UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Depto. de Ecología, Genética y Evolución

Respuestas de las hormigas granívoras al pastoreo en el desierto del Monte: patrones y mecanismos a distintas escalas

Tesis presentada para optar por el título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires
en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

María Florencia Miretti

Director de tesis: Javier Lopez de Casenave

Director adjunto: Rodrigo Pol

Consejera de estudios: María Busch

Buenos Aires, 2022

Respuestas de las hormigas granívoras al pastoreo en el desierto del Monte: patrones y mecanismos a distintas escalas

Resumen

En el desierto del Monte las semillas constituyen el principal recurso alimentario de las hormigas granívoras y su abundancia y disponibilidad están sujetas a altos niveles de variabilidad asociados principalmente con las precipitaciones y el efecto del pastoreo. En esta tesis se estudiaron los efectos de las variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de semillas asociadas con procesos naturales y con disturbios antrópicos sobre los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas y las respuestas ecológicas de algunas especies de hormigas granívoras a dichas variaciones. Se evaluó si los ensambles de hormigas que acarrean semillas responden al cambio ambiental asociado con la actividad ganadera a escala local y si esta respuesta es consistente a escala regional (abarcando cuatro localidades a lo largo de un gradiente latitudinal en el Monte). Luego se analizaron los cambios en la dieta de las hormigas granívoras especialistas *Pogonomyrmex mendozanus*, *P. inermis* y *P. rastratus* en el Monte central en respuesta a las variaciones temporales (entre años) y espaciales (entre condiciones de pastoreo) en la abundancia de semillas. Finalmente, se evaluó si las preferencias alimentarias por semillas de gramíneas varían entre condiciones contrastantes de pastoreo en el Monte central en las dos especies en las que fue posible hacerlo (*P. inermis* y *P. mendozanus*). En tres de las cuatro localidades del Monte estudiadas no se registraron diferencias en la riqueza ni en la composición de especies de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas entre condiciones de pastoreo. En cambio, la riqueza y la composición variaron entre localidades. Las tres especies de hormigas especialistas estudiadas presentaron una dieta mayormente granívora en ambas condiciones de pastoreo (pastoreado vs no pastoreado) y durante las cuatro temporadas de muestreo (entre 2016 y 2020). Sin embargo, se registraron diferencias entre especies: *P. inermis* y *P. rastratus* mostraron una dieta constituida principalmente por semillas de gramíneas, mientras que *P. mendozanus* tuvo una dieta más amplia que incluyó mayores proporciones de otros ítems cuando disminuyó la abundancia de semillas de gramíneas. Las preferencias alimentarias de *P. inermis* y *P. mendozanus* por semillas de gramíneas no variaron entre condiciones de pastoreo, corroborando que las preferencias constituyen un carácter estereotipado en estas especies. Los resultados de este estudio indican que la diversidad y composición de los

ensambles de hormigas acarreadoras de semillas parecen estar determinadas más por las condiciones propias de cada localidad que por el efecto del pastoreo. Aunque no se observaron respuestas al pastoreo a nivel comunitario, las limitaciones en la flexibilidad comportamental de las especies granívoras especialistas y su fuerte dependencia por las semillas de gramíneas podrían provocar reducciones poblaciones si la disponibilidad de estos recursos se reduce por efecto del sobrepastoreo y las variaciones en las precipitaciones.

Palabras clave: granivoría, hormigas, pastoreo, desierto, ensambles, *Pogonomyrmex*, flexibilidad comportamental, preferencias alimentarias

Responses of harvester ants to grazing in the Monte desert: patterns and mechanisms at different scales

Abstract

In the Monte desert, seeds are the main food resource of harvester ants and their abundance and availability are subject to high levels of variability associated mainly with rainfall and grazing. In this thesis, the effects of temporal and spatial variations in seed availability associated with natural processes and anthropic disturbances on seed-carrying ant assemblages and the ecological responses of some harvester ant species to these variations were studied. We evaluated whether seed-carrying ant assemblages respond to environmental change associated with cattle grazing at a local scale and whether this response is consistent at a regional scale (across four localities along a latitudinal gradient in the Monte). Then, changes in the diet of specialist harvester ants *Pogonomyrmex mendozanus*, *P. inermis* and *P. rastratus* in the central Monte in response to temporal (between years) and spatial (between grazing conditions) variations in seed abundance were analyzed. Finally, it was evaluated whether the food preferences for grass seeds of *P. mendozanus* and *P. inermis* vary between contrasting grazing conditions in the central Monte. In three of the four Monte localities studied, no differences were recorded in the richness or species composition of the seed-carrying ant assemblages between grazing conditions. Instead, richness and composition varied between localities. The three species of specialist ants presented a mostly granivorous diet in both grazing conditions and during the four sampling seasons. However, some differences between species were recorded: *P. inermis* and *P. rastratus* showed a diet consisting mainly of grass seeds, while *P. mendozanus* had a broader diet that included higher proportions of other items when the abundance of grass seeds decreased. grasses. The food preferences of *P. inermis* and *P. mendozanus* for grass seeds did not vary between grazing conditions, supporting the hypothesis that preferences are a stereotyped character in these species. The results of this study indicate that the diversity and composition of seed-carrying ant assemblages seem to be more determined by the conditions of each locality than by the effect of grazing. Although no responses to grazing were observed at the community level,

the limitations in the behavioural flexibility of the specialist granivorous species and their strong dependence on grass seeds could cause population reductions if the availability of these resources is reduced due to overgrazing and variations in precipitation.

Key words: granivory, ants, grazing, desert, assemblages, *Pogonomyrmex*, behavioural flexibility, food preferences

Agradecimientos

Quisiera agradecer a todas las personas que de alguna forma colaboraron y me ayudaron durante estos años.

A mis directores, Javier Lopez de Casenave y Rodrigo Pol, por haberme acompañado y guiado todos estos años. Desde la cotidianeidad del trabajo en el laboratorio hasta las eternas jornadas de trabajo en el campo. Gracias por sus consejos y enseñanzas, por la confianza y la oportunidad de expresarme y crecer en esta experiencia que fue el doctorado.

A CONICET, a la UBA y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica por el financiamiento y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA por el apoyo institucional, hicieron posible la realización de este trabajo.

A Julieta Filloy, Norma Gorosito y Luciana Elizalde por su tiempo y dedicación al revisar esta tesis, Sus correcciones y comentarios contribuyeron a mejorar la calidad de este trabajo y profundizar algunos resultados e interpretaciones.

En las distintas campañas tuve la ayuda de un montón de personas. Quiero agradecer especialmente a Vani, Alberto y Caro que colaboraron con los muestreos de ensambles. En Ñacuñán, a Anita y Luli que se sumaron en los últimos años con los muestreos de dieta y los ensayos de preferencias. También a Luis, Sergio y Fernando que estuvieron en algunas campañas acompañando y compartiendo su experiencia. A los guardaparques de Ñacuñán y Telteca por su compañía y ayuda logística durante las campañas. A la familia Pol, Rodrigo, Analía, Agostina y Julieta, gracias por recibirme y hospedarme en su casa en infinidad de ocasiones, antes y después de las campañas. Por último, a Javier y Rodrigo que siempre estuvieron ahí, desde Lihué Calel hasta Cafayate, pasando por Telteca! Bancando los trapos, en los años de tormentas y en los de sequía.

Caro Paris y Andrés Sánchez Restrepo me dieron una mano con la identificación de las muestras de ensambles. Caro hasta organizó un curso acelerado de montaje e identificación de hormigas, gracias por tenerle paciencia a esta zurda que montaba hormigas al revés!

A mis compañeras de laboratorio durante estos años: Anita, Bren, Caro P., Caro G., Lau, Luli, Mary, Vani. Gracias por su compañía, sus consejos, por las charlas mate o café de por

medio, los almuerzos, la compañía en las tardes eternas de lupa y también las juntadas fuera de la facu.

A mis “compañeras de doctorado”, Dani y Vir, los mates en las mesitas del cuarto piso o los almuerzos al sol, las catarsis doctorales, las prácticas pre congreso. Amigas, me encantó recorrer estos años con ustedes.

A mis amigos y familia, por el apoyo incondicional todos estos años. No podría haber terminado esta tesis sin la ayuda de ustedes. Quiero agradecer especialmente a mis tíos que me tuvieron en su casa los últimos meses en Buenos Aires. A Fer, Juli, Meli, Orne y Renzo, por estar ahí siempre, cerca y a la distancia, son mi familia elegida. A mis papás y a mis hermanos que me acompañan y me bancan, gracias por todo su amor. A mi abuela Carmen, que siempre me alentó e inspiró a seguir con este camino desde el principio, siempre voy a ser tu “hormiguita viajera”. A Garu y Oli, mi nueva familia, por estar ahí, bancarme y poner el cuerpo estos últimos meses. Los amo.

ÍNDICE

Resumen ……..…….....……... 1

Abstract ……...…….....……...… 3

Agradecimientos ……...…….....……. 5

Índice …….....…….. 7

Capítulo 1. Introducción y estructura de la tesis ..…….....……9

Capítulo 2. Área de estudio ……...…….....……...19

Capítulo 3. Ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en ambientes pastoreados y no pastoreados del desierto del Monte: un análisis regional …….….…….....…….26

Introducción …….....……..28

Métodos …….....…….31

Resultados …….....…….41

Discusión ….…….....……..52

Capítulo 4. Flexibilidad en la dieta de tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en el Monte central: efectos del pastoreo y de variaciones naturales en la disponibilidad de semillas …….....58

Introducción …….....……..60

Métodos …….....……62

Resultados …….....……65

Discusión …….....……...81

Capítulo 5. Preferencias alimentarias de dos especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en ambientes pastoreados y no pastoreados del Monte central …….....…86

Introducción ……..…….....88

Métodos ……..……...91

Resultados ……..……98

Discusión ……..……...103

Capítulo 6. Discusión general ……..……..…107

Bibliografía …….……..……..113

Apéndice 1. Caracterización de los sitios y localidades de estudio ……....……..133

Apéndice 2. Matrices de dominancia …….....……135

CAPÍTULO 1

Introducción general y estructura de la tesis

CAPÍTULO 1
Introducción general y estructura de la tesis

Estudios ecológicos a distintas escalas

De las múltiples definiciones de “escala”, en el ámbito de la ecología este término se entiende como la métrica que describe la extensión y la resolución espacial y temporal de un objeto de estudio o patrón (Cueto 2006, Lopez de Casenave et al. 2007, Hernández 2020). Reconocer la delimitación espacial y temporal de los patrones y procesos permite establecer el alcance e inferencias de un trabajo de investigación, así como determinar pautas de replicación (Wiens 1989, Cueto 2006, Lopez de Casenave et al. 2007, Hernández 2020). De hecho, muchos resultados contradictorios en ecología se deben a que trabajos con objetivos similares han sido llevados a cabo a distintas escalas (Wiens 1989). Por lo tanto, definir y considerar la escala de un trabajo de investigación resulta muy útil al momento de determinar su aplicabilidad, particularmente en los ámbitos de la ecología aplicada y la biología de la conservación (Wiens 1989).

Los trabajos de investigación desarrollados a múltiples escalas permiten extraer conclusiones que atraviesan distintos niveles de organización (ecosistemas, comunidades, poblaciones, individuos) integrando procesos y patrones que suceden simultáneamente dentro de un mismo sistema (Wiens 1989). Por ejemplo, mientras que los factores históricos y climáticos actúan sobre la diversidad de especies a escalas mayores (conjunto regional de especies), la heterogeneidad del hábitat y las características fisicoquímicas de los micrositios influyen directamente en la coexistencia de especies a escalas menores (Maravalhas & Vasconcelos 2020). En un contexto global de cambios ambientales rápidos y extremos, abordar problemáticas ecológicas con una mirada de múltiples escalas permite la integración de las mismas en un único eje transversal y obtener conclusiones que incluyan e integren patrones y procesos observados a distintas escalas dentro del sistema de interés. Por ejemplo, el estudio de la interacción entre el clima y el pastoreo evaluado tanto a escala regional como local permitió detectar la vulnerabilidad al pastoreo de las comunidades de plantas de las estepas de Mongolia central en zonas de transición dentro un gradiente de precipitaciones, en comparación con las comunidades ubicadas en ambos extremos del gradiente (Ahlborn et al. 2020).

Disturbios ambientales en ecosistemas áridos

En los últimos años, el aumento de las actividades humanas y su impacto sobre el ambiente han llevado a la aparición de cambios ambientales rápidos (*HIREC*; del inglés *Human Induced Rapid Environmental Change*) como los asociados con el cambio en el uso de la tierra, el cambio climático, la contaminación o la sobreexplotación de recursos naturales (Sih et al. 2011). Hasta hace poco tiempo en muchos estudios se consideraba a los ecosistemas áridos como resilientes y a sus organismos como bien adaptados a ambientes "extremos" (e.g., González et al. 2010, Franklin 2012). Sin embargo, recientemente se ha revisado esta premisa ya que tanto estos sistemas como los organismos que los habitan, al encontrarse cercanos a puntos de quiebre energéticos, podrían ser particularmente sensibles a disturbios ambientales (Hoover et al. 2020). Actualmente, las mayores amenazas ecológicas de los ambientes áridos y semiáridos (i.e., el cambio climático, el cambio en el uso de la tierra y la invasión de especies), al interactuar con propiedades y procesos biofísicos propios de estos ecosistemas, influyen en su estructura y funcionamiento, "empujando a los ecosistemas por sobre sus propios límites, provocando cambios grandes y potencialmente irreversibles" (Hoover et al. 2020, p. 37). Evaluaciones globales sobre la biodiversidad señalan que los ecosistemas áridos están entre los más vulnerables a los efectos del cambio climático y a las interacciones entre los agentes de cambio, tanto los naturales como aquellos asociados directamente con la actividad humana (Sala et al. 2000, UNCCD 2017, Cherlet et al. 2018, Hoover et al. 2020).

El aumento de la frecuencia de sequías en ecosistemas áridos y semiáridos está asociado con el cambio climático global y su acción en conjunto con el sobrepastoreo promueve e intensifica el proceso de desertificación (Cipriotti et al. 2019, Souther et al. 2020, Bachle & Nippert 2022). La cobertura de los pastos y su producción de semillas son muy sensibles a ambos disturbios y su efecto sostenido puede llevar a la pérdida del estrato graminoso (Dreber et al. 2011, Pol et al. 2014, Cipriotti et al. 2019, Oñatibia et al. 2020, Marone & Pol 2021). Aunque en épocas de sequía las gramíneas pueden entrar en estado de dormición o senescencia y mantener la capacidad de recuperarse *a posteriori*, esta recuperación suele estar restringida por la disponibilidad de agua (Schwinning & Ehleringer 2001, Reynolds et al. 2004, Cipriotti et al. 2019, Marone & Pol 2021). La presión de estos factores sobre las especies de gramíneas palatables es aún más fuerte, observándose reducciones notables en la cobertura y en el banco de semillas del suelo de estas especies entre sitios con diferente intensidad de pastoreo sujetos a sequías (Dreber et al. 2011, Leder et al. 2017, Marone & Pol

2021). Estas interacciones entre agentes de cambio naturales y antrópicos pueden provocar cambios en la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje (Bestelmeyer & Wiens 2001, Bisigato et al. 2009, Ahlborn et al. 2020), así como condicionar la estructura y composición de las comunidades de plantas (Kerley & Whitford 2000, Andrade 2016, Ahlborn et al. 2020).

Los disturbios ambientales también afectan a muchas especies animales que habitan los desiertos y que dependen en mayor o menor medida de la comunidad de plantas como fuente de recursos; por ejemplo, mediante alteraciones en la disponibilidad de recursos alimenticios en el caso de las comunidades de herbívoros y granívoros (Báez et al. 2006, Zwarts et al. 2018, Filazzola et al. 2020). En el desierto del Sahel, la composición y abundancia de las comunidades de aves están afectadas por la escasez de sus recursos alimenticios (semillas e insectos) producida por las sequías prolongadas y la expansión de la frontera ganadera, que actúan sinérgicamente impulsando un cambio en la estructura de la comunidad de plantas y en la abundancia del banco de semillas del suelo (Zwarts et al. 2018).

Respuestas ecológicas a disturbios ambientales

Las respuestas de los animales a los cambios ambientales pueden ser comportamentales o numéricas (Sih et al. 2011, Tuomainen & Candolin 2011). Ante un disturbio, las primeras respuestas que se manifiestan suelen ser comportamentales y, en general, se observan a corto plazo (Tuomainen & Candolin 2011). Estas incluyen cambios en el uso y selección de recursos (hábitat, alimento), en los mecanismos de comunicación entre individuos, el reconocimiento y evasión de predadores, entre otros (Slabbekoorn & Peets 2003, Epp & Gabor 2008, Gertzog et al. 2011, Petrov et al. 2020). A largo plazo, las respuestas comportamentales pueden influir en la supervivencia, el éxito reproductivo, la distribución de individuos y la dinámica de las poblaciones (Sih et al. 2010, Tuomainen & Candolin 2011). Por su parte, las respuestas numéricas hacen referencia a cambios en la abundancia de individuos que componen las poblaciones o de poblaciones en determinados ambientes. Generalmente se manifiestan a mediano y largo plazo, ya que dependen del efecto que los cambios ambientales tienen sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos y la viabilidad de las poblaciones (Wong & Candolin 2015).

Las especies varían en su capacidad para enfrentar a los cambios ambientales y un mecanismo que explica estas diferencias en sus respuestas es la flexibilidad comportamental.

Una especie con comportamiento flexible es aquella capaz de modificar aspectos comportamentales en distintas condiciones ambientales, lo cual en algunos casos puede representar una ventaja en contextos ambientales novedosos (Beever et al. 2017, van Baaren & Candolin 2018). Las especies menos flexibles, por el contrario, suelen ser más proclives a sufrir reducciones numéricas o extinciones locales frente a disturbios ambientales (Colles et al. 2009, Sih 2013, Wong & Candolin 2015). Por ejemplo, las poblaciones de aves insectívoras que son capaces de ajustar sus tiempos reproductivos a los cambios en la disponibilidad de recursos para alimentar a sus crías, adelantando la postura de los huevos y la cría de los pichones en años con primaveras más cálidas, aumentan la probabilidad de supervivencia de las nuevas generaciones y evitan la declinación observada en otras poblaciones que no ajustan sus tiempos de reproducción (Charmantier et al. 2008). El estudio de la flexibilidad comportamental de una especie en conjunto con la dinámica del recurso permite tanto conocer los requerimientos de recursos (Chown et al. 2010, Quéméré et al. 2013) como predecir las respuestas poblacionales e incluir estos conocimientos en prácticas de manejo y conservación (e.g., Sagario et al. 2020).

Las hormigas granívoras y la actividad ganadera en el desierto del Monte

La ganadería es la principal actividad económica en el desierto del Monte, donde los efectos del sobrepastoreo son particularmente marcados (Guevara et al. 1997, Villagra et al. 2009). Dado que las gramíneas pueden llegar a constituir más del 80% de la dieta del ganado durante la estación de crecimiento (Guevara et al. 1996a, 1996b), este consumo selectivo puede disminuir notablemente la cobertura de los pastos y la abundancia de sus semillas (Cavagnaro & Dalmasso 1983, Gonnet 2001, Milesi et al. 2002, Pol et al. 2014). La disminución en la disponibilidad de semillas de gramíneas puede, a su vez, desencadenar respuestas comportamentales (e.g., cambios en la dieta o en el comportamiento de forrajeo) o numéricas (e.g., reducción de la abundancia poblacional) en los animales granívoros que dependen de ellas (e.g., Marone et al. 2017, Pol et al. 2017, Zarco et al. 2019, Sagario et al. 2020).

Las hormigas son uno de los principales organismos consumidores de semillas en los ecosistemas áridos (Lopez de Casenave et al. 1998, MacMahon et al. 2000, Marone et al. 2000). En el desierto del Monte los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas son particularmente diversos y comprenden unas 40 especies (Beaumont-Fantozzi et al. datos no publicados), aunque no todas las especies que acarrean semillas son necesariamente

granívoras estrictas (Marone et al. 2000, Beaumont Fantozzi et al. datos no publicados). Si bien las comunidades de hormigas que habitan desiertos suelen ser resilientes a cambios ambientales asociados con el pastoreo (Bestelmeyer & Wiens 2001, Franklin 2012), en el Monte algunas hormigas granívoras son vulnerables a los efectos ambientales de la presencia de ganado doméstico (Pol et al. 2017, 2022). Estas respuestas a la actividad ganadera podrían extenderse a los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas disminuyendo su diversidad y generando variaciones en su composición específica.

Tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* que habitan en la porción central del desierto del Monte (*Pogonomyrmex inermis*, *P. mendozanus* y *P. rastratus*) han sido particularmente bien estudiadas en años recientes (Fig. 1.1). La dieta de estas especies está compuesta principalmente por semillas y, en menor medida, por restos de artrópodos, flores, frutos y otros restos vegetales (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a). Además de ser el componente principal de la dieta, las semillas de gramíneas son preferidas y seleccionadas por estas especies, en especial aquellas de tamaño mediano a grande (Pirk & Lopez de Casenave 2010, 2011). Dado que el consumo de semillas de gramíneas es altamente selectivo y que tanto el pastoreo como la variabilidad interanual en las precipitaciones provocan cambios espaciales y temporales en la abundancia de estas semillas (Pol et al. 2010, Marone & Pol 2021), es esperable que estas hormigas presenten algunas respuestas a estas variaciones, algo que ya se ha registrado en una de las tres especies (Pol et al. 2017).

Figura 1.1. Obreras de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* estudiadas en esta tesis: *P. inermis* (izquierda), *P. mendozanus* (centro) y *P. rastratus* (derecha).

Estas especies muestran diferencias entre sí en la flexibilidad de su comportamiento de alimentación. En contextos de menor abundancia de semillas de gramíneas, *P. inermis* no es

capaz de modificar su dieta y continúa consumiéndolas casi exclusivamente, a la vez que disminuye su actividad de forrajeo, mientras que *P. mendozanus* y, en menor medida, *P. rastratus*, pueden ampliar su dieta incorporando otros ítems y semillas de otros grupos de plantas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011). Las estrategias de forrajeo, relativamente diferentes en las tres especies, también varían en relación a la abundancia de semillas. *Pogonomyrmex inermis* presenta usualmente un forrajeo grupal, formando senderos laxos de forrajeo que son utilizados por las obreras que buscan alimento en los mismos parches, y *P. mendozanus* y *P. rastratus* tienen un forrajeo solitario, en el que cada obrera sigue un camino diferente y busca alimento en parches de mayor extensión (Pol et al. 2015). Cuando se les ofrecen experimentalmente parches ricos en semillas preferidas, las tres especies aumentan su actividad forrajera, pero solamente *P. mendozanus* es capaz de cambiar su estrategia de forrajeo, pasando de utilizar una solitaria a un forrajeo grupal (Pol et al. 2015). La flexibilidad ecológica podría ser clave para la viabilidad de las poblaciones de estas especies frente a cambios ambientales que afecten la disponibilidad de sus alimentos preferidos. Así, especies como *P. mendozanus*, con una dieta más amplia y una estrategia de forrajeo más flexible, podrían ser menos susceptibles a cambios en la abundancia de semillas entre años o a las disminuciones de la abundancia de semillas en ambientes intensamente pastoreados, en comparación con otras especies como *P. inermis*, que presentan un comportamiento de forrajeo más estereotipado y una dieta más especializada.

En resumen, la actividad ganadera en el desierto del Monte podría afectar a las hormigas granívoras a través de cambios en la disponibilidad de sus recursos (semillas). A nivel de comunidad, este disturbio podría generar variaciones en la composición y diversidad de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas. A su vez, el conocimiento de la ecología trófica de las especies del género *Pogonomyrmex* junto con las variaciones espaciales y temporales de sus recursos preferidos (semillas de gramíneas) permiten predecir, a nivel poblacional, respuestas marcadas al pastoreo y entre años con distinta disponibilidad de estas semillas. En términos más generales, el estudio de las respuestas ecológicas de estas hormigas ayudaría a comprender el impacto de la ganadería sobre los ensambles de hormigas granívoras y las poblaciones de hormigas granívoras especialistas, que son potencialmente más vulnerables a los efectos de los disturbios sobre la abundancia de semillas.

Objetivos y estructura de la tesis

En el marco de un objetivo global de analizar las relaciones recíprocas entre las plantas y sus consumidores y los efectos de la actividad humana sobre esta dinámica en ambientes áridos de Argentina, adquiere particular importancia conocer las respuestas de las hormigas granívoras a las perturbaciones del hábitat y los mecanismos subyacentes a estas respuestas a distintas escalas espaciales. El **objetivo general** de esta tesis es estudiar los efectos de las variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de semillas asociadas con procesos naturales y disturbios antrópicos sobre los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas y las respuestas ecológicas de algunas especies de hormigas granívoras a dichas variaciones en el desierto del Monte.

Los **objetivos específicos** son: **(1)** evaluar si, a escala local, los ensambles de hormigas que acarrean semillas responden al cambio ambiental asociado con la actividad ganadera, y si esta respuesta es consistente a escala regional (a lo largo de un gradiente latitudinal); **(2)** analizar los cambios en la dieta de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex mendozanus*, *P. inermis* y *P. rastratus* en respuesta a las variaciones temporales (entre años) y espaciales (entre condiciones de pastoreo) en la abundancia de semillas; y **(3)** estudiar las preferencias alimentarias de *P. mendozanus* y *P. inermis* en condiciones contrastantes de pastoreo.

