Se muestran coeficientes de regresiones parciales y sus intervalos de confianza de aquellas relaciones directas entre variables que dieron significativas.

Discusión

A partir de los resultados obtenidos se pudo proponer por primera vez un modelo por el cual los cambios ambientales generados por el ciclo forestal del eucalipto afectan la riqueza de los taxa de estudio y las relaciones entre los taxa. Específicamente, se encontró que los cambios en la estructura de la vegetación (dada por el aumento de la altura de los eucaliptos y la disminución de la cobertura de herbáceas) afectaron negativamente la riqueza de los taxa de estudio, indicando que tales asociaciones

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

existen consistentemente en taxa con diferentes historias de vida. En cambio, la variación de la diversidad alfa funcional a lo largo del gradiente ambiental resultó ser taxón específico, recalcando la importancia de incluir respuestas funcionales contrastantes de la diversidad en los estudios que evalúen el impacto del cambio del uso de la tierra.

Como se había predicho, la riqueza de los taxa disminuyó con el incremento de la disimilitud ambiental entre las plantaciones forestales de diferentes edades y el ambiente natural, probablemente debido a que las condiciones ambientales resultantes en las plantaciones forestales fueron hostiles para los tres grupos taxonómicos. Estos resultados son consistentes con otros estudios realizados donde también evaluaron los cambios en la riqueza de plantas, aves y hormigas de bosques subtropicales a monocultivos de eucalipto (Phifer *et al.* 2016; Martello *et al.* 2018), palma aceitera (Mumme *et al.* 2015), pino (Santoandré *et al.* 2019a), café (Philpott *et al.* 2008) y caucho (Liu *et al.* 2016). El reemplazo de bosques de *Nothofagus* a monocultivos de pinos en el sur de Argentina, resultó en una mayor pérdida de especies de plantas seguido por los escarabajos y por último las aves (Paritsis & Aizen 2008). Además, el mismo patrón de disminución de la riqueza de especies fue encontrado en el reemplazo de pastizales nativos por plantaciones forestales de árboles exóticos (Fontana *et al.* 2016). Los estudios resaltan que la pérdida de especies puede deberse a la simplificación del hábitat y la disminución de la variedad de microhábitats causando la pérdida de las condiciones compatibles con los requerimientos de nicho ecológico en particular para las especies especialistas. Sin embargo, nuestros resultados muestran que a pesar de que el hábitat se vuelva más complejo (incorporación de la estructura vertical dada por las plantaciones), la disimilitud en las condiciones ambientales con los pastizales sería la que determina la disminución de la riqueza de especies.

Contrario a lo esperado, la respuesta de la diversidad funcional al gradiente ambiental dado por la cronosecuencia varió entre los taxa, las hormigas y las plantas mostraron cambios significativos. Respecto a las plantas, parecería que las especies con funcionalidad única (como por ejemplo las plantas que se dispersan por el viento) son las que primero se pierden, ocasionando la disminución observada de la diversidad funcional a medida que aumenta la disimilitud ambiental (Flynn *et al.* 2009). El aumento de la intensidad de disturbio y la fertilización también disminuyeron la diversidad funcional de las plantas en diferentes ambientes de la costa oeste de Escocia (pastizales, páramo, bosque, cultivos para heno) (Pakeman 2011) y en praderas de República Checa (Janeček *et al.* 2013). Por otro lado, el patrón observado de pérdida de especies de hormigas y aumento de la diversidad funcional con el aumento de la

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

disimilitud ambiental, puede deberse a la colonización de especies con nuevos rasgos funcionales. Tal como mencionan Mayfield *et al.* (2010), los cambios en el hábitat alteran la intensidad de los filtros ambientales favoreciendo el establecimiento de especies con ciertos rasgos funcionales por sobre otros. Al cambiar la heterogeneidad del hábitat a escala de micrositio (aumento de la hojarasca y la acumulación de troncos y ramas en descomposición), ciertas especies de hormigas con rasgos funcionales diferentes al de las especies que se pierden y con nichos ecológicos compatibles con los nuevos microhábitats pueden ocuparlos, indicando que los filtros son menos restrictivos para estas especies (Santoandré *et al.* 2019b). Es así como los troncos y ramas en descomposición, que pueden ser utilizados por especies de hormigas (e.g., *Camponotus bonaeriensis*) que no son tan comunes en los pastizales (Kusnezov 1951). Además, la proximidad al bosque ribereño a nuestra área de estudio podría promover la dispersión y establecimiento de especies típicas de bosque hacia las plantaciones maduras debido a la similitud estructural entre ambas. El patrón opuesto fue encontrado en plantaciones de eucalipto y pino implantados en el Bosque Atlántico, es decir, la diversidad funcional fue mayor en plantaciones maduras respecto a las plantaciones jóvenes debido a la alta similitud ambiental entre las plantaciones maduras y el Bosque Atlántico favoreciendo la permanencia de especies de bosque (Martello *et al.* 2018; Santoandré *et al.* 2019a). Respecto a las comunidades de aves, la ausencia de patrón en la diversidad funcional coincide con el estudio realizado por Jacoboski *et al.* (2016) en plantaciones de eucalipto de diferentes edades del sur de Brasil. Solo el bosque nativo tuvo mayor diversidad funcional que los sitios con plantaciones forestales. A pesar de que algunos trabajos han reportado que la transición de bosque nativo a agroecosistema o plantación comercial reduce la diversidad funcional de las aves (Edwards *et al.* 2013; Pedley *et al.* 2019), Vaccaro *et al.* (2019) no encontraron diferencias en los valores de la diversidad funcional entre los pastizales nativos y plantaciones maduras de eucalipto de la Región Pampeana. Nuestros resultados indican que las especies de aves que se pierden con el aumento de la disimilitud ambiental son especies redundantes en sus diversidades de rasgos (Flynn *et al.* 2009). Entonces, la respuesta de la diversidad funcional y el nivel de redundancia dentro de las comunidades resultó ser taxón dependiente donde además cada taxón fue capaz de utilizar una dimensión diferente dentro de las plantaciones forestales.

Únicamente encontramos una congruencia moderada entre la riqueza de plantas y aves a lo largo del ciclo forestal coincidiendo con trabajos realizados en China (Xu *et al.* 2017) y en pastizales seminaturales de Suecia (Vessby *et al.* 2002). A pesar de que los estudios reportan que la congruencia suele ser mayor a escala regional y menor a nivel taxonómico, nuestros resultados muestran que puede

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

haber congruencia a escala local dado por el gradiente ambiental antrópico (Lamoreux *et al.* 2006; van Schalkwyk *et al.* 2019). En cambio, la falta de congruencia entre el resto de los taxa puede deberse a la escala de estudio donde quizás la congruencia taxonómica se exprese a una escala mayor. Además, la falta de congruencia entre la riqueza de aves y hormigas concuerda con otros estudios donde también mencionan que las aves son pobres indicadores de invertebrados del suelo (Vessby *et al.* 2002; De Andrade *et al.* 2014) y en aquellos estudios donde hay congruencia significativa, suele ser baja (Oberprieler *et al.* 2019). Respecto a la nula congruencia funcional reportada a la escala de análisis concuerda con los patrones de diversidad alfa funcional discutidos anteriormente, indicando también las contrastantes demandas ecológicas de los grupos taxonómicos.

Los factores abióticos relacionados con los diferentes estratos de la vegetación ocasionaron la pérdida de especies en los tres grupos taxonómicos. El crecimiento del eucalipto en altura influyó negativamente en la riqueza de aves y plantas, de acuerdo con los resultados. El aumento de la altura de las plantaciones de eucalipto a lo largo de la cronosecuencia conlleva a que se acumule una gran cantidad de hojarasca constituida en su mayoría por las hojas del eucalipto, y a su vez aumente su cobertura. Así, la influencia negativa de la altura de las plantaciones sobre la riqueza de especies de plantas podría estar dada por los efectos alelopáticos reportados en varias especies de eucalipto mediado por la liberación de ácidos fenólicos y aceites volátiles de la hojarasca (Florentine & Fox 2003), los cuales pueden reducir la germinación y el crecimiento a través de la disminución en la disponibilidad de nutrientes (Zhang & Fu 2009). Respecto a las comunidades de aves, la incorporación de una nueva dimensión al ambiente natural (estructura vertical dada por la forestación) disminuyó su riqueza. Se ha documentado que la estructura de la vegetación resulta ser uno de los principales determinantes del uso de hábitat por parte de las aves, por lo que aquellos hábitats antrópicos que posean una vegetación muy diferente al ambiente natural impactan en mayor medida a las comunidades de aves nativas (Raman 2006; Filloy *et al.* 2010). De hecho, las aves que permanecieron hasta el final del ciclo forestal pueden estar utilizando las plantaciones como sitios de refugio o para el descanso (Penone *et al.* 2019). Por otra parte, la cobertura de plantas herbáceas resultó ser un factor determinante en la riqueza de hormigas presente en las plantaciones de eucalipto en nuestra área de estudios y en el Cerrado (Rabello *et al.* 2018). La alteración en la composición y cobertura del estrato herbáceo afecta los recursos disponibles para el forrajeo por hormigas nativas como es el caso de la recolección de semillas (Costa *et al.* 2010). A su vez, las pasturas son una importante fuente de

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

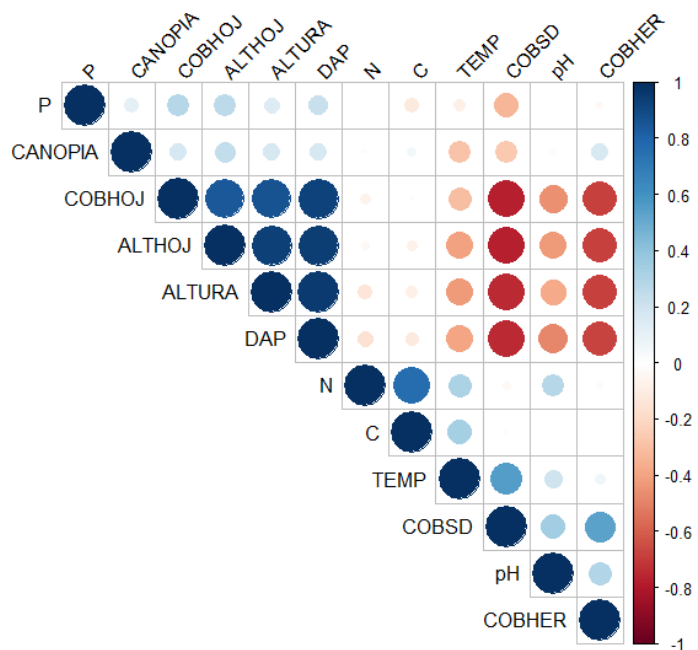
semillas, en particular para las hormigas granívoras, reducen el movimiento de las semillas por la lluvia y el viento y disminuyen su exposición a la luz y disecación (Williams *et al.* 2012; Rabello *et al.* 2018).

El modelo propuesto a través del cual el ciclo forestal afecta la riqueza de los taxa muestra que la altura de los eucaliptos es la variable que afecta directa e indirectamente (mediado por la cobertura de herbáceas) la riqueza de los taxa y la relación entre los mismos, en particular entre las plantas y hormigas. Las comunidades de hormigas están influenciadas positivamente por la densidad de la vegetación y no por su diversidad (riqueza de plantas). Este resultado reafirma que las hormigas se ven afectadas principalmente por cambios a nivel de estructura de la vegetación y también por los recursos que la misma les puede proveer. La reducción del estrato herbáceo con el aumento de la disimilitud ambiental se ha visto que altera la composición del ensamble de hormigas dado que afecta las condiciones de microclima a nivel del suelo (Rabello *et al.* 2018). La falta de relación entre la riqueza de plantas y de aves encontrada puede ser a causa de la escala de estudio, donde la congruencia taxonómica es más fuerte a escala regional debido a los factores ambientales que se expresan a dicha escala (Qian & Kissling 2010). Los resultados dados por el SEM nos permiten complementar con los resultados obtenidos a partir del análisis de la congruencia; así, las aves y plantas serían taxa congruentes en su respuesta al crecimiento en altura del eucalipto.

En conclusión, la integración del enfoque taxonómico y funcional permitió comprender mejor el impacto del ciclo forestal en las comunidades nativas mostrando que los cambios a nivel de la estructura de la vegetación fueron factores determinantes. Teniendo en cuenta los resultados obtenidos y en particular los brindados por el análisis de la diversidad funcional, se remarca la importancia de incluir taxa contrastantes en los estudios que evalúen el impacto de la actividad forestal en la biodiversidad. En los casos donde no es posible obtener información sobre taxa de interés no incluidos en esta tesis, utilizar a las aves y las hormigas parecería ser una medida adecuada en los estudios de cambios en la riqueza. Sin embargo, dado que los resultados no fueron contundentes respecto a la congruencia y sus causas, sería conveniente incluir en los estudios a otros grupos taxonómicos como por ejemplo las arañas y los anfibios y así comprender los mecanismos a través de los cuales la actividad forestal impacta a la biodiversidad nativa y sus funciones.

3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

ANEXO 3.1. Correlaciones de Spearman entre todas las variables ambientales medidas en las plantaciones de eucalipto de diferentes edades. El tamaño del círculo es proporcional a la magnitud de la correlación y el color indica la fuerza de la asociación. Las tonalidades de azul indican asociación positiva y tonalidades de rojo indican asociación negativa. COBSD= cobertura promedio del suelo, COBHER= cobertura promedio de herbáceas, CANOPIA= cobertura promedio de la canopia, COBHOJ= cobertura promedio de la hojarasca, ALTURA= altura promedio del eucalipto, ALTHOJ= altura promedio de la hojarasca, DAP= diámetro promedio del eucalipto a la altura de pecho, TEMP=temperatura promedio al nivel del suelo, pH= pH del suelo, P= contenido de fósforo en el suelo, N= contenido de nitrógeno en el suelo, C=contenido de carbono inorgánico en el suelo.



3. PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN RELACIÓN CON LOS CAMBIOS AMBIENTALES DENTRO DEL CICLO FORESTAL

Anexo 3.2. Modelos de la variación de la diversidad alfa funcional (índice FDis) respecto a la disimilitud ambiental entre las plantaciones forestales y el ambiente natural. df=grados de libertad. Se resalta en negrita el modelo con menor AIC.

Taxón	Modelo	df	AIC
Aves	Disimilitud	3	-100.41
	Disimilitud+ Disimilitud ²	4	-98.43
	Nulo	2	-101.65
Hormigas	Disimilitud	3	-14.62
	Disimilitud+ Disimilitud ²	4	-12.62
	Nulo	2	-10.29
Plantas	Disimilitud	3	-88.68
	Disimilitud+ Disimilitud ²	4	-90.66
	Nulo	2	-83.26

CAPÍTULO 4:

DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

Introducción

La diversidad beta es uno de los componentes de la diversidad que ha extendido su uso desde mediados del siglo pasado y que puede proporcionar información fundamental sobre los procesos que crean y mantienen la biodiversidad (Myers *et al.* 2013). Fue formalizada por Whittaker (1960) como el cambio en la composición de especies de una comunidad a lo largo de un gradiente ambiental o entre sitios. Bajo esta conceptualización, Anderson *et al.* (2011) propone la distinción de dos tipos de diversidad beta: la variación y el recambio. El primer tipo de diversidad beta es la noción de *variación* en la estructura de las comunidades entre unidades de muestreo dentro de una dada extensión espacial o temporal. Por otra parte, la noción de *recambio* implica medir el cambio en la estructura de las comunidades de un sitio a otro a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Whittaker 1972).

Una gran variedad de propuestas metodológicas han surgido para estimar la diversidad beta entre dos comunidades reflejando la existencia de diferencias conceptuales, de herramientas y de objetivos que se combinan (Anderson *et al.* 2011). En un inicio, se planteó calcular la diversidad beta a partir del cociente entre la diversidad gama (diversidad de especies a escala regional) y la diversidad alfa (diversidad de especies a escala local) (Whittaker 1972; Tuomisto 2010). Luego, surgieron las medidas multivariadas basadas en semejanzas de pares entre unidades de muestreo (por ejemplo la distancia euclidiana, índice de Sorensen, Jaccard) que puede calcularse considerando la abundancia o solo con la presencia/ausencia de las especies (Koleff *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2011).

Bajo esta perspectiva surgió la descomposición de la diversidad beta taxonómica en sus componentes de recambio y anidamiento, dos diferentes fenómenos que explican la variación de la composición de especies entre dos comunidades (Harrison *et al.* 1992; Baselga 2007, 2010; Legendre 2014; Baselga & Leprieur 2015). El anidamiento ocurre cuando biotas de sitios con menor número de

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

especies son un subconjunto de biotas de sitios más ricos reflejando un proceso de pérdida de especies no al azar (Baselga 2010). Por otro lado, el recambio de especies implica el reemplazo de algunas especies por otras como consecuencia de restricciones ambientales e históricas (Nekola & White 1999; Qian *et al.* 2005). El análisis tradicional de la diversidad beta no permite determinar si las comunidades son funcionalmente similares o no (Swenson *et al.* 2011). Recientemente, la diversidad beta funcional fue definida como el porcentaje de superposición entre dos comunidades en el espacio funcional multidimensional (Villéger *et al.* 2011, 2013), la cual también puede partitionarse en sus dos componentes de recambio (espacio funcional no compartido por las comunidades) y anidamiento funcional (influenciado por la diferencia de tamaño en el espacio funcional ocupado por las comunidades) siguiendo el marco propuesto por Baselga *et al.* (2012). La diversidad beta funcional permite indagar en profundidad acerca de la diferenciación de las comunidades biológicas. Dos comunidades pueden ser diferentes debido a la aparición de especies con nuevos rasgos funcionales (o nuevas combinaciones de rasgos ya presentes) o a que el espacio funcional de uno sea un subconjunto de las estrategias funcionales de la otra comunidad (Villéger *et al.* 2013). A pesar de la importancia de la diversidad beta en los estudios de ecología de comunidades, conservación y biogeografía, se sabe poco respecto a cómo la misma difiere entre taxa de una misma región (Qian 2009).

El análisis en conjunto de la diversidad beta taxonómica y funcional pueden desentrañar la importancia de los procesos deterministas y estocásticos en la generación de los ensamblajes biológicos a lo largo de gradientes ambientales (Tuomisto *et al.* 2003; Vellend 2010; Legendre 2014; Mori *et al.* 2018). Además, considerando que no necesariamente ambas diversidades podrían estar acopladas: dos comunidades con pocas especies en común (alta diversidad beta taxonómica) podrían mostrar baja diversidad beta funcional si las especies son funcionalmente similares (Swenson *et al.* 2011). Un estudio realizado en estuarios tropicales de peces encontró baja diversidad beta funcional pero alta diversidad beta taxonómica remarcando la necesidad de evaluar simultáneamente ambas facetas de la diversidad (Villéger *et al.* 2012). Si además se incluye las componentes de recambio y anidamiento taxonómico y funcional en los estudios ecológicos, se pueden sacar a la luz patrones complejos que ayudan a elucidar las fuerzas que operan en el ensamblado de las comunidades (Cardoso *et al.* 2014). Por ejemplo, el análisis de los patrones altitudinales de las comunidades de hormigas del Área de Conservación Transfronterizo Maloti-Drakensberg del sur de África, mostró que el recambio fue la principal componente de la diversidad beta taxonómica y que el anidamiento y el recambio funcional aportan de igual manera a la diversidad beta funcional (Bishop *et al.* 2015). Además, el anidamiento tendió a incrementarse con el aumento de la altitud

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

mostrando que las especies con rasgos particulares pueden persistir a grandes alturas. Otro estudio encontró un patrón de decaimiento de la similitud funcional de las comunidades de árboles con la elevación (Swenson *et al.* 2011). El recambio funcional y los procesos determinísticos jugaron un papel importante en el ensamble de las comunidades a lo largo de dicho gradiente de elevación. De esta manera, para indagar acerca del mecanismo estructurador de los ensamblajes biológicos a lo largo de un gradiente ambiental, es clave conocer los patrones de diversidad beta funcional.

El análisis de la diversidad beta taxonómica y funcional es una herramienta útil para entender cómo las actividades humanas impactan sobre la diversidad nativa y así generar medidas y propuestas para su conservación. Por ejemplo, los cambios en la composición taxonómica y funcional de las comunidades de aves en diferentes usos de la tierra desarrollados en la Región Pampeana muestran que la ganadería conserva más especies con rasgos funcionales de los pastizales nativos (Vaccaro *et al.* 2019). Además, muchos estudios han mostrado que los cambios en el uso de la tierra generan una simplificación de las comunidades causando la homogeneización taxonómica (aumento en la similitud de la composición de especies entre ensamblajes de especies a lo largo del tiempo) (Olden & Leroy Poff 2004). Las especies que se benefician en los hábitats modificados son especies generalistas de hábitat y las que primero se pierden son las especies especialistas (La Sorte 2006). Sin embargo, la comparación de la respuesta de la diversidad beta a los cambios del uso del suelo entre diferentes grupos taxonómicos ha sido menos estudiada.

El gradiente ambiental impuesto por el ciclo forestal puede producir diferentes patrones de diversidad beta taxonómica y funcional dependiendo del conjunto regional de especies, del nicho ecológico de las especies (dado por los cambios en las condiciones ambientales) y las interacciones bióticas entre las especies (Mezger & Pfeiffer 2011). Sin embargo, aún se desconoce si hay congruencia taxonómica y funcional entre taxa debido a los cambios ambientales causados por las actividades humanas, los cuales pueden proveer información importante para el manejo en los usos de la tierra (Rooney & Bayley 2012). En general, los pocos estudios que han analizado el efecto de los gradientes de disturbio antrópico en la congruencia entre taxa solo se han focalizado en el aspecto taxonómico y además han obtenido resultados inconsistentes (Rooney & Azeria 2015).

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

Objetivos

Objetivo general

En este Capítulo se comparan los cambios de la diversidad beta taxonómica y funcional de tres grupos taxonómicos a lo largo del ciclo forestal del eucalipto en relación con el ensamble del ambiente natural y la influencia de las variables ambientales.

Objetivos particulares

1. Describir los patrones de cambio de la diversidad beta taxonómica (disimilitud taxonómica) y funcional (disimilitud funcional) a lo largo del gradiente ambiental generado por el ciclo forestal.
2. Analizar la influencia de los componentes de la diversidad beta taxonómica y funcional (recambio y anidamiento) en los patrones observados.
3. Identificar las variables ambientales que explican los patrones observados de disimilitud taxonómica y funcional.
4. Estudiar la congruencia en los cambios en la composición taxonómica y funcional entre los grupos taxonómicos a lo largo del ciclo forestal.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 4.1. El incremento de la disimilitud ambiental entre las plantaciones de eucalipto de diferentes edades y el ambiente natural determina si el nicho ecológico es compatible para que las especies se puedan establecer resultando en la pérdida de las especies típicas de pastizal y favoreciendo la colonización de especies de otros ambientes. Entonces, se hipotetiza que la disimilitud ambiental determina la composición de especies dentro de las plantaciones forestales.

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

Predicción 4.1.1. La disimilitud taxonómica de los ensambles de plantas, aves y hormigas entre las plantaciones de diferente edad y el ambiente de referencia aumenta a medida que se incrementa la disimilitud ambiental.

Predicción 4.1.2. El anidamiento taxonómico (pérdida de especies) y el recambio taxonómico (colonización de especies no típicas de pastizal) aumentan a medida que la disimilitud ambiental se incrementa.

Hipótesis 4.2. Los cambios ambientales que acompañan el crecimiento de las plantaciones de eucalipto alteran los nichos disponibles para las especies resultando en la pérdida de especies que poseen una combinación de rasgos funcionales diferente a las que se encuentran en las plantaciones forestales. Así, se hipotetiza que el incremento de la disimilitud ambiental entre las plantaciones de eucalipto de diferentes edades y el ambiente natural, viene acompañado por un aumento en la disimilitud funcional de los ensambles.

Predicción 4.2.1 La disimilitud funcional de los ensambles de aves, hormigas y plantas entre las plantaciones de diferente edad y el pastizal aumenta a medida que se incrementa la disimilitud ambiental.

Predicción 4.2.2. El anidamiento funcional (reducción del espacio funcional) y el recambio funcional (menor superposición entre los espacios funcionales formados por las especies de pastizal y las especies de las plantaciones de diferentes edades) aumentan a medida que la disimilitud ambiental se incrementa.

Hipótesis 4.3. Los cambios en la composición taxonómica y funcional de los grupos taxonómicos son congruentes como respuesta a la alteración en las condiciones ambientales dadas por el ciclo forestal.

Predicción 4.3.1. La diversidad beta taxonómica de las comunidades de plantas, aves y hormigas están correlacionadas a lo largo del ciclo forestal.

Predicción 4.3.2. La diversidad beta funcional de las comunidades de plantas, aves y hormigas están correlacionadas a lo largo del ciclo forestal.

Materiales y Métodos

Diseño de muestreo

El diseño de muestreo fue detallado en el Capítulo 2. A modo de resumen, se eligieron 9 edades con 3 réplicas por edad para representar la cronosecuencia forestal. Luego, se eligieron 3 sitios de pastizal protegido que fue utilizado como ambiente de referencia. En todos los sitios (3 réplicas x 9 edades+3 sitios de pastizal= 30 sitios) se relevaron las comunidades de plantas, aves y hormigas y las variables ambientales anteriormente descriptas.

Estimación de la disimilitud taxonómica y sus componentes

Para estimar la disimilitud taxonómica, se calculó el índice de disimilitud de Sorensen (β_{SOR}) (Sørensen 1948), el cual es una de las medidas más usadas para estimar la diversidad beta debido a su dependencia en la proporción de especies compartidas entre dos sitios y su relación lineal con la diversidad beta propuesta por Whittaker (Koleff *et al.* 2003). Luego, se calcularon los componentes aditivos de la diversidad beta: el recambio y anidamiento (Baselga 2007, 2010). La componente de recambio se estimó a partir del índice de Simpson (β_{SIM}) y la diferencia entre β_{SOR} y β_{SIM} , fue utilizada para cuantificar la componente de anidamiento, la cual es la disimilitud debida a la pérdida o ganancia de especies (β_{SNE}). Así la fórmula de la disimilitud taxonómica queda de la siguiente manera:

$$\beta_{SOR} = \beta_{SIM} + \beta_{SNE}$$

Para representar al conjunto regional de especies del pastizal, se consideraron todas las especies de aves, hormigas epigeas y plantas presentes en las tres réplicas del ambiente natural (subconjunto del conjunto regional de especies) (Santoandré *et al.* 2019b). A partir de las matrices de presencia/ausencia de las especies por sitio y habiendo juntado los sitios de pastizal, se calculó la disimilitud taxonómica y sus componentes, entre el pastizal como ambiente de referencia y las plantaciones de eucalipto de diferentes edades utilizando la función *beta.pair* del paquete “BETAPART” (Baselga *et al.* 2018).

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

Estimación de la disimilitud funcional y sus componentes

La disimilitud beta funcional (β_{FSOR}) fue estimada a partir del espacio funcional multidimensional generado con la matriz de presencia/ausencia de las especies y la matriz de rasgos funcionales por especies (Villéger *et al.* 2008). Primero, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) con las matrices anteriormente mencionadas y luego se extrajeron los primeros 4 ejes para las hormigas, los primeros 3 ejes para las aves y los primeros 2 para las plantas. La cantidad de ejes que se pueden extraer está limitada por el sitio con menor número de especies registradas (Villéger *et al.* 2008). Con los ejes extraídos se calculó el espacio funcional multidimensional como el Convex Hull correspondiente al índice de riqueza funcional (FRic) (Villéger *et al.* 2008). Así las especies son puestas en el espacio funcional de acuerdo con los valores de los rasgos funcionales. La fórmula para el cálculo de la disimilitud funcional y sus componentes de anidamiento (β_{FSNE}) y recambio funcional (β_{FSIM}) es la siguiente:

$$\beta_{\text{FSOR}} = \beta_{\text{FSIM}} + \beta_{\text{FSNE}}$$

De manera similar a los cálculos de la disimilitud taxonómica, se calculó la disimilitud funcional entre los ensamblajes del ambiente natural y las plantaciones de diferentes edades. Para ello, se utilizó la función *functional.beta.pair* del paquete “BETAPART” (Baselga *et al.* 2018) utilizando el R (R Core Team 2018).

Análisis de datos

Para visualizar las diferencias en la composición de especies de los grupos taxonómicos a lo largo del ciclo forestal se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS en sus siglas en inglés) utilizando el índice de Gower y la función *metaMDS* del paquete “VEGAN” (Oksanen *et al.* 2019). Para una mejor visualización del gradiente, se realizaron isoclinas con las edades de las plantaciones forestales utilizando la función *ordisurf*, también del paquete “VEGAN”.

Luego, la variación de la disimilitud taxonómica y funcional (junto con sus componentes) en función de la disimilitud ambiental fue evaluada mediante regresiones betas utilizando la distribución beta ya que los índices pueden tomar valores entre 0-1 (Cribari-Neto & Zeileis 2010). Se evaluaron que no haya patrón en los gráficos de los residuos versus predichos. Las regresiones beta se realizaron con la

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

función *betareg* del paquete “BETAREG” del R y los gráficos de disimilitud taxonómica y funcional versus disimilitud ambiental fueron realizados con la función *ggplot* del paquete “GGPLOT2”. Sin embargo, no es posible graficar las bandas de confianza con estos paquetes. Además, se calculó el pseudo R^2 para estimar el porcentaje de variabilidad explicada por los modelos.

Para identificar las variables ambientales que afectaron a la diversidad taxonómica y funcional se realizaron selecciones de modelos hacia atrás utilizando la distribución beta e incluyendo al modelo nulo. Las variables ambientales utilizadas para cada grupo taxonómico fueron las mismas que fueron utilizadas en el Capítulo anterior y se pueden visualizar en la Tabla 3.1. Cabe señalar que primero se calculó el índice de disimilitud de Gower (utilizando la función *vegdist* del paquete “VEGAN”) entre las variables ambientales de forma independiente y los sitios de pastizal promediados. Se verificó que no haya multicolinealidad entre las variables ambientales calculando el factor de inflación de la varianza (VIF). Si una variable ambiental dentro de un modelo tiene $VIF \geq 5$ indica que esa variable tiene una colinealidad importante y fue excluida de la selección de modelos (Dormann *et al.* 2013). El mejor modelo fue seleccionado mediante la prueba del cociente de verosimilitud usando función *lrtest* del paquete “LMTEST” (Hothorn *et al.* 2019). Se verificó que no haya patrón en los gráficos de residuos vs predichos. Finalmente, la congruencia taxonómica y funcional y su significancia fue analizada calculando el coeficiente de correlación de Spearman usando la función *rcorr* del paquete “HMISC” (Harrell & Dupont 2019).

Resultados

Los análisis NMDS mostraron que las especies de aves, hormigas y plantas se ordenaron según la edad de la plantación ubicando a las plantaciones jóvenes y adultas de los tres grupos taxonómicos en extremos opuestos (Figura 4.1). En particular, la diferenciación taxonómica entre las plantaciones adultas fue menor que entre las plantaciones más jóvenes.

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

La disimilitud taxonómica de los ensamblajes de aves aumentó significativamente con el aumento de la disimilitud ambiental entre el ambiente natural y la edad de la plantación ($Z=2.52$, $p=0.01$) y el modelo explicó el 21% de la variabilidad de los datos (Figura 4.2 A). Además, el anidamiento taxonómico fue la componente que más aportó a la disimilitud taxonómica y también aumentó significativamente con la disimilitud ambiental ($Z=2.03$, $p=0.04$) (Figura 4.2 A). En cambio, la disimilitud funcional y sus componentes no variaron significativamente con el aumento de la disimilitud ambiental (Figura 4.2 B). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la variación de la disimilitud taxonómica y funcional (y sus componentes) de las comunidades de hormigas con la disimilitud ambiental. El anidamiento taxonómico y funcional fueron las componentes que más contribuyeron a la disimilitud taxonómica y funcional (Figura 4.2 C y D). Respecto a las comunidades de plantas, la disimilitud taxonómica y funcional aumentaron significativamente con la disimilitud ambiental ($Z=2.78$ $p<0.01$, $Z=2.80$ $p<0.01$, respectivamente) (Figura 4.2 E y F). El anidamiento taxonómico aumentó significativamente con la disimilitud ($Z=2.11$, $p=0.03$) aunque el recambio fue la componente que más aportó a la disimilitud taxonómica. Por otra parte, el anidamiento funcional aumentó significativamente ($Z=2.57$, $p=0.01$) y también fue la componente más importante de la disimilitud funcional.

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

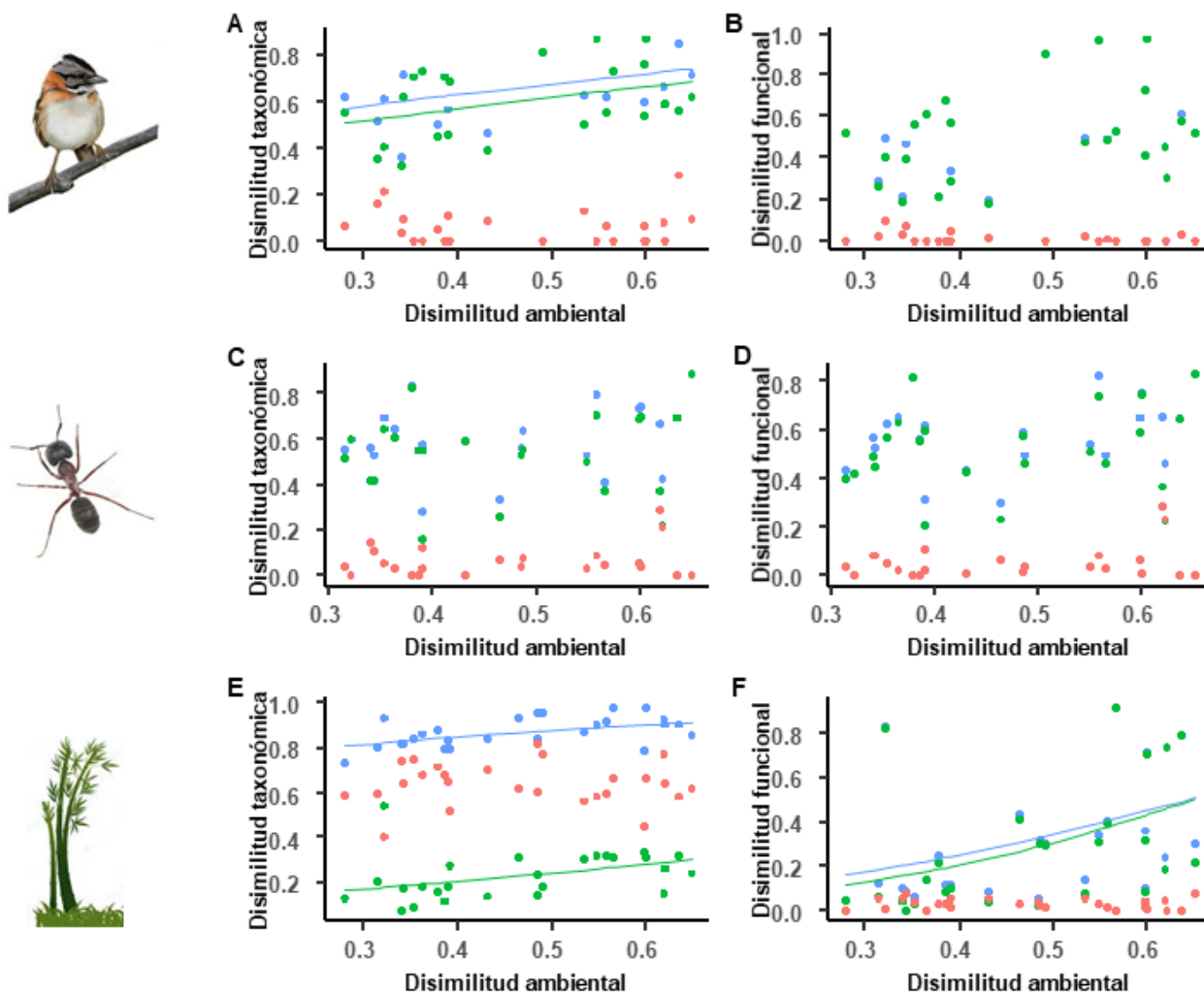


Figura 4.2. Variación de la disimilitud taxonómica y funcional de las comunidades de aves (A, B), hormigas (C, D) y plantas (E, F) en función de la disimilitud ambiental entre las plantaciones de diferentes edades y los sitios de pastizal. Los puntos de color azul representan a la disimilitud total (taxonómica y funcional) estimada a partir del índice de Sorensen. En rojo se observa la componente de recambio taxonómico y funcional y en verde la componente de anidamiento taxonómico y funcional. Las líneas representan el ajuste de las regresiones beta realizadas a la disimilitud taxonómica y funcional junto con sus componentes.

El modelo compuesto por la disimilitud en la altura de la plantación y la cobertura de suelo fue el que mejor explicó la variabilidad en la disimilitud taxonómica de las comunidades de aves a lo largo del ciclo forestal ($X^2= 13.82$, $p < 0.001$) (Tabla 4.1). Únicamente la disimilitud en la cobertura del suelo fue

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

la que se relacionó con la variación en la disimilitud funcional de las comunidades de aves ($X^2= 6.37$, $p=0.01$). El modelo nulo fue el mejor modelo para explicar la variabilidad en la disimilitud taxonómica ($X^2= 1.84$, $p=0.17$) y funcional ($X^2= 0.95.18$, $p=0.33$) de las comunidades de hormigas epígeas a lo largo del ciclo forestal. Por otro lado, el modelo compuesto por la disimilitud en la altura de los eucaliptos explicó la disimilitud taxonómica de las comunidades de plantas ($X^2= 4.34$, $p=0.04$) (Tabla 5.1). En cambio, ningún modelo compuesto por alguna de las variables ambientales fue mejor que el modelo nulo para explicar la variabilidad en la disimilitud funcional de las plantas ($X^2= 3.18$, $p=0.07$). Finalmente, no se encontró congruencia taxonómica y funcional para ningún par de los taxa de estudio analizados (Tabla 4.2).

Tabla 4.1. Resultados de la selección de modelos realizado con la disimilitud de las variables ambientales relevantes para explicar la disimilitud taxonómica y funcional de los ensamblajes de aves y plantas. Se muestran los valores de los estimadores, el error estándar (E.E), el valor Z, el p-valor de cada estimador y el porcentaje de la variabilidad explicada de cada modelo (V.E %). dALTURA= disimilitud de Gower de la altura de los eucaliptos, dCOBSUE= disimilitud de Gower de la cobertura promedio de suelo.

Grupo taxonómico	Diversidad beta		Estimador	E.E	Valor Z	p-valor	V.E %
Aves	Taxonómica	Intercepto	-0.23	0.23	-1.01	0.31	41
		dALTURA	0.56	0.36	1.54	0.12	
		dCOBSUE	1.88	0.77	2.44	0.01	
	Funcional	Intercepto	-0.96	0.47	-2.06	0.04	21
		dCOBSUE	3.37	1.27	2.65	<0.001	
Plantas	Taxonómica	Intercepto	1.49	0.22	6.93	< 0.001	14
		dALTURA	0.84	0.38	2.19	0.03	

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

Tabla 4.2. Resultados de los análisis de congruencia taxonómica y funcional entre los taxa de estudio. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman entre los taxa y su p-valor asociado.

	Coef. Spearman	p-valor
$\beta_{\text{SOR Aves}} - \beta_{\text{SOR Plantas}}$	0.31	0.15
$\beta_{\text{SOR Aves}} - \beta_{\text{SOR Hormigas}}$	0.01	0.95
$\beta_{\text{SOR Plantas}} - \beta_{\text{SOR Hormigas}}$	0.20	0.36
$\beta_{\text{FSOR Aves}} - \beta_{\text{FSOR Hormigas}}$	0.09	0.67
$\beta_{\text{FSOR Aves}} - \beta_{\text{FSOR Plantas}}$	0.36	0.09
$\beta_{\text{FSOR Hormigas}} - \beta_{\text{FSOR Plantas}}$	0.08	0.72

Discusión

Las plantaciones forestales tienen una composición taxonómica y funcional de especies de aves, hormigas y plantas diferente a los ensamblajes encontrados en los pastizales. Los ensamblajes de aves, hormigas y plantas son funcionalmente un subconjunto empobrecido de los ensamblajes del ambiente natural posiblemente como resultado de la extinción local no azarosa de especies presentes en el conjunto regional, es decir probablemente debido a procesos de filtrado ambiental. Estos patrones en la diversidad beta fueron promovidos por los cambios a nivel de la estructura de la vegetación que acompañan el crecimiento de los eucaliptos.