En el **capítulo 2** se describe el área de estudio a escala regional (la Provincia Fitogeográfica del Monte) y a escala local (la Reserva de Biósfera de Ñacuñán). A escala local, se describen las variaciones ambientales observadas en la reserva y en los campos pastoreados de sus alrededores a lo largo del período en el que se desarrolló esta tesis. Estas variaciones comprenden factores abióticos (temperatura y precipitaciones) y bióticos (cobertura vegetal y abundancia de semillas en el banco del suelo).

En el **capítulo 3** se estudia la composición y diversidad de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en sitios con niveles contrastantes de pastoreo en cuatro localidades ubicadas a lo largo de un gradiente latitudinal en el desierto del Monte (Cafayate, Salta; Reserva Bosques Telteca y Reserva de Ñacuñán, Mendoza; Lihué Calel, La Pampa), con el objetivo de evaluar cambios en la estructura de los ensambles entre sitios pastoreados y sitios sin pastoreo, y si los cambios son consistentes a lo largo del gradiente (Fig. 1.2). En primer lugar, se pone a prueba el supuesto de que la abundancia de semillas en el banco del suelo disminuye en sitios pastoreados en cada localidad. Luego, se estudian las diferencias en los ensambles de los sitios pastoreados y con pastoreo bajo o nulo en términos de diversidad y

composición de especies, tanto a escala local como regional. Se espera que la diversidad sea menor en los sitios pastoreados y que la composición de especies difiera entre sitios pastoreados por ganado doméstico y sitios sin ganado o con muy baja intensidad de pastoreo, y que estas diferencias se mantengan a lo largo del gradiente latitudinal.

A continuación, en los capítulos 4 y 5, se analizan respuestas comportamentales de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* a variaciones tanto naturales como antrópicas en la disponibilidad de semillas en la Reserva de Ñacuñán y en campos pastoreados de sus alrededores (Fig. 1.2).

En el **capítulo 4** se estudia la dieta de las tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* a lo largo de cuatro temporadas de actividad en algarrobales pastoreados y no pastoreados, con el objetivo de evaluar cómo especies que difieren en su grado de flexibilidad ecológica responden a las variaciones en la disponibilidad de semillas entre años y entre condiciones de pastoreo. Se espera encontrar diferencias en la dieta asociadas a las variaciones en la disponibilidad de semillas y respuestas distintas entre especies de acuerdo a su flexibilidad ecológica; más específicamente, que las más flexibles (*P. mendozanus* y, en menor medida, *P. rastratus*) amplíen su dieta y reduzcan el consumo de semillas de gramíneas en condiciones de baja disponibilidad de este recurso (en los ambientes pastoreados y en años de baja disponibilidad de semillas) y que la menos flexible (*P. inermis*) tenga una dieta más estereotipada que no varíe entre ambientes ni entre temporadas.

En el **capítulo 5** se estudian las preferencias alimentarias de dos de las especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* (*P. mendozanus* y *P. inermis*) en algarrobales pastoreados y no pastoreados, con el objetivo de evaluar la posibilidad de que las preferencias sean contexto-dependientes y se modifiquen en los ambientes en donde se reduce la disponibilidad de semillas. En base a estudios previos, se espera que las preferencias de las dos especies no varíen entre sitios pastoreados y no pastoreados, constituyendo un rasgo estereotipado de su comportamiento. Más específicamente, se espera que ambas prefieran semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas tanto en algarrobales pastoreados como no pastoreados.

Por último, en el **capítulo 6** se resumen los resultados de los capítulos anteriores, se integra la información obtenida a lo largo de toda la tesis en una discusión general y se desarrollan conclusiones finales.

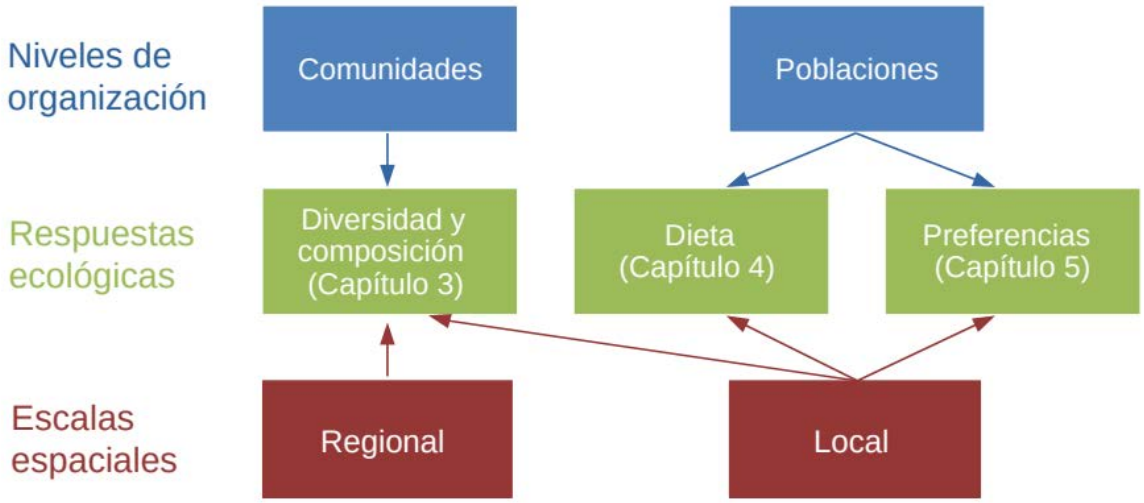

Figura 1.2. Esquema de la organización de la tesis. Se muestran las respuestas ecológicas estudiadas en cada uno de los capítulos y las distintas escalas y niveles de organización considerados.

CAPÍTULO 2

Área de estudio

CAPÍTULO 2

Área de estudio

El desierto del Monte

La Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera 1976, Roig et al. 2009) se extiende latitudinalmente por más de 2000 km desde la provincia de Salta en el norte argentino hasta el noreste de la provincia de Chubut en la región patagónica (Fig. 2.1). Esta gran amplitud latitudinal, sin embargo, comprende una relativa homogeneidad climática y florística (para más detalles ver Lopez de Casenave 2001). El clima de la región es árido y las precipitaciones promedio anuales varían entre 80 y 350 mm (aunque hay algunas excepciones; Lopez de Casenave 2001, Labraga & Villalba 2009). A lo largo de toda su distribución geográfica la composición de la vegetación, aunque diversa, presenta características xerofíticas comunes (e.g., hojas pequeñas, reducidas a espinas o ausentes, tallos fotosintetizadores, cobertura foliar cerosa). El tipo de cobertura vegetal dominante en toda la región son los arbustos, principalmente especies del género *Larrea*, mientras que el estrato herbáceo y el arbóreo representan un menor porcentaje de la cobertura y sus distribuciones espaciales son altamente variables (Oyarzábal et al. 2018).

Se suelen distinguir tres distritos dentro de la región del Monte: norte (27-30° S), central (30-35° S) y austral (35-44° S) (Abraham et al. 2009). En el norte, la geomorfología es el factor predominante que determina los distintos procesos que modelan el paisaje, compuesto por valles longitudinales y laderas de montaña (Bisigato et al. 2009). Las comunidades vegetales están representadas por especies halófitas o freatófitas que dominan los fondos de los valles dependiendo de las características edáficas, mientras que las laderas están dominadas por estepas arbustivas. En el Monte central la geografía se corresponde con serranías y bolsones de laderas más suaves (Abraham et al. 2009) y las distintas condiciones del suelo agrupan la vegetación en tres ambientes predominantes: arbustal abierto de *Larrea divaricata* en médanos vegetados (medanal), bosque abierto de *Prosopis flexuosa* (algarrobal) y arbustal cerrado de *L. cuneifolia* (jarillal) (Rossi 2004). En el distrito del Monte Austral la estepa arbustiva dominada por especies del género *Larrea* está asociada a llanuras y mesetas con lluvias invernales (Abraham et al. 2009); se destaca la particular escasez de cactáceas y la desaparición del bosque abierto de *P. flexuosa*, aunque son frecuentes las especies arbustivas de este género (Oyarzábal et al. 2018).

La ganadería caprina y bovina extensiva es la principal actividad humana desarrollada en la región del Monte (Villagra et al. 2009). El uso de la tierra para ganadería es uno de los principales agentes de disturbio en zonas áridas. Si bien la dinámica entre la ganadería y el ambiente incluye procesos que actúan a distintas escalas (Bertiller et al. 2009), a escala local la actividad ganadera se asocia con una disminución de la cobertura herbácea, un incremento de la cobertura arbustiva y una disminución de la abundancia y diversidad del banco de semillas del suelo, especialmente de semillas de gramíneas (Bisigato & Bertiller 1997, Pol et al. 2014, Leder et al. 2017, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020).

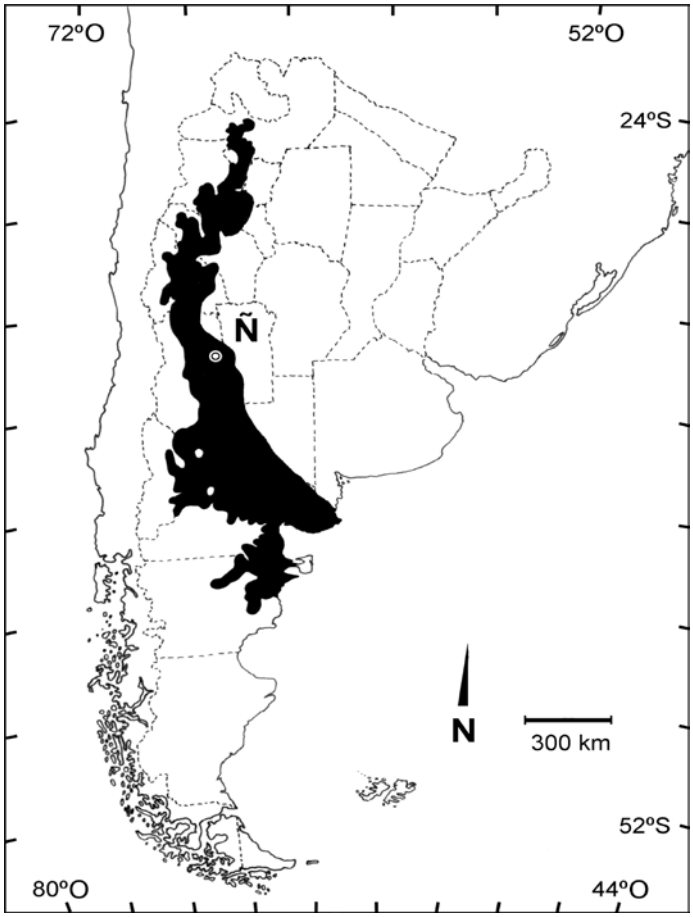

Figura 2.1. Mapa de la Provincia Fitogeográfica del Monte (en color negro), mostrando la ubicación de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Ñ). Adaptado de Lopez de Casenave (2001).

La parte de este trabajo en la que se estudian las respuestas de los ensambles a escala regional (capítulo 3) se llevó a cabo en cuatro localidades ubicadas a lo largo del Monte en las

provincias de La Pampa, Mendoza y Salta. Las respuestas en la dieta (capítulo 4) y en las preferencias (capítulo 5) de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* se estudiaron localmente en la Reserva de Ñacuñán y campos aledaños en la provincia de Mendoza. La descripción de los sitios de muestreo a escala regional se desarrolla en el capítulo 3 y a continuación se detallan las características principales de la Reserva de Ñacuñán.

La Reserva de Ñacuñán

La Reserva del Hombre y de la Biósfera de Ñacuñán (34°03’ S, 67°58’ O) se encuentra ubicada en la región central de la Provincia Fitogeográfica del Monte, en el centro-este de la provincia de Mendoza (Fig. 2.1). Su superficie es de 12800 ha y la altitud promedio es de 540 msnm.

El clima en la región de la reserva es cálido y seco, estacional, con veranos cálidos y lluviosos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual (± DE) es de 16.8 ± 2.1 °C y la precipitación anual promedio (± DE) es de 348.4 ± 123.4 mm (datos del período 1972-2020). Las lluvias se concentran entre los meses de octubre y marzo y presentan una gran variabilidad entre años (Fig. 2.2). El trabajo de campo de esta tesis fue realizado entre 2016 y 2020; los primeros dos años fueron más lluviosos que el promedio (y en 2016 se registró la máxima de precipitación anual en 48 años de registros) y los últimos tres fueron más secos, en especial el último (Fig. 2.2).

En la reserva y sus alrededores se encuentran presentes los tres ambientes característicos del Monte central: jarillal, algarrobal y medanal (Lopez de Casenave 2001, Roig et al. 2009). El ambiente predominante en la reserva es el algarrobal (Lopez de Casenave 2001), donde se llevaron a cabo los muestreos y experimentos de esta tesis (Fig. 2.3). El estrato arbóreo está compuesto principalmente por individuos de *P. flexuosa* y, en menor medida, de *Geoffroea decorticans.* El estrato arbustivo está dominado por *L. divaricata* pero también están presentes *Condalia microphylla*, *Capparis atamisquea* y *Atriplex lampa*, entre otras especies. En el estrato subarbustivo las especies más abundantes son *Lycium* spp., *Acantholippia seriphioides* y *Junellia aspera*. En el estrato herbáceo se destacan las gramíneas perennes como *Pappophorum* spp., *Aristida* spp., *Jarava ichu*, *Trichloris crinita* y *Sporobolus cryptandrus.* Entre las dicotiledóneas herbáceas, cuya cobertura es altamente variable y dependiente de las precipitaciones, predominan *Chenopodium papulosum*, *Phacelia*

artemisioides, *Spharaelcea miniata*, *Glandularia mendocina* y *Parthenium hysterophorus* (Lopez de Casenave 2001).

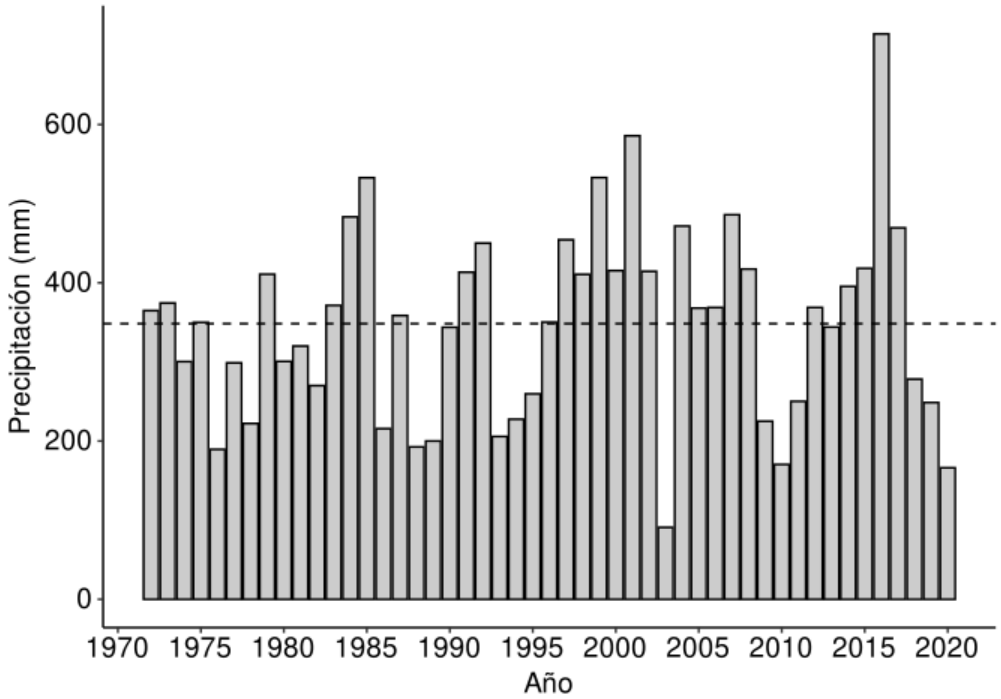

Figura 2.2. Precipitación anual (mm) en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán entre 1972 y 2020. La línea punteada indica el valor promedio para el período abarcado. Los registros fueron obtenidos de la estación meteorológica de la reserva.

Desde 1971 la reserva se encuentra libre de la presencia de ganado doméstico y otras actividades humanas (extracción de leña y caza de fauna silvestre). En sus alrededores se desarrolla principalmente la cría extensiva de ganado bovino (Fig. 2.4). Esta actividad afecta principalmente al estrato herbáceo, disminuyendo notablemente la cobertura de gramíneas, mientras que los estratos más altos no se ven afectados (Milesi et al. 2002, Pol et al. 2014). Junto con la cobertura de las gramíneas, en los ambientes pastoreados disminuye marcadamente la abundancia de sus semillas en el banco del suelo (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Marone & Pol 2021). Estas semillas son las más consumidas, seleccionadas y preferidas por las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* estudiadas en esta tesis (Pirk & Lopez de Casenave 2006, 2011, Pirk et al. 2009a, Miretti et al. 2019).

Figura 2.3. Algarrobales (bosques abiertos de *Prosopis flexuosa*) en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán.

Figura 2.4. Algarrobales pastoreados en los alrededores de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Establecimiento San Ignacio).

CAPÍTULO 3

Ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en ambientes pastoreados y no pastoreados del desierto del Monte: un análisis regional

CAPÍTULO 3

Ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en ambientes pastoreados y no pastoreados del desierto del Monte: un análisis regional

Resumen

Los ensambles de hormigas responden de forma diversa a los cambios ambientales inducidos por el hombre, dependiendo tanto del tipo de disturbio y su intensidad como de las características del hábitat en que se encuentran. En el desierto del Monte, el pastoreo por animales domésticos reduce la abundancia de semillas, en particular de gramíneas, que son consumidas por muchas especies de hormigas. El objetivo de este capítulo es estudiar la composición y diversidad de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en sitios con niveles contrastantes de pastoreo a lo largo de un gradiente latitudinal en el desierto de Monte. Con este fin se realizaron muestreos del ensamble de hormigas acarreadoras de semillas en algarrobales y jarillales en Lihué Calel (La Pampa), Ñacuñán (centro de Mendoza), Reserva Bosques Telteca (NE de Mendoza) y Cafayate (Salta). En cada localidad se establecieron cuatro parcelas, dos en sitios pastoreados y dos en sitios con pastoreo bajo o nulo. En cada parcela se dispuso una grilla con 40 estaciones de alimentación y se registró la presencia e identidad de las hormigas que acarreaban las semillas ofrecidas. Se identificaron 44 especies acarreadoras de semillas. A excepción de Lihué Calel, donde la riqueza de especies fue mayor en los sitios pastoreados, no se registraron diferencias en la composición ni en la riqueza de especies entre condiciones de pastoreo. La riqueza fue más alta en Lihué Calel y Ñacuñán, con ensambles que, además, mostraron una composición de especies muy similar entre sí. La riqueza fue intermedia en Cafayate y mucho menor en Telteca, y la composición de los ensambles de estas dos últimas localidades fue distintiva. Estos resultados indican que la diversidad y composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas del Monte parecen estar determinadas principalmente por las condiciones propias de cada localidad y no por el efecto del pastoreo.

Introducción

Actualmente, el aumento en las actividades humanas y su impacto sobre el ambiente imponen nuevos escenarios a las comunidades biológicas, las cuales responden de distintas maneras a los disturbios ambientales. Estas respuestas se manifiestan como variaciones tanto en la abundancia de individuos como en la ocurrencia de las especies que componen el conjunto regional y eventualmente pueden derivar en una drástica pérdida de biodiversidad (Goosey et al. 2019, Perrin et al. 2020, Helms et al. 2020). El impacto de un disturbio sobre una comunidad está relacionado no solo con el efecto sobre el ambiente, sino que también depende de las características de las especies y su relación con el contexto ambiental (Hansen et al. 2020, Martínez et al. 2021). Así, los cambios en una comunidad pueden deberse al aumento o disminución de la abundancia de especies que son menos o más sensibles al mismo disturbio. Por lo tanto, las respuestas observadas en una comunidad son el resultado de una multiplicidad de procesos que actúan a distintas escalas, desde el cambio climático global y la pérdida de biodiversidad regional, hasta procesos a escala local como las respuestas individuales de las especies o las interacciones entre ellas (Zwarts et al. 2018, Hansen et al. 2020, Martínez et al. 2021). Esto hace que el estudio de las respuestas de las comunidades a los disturbios ambientales específicos sea complejo y su abordaje desde distintas escalas puede ayudar a identificar y comprender los procesos que actúan e influyen sobre este nivel de organización.

Las respuestas de las comunidades de hormigas a los disturbios ambientales son muy variables. Por ejemplo, ante un mismo disturbio como el producido por el pastoreo doméstico se han reportado incrementos (Fergnani et al. 2010, Neilly et al. 2020) o reducciones (Bestelmeyer & Wiens 1996, Rivera et al. 2013, Fontenele & Schmidt 2021) de la riqueza y abundancia de especies en diferentes hábitats. Estas respuestas dispares podrían ser explicadas si se tiene en cuenta que las comunidades de hormigas se estructuran de acuerdo a una variedad de factores como la heterogeneidad ambiental, la estructura de la vegetación, las condiciones microclimáticas y la disponibilidad de recursos, que pueden verse afectados de maneras diversas con los disturbios que provoca el pastoreo (Hoffmann 2010, Ramos et al. 2018, Andersen 2019, Dröse et al. 2019, Lasmar et al. 2020, Uhey et al. 2020).

Además de representar una gran proporción de la biodiversidad en los ecosistemas terrestres, las hormigas están involucradas en muchos procesos ecosistémicos tales como la estructuración del hábitat, la dispersión de semillas, el ciclado de nutrientes y la estructura fisicoquímica del suelo, entre otros (Frouz & Jilková 2008, Del Toro et al. 2015, Prather et al.

2013, de Almeida et al. 2020, Elizalde et al. 2020). Por lo tanto, los cambios en la composición de las comunidades de hormigas como consecuencia del impacto de las perturbaciones humanas pueden alterar el desarrollo de procesos ecológicos esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas, especialmente en ambientes con gran presión antrópica (Leal et al. 2014, Helms et al. 2020, Fontenele & Schmidt 2021).

Los desiertos son ecosistemas particularmente sensibles a los cambios en el uso de la tierra, como sucede con la actividad ganadera (Sala et al. 2000, Hoover et al. 2020), donde las consecuencias para las comunidades que los habitan pueden ser importantes (Zwarts et al. 2018, Gibb et al. 2019). Mientras que los efectos de la ganadería sobre las comunidades de plantas y la biota del suelo están bien documentados (e.g., Herrero-Jáuregui & Oesterheld 2018, Gao & Carmel 2020), aún falta profundizar la investigación de otros niveles tróficos en los cuales se han encontrado efectos tanto directos como indirectos más complejos (Filazzola et al. 2020, Sagario et al. 2020).

En los desiertos, los principales animales granívoros son aves, roedores y hormigas (Mares & Rosenzweig 1978, Lopez de Casenave et al. 1998). Estos organismos cumplen un papel fundamental en estos ambientes, ya que la reproducción y dispersión de numerosas especies de plantas depende en gran medida de las semillas que estos animales acarrean y consumen (Polis 1991, Marone et al. 2000). En muchos desiertos las hormigas constituyen el grupo más importante de animales consumidores de semillas (MacMahon et al. 2000, de Almeida et al. 2020). El impacto de la remoción de semillas por parte de las hormigas puede modificar la abundancia, distribución y composición del banco del suelo, alterando en última instancia la estructura de la comunidad de plantas (MacMahon et al. 2000, Atanackovic 2013, Pirk & Lopez de Casenave 2014), y particularmente de las especies más preferidas (Taber 1998, White & Robertson 2009, Schmasow & Robertson 2016).

El conjunto de hormigas acarreadoras de semillas en el Monte central es muy diverso y está constituido por unas 40 especies, pertenecientes a más de 10 géneros y 3 subfamilias (Beaumont Fantozzi et al. datos no publicados). Durante los meses de primavera-verano las hormigas granívoras son los principales consumidores de semillas en el Monte central (Lopez de Casenave et al. 1998) y algunas especies como las de los géneros *Pheidole* y *Pogonomyrmex* presentan una dieta fundamentalmente compuesta por semillas de gramíneas y se las considera granívoras especialistas (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a, 2009b). Estudios de la ecología de algunas de estas especies han mostrado tanto influencias de las hormigas sobre las semillas (Pirk & Lopez de Casenave 2014) como el impacto de las

semillas sobre las hormigas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, 2015), sugiriendo que, más allá de su importancia como consumidoras, las hormigas granívoras del Monte central dependen en gran medida de la abundancia de las semillas y de su disponibilidad ambiental (Pol et al. 2017).

En el desierto del Monte, la ganadería doméstica reduce las reservas de semillas en el banco del suelo (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Estos cambios ambientales afectan, por ejemplo, a las aves granívoras, que modifican el tamaño y la riqueza de las bandadas de alimentación, la abundancia de sus poblaciones y su dieta en respuesta a la disminución de la disponibilidad de semillas (Marone et al. 2017, Zarco et al. 2019, Sagario et al. 2020). Sin embargo, hay pocos trabajos que se enfoquen en las comunidades de artrópodos y sus respuestas al pastoreo en la región del Monte (Lagos 2004, Martínez et al. 2021) y menos aún en hormigas. Beaumont Fantozzi et al. (2011) estudiaron la diversidad de ensambles de hormigas que acarrean semillas en algarrobales naturales y algarrobales sometidos a pastoreo moderado en un área protegida en el Monte central, pero hasta ahora no se han evaluado las diferencias en los ensambles entre condiciones contrastantes de pastoreo y tampoco si esas diferencias se mantienen cuando se las examina a gran escala, como por ejemplo a lo largo de un gradiente latitudinal.