El aumento de la disimilitud taxonómica con el incremento de la disimilitud ambiental fue encontrado únicamente para los ensamblajes de aves y plantas. Aunque se registraron valores altos de disimilitud taxonómica para los ensamblajes de hormigas. Para el ensamblaje de aves, el incremento del anidamiento con la disimilitud ambiental encontrado indicaría que ciertas especies de aves no pueden permanecer dentro de las plantaciones por poseer características ambientales diferentes a las del ambiente natural. También, podría haber una limitación por dispersión en la estructuración de estos ensamblajes dado que las especies de aves se van perdiendo progresivamente. Similarmente, algunos estudios de los efectos del cambio del uso del suelo (e.g cultivos de mango, plantaciones forestales) en la composición de las especies de aves, han mostrado que los diferentes usos de la tierra fueron un subconjunto de los que se encuentran en el hábitat natural indicando que sólo algunas especies de aves con ciertos rasgos pueden

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

resistir en los nuevos hábitats (Dias *et al.* 2013; Ehlers *et al.* 2015; Vaccaro *et al.* 2019). En cambio, se ha encontrado inconsistencia en los estudios realizados para los ensamblajes de hormigas. Por ejemplo, los cambios en la diversidad beta taxonómica de hormigas a lo largo de un gradiente de usos de la tierra incluidos plantaciones forestales de eucalipto, han mostrado un alto nivel de sustitución de especies (recambio) del bosque nativo (Martello *et al.* 2018; Salas-Lopez *et al.* 2018). Por el contrario, se encontró anidamiento en plantaciones jóvenes de pino y recambio en plantaciones maduras desarrolladas en pastizales de los Campos y Malezales (Santoandré *et al.* 2019b). Luego, contrario a lo esperado, la disimilitud taxonómica de las hormigas y ninguna de sus componentes aumentó con la edad mostrando que los cambios ambientales son restrictivos para ciertas especies desde los inicios de la plantación y se mantienen a lo largo del ciclo forestal.

En el caso de la disimilitud taxonómica de las plantas, aunque hubo un incremento significativo del anidamiento con la disimilitud ambiental, el recambio de especies fue la componente más importante de la disimilitud taxonómica entre las plantaciones forestales y los sitios de pastizal. Este resultado indicaría que hay un reemplazo de especies típicas de pastizal por especies que se ven favorecidas por las condiciones ambientales generadas a lo largo del ciclo forestal. Jin *et al.* (2016) encontraron que la riqueza y abundancia de las plantas vasculares no varió entre plantaciones de eucalipto, pino, acacia y arbustales del sudeste de China, pero la composición de las comunidades de plantas sí cambió incrementándose la riqueza de las especies exóticas. De igual manera los cambios en las condiciones ambientales favorecen que las plantaciones forestales actúen como puntos calientes (hotspots) para la colonización de especies exóticas y desfavorecen la vegetación nativa (Csecserits *et al.* 2016). También, la presencia de especies de plantas más típicas de bosque dentro de las plantaciones de eucalipto y su ausencia en los sitios de pastizal puede ser explicado por la dispersión de algunas especies del bosque en galería del Río Uruguay (Rodríguez *et al.* 2017). Por ejemplo, se ha registrado la presencia de *Blepharocalyx salicifolius*, *Teucrium vesicarium* y *Eugenia myrcianthes* en plantaciones de eucaliptos, cuya dispersión se vería favorecida por una alta similitud en la estructura del hábitat y las condiciones microclimáticas con los bosques en galería.

Los rasgos funcionales de los tres grupos de estudio encontrados en las plantaciones forestales son subconjuntos empobrecidos de los rasgos presentes en los sitios de pastizal. La disimilitud funcional de aves y hormigas (junto con su componente de anidamiento y recambio funcional) no variaron con el aumento de la disimilitud ambiental, contrario a lo que se esperaba, pero se registraron valores altos de disimilitud. Para ambas taxa, la pérdida de especies viene acompañada con la pérdida de combinaciones de rasgos extremos que producen la reducción del espacio funcional. Solo algunas especies con una cierta

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

combinación de rasgos pueden persistir en las condiciones provistas por las plantaciones forestales lo cual sugiere la acción del filtrado ambiental (Jacoboski *et al.* 2016; Liu *et al.* 2016; Santoandré *et al.* 2019b). Por ejemplo, *Pseudomyrmex phyllophilus* y *Camponotus mus* son especies registradas en plantaciones maduras que anidan en los troncos en descomposición, un tipo de microhábitat que abunda en las plantaciones y no en los pastizales (Vittar 2008). Diferentes resultados fueron registrados en plantaciones de eucalipto con y sin manejo del Bosque Atlántico, donde el anidamiento y recambio funcional aportaron a la disimilitud funcional de hormigas (Martello *et al.* 2018). Para las aves, Jacoboski *et al.* (2016) explicaron que el anidamiento funcional encontrado en plantaciones de eucalipto del Bosque Atlántico se explicaba por la pérdida de rasgos asociados con el bosque nativo (por ejemplo, nectivoría, nidificación en la vegetación y forrajeo en el aire). De igual manera, en las plantaciones maduras persisten especies con características generalistas como tener una dieta omnívora (*Troglodytes aedon*) y también que pueden utilizar el estrato arbóreo (*Caracara plancus*). Por otra parte, la disimilitud funcional de las plantas aumentó significativamente con la disimilitud ambiental lo que concuerda con los resultados a nivel taxonómico. Posiblemente las prácticas de manejo silviculturales tales como el raleo, incrementan la disponibilidad de luz afectando a las comunidades de plantas a diferentes escalas (Smith *et al.* 2007; Haughian & Frego 2016; Piwczyński *et al.* 2016). Sin embargo, las especies exóticas serían las que se verían beneficiadas con los cambios del hábitat dentro de las plantaciones dañando las funciones ecosistémicas del ambiente natural (Csecserits *et al.* 2016). El reemplazo de especies de pastizal por especies exóticas podría afectar a su vez a las pocas especies nativas que pudieron atravesar los filtros ambientales.

La disimilitud en altura explicó la variación en la disimilitud taxonómica de los ensambles de aves y plantas lo cual coincide con los resultados obtenidos para la diversidad alfa taxonómica. La incorporación del estrato arbóreo impediría que las aves típicas de pastizal puedan utilizarlo. A su vez, la influencia de la disimilitud en la cobertura de suelo podría estar relacionada con la pérdida de recursos alimenticios (disminución de la cobertura de gramíneas) y sitios de nidificación afectando la persistencia de aves nativas y sus funciones asociadas (Phifer *et al.* 2016). Tal como se mencionó anteriormente para las comunidades de plantas, la acumulación de la hojarasca podría causar efectos alelopáticos y actuar como barrera física para la germinación permitiendo que solo unas pocas especies de plantas puedan permanecer bajo las nuevas condiciones ambientales y promoviendo el ingreso de especies exóticas (Souto *et al.* 2001; Jobbágy *et al.* 2006). Luego, respecto a las comunidades de hormigas, la composición de rasgos funcionales constante registrada a lo largo del ciclo forestal no fue explicada por ninguna de las

4. DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y FUNCIONAL A LO LARGO DEL CICLO FORESTAL

variables medidas. Esto puede ser explicado por factores no considerados en este trabajo, como por ejemplo cambios en la granulometría y estructura del suelo y/o a cambios en la diversidad de artrópodos presas para las hormigas (Costa *et al.* 2010).

A pesar de encontrar una congruencia moderada entre la disimilitud funcional entre los ensambles de aves y plantas, la misma no resultó significativa contrario a lo que se esperaba. La falta de congruencia taxonómica y funcional entre los taxa puede deberse a que los taxa responden a diferentes variables ambientales y a la escala de análisis, ya que se ha mencionado que es más fácil encontrar congruencia a escala regional (Willig *et al.* 2003). A escala local nuestros resultados reafirman la importancia de incluir diferentes grupos taxonómicos en los estudios de los efectos de las actividades antrópicas en la diversidad nativa y las funciones ecosistémicas asociadas.

Los diferentes patrones de diversidad beta taxonómica y funcional de los taxa analizados indicaría la acción diferencial de los filtros ambientales. El aumento de la disimilitud ambiental entre las plantaciones forestales y el ambiente natural afecta negativamente a algunas especies propias del ambiente natural (aves y hormigas típicas de pastizal), y relajaría los filtros ambientales para especies no típicas del ambiente natural permitiéndoles su ingreso (especies exóticas de plantas). También, el particionamiento de la diversidad beta taxonómica y funcional permitió entender los cambios en la composición de especies en respuesta a las diferencias ambientales entre las plantaciones forestales y los sitios de pastizales donde se obtuvieron resultados diferentes según el taxón. Para fines de conservación, el análisis de los componentes de la diversidad beta es importante porque los patrones de anidamiento y recambio requieren estrategias de conservación diferentes. Si los esfuerzos de conservación se centran en los ensambles de aves y hormigas, sería importante priorizar conservar aquellos sitios más ricos, es decir mantener en el paisaje. Mientras que, si nos focalizamos en conservar los ensambles de plantas, es importante conservar a un gran número de sitios diferentes, no necesariamente los más ricos ya que de esta manera se asegura la representación de las especies del conjunto regional de especies. Y si a su vez si prioriza conservar las funciones del ambiente natural, los esfuerzos deberían ir a la conservación de aquellos sitios en los cuales estén presentes los rasgos funcionales que formen un espacio funcional grande. Por último, nuestros resultados sugieren que el filtrado ambiental puede ser un mecanismo importante en la formación de ensambles dentro de las plantaciones de eucalipto, el cual será evaluado en el siguiente capítulo.

CAPÍTULO 5:

MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

Introducción

Los patrones de ocurrencia de especies en los diferentes ambientes pueden deberse a la acción de procesos que actúan a diferentes niveles de organización de los organismos (Kraft *et al.* 2011). De este modo, la teoría de nicho ecológico que se expresa a nivel de comunidad (Hutchinson 1957; MacArthur 1958) y el modelo de ordenamiento de especies a nivel de metacomunidad (Leibold *et al.* 2004), postularon que las especies se establecen en distintos tipos de hábitat en la medida que cumplan con los requerimientos fisiológicos, que posean las aptitudes biológicas adecuadas y por sus habilidades competitivas. Primero, las especies tienen que poder llegar a un sitio dentro de un gradiente (limitación por dispersión). Luego, el **filtrado ambiental** *sensu stricto* establece que las condiciones abióticas actúan como filtros ambientales para las especies, permitiendo que solo aquellas que posean una cierta composición de rasgos pueda establecerse y persistir en un sitio en ausencia de sus competidoras (Mayfield & Levine 2010; Kraft *et al.* 2015). Desde esta perspectiva, el ambiente es visto como una fuerza selectiva, eliminando especies incapaces de tolerar condiciones ambientales de un lugar particular. Las especies que permanecieron luego de la acción de los filtros, poseen una composición de rasgos funcionales más similares entre sí que lo esperado por azar a partir de conjunto regional de especies (convergencia funcional) (Zobel 2016). Posteriormente, las interacciones bióticas entre las especies juegan un rol importante en el estructuramiento de la comunidad. Entre las mismas, la **exclusión competitiva** ocurre cuando una especie que llegan a un sitio puede persistir en el mismo en ausencia de otra especie, competitivamente superior, pero no cuando esta última está presente (Kraft *et al.* 2015). La exclusión competitiva también puede generar un patrón de convergencia funcional si los competidores más fuertes persisten en la comunidad, lo que resulta en una equivalencia competitiva entre las especies y, por lo tanto, coexistentes (Zobel 2016). También, es importante tener en cuenta que la ausencia de una especie en un sitio puede relacionarse a que no tolera las nuevas condiciones abióticas o simplemente porque las

condiciones cambiantes resultan en interacciones bióticas alteradas (Kraft *et al.* 2015). Por otra parte, la **diferenciación de nicho** es otro mecanismo de formación de ensambles que ocurre cuando hay una similitud reducida en la utilización de un recurso para así disminuir la competencia entre las especies y que ambas puedan coexistir en un sitio (similitud limitante) (Chesson 2000). Una mayor divergencia de rasgos funcionales de lo esperado por azar es un indicativo de la diferenciación de nicho (divergencia funcional). Por último, la **teoría neutral** propone que todas las especies son similares en su capacidad competitiva, dispersiva y en sus características funcionales (Hubbell 2001; Leibold *et al.* 2004). La **dispersión** es el principal mecanismo por el cual se estructuran los ensambles donde es relevante únicamente el orden de llegada. Esta teoría suele ser utilizada como la hipótesis de nula para evaluar si en un ensamble dado actúa alguna de las teorías de nicho ecológico mencionadas anteriormente, a través de la generación de los modelos nulos (Kembel 2009).

La teoría de nicho y la neutralidad son dos extremos de un continuo y muchos de los ensambles están situados en algún lugar entre estos dos extremos teóricos dando lugar a la necesidad de determinar el papel relativo de ambos mecanismos (Gravel *et al.* 2006). Muchos estudios han tratado de revelar los factores involucrados, como rasgos o tipo de organismos, escala de investigación y hábitat, que deciden la ubicación de las comunidades naturales en este continuo (Astorga *et al.* 2012). Por ejemplo, Cao *et al.* (2019) investigaron los roles relativos de los procesos determinísticos y estocásticos en comunidades microbianas, hongos y plantas. Los resultados encontrados indican que las comunidades microbianas estaban principalmente dominadas por el efecto ambiental y las comunidades de plantas por la limitación por dispersión. En este sentido, el acoplamiento de la diversidad alfa y beta en los estudios ecológicos puede proporcionar información relevante sobre la importancia de los procesos deterministas y estocásticos en la generación de los ensambles biológicos a lo largo de gradientes ambientales (Tuomisto *et al.* 2003; Vellend 2010; Mori *et al.* 2018).

Los patrones de diversidad beta funcional pueden capturar señales importantes de procesos de ensamblaje determinísticos que no son evidentes a partir de los patrones de diversidad beta taxonómica (Siefert *et al.* 2013). A lo largo de un gradiente ambiental, una diversidad beta funcional entre las comunidades mayor que la esperada podría ocurrir si las especies en las dos comunidades son más divergentes funcionalmente (Swenson *et al.* 2011). Por otra parte, una menor diversidad beta funcional que la esperada por azar sugiere que el espacio funcional de los ensambles se mantiene a pesar del recambio de especies por acción del filtrado ambiental (Swenson *et al.* 2011). Si los valores de diversidad beta son diferentes a lo esperado por el modelo nulo indicaría que la composición de especies a lo largo

del gradiente no se debe simplemente a una limitación por dispersión y que el gradiente ambiental subyacente juega un papel clave en el ensamblaje de la comunidad.

La intensificación en el uso de la tierra puede alterar la magnitud de los filtros, produciendo en muchos casos que el filtrado ambiental sea el mecanismo preponderante en la formación de los ensambles (Temperton *et al.* 2005; Siefert *et al.* 2013). Los factores que regulan la presencia de las especies en los usos de la tierra se relacionan con los recursos y condiciones que caracterizan a los nuevos hábitats resultantes (Temperton *et al.* 2005). Se espera que aquellas especies con requerimientos de nicho especialistas sean especialmente sensibles a las modificaciones de hábitat y, por lo tanto, pueden experimentar altas tasas de extinción local (Devictor *et al.* 2007). Por ejemplo, las aves insectívoras y las especies que anidan en cavidades (Blewett & Marzluff 2005) pueden verse considerablemente afectadas incluso a intensidades leves de disturbios antrópicos, mientras que se espera que las especies con hábitos de alimentación omnívoros o generalistas no sean alteradas o incluso prosperar con grandes intensidades de disturbios (McKinney & Lockwood 1999). Cabe considerar que el reemplazo de hábitats naturales por ambientes antropizados también puede alterar las relaciones entre las especies y así la ausencia de una especie en un sitio puede deberse a que es incapaz de tolerar las nuevas condiciones ambientales o porque fue excluida competitivamente (Kraft *et al.* 2015).

Esta tesis plantea que los cambios graduales en el ambiente dados por el ciclo forestal del eucalipto actúan como filtros locales sucesivos para el conjunto regional de especies permitiendo la persistencia de especies con rasgos funcionales que le permitan tolerar a las nuevas condiciones ambientales. El reemplazo del ambiente natural por plantaciones forestales genera un nuevo ensamble de comunidades que pueden ser dada por el azar o no respecto a la identidad de las especies o sus rasgos funcionales. Bajo el escenario de la acción de procesos estocásticos, la diversidad alfa y beta pueden seguir un patrón aleatorio y ser consistentes con el modelo nulo indicando que la acción predominante sería la dispersión. En cambio, si los procesos determinísticos gobiernan el estructuramiento de los ensambles biológicos dentro de las plantaciones forestales, esto indicaría que procesos como la competencia o el filtrado ambiental estructuran las comunidades biológicas (Liu *et al.* 2016).

Objetivos

Objetivo general

El objetivo de este Capítulo es explorar los mecanismos propuestos de formación de ensambles de aves, hormigas y plantas e identificar los que principalmente actúan en el ciclo forestal del eucalipto, utilizando dos enfoques que se basan en la diversidad alfa y beta funcional.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 5.1. El filtrado ambiental es el principal mecanismo estructurador de los ensambles de hormigas, plantas y aves durante el ciclo forestal del eucalipto permitiendo la presencia solo de aquellas especies del conjunto regional que posean una combinación de rasgos funcionales que les permite permanecer dentro de las plantaciones.

Predicción 5.1.1. Los ensambles de aves, hormigas y plantas presentan una menor diversidad alfa funcional que la esperada en ensambles generados al azar a partir del conjunto regional de especies.

Predicción 5.1.2. La diferencia entre la disimilitud funcional observada y la esperada por azar para los ensambles de aves, hormigas y plantas aumentan con el aumento de la disimilitud ambiental.

Hipótesis 5.2. El efecto del filtrado ambiental se incrementa a medida que aumenta la disimilitud ambiental entre el ambiente natural y la edad de la plantación.

Predicción 5.2.1. Las diferencias entre la diversidad alfa funcional observada y la esperada por azar para los ensambles de aves, hormigas y plantas aumentan con el aumento de la disimilitud ambiental.

Predicción 5.2.2. Los ensambles de hormigas, aves y plantas presentan una mayor disimilitud funcional que la esperada en ensambles generados al azar a partir del conjunto regional de especies.

Hipótesis 5.3. El aumento de la disimilitud ambiental perjudica a las especies de pastizal y a los rasgos funcionales asociados y favorece el ingreso de especies con una composición de rasgos diferente debido que son capaces de tolerar las nuevas condiciones ambientales luego del disturbio (Wong *et al.* 2018).

Predicción 5.3.1. Los rasgos funcionales típicos de especies de pastizal tales como plantas con forma de dispersión por anemocoria, hierbas como forma de crecimiento, aves y hormigas granívoras se asocian negativamente con las variables ambientales que indican cambio en la estructura de la vegetación y microclima (por ejemplo, altura del eucalipto, canopia, cobertura de herbáceas).

Predicción 5.3.2. Al final del ciclo forestal, se espera que la composición de rasgos funcionales sea similar al de las especies generalistas (una alta dispersión, reproducción y un tamaño del cuerpo grande).

Materiales y Métodos

Diseño del muestreo

Con el fin de indagar sobre los mecanismos de formación de los ensambles de aves, plantas y hormigas en el ciclo forestal del eucalipto se seleccionaron 9 edades con tres réplicas por edad y 3 sitios de pastizal protegido que fue utilizado como ambiente de referencia. En todos los sitios se relevaron los taxa. Para más detalles ver el Capítulo 2: Metodología general.

Estimación de la magnitud de efecto estandarizada de la diversidad alfa (SES Alfa) y beta funcional (SES beta)

Para poner a prueba la hipótesis de que el filtrado ambiental es el mecanismo principal en la formación de los ensambles biológicos dentro del ciclo forestal del eucalipto, se compararon los valores de FDis (índice de diversidad alfa funcional) de cada sitio con los esperados a partir del modelo nulo de formación de ensambles. Se utilizaron las matrices de abundancias de las especies por sitio y la matriz de rasgos funcionales por especies para el cálculo del FDis (Laliberté & Legendre 2010). Además, la distribución nula de las especies se obtuvo a partir de generar 999 comunidades aleatorias por sitio

utilizando el algoritmo *richness* (Gotelli 2000). Dicho algoritmo mantiene la riqueza de especies observada de los sitios mientras aleatoriza los datos de abundancia.

Luego, para determinar si los valores observados de *FDis* era menos o más de los esperado por el modelo nulo, se calculó el efecto del tamaño estandarizado (*SES Alfa*) a partir de la siguiente fórmula:

$$SES\ Alfa = \frac{FDis\ obs - FDis\ nulo}{sd(FDis\ nulo)}$$

El valor de *FDis obs* corresponde al valor observado del índice *FDis* por sitio. *FDis nulo* es la media de los índices *FDis* nulos esperados para el sitio y el desvío estándar de los *FDis* nulos es el desvío estándar de los índices *FDis* nulos esperados para el sitio. Este cálculo elimina cualquier sesgo direccional asociado con la disminución de la varianza en los valores esperados con el aumento de la riqueza. *SES FDis* positivos indican valores esperados más altos que lo esperado por azar y un valores negativos indican valores esperados más bajo que lo esperado por azar (Swenson 2014). Valores positivos de *SES FDis* indican que los rasgos funcionales de las especies son menos similares de lo esperado por azar aludiendo que el mecanismo preponderante en la formación de ensambles es la diferenciación de nicho. Por el contrario, si los *SES Alfa* tienen valores negativos, esto indica que los rasgos funcionales de las especies son más similares de lo esperado por azar dando indicios que el filtrado ambiental es el mecanismo más preponderante en la formación de ensambles (Cadotte & Tucker 2017).

El cálculo del *SES* para la diversidad beta funcional se realizó utilizando el índice de similitud funcional de a pares *Fsor* propuesto por Swenson (2014), el cual considera la distancia entre comunidades usando la matriz de presencia-ausencia de las especies. Cabe señalar que al utilizar la matriz de presencia-ausencia de especies, el índice *Fsor* tiene un comportamiento similar al índice de Sorensen calculado en el anterior capítulo (Swenson *et al.* 2011). Los modelos nulos se realizaron a partir de aleatorizar 999 veces la matriz de presencia-ausencia con el algoritmo de intercambio independiente, manteniendo la frecuencia de ocurrencia de las especies y la riqueza de los sitios (Gotelli 2000; Gotelli & Entsminger 2003). Luego el *SES Beta* para cada par de comunidades se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$SES\ Beta = \frac{(1 - Fsor\ obs) - (1 - Fsor\ nulo)}{sd(1 - Fsor\ nulo)}$$

5. MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

El valor de $F_{sor\ obs}$ corresponde al valor observado del índice de disimilitud F_{sor} entre dos comunidades. $F_{sor\ nulo}$ es la media de los índices F_{sor} nulos esperados y el desvío estándar de los F_{sor} nulos es el desvío estándar de los índices F_{sor} nulos calculados por la distribución nula. Similarmente a SES_{FDis} , valores de $SES_{F_{sor}}$ mayores a cero indican una disimilitud funcional entre las comunidades mayor que la esperada por azar dando evidencia de la acción de la diferenciación de nichos (Swenson *et al.* 2011). Por otra parte, una menor disimilitud funcional que la esperada por azar, sugiere que el filtrado ambiental actúa moldeando las comunidades y que el espacio funcional de los ensambles se mantiene a pesar del recambio de especies. Los modelos nulos de los tres taxa para la diversidad alfa y beta funcional, se realizaron con la función de *randomizeMatrix* del paquete “PICANTE” (Kembel *et al.* 2018).

Para identificar asociaciones entre los rasgos funcionales y las variables ambientales se utilizó el análisis de las cuatro esquinas (Fourth Corner Analysis) medido a través de los términos de interacción entre cada variable ambiental y los rasgos (Brown *et al.* 2014). El signo y la magnitud de los coeficientes de interacción denotan la naturaleza y la fuerza de la asociación de la relación rasgo-ambiente, respectivamente. Se ajustó un modelo de regresión lineal utilizando todos los rasgos y variables ambientales y se estimó la penalización LASSO mediante validación cruzada. LASSO es un método de probabilidad penalizada que impone una restricción en las estimaciones de los parámetros del modelo (Hastie *et al.* 2009).

Análisis de datos

La significancia de los valores de SES_{Alfa} y SES_{Beta} fue evaluada comparándolos con ± 1.96 . Aquellos valores más altos a 1.96 de ambos SES indican que una diversidad alfa funcional y disimilitud funcional significativamente más alta de lo esperado por azar. De igual manera, valores inferiores a 1,96 indican una diversidad alfa funcional y disimilitud funcional más baja de lo esperado por azar (Swenson *et al.* 2011). Luego para evaluar las variaciones de los SES_{FDis} y $SES_{F_{sor}}$ de los tres taxa a medida que aumenta la disimilitud ambiental entre el pastizal y las plantaciones de diferentes edades, se realizaron modelos lineales generales (GLM). Se analizaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos y se corrigió cuando fue necesario (Zuur *et al.* 2010).

Resultados

La diversidad alfa funcional encontrada para las aves fue mayor que la esperada por azar, aunque ninguno de los valores fue significativo (Figura 5.1 A). Sin embargo, los valores de SES Alfa y SES Beta no cambiaron significativamente con la disimilitud ambiental (Devianza=-0.65 $p=0.17$, Devianza=-0.64 $p=0.45$, respectivamente) (Figura 5.1 A y B). Luego, la mayoría de los valores de FDis reportados para los ensambles de hormigas fueron menores que lo esperado por azar (Figura 5.1 C). Respecto a los valores de SES Beta, se encontró que gran parte de los valores fueron menores a cero indicando que los ensambles de los pastizales y las plantaciones forestales son más disimiles que lo esperado por azar (Figura 5.1 D). Tanto los valores de SES Alfa y SES Beta aumentaron significativamente con el aumento de la disimilitud ambiental (Devianza -4.98 $p<0.01$, Devianza=-3.49 $p<0.05$, respectivamente). Por otra parte, los valores de FDis encontrados para los ensambles de plantas fueron más bajos que lo esperado por azar (Figura 5.1 E). Solo unos pocos valores de SES Alfa fueron más altos que cero. Finalmente, los valores de SES Beta se repartieron equilibradamente entre valores bajos y altos respecto a lo esperado por azar (Figura 5.1 F). Dichos valores disminuyeron significativamente con el aumento de la disimilitud ambiental entre los sitios de pastizal y las plantaciones de eucalipto (Devianza=-2.79, $p<0.05$).

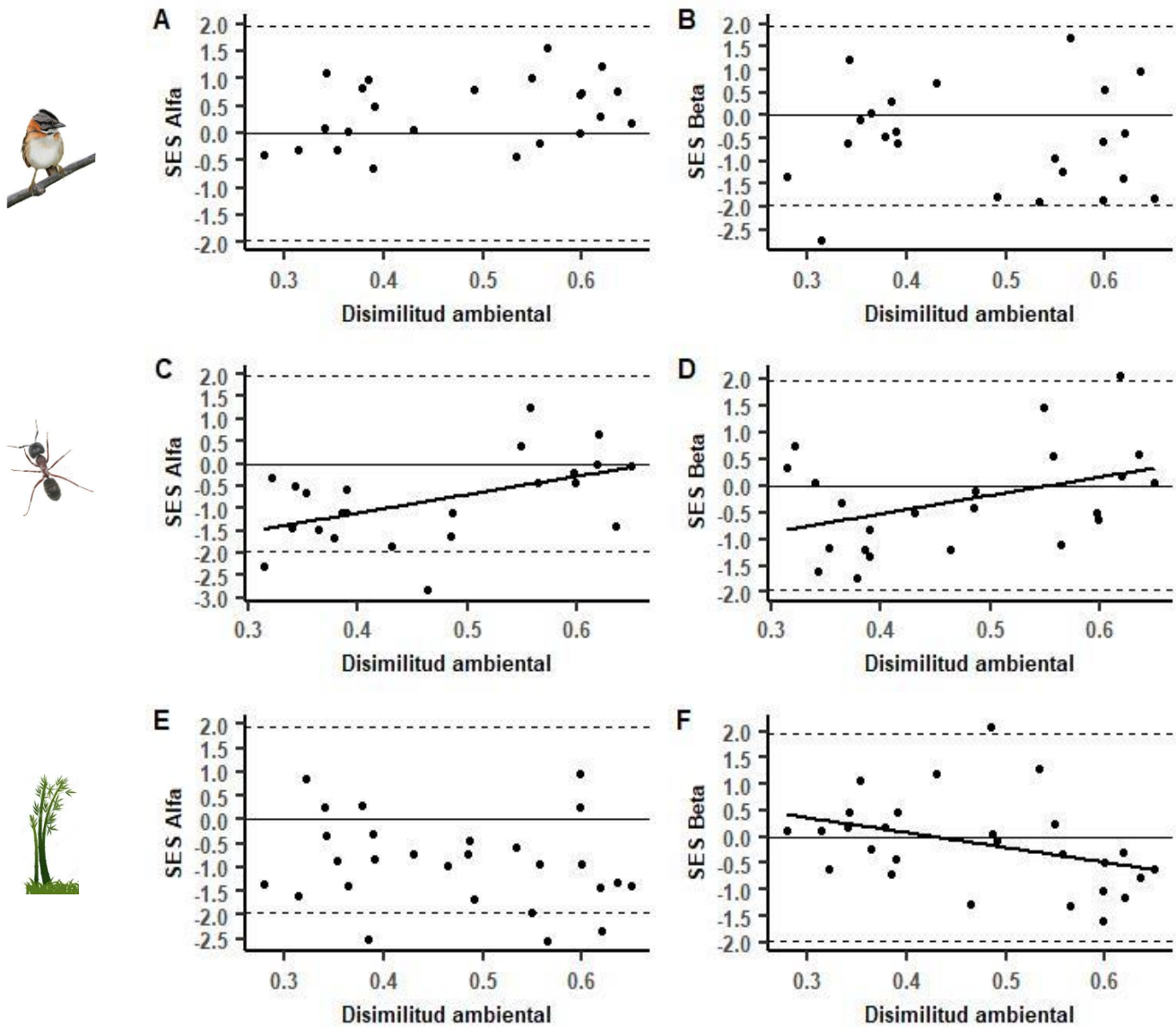


Figura 5.1. Variación de los efectos del tamaño estandarizado de la diversidad alfa (SES Alfa) y beta funcional (SES Beta) de los ensambles de aves (A, B), hormigas (C, D) y plantas (E, F) con la disimilitud ambiental entre los sitios de pastizal y las plantaciones forestales de diferentes edades. Las líneas horizontales continuas indican los SES Alfa=0 y los SES Beta=0. Las líneas punteadas indican los SES ± 1.96 a partir de los cuales los valores de la diversidad alfa y beta funcional son significativamente más altos o bajos que lo predicho por el modelo nulo a partir del conjunto regional de especies.

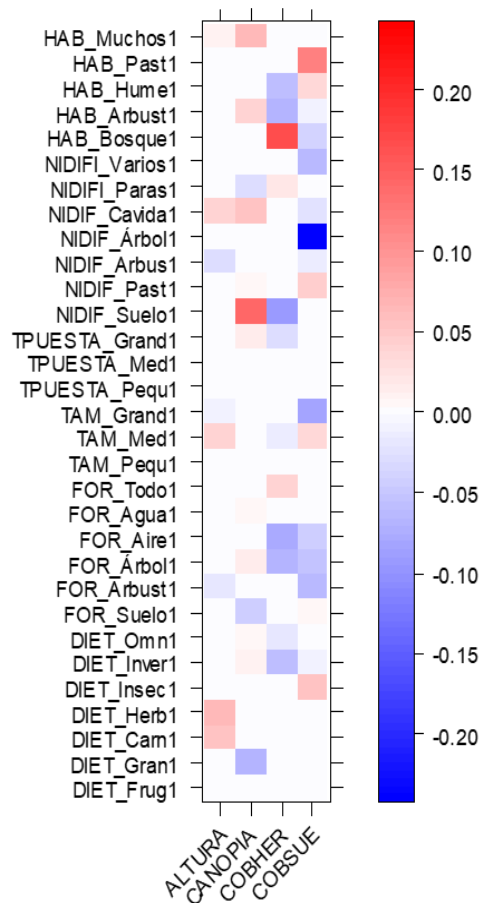
5. MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

Los resultados del análisis de las cuatro esquinas revelan que la canopia afecta positivamente a las aves que anidan en el suelo y negativamente a las aves granívoras (Figura 5.2. A). Además, la cobertura del suelo (COBSD) afecta fuerte y negativamente a las aves que anidan en los árboles y débilmente a las aves grandes; y positivamente a las aves cuyo requerimiento de hábitat son las pasturas y de tamaño mediano. Luego, la cobertura de herbáceas se asocia fuerte y positivamente con las aves con hábitat de bosque y débilmente con las aves con tamaño de puesta grande. Para las hormigas (Figura 5.2. B), la altura de los eucaliptos se asoció positivamente con el largo de Weber (el cual se asocia con el tamaño de la hormiga) y negativamente con el ancho de la cabeza. La cobertura de herbáceas se asoció negativamente con el largo de la cabeza y positivamente con su ancho. La temperatura tiene una leve asociación positiva con el ancho del ojo de la hormiga. Para las plantas (Figura 5.2. C) se obtuvo que el pH en el suelo se asoció negativamente con las plantas de crecimiento perenne. La altura del eucalipto se asoció negativamente con las plantas de crecimiento anual, con las hierbas como forma de crecimiento y con potencial de dispersión alto (SEMI_alta) y positivamente con plantas cuya forma de dispersión era barozoocoría. Por último, la canopia se asoció negativamente con plantas de crecimiento anual y positivamente con formas de dispersión zoocoria. En resumen, las aves que persisten al final del ciclo forestal tienen un tamaño de puesta grande, son de tamaño mediano, utilizan varios tipos de hábitat y son principalmente carnívoros y herbívoros. De la misma manera, las hormigas son más grandes, tienen un ancho y largo de la cabeza más chico y los ojos son angostos. Finalmente, las plantas tienen crecimiento perenne, menor potencial de dispersión y con formas de dispersión barozoocoria y zoocoria.

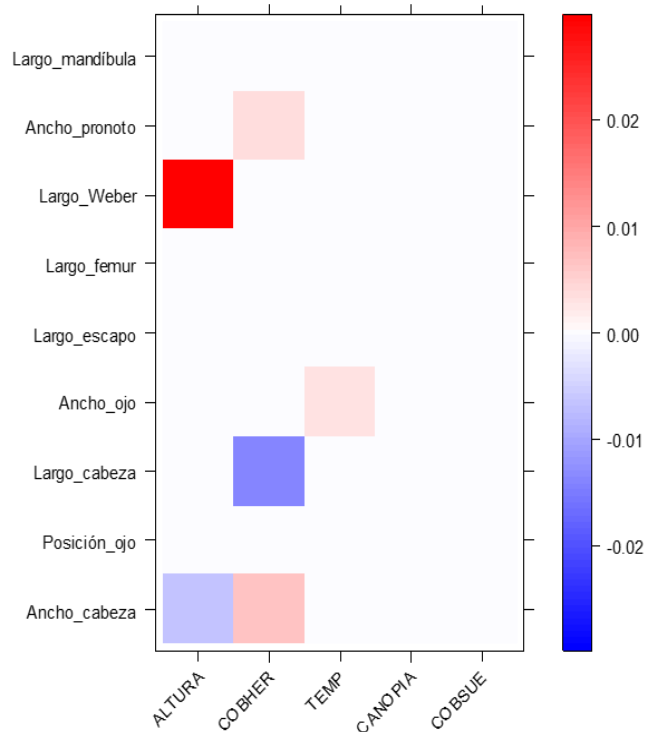
5. MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

Figura 5.2. Resultados del análisis de las cuatro esquinas para las interacciones entre las variables ambientales y los rasgos funcionales de las comunidades de aves (A), hormigas (B) y plantas (C). El color rojo representa una asociación positiva mientras que el color azul representa una asociación negativa. La intensidad del color muestra la dirección y la fuerza de los coeficientes estandarizados de los modelos para todos los términos de interacción entre las variables ambientales y los rasgos funcionales del modelado GLM-LASSO.

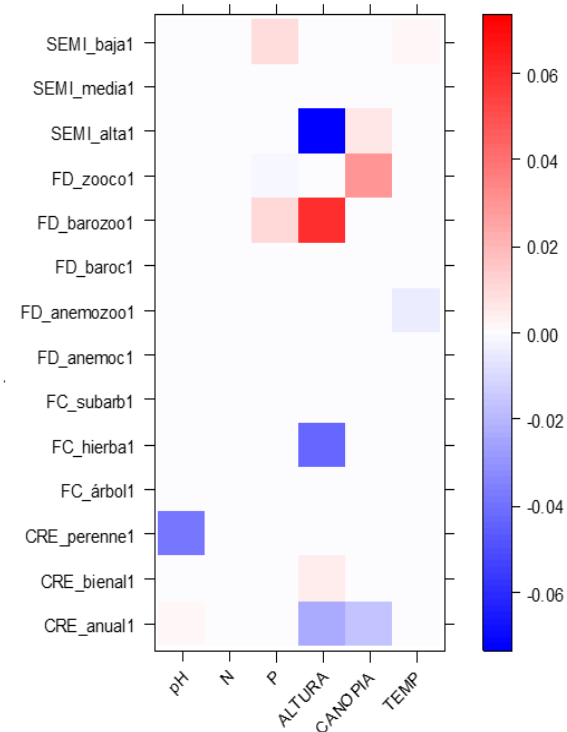
A



B



C



Discusión

El ordenamiento de especies de hormigas (particularmente dentro de las plantaciones jóvenes) y plantas dentro de las plantaciones forestales indica que la formación de dichos ensambles estuvo por el filtrado ambiental. En cambio, los resultados sugieren que la diferenciación de nicho actuó en la estructuración de los ensambles de aves. Más específicamente, los filtros ambientales impuestos por el cambio en las condiciones de recursos, microclima y estructura de la vegetación afectaron diferencialmente a los ensambles originales de pastizales. Estos resultados contradicen nuestra hipótesis donde esperábamos que, a la escala de estudio, el filtrado ambiental fuese el mecanismo principal en la formación de ensambles durante todo el ciclo forestal. Sin embargo, encontramos que la dispersión estuvo presente en el estructuramiento de las comunidades de los tres taxa.

La incorporación del estrato arbóreo proporciona oportunidades de nicho diferentes para las especies y restringe a las aves de áreas abiertas generando la divergencia funcional. En oposición a nuestros resultados, Flynn *et al.* (2009) mostraron que el incremento de la intensificación del uso de la tierra disminuyó la diversidad funcional de aves y mamíferos sugiriendo la predominante influencia del del filtrado ambiental. Además, Arnagaud *et al.* (2014) también encontraron evidencias de la acción del filtrado ambiental por sobre otros mecanismos dado que las comunidades nativas de aves estuvieron segregadas a lo largo gradientes de disturbio antrópico y disponibilidad de hábitat en Nueva Zelanda, es decir poca superposición en el espacio funcional. Además, la dispersión fue otro importante mecanismo que estuvo actuando en el estructuramiento de los ensambles de aves dado que los valores diversidad alfa y beta funcional no fueron significativamente diferente de lo predicho por el modelo nulo. Se ha demostrado el rol fundamental de la dispersión en la formación de ensambles de aves en gradientes ambientales tanto a escala local y regional dada la alta capacidad dispersiva que tiene este taxón (Meynard *et al.* 2011). Asimismo, los modelos nulos de la diversidad beta funcional no muestran ningún patrón en particular evidenciando el rol de la dispersión.