En este capítulo se estudian las respuestas de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas del desierto del Monte al impacto de la actividad ganadera, considerando su efecto negativo sobre la abundancia de semillas. Los cambios ambientales relacionados con la actividad ganadera podrían afectar la composición y diversidad de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas tanto a escala local como regional, por lo que cabe preguntarse: ¿cómo están compuestos los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en el Monte?, ¿se observan cambios en la estructura de los ensambles al comparar sitios pastoreados con sitios sin pastoreo?, ¿son esos cambios similares en diferentes regiones a lo largo del Monte? Los objetivos de este capítulo son: (1) describir a escala regional los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas que habitan el desierto del Monte; (2) evaluar si, a escala local, los ensambles de hormigas que acarrean semillas responden al cambio ambiental asociado con la actividad ganadera; y (3) analizar si esa respuesta es consistente a escala regional (a lo largo de un gradiente latitudinal). Se espera que la diversidad sea menor en los sitios pastoreados y que la composición de especies difiera entre sitios pastoreados por ganado doméstico y sitios sin ganado o con muy baja intensidad de pastoreo y que estas diferencias se mantengan a lo largo del gradiente latitudinal.

Métodos

Área de estudio

La Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera 1976, Roig et al. 2009) se extiende desde el norte argentino hasta el noreste de la región patagónica (Fig. 3.1). Usualmente se distinguen tres distritos en el Monte: norte (27-30° S), central (30-35° S) y austral (35-44° S) (Abraham et al. 2009). Este trabajo se llevó a cabo en cuatro localidades ubicadas a distintas latitudes dentro del Monte: Parque Nacional Lihué Calel (sur de La Pampa), Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (centro-este de Mendoza), Reserva Natural Bosques Telteca (noreste de Mendoza) y Cafayate (sur de Salta). Estas localidades abarcan los tres distritos: Lihué Calel en el austral, Ñacuñán y Telteca en el Monte central y Cafayate en el norte. Más allá de la distancia geográfica entre las localidades, la temperatura promedio anual varía como máximo 3.1°C entre ellas, mientras que los valores de precipitación anual, por el contrario, son más variables (Tabla 3.1). La vegetación predominante en cada localidad es representativa del distrito en el cual se encuentran, pero comparten características propias de la región, como el estrato arbóreo dominado por especies del género *Prosopis* y el arbustivo por especies del género *Larrea*, mientras que el estrato herbáceo es más variable (Oyarzábal et al. 2018; ver capítulo 2).

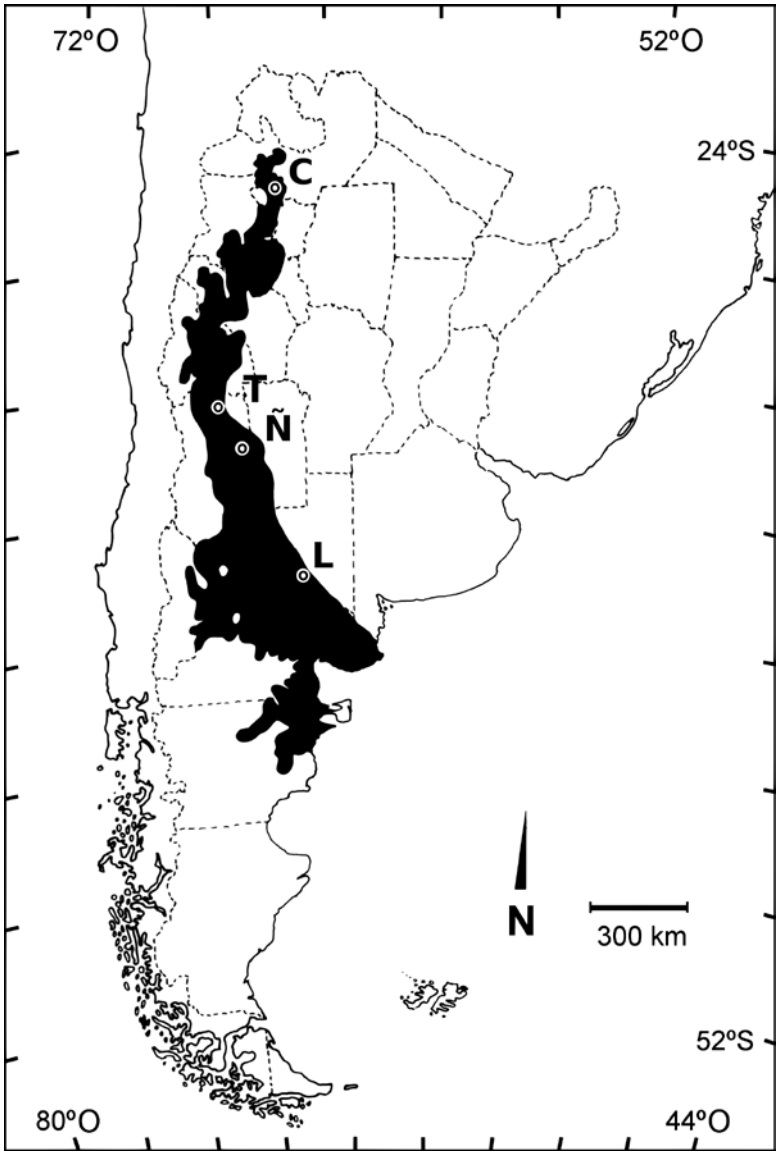

Figura 3.1. Mapa de la Provincia Fitogeográfica del Monte (en color negro). Los puntos indican la ubicación de las localidades en donde se realizaron muestreos durante este trabajo. De sur a norte: Lihué Calel (La Pampa), Ñacuñán (Mendoza), Telteca (Mendoza), Cafayate (Salta). Adaptado de Lopez de Casenave (2001).

Tabla 3.1. Principales características climáticas y de la vegetación de las localidades en donde se realizaron muestreos durante este trabajo. Se mencionan las especies dominantes de cada estrato vegetal.

	Lihué Calel	Ñacuñán	Telteca	Cafayate
Precipitación anual (mm)	416	334	155	207
Temperatura promedio anual (°C)	16.2	15.6	18.7	17.1
Árboles	-	*Prosopis flexuosa*	*P. flexuosa*	*Prosopis nigra*
	-	*Geoffroea decorticans*	*G. decorticans*	*Prosopis alba*
Arbustos	*Larrea divaricata*	*L. divaricata*	*L. divaricata*	*L. cuneifolia*
	Larrea cuneifolia	*Capparis atamisquea*	*Tricomaria usillo*	*Zuccagnia punctata*
	Parkinsonia aculeata	*Condalia microphylla*	*Bulnesia retama*	*Plectrocarpa rougesii*
	Larrea ameghinoi	*Lycium* spp.		*Trichocereus atacamiensis*
	P. flexuosa	*Acantholippia seriphioides*		*Opuntia sulfurea*
	Prosopis alpataco			
Dicotiledóneas herbáceas	*Plantago patagonica*	*Chenopodium papulosum*	*Heliotropium mendocinum*	*H. mendocinum*
	Boopis anthemoides	*Phacelia artemisioides*	*Euphorbia catamarcensis*	
	Hoffmanseggia spp.	*Sphaeralcea miniata*		
		Parthenium hysterophorus		

Tabla 3.1. Continuación

Gramíneas perennes	*Stipa tenuis*	*Trichloris crinita*	*T. crinita*	*Sporobolus rigens*
	Stipa speciosa	*Aristida mendocina*	*A. mendocina*	
	Poa ligularis	*Setaria* spp.	*Setaria* spp.	
		Pappophorum spp.	*Pappophorum* spp.	
		Sporobolus cryptandrus	*S. rigens*	
		Digitaria californica		
Gramíneas anuales	*Schismus barbatus*	*Bouteloua barbata*	*Bouteloua aristidoides*	*B. aristidoides*
	Bromus tectorum		*B. barbata*	*B. barbata*
			Aristida adscensionis	
Fuente	León et al. 1998, Roig et al. 2009, Duval et al. 2015	Lopez de Casenave 2001, Roig et al. 2009	González Loyarte et al. 2000, Roig et al. 2009	Roig et al. 2009, Peña-Moné & Sampietro-Vattuone 2018, Varela Ituarte et al. 2018

Se establecieron 16 sitios de muestreo, cuatro por localidad, en áreas representativas del ambiente predominante de la localidad. En cada localidad, dos sitios de muestreo fueron ubicados en campos pastoreados por ganado doméstico y otros dos en condiciones de exclusión de ganado o, de no ser posible, en sitios con muy baja intensidad de pastoreo (Fig. 3.2). La distancia mínima entre los sitios de cada condición fue de 800 m. La intensidad ganadera de los sitios de muestreo ubicados en Ñacuñán y Telteca fue estudiada previamente por Pol et al. (2014). Como no se contaba con datos previos en los sitios ubicados en Lihué Calel y Cafayate, se realizaron muestreos de la intensidad ganadera en ambas localidades aplicando el mismo diseño de muestreo que en Ñacuñán y Telteca (ver Apéndice 1). En todas las localidades se observó un mayor porcentaje de ocurrencia de heces en los sitios

pastoreados, indicando que en cada localidad existe un marcado contraste en la intensidad ganadera entre los sitios pastoreados y aquellos con pastoreo bajo o nulo (Fig. 3.3).

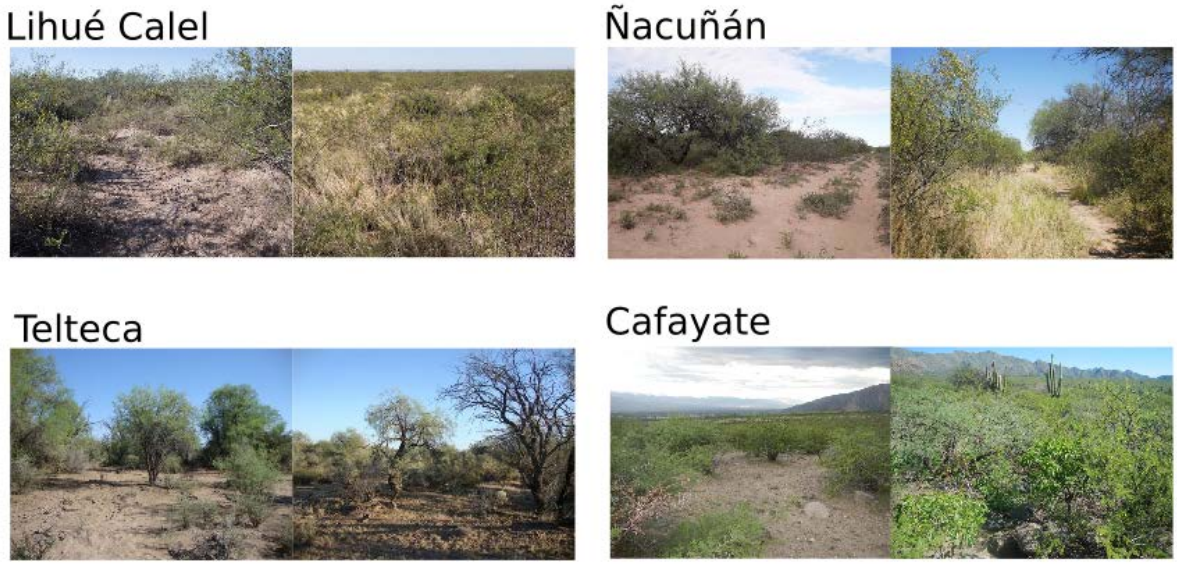

Figura 3.2. Sitios pastoreados (izquierda) y con pastoreo bajo o nulo (derecha) en las cuatro localidades en donde se realizaron muestreos durante este trabajo.

Se realizaron muestreos del banco de semillas del suelo con el objetivo de corroborar que hubiera diferencias en la abundancia de semillas entre los sitios pastoreados y no pastoreados (para el diseño de muestreo y análisis, ver Apéndice 1). En las cuatro localidades los sitios con pastoreo bajo o nulo presentaron un banco de semillas más abundante que los sitios pastoreados (Fig. 3.4). En Cafayate este patrón se mantuvo al diferenciar las semillas según los distintos grupos de plantas a los que pertenecen, excepto para las cactáceas. En Telteca las semillas de gramíneas fueron más abundantes en los sitios con baja intensidad de pastoreo, pero las de arbustos y de dicotiledóneas herbáceas fueron más abundantes en los de mayor intensidad de pastoreo. En Ñacuñán, las semillas de dicotiledóneas herbáceas fueron más abundantes en los sitios no pastoreados y aunque las gramíneas fueron más abundantes en los sitios pastoreados, no se observaron diferencias entre condiciones para estas semillas ni para las de arbustos. Por último, en Lihué Calel las semillas de cactáceas fueron más abundantes en los sitios pastoreados y las de dicotiledóneas herbáceas en los sitios sin pastoreo, mientras que las semillas de arbustos y de gramíneas no mostraron diferencias (Fig. 3.4).

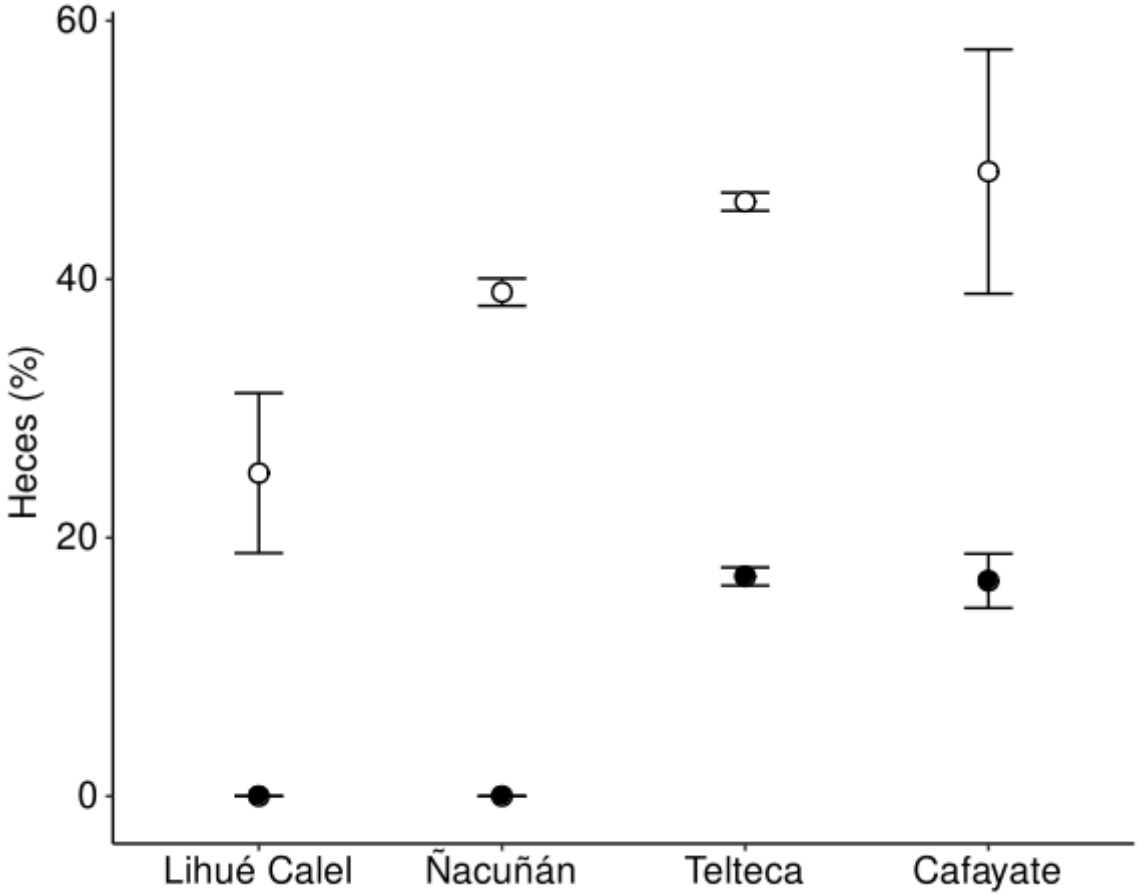

Figura 3.3. Promedio (± EE) del porcentaje de heces de ganado doméstico registradas en sitios pastoreados (círculos blancos) y con pastoreo bajo o nulo (círculos negros) en las localidades de Lihué Calel (n = 4), Ñacuñán (n = 8), Telteca (n = 8) y Cafayate (n = 4). Los datos de Ñacuñán y Telteca fueron tomados de Pol et al. (2014).

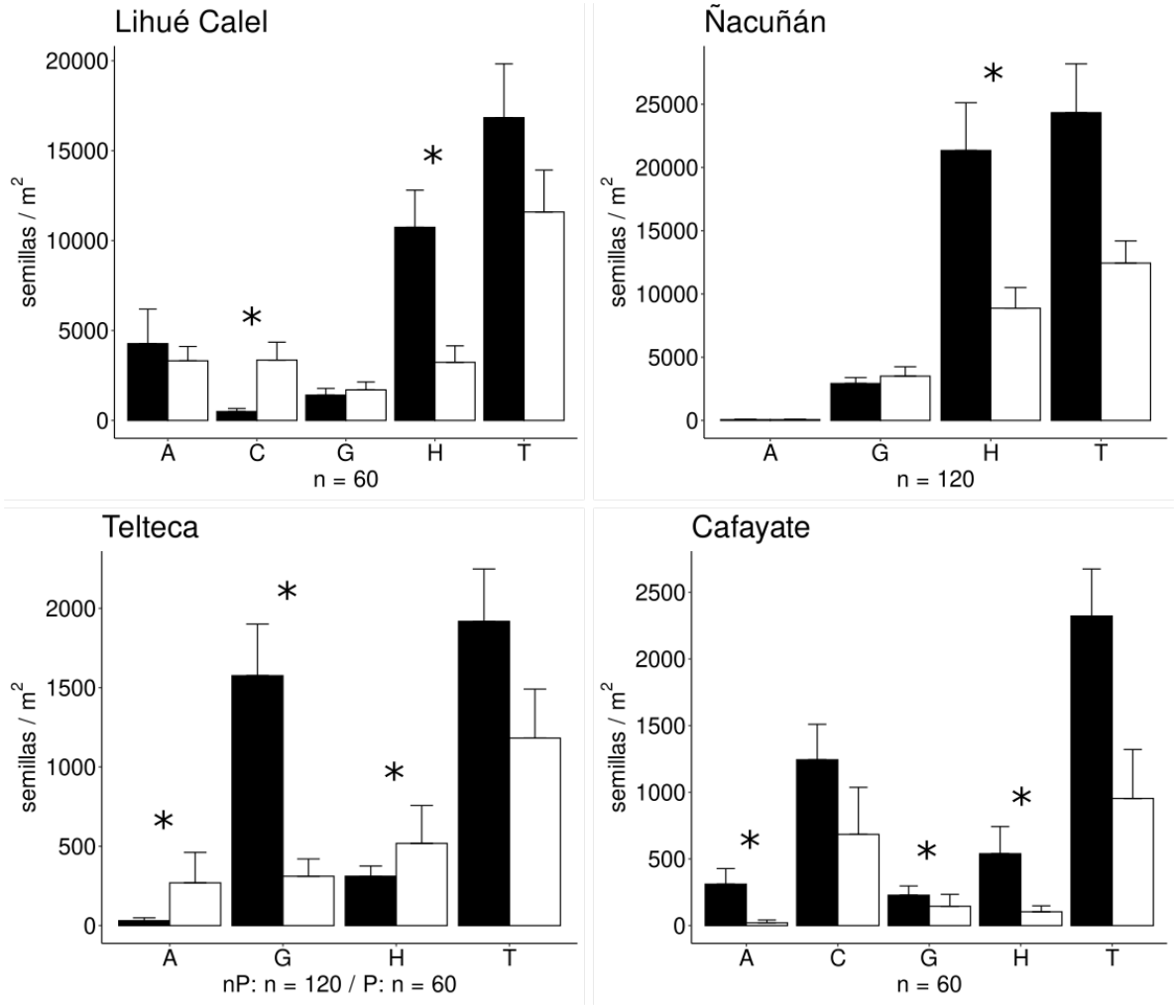

Figura 3.4. Abundancia promedio (+EE) de semillas de distintos grupos de plantas en el banco del suelo en sitios con pastoreo bajo o nulo (nP; barras negras) y pastoreados (P; barras blancas) en las cuatro localidades. A: arbustos, C: cactáceas, G: gramíneas, H: dicotiledóneas herbáceas, T: totales. *: $p < 0.05$, modelos lineales generalizados.

Diseño experimental

Los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas fueron muestreados durante febrero de 2016 siguiendo el protocolo de Morton & Davidson (1988), que consiste en la oferta de semillas en estaciones de alimentación y la identificación de las hormigas que manipulan y acarrean las semillas ofrecidas. Se utilizaron 40 estaciones de alimentación en lugar de las 80 del protocolo original dado que con este esfuerzo de muestreo se registra un alto porcentaje de la riqueza total de especies de hormigas acarreadoras de semillas en el Monte (Beaumont Fantozzi et al. 2011). En cada sitio de muestreo las 40 estaciones fueron dispuestas en una

grilla de 4 x 10 separadas por 5 m. Cada estación consistía de una caja de Petri de 10 cm de diámetro en la que se ofrecían semillas de *Setaria italica*, una gramínea comercial del mismo género y con características morfológicas similares a otras especies de gramíneas nativas del Monte cuyas semillas son consumidas por hormigas granívoras (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009b). Estas semillas fueron ofrecidas enteras y partidas en fragmentos de distintos tamaños, de manera que fueran fácilmente manipuladas por especies de diferente tamaño. Las estaciones de alimentación fueron inspeccionadas tres veces a lo largo de un día de muestreo (a las 07:00, 10:00 y 22:00 hs) y en cada ocasión se registraron durante 60 segundos las hormigas que manipulaban, cargaban o intentaban acarrear las semillas ofrecidas. Cuando no se podía reconocer la especie de hormiga durante la inspección se colectaron individuos para su posterior identificación en el laboratorio. Estos individuos fueron identificados al menor nivel taxonómico posible utilizando una colección de referencia, las claves presentes en Fernández (2003) y publicaciones sobre grupos específicos (Watkins 1976, Snelling & Longino 1992, Snelling 1995, Cuezzo 2000, Wilson 2003, Quirán et al. 2004, Mayhé-Nunes & Brandão 2005, Quirán 2005, Brandão & Mayhé-Nunes 2007, Wild 2007, Klingenberg & Brandão 2009, Cuezzo & Guerrero 2012, Pacheco & Mackay 2013, Johnson 2015).

Análisis estadísticos

Para cada sitio de muestreo se calcularon la diversidad, la riqueza de especies y la equitatividad del ensamble. La diversidad fue evaluada a través del índice de Shannon-Wiener (H'), usando como medida de abundancia relativa de cada especie *i* al número de estaciones de alimentación ocupadas en relación al número total de estaciones ocupadas por todas las especies, expresado como proporción (p_i). Se consideró que una estación de alimentación estaba ocupada cuando la especie fue registrada en al menos uno de los tres horarios de muestreo (Morton & Davison 1988). El registro de una especie en una estación de alimentación suele corresponder a la presencia de una colonia en las cercanías de ese lugar, si bien en especies con colonias numerosas las obreras pueden ocupar más de una estación. No obstante, se considera que el número de estaciones de alimentación ocupadas es la mejor medida posible de abundancia para este diseño de muestreo (Morton & Davidson 1988). Se construyeron curvas de rango-abundancia a partir de los valores de p_i usando las funciones provistas por los paquetes *BiodiversityR*, *sads* y *vegan* (Kindt & Coe 2005, Prado et al. 2018,

Oksanen et al. 2020). Cada curva de rango-abundancia se ajustó a una regresión lineal (correspondiente a una serie geométrica; Magurran 2004) y la pendiente fue usada como un estimador de la equitatividad (Magurran 2004, Kindt & Coe 2005); valores mayores de pendiente corresponden entonces a menores valores de equitatividad.

Las diferencias en diversidad, riqueza y equitatividad entre localidades y condiciones de pastoreo se evaluaron mediante modelos lineales generales y generalizados. Se utilizó una distribución normal para los valores de H' y equitatividad, corroborando los supuestos de normalidad y homocedasticidad, y una distribución Conway-Maxwell Poisson para la riqueza, debido a que el parámetro de dispersión resultó ser de 0.63 y esta distribución está recomendada para casos de subdispersión (Shmueli et al. 2005). Se utilizaron los paquetes *lme4* y *glmmTMB* (Bates et al. 2015, Brooks et al. 2017) del programa R y su interfaz RStudio (RStudio Team 2020, R Core Team 2021). Se realizaron comparaciones de a pares *a posteriori* utilizando el paquete *emmeans* (Lenth 2021).

Para estudiar la variabilidad entre sitios y condiciones de pastoreo dentro de cada localidad se realizó un análisis jerárquico de partición aditiva de la diversidad (Veech et al. 2002, Crist et al. 2003). El componente β se define como el número promedio de especies que están ausentes en un determinado sitio pero presentes en algún otro dentro de cada localidad (Crist 2009). La diversidad total (S_γ) es la suma de los componentes α y β:

$$S_\gamma = S_\alpha + S_\beta,$$

donde S_α es el promedio de la diversidad α de los sitios de la localidad y S_β es el promedio de diversidad β, que se calcula como:

$$S_\beta = 1/n \sum (S_\gamma - \alpha_i),$$

donde n es el número de sitios en la localidad (n = 4) y α_i es la riqueza de cada sitio. Este procedimiento se puede extender a múltiples escalas para un diseño de muestreo jerárquico con *j* = 1, 2, 3… *m* escalas de muestreo (Crist et al. 2003). Para cada escala de muestreo α_j representa la riqueza promedio entre las unidades a esa escala y el cálculo de su componente β_j es:

$$\beta_j = \alpha_{(j+1)} - \alpha_j$$

y la partición aditiva de la diversidad considerando el diseño jerárquico se plantea como:

$$\gamma = \alpha_1 + \Sigma (\beta_j).$$

En este diseño, γ representa la riqueza de especies de una localidad, α_1 la riqueza de cada sitio (la escala de muestreo más pequeña) y se calculan dos componentes que representan el recambio de especies entre sitios dentro de cada condición de pastoreo (β_1) y entre condiciones de pastoreo dentro de cada localidad (β_2). La significancia de los valores observados de los componentes de diversidad fue evaluada comparándolos con los esperados a partir de una distribución nula obtenida con un algoritmo de aleatorización (n = 999 permutaciones). Todos los análisis jerárquicos de partición aditiva de la diversidad se llevaron a cabo con la función "adipart" del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020).

Las variaciones en la composición de los ensambles estudiados se evaluaron con análisis multivariados. Se construyó una matriz con la frecuencia de ocurrencia de cada especie *i* en cada sitio, definida como la proporción de estaciones de alimentación ocupadas sobre el total de 40 estaciones (n_i). A esta matriz se le aplicó una transformación de Hellinger con el objetivo de disminuir la variabilidad multivariada entre los grupos evaluados y las similitudes fueron evaluadas mediante distancia euclidiana (Palacio et al. 2020). Se comparó la composición de los ensambles entre localidades y condiciones de pastoreo con un Análisis Multivariado Permutacional de la Varianza (PERMANOVA; Anderson 2001). Como este análisis evalúa los cambios en la ubicación de los centroides multivariados bajo el supuesto de homogeneidad en la dispersión multivariada entre grupos, los efectos de ubicación y dispersión pueden confundirse (Warton et al. 2012), por lo que junto con el PERMANOVA se realizó un Análisis Multivariado Permutacional de Homogeneidad de Varianza (PERMDISP), que evalúa las diferencias en la dispersión multivariada entre los grupos definidos en el PERMANOVA (Anderson et al. 2006, Anderson 2017). Ambos análisis se realizaron con las funciones "adonis" y "permutest" del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020). Cuando las diferencias entre los grupos definidos por el PERMANOVA resultaron significativas se realizaron pruebas de comparaciones de a pares, corrigiendo el alfa mediante el cálculo de la *False Discovery Rate* (FDR) para pruebas múltiples (García 2004). El porcentaje de variación explicado por los factores incluidos en el PERMANOVA (localidad y condición de pastoreo) se estimó a través de un análisis de partición de la diversidad beta a partir de la matriz de distancia euclidiana, usando la función "varpart" del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020). Los análisis fueron complementados con un Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS), que permite examinarlos gráficamente. Con esta técnica se puede representar la posición de los sitios en el espacio multivariado utilizando muy pocas dimensiones (por lo general dos). El grado de distorsión entre el ordenamiento original y el

de los nuevos ejes se evalúa a través de la medición del estrés (*stress*), considerando que la representación es excelente cuando el estrés es menor a 0.05, buena cuando es menor a 0.2 y pobre cuando es mayor a 0.3 (Oksanen et al. 2020, Palacio et al. 2020). Para el ordenamiento original se utilizó la distancia euclidiana con transformación previa de Hellinger de la matriz y se usó un modelo "local" que utiliza regresiones independientes para cada sitio (Sibson 1972, Oksanen et al. 2020).

Resultados

Ensambles de hormigas acarreadoras de semillas

En las 1920 observaciones realizadas (teniendo en cuenta los tres horarios de muestreo de cada una de las 640 estaciones) se identificaron 44 especies de hormigas pertenecientes a 14 géneros (Tabla 3.2). De las 44 especies, 26 pertenecen a la subfamilia *Myrmicinae*, 12 a *Dolichoderinae*, 4 a *Formicinae* y 2 a *Dorylinae*. En Lihué Calel se identificaron 29 especies, todas ellas presentes en los sitios pastoreados y 18 en los no pastoreados. Cuatro especies (*Neivamyrmex planidorsus*, *Pogonomyrmex naegelli*, *Solenopsis basalis* y *Solenopsis nigella*) se registraron únicamente en esta localidad. En Ñacuñán se registró un total de 29 especies, 27 en los sitios pastoreados y 18 en los no pastoreados; 3 especies fueron registradas solamente en esta localidad (*Neivamyrmex leonardi*, *Pheidole triconstricta* y *Pogonomyrmex inermis*). En Telteca se identificaron 14 especies, 12 en los sitios pastoreados y 10 en los de pastoreo bajo o nulo, mientras que 3 especies solo se encontraron en esa localidad (*Forelius albiventris*, *Forelius chalybaeus* y *Pogonomyrmex mendozanus*). Por último, en Cafayate se registraron 21 especies, de las cuales 18 estaban presentes en los sitios pastoreados y 15 en los de pastoreo bajo o nulo. Esta localidad contó con 7 especies que solamente se registraron allí (*Camponotus leydigi*, *Camponotus mus*, *Dorymyrmex breviscapis*, *Dorymyrmex pyramicus*, *Pogonomyrmex laticeps*, *Pogonomyrmex rastratus* y *Solenopsis* sp. 1).

Del total de 44 especies identificadas, 40 se hallaron en los sitios pastoreados y 13 de ellas se observaron únicamente en esos sitios (*Brachymyrmex patagonicus*, *Camponotus leydigi*, *Dorymyrmex breviscapis*, *Dorymyrmex bruchi* var. *ebeninus*, *Dorymyrmex caretei*, *Dorymyrmex spurius*, *Neivamyrmex leonardi*, *Neivamyrmex planidorsus*, *Pheidole triconstricta*, *Pogonomyrmex rastratus*, *Solenopsis gensterblumi*, *Solenopsis nigella* y *Trachymyrmex iheringi*). En los sitios con pastoreo bajo o nulo se registraron 31 especies;

4 de esas especies solo se registraron en esos sitios (*Camponotus mus*, *Forelius albiventris*, *Pogonomyrmex inermis* y *Pogonomyrmex laticeps*).

Tabla 3.2. Frecuencia de ocurrencia de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados (P) y con pastoreo bajo o nulo (NP) de cuatro localidades del desierto del Monte. Los valores corresponden a la proporción de las estaciones de alimentación ocupadas por la especie en cada sitio sobre un total de 40 estaciones (n_i). También se indica la riqueza de especies observada para cada sitio. a: especie no identificada del grupo de especies *Solenopsis geminata*; b: especie no identificada del grupo de especies *Solenopsis saevissima*.

Localidad	Lihué Calel				Ñacuñán				Telteca				Cafayate			
Condición	P	P	NP	NP	P	P	NP	NP	P	P	NP	NP	P	P	NP	NP
Sitio	Lp1	Lp2	Ln1	Ln2	Ñp1	Ñp2	Ñn1	Ñn2	Tp1	Tp2	Tn1	Tn2	Cp1	Cp2	Cn1	Cn2
Riqueza de especies	18	25	11	14	19	16	15	13	12	8	9	7	17	11	14	14
Acromyrmex lobicornis	0.05	0.03	0	0.05	0.05	0.15	0.08	0.08	0	0	0	0	0.48	0.08	0.03	0.18
Amoimyrmex striatus	0.10	0.15	0.10	0.03	0.03	0	0.03	0	0	0	0	0	0.05	0	0.10	0.23
Brachymyrmex patagonicus	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0
Camponotus leydigi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0
Camponotus mus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0
Camponotus punctulatus	0.05	0	0.03	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0
Crematogaster quadriformis	0.23	0.03	0.03	0.30	0	0	0.13	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyphomyrmex transversus	0	0	0	0	0.08	0	0.10	0.10	0.03	0	0	0.13	0	0	0	0
Dorymyrmex breviscapis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0
Dorymyrmex bruchi var. ebenina	0	0.05	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dorymyrmex carettei	0	0.05	0	0	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0
Dorymyrmex ensifer	0.03	0	0	0.05	0.28	0.03	0.35	0	0.33	0.30	0.15	0.15	0.18	0.10	0.05	0.10
Dorymyrmex exsanguis	0.03	0.03	0	0.05	0.05	0	0.03	0	0.25	0.48	0.48	0.35	0.38	0.10	0.33	0.60
Dorymyrmex flavescens	0.05	0.15	0.03	0.35	0.03	0.08	0	0.08	0.03	0.13	0	0	0.13	0	0.05	0.08
Dorymyrmex morenoi	0	0.13	0	0	0	0.03	0	0.05	0.03	0	0	0	0	0	0	0
Dorymyrmex pyramicus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.33	0.08	0.25	0.18
Dorymyrmex spurius	0	0.05	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dorymyrmex wolffhuegeli	0	0.05	0.03	0	0.05	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 3.2. Continuación

Forelius albiventris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0
Forelius chalybaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.03	0.10	0	0	0	0	0
Kalathomyrmex emeryi	0	0.03	0	0	0	0.03	0	0.03	0.10	0	0	0	0	0	0.03	0.05
Neivamyrmex leonardi	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Neivamyrmex planidorsus	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pheidole aberrans	0.08	0	0	0	0.08	0.05	0.45	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
Pheidole bergi	0.70	0.88	0.75	0.28	0.65	0.78	0.85	0.80	0	0	0	0	0.53	0.30	0.15	0.15
Pheidole pampana	0.55	0.28	0.38	0.08	0.20	0.08	0.08	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0
Pheidole radoszkowskii	0.10	0.05	0	0.03	0	0	0.23	0.45	0.33	0.23	0.23	0.35	0.08	0	0.05	0.03
Pheidole rudigenis	0.03	0.05	0.08	0.05	0.03	0	0.13	0.03	0.03	0	0	0	0	0	0	0
Pheidole spininodis	0.28	0.03	0.03	0	0.03	0.08	0	0	0	0	0	0	0.68	0.13	0.33	0.25
Pheidole triconstricta	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pheidole sp.	0.03	0.05	0	0.18	0.25	0.10	0.10	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex inermis	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex laticeps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.18
Pogonomyrmex mendozanus	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0.05	0.45	0.50	0.60	0	0	0	0
Pogonomyrmex naegelli	0.03	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex rastratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.08	0	0
Solenopsis sp. 1 [(a)]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.53	0.93	0.93	1
Solenopsis basalis	0	0.18	0	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solenopsis gensterblumi	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solenopsis sp. 2 [(b)]	0.55	0.13	0.40	0.23	0.03	0	0	0	0.58	0.20	0.10	0.05	0.13	0.43	0.55	0.43
Solenopsis nigella	0.03	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solenopsis parva	0.33	0.53	0	0.68	0.50	0.38	0.25	0.53	0.98	0.98	0.98	0.95	0.53	0.28	0.10	0.03
Solenopsis photophila	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0
Trachymyrmex iheringi	0	0.03	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Diversidad de los ensambles

Los valores de diversidad estimados con el índice de Shannon-Wiener fueron similares entre los sitios pastoreados y los sitios con pastoreo bajo o nulo, y se observó una fuerte tendencia

(p = 0.05) a menores valores de diversidad en Telteca con respecto a las otras tres localidades (Tabla 3.3, Fig. 3.5).

Se registró una interacción significativa entre la condición de pastoreo y la localidad para los valores de riqueza (Tabla 3.3). En los sitios pastoreados de Lihué Calel y Ñacuñán se observaron los mayores valores de riqueza de especies, en los sitios pastoreados y no pastoreados de Telteca se registraron los valores más bajos, mientras que en los sitios restantes se obtuvieron valores intermedios (Fig. 3.6). La riqueza no difirió entre los sitios pastoreados y los sitios con pastoreo bajo o nulo en tres de las cuatro localidades; solamente en Lihué Calel la riqueza fue significativamente mayor en el sitio pastoreado que en el no pastoreado (Fig. 3.6).

Tabla 3.3. Diferencias en la diversidad (H'), la riqueza (S) y la equitatividad (Eq) de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados y con pastoreo bajo o nulo en las cuatro localidades, evaluadas mediante modelos lineales generales y generalizados. Se muestra el valor del estimador (F o X^2), los grados de libertad (gl) y la significancia para cada factor (condición de pastoreo y localidad) y su interacción.

	Condición			Localidad			Condición*Localidad		
	F / X^2	gl	p	F / X^2	gl	p	F / X^2	gl	p
H'	1.52	1, 8	0.25	3.75	3, 8	0.06	1.15	3, 8	0.39
S	13.68	1, 7	<0.01	39.49	3, 7	<0.01	8.45	3, 7	0.04
Eq	0.53	1, 8	0.48	1.59	3, 8	0.26	1.65	3, 8	0.25

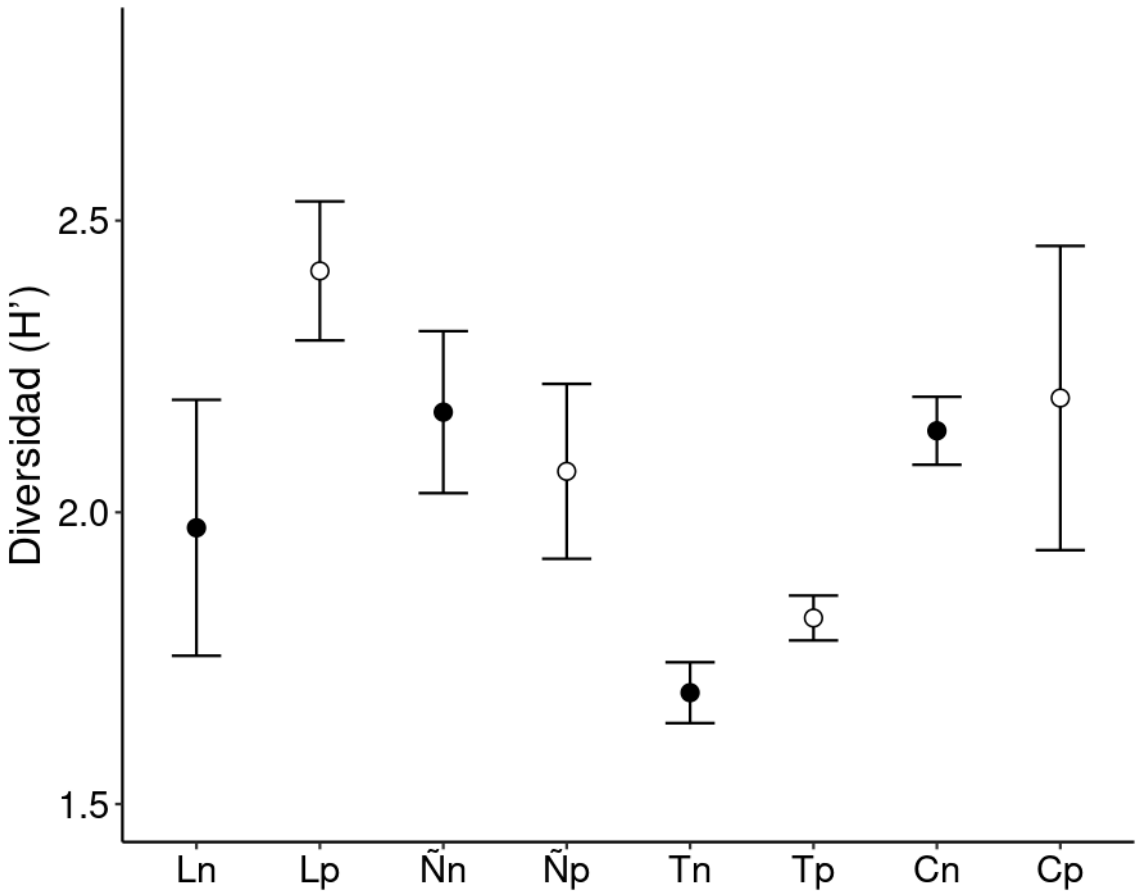

Figura 3.5. Diversidad promedio (±EE) de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios con pastoreo bajo o nulo (círculos negros) y pastoreados (círculos blancos) en las cuatro localidades: Lihué Calel (L), Ñacuñán (Ñ), Telteca (T) y Cafayate (C).

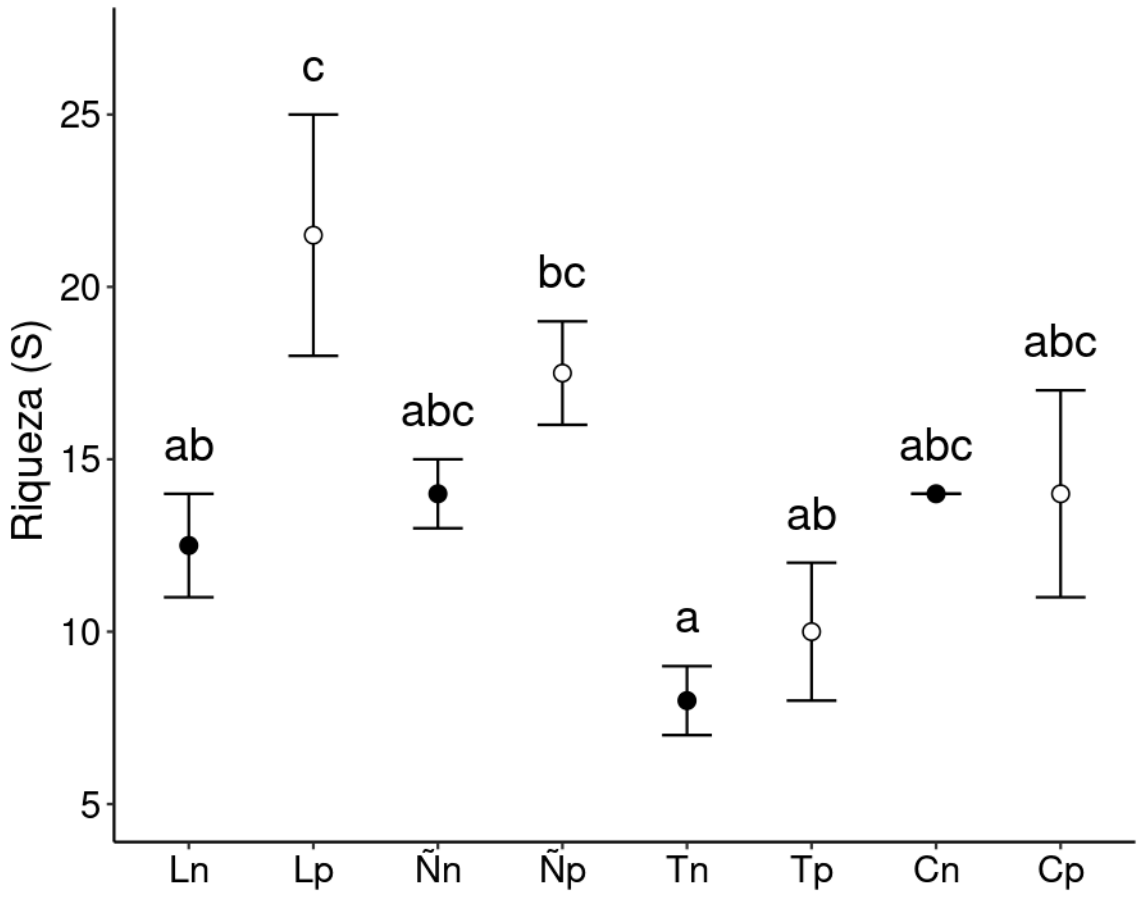

Figura 3.6. Riqueza promedio (±EE) de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios con pastoreo bajo o nulo (círculos negros) y pastoreados (círculos blancos) en las cuatro localidades: Lihué Calel (L), Ñacuñán (Ñ), Telteca (T) y Cafayate (C). Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$, comparaciones de a pares *a posteriori*).

Las curvas de rango-abundancia no mostraron diferencias apreciables entre los sitios pastoreados y los sitios con pastoreo bajo o nulo en ninguna de las cuatro localidades (Fig. 3.7). En cuanto a las diferencias entre localidades, en Lihué Calel y en Ñacuñán se registró una mayor cantidad de especies raras que en Telteca y Cafayate. Los valores de equitatividad estimados a partir de las pendientes de las curvas de rango-abundancia fueron similares entre los sitios pastoreados y los sitios con pastoreo bajo o nulo, y se observó una tendencia ($p = 0.06$) a menores valores de equitatividad en Telteca con respecto a las otras tres localidades (Tabla 3.3, Fig. 3.8).

En las cuatro localidades se observó el mismo patrón general de partición de la diversidad en sus componentes α y β: la diversidad α observada siempre fue significativamente mayor a la esperada, mientras que las tasas de recambio de especies, tanto entre sitios dentro de cada condición de pastoreo como entre condiciones dentro de cada localidad (β_1 y β_2, respectivamente), fueron siempre menores a las esperadas, en muchos de los casos significativamente (Tabla 3.4). Estos resultados sugieren que las diferencias en la diversidad entre sitios y condiciones son poco importantes en comparación con los valores observados de diversidad local (i.e., diversidad α).

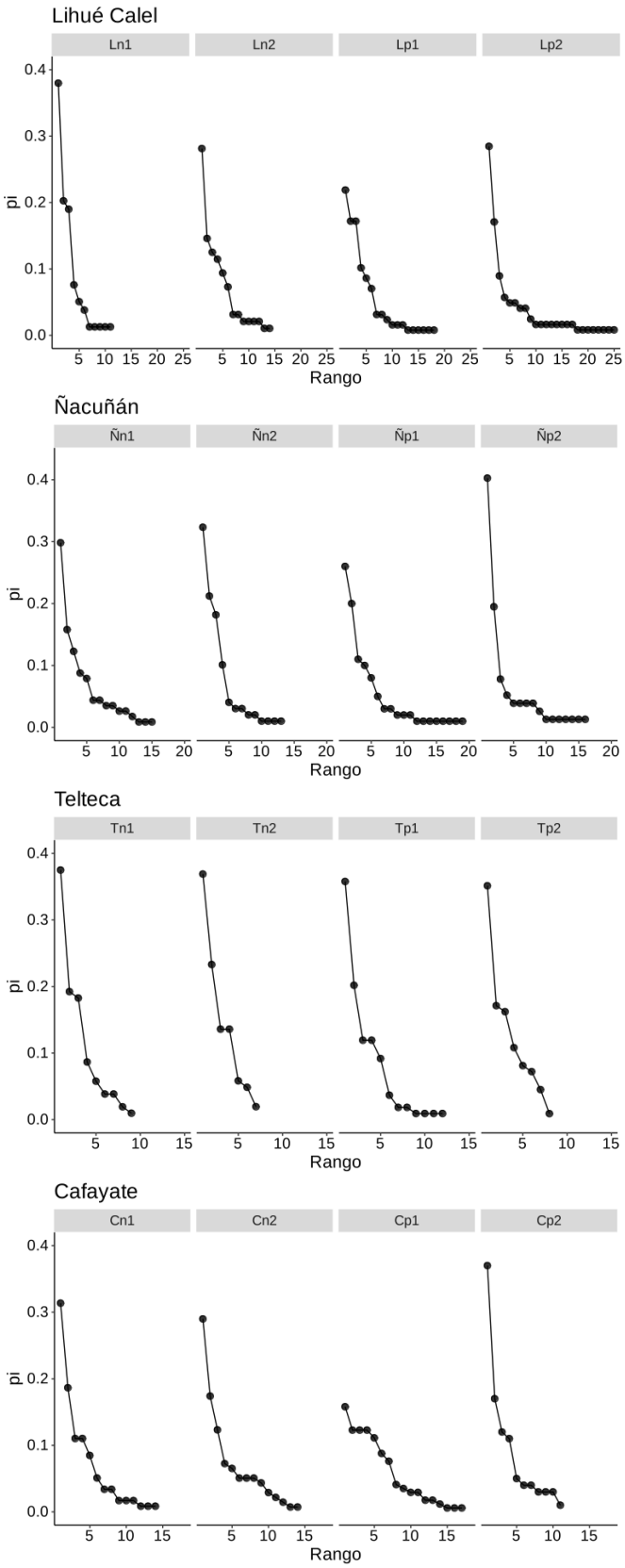

Figura 3.7. Curvas de rango-abundancia de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados (p) y con pastoreo bajo o nulo (n) en las cuatro localidades.