Respecto a las hormigas, se encontró evidencias de que el filtrado ambiental jugaría un papel importante en el estructuramiento de los ensambles principalmente en aquellas plantaciones de eucalipto que son más similares al pastizal (menor disimilitud ambiental). La pérdida de especies no aleatoria que se lleva a cabo al principio del ciclo forestal podría ser a causa del cambio en la complejidad del hábitat, que a pesar de que las forestaciones la aumentan, a escala del estrato herbáceo la complejidad disminuye. Esto perjudicaría a los ensambles de hormigas probablemente por la pérdida de especies típicas de pastizal

y cambios en las condiciones del suelo (Mezger & Pfeiffer 2011). Sin embargo, en ambientes urbanos se ha encontrado que la complejidad del hábitat no actúa como un filtro ambiental y por ende no afecta la diversidad funcional de hormigas (Ossola *et al.* 2015; Nooten *et al.* 2019). A medida que las plantaciones de eucalipto crecen y son más disimiles ambientalmente a los sitios de pastizal, la diferenciación de nicho comenzaría a tomar mayor protagonismo en la formación de ensambles de las hormigas epígeas, así como también la dispersión coincidiendo con otros estudios realizados en bosques lluviosos de Borneo, Malasia y Australia (Ellwood *et al.* 2016; Grevé *et al.* 2019). Las hormigas generalistas podrían aprovechar los nuevos microhábitats que provee el eucalipto maduro y así reducir la competencia entre las mismas (Cuautle *et al.* 2016). Además, puede ocurrir que los cambios en los recursos genere una diferenciación temporal y de dieta con fuertes efectos en los patrones de diferenciación de nicho (Grevé *et al.* 2019). En relación con este resultado, las plantaciones maduras fueron más disímiles funcionalmente a los sitios de pastizal que lo esperado por azar (aunque también algunas plantaciones jóvenes) y más similares entre sí, ocasionando el aumento de la redundancia funcional. Sin embargo, la redundancia no estaría asociada a la resiliencia de los ensambles ante un disturbio, sino que estaría señalando la degradación funcional de los ensambles de hormigas dentro del ciclo forestal (Fetzer *et al.* 2015).

La formación de ensambles de plantas a lo largo del ciclo forestal estaría siendo determinada principalmente por el filtrado ambiental y en menor medida por la capacidad dispersiva de las especies. En cambio, la competencia jugaría un rol menor en el estructuramiento de las comunidades a la escala de estudio contradiciendo lo reportado por otros estudios (Crain *et al.* 2004) y respaldando a otros (Hu *et al.* 2016; Ulrich *et al.* 2017c). En general, el filtrado ambiental suele expresarse a una escala regional donde las variables abióticas como la temperatura y las precipitaciones son más influyentes mientras que la competencia por recursos es protagonista a la escala de las interacciones entre las especies (Huston 1999). El gradiente ambiental dentro del ciclo forestal podría potenciar al filtrado ambiental por sobre la competencia entre las especies dado por los cambios marcados en las condiciones del suelo y disponibilidad de luz típico de este tipo de plantaciones (Jobbágy & Jackson 2004). Por ejemplo, el anidamiento encontrado en las comunidades de plantas del sotobosque de plantaciones de pino de Europa Central estuvo influenciado por los cambios en la disponibilidad de calcio, magnesio, el pH del suelo y la humedad (Ulrich *et al.* 2017b). Luego, el análisis de los modelos nulos generados para analizar la diversidad beta funcional indicó que en general, las plantaciones jóvenes son más disimiles funcionalmente a los sitios de pastizal que lo esperado por azar. También, a medida que la disimilitud ambiental aumentaba, las plantaciones se hacen más similares a los sitios de pastizal. Este resultado

5. MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

contradice lo esperado y obtenido en el Capítulo IV donde la disimilitud funcional fue alta en sitios más disímiles ambientalmente al pastizal. Esto puede deberse a que la disimilitud funcional fue calculada utilizando el índice βF_{SOR} cuya estimación esta influenciada principalmente por especies con rasgos funcionales extremos, que aumentan el volumen del espacio funcional. En cambio, el índice F_{SOR} al considerar la distancia promedio entre pares de especies a partir de del dendrograma construido con los rasgos funcionales. Sin embargo, cabe señalar que prácticamente todos los valores de SES Beta quedaron restringidos dentro de los intervalos de no significancia mostrando nuevamente que la dispersión es importante en la formación de ensambles.

Los cambios ambientales que ocurren a lo largo del ciclo forestal alteran la composición de los rasgos funcionales favoreciendo la permanencia de especies con características generalistas, lo que concuerda con nuestra predicción. De igual manera, Mangels *et al.* (2017) observaron un cambio hacia los rasgos generalistas de historia de la vida de las polillas a mayor intensidad de disturbio en pastizales de Alemania. Las especies raras especializadas fueron reemplazadas por especies ubicuas, es decir, generalistas de hábitat altamente reproductivos. La transformación de pastizal a plantación forestal disminuye la complejidad del hábitat a la escala del estrato herbáceo y altera las condiciones del suelo. Dichos cambios podrían repercutir en la composición de rasgos de las hormigas epígeas dado que responden a la complejidad del hábitat a escala de micrositio. Durante la búsqueda de alimento y forrajeo, las hormigas más grandes no reconocen las irregularidades a grano pequeño que las hormigas más pequeñas deben atravesar (Kaspari & Weiser 1999). A menor complejidad se ha observado menor diversidad de hormigas comparando pasturas, praderas y sitios de bosque (Hill *et al.* 2008; Nooten *et al.* 2019), aunque se han encontrado resultados opuestos en bosques tropicales de México (Ahuatzin *et al.* 2019). El crecimiento en altura de las plantaciones de eucalipto junto con la disminución de la cobertura de herbáceas y temperatura actúan como filtros ambientales para las hormigas especialistas y favorece a las hormigas predatoras generalistas. Esto se ve reflejado por incremento del tamaño del cuerpo, la disminución del ancho y largo de la cabeza y del ancho del ojo a lo largo del ciclo forestal.

Los resultados de la asociación de las variables ambientales y los rasgos funcionales de las aves indican que las plantaciones forestales promueven aquellos rasgos más típicos de aves de bosque y desfavorece a los rasgos de las aves de pastizal. Las aves granívoras y las que anidan en pasturas se vieron afectadas negativamente por la disminución de la cobertura de suelo (relacionado con el aumento de la cobertura de la hojarasca y disminución de la cobertura de herbáceas) lo que coincide con el estudio realizado por Leaver *et al.* (2019). Al igual que las hormigas, los cambios en la estructura de la vegetación

5. MECANISMOS DE FORMACIÓN DE ENSAMBLES EN EL CICLO FORESTAL DEL EUCALIPTO

afectaron a los rasgos de las aves y estaría favoreciendo a las forrajeras generalistas que son resilientes a los cambios y capaces de explotar recursos comúnmente disponibles (Ehlers *et al.* 2015). Sin embargo, se desconoce si las aves utilizan hábitat provisto por las plantaciones forestales de manera ocasional o permanente durante todo su ciclo de vida (Jacoboski *et al.* 2016). En relación con la asociación positiva encontrada entre la cobertura de herbáceas y las aves que habitan en el bosque, podría deberse a que los pastizales muestreados están próximos al bosque ribereño del Río Uruguay y por ende las aves podrían estar utilizando ambos hábitats. Finalmente, para las plantas, el crecimiento del eucalipto afecta negativamente a la composición de rasgos de las especies típicas de pastizal (mayor potencial de dispersión y forma de dispersión anemozoocoria). Contrario a lo esperado, el ciclo forestal del eucalipto promueve el establecimiento de plantas con menor potencial dispersivo lo que podría afectar al ensamble de las comunidades (Marteinsdóttir & Eriksson 2014). Las formas de dispersión por barozoocoria y zoocoria fueron favorecidos por el crecimiento de los eucaliptos pudiendo impactar la provisión de los servicios ecosistémicos de los pastizales.

En conclusión, la acción de los mecanismos de formación de ensambles depende del taxón de estudio y del grado de disimilitud ambiental entre las plantaciones forestales con el ambiente natural que se reemplaza. Asimismo, los filtros ambientales que restringen cuales especies pueden permanecer en las plantaciones, están determinados por los requerimientos de nicho ecológico principalmente al nivel de la estructura y complejidad de la vegetación. Como factor común para los ensambles de aves, hormigas y plantas, los resultados indican que tanto la dispersión y el crecimiento en altura de los eucaliptos cumplieron un rol clave en el ordenamiento de especies dentro de las plantaciones forestales. Sin embargo, queda pendiente analizar el rol de las interacciones bióticas entre las especies en los patrones observados de diversidad alfa y beta funcional, donde puede ocurrir que los cambios ambientales alteren dichas relaciones (Ulrich *et al.* 2017a). De este modo, nuestros hallazgos permiten aportar al entendimiento acerca de la formación de ensambles biológicos en ambientes antropizados donde el filtrado ambiental es considerado el principal mecanismo y pueden proveer de información relevante para la conservación de la diversidad en el contexto de expansión de las plantaciones forestales a nivel mundial.

CAPÍTULO 6:

REFLEXIONES FINALES

Actualmente estamos inmersos en una época donde existe una fuerte demanda de bienes tales como alimentos, combustibles y madera para abastecer a la creciente población humana a nivel mundial (Mace *et al.* 2012). La extracción de recursos naturales afecta de manera directa e indirecta a los servicios ecosistémicos provistos por los ecosistemas que son necesarios para el bienestar humano (Newbold *et al.* 2020). Es así que cobra importancia que las actividades antrópicas sean desarrolladas de manera sustentable para preservar la biodiversidad y sus servicios asociados tanto para las personas que nos beneficiamos de los mismos y las generaciones que están por venir. La expansión de la frontera ganadera y agrícola desde los inicios de la Argentina como estado soberano, ha marcado el rumbo político y económico durante todo el siglo anterior (Baldi *et al.* 2006; Vega *et al.* 2009). Las consecuencias de dicha expansión la sufrieron varias de las ecorregiones de nuestro país, pero entre las que más degradación y fragmentación ha experimentado se encuentra la Región Pampeana.

Más recientemente la actividad forestal ha ido expandiéndose principalmente en la Pampa Mesopotámica donde su tasa de crecimiento y rendimiento económico es alta. En este sentido, esta tesis pretendió aportar evidencias sobre el impacto del ciclo forestal del eucalipto sobre la biodiversidad de los pastizales pampeanos utilizando la aproximación funcional y multitaxa. Los ensambles presentes en las plantaciones adultas fueron diferentes a los ensambles de los sitios de pastizal causando que las funciones ecosistémicas de los mismos se pudieran ver perjudicadas. Además, hemos reportado que las especies que se benefician con el crecimiento del eucalipto son las especies generalistas que pueden tolerar las nuevas condiciones ambientales lo que ocasionaría la homogeneización biótica de los ensambles (McKinney & Lockwood 1999). En relación a los cambios en las variables abióticas, hemos encontrado que la altura de los eucaliptos fue la variable que más afectó tanto a la diversidad alfa taxonómica y funcional, la cual a su vez estuvo relacionada fuertemente con el aumento de la profundidad de la hojarasca, disminución de la cobertura de herbáceas y de la temperatura por el cierre de la canopia. Estas variables abióticas estarían actuando como filtros ambientales principalmente para las especies especialistas que poseen nichos ecológicos más estrechos. Como ya se había mencionado, los cambios en las variables ambientales a lo

largo del ciclo forestal no solo generarían que los filtros se contraigan, sino que podría alterar las interacciones entre las especies.

El filtrado ambiental no fue el único mecanismo que actuó en la formación de ensamblajes durante el ciclo forestal; se resaltan otros mecanismos como la capacidad dispersiva de las especies y la diferenciación de nicho. Los ensamblajes de plantas y hormigas (a los inicios del ciclo) en las plantaciones forestales constituyeron un subconjunto anidado de los rasgos y sus combinaciones observadas en los ambientes naturales y también se encontró evidencias de convergencia funcional entre las especies que coexisten. En cambio, los ensamblajes de aves y hormigas (a finales del ciclo forestal) estuvieron estructurados principalmente por la diferenciación de nicho indicando, la divergencia funcional de los rasgos.

Con la proyección del aumento de la superficie de plantaciones de eucalipto en la Pampa Mesopotámica, es importante considerar el fuerte contraste con los parches de vegetación nativa que los mismos generan, lo que pone en riesgo a las especies de pastizal que poseen adaptaciones y tolerancias diferentes. De esta manera, a partir de nuestros hallazgos recomendamos que el paisaje forestal este constituido por plantaciones de diferentes edades para favorecer a las especies típicas de pastizal y sus funciones. Además, se recomienda que los estudios de monitoreo y evaluación del efecto de los usos de la tierra se lleven a cabo con el relevamiento de varios grupos taxonómicos para cubrir el amplio espectro de la diversidad y dado que como muestra esta tesis, suelen tener respuestas disimiles. Por otra parte, considerando que el anidamiento fue la componente más importante de la disimilitud funcional, se recomienda a los tomadores de decisiones mayor foco en la protección y generación de reservas naturales para preservar los pastizales nativos como así generar medidas tendientes a la restauración de zonas destinadas a otros usos de la tierra. En este sentido sería importante también la preservación de corredores de pastizales dentro de la forestación para favorecer la dispersión de las especies. Otra posible medida estaría enfocada en los manejos forestales. Aunque esta tesis no evaluó el efecto directo de la hojarasca en la diversidad, numerosos trabajos han demostrado los efectos alelopáticos sobre las comunidades de plantas, tal como se mencionó en el Capítulo II, e igualmente está fuertemente asociada con la altura del eucalipto. De este modo, sería recomendable que el manejo silvicultural de las plantaciones también incorpore medidas tendientes a la remoción de la hojarasca para favorecer el crecimiento del estrato herbáceo. Por ejemplo, algunas empresas forestales del área de estudio dejan que entren vacas a las plantaciones permitiendo que pastoreen y de paso pisotean la hojarasca.

Durante el desarrollo de este trabajo surgieron nuevos interrogantes que, excediendo los alcances de esta tesis, quedaron sin explorar y plantean nuevos desafíos. Por ejemplo, ¿la variación de la diversidad de los taxa a lo largo del ciclo forestal es producida por cambios en la disponibilidad de recursos (e.g. diversidad de plantas y otros artrópodos) o será producido por cambios en las condiciones abióticas (e.g. cambios en la temperatura ambiente)? ¿La biodiversidad responde de igual manera dentro de plantaciones forestales que se desarrollan en otros biomas de áreas abiertas (por ejemplo, espinal, cerrado brasileño, sabana africana, o pastizales de otros biomas)? ¿Cuáles son los efectos del ciclo forestal del eucalipto en los procesos ecosistémicos tales como el ciclado de nutrientes y el ciclo del agua? ¿Cómo es la dinámica de dispersión de especies entre las plantaciones forestales, el resto de los usos de la tierra de la región y el bosque ribereño aledaño? Asimismo, sería interesante continuar explorando las relaciones directas e indirectas entre las especies incorporando variables a escala de paisaje. Responder estas preguntas aportaría mayor conocimiento a los mecanismos de formación de ensamblajes y aumentaría el alcance de nuestros resultados. Se podría generar más evidencia para generar medidas de manejo útiles para las empresas forestales y los tomadores de decisiones que ayuden a preservar la diversidad nativa y las funciones ecosistémicas de los pastizales pampeanos. Resulta importante también incorporar a profesionales de otras disciplinas para complementar los resultados obtenidos a partir de esta tesis y las perspectivas a futuro para la región. De igual manera, la divulgación de resultados de investigaciones a todos los sectores de la sociedad resulta de gran relevancia como los obtenidos por esta tesis, los cuales son algunas de las claves para demostrar que se pueden desarrollar las actividades productivas de manera sustentable, conservar a las comunidades nativas y los servicios ecosistémicos para el beneficio de las futuras generaciones.

Anexos

Anexo 3.3. Listado de especies de aves registradas en los sitios de pastizal y plantaciones forestales de la Pampa Mesopotámica de la Provincia de Entre Ríos.

Familia	Nombre común	Especie	Abreviatura	Pastizal	Plantación forestal
Accipitridae	Esparvero variado	<i>Accipiter bicolor</i>	ACCBIC		x
	Taguató	<i>Rupornis magnirostris</i>	RUPMAG	x	x
Anatidae	Pato cutirí	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	AMABRA		x
	Sirirí pampa	<i>Dendrocygna viduata</i>	DENVID		x
Aramidae	Carau	<i>Aramus guarauna</i>	ARAGUA		x
Ardeidae	Chiflón	<i>Syrigma sibilatrix</i>	SYRSIB	x	x
Cardinalidae	Fueguero	<i>Piranga flava</i>	PIRFLA	x	x
Charadriidae	Chiví	<i>Vireo olivaceus</i>	VIROLI		x
Columbidae	Torcacita común	<i>Columbina picui</i>	COLPIC		x
	Yerutí	<i>Leptotila verreauxi</i>	LEPVER	x	x
	Paloma manchada	<i>Patagioenas maculosa</i>	PATMAC	x	x
	Picazuró	<i>Patagioenas picazuro</i>	PATPIC	x	x
Cuculidae	Pirincho	<i>Guira guira</i>	GUIGUI	x	x
	Crespín	<i>Tapera naevia</i>	TAPNAE	x	x
Emberizidae	Cachilo ceja amarilla	<i>Ammodramus humeralis</i>	AMMHUM	x	x
	Chingolo	<i>Zonotrichia capensis</i>	ZONCAP	x	x
Falconidae	Carancho	<i>Caracara plancus</i>	CARPLA		x
	Halconcito colorado	<i>Falco sparverius</i>	FALSPA	x	
	Chimango	<i>Milvago chimango</i>	MILCHI		x
Fringillidae	Cabecitanegra	<i>Spinus magellanicus</i>	SPIMAG	x	x

Furnariidae	Hornero	<i>Furnarius rufus</i>	FURRUF	x	x
	Chincherito chico	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	LEPANG	x	x
	Espinero manchado	pecho <i>Phacellodomus striaticollis</i>	PHASTR	x	
	Cacholote castaño	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	PSELOP		x
	Píjuí cola larga	<i>Synallaxis albescens</i>	SYNALB	x	
	Píjuí frente gris	<i>Synallaxis frontalis</i>	SYNFRO	x	x
	Píjuí plumizo	<i>Synallaxis spixi</i>	SYNSPI	x	x
Hirundinidae	Golondrina barranquera	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	PYGCYA		x
	Golondrina parda	<i>Progne tapera</i>	PROTAP	x	x
	Golondrina ceja blanca	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	TACLEU	x	x
Icteridae	Tordo músico	<i>Agelaioides badius</i>	AGEBAD	x	x
	Tordo renegrado	<i>Molothrus bonariensis</i>	MOLBON	x	
	Tordo pico corto	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	MOLRUF	x	
	Pecho amarillo común	<i>Pseudoleistes virescens</i>	PSEVIR	x	x
Incertae sedis	Pepitero de collar	<i>Saltator aurantirostris</i>	SALaur	x	x
Mimidae	Calandria	<i>Mimus saturninus</i>	MIMSAT	x	x
Motacillidae	Cachirla chica	<i>Anthus lutescens</i>	ANTLUT		x
Parulidae	Arañero coronado chico	<i>Basileuterus culicivorus</i>	BASCUL		x
	Arañero cara negra	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	GEOAEQ	x	x
	Pitiayumí	<i>Setophaga pitiayumi</i>	SETPIT	x	x
Picidae	Carpintero campestre	<i>Colaptes campestris</i>	COLCAM	x	x
	Carpintero real	<i>Colaptes melanochloros</i>	COLMEL	x	x
Psittacidae	Cotorra	<i>Myiopsitta monachus</i>	MYIMON	x	x
Rallidae	Ipacaá	<i>Aramides ypecaha</i>	ARAYPE	x	x
Rheidae	Ñandú	<i>Rhea americana</i>	RHEAME	x	
Thamnophilidae	Choca común	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	THACAE	x	x

	Choca corona rojiza	<i>Thamnophilus ruficapillus</i>	THARUF	x	x
Thraupidae	Vérdón	<i>Embernagra platensis</i>	EMBPLA	x	x
	Monterita cabeza negra	<i>Microspingus melanoleucus</i>	MICMEL		x
	Cardenal	<i>Paroaria coronata</i>	PARCOR	x	
	Sietevestidos común	<i>Poospiza nigrorufa</i>	POONIG		x
	Pepitero gris	<i>Saltator coerulescens</i>	SALCOE	x	x
	Jilguero dorado	<i>Sicalis flaveola</i>	SICFLA	x	x
	Misto	<i>Sicalis luteola</i>	SICLUT	x	x
	Corbatita común	<i>Sporophila coerulescens</i>	SPOCOE	x	
	Celestino	<i>Thraupis sayaca</i>	THRSAY	x	x
Tinamidae	Inambú común	<i>Nothura maculosa</i>	NOTMAC	x	x
	Colorada	<i>Rhynchotus rufescens</i>	RHYRUF	x	x
Tityridae	Anambé común	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	PACPOL		x
Trochilidae	Picaflor	<i>Trochillidae sp.</i>	TROSP.	x	x
Troglodytidae	Ratona	<i>Troglodytes aedon</i>	TROAED	x	x
Turdidae	Zorzal chalchalero	<i>Turdus amaurochalinus</i>	TURAMA	x	x
	Zorzal colorado	<i>Turdus rufiventris</i>	TURRUF	x	x
Tyrannidae	Piojito silbón	<i>Camptostoma obsoletum</i>	CAMOBS	x	x
	Fiofío pico corto	<i>Elaenia parvirostris</i>	ELAPAR		x
	Picabuey	<i>Machetornis rixosa</i>	MACRIX	x	x
	Burlisco pico canela	<i>Myiarchus swainsoni</i>	MYISWA		x
	Benteveo rayado	<i>Myiodynastes maculatus</i>	MYIMAC	x	x
	Mosqueta estriada	<i>Myiophobus fasciatus</i>	MYIFAS	x	x
	Benteveo común	<i>Pitangus sulphuratus</i>	PITSUL	x	x
	Piojito común	<i>Serpophaga subcristata</i>	SERSUB	x	x
	Suirirí común	<i>Suiriri suiriri</i>	SUISUI	x	
	Tijereta	<i>Tyrannus savana</i>	TYRSAV	x	x

	Tero	<i>Vanellus chilensis</i>	VANCHI	x	x
	Torcaza	<i>Zenaida auriculata</i>	ZENAUR	x	
Vireonidae	Juan chiviro	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	CYCGUJ	x	x
	Monjita gris	<i>Xolmis cinereus</i>	XOLCIN	x	x

Anexo 3.4. Listado de especies/morfoespecies de hormigas registradas en los sitios de pastizal y plantaciones forestales de la Pampa Mesopotámica de la Provincia de Entre Ríos.