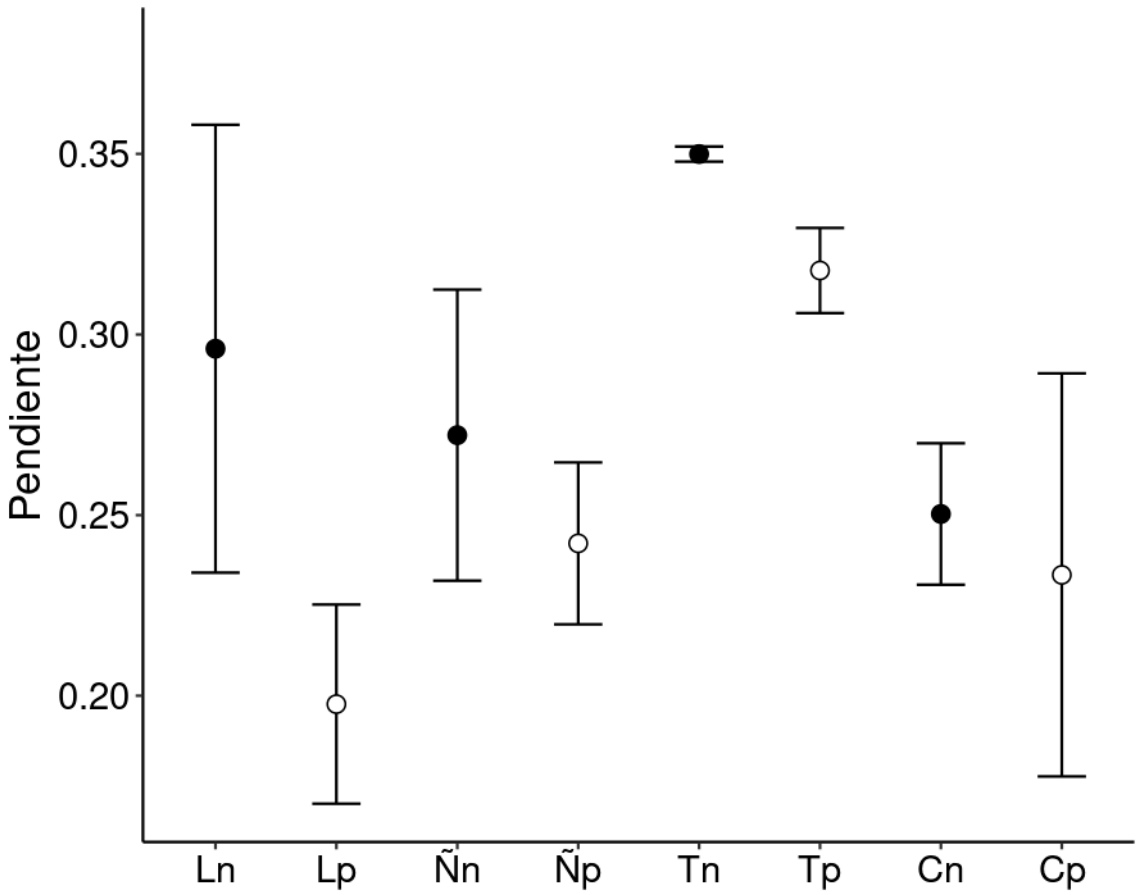

Figura 3.8. Valores promedio (±EE) de las pendientes de las curvas de rango-abundancia de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios con pastoreo bajo o nulo (círculos negros) y pastoreados (círculos blancos) en las cuatro localidades: Lihué Calel (L), Ñacuñán (Ñ), Telteca (T) y Cafayate (C). Los valores son utilizados como un estimador de la equitatividad: pendientes mayores corresponden a menores valores de equitatividad.

Tabla 3.4. Resultados del análisis jerárquico de partición aditiva de la diversidad de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados y con pastoreo bajo o nulo en las cuatro localidades. Se muestran la riqueza de especies total de la localidad (γ), los valores promedio observados y esperados de riqueza en los sitios (α), los valores observados y esperados de recambio de especies entre sitios dentro de cada condición de pastoreo (β_1) y de recambio de especies entre condiciones de pastoreo dentro de cada localidad (β_2), con su correspondiente significancia.

		α			β_1			β_2		
	γ	Obs	Esp	p	Obs	Esp	p	Obs	Esp	p
Lihué Calel	29	17.0	13.25	<0.01	6.5	7.69	0.17	5.5	8.06	<0.01
Ñacuñán	29	15.5	12.63	<0.01	6.5	7.98	0.11	7.0	8.39	0.24
Telteca	14	9.0	6.83	<0.01	2.0	3.69	<0.01	3.0	3.48	0.72
Cafayate	21	14.0	10.59	<0.01	2.5	5.57	<0.01	4.5	4.83	0.94

Composición de los ensambles

La variabilidad en la composición de especies de los sitios de muestreo estuvo estructurada fundamentalmente en función de la localidad a la que pertenecen y no por la condición de pastoreo (Fig. 3.9). Los resultados del PERMANOVA indicaron que la composición específica fue diferente entre localidades ($F_{3,15} = 8.71$, $p = 0.001$) pero no entre condiciones ($F_{1,15} = 1.12$, $p = 0.29$). La dispersión multivariada entre localidades evaluada con el PERMDISP resultó homogénea ($F_{3,12} = 2.85$, $p = 0.08$), por lo que las diferencias encontradas en el PERMANOVA corresponden a diferencias en la ubicación de los centroides y no en su dispersión. Las pruebas de comparaciones de a pares mostraron que la composición de los ensambles de cada localidad fue distinta a la del resto de las localidades (Tabla 3.5); cada una tiene una composición característica que la diferencia del resto. Finalmente, el análisis de

partición de la diversidad beta reveló que ésta estuvo explicada en un 65% por las diferencias entre localidades y en un 0.004% por las diferencias entre condiciones de pastoreo, mientras que la varianza residual (no explicada por ninguno de estos dos factores) fue del 39%. Estos resultados refuerzan que las diferencias en la composición de los ensambles de hormigas que acarrean semillas se estructuran principalmente por la localidad a la que pertenecen y no por la actividad ganadera en los sitios.

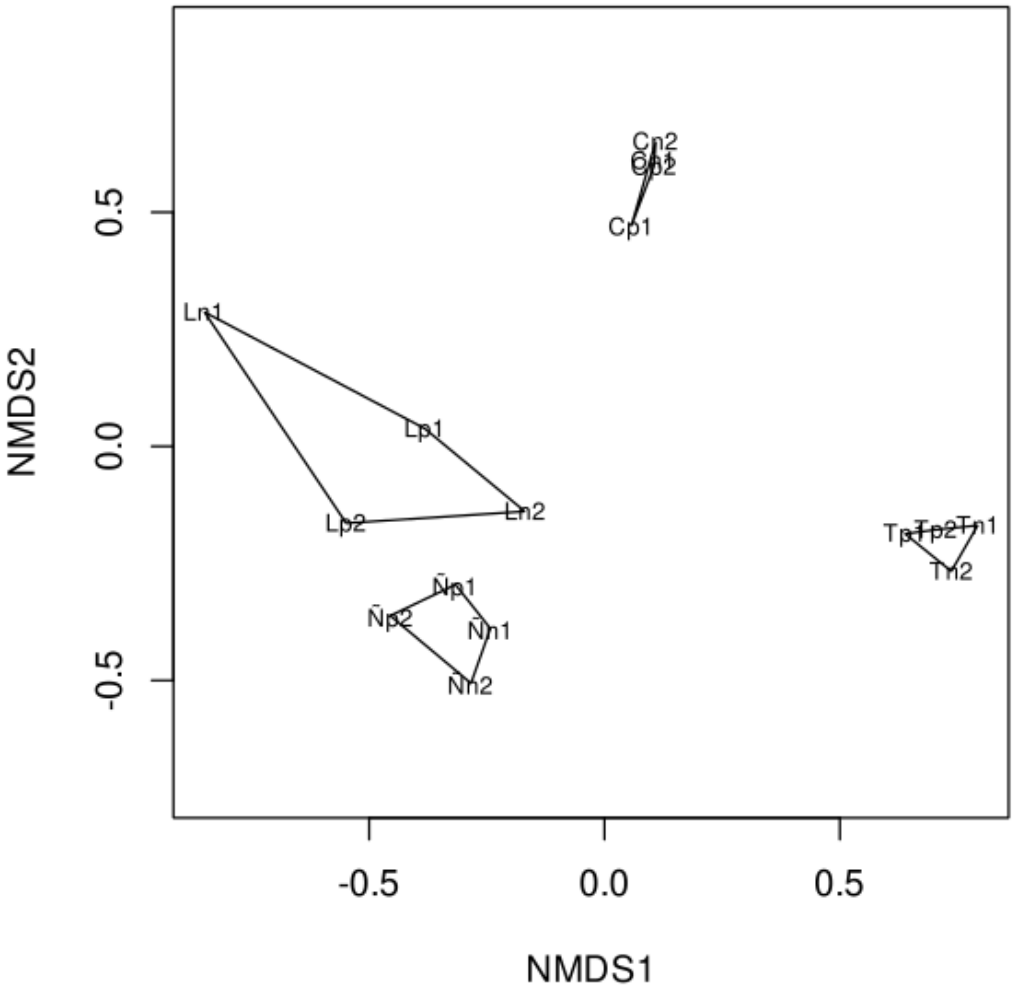

Figura 3.9. Resultado del Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS) realizado a partir de las frecuencias de ocurrencia de especies de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados (p) y con pastoreo bajo o nulo (n) en las localidades de Lihué Calel (L), Ñacuñán (Ñ), Telteca (T) y Cafayate (C). Se muestra el ordenamiento de los sitios en los dos ejes del análisis, cuyo estrés asociado fue de 0.04.

Tabla 3.5. Comparaciones de a pares realizadas *a posteriori* del Análisis Multivariado Permutacional de la Varianza (PERMANOVA) basado en las diferencias en la composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en sitios pastoreados y con pastoreo bajo o nulo en las cuatro localidades. Se muestra la significancia de cada comparación luego de corregir el alfa mediante el cálculo de la *False Discovery Rate* (FDR).

Localidades	p
Lihué Calel vs Ñacuñán	0.03
Lihué Calel vs Telteca	0.02
Lihué Calel vs Cafayate	0.04
Ñacuñán vs Telteca	0.02
Ñacuñán vs Cafayate	0.03
Telteca vs Cafayate	0.02

Discusión

Las diferencias en la diversidad y composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas fueron más importantes entre las cuatro localidades estudiadas en el Monte (sur, central y norte) que al considerar el efecto del pastoreo en cada una de ellas. La diversidad de los ensambles no varió entre sitios con condiciones de pastoreo contrastantes, pero sí se observaron diferencias entre localidades. En cuanto a la riqueza de especies, se observaron diferencias entre las condiciones de pastoreo solamente en una de las cuatro localidades. La equitatividad no difirió entre condiciones de pastoreo ni entre localidades, aunque en dos de las localidades (Lihué Calel y Ñacuñán) se registró un mayor número de especies raras. Para cada localidad, las diferencias en la diversidad entre sitios y condiciones (diversidad β_1 y β_2) fueron menos importantes que los valores observados de diversidad local (diversidad α). Finalmente, al analizar la composición de especies se observó que las localidades poseen

ensambles característicos que se diferencian de los de las otras localidades y no se encontraron diferencias entre sitios con distinta intensidad de pastoreo doméstico.

Los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas relevados incluyeron una diversidad de géneros que no necesariamente son asociados con especies de hormigas granívoras especialistas, coincidiendo con lo observado previamente en el desierto del Monte y en zonas áridas de Chile (Medel & Vázquez 1994, Marone et al. 2000). Entre ellas, se destacaron algunas especies usualmente consideradas generalistas u oportunistas de los géneros *Dorymyrmex*, *Pheidole* y *Solenopsis*, e incluso cultivadoras de hongos como las de los géneros *Acromyrmex*, *Amoimyrmex*, *Kalathomyrmex* y *Trachymyrmex*. Por el contrario, especies consideradas granívoras especialistas como las de los géneros *Pogonomyrmex* y algunas del género *Pheidole* estuvieron relativamente menos representadas. Esto contrasta con lo observado en otras zonas áridas y semiáridas del mundo, donde los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas están dominados por especies granívoras especialistas (Davidson 1977, Andersen 1982, Morton & Davidson 1988). Cabe destacar que al momento de sacar este tipo de conclusiones es importante conocer la ecología trófica de las especies y cuánto dependen de las semillas como recurso alimenticio. Por ejemplo, *Pheidole bergi* fue una de las especies con mayor frecuencia en varias localidades y, como otras especies del género *Pheidole*, se la podría haber considerado como granívora especialista. Sin embargo, estudios de su dieta mostraron que es una especie oportunista que se alimenta mayormente de insectos y cuyo consumo de semillas es relativamente bajo (Pirk et al. 2009b, Vullo 2019). En cambio, *Pheidole spininodis*, una especie simpátrica con *P. bergi*, tiene una dieta constituida mayormente por semillas, en particular de gramíneas (Pirk et al. 2009b, Vullo 2019). Es preciso, por lo tanto, ser cautos a la hora de inferir los hábitos alimenticios y la dependencia de las especies de hormigas por las semillas únicamente a partir de estudios que utilicen cebos de semillas.

En cuanto a la diversidad, la riqueza de especies registrada en las localidades estudiadas fue similar a la encontrada en trabajos previos en esta región y mayor a la observada en otros ecosistemas áridos y semiáridos del mundo relevados con protocolos similares al utilizado en este estudio (Andersen 1982, Morton & Davidson 1988, Medel & Vazquez 1994, Beaumont-Fantozzi et al. datos no publicados). Estos resultados confirman que los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas presentes en el desierto del Monte son diversos y que la

granivoría por hormigas es un proceso ecológico relevante a diferencia de lo que se creía tiempo atrás (e.g., Mares et al. 1977, Mares & Rosenzweig 1978; ver Marone et al. 2000). Debido a que en el Monte se ha reportado una reducción en la abundancia de semillas en ambientes sujetos a pastoreo por ganado (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020), se esperaba encontrar una menor diversidad de los ensambles en sitios con mayor intensidad de pastoreo. Sin embargo, los patrones de diversidad y riqueza de especies observados variaron entre localidades, pero prácticamente no mostraron diferencias relacionadas con la condición de pastoreo. Solamente en Lihué Calel la riqueza fue diferente entre condiciones de pastoreo aunque, contrariamente a lo esperado, se registró un mayor número de especies en los sitios pastoreados. La diversidad y la equitatividad de los ensambles no variaron entre los sitios con y sin pastoreo en ninguna de las localidades. Resultados similares fueron reportados por Kerley & Whitford (2000) entre sitios pastoreados y no pastoreados en el desierto de Chihuahua (EE.UU.). Estudios realizados en el desierto del Monte y en otras regiones áridas y semiáridas, pero que evaluaron la comunidad de hormigas en su totalidad, tampoco encontraron diferencias en la riqueza entre sitios con distinta intensidad ganadera (Bestelmeyer & Wiens 2001, Nash et al. 2004, Yates & Andrew 2011, Claver et al. 2014), aunque en algunos casos la riqueza en sitios pastoreados fue mayor que en sitios no pastoreados (Fergnani et al. 2010), tal como se observó en Lihué Calel.

En los ecosistemas áridos y semiáridos, factores naturales como largos períodos de sequía y baja disponibilidad de recursos pueden actuar como filtros de extinción climática (*climatic extinction filters*) de manera similar a los cambios ambientales producidos por el pastoreo (i.e., desertificación, disminución de recursos). Además, niveles de pastoreo leve o moderado suelen asociarse con ambientes más abiertos (con menor vegetación leñosa) y con mayor riqueza de especies, probablemente debido a que estos ambientes son propicios para muchas especies de hormigas termófilas (Hoffman 2010). En el desierto del Monte la carga ganadera y sus efectos directos sobre la vegetación no siempre son extremos ni espacialmente homogéneos, sino que se concentran en sitios específicos como las aguadas o corrales, mientras que los sitios más alejados mantienen una carga leve o moderada y disturbios de menor magnitud (Bisigato et al. 2009, Goirán et al. 2012). Las hormigas que habitan estos ambientes podrían estar adaptadas a estas condiciones y las comunidades podrían estar compuestas principalmente por especies resilientes que no necesariamente responden a los cambios ambientales asociados al pastoreo (Bestelmeyer & Wiens 2001, Franklin 2012). Por consiguiente, las similitudes entre los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas

podrían deberse a que están compuestos mayormente por especies generalistas u oportunistas que no dependen estrictamente de las semillas y podrían no verse afectadas por la disminución de este recurso en los sitios pastoreados. Esto, sin embargo, no implica que las especies granívoras especialistas no se vean afectadas por el pastoreo. De hecho, estudios previos en hormigas del género *Pogonomyrmex* indican que en sitios pastoreados estas hormigas reducen el ingreso de alimento a la colonia y sufren reducciones numéricas (Pol et. al. 2017, 2022). Estas respuestas especie-específicas son difíciles de registrar en estudios que evalúan el ensamble completo.

Cuando se analizó la partición de la diversidad, la baja tasa de recambio de especies entre sitios y condiciones de pastoreo con respecto a la diversidad local sugiere que las diferencias en la composición de los ensambles entre sitios no son relevantes (incluso entre sitios pastoreados y no pastoreados) y que, en general, los sitios comparten la mayoría de las especies presentes en cada localidad. En zonas áridas y semiáridas de México también se observó que la actividad ganadera no influye directamente sobre la tasa de recambio de especies (Franklin 2012). En este tipo de análisis de partición aditiva de la diversidad, valores más altos de riqueza a menor escala indicarían que las especies están poco expuestas a filtros ambientales (como la limitación de recursos), lo que se reflejaría en pocas diferencias entre ensambles y en tasas de recambio de especies menores a las esperadas por azar (Crist et al. 2003). Los valores altos de riqueza a escala local sugieren que un mayor número de especies se establecieron exitosamente en la región y que las especies establecidas tienen una mayor tasa de persistencia en el ambiente (Andersen 2008). En comunidades de hormigas, esto podría estar relacionado con ciertos rasgos biológicos y ecológicos que les permiten sobrellevar condiciones ambientales adversas. En ese sentido, el comportamiento social y la modularidad de las colonias podrían conferirles niveles altos de persistencia una vez superada la fase de establecimiento de la colonia (Andersen 2008). Además, la agregación espacial de las especies dominantes evitaría la monopolización de los recursos, dejando lugar a bajas densidades de especies subordinadas (Andersen 2008). Estos son algunos aspectos que sería interesante estudiar a futuro en algunas de las especies que componen los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en el desierto del Monte.

A diferencia de la baja tasa de recambio de especies entre sitios observada dentro de cada localidad, los ensambles se diferenciaron marcadamente entre las localidades. En efecto, un resultado destacable de este estudio es que las diferencias en la composición y la tasa de recambio de especies en estos ensambles son más importantes entre localidades que al

considerar el efecto del pastoreo en cada una de ellas. Algo similar se encontró en ecosistemas áridos y semiáridos de Irán, donde la tasa de recambio de especies de los ensambles de hormigas fue mayor a escala regional que a escala local, lo que se explicaría mayormente por diferencias regionales en variables ambientales como precipitaciones y temperatura (Paknia & Pfeiffer 2011a, 2014). En general, características del hábitat como la textura del suelo, la vegetación a escala de sitio y las variaciones en las condiciones ambientales influyen directa e indirectamente en la estructura de los ensambles de hormigas en ecosistemas áridos y semiáridos (Bestelmeyer & Wiens 2001, Gibb et al. 2019, Uhey et al. 2020). Aunque en este trabajo no se midieron variables climáticas, los valores históricos de precipitación anual varían entre las localidades y, por ejemplo, Telteca y Lihué Calel se acercan a los extremos de precipitación en el Monte; posiblemente, este contraste influya en la composición de los ensambles de hormigas de estas localidades. Ñacuñán y Lihué Calel son climáticamente más similares entre sí (temperaturas más bajas y mayor precipitación) que con Telteca y Cafayate, lo que podría explicar que ambas localidades compartan un mayor número de especies. A pesar de la relativa homogeneidad en la composición de la vegetación característica del Monte (como la dominancia de arbustos del género *Larrea*), a escala regional se observan variaciones latitudinales en la estructura de la vegetación como es la ausencia del estrato arbóreo en el Monte austral (Oyarzábal et al. 2018). Otro factor que podría explicar las diferencias en la composición de los ensambles entre localidades es la distancia geográfica, ya que las hormigas presentan una limitada capacidad de dispersión que se produce en un único momento durante su ciclo de vida: la dispersión de las reinas luego del vuelo nupcial (Cole & Wiernasz 2002). Esta relación entre la disimilitud de los ensambles a escala regional y las distancias geográficas ya ha sido documentada en diferentes ambientes (Bestelmeyer & Wiens 2001, Vasconcelos et al. 2010, Paknia & Pfeiffer 2011b). Por lo tanto, el recambio de especies entre localidades que estructura la composición del ensamble a escala regional seguramente responda a diferencias en características ambientales entre localidades y a la distancia geográfica entre ellas, las cuales serían más relevantes que el disturbio ocasionado por el pastoreo.

En conclusión, la diversidad y composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas del Monte parece estar determinada principalmente por las condiciones propias de cada localidad y no por el efecto del pastoreo. Las variaciones observadas en la composición de los ensambles posiblemente estén explicadas por las características propias de cada localidad a lo largo del gradiente latitudinal estudiado. La dominancia y resiliencia de las

especies generalistas que componen estos ensambles podrían estar enmascarando el efecto del pastoreo sobre las especies especialistas. Aunque la actividad ganadera no esté afectando directamente a la composición y diversidad de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en al menos tres de las cuatro localidades estudiadas, no puede descartarse aquel efecto especie-específico. De ser así, las diferencias en la composición de los ensambles entre localidades refuerzan la importancia de generalizar los esfuerzos de conservación a toda la extensión del Monte.

CAPÍTULO 4

Flexibilidad en la dieta de tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en el Monte central: efectos del pastoreo y de variaciones naturales en la disponibilidad de semillas

CAPÍTULO 4

Flexibilidad en la dieta de tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en el Monte central: efectos del pastoreo y de variaciones naturales en la disponibilidad de semillas

Resumen

El estudio de la dieta y su relación con los recursos permite evaluar cómo especies que difieren en su grado de flexibilidad ecológica responden a variaciones naturales y antrópicas que afectan la disponibilidad de alimento. En el Monte central, las variaciones en las precipitaciones y el pastoreo afectan la abundancia y disponibilidad de las semillas de gramíneas, el alimento más consumido y preferido por las hormigas granívoras *Pogonomyrmex mendozanus*, *P. inermis* y *P. rastratus*. Se estudió la dieta de estas especies en algarrobales pastoreados y no pastoreados durante cuatro temporadas, coincidiendo con un periodo durante el cual la abundancia de semillas de gramíneas disminuyó naturalmente en el área de estudio. Se esperaba que las hormigas modificaran su dieta en los sitios pastoreados y que las respuestas difirieran entre especies según su flexibilidad ecológica. Las tres especies presentaron una dieta mayormente granívora que no varió entre condiciones de pastoreo durante las cuatro temporadas de estudio. No obstante, se registraron diferencias en la dieta entre especies: *P. inermis* y *P. rastratus* mostraron una dieta más estrecha, constituida principalmente por semillas de gramíneas, mientras que *P. mendozanus* presentó una dieta más amplia que incluyó mayores proporciones de otros ítems y de semillas de arbustos cuando disminuyó la abundancia de semillas de gramíneas. En contextos de escasez de recursos, esta flexibilidad en la dieta podría representar una ventaja en comparación con una dieta graminívora más estricta.

Introducción

El estudio del comportamiento de alimentación y la dieta de una especie en relación con la disponibilidad ambiental de los recursos es importante para evaluar cómo ésta puede responder (o no) a variaciones en la disponibilidad de alimento (tanto naturales como provocadas por el ser humano). El comportamiento suele presentar un alto grado de plasticidad que está asociado con una diversidad de mecanismos (e.g., aprendizaje, condicionamiento) que permiten respuestas a una velocidad mayor que otros aspectos de un ser vivo (e.g., caracteres morfológicos y genéticos, dispersión poblacional; Tuomainen & Candolin 2011, Wong & Candolin 2015). Una especie con un comportamiento de alimentación flexible es aquella capaz de adecuar su dieta a la disponibilidad ambiental de los alimentos que consume (van Baaren & Candolin 2018). Mientras que los consumidores oportunistas suelen ser más plásticos y pueden ajustar su alimentación a los recursos que están disponibles, los consumidores selectivos presentan un comportamiento de alimentación más estereotipado que es relativamente independiente de la disponibilidad de recursos (Jaksic 1989, Marone et al. 2015). Si bien en la naturaleza se observa un gradiente entre estas estrategias dicotómicas (Egan & Funk 2006), los consumidores oportunistas suelen presentar una dieta generalista y ocupar un nicho trófico de mayor amplitud en comparación con los consumidores más selectivos, que suelen tener una dieta especialista y ocupan nichos tróficos más bien estrechos (Jaksic 1989). La plasticidad en el comportamiento de alimentación es un aspecto crucial que puede determinar la habilidad de los organismos para sobrevivir o incluso prosperar ante situaciones novedosas que alteren la disponibilidad del alimento (Quéméré et al. 2013, Sagario et al. 2020, Manzoli et al. 2021).

Las hormigas son un grupo de insectos muy diverso que presenta distintas estrategias de alimentación y posibles respuestas a los cambios en la disponibilidad de recursos (Saar et al. 2018, Houadria & Menzel 2020, Balzani et al. 2021). Dentro del marco de la teoría de forrajeo óptimo (MacArthur & Pianka 1966), en un hábitat con recursos abundantes la dieta debería ser más selectiva y estar compuesta principalmente por los alimentos preferidos, mientras que en un hábitat con menor oferta debería ser menos selectiva y la especie debería modificarla o ampliarla (Davidson 1978, Robertson & Schmasow 2018, Segev et al. 2021). En estudios sobre el comportamiento de alimentación de hormigas granívoras se han observado dos respuestas comportamentales cuando las semillas preferidas eran menos abundantes: por un lado, las hormigas aumentaron la aceptación de semillas menos preferidas

al forrajear cerca del nido y, por el otro, incrementaron la distancia de forrajeo para poder seguir colectando las semillas más preferidas (Robertson & Schmasow 2018).

Aunque en muchos casos las hormigas son flexibles y pueden cambiar sus estrategias de forrajeo según el contexto, este no siempre es el caso. En el Monte central habitan tres especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* (*Pogonomyrmex inermis*, *P. mendozanus* y *P. rastratus*) que han sido extensamente estudiadas en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Estas especies prefieren y consumen principalmente semillas de gramíneas (Pirk & Lopez de Casenave 2006, 2011), por lo que se las considera granívoras especialistas. Muchas de estas gramíneas son palatables y altamente consumidas por el ganado (Pol et al. 2014, Marone & Pol 2021). La dieta y las estrategias de forrajeo de estas tres especies se encuentran estrechamente asociadas a la dinámica temporal del banco de semillas del suelo y, particularmente, a la abundancia de semillas de gramíneas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, 2015). Aunque estas semillas constituyen casi la totalidad de su dieta, en mayor o menor medida pueden incluir otros ítems menos preferidos cuando las semillas de gramíneas son menos abundantes: semillas de otros grupos de plantas y otros tipos de alimento como flores, tallos, hojas o restos de artrópodos (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a). Pero esta respuesta a la dinámica del banco de semillas varía entre especies: *P. mendozanus* y, en menor medida, *P. rastratus*, presentan un comportamiento más flexible, ya que cuando las semillas de gramíneas están presentes en el banco del suelo las consumen casi exclusivamente y cuando la abundancia de estas semillas disminuye aumentan el consumo de otros ítems o de semillas de otros grupos de plantas; en cambio, *P. inermis* tiene una dieta mucho más estrecha, compuesta casi exclusivamente por semillas de gramíneas y cuando la abundancia de este recurso decrece, en lugar de incluir otros ítems en su dieta, disminuye o incluso cesa su actividad de forrajeo (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011). En la Reserva Natural Bosques Telteca, otra localidad del Monte central, *P. mendozanus* también mostró variaciones en su dieta, en ese caso en respuesta al incremento en la intensidad de pastoreo. En ambientes con una alta carga ganadera en los cuales la abundancia de semillas de gramíneas es menor, esta especie disminuyó el consumo de estas semillas y amplió su dieta incluyendo otros ítems como flores, frutos y restos de artrópodos (Pol et al. 2017).

En el Monte central la composición y abundancia del banco de semillas del suelo están sujetas a altos niveles de variabilidad asociados principalmente con las precipitaciones y el efecto del pastoreo (Marone et al. 1998a, Pol et al. 2014, Marone & Pol 2021). Los pulsos de precipitaciones que se producen durante los meses de primavera y verano estimulan y afectan

positivamente la magnitud de la producción de semillas de gramíneas, por lo que la variabilidad interanual en las precipitaciones provoca cambios temporales en la abundancia de estas semillas en el banco del suelo (Pol et al. 2010). Además, la abundancia de semillas, y especialmente de gramíneas, suele ser menor en los sitios con mayor intensidad ganadera, más allá de las fluctuaciones temporales en la abundancia de semillas asociadas a la variabilidad de las precipitaciones (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Estas relaciones entre plantas, precipitaciones y actividad ganadera presentan un escenario de grandes variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de semillas de gramíneas para las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex*.

El objetivo de este capítulo es estudiar la dieta de *Pogonomyrmex inermis*, *P. rastratus* y *P. mendozanus* para evaluar cómo estas especies de hormigas granívoras que difieren en su grado de flexibilidad ecológica responden a las variaciones en la disponibilidad de semillas entre años y entre algarrobales pastoreados y no pastoreados. Se propone analizar la dieta de las tres especies a lo largo de cuatro temporadas de actividad en sitios con exclusión de ganado doméstico dentro de la Reserva de Ñacuñán y en campos pastoreados de sus alrededores. Si las variaciones temporales (entre años) y espaciales (entre condiciones de pastoreo) en la disponibilidad de recursos desencadenan respuestas comportamentales en estas especies, se espera encontrar diferencias en la dieta asociadas a esas variaciones. Además, esas respuestas podrían ser distintas entre especies de acuerdo a las diferencias observadas en sus niveles de flexibilidad ecológica. De ser así, se espera que las especies más flexibles (*P. mendozanus* y, en menor medida, *P. rastratus*) amplíen su dieta y reduzcan el consumo de semillas de gramíneas en condiciones de baja disponibilidad de este recurso (en los ambientes pastoreados y en años de baja disponibilidad de semillas) y que la especie menos flexible (*P. inermis*) tenga una dieta más estereotipada que no varíe entre ambientes ni entre temporadas.

Métodos

Diseño de muestreo

Los muestreos de la dieta de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* se realizaron durante cuatro temporadas estivales sucesivas (2016-2017 a 2019-2020). En cada temporada se llevó a cabo un muestreo en diciembre y otro en febrero, llegando a un total de ocho ocasiones de muestreo entre diciembre de 2016 y febrero de 2020.

Se seleccionaron colonias de *Pogonomyrmex inermis*, *P. mendozanus* y *P. rastratus* ubicadas en algarrobales no pastoreados en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y en algarrobales sujetos a pastoreo de ganado doméstico en el establecimiento San Ignacio, localizado a 10 km de la reserva. Estos algarrobales pastoreados son los mismos que se estudiaron en el capítulo 3, donde se describen la carga ganadera y la abundancia de semillas. En cada ocasión de muestreo se seleccionaron 1-6 colonias de cada especie en cada condición de pastoreo, dependiendo de la cantidad de colonias que tuvieran actividad de forrajeo.

En cada colonia se colectaron manualmente en la entrada del nido los ítems acarreados por las obreras forrajeras durante los horarios de mayor actividad (Pol & Lopez de Casenave 2004). Esta técnica, utilizada en estudios previos, es sencilla, relativamente rápida y produce resultados consistentes con los obtenidos mediante otros procedimientos de muestreo de dieta (Pirk et al. 2007). Solo se consideraron las muestras de dieta con al menos 25 ítems por colonia en cada ocasión de muestreo. La ausencia o los niveles extremadamente bajos de actividad de forrajeo impidieron alcanzar ese número mínimo de ítems en varias ocasiones, de manera particularmente notable en las colonias de *P. inermis* en los algarrobales pastoreados y en las de *P. rastratus* en las dos últimas temporadas de muestreo.

Los ítems colectados fueron identificados y contabilizados bajo lupa. Cada ítem fue asignado a una de las siguientes categorías: (1) semillas, (2) flores y frutos (no incluye los cariopses de las gramíneas, considerados como semillas), (3) restos vegetales (estructuras no reproductivas de las plantas, como hojas o partes de tallos), (4) restos de artrópodos y (5) otros ítems (e.g., heces de vertebrados, fragmentos de suelo). Además, las semillas fueron identificadas a nivel de género o especie y categorizadas en los siguientes grupos de plantas: gramíneas, dicotiledóneas herbáceas, arbustos, árboles o cactáceas.

Análisis estadísticos

Se calculó la proporción de ítems de cada categoría (sobre el número total de ítems colectados), la proporción de semillas de cada grupo de plantas (sobre el número total de semillas colectadas) y el porcentaje de semillas de cada género o especie (sobre el número total de semillas colectadas) para cada colonia en cada ocasión de muestreo. Los ítems que se colectaron de la misma colonia en los dos muestreos realizados en una misma temporada (diciembre y febrero) fueron agrupados (i.e., fueron considerados como una única muestra). Esto redujo la cantidad de réplicas pero evitó problemas de pseudorreplicación (Pirk & Lopez

de Casenave 2006). En cambio, las muestras obtenidas de una misma colonia en diferentes temporadas fueron consideradas como independientes (Pirk et al. 2009a).

Las diferencias en la dieta de cada especie entre condiciones de pastoreo en cada temporada fueron evaluadas con pruebas no paramétricas de Mann-Whitney (Quinn & Keough 2002), comparando por separado cada categoría de dieta, siempre y cuando el número de colonias en cada tratamiento fuera igual o mayor a dos. Dada la diferencia en el número de réplicas en los grupos que fueron evaluados, se realizaron correcciones de Satterwaite para los grados de libertad (Quinn & Keough 2002).

Para cada colonia en cada temporada se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') a partir de las proporciones de las distintas categorías de dieta. Como la cantidad de ítems colectados fue diferente entre colonias, los valores de diversidad fueron estandarizados a través de una rarefacción en base al menor número de ítems registrado (26 ítems), utilizando la función "rarefy" del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020) del programa R y su interfaz RStudio (RStudio Team 2020, R Core Team 2021). Las diferencias en diversidad entre temporadas y condiciones de pastoreo se evaluaron mediante modelos lineales generales. Se utilizaron los paquetes *car* y *stats* (Fox & Weisberg 2019, R Core Team 2021). Se realizaron comparaciones de a pares *a posteriori* utilizando el paquete *emmeans* (Lenth 2021). Este análisis solo fue posible para *P. mendozanus*, para la cual se contó con un número apropiado de réplicas.

Las variaciones en la composición de semillas de distintos grupos de plantas en la dieta de *P. mendozanus* entre temporadas y condiciones de pastoreo fueron examinadas con análisis multivariados. La similitud entre colonias se calculó con el índice de Bray-Curtis (Buttigieg & Ramette 2014, Palacio et al. 2020) y a partir de la matriz de similitud resultante se realizó un Análisis Multivariado Permutacional de la Varianza (PERMANOVA; Anderson 2001). Como este análisis evalúa los cambios en la ubicación de los centroides multivariados bajo el supuesto de homogeneidad en la dispersión multivariada entre grupos, los efectos de ubicación y dispersión pueden confundirse (Warton et al. 2012), por lo que junto con el PERMANOVA se realizó un Análisis Multivariado Permutacional de Homogeneidad de Varianza (PERMDISP), que evalúa las diferencias en la dispersión multivariada entre los grupos definidos en el PERMANOVA (Anderson et al. 2006, Anderson 2017). Ambos análisis, el PERMANOVA y el PERMDISP, han sido utilizados previamente en el análisis de las variaciones espaciales y temporales de la dieta de distintas especies (e.g., Bergmann et al.

2015, Tapio et al. 2017, Houadria & Menzel 2020). Los análisis se realizaron con las funciones “adonis” y “permutest” del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020). Cuando las diferencias entre los grupos definidos por el PERMANOVA resultaron significativas se realizaron pruebas de comparaciones de a pares, corrigiendo el alfa de la prueba mediante el cálculo de la *False Discovery Rate* (FDR) para pruebas múltiples (García 2004).

Los análisis multivariados fueron complementados con un Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS), representando la posición de las colonias en el espacio multivariado utilizando dos dimensiones. El grado de distorsión entre el ordenamiento original y el de los nuevos ejes se evaluó a través del estrés, considerando que la representación es excelente cuando el estrés es menor a 0.05, buena cuando es menor a 0.2 y pobre cuando es mayor a 0.3 (Oksanen et al. 2020, Palacio et al. 2020). Para el ordenamiento se utilizó el índice de Bray-Curtis y se usó un modelo “local” que utiliza regresiones independientes para cada sitio (Sibson 1972, Oksanen et al. 2020) con la función “metaMDS” del paquete *MASS* (Venables & Ripley 2002).

Resultados

Se colectaron en total 136 muestras de dieta pertenecientes a 70 colonias: 30 colonias de *Pogonomyrmex inermis* (de las cuales se obtuvieron 45 muestras de dieta), 14 de *P. rastratus* (22 muestras) y 26 de *P. mendozanus* (69 muestras). La cantidad de colonias de cada especie que fueron incluidas en el análisis de la dieta en cada temporada está detallada en la Tabla 4.1. De las tres especies, *P. mendozanus* fue la única que presentó una actividad de forrajeo detectable a campo en ambas condiciones de pastoreo y durante las ocho ocasiones de muestreo. La actividad de forrajeo de *P. inermis* fue prácticamente indetectable en el campo pastoreado y durante la primera temporada no se pudieron colectar muestras de dieta en esta condición. Por su parte, la actividad de forrajeo de *P. rastratus* fue declinando en el tiempo en ambas condiciones de pastoreo, impidiendo colectar muestras de dieta durante las últimas dos temporadas.

Tabla 4.1. Número de colonias de *Pogonomyrmex inermis*, *P. rastratus* y *P. mendozanus* incluidas en el análisis de la dieta. Se muestra el número de colonias muestreadas en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). Entre paréntesis se indica el número de colonias muestreadas en diciembre y febrero, respectivamente, de cada temporada.

Especie	Condición	T1 (2016-2017)	T2 (2017-2018)	T3 (2018-2019)	T4 (2019-2020)
P. inermis	NP	10 (5/5)	9 (5/5)	9 (5/4)	7 (6/3)
	P	-	2 (1/2)	2 (2/1)	1 (1/0)
P. rastratus	NP	5 (5/0)	1 (1/0)	-	-
	P	7 (5/4)	6 (5/2)	-	-
P. mendozanus	NP	7 (5/6)	5 (5/1)	4 (2/2)	3 (2/3)
	P	5 (5/4)	7 (5/6)	8 (6/6)	7 (6/5)

Dieta de Pogonomyrmex inermis

La dieta de *P. inermis* estuvo compuesta principalmente por semillas, que representaron casi siempre más del 90% de los ítems acarreados al nido, y no varió entre condiciones de pastoreo (Fig. 4.1). El análisis estadístico de las diferencias en la dieta entre condiciones no fue posible para la primera y la última temporada porque prácticamente no se detectaron colonias activas en los algarrobales pastoreados en esos años (Tabla 4.1). No se observaron diferencias significativas en el consumo de ninguno de los ítems entre condiciones en ninguna de las temporadas (Fig. 4.1).

La diversidad de la dieta fue similar entre condiciones durante la segunda temporada, pero tendió a ser menor en las colonias bajo pastoreo con respecto a las de los algarrobales no pastoreados en las últimas dos (Fig. 4.2). Los mayores valores de diversidad se registraron durante la tercera temporada en ambas condiciones.

El consumo de semillas de *P. inermis* estuvo restringido casi exclusivamente a las gramíneas en ambas condiciones de pastoreo y durante las cuatro temporadas; éstas representaron el

96-100% de las semillas registradas en la dieta (Fig. 4.3, Tabla 4.2). *Jarava ichu* fue siempre la semilla más acarreada por esta especie, que consumió en proporciones mucho menores otras gramíneas como *Pappophorum* spp. y *Chloris castilloana* (Tabla 4.2).

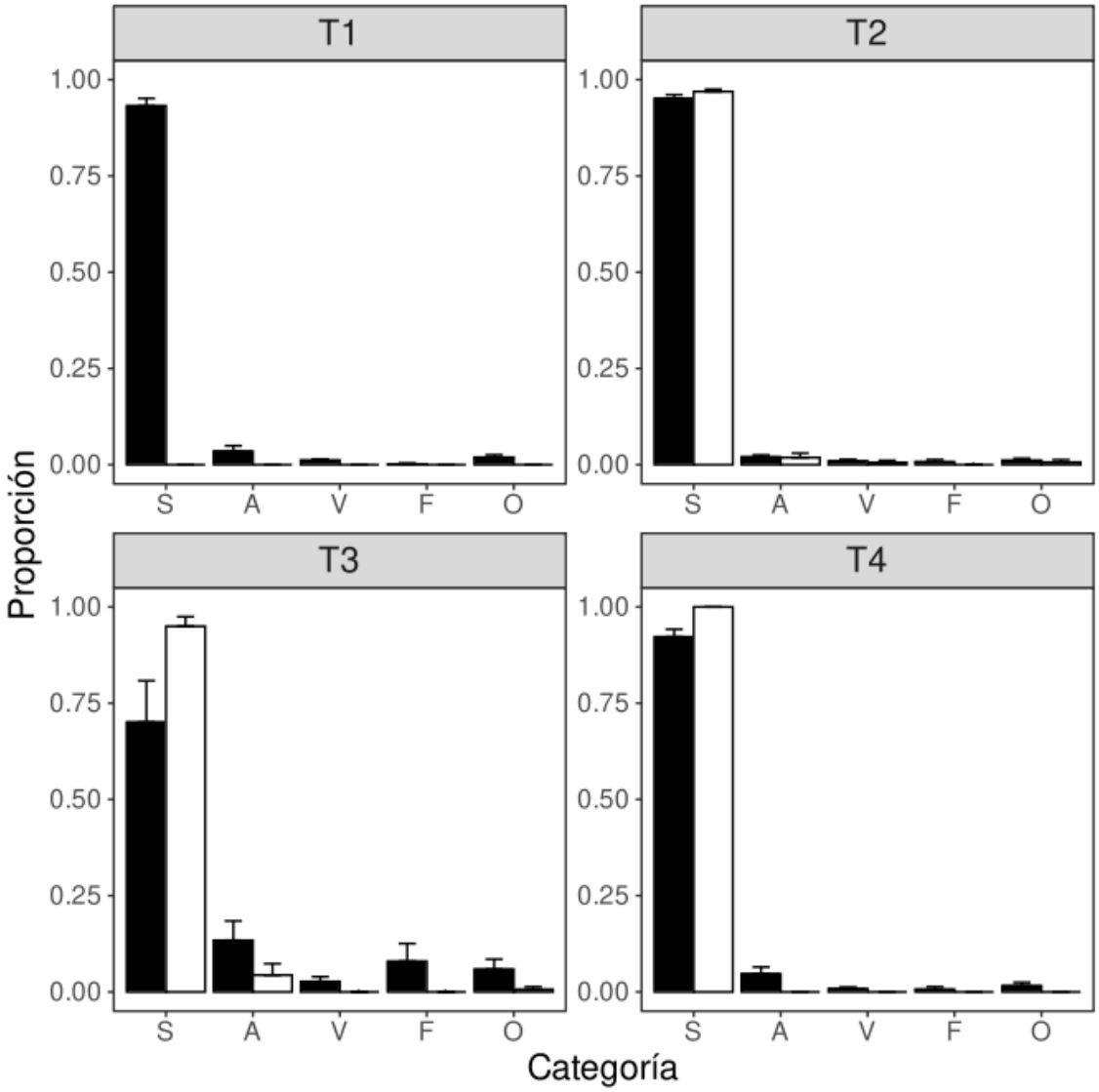

Figura 4.1. Proporción promedio (+EE) de semillas (S), artrópodos (A), restos vegetales (V), flores y frutos (F) y otros ítems (O) en la dieta de *Pogonomyrmex inermis* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4).

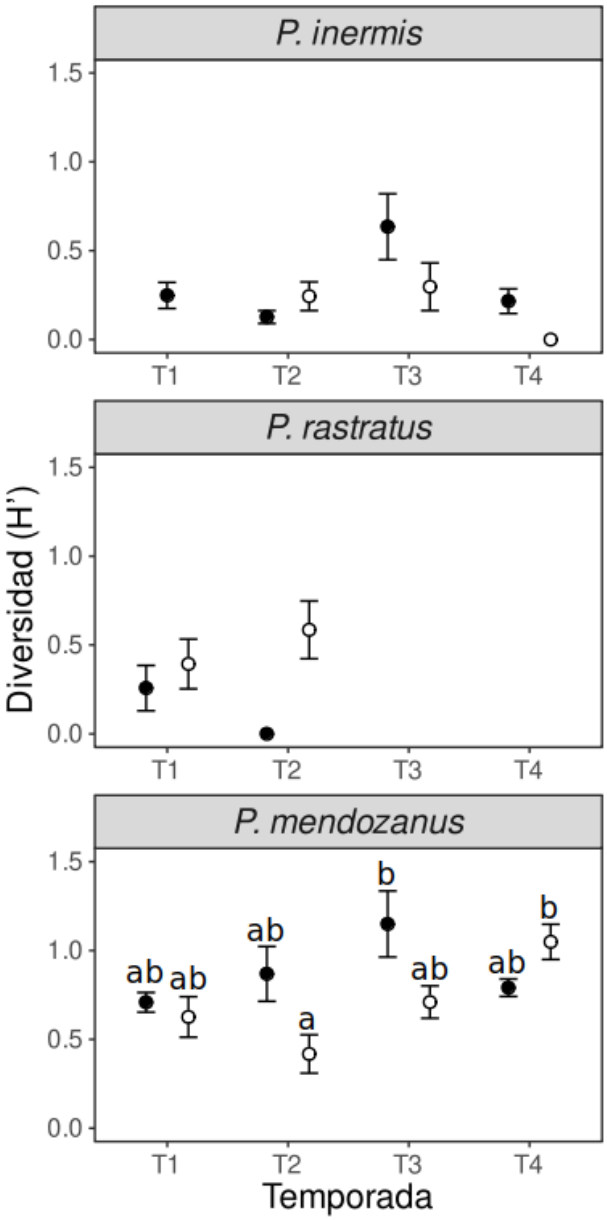

Figura 4.2. Diversidad promedio (±EE) de ítems de distintas categorías en la dieta de *Pogonomyrmex inermis*, *P. rastratus* y *P. mendozanus* en algarrobales no pastoreados (círculos negros) y pastoreados (círculos blancos) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$, comparaciones *a posteriori* de Tukey).

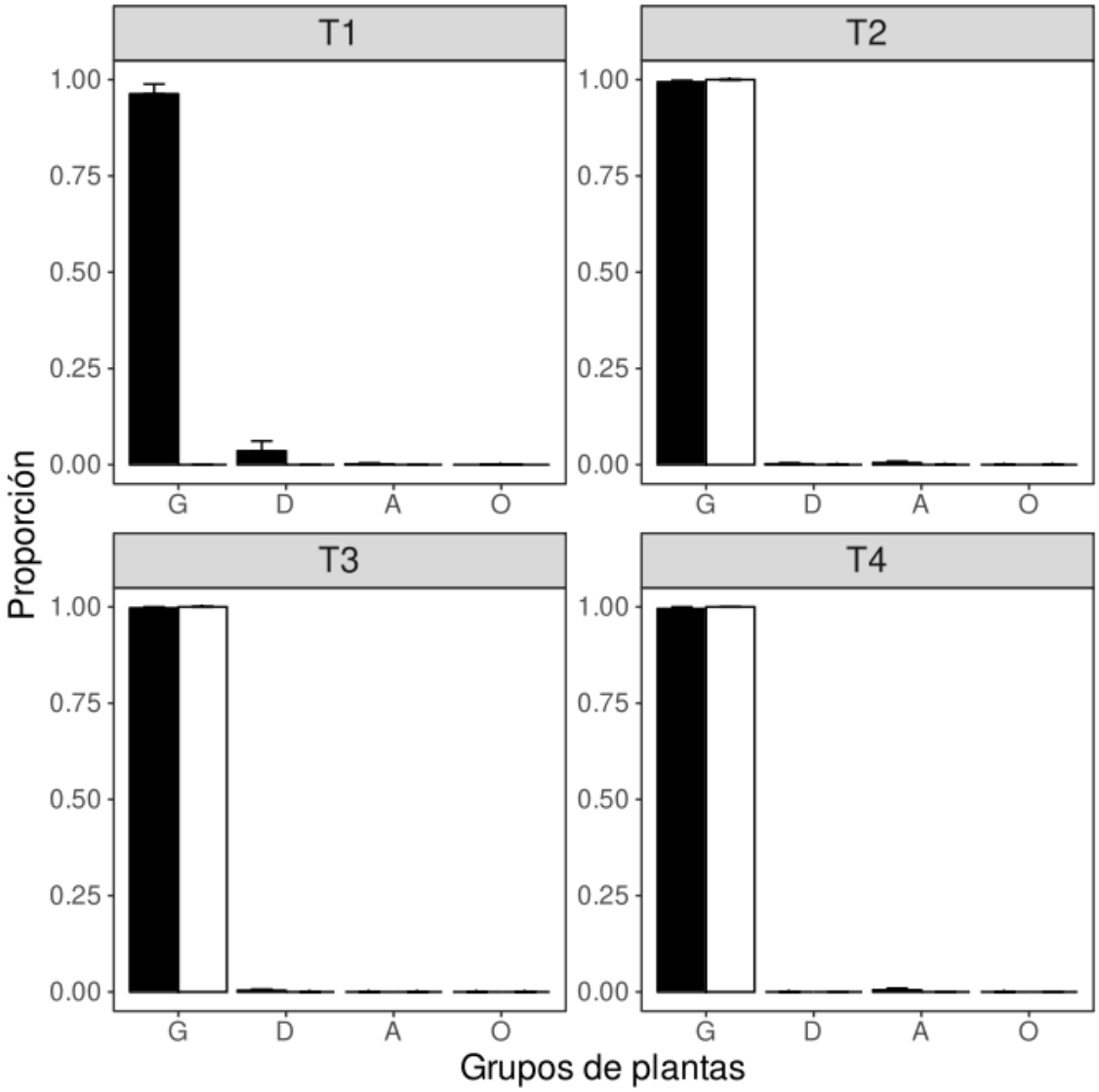

Figura 4.3. Proporción promedio (+EE) de semillas de gramíneas (G), dicotiledóneas herbáceas (D), arbustos (A) y otras plantas (O) en la dieta de *Pogonomyrmex inermis* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4).

Tabla 4.2. Porcentaje promedio (±EE) de semillas de distintas especies de plantas en la dieta de *Pogonomyrmex inermis* en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). Se indica el número de colonias muestreadas y el número total de semillas colectadas.