Subfamilia	Nombre	Abreviatura	Pastizal	Plantación forestal
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex sp1</i>	DORSP1	x	x
	<i>Forelius sp1</i>	FORSP1	x	
	<i>Forelius sp2</i>	FORSP2		x
	<i>Linepithema sp1</i>	LINSP1		x
	<i>Linepithema sp2</i>	LINSP2	x	x
	<i>Linepithema sp3</i>	LINSP3	x	x
	<i>Linepithema sp4</i>	LINSP4	x	
Dorylinae	<i>Neivamyrmex hetschkoi</i>	NEIHET		x
Ectatomminae	<i>Ectatomma edentatum</i>	ECTEDE	x	x
	<i>Gnamptogenys sp1</i>	GNASP1		x
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	BRAPAT	x	x
	<i>Brachymyrmex sp1</i>	BRASP1	x	x
	<i>Brachymyrmex sp2</i>	BRASP2	x	x
	<i>Camponotus cf. balzani</i>	CAMBAL		x
	<i>Camponotus cf. compositor</i>	CAMCOM	x	x
	<i>Camponotus bonariensis</i>	CAMBON	x	x
	<i>Camponotus crassus</i>	CAMCRA	x	x
	<i>Camponotus mus</i>	CAMMUS	x	x
	<i>Camponotus punctulatus</i>	CAMPUN	x	x
	<i>Camponotus rufipes</i>	CAMRUF	x	x

	<i>Camponotus sp1</i>	CAMSP1		x
	<i>Camponotus sp2</i>	CAMSP2	x	
	<i>Camponotus sp3</i>	CAMSP3		x
	<i>Camponotus termitarius</i>	CAMTER		x
	<i>Nylanderia fulva</i>	NYLFUL		x
	<i>Nylanderia sp1</i>	NYLSP1	x	x
Myrmicinae	<i>Acromyrmex hispidus</i>	ACRHIS		x
	<i>Acromyrmex lundii</i>	ACRLUN		x
	<i>Acromyrmex heyeri</i>	ACRHEY	x	
	<i>Acromyrmex sp1</i>	ACRSP1		x
	<i>Atta sp1</i>	ATTSP1	x	
	<i>Crematogaster sp1</i>	CRESP1	x	x
	<i>Crematogaster sp2</i>	CRESP2		x
	<i>Cyphomyrmex cf rimosus</i>	CYPRIM		x
	<i>Cyphomyrmex sp1</i>	CYPSP1	x	x
	<i>Cyphomyrmex sp2</i>	CYPSP2	x	x
	<i>Mycetophylax cf. bruchi</i>	MYCBRU	x	x
	<i>Mycetophylax cf. lectus</i>	MYCLEC		x
	<i>Pheidole obscurithorax</i>	PHEOBS	x	x
	<i>Pheidole sp1</i>	PHESP1		x
	<i>Pheidoles sp2</i>	PHESP2	x	x
	<i>Pheidoles sp3</i>	PHESP3	x	x
	<i>Pheidoles sp4</i>	PHESP4	x	x
	<i>Pheidoles sp5</i>	PHESP5	x	x
	<i>Pheidoles sp6</i>	PHESP6	x	x
	<i>Pheidoles sp7</i>	PHESP7		x
	<i>Pheidoles sp8</i>	PHESP8	x	
	<i>Pheidoles sp9</i>	PHESP9		x
	<i>Pogonomyrmex naegelii</i>	POGNAE	x	x
	<i>Rogeria cf inermis</i>	ROGINE		x

	<i>Solenopsis sp1</i>	SOLSP1	x	x
	<i>Solenopsis sp2</i>	SOLSP2	x	x
	<i>Solenopsis sp3</i>	SOLSP3	x	x
	<i>Solenopsis sp4</i>	SOLSP4		x
	<i>Strumygenys sp1</i>	STRSP1		x
	<i>Mycetomoellerius cf. iheringi</i>	MYCIHE		x
	<i>Mycetomoellerius cf. pruinosis</i>	MYCPRU	x	x
	<i>Mycetomoellerius cf. holmgreni</i>	MYCHOL	x	
	<i>Mycetomoellerius cf. tucumanus</i>	MYCTUC	x	x
	<i>Wasmannia auropunctata</i>	WASAU	x	x
Ponerinae	<i>Anochetus altisquamis</i>	ANOALT	x	x
	<i>Anochetus neglectus</i>	ANONEG		x
	<i>Hypoponera cf. distinguenda</i>	HYPDIS		x
	<i>Hypoponera cf. opacior</i>	HYPOPA		x
	<i>Hypoponera cf. opaciceps</i>	HYPOPA	x	x
	<i>Pachycondyla sp1</i>	PACSP1	x	x
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	PSEPHY		x

Anexo 3.5. Listado de especies/morfoespecies de plantas registradas en los sitios de pastizal y plantaciones forestales de la Pampa Mesopotámica de la Provincia de Entre Ríos. Los datos de nomenclatura y autor de las plantas se pusieron de acuerdo a The Plant List (The Plant List 2013).

Familia	Especie	Abreviatura	Pastizal	Plantación Forestal	
Amaranthaceae	<i>Amaranthus sp.</i>	AMASP		x	
	<i>Amaranthus hybridus subsp. quitensis</i> (Kunth) Costea & Carretero	AMAHYB		x	
	<i>Amaranthus viridis</i> L.	AMAVIR		x	
	<i>Froelichia interrupta</i> (L.) Moq.	FROINT	x		
	<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	IREDEF		x	
	<i>Pfaffia sp.</i>	PFASP		x	
	<i>Pfaffia gnaphalioides</i> (L.f.) Mart.	PFAGNA		x	
Amaryllidaceae	<i>Nothoscordum sp.</i>	NOTSP		x	
Apiaceae	<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	CYCLEP		x	
	<i>Daucus pusillus</i> Michx.	DAUPUS	x	x	
	<i>Eryngium horridum</i> Malme.	ERYHOR		x	
	<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	ERYNUD		x	
	<i>Eryngium sp.</i>	ERYSP		x	
	<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schldl.	ERYELE		x	
Apocynaceae	<i>Mandevilla petraea</i> (A.St.-Hil.) Pichon	MANPET	x		
	<i>Asclepias curassavica</i> L.	ASCCUR		x	
	<i>Morrenia brachystephana</i> Griseb.	MORBRA		x	
	<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.	OXYSOL		x	
Araliaceae	<i>Hydrocotyle sp.</i>	HYDSP		x	

Areaceae	<i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.	BUTYAT		x	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia sp.</i>	ARISPI		x	
Boraginaceae	<i>Echium plantagineum</i> L.	ECHPLA		x	
	<i>Heliotropium amplexicaule</i> Vahl	HELAMP		x	
	<i>Heliotropium nicotianifolium</i> Poir.	HELNIC		x	
Cactaceae	<i>Opuntia sp.</i>	OPUSP1	x		
Calyceraceae	<i>Acicarpa tribuloides</i> Juss.	ACITRI	x	x	
Campanulaceae	<i>Triodanis perfoliata subsp. biflora</i> (Ruiz & Pav.) Lammers	TRIPER		x	
	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC	WAHLIN	x	x	
Caryophyllaceae	<i>Paronychia communis</i> Cambess.	PARCOM		x	
	<i>Silene antirrhina</i> L.	SILANT	x		
	<i>Silene sp.</i>	SILSP	x		
	<i>Spergula sp.</i>	SPESP	x		
	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	STEMED		x	
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm.f.	COMDIF		x	
	<i>Commelina erecta</i> L.	COMERE	x	x	
	<i>Commelina platyphylla</i> Klotzsch ex Seub.	COMPLA		x	
	<i>Commelina sp.</i>	COMSPI	x		
	<i>Tripogandra glandulosa</i> (Seub.) Rohweder	TRIGLA	x	x	
Compositae	<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. ex Hook. & Arn.) R.M.King & H. Rob.	ACABUN		x	
	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	ACHSAT	x	x	
	<i>Acmella grisea</i> (Chodat) R.K.Jansen	ACMGRI		x	
	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	AMBTEN		x	
	<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	ASTSQU		x	

<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	BACART		x
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	BACDRA	x	x
<i>Baccharis pingraea</i> DC.	BACPIN		x
<i>Baccharis rufescens</i> var. <i>rufescens</i>	BACRUF	x	
<i>Baccharis salicina</i> Torr. & A.Gray	BACSAI		x
<i>Baccharis</i> sp.	BACSP	x	x
<i>Baccharis</i> sp.1	BACSP1		x
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	BACTRI		x
<i>Bidens</i> sp.	BIDSP		x
<i>Calea uniflora</i> Less.	CALUNI	x	
<i>Campuloclinium macrocephalum</i> (Less.) DC.	CAMMAC		x
<i>Carduus acanthoides</i> L.	CARACA		x
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	CIRVUL		x
<i>Erigeron bonariensis</i> L.	ERIBON	x	x
<i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth	EUPINU		x
<i>Eupatorium</i> sp.	EUPSP	x	
<i>Eupatorium</i> sp. 1	EUPSP1		x
<i>Gnaphalium americanum</i> Mill.	GNAAME		x
<i>Gamochoaeta argentina</i> Cabrera	GAMARG	x	x
<i>Gamochoaeta simplicicaulis</i> (Willd. ex Spreng.) Cabrera	GAMSIM	x	x
<i>Gamochoaeta stagnalis</i> (I.M.Johnst.) Anderb.	GAMSTA		x
<i>Gnaphalium filagineum</i> DC.	GNAFIL		x
<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub	HELECH	x	
<i>Hypochaeris glabra</i> L.	HYPGLA		x

	<i>Hysterionica montevidensis</i> Baker	HYSMON		x
	<i>Lucilia acutifolia</i> (Poir.) Cass	LUCACU	x	
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	MIKCOR		x
	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	PORRUD		x
	<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i> (DC.) Anderb.	PSEGAU		x
	<i>Pterocaulon lorentzii</i> Malme	PTELOR	x	x
	<i>Pterocaulon polystachyum</i> DC	PTEPOL		x
	<i>Senecio crassiflorus</i> (Poir.) DC.	SENCRA		x
	<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	SENMAD		x
	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	SENSEL		x
	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	SILMAR		x
	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	SOLCHI		x
	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	SONASP		x
	<i>Sonchus oleraceus</i> (L.) L.	SONOLE		x
	<i>Tagetes minuta</i> L.	TAGMIN		x
	<i>Trixis pallida</i> Less.	TRIPAL	x	
	<i>Vernonia incana</i> Less.	VERINC	x	x
	<i>Xanthium spinosum</i> L.	XANSPI		x
Convolvulaceae	<i>Dichondra macrocalyx</i> Meisn.	DICMAC		x
	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	DICSER	x	x
	<i>Evolvulus sericeus f. pedunculatus</i> Ooststr.	EVOSER	x	x
Cucurbitaceae	<i>Cayaponia sp.</i>	CAYSP		x
Cyperaceae	<i>Carex trachycystis</i> Griseb.	CARTRA		x
	<i>Carex sp.</i>	CARSP		x

	<i>Cyperus sp.</i>	CYPSP	x	x
	<i>Cyperus sp. 1</i>	CYPSP1	x	x
	<i>Cyperus sp. 2</i>	CYPSP2		x
	<i>Cyperus sp. 3</i>	CYPSP3		x
	<i>Cyperus sp. 4</i>	CYPSP4		x
	<i>Cyperus sp. 5</i>	CYPSP5		x
	<i>Fimbristylis autumnalis (L.) Roem. & Schult.</i>	FIMAUT	x	x
	<i>Kyllinga odorata Vahl</i>	KYLODO		x
Euphorbiaceae	<i>Acalypha communis</i> Müll.Arg.	ACACOM	x	
	<i>Astraea lobata (L.) Klotzsch</i>	ASTLOB		x
	<i>Bernardia sellowii</i> Müll.Arg.	BERSEL	x	
	<i>Croton sp.</i>	CROSP	x	
	<i>Croton glandulosus L.</i>	CROGLA		x
	<i>Euphorbia sp.</i>	EUPSP	x	
	<i>Euphorbia serpens</i> Kunth	EUPSER		x
	<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzsch ex Müll.Arg	TRAGER	x	x
	<i>Tragia volubilis L.</i>	TRAVOL		x
Gentianaceae	<i>Centaurium pulchellum (Sw.) Druce</i>	CENPUL		x
Geraniaceae	<i>Geranium carolinianum L.</i>	GERCAR		x
Hypericaceae	<i>Hypericum campestre</i> Cham. & Schtdl.	HYPCAM		x
Iridaceae	<i>Sisyrinchium chilense</i> Hook.	SISCHI		x
	<i>Sisyrinchium sp.</i>	SYSSP		x
Juncaceae	<i>Juncus sp.</i>	JUNSP		x
	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	JUNTEN		x

Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	HYPMUT	x	x	
	<i>Teucrium vesicarium</i> Mill.	TEUVES		x	
Leguminosae	<i>Acacia caven</i> (Molina) Molina	ACACAV		x	
	<i>Aeschynomene histrix</i> var. <i>incana</i> (Vogel) Benth.	AESHIS	x		
	<i>Astragalus</i> cf. <i>distinens</i> Macloskie	ASTDIS		x	
	<i>Chamaecrista repens</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	CHAREP	x		
	<i>Desmodium affine</i> Schltld.	DESAFF		x	
	<i>Desmodium</i> sp.	DESSP		x	
	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	DESVIR		x	
	<i>Lotus corniculatus</i> L.	LOTCOR		x	
	<i>Lupinus multiflorus</i> Desr.	LUPMUL	x		
	<i>Macroptilium prostratum</i> (Benth.) Urb.	MACPRO		x	
	<i>Prosopis affinis</i> Spreng	PROAFF		x	
	<i>Rhynchosia senna</i> Hook.	RHYSEN		x	
	<i>Senna scabriuscula</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	SENSCA	x		
	<i>Stylosanthes</i> sp.	STYSP	x		
	<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	TEPCIN	x		
<i>Zornia trachycarpa</i> Vogel	ZORTRA	x			
Lythraceae	<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltld.	CUPGLU		x	
	<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link	HEISAL		x	
	<i>Lythrum maritimum</i> Kunth	LYTMAR		x	
Malvaceae	<i>Ayenia</i> sp.	AYESP	x	x	
	<i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell	KRAFLA		x	

	<i>Modiolastrum malvifolium</i> (Griseb.) K. Schum.	MODMAL		x	
	<i>Pavonia glechomoides</i> A. St.-Hil.	PAVGLE		x	
	<i>Sida cf vespertina</i> Ekman	SIDVES		x	
	<i>Sida ciliaris</i> L.	SIDCIL		x	
	<i>Sida rhombifolia</i> L.	SIDRHO		x	
	<i>Sida spinosa</i> L.	SIDSPI		x	
	<i>Wissadula glechomifolia</i> Hassl.	WISGLE		x	
Meliaceae	<i>Melia azedarach</i> L.	MELAZE		x	
Molluginaceae	<i>Mollugo verticillata</i> L.	MOLVER		x	
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	DORBRA	x		
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	BLESAL		x	
	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	EUGMYR		x	
Onagraceae	<i>Oenothera indecora</i> Cambess	OENIND	x	x	
	<i>Oenothera parodiana</i> Munz	OENPAR	x		
	<i>Oenothera sp.1</i>	OENSP1		x	
Orchidaceae	<i>Brachystele</i> sp.	BRASP		x	
Orobanchaceae	<i>Agalinis genistifolia</i> (Cham. & Schltdl.) D'Arcy	AGAGEN		x	
Oxalidaceae	<i>Oxalis conorrhiza</i> Jacq.	OXACON		x	
	<i>Oxalis sellowiana</i> Zucc.	OXASEL	x		
	<i>Oxalis</i> sp.	OXASP	x	x	
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.	PASSP	x		
Plantaginaceae	<i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.	KICELA		x	
	<i>Plantago australis</i> Lam.	PLAAUS	x	x	
	<i>Plantago brasiliensis</i> Sims	PLABRA	x		

	<i>Plantago tomentosa</i> Lam.	PLATOM		x	
	<i>Stemodia verticillata</i> (Mill.) Hassl.	STEVER		x	
	<i>Veronica persica</i> Poir.	VERPER		x	
Poaceae	<i>Andropogon lateralis</i> Nees	ANDLAT	x		
	<i>Andropogon sp.</i>	ANDSP	x		
	<i>Aristida circinalis</i> Lindm.	ARICIR	x		
	<i>Aristida sp.</i>	ARISP	x		
	<i>Axonopus sp.</i>	AXOSP	x		
	<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	BOTLAG	x		
	<i>Briza sp.</i>	BRISP	x	x	
	<i>Briza sp.1</i>	BRISP1	x	x	
	<i>Briza sp.2</i>	BRISP2		x	
	<i>Briza sp.3</i>	BRISP3		x	
	<i>Bromus catharticus</i> Vahl	BROCAT	x		
	<i>Calamagrostis sp.</i>	CALSP		x	
	<i>Chloris elata</i> Desv.	CHLELA		x	
	<i>Chloris sp.</i>	CHLSP		x	
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	CYNDAC	x	x	
	<i>Digitaria aequiglumis</i> (Hack. & Arechav.) Parodi	DIGAEQ		x	
	<i>Digitaria sacchariflora</i> (Raddi) Henrard	DIGSAC		x	
	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	ECHCOL	x	x	
	<i>Echinochloa sp.</i>	ECHSP		x	
	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	ELEIND		x	
	<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	ELIMUT	x		