	T1	T2		T3		T4	
	NP	NP	P	NP	P	NP	P
Gramíneas							
Aristida mendocina	1.87 ± 1.11	-	-	-	-	1.02 ± 1.02	-
Chloris castilloana	-	-	-	11.67 ± 6.44	-	-	-
Digitaria californica	2.72 ± 1.77	0.67 ± 0.67	-	-	-	-	-
Diplachne dubia	-	0.21 ± 0.21	-	-	-	-	-
Jarava ichu	77.42 ± 8.99	75.26 ± 8.72	100	61.89 ± 15.10	100	98.50 ± 1.05	100
Pappophorum spp.	14.06 ± 8.17	23.20 ± 8.94	-	26.11 ± 13.48	-	-	-
Schismus barbatus	0.20 ± 0.20	-	-	-	-	-	-
Total	**96.27 ± 2.59**	**99.34 ± 0.46**	**100**	**99.66 ± 0.34**	**100**	**99.52 ± 0.48**	**100**
Dicotiledóneas herbáceas							
Chenopodium papulosum	-	-	-	0.34 ± 0.34	-	-	-
Conyza spp.	1.74 ± 1.32	-	-	-	-	-	-
Glandularia mendocina	0.22 ± 0.22	-	-	-	-	-	-
Parthenium hysterophorus	-	0.22 ± 0.22	-	-	-	-	-
Phacelia artemisioides	1.34 ± 1.11	-	-	-	-	-	-
Plantago patagonica	0.23 ± 0.23	-	-	-	-	-	-
Total	**3.53 ± 2.62**	**0.22 ± 0.22**	**-**	**0.34 ± 0.34**	**-**	**-**	**-**
Arbustos							
Capparis atamisquea	-	0.44 ± 0.44	-	-	-	0.32 ± 0.32	-
Junellia aspera	0.20 ± 0.20	-	-	-	-	-	-
Larrea spp.	-	-	-	-	-	0.16 ± 0.16	-
Total	**0.20 ± 0.20**	**0.44 ± 0.44**	**-**	**-**	**-**	**0.48 ± 0.48**	**-**
Número de colonias (n)	10	9	2	9	2	7	1
Número de semillas	478	507	201	258	57	493	53

Dieta de Pogonomyrmex rastratus

La dieta de *P. rastratus* se caracterizó por una alta proporción de semillas (>80%) en ambas condiciones de pastoreo durante las dos temporadas en que se la pudo estudiar (Fig. 4.4). El análisis estadístico de las diferencias en la dieta entre condiciones solo pudo realizarse en la primera temporada y no se observaron diferencias significativas en ninguna de las categorías (Fig. 4.4).

La diversidad de la dieta tendió a ser mayor en las colonias de los ambientes pastoreados y estas diferencias se incrementaron durante la segunda temporada (Fig. 4.2).

Las semillas consumidas por *P. rastratus* fueron en su mayoría gramíneas, superando el 85% del total en ambas temporadas y condiciones de pastoreo (Fig. 4.5, Tabla 4.3). Esta especie acarreó principalmente semillas de *Jarava ichu* y, en menor proporción, *Aristida mendocina* (Tabla 4.3).

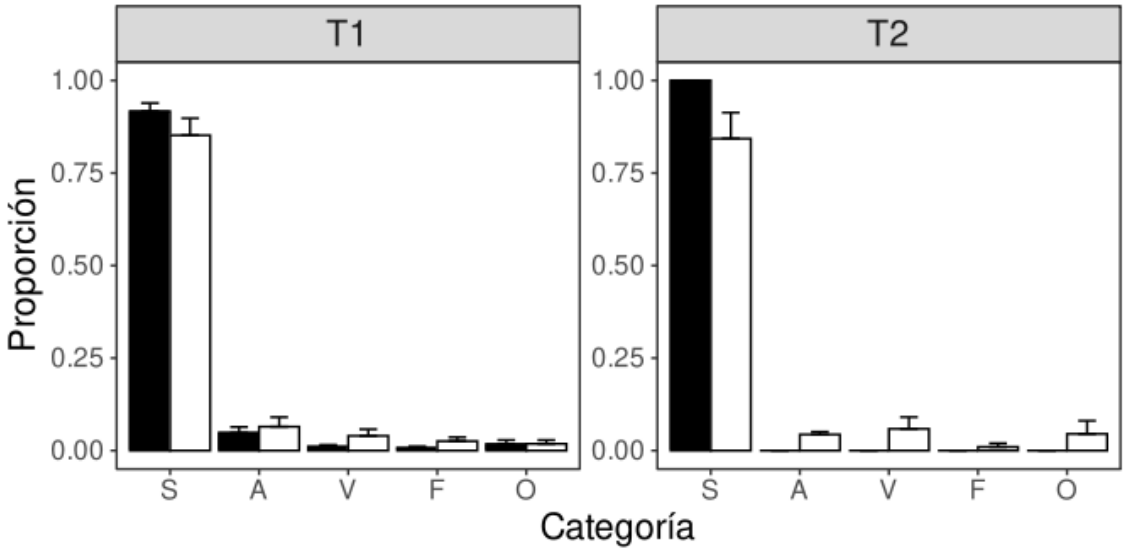

Figura 4.4. Proporción promedio (+EE) de semillas (S), artrópodos (A), restos vegetales (V), flores y frutos (F) y otros ítems (O) en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) durante dos temporadas (T1 y T2).

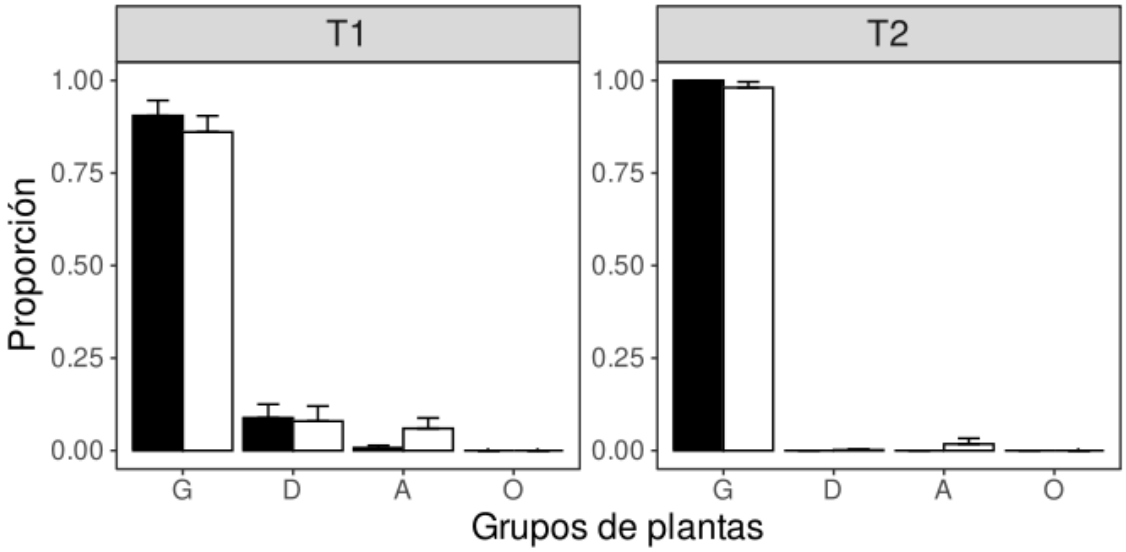

Figura 4.5. Proporción promedio (+EE) de semillas de gramíneas (G), dicotiledóneas herbáceas (D), arbustos (A) y otras plantas (O) en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) durante dos temporadas (T1 y T2).

Tabla 4.3. Porcentaje promedio (±EE) de semillas de distintas especies de plantas en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus* en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P) durante las dos primeras temporadas (T1 y T2). Se indica el número de colonias muestreadas y el número total de semillas colectadas.

	T1		T2	
	NP	P	NP	P
Gramíneas				
Aristida mendocina	11.18 ± 4.07	31.98 ± 7.74	-	11.07 ± 8.37
Chloris castilloana	-	0.94 ± 0.45	-	-
Digitaria californica	7.51 ± 1.88	6.39 ± 3.35	2	2.62 ± 1.10
Diplachne dubia	-	2.39 ± 1.35	-	-
Jarava ichu	54.48 ± 13.06	28.73 ± 9.89	92	69.67 ± 13.07
Pappophorum spp.	9.46 ± 3.69	7.64 ± 4.94	6	4.40 ± 3.40
Schismus barbatus	0.85 ± 0.52	-	-	-
Setaria leucopila	6.99 ± 4.40	5.11 ± 2.67	-	2.35 ± 1.62
Trichloris crinita	-	2.88 ± 1.23	-	7.98 ± 5.44
Total	**90.48 ± 4.12**	**86.07 ± 4.37**	**100**	**98.08 ± 1.56**
Dicotiledóneas herbáceas				
Chenopodium papulosum	-	0.77 ± 0.50	-	-
Conyza spp.	4.80 ± 2.68	1.32 ± 1.32	-	-
Cryptantha albida	-	5.43 ± 4.33	-	-
Gomphrena mendocina	-	0.42 ± 0.42	-	-
Lappula redowskii	0.42 ± 0.42	-	-	-
Parthenium hysterophorus	-	-	-	0.17 ± 0.17
Plantago patagonica	3.26 ± 3.26	-	-	-
Sphaeralcea miniata	0.34 ± 0.34	-	-	-
Total	**8.82 ± 3.69**	**7.95 ± 4.08**	**-**	**0.17 ± 0.17**
Arbustos				
Acantholippia seriphioides	0.34 ± 0.34	0.70 ± 0.70	-	-
Junellia aspera	0.34 ± 0.34	-	-	0.79 ± 0.79
Larrea spp.	-	4.93 ± 2.64	-	0.96 ± 0.96
Verbena seriphioides	-	0.35 ± 0.35	-	-
Total	**0.69 ± 0.69**	**5.96 ± 2.84**	**-**	**1.75 ± 1.56**
Número de colonias (n)	5	7	1	6
Número de semillas	247	431	50	282

Dieta de Pogonomyrmex mendozanus

Las semillas fueron el ítem más consumido por *P. mendozanus* en ambas condiciones de pastoreo y durante las cuatro temporadas de actividad; sin embargo, la dieta mostró algunas diferencias entre condiciones de pastoreo en tres de las cuatro temporadas (Fig. 4.6). En la segunda temporada, el consumo de restos de artrópodos fue mayor en los algarrobales no pastoreados que en los pastoreados ($W_{4.1}$ = 33, p = 0.01), en la tercera las colonias de los ambientes no pastoreados consumieron más artrópodos ($W_{4.06}$ = 32, p = 0.01) y restos vegetales ($W_{3.21}$ = 31.5, p = 0.01), mientras que en la cuarta temporada el consumo de semillas fue mayor en los algarrobales no pastoreados que en los pastoreados ($W_{4.62}$ = 20, p = 0.04).

Al analizar la diversidad de la dieta se observó una interacción significativa entre la condición de pastoreo y las temporadas ($F_{3, 38}$ = 3.89, p = 0.02). En ninguna de las temporadas se observaron diferencias significativas en la diversidad entre condiciones de pastoreo (Fig. 4.2). La diversidad fue significativamente más baja en los ambientes pastoreados durante la segunda temporada (el menor valor registrado) que en los no pastoreados en la tercera (el mayor valor) y en los pastoreados durante la última temporada.

La composición de semillas de los distintos grupos de plantas en la dieta de *P. mendozanus* no varió entre condiciones de pastoreo, pero sí entre temporadas (condición: $F_{1, 41}$ = 2.57, p = 0.09; temporada: $F_{3, 41}$ = 8.23, p = 0.001; PERMANOVA). Las varianzas multivariadas entre los grupos resultaron homogéneas (condición: $F_{1, 44}$= 0, p = 0.99; temporada: $F_{3, 42}$ = 0.76, p = 0.52; PERMDISP), corroborando que las diferencias entre temporadas fueron debidas a cambios en la importancia relativa de los distintos grupos de plantas en la dieta y no a diferencias en su variabilidad a lo largo de las temporadas. En particular, las diferencias en la composición ocurrieron entre la primera y la segunda mitad del período estudiado, ya que en las comparaciones de a pares realizadas *a posteriori* no se encontraron diferencias significativas entre T1 y T2 ni entre T3 y T4, pero sí en el resto de las comparaciones (Fig. 4.7, Tabla 4.4). Durante las primeras dos temporadas las semillas acarreadas por *P. mendozanus* fueron principalmente de gramíneas y de dicotiledóneas herbáceas, mientras que en las últimas dos temporadas las más consumidas fueron las de arbustos (Fig. 4.8, Tabla 4.5). Las semillas de gramíneas más representadas en la dieta fueron las de *Jarava ichu* y, en menor proporción, las de *Aristida mendocina*, *Schismus barbatus* y *Setaria leucopila* (Tabla 4.5). Entre las dicotiledóneas herbáceas se destacaron *Parthenium hysterophorus*,

Descurainia sp., *Chenopodium papulosum* y *Cryptantha albida*; y entre los arbustos *Larrea* spp., *Junellia aspera* y *Verbena seriphioides*.

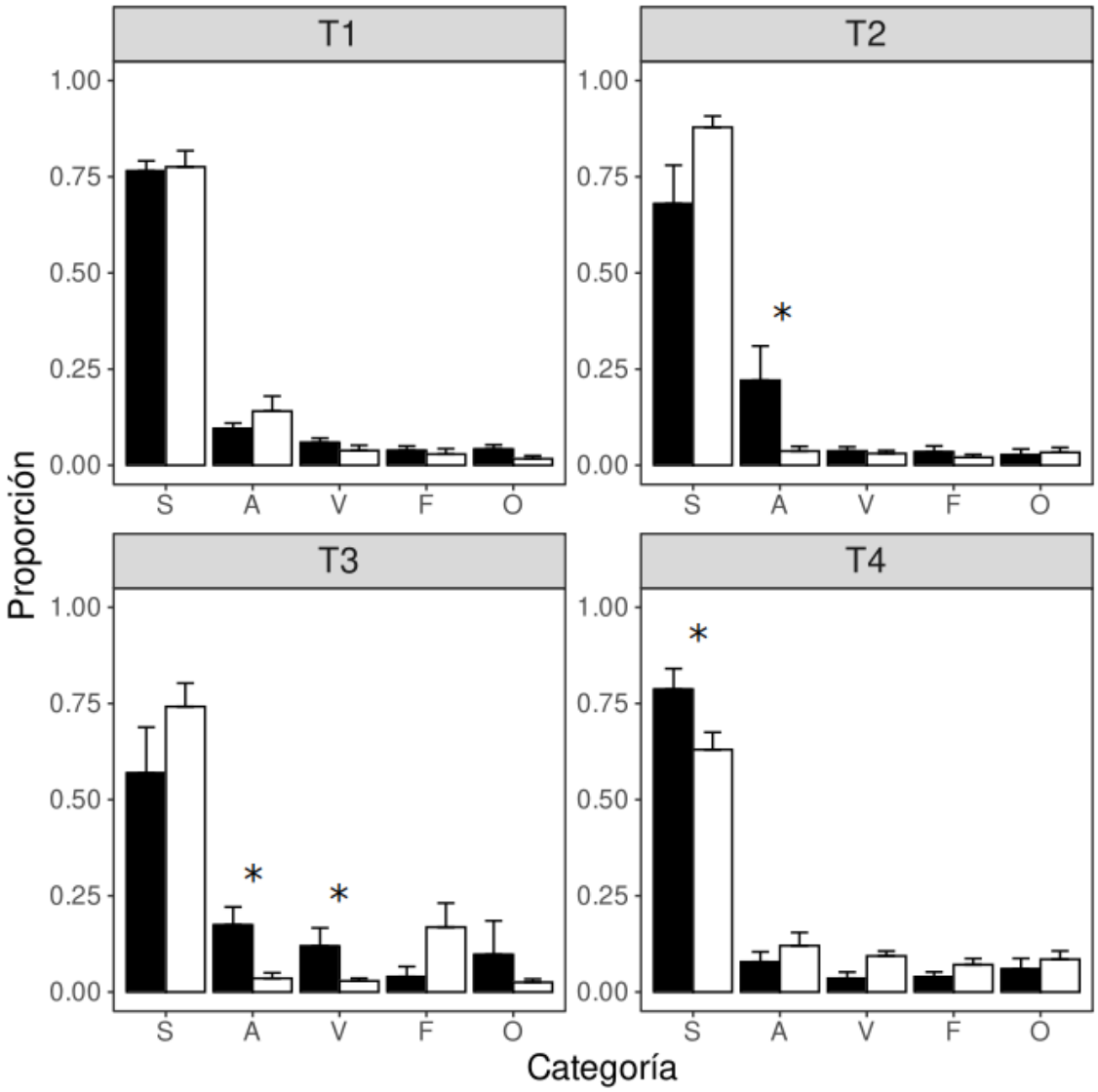

Figura 4.6. Proporción promedio (+EE) de semillas (S), artrópodos (A), restos vegetales (V), flores y frutos (F) y otros ítems (O) en la dieta de *Pogonomyrmex mendozanus* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). *: $p < 0.05$, Prueba de Mann-Whitney.

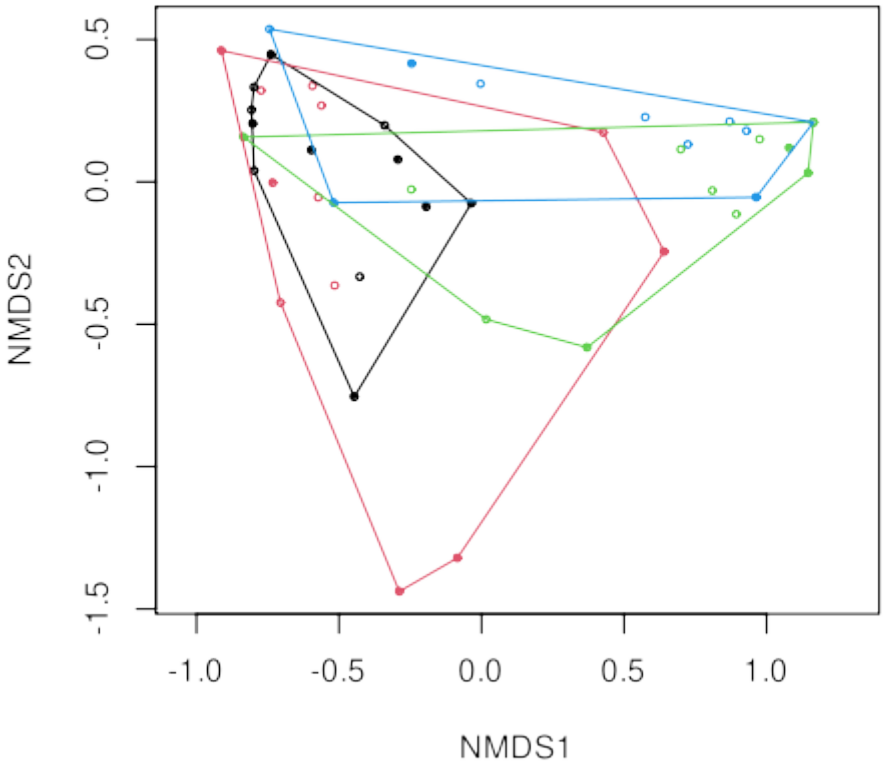

Figura 4.7. Resultado del Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS) realizado a partir de la contribución de semillas de distintos grupos de plantas en la dieta de *Pogonomyrmex mendozanus* en colonias ubicadas en algarrobales no pastoreados (círculos llenos) y pastoreados (círculos vacíos) a lo largo de las cuatro temporadas (T1: negro, T2: rosa, T3: verde, T4: azul). Se muestra el ordenamiento de las colonias en los dos ejes del análisis, cuyo estrés asociado fue de 0.02.

Tabla 4.4. Comparaciones de a pares realizadas *a posteriori* del Análisis Multivariado Permutacional de la Varianza (PERMANOVA) basado en las diferencias en la contribución de semillas de distintos grupos de plantas en la dieta de *Pogonomyrmex mendozanus* en colonias ubicadas en algarrobales no pastoreados y pastoreados a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). Se muestra la significancia de cada comparación luego de corregir el alfa de la prueba mediante el cálculo de la *False Discovery Rate* (FDR).

Temporadas	p
T1 vs T2	0.31
T1 vs T3	< 0.01
T1 vs T4	< 0.01
T2 vs T3	< 0.01
T2 vs T4	< 0.01
T3 vs T4	0.27

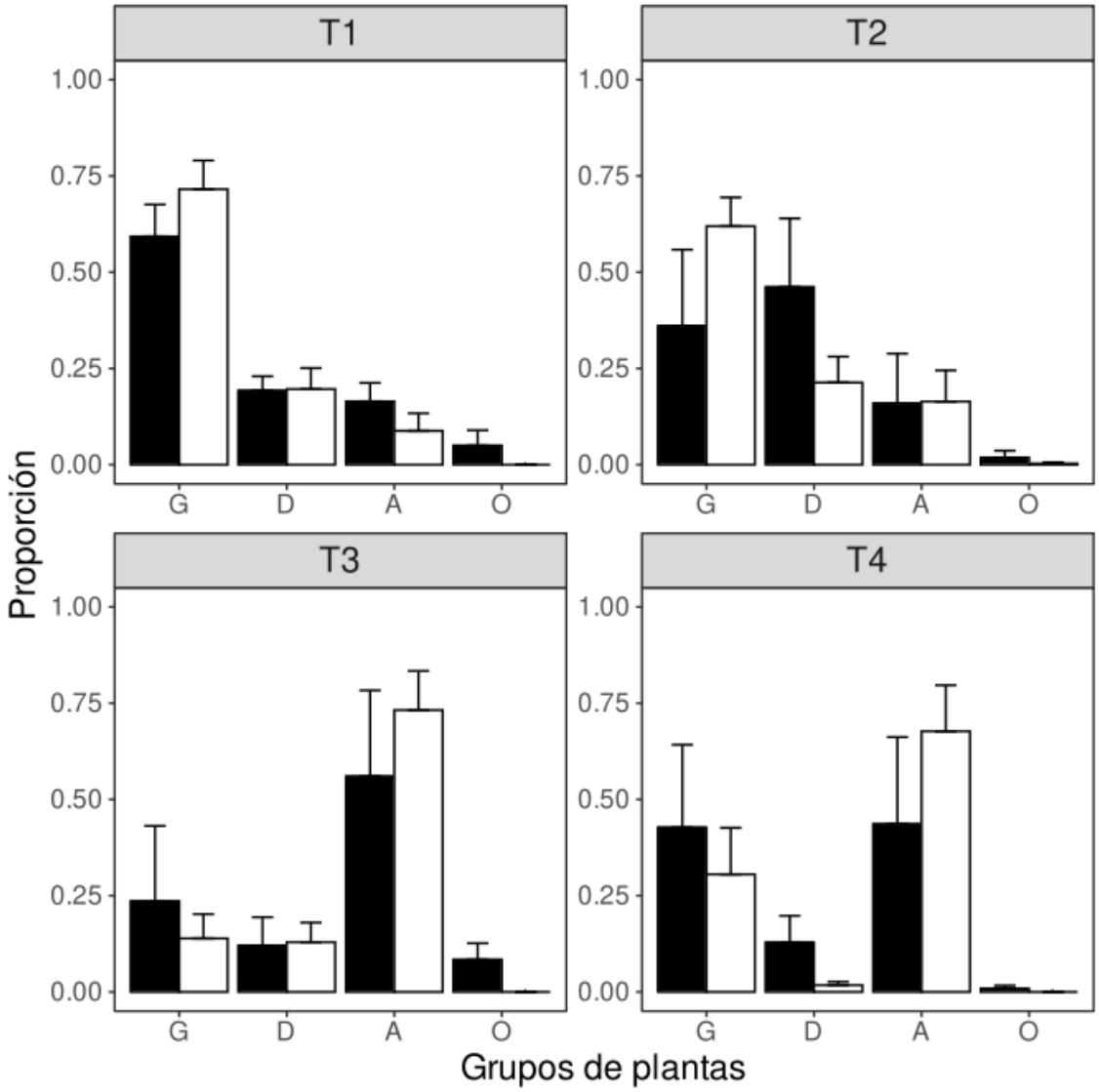

Figura 4.8. Proporción promedio (+EE) de semillas de gramíneas (G), dicotiledóneas herbáceas (D), arbustos (A) y otras plantas (O) en la dieta de *Pogonomyrmex mendozanus* en algarrobales no pastoreados (barras negras) y pastoreados (barras blancas) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4).

Tabla 4.5. Porcentaje promedio (±EE) de semillas de distintas especies de plantas en la dieta de *Pogonomyrmex mendozanus* en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P) a lo largo de las cuatro temporadas (T1 a T4). Se indica el número de colonias muestreadas y el número total de semillas colectadas.