<i>Eragrostis sp</i>	ERASP		x
<i>Eragrostis sp1</i>	ERASP1		x
<i>Eragrostis sp2</i>	ERASP2		x
<i>Eustachys paspaloides</i> (Vahl) Lanza & Mattei	EUSPAS	x	x
<i>Lolium sp.</i>	LOLSP	x	
<i>Melica brasiliana</i> Ard.	MELBRA	x	
<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	PANSAB	x	x
<i>Panicum sp.</i>	PANSP	x	x
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	PASDIL		x
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	PASPLI	x	
<i>Paspalum distichum</i> L.	PASDIS		x
<i>Paspalum sp.</i>	PASSP		x
<i>Paspalum sp.1</i>	PASSP1		x
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	PIPMON	x	x
<i>Piptochaetium ruprechtianum</i> É.Desv.	PIPRUP		x
<i>Piptochaetium sp.</i>	PIPSP		x
<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. & Arechav.	PIPSTI		x
<i>Rottboellia sp.</i>	ROTSP	x	
<i>Schizachyrium sp.</i>	SCHSP	x	x
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M.Kerguelen	SETPAR	x	x
<i>Setaria sp.</i>	SETSP		x
<i>Sporobolus sp.</i>	SPOSP	x	
<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash	STEHIA		x
<i>Stipa sp.</i>	STISP	x	

	<i>Stipa sp.1</i>	STISP1	x	x	
	<i>Stipa sp.2</i>	STISP2	x	x	
Polygalaceae	<i>Monnina cuneata</i> A. St.-Hil.	MONCUN	x	x	
	<i>Polygala duarteana</i> A. St.-Hil. & Moq.	POLDUA	x	x	
Portulacaceae	<i>Portulaca grandiflora</i> Hook.	PORGRA		x	
	<i>Portulaca sp.</i>	PORSP		x	
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L.	ANAARV		x	
Ranunculaceae	<i>Clematis campestris</i> A.St.-Hil.	CLECAM		x	
Rosaceae	<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	MARPIN	x		
Rubiaceae	<i>Galium aparine</i> L.	GALAPA	x		
	<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	GALRIC		x	
	<i>Mitracarpus megapotamicus</i> (Spreng.) Kuntze	MITMEG	x		
	<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes	RICBRA	x	x	
	<i>Richardia humistrata</i> (Cham.&Schltdl.) Steud.	RICHUM	x	x	
	<i>Richardia stellaris</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	RICSTE		x	
	<i>Spermacoce glabra</i> Michx.	SPEGLA		x	
	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	SPEVER	x	x	
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i> Griseb.	SMICAM		x	
Solanaceae	<i>Bouchetia anomala</i> (Miers) Britton & Rusby	BOUANO		x	
	<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.	NICLON		x	
	<i>Petunia integrifolia</i> (Hook.) Schinz & Thell.	PETINT	x	x	
	<i>Physalis angulata</i> L.	PHYANG		x	
	<i>Solanum atropurpureum</i> Schrank	SOLATR		x	
	<i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dunal	SOLGRA		x	

	<i>Solanum reflexum</i> Schrank	SOLREF		x	
	<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam	SOLSIS		x	
	<i>Solanum</i> sp.	SOLSP		x	
	<i>Solanum</i> sp1	SOLSP1		x	
Urticaceae	<i>Parietaria debilis</i> G.Forst.	PARDEB		x	
Verbenaceae	<i>Glandularia subincana</i> Tronc.	GLASUB		x	
	<i>Lantana megapotamica</i> (Spreng.) Tronc.	LANMEG	x		
	<i>Lippia cf arechavaletae</i> Moldenke	LIPARE	x		
	<i>Verbena bonariensis</i> L.	VERBON		x	
	<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	VERGRA		x	
	<i>Verbena rigida</i> Spreng.	VERRIG		x	
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (L.f.) Baill.	HYBPAR	x	x	

Bibliografía

- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (2000). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution, Washington and London.
- Aguerre, M., Carpineti, L.A., Dalla Tea, F., Denegri, G. I., Frangi, J.L., Garran, S., *et al.* (1995). *Manual para productores de Eucaliptos de la Mesopotamia Argentina*. : Grupo Fo. Concordia.
- Ahuatzin, D.A., Corro, E.J., Aguirre Jaimes, A., Valenzuela González, J.E., Machado Feitosa, R., Cezar Ribeiro, M., *et al.* (2019). Forest cover drives leaf litter ant diversity in primary rainforest remnants within human - modified tropical landscapes. *Biodivers. Conserv.*
- 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. & Sparling, G.P. (1997). Ants as Indicators of Restoration Success: Relationship with Soil Microbial Biomass in the Australian Seasonal Tropics. *Restor. Ecol.*, 5, 109–114.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., *et al.* (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.
- De Andrade, R.B., Barlow, J., Louzada, J., Mestre, L., Silveira, J., Vaz-De-Mello, F.Z., *et al.* (2014). Biotic congruence in humid tropical forests: A multi-taxa examination of spatial distribution and responses to forest disturbance. *Ecol. Indic.*, 36, 572–581.
- Aparicio, J.L., Larocca, F. & Dalla Tea, F. (2005). Silvicultura de establecimiento de *Eucalyptus grandis*. *IDIA XXI, Rev. Inf. sobre Investig. y Desarro. Agropecu.*, 66–69.
- Araujo, M.D.S., Castro Della Lucia, T.M., Lima, C.A., De Souza, D.J. & Petternelli, E.F. (2008). Atividade forrageadora de *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera: Formicidae) em povoamento de eucalipto. *Acta Sci. Agron.*, 24, 1321.
- Arnagaud, J.-Y., Barbaro, L., Papaix, J., Deconchat, M. & Brockerhoff, E.G. (2014). Habitat filtering by landscape and local forest composition in native and exotic New Zealand birds. *Ecology*, 95, 78–87.
- Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R. & Muotka, T. (2012). Distance decay of similarity in freshwater communities: Do macro- and microorganisms follow the same rules? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21, 365–375.
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J. & Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodivers. Conserv.*, 22, 2957–2975.
- Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. *J. F. Ornithol.*, 83,

217–246.

- Baldi, G., Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. (2006). Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 116, 197–208.
- Barbaro, L. & Van Halder, I. (2009). Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography (Cop.)*, 32, 321–333.
- Baselga, A. (2007). Disentangling Distance Decay of Similarity from Richness Gradients. *Ecography (Cop.)*, 30, 838–841.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 19, 134–143.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C. & Lobo, J.M. (2012). Historical Legacies in World Amphibian Diversity Revealed by the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *PLoS One*, 7.
- Baselga, A. & Leprieur, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.*, 6, 1069–1079.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M., *et al.* (2018). Package “betapart.” *Cran*, 1–42.
- Batáry, P., Holzschuh, A., Orci, K.M., Samu, F., Tschardtke, T., Márk, K., *et al.* (2012). Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 146, 130–136.
- Bello, F. De, Lavorel, S., Gerhold, P., Reier, Ü. & Pärtel, M. (2010). A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biol. Conserv.*, 143, 9–17.
- Bibby, C., Jones, M. & Marsden, 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 (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Vasa.
- Birkhofer, K., Gossner, M.M., Diekötter, T., Drees, C., Ferlian, O., Maraun, M., *et al.* (2017). Land-use type and intensity differentially filter traits in above- and below-ground arthropod communities. *J. Anim. Ecol.*, 86, 511–520.
- Bishop, T.R., Robertson, M.P., van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. (2015). Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *J. Biogeogr.*, 42, 1776–1786.
- Blair, J., Nippert, J. & Briggs, J. (2014). *Grassland Ecology*. *Ecol. Environ.* Springer, New York, NY.
- Blewett, C.M. & Marzluff, J.M. (2005). Effects of urban sprawl on snags and the abundance and productivity of cavity-nesting birds. *Condor*, 107, 678.

- Bollen, K.A. & Stine, R.A. (1993). Bootstrapping Goodness-of-fit Measures in Structural Equation Models. In: *Testing Structural Equation Models*. Newbury Park, pp. 111–135.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., *et al.* (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science* (80-), 313, 58–61.
- Brown, A.M., Warton, D.I., Andrew, N.R., Binns, M., Cassis, G. & Gibb, H. (2014). The fourth-corner solution - using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods Ecol. Evol.*, 5, 344–352.
- Burkart, A. (1969). *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 2 Gramíneas. Colección Científica del INTA.*
- Burkart, A. (1987). *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina), Parte 6. (Colección Científica INTA, Tomo VI Buenos Aires.*
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multi- model inference: A practical information-theoretic approach.*
- Buscardo, E., Smith, G.F., Kelly, D.L., Freitas, H., Iremonger, S., Mitchell, F.J.G., *et al.* (2008). The early effects of afforestation on biodiversity of grasslands in Ireland. *Biodivers. Conserv.*, 1057–1072.
- Cabrera, Á. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 14, 1–42.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.*, 48, 1079–1087.
- Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends Ecol. Evol.*, 32, 429–437.
- Cao, M. wen, Jia, T., Mi, J., Jing, J. hui & Chai, B. feng. (2019). Relative roles of niche and neutral processes on turnover of plant, fungal and bacterial communities in arid and semi-arid areas at the regional scale. *Basic Appl. Ecol.*, 40, 43–54.
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J.C., Fortelius, M., Borges, P.A.V., Podani, J., *et al.* (2014). Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *J. Biogeogr.*, 41, 749–761.
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Díaz, S., Quétier, F., Chuvina, J., *et al.* (2015). Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. *Ecol. Appl.*, 513–516.
- Carretero, R., Marasas, P.A., Souza, E. & Rocha, A. (2016). Conceptos de utilidad para lograr un correcto muestreo de suelos. *Inf. Agronómicas Hisp.*, 21, 1–11.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P. & Hellweg, S. (2016). Impact of forest management on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. *Sci. Rep.*, 6, 1–10.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–66.
- Cofre, H.L., Böhning-Gaese, K. & Marquet, P.A. (2007). Rarity in Chilean forest birds: Which ecological

and life-history traits matter?: Biodiversity research. *Divers. Distrib.*, 13, 203–212.

- Corbelli, J.M., Zurita, G.A., Filloy, J., Galvis, J.P., Vespa, N.I. & Bellocq, I. (2015). Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: Interactive effects with the biome and land use across taxa. *PLoS One*, 10, 1–17.
- Corcuera, P., Valverde, P.L., Jiménez, M.L., Ponce-Mendoza, A., De la Rosa, G. & Nieto, G. (2016). Ground Spider Guilds and Functional Diversity in Native Pine Woodlands and Eucalyptus Plantations. *Environ. Entomol.*, 45, 292–300.
- Corley, J., Sackmann, P., Rusch, V., Bettinelli, J. & Paritsis, J. (2006). Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *For. Ecol. Manage.*, 222, 162–166.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335–380.
- Costa, C.B., Ribeiro, S.P. & Castro, P.T.A. (2010). Ants as bioindicators of natural succession in savanna and riparian vegetation impacted by dredging in the Jequitinhonha River Basin, Brazil. *Restor. Ecol.*, 18, 148–157.
- Crain, C.M., Silliman, B.R., Bertness, S.L. & Bertness, M.D. (2004). Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 85, 2539–2549.
- Cribari-Neto, F. & Zeileis, A. (2010). Journal of Statistical Software. *J. Stat. Softw.*, 34, 1–24.
- Csecserits, A., Botta-dukát, Z., Kröel-dulay, G., Lhotsky, B., Ónodi, G., Rédei, T., *et al.* (2016). Tree plantations are hot-spots of plant invasion in a landscape with heterogeneous land-use. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 226, 88–98.
- Cuautle, M., Vergara, C.H. & Badano, E.I. (2016). Comparison of Ant Community Diversity and Functional Group Composition Associated to Land Use Change in a Seasonally Dry Oak Forest. *Neotrop. Entomol.*, 45, 170–179.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. & Jiguet, F. (2007). Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conserv. Biol.*, 21, 741–751.
- Dias, R.A., Bastazini, V.A.G., Gonçalves, M.S.S., Bonow, F.C. & Müller, S.C. (2013). Shifts in composition of avian communities related to temperate-grassland afforestation in southeastern South America. *Iheringia. Série Zool.*, 103, 12–19.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 646–655.
- Van Dijk, A.I.J.M. & Keenan, R.J. (2007). Planted forests and water in perspective. *For. Ecol. Manage.*, 251, 1–9.

- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., *et al.* (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*, 36, 027–046.
- Duan, M., Liu, Y., Yu, Z., Baudry, J., Li, L., Wang, C., *et al.* (2016). Disentangling effects of abiotic factors and biotic interactions on cross-taxon congruence in species turnover patterns of plants, moths and beetles. *Sci. Rep.*, 6, 2–10.
- Edwards, F.A., Edwards, D.P., Hamer, K.C. & Davies, R.G. (2013). Impacts of logging and conversion of rainforest to oil palm on the functional diversity of birds in Sundaland. *Ibis (Lond. 1859)*, 155, 313–326.
- Ehlers, Y.C., David, S., Smith, A.E., Seymour, C.L., The, E. & Veen, F.J.F. Van. (2015). Response of avian diversity to habitat modification can be predicted from life-history traits and ecological attributes. *Landsc. Ecol.*, 7618, 1225–1239.
- Ellwood, M.D.F., Blüthgen, N., Fayle, T.M., Foster, W.A. & Menzel, F. (2016). Competition can lead to unexpected patterns in tropical ant communities. *Acta Oecologica*, 75, 24–34.
- Fan, Y., Chen, J., Shirkey, G., John, R., Wu, S.R., Park, H., *et al.* (2016). Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecol. Process.*, 5.
- FAO. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015: Desk Reference*.
- 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.
- Feener, D.H., Lighton, J.R.B. & Bartholomew, G.A. (1986). Curvilinear Allometry, Energetics and Foraging Ecology: A Comparison of Leaf-Cutting Ants and Army Ants. *Funct. Ecol.*, 2, 509–520.
- Fetzer, I., Johst, K., Schawea, R., Banitz, T., Harms, H. & Chatzinotas, A. (2015). The extent of functional redundancy changes as species' roles shift in different environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 112, 14888–14893.
- Fichaux, M., Béchade, B., Donald, J., Weyna, A., Hubert, J., Delabie, C., *et al.* (2019). Habitats shape taxonomic and functional composition of Neotropical ant assemblages. *Oecologia*.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H. V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., *et al.* (2009). Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *J. Biogeogr.*, 36, 132–147.
- 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 Oecologica*, 36, 333–338.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 265–280.
- Florentine, S.K. & Fox, J.E.D. (2003). Allelopathic effects of *Eucalyptus victrix* L. on *Eucalyptus* species and grasses. *Allelopath. J.*, 11, 77–83.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., *et al.* (2009). Loss

- of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.*, 12, 22–33.
- Fontana, C.S., Dotta, G., Marques, C.K., Repenning, M., Agne, C.E. & dos Santos, R.J. (2016). Conservation of grassland birds in South Brazil: a land management perspective. *Nat. e Conserv.*, 14, 83–87.
- Fournier, B., Gillet, F., Le Bayon, R.-C.C., Mitchell, E.A.D.D. & Moretti, M. (2015). Functional responses of multitaxa communities to disturbance and stress gradients in a restored floodplain. *J. Appl. Ecol.*, 52, 1364–1373.
- Fowler, H.G., Forti, L.C., Brandão, C.R.F., Delabie, J.H.C. & Vasconcelos, H.L. (1991). Ecologia nutricional de formigas. *Ecol. Nutr. insetos e suas implicações no manejo pragas*, 131–223.
- Francisco, I., Souza, D., Félix, N., Barros, D., Ribeiro, I., Ferraz, R., *et al.* (2016). Decomposition of eucalypt harvest residues as affected by management practices, climate and soil properties across southeastern Brazil. *For. Ecol. Manage.*, 374, 186–194.
- Geldres, E., Schlatter, J.E. & Marcoleta, A. (2004). Monte Bajo, opción para tres especies de Eucaliptos en segunda rotación, un caso en la provincia de Osorno, Décima Región, Chile. *Bosque (Valdivia)*, 25, 57–62.
- Gibb, H., Stoklosa, J., Warton, D.I., Brown, A.M., Andrew, N.R. & Cunningham, S.A. (2015). Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? *Oecologia*, 177, 519–531.
- Gotelli, N.J. (2000). Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*, 81, 2606.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2003). Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, 84, 532–535.
- Grace, J.B. (2006). *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge Univ. Press. New York.
- Graciano, C., Goya, J.F., Arturi, M., Burns, S.L. & Pérez, C. (2015). Fertilización de Eucalyptus grandis en el NE de Entre Ríos: resultados al turno y algunas implicancias para el manejo de las plantaciones. *Libr. Resúmenes la XXIX Jornadas For. Entre Ríos*, 1–10.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.*, 9, 399–409.
- Grevé, M.E., Houadria, M., Andersen, A.N. & Menzel, F. (2019). Niche differentiation in rainforest ant communities across three continents. *Ecol. Evol.*, 9, 8601–8615.
- Harrell, F.E. & Dupont, C. (2019). Package ‘Hmisc.’ CRAN.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992). Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 61, 151.
- Hastie, T., Tibshirani, R. & Friedman, J. (2009). *The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference and Prediction*. 2nd edn. New York.
- Haughian, S.R. & Frego, K.A. (2016). Short-term effects of three commercial thinning treatments on

- diversity of understory vascular plants in white spruce plantations of northern New Brunswick. *For. Ecol. Manage.*, 370, 45–55.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003). Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *Am. Nat.*, 161, 40–49.
- Hayes, L., Mann, D.J., Monastyrskii, A.L. & Lewis, O.T. (2009). Rapid assessments of tropical dung beetle and butterfly assemblages: Contrasting trends along a forest disturbance gradient. *Insect Conserv. Divers.*, 2, 194–203.
- Hill, J.G., Summerville, K.S. & Brown, R.L. (2008). Habitat Associations of Ant Species (Hymenoptera: Formicidae) in a Heterogeneous Mississippi Landscape. *Environ. Entomol.*, 37, 453–463.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.*, 75, 3–35.
- Hothorn, T., Zeileis, A., Farebrother, R.W., Cummins, C., Millo, G. & Mitchell, D. (2019). *Package “lmtree” (Version 0.9-37)*.
- Hu, G., Feeley, K.J. & Yu, M. (2016). Habitat fragmentation drives plant community assembly processes across life stages. *PLoS One*, 11, 8–10.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Huston, M.A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86, 393.
- Hutchinson, G.. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.*, 145–159.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22, 415–427.
- Inta. (2011). Plan de Tecnología Regional 2009-2011. *INTA Cent. Reg. Entre Ríos*.
- Jacoboski, L.I., Debastiani, V.J., de Mendonça-Lima, A. & Hartz, S.M. (2016). How do diversity and functional nestedness of bird communities respond to changes in the landscape caused by eucalyptus plantations? *Community Ecol.*, 17, 107–113.
- Janeček, Š., de Bello, F., Horník, J., Bartoš, M., Černý, T., Doležal, J., *et al.* (2013). Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *J. Veg. Sci.*, 24, 898–909.
- Jin, D., Huang, Y., Zhou, X.-L., Chen, B., Ma, J. & Yan, Y.-H. (2016). High risk of plant invasion in the understory of eucalypt plantations in South China. *Sci. Rep.*, 5, 18492.
- Jobbágy, E., Vasallo, M., Farley, K., Piñeiro, G., Garbulsky, M., Noretto, M., *et al.* (2006). Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, X, 109–124.
- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2004). Groundwater use and salinization with grassland afforestation.

- Glob. Chang. Biol.*, 10, 1299–1312.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 19, 101–108.
- Kaspari, M. (1993). Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96, 500–507.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999). The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Funct. Ecol.*, 13, 530–538.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., *et al.* (2011). TRY - a global database of plant traits. *Glob. Chang. Biol.*, 17, 2905–2935.
- 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., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Cornwell, W.K., Cowan, P.D., Hel-, M.R., *et al.* (2018). Package ‘picante’: Integrating Phylogenies and Ecology. *Cran-R*, 1–55.
- Kissling, W.D., Field, R. & Böhning-Gaese, K. (2008). Spatial patterns of woody plant and bird diversity: Functional relationships or environmental effects? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 17, 327–339.
- Kissling, W.D., Rahbek, C. & Böhning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 274, 799–808.
- 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.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.*, 29, 592–599.
- Kraft, N.J.B., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., *et al.* (2011). Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* (80-.), 333, 1755–1758.
- Krapovickas, S. & Di Giacomo, A.S. (1998). Conservation of pampas and campos grasslands in Argentina. In: *Parks*. pp. 47–53.
- Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? *Ecol. Lett.*, 8, 468–479.
- Kuchler, A.W., Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1976). Aims and Methods of Vegetation Ecology. *Geogr. Rev.*, 66, 114.
- Kusnezov, N. (1951). El género *Camponotus* en Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 183–252.
- Kusnezov, N. (1978). *Hormigas argentinas. Clave para su identificación. Miscelanea*. Tucuman.
- De la Peña, M.R. (2013). Nidos y reproducción de las Aves Argentinas. *Ediciones Biológica. Ser. Nat.*

Conserv. y Soc. N° 8., 8, 590.

- Laliberté, A.E., Legendre, P., Shipley, B. & Laliberté, M.E. (2014). Package ‘FD.’
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., *et al.* (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.*, 13, 76–86.
- Lamoreux, J.F., Morrison, J.C., Ricketts, T.H., Olson, D.M., Dinerstein, E., McKnight, M.W., *et al.* (2006). Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature*, 440, 212–214.
- Larroca, F., Dalla Tea, F. & Aparicio, J.L. (2004). Técnicas de implantación y manejo de eucaliptus para pequeños y medianos forestadores en Entre Ríos y Corrientes. In: *XIX Jornadas Forestales de Entre Ríos*. Concordia.
- Larsen, S., Mancini, L., Pace, G., Scalici, M. & Tancioni, L. (2012). Weak Concordance between Fish and Macroinvertebrates in Mediterranean Streams. *PLoS One*, 7.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556.
- Leal, L.C., Andersen, A.N. & Leal, I.R. (2014). Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, 174, 173–181.
- Leaver, J., Mulvaney, J., Ehlers Smith, D.A., Ehlers Smith, Y.C. & Cherry, M.I. (2019). Response of bird functional diversity to forest product harvesting in the Eastern Cape, South Africa. *For. Ecol. Manage.*, 445, 82–95.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 23, 1324–1334.
- Legendre, P. & Legendre, L.F.J. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601–613.
- León, R. (1991). Geographic limits of the region, geomorphology and geology, regional subdivisions, floristic aspects, description of the vegetation. In: *Natural Grasslands, Introduction and Western Hemisphere*. Amsterdam, pp. 369–387.
- Leveau, L.M. (2013). Bird traits in urban–rural gradients: how many functional groups are there? *J. Ornithol.*, 154, 655–662.
- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y.-Q. & Economo, E.P. (2016). Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecol. Monogr.*, 86, 215–227.

- López-Lanús, B., Grilli, P., Di Giacomo, A., Coconier, E. & Banchs, R. (2008). Caracterización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. *Inf. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata y Secr. Ambient. y Desarro. Sustentable*, 64.
- Luck, G.W., Carter, A. & Smallbone, L. (2013). Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS One*, 8.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S. & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *J. Anim. Ecol.*, 81, 1065–1076.
- MacArthur, R.H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39, 599–619.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598.
- Mace, G.M., Norris, K. & Fitter, A.H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 19–26.
- Mangels, J., Fiedler, K., Schneider, F.D. & Blu, N. (2017). Diversity and trait composition of moths respond to land-use intensification in grasslands : generalists replace specialists. *Biodivers. Conserv.*, 3385–3405.
- Marteinsdóttir, B. & Eriksson, O. (2014). Trait-based filtering from the regional species pool into local grassland communities. *J. Plant Ecol.*, 7, 347–355.
- Martello, F., De Bello, F., De Castro Morini, M.S., Silva, R.R., De Souza-Campana, D.R., Ribeiro, M.C., *et al.* (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. *Sci. Rep.*, 8, 1–11.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 19, 423–431.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.*, 13, 1085–1093.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.*
- Medan, D., Torretta, J.P., Hodara, K., de la Fuente, E.B. & Montaldo, N.H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodivers. Conserv.*, 20, 3077–3100.
- 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? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20, 893–903.
- Mezger, D. & Pfeiffer, M. (2011). Partitioning the impact of abiotic factors and spatial patterns on species

- richness and community structure of ground ant assemblages in four Bornean rainforests. *Ecography (Cop.)*, 34, 39–48.
- Morello, J., Matteucci, S.D., Rodriguez, A.F. & Silva, M. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistemicos argentino*. Orientació.
- Mori, A.S., Isbell, F. & Seidl, R. (2018). β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends Ecol. Evol.*, 33, 549–564.
- Morrore, J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T – Manuales y Tesis SEA*. 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.
- Mumme, S., Jochum, M., Brose, U., Haneda, N.F. & Barnes, A.D. (2015). Functional diversity and stability of litter-invertebrate communities following land-use change in Sumatra, Indonesia. *Biol. Conserv.*, 191, 750–758.
- Myers, J.A., Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., *et al.* (2013). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecol. Lett.*, 16, 151–157.
- Nagy, D.D., Magura, T., Horváth, R., Debnár, Z. & Tóthmérész, B. (2018). Arthropod assemblages and functional responses along an urbanization gradient : A trait-based multi-taxa approach. *Urban For. Urban Green.*, 30, 157–168.
- Neff, F., Blüthgen, N., Chisté, M.N., Simons, N.K., Steckel, J., Weisser, W.W., *et al.* (2019). Cross-scale effects of land use on the functional composition of herbivorous insect communities. *Landsc. Ecol.*, 1.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.*, 26, 867–878.
- Newbold, T., Adams, G.L., Robles, G.A., Boakes, E.H., Ferreira, G.B., Chapman, A.S.A., *et al.* (2020). Climate and land-use change homogenise terrestrial biodiversity , with consequences for ecosystem functioning and human well-being. *Emerg. Top. Life Sci.*, 1–13.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., *et al.* (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45–50.
- Nic Lughadha, E., Baillie, J., Barthlott, W., Brummitt, N.A., Cheek, M.R., Farjon, A., *et al.* (2005). Measuring the fate of plant diversity: towards a foundation for future monitoring and opportunities for urgent action. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 360, 359–372.
- Nooten, S.S., Schultheiss, P., Rowe, R.C., Facey, S.L. & Cook, J.M. (2019). Habitat complexity affects functional traits and diversity of ant assemblages in urban green spaces (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 29, 67–77.
- Oberprieler, S.K., Andersen, A.N., Gillespie, G.R. & Einoder, L.D. (2019). Vertebrates are poor umbrellas

- for invertebrates : cross-taxon congruence in an Australian tropical savanna. *Ecosphere*, 10, 1–18.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R.K., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., *et al.* (2019). Package ‘vegan.’ *R Packag. version 3.4.0*.
- Olden, J.D. & Leroy Poff, N. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85, 1867–1875.
- Osorio, A.M., Cabra-garci, J., Cabra-García, J., Bermúdez-Rivas, C., Osorio, A.M. & Chacón, P. (2012). Cross-taxon congruence of a and b diversity among five leaf litter arthropod groups in Colombia. *Biodivers. Conserv.*, 21, 1493–1508.
- Ossola, A., Nash, M.A., Christie, F.J., Hahs, A.K. & Livesley, S.J. (2015). Urban habitat complexity affects species richness but not environmental filtering of morphologically-diverse ants. *PeerJ*, 2015, 1–19.
- Pakeman, R.J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.*, 99, 1143–1151.
- Paritsis, J. & Aizen, M.A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *For. Ecol. Manage.*, 255, 1575–1583.
- Parr, C.L., Dunn, R.R., Sanders, N.J., Weiser, M.D., Photakis, M., Bishop, T.R., *et al.* (2017). GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conserv. Divers.*, 10, 5–20.
- Pausas, J.G. & Austin, M.P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *J. Veg. Sci.*, 12, 153–166.
- Pearson, D.L. & Carroll, S.S. (1999). The Influence of Spatial Scale on Cross-Taxon Congruence Patterns and Prediction Accuracy of Species Richness Published by : Blackwell Publishing Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2656247>. *J. Biogeogr.*, 26, 1079–1090.
- Pedley, S.M., Barbaro, L., Guilherme, J.L., Irwin, S., O’Halloran, J., Proença, V., *et al.* (2019). Functional shifts in bird communities from semi-natural oak forests to conifer plantations are not consistent across Europe. *PLoS One*, 14, e0220155.
- Pedley, S.M. & Dolman, P.M. (2014). Multi-taxa trait and functional responses to physical disturbance. *J. Anim. Ecol.*, 83, 1542–1552.
- Penone, C., Allan, E., Soliveres, S., Felipe-Lucia, M.R., Gossner, M.M., Seibold, S., *et al.* (2019). Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecol. Lett.*, 22, 170–180.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167–234.
- 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. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.*, 5, 402–411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.*, 9, 741–758.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2007). Dendrograms and measuring functional diversity Owen. *Oikos*, 116, 1422–1426.
- Peyras, M., Vespa, N.I., Bellocq, M.I. & Zurita, G.A. (2013). Quantifying edge effects : the role of habitat contrast and species specialization. *J. Insect Conserv.*, 17, 807–820.
- Phifer, C.C., Knowlton, J.L., Webster, C.R., Flaspohler, D.J. & Licata, J.A. (2016). Bird community responses to afforested eucalyptus plantations in the Argentine pampas. *Biodivers. Conserv.*, 1–29.
- Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrrecht, I., Bichier, P., Diestch, T. V., Gordon, C., *et al.* (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: Review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conserv. Biol.*, 22, 1093–1105.
- Piwczyński, M., Puchałka, R. & Ulrich, W. (2016). Influence of tree plantations on the phylogenetic structure of understorey plant communities. *For. Ecol. Manage.*, 376, 231–237.
- Pryke, J.S. & Samways, M.J. (2012). Importance of using many taxa and having adequate controls for monitoring impacts of fire for arthropod conservation. *J. Insect Conserv.*, 177–185.
- 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.
- Qian, H. & Kissling, W.D. (2010). Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology*, 91, 1172–1183.
- Qian, H., Ricklefs, R.E. & White, P.S. (2005). Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecol. Lett.*, 8, 15–22.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabello, A.M., Parr, C.L., Queiroz, A.C.M., Braga, D.L., Santiago, G.S. & Ribas, C. (2018). Habitat attribute similarities reduce impacts of land-use conversion on seed removal. *Biotropica*, 50, 39–49.
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., De Sante, D.F. & Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. El Prof. la Inf.*
- Raman, T.R.S. (2006). *Effects of habitat structure and adjacent habitats on birds in tropical rainforest fragments and shaded plantations in the Western Ghats, India. Biodivers. Conserv.*
- Ribeiro de Castro Solar, R., Barlow, J., Andersen, A.N., Schoereder, J.H., Berenguer, E., Ferreira, J.N., *et al.* (2016). Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biol. Conserv.*, 197, 98–107.

- Rodriguez, A.M., Jacobo, E.J. & Golluscio, R.A. (2018a). Glyphosate Alters Aboveground Net Primary Production, Soil Organic Carbon, and Nutrients in Pampean Grasslands (Argentina). *Rangel. Ecol. Manag.*, 71, 119–125.
- Rodriguez, E.E., Aceñolaza, P.G., Perea, E.L. & Galán de Mera, A. (2017). A phytosociological analysis of *Butia yatay* (Arecaceae) palm groves and gallery forests in Entre Rios, Argentina. *Aust. J. Bot.*, 183 – 202.
- Rodriguez, E.E., Aceñolaza, P.G., Picasso, G. & Gago, J. (2018b). *Plantas del bajo Rio Uruguay: árboles, arbustos, herbáceas, lianas y epifitas*. Volumen I. Paysandú.
- Rooney, R.C. & Azeria, E.T. (2015). The strength of cross-taxon congruence in species composition varies with the size of regional species pools and the intensity of human disturbance. *J. Biogeogr.*, 42, 439–451.
- Rooney, R.C. & Bayley, S.E. (2012). Community congruence of plants, invertebrates and birds in natural and constructed shallow open-water wetlands: Do we need to monitor multiple assemblages? *Ecol. Indic.*, 20, 42–50.
- Rosseel, Y. (2012). lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *J. Stat. Softw.*, 48.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., *et al.* (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science (80-)*, 287, 1770–1774.
- Salas-Lopez, A., Violle, C., Mallia, L. & Orivel, J. (2018). Land-use change effects on the taxonomic and morphological trait composition of ant communities in French Guiana. *Insect Conserv. Divers.*, 11, 162–173.
- Salgado Negret, B. (2015). *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. La Ecol. Func. como aproximación al Estud. manejo y Conserv. la Biodivers. Protoc. y Apl.*
- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2019a). Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *For. Ecol. Manage.*, 437, 304–313.
- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2019b). Taxonomic and functional β -diversity of ants along tree plantation chronosequences differ between contrasting biomes. *Basic Appl. Ecol.*, 41, 1–12.
- Sarty, M., Abbott, K.L. & Lester, P.J. (2006). Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*, 149, 465–473.
- van Schalkwyk, J., Pryke, J.S., Samways, M.J. & Gaigher, R. (2019). Congruence between arthropod and plant diversity in a biodiversity hotspot largely driven by underlying abiotic factors. *Ecol. Appl.*, 0, 1–13.
- Schauff, M.E. (2001). *Collecting and preserving insects and mites*. Washington DC.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image

analysis. *Nat. Methods*, 9, 671–675.

- Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca, D. de P.F. (2015). *Argentina: plantaciones forestales y gestión sostenible*. Buenos Aires, Argentina.
- Seibold, S., Cadotte, M.W., MacIvor, J.S., Thorn, S. & Müller, J. (2018). The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 33, 754–764.
- Sekercioglu, C.H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 464–471.
- Sekercioglu, C.H. (2012). Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests , agroforests and agricultural areas. *J. Ornithol.*, 153, 153–161.
- Siefert, A., Ravenscroft, C., Weiser, M.D. & Swenson, N.G. (2013). Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 22, 682–691.
- Simons, N.K., Weisser, W.W. & Gossner, M.M. (2016). Multi- -taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land- -use intensity gradient. *Ecology*, 97, 754–764.
- Smith, G.F., Iremonger, S., Kelly, D.L., O’Donoghue, S. & Mitchell, F.J.G. (2007). Enhancing vegetation diversity in glades, rides and roads in plantation forests. *Biol. Conserv.*, 136, 283–294.
- Sørensen, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity. *Kong. Dansk. vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, 5, 1–34.
- La Sorte, F.A. (2006). Geographical expansion and increased prevalence of common species in avian assemblages: Implications for large-scale patterns of species richness. *J. Biogeogr.*, 33, 1183–1191.
- Souto, X.C., Bolaño, J.C., Gonzalez, L. & Reigosa, M.J. (2001). Allelopathic effects of tree species on some soil microbial populations and herbaceous plants. *Biol. Plant.*, 44 (2), 269–275.
- Swenson, N.G. (2014). *Functional and Phylogenetic Ecology in R. Use R!*
- Swenson, N.G., Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. (2011). Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 278, 877–884.
- Tatsumi, S., Cadotte, M.W. & Mori, A.S. (2019). Individual-based models of community assembly: Neighbourhood competition drives phylogenetic community structure. *J. Ecol.*, 107, 735–746.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T. & Halle, S. (2005). *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*. Soc. Ecol. Restor. Int. London.
- The Plant List. (2013). *The Plant list. A working list of all plant species*. Available at: <http://www.theplantlist.org/>. Last accessed .
- Toranza, C. & Arim, M. (2010). Cross-taxon congruence and environmental conditions. *BMC Ecol.*, 10.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1.

- Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography (Cop.)*, 33, 2–22.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science (80-.)*, 299, 241–244.
- Ulrich, W., Jabot, F. & Gotelli, N.J. (2017a). Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Oikos*, 126, 91–100.
- Ulrich, W., Sewerniak, P., Puchałka, R. & Piwczyński, M. (2017b). Environmental filtering triggers community assembly of forest understorey plants in Central European pine stands. *Sci. Rep.*, 7, 1–9.
- Ulrich, W., Zaplata, M.K., Winter, S. & Fischer, A. (2017c). Spatial distribution of functional traits indicates small scale habitat filtering during early plant succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 28, 58–66.
- United Nation’s Food and Agriculture Organization. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015: How are the world’s forests changing? Nations, Food and Agriculture Organization of the United Rome 2015. FAO For.* 2nd edn.
- Vaccaro, A.S., Filloy, J. & Bellocq, M.I. (2019). What land use better preserves taxonomic and functional diversity of birds in a grassland biome? *Avian Conserv. Ecol.*, 14.
- van der Valk, A.G. (1981). Succession in Wetlands : A Gleasonian Approach. *Ecology*, 62, 688–696.
- Vega, E., Baldi, G., Jobbágy, E.G. & Paruelo, J. (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.
- Vespa, N.I., Zurita, G. & Isabel Bellocq, M. (2014). Functional responses to edge effects: Seed dispersal in the southern Atlantic forest, Argentina. *For. Ecol. Manage.*, 328, 310–318.
- Vessby, K., Söderström, B., Glimskär, A. & Svensson, B. (2002). Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conserv. Biol.*, 16, 430–439.
- Vilardo, G., Tognetti, P.M., González-Arzac, A. & Yahdjian, L. (2018). Soil arthropod composition differs between old-fields dominated by exotic plant species and remnant native grasslands. *Acta Oecologica*, 91, 57–64.
- Vilela, E., Leite, H.G. & Jaffe, K. (2015). Level of economic damage for leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. *Sociobiology*, 42, 1–10.
- Villéger, S., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 22, 671–681.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., Villéger, Mason, Mouillot, *et al.* (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.

- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernandez, D.F. & Mouillot, D. (2012). Low functional β -diversity despite high taxonomic β -diversity among tropical estuarine fish communities. *PLoS One*, 7.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M. & Mouillot, D. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecol. Lett.*, 14, 561–568.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Vittar, F. (2008). Hormigas (Hymenoptera : Formicidae) de la Mesopotamia Argentina. *INSUGEO Miscelánea*, 17, 1668–3242.
- Walker, D.A. & Smith, T.J. (2017). Computing robust, bootstrap-adjusted fit indices for use with nonnormal data. *Meas. Eval. Couns. Dev.*, 50, 131–137.
- Weber, N.A. (1938). The biology of the fungus-growing ants. Part 4. Additional new forms. Part 5. The Attini of Bolivia. *Rev. Entomol.*, 7, 154–206.
- Weerd, M. Van & Udo, H.A. (2010). Cross-taxon congruence in tree, bird and bat species distributions at a moderate spatial scale across four tropical forest types in the Philippines. *Biodivers. Conserv.*, 19, 3393–3411.
- Weiser, M.D. & Kaspari, M. (2006). Ecological morphospace of New World ants. *Ecol. Entomol.*, 31, 131–142.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30, 280–338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Wilcove, D.S. & Pin, L. (2010). Addressing the threats to biodiversity from oil-palm agriculture. *Biodivers. Conserv.*, 19, 999–1007.
- Williams, E.R., Mulligan, D.R., Erskine, P.D. & Plowman, K.P. (2012). Using insect diversity for determining land restoration development: Examining the influence of grazing history on ant assemblages in rehabilitated pasture. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 163, 54–60.
- Willig, M.R.R., Kaufman, D.M.M. & Stevens, R.D.D. (2003). Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34, 273–309.
- Wong, M.K.L., Guénard, B. & Lewis, O.T. (2018). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biol. Rev.*, 1–24.
- Woodward, F.I. & Diament, A.D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Funct. Ecol.*, 5, 202–212.
- Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B., *et al.* (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 9, 111–120.

- Xu, H., Cao, Y., Cao, M., Wu, J., Wu, Y., Le, Z., *et al.* (2017). Varying congruence among spatial patterns of vascular plants and vertebrates based on habitat groups. *Ecol. Evol.*, 8829–8840.
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M. & Gibb, H. (2014). Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 2, e271.
- Zellweger, F., Baltensweiler, A., Ginzler, C., Roth, T., Braunisch, V., Bugmann, H., *et al.* (2016). Environmental predictors of species richness in forest landscapes: Abiotic factors versus vegetation structure. *J. Biogeogr.*, 43, 1080–1090.
- Zhang, C. & Fu, S. (2009). Allelopathic effects of eucalyptus and the establishment of mixed stands of eucalyptus and native species. *For. Ecol. Manage.*, 258, 1391–1396.
- Zobel, M. (2016). The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *J. Veg. Sci.*, 27, 8–18.
- Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2012). Bird Assemblages in Anthropogenic Habitats: Identifying a Suitability Gradient for Native Species in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 44, 412–419.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.*, 1, 3–14.