	T1		T2		T3		T4	
	NP	P	NP	P	NP	P	NP	P
Gramíneas								
Aristida mendocina	31.01 ± 9.57	9.22 ± 2.99	-	7.01 ± 2.93	2.27 ± 2.27	7.29 ± 3.34	0.78 ± 0.39	3.06 ± 1.29
Bromus sp.	-	0.91 ± 0.91	-	-	-	-	-	-
Chloris castilloana	1.44 ± 1.25	0.91 ± 0.91	2.67 ± 2.67	0.45 ± 0.45	-	2.91 ± 2.66	-	-
Digitaria californica	2.77 ± 0.86	2.04 ± 1.69	-	0.61 ± 0.61	-	-	-	0.42 ± 0.42
Diplachne dubia	-	-	-	0.19 ± 0.19	-	-	-	-
Jarava ichu	11.97 ± 3.66	39.68 ± 8.71	4.67 ± 2.69	44.82 ± 11.49	-	0.27 ± 0.27	40.26 ± 20.49	23.23 ± 12.53
Pappophorum spp.	7.23 ± 3.14	6.01 ± 3.44	0.92 ± 0.56	4.92 ± 2.82	2.89 ± 2.15	1.61 ± 1.31	1.67 ± 1.67	2.09 ± 1.19
Schismus barbatus	0.58 ± 0.42	0.49 ± 0.49	17.52 ± 14.22	0.46 ± 0.46	-	-	-	0.26 ± 0.26
Setaria leucopila	3.98 ± 1.81	12.31 ± 3.07	9.71 ± 8.35	2.60 ± 1.01	18.41 ± 15.26	1.81 ± 0.89	-	-
Sporobolus cryptandrus	0.32 ± 0.32	-	-	-	-	-	-	1.47 ± 1.47
Trichloris crinita	-	-	-	0.89 ± 0.89	-	-	-	-
Total	**59.30 ± 8.28**	**71.56 ± 7.46**	**35.49 ± 19.98**	**61.94 ± 7.47**	**23.58 ± 19.53**	**13.88 ± 6.32**	**42.71 ± 21.48**	**30.53 ± 12.08**
Dicotiledóneas herbáceas								
Chenopodium papulosum	0.17 ± 0.17	-	-	-	12.04 ± 7.36	-	-	0.47 ± 0.31
Conyza spp.	3.08 ± 1.99	-	-	-	-	-	-	-
Cryptantha albida	1.18 ± 0.87	-	16.26 ± 14.21	-	-	-	-	-
Descurainia sp.	-	-	22.14 ± 18.01	-	-	-	-	-
Glandularia mendocina	-	0.28 ± 0.28	3.33 ± 2.77	0.28 ± 0.28	-	1.48 ± 1.08	4.17 ± 4.17	-
Gomphrena mendocina	-	1.69 ± 1.69	-	-	-	-	-	-

Tabla 4.5. Continuación

Lappula redowskii	-	-	-	-	-	-	-	0.29 ± 0.29
Parietaria debilis	-	-	0.57 ± 0.57	-	-	-	-	-
Parthenium hysterophorus	14.12 ± 2.97	8.75 ± 2.35	1.60 ± 0.99	20.73 ± 6.85	-	11.45 ± 5.18	8.69 ± 8.16	1.00 ± 0.58
Phacelia artemisioides	-	4.22 ± 4.22	2.82 ± 1.70	-	-	-	-	-
Plantago patagonica	-	4.68 ± 4.68	-	-	-	-	-	-
Sphaeralcea miniata	0.71 ± 0.47	-	-	0.33 ± 0.22	-	-	-	-
Total	**19.26 ± 3.69**	**19.63 ± 5.47**	**46.73 ± 17.65**	**21.34 ± 6.73**	**12.04 ± 7.36**	**12.91 ± 5.09**	**12.86 ± 6.9**	**1.77 ± 0.84**
Arbustos								
Acantholippia seriphioides	6.03 ± 2.07	1.82 ± 1.82	2.53 ± 1.78	0.86 ± 0.46	-	1.19 ± 0.90	-	1.19 ± 1.19
Capparis atamisquea	-	-	-	1.17 ± 0.64	5.00 ± 5.00	0.29 ± 0.29	4.49 ± 3.33	0.43 ± 0.43
Condalia microphylla	-	-	-	1.50 ± 0.88	-	-	-	3.57 ± 3.57
Junellia aspera	3.84 ± 1.68	5.62 ± 2.61	4.00 ± 4.00	1.24 ± 0.88	-	-	0.37 ± 0.37	11.15 ± 7.03
Larrea spp.	6.41 ± 3.43	0.52 ± 0.33	8.00 ± 8.00	11.31 ± 6.34	48.48 ± 25.19	8.95 ± 2.50	37.63 ± 24.98	21.62 ± 6.43
Lycium spp.	-	-	1.14 ± 1.14	0.19 ± 0.19	-	2.51 ± 1.56	1.09 ± 1.09	3.09 ± 1.41
Verbena seriphioides	-	0.85 ± 0.85	0.28 ± 0.28	0.15 ± 0.15	2.50 ± 2.50	60.26 ± 12.34	-	26.64 ± 11.69
Total	**16.45 ± 4.81**	**8.81 ± 4.56**	**15.96 ± 12.90**	**16.41 ± 8.09**	**55.98 ± 22.32**	**73.20 ± 10.16**	**43.59 ± 22.58**	**67.69 ± 11.94**
Árboles								
Prosopis flexuosa	0.38 ± 0.38	-	-	-	3.75 ± 2.39	-	0.83 ± 0.83	-
Total	**0.38 ± 0.38**	**-**	**-**	**-**	**3.75 ± 2.39**	**-**	**0.83 ± 0.83**	**-**
Cactáceas	0.93 ± 0.61	-	-	-	-	-	-	-
No identificadas	3.67 ± 3.67	-	1.82 ± 1.82	0.31 ± 0.31	2.64 ± 2.64	-	-	-
Número de colonias (n)	7	5	5	7	4	8	3	7
Número de semillas	441	358	196	482	192	445	195	284

Discusión

La dieta de las tres especies del género *Pogonomyrmex* estudiadas resultó ser principalmente granívora en ambas condiciones de pastoreo y durante las cuatro temporadas. El resto de los ítems incluidos en la dieta (i.e., restos de artrópodos, frutos, flores y otros restos vegetales) nunca representaron más del 25%, con porcentajes mucho menores en las colonias de *P. inermis* y *P. rastratus*. En particular, en estas dos especies las semillas de gramíneas siempre constituyeron la mayor parte de la dieta, mientras que *P. mendozanus* consumió semillas de una mayor variedad de especies de plantas. La prevalencia de las semillas en la dieta, y particularmente de gramíneas, es un aspecto que ya ha sido observado en estas tres especies de hormigas (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a) y también en otras especies del género *Pogonomyrmex* en América del Norte (Crist & MacMahon 1992, Gordon 1993, MacMahon et al. 2000), lo cual refuerza la evidencia de que las semillas de gramíneas constituyen un recurso alimentario fundamental para estas hormigas. Más allá de esta similitud general, se observaron diferencias en la amplitud de la dieta de las tres especies: *P. inermis* y *P. rastratus* mostraron una dieta estrecha enfocada en el consumo de semillas de gramíneas en todas las condiciones y temporadas, mientras que *P. mendozanus* presentó una dieta más amplia incluyendo en algunas ocasiones ítems de distintas categorías y semillas de distintos grupos de plantas. Estas diferencias entre especies se reflejaron en los valores de diversidad de la dieta, que fueron mucho mayores en *P. mendozanus* que en *P. inermis* y *P. rastratus*, y también en el elevado número de semillas de distintas especies de plantas (31 en *P. mendozanus* versus 16 en *P. inermis* y 21 en *P. rastratus*). Estos resultados coinciden parcialmente con la hipótesis original, ya que se esperaba que tanto *P. mendozanus* como *P. rastratus* presentasen una dieta más amplia que *P. inermis*; sin embargo, esto no se observó en el caso de *P. rastratus*, sugiriendo que la dieta de esta especie podría no ser tan flexible como se pensaba.

Las variaciones en la amplitud de la dieta de una especie suelen estar asociadas con la disponibilidad de sus recursos preferidos, que para estas especies son las semillas de gramíneas (Pirk et al. 2009a, Pirk & Lopez de Casenave 2011). Para el mismo periodo de muestreo y en los mismos sitios en donde se estudió la dieta de estas especies, se cuenta con datos de la abundancia de semillas en el banco del suelo, lo que permite evaluar la dinámica espacial y temporal del principal recurso de estas hormigas (Marone & Pol 2021; Fig. 4.9). Durante las primeras dos temporadas (T1 y T2) se observó un incremento en la abundancia de semillas de gramíneas en ambas condiciones de pastoreo que desdibujó el contraste

usualmente registrado entre ambientes pastoreados y no pastoreados en Ñacuñán (Fig. 4.9). El periodo 2016-2017 fue el más lluvioso en 48 años de registros para esta región (Marone & Pol 2021). A este periodo húmedo le siguieron años de precipitaciones muy por debajo del promedio (Marone & Pol 2021) y en esas temporadas (T3 y T4) se registró una drástica disminución en la abundancia de semillas de gramíneas en ambas condiciones de pastoreo, pero que fue más notable en los ambientes no pastoreados (Fig. 4.9). A pesar de estas grandes fluctuaciones temporales en la abundancia de semillas de gramíneas, *P. inermis* no modificó su dieta y mantuvo niveles elevados de consumo de estas semillas. De manera similar, *P. rastratus* se alimentó principalmente de semillas de gramíneas durante las temporadas en las que sus colonias estuvieron activas. En cambio, *P. mendozanus* modificó su dieta incluyendo mayores proporciones de otros ítems y de semillas de arbustos cuando disminuyó la abundancia de semillas de gramíneas (T3 y T4). Una respuesta similar había sido registrada en esta especie en trabajos que analizaron las variaciones en la dieta entre meses con mayor y menor disponibilidad de semillas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011). Del mismo modo, estudios previos mostraban la escasa flexibilidad en la dieta de *P. inermis* (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011). Este estudio aporta nueva evidencia que corrobora la plasticidad de la dieta de *P. mendozanus* a las fluctuaciones en los recursos entre temporadas y condiciones de pastoreo, y refuerza la hipótesis de la dieta estereotipada de *P. inermis* registradas previamente a una distinta escala temporal. En el caso de *P. rastratus*, la flexibilidad antes observada (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011) no tuvo ocasión de expresarse, ya que la drástica disminución del recurso registrada durante las últimas dos temporadas puede haber ocasionado una severa restricción de su actividad de forrajeo, e incluso una importante declinación en la abundancia de colonias activas (Miretti et al. datos no publicados).

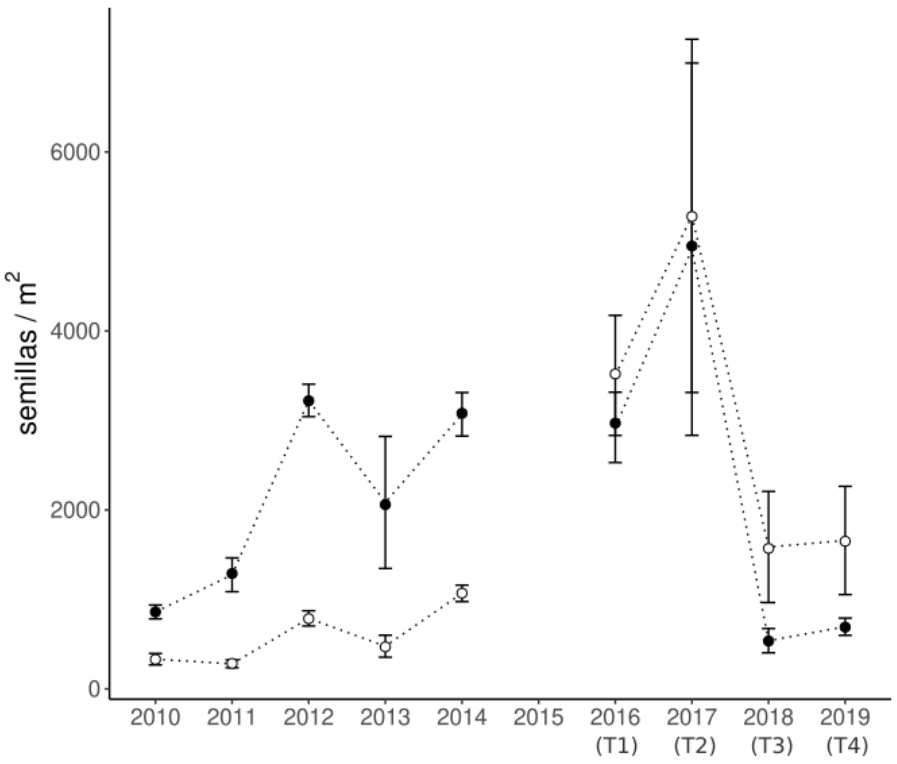

Fig. 4.9. Abundancia promedio (±EE) de semillas de gramíneas en el banco del suelo en algarrobales no pastoreados (negro) y pastoreados (blanco) durante la primavera entre 2010 y 2019. Modificado a partir de Marone & Pol (2021).

Aun cuando la abundancia de semillas en el desierto del Monte suele ser muy variable entre años (Pol et al. 2010, Marone & Pol 2021), el contraste en la abundancia entre ambientes pastoreados y no pastoreados ha sido consistente a escala regional (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Sin embargo, como se mencionó en el párrafo anterior, esas diferencias en la abundancia de semillas entre condiciones se perdieron durante las temporadas en las que se realizó este trabajo (Fig. 4.9), de una manera que no podía preverse al planificar el estudio. La pérdida del contraste entre los algarrobales pastoreados y no pastoreados se debió no solo a las marcadas variaciones en la abundancia de semillas entre las primeras dos temporadas (un notable aumento) y las dos subsiguientes (una importante reducción), que homogeneizaron las diferencias, sino a que, específicamente, cuando aumentaron lo hicieron más notablemente en los ambientes pastoreados (2016) y cuando disminuyeron lo hicieron más en los no pastoreados (2018), resultando incluso en una abundancia algo mayor en los pastoreados hacia el final del periodo (Fig. 4.9). Estas fluctuaciones no permitieron examinar las potenciales diferencias en la dieta en respuesta al

efecto del pastoreo, uno de los objetivos iniciales de este trabajo. No resulta sorprendente, en definitiva, que no hayan existido diferencias evidentes en la dieta de estas tres especies entre ambientes pastoreados y no pastoreados y que las diferencias temporales (entre años) hayan sido mucho más importantes que las espaciales (entre condiciones de pastoreo). En un contexto más general, los resultados de este trabajo enseñan que se debe ser muy cauteloso al evaluar estudios en los que no se encontró un efecto del pastoreo pero no fue medida la disponibilidad de recursos en ambas condiciones (e.g., al realizar un meta-análisis).

La flexibilidad en la dieta de *P. mendozanus* podría representar una ventaja en comparación con una dieta graminívora más estricta como la de *P. inermis* (Tuomainen & Candolin 2011, vanBaaren & Candolin 2018). En algunos casos la flexibilidad en el comportamiento de alimentación puede explicar el éxito de una especie ante cambios ambientales, ya que les permite ampliar su nicho trófico en contextos de menor disponibilidad de los recursos preferidos (vanBaaren & Candolin 2018, Balzani et al. 2021). Sin embargo, estas ventajas no siempre son suficientes para evitar las consecuencias negativas de las modificaciones de los ambientes naturales (Wong & Candolin 2015, Petrov et al. 2020, Sagario et al. 2020). En el caso de las hormigas granívoras, la inclusión de alimentos alternativos podría no cubrir los requerimientos nutricionales de una colonia y estas restricciones fisiológicas podrían traducirse en una respuesta ecológica como, por ejemplo, una reducción en la abundancia. Las colonias de *P. mendozanus* ubicadas en algarrobales pastoreados de la Reserva Natural Bosques Telteca modifican su dieta de una manera similar a la que se observó en este trabajo en Ñacuñán y sus alrededores, pero en esa población se observaron además respuestas fisiológicas y numéricas: las colonias eran menos numerosas, las hembras reproductivas presentaban un menor porcentaje de grasa corporal y la densidad de colonias era menor en los sitios más intensamente pastoreados (Pol et al. 2017, 2022). Por lo tanto, es necesario incluir el estudio y evaluación de este tipo de respuestas tanto en especies con comportamientos más flexibles (*P. mendozanus*) como estereotipados (*P. inermis*) para poder concluir que efectivamente la flexibilidad de las primeras implica una ventaja ecológica sobre las segundas.

En conclusión, el estudio de la dieta en contextos de diferente abundancia del recurso preferido permitió profundizar el conocimiento del comportamiento de alimentación de estas especies de hormigas granívoras al analizar su flexibilidad y compararla entre especies. Estos resultados llevan a generar nuevas preguntas acerca de los requerimientos de las especies en escenarios ambientales potencialmente desfavorables, en los cuales su comportamiento puede

estar limitando su supervivencia, y también hasta qué punto la flexibilidad constituye una ventaja que les permite subsistir en contextos de escasez de recursos. Ese conocimiento podría ser utilizado para evaluar la vulnerabilidad ecológica de estas especies al verse enfrentadas a modificaciones naturales o antrópicas de los ecosistemas.

CAPÍTULO 5

Preferencias alimentarias de dos especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en ambientes pastoreados y no pastoreados del Monte central

CAPÍTULO 5

Preferencias alimentarias de dos especies de hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en ambientes pastoreados y no pastoreados del Monte central

Resumen

El estudio conjunto de la dieta, la disponibilidad de recursos y las preferencias alimentarias es clave para establecer los mecanismos que actúan en la toma de decisiones de los consumidores y predecir sus respuestas en contextos ambientales donde sus recursos alimentarios se ven afectados. En el desierto del Monte, el pastoreo afecta la composición y abundancia del banco de semillas del suelo, especialmente de las semillas de gramíneas, el principal recurso alimenticio de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex*. El objetivo de este capítulo es evaluar la posibilidad de que las preferencias alimentarias de las hormigas *Pogonomyrmex inermis* y *P. mendozanus* sean contexto-dependientes y se modifiquen en ambientes en donde se reduce la disponibilidad de semillas. Mediante ensayos a campo con una oferta controlada, se estudiaron las preferencias alimentarias de estas especies en algarrobales pastoreados y no pastoreados. En base a los resultados de estudios previos, se espera que sus preferencias no varíen y que en ambas condiciones de pastoreo prefieran semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas. Las dos especies de hormigas presentaron preferencias similares en los algarrobales pastoreados y no pastoreados: las semillas de gramíneas fueron altamente preferidas en comparación con las de arbustos y dicotiledóneas herbáceas. Estos resultados indican que las preferencias alimentarias de estas hormigas son estereotipadas, no contexto-dependientes. Esta característica permite predecir con mayor certidumbre las respuestas comportamentales y poblacionales de estas especies en distintas condiciones ambientales, a la vez que pone de manifiesto su fuerte dependencia por las semillas de gramíneas.

Introducción

La dieta de un organismo es el resultado de la interacción entre procesos internos como las decisiones innatas o aprendidas sobre qué recursos alimentarios usar, denominadas preferencias alimentarias (Johnson 1980), y procesos externos que incluyen la disponibilidad de alimento, el riesgo de predación y las interacciones con otras especies, entre otros factores ambientales (Milton & Dean 1993, Stephens 2008, Houadria & Menzel 2020, Balzani et al. 2021). El estudio conjunto de la dieta y los procesos internos y externos involucrados en ella es crucial para establecer los mecanismos que actúan en la toma de decisiones de los consumidores al momento de alimentarse y predecir sus respuestas comportamentales y poblacionales en contextos ambientales en los que sus recursos alimentarios se ven afectados.

Dieta, selección y preferencia son conceptos que usualmente se confunden o se tratan como sinónimos en la literatura (e.g., Milton & Dean 1993, Nicolai et al. 2007, Solida et al. 2014, Kelly & Elle 2021). Esto dificulta la interpretación y comparación de los resultados de estudios entre especies y condiciones ambientales y limita la posibilidad de detectar patrones generales y poner a prueba los mecanismos subyacentes al comportamiento de alimentación. La dieta es el conjunto de recursos alimenticios que un organismo consume en un tiempo y lugar determinado, junto con la importancia relativa de cada uno. Su estudio incluye una variedad de técnicas que dependen en gran parte de las características de la especie estudiada y van desde el análisis de los recursos directamente consumidos o acarreados al nido hasta el contenido estomacal, de las heces e, inclusive, el estudio de la microbiota intestinal (Pirk et al. 2007, Vesterinen et al. 2013, Tapio et al. 2017, Petta et al. 2020). La selección representa el conjunto de decisiones comportamentales individuales que resultan en la elección de los ítems alimenticios a partir de la oferta ambiental percibida y que usualmente se determina comparando la proporción de los alimentos consumidos con su disponibilidad en el ambiente (Johnson 1980, Jaksic & Marone 2007). Las preferencias alimentarias, en cambio, son el reflejo de los procesos internos que realiza un individuo al momento de elegir un alimento independientemente de su disponibilidad y distribución en el ambiente, en general en relación a sus características morfológicas y su interacción con características de los recursos alimentarios tales como tamaño, forma o composición nutricional y antinutricional (Johnson 1980, Kelrick et al. 1986, Crist & MacMahon 1992). Para estudiar las preferencias es preciso establecer una jerarquía entre los recursos consumidos, lo que requiere controlar experimentalmente su oferta (e.g., abundancia, tipo, calidad) y las condiciones ambientales en que se ofrecen (e.g., distancia, disposición espacial), de manera tal que la oferta de los ítems

sea equivalente y el consumo refleje solamente las preferencias alimentarias (Johnson 1980, Kelrick et al. 1986). Si los experimentos de preferencia se realizan con alimentos disponibles en el ambiente es posible establecer una relación directa entre las preferencias alimentarias evaluadas experimentalmente y la dieta estudiada en el campo (Jaksic & Marone 2007).

Las preferencias alimentarias pueden determinar la flexibilidad trófica de las especies (Jaksic 1989). Las especies generalistas tienen preferencias no jerárquicas o muy similares entre ítems y sus dietas siguen mayormente los cambios en la disponibilidad de recursos (Heller 1980, Jaksic 1989). En cambio, las especies especialistas tienen preferencias alimentarias bien marcadas y jerárquicas, sus dietas son relativamente fijas y en general no se modifican con el contexto ambiental (Davidson 1978, Heller 1980, Jaksic 1989). Por lo tanto, conocer las preferencias alimentarias de las especies ayuda a entender los límites de la flexibilidad trófica y, eventualmente, su vulnerabilidad frente a variaciones en la composición y abundancia de los alimentos que consumen (Tuomainen & Candolin 2011, Sih 2013, Marone et al. 2022). Ante variaciones en la disponibilidad de recursos, los consumidores deben evaluar y responder ajustando su dieta y la selectividad por determinados recursos según el contexto ambiental y su flexibilidad trófica (e.g., Wilby & Shachak 2000, Kay 2004, Ostoja et al. 2013 en hormigas; Veech 2001 en roedores; Camín et al. 2015 en aves). En hormigas granívoras se ha reportado que cuando la abundancia de las semillas preferidas es baja, puede aumentar el consumo de semillas menos preferidas pero más abundantes en el ambiente (Ostoja et al. 2013, Robertson & Schmasow 2018; ver también capítulo 4). En cambio, cuando los recursos alimentarios son abundantes estos insectos consumen y seleccionan positivamente las semillas preferidas (Davidson 1978, Wilby & Shachak 2000, Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011), siguiendo las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo (MacArthur & Pianka 1966). Esto lleva a preguntarse si los cambios en la dieta y en la selectividad en distintos contextos ambientales son producto de respuestas comportamentales que están asociadas a preferencias más o menos marcadas o jerárquicas.

En el Monte central la ganadería extensiva es la principal actividad productiva (Villagra et al. 2009). El sobrepastoreo disminuye notablemente la cobertura de gramíneas perennes y el número de estructuras reproductivas por planta, afectando negativamente la abundancia de sus semillas en el banco del suelo (Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020). Las semillas de gramíneas constituyen el principal componente de la dieta de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a, capítulo 4). Sin embargo, la dependencia por este recurso varía entre especies y no todas responden de la

misma manera cuando la disponibilidad de semillas de gramíneas se reduce en el ambiente. Por ejemplo, *Pogonomyrmex inermis* mantiene una dieta constituida principalmente por semillas de gramíneas que no se modifica en condiciones de escasez de este recurso, mientras que *P. mendozanus* amplía su dieta, reduce el consumo de semillas de gramíneas e incrementa el de alimentos menos preferidos como semillas de otros grupos de plantas y otros ítems alternativos (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, capítulo 4). Sin embargo, en los algarrobales no pastoreados de la Reserva de Ñacuñán, donde han sido estudiadas, no se han encontrado diferencias en las preferencias alimentarias de estas especies: las semillas de gramíneas son altamente preferidas por ambas (Pirk & Lopez de Casenave 2011). Para examinar la posibilidad de que poblaciones de estas hormigas que habitan en áreas donde la disponibilidad de semillas de gramíneas está fuertemente reducida tengan preferencias alimentarias diferentes (i.e., que las preferencias mismas sean contexto-dependientes; Shafir 1994, Bateson et al. 2003, Marone et al. 2015), Miretti et al. (2019) evaluaron las preferencias alimentarias de *P. mendozanus* en algarrobales pastoreados de la Reserva Natural Bosques Telteca y encontraron que son similares a las registradas en los algarrobales no pastoreados de Ñacuñán. Esto sugiere que sus preferencias alimentarias son fijas y no se modifican con los cambios en la disponibilidad de los recursos preferidos (i.e., no serían contexto-dependientes). Sin embargo, las preferencias en esta especie no fueron evaluadas de manera simultánea en condiciones contrastantes de pastoreo de una misma localidad y se desconoce si las otras especies del género, por ejemplo *P. inermis*, se comportan de la misma manera.

El objetivo de este capítulo es estudiar las preferencias alimentarias de *P. inermis* y *P. mendozanus* en condiciones contrastantes de pastoreo, evaluándolas en sitios con exclusión de ganado doméstico dentro de la Reserva de Ñacuñán y en campos pastoreados de sus alrededores. En base a los resultados de los estudios previos y al nivel de especialización de estas especies por las semillas de gramíneas, se espera que sus preferencias alimentarias no varíen entre algarrobales pastoreados y no pastoreados, corroborando que las preferencias representan un aspecto estereotipado (i.e., no contexto-dependiente) del comportamiento de estas hormigas. Específicamente, se espera que ambas especies prefieran semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas tanto en los algarrobales pastoreados como en los no pastoreados.

Métodos

Diseño experimental

Para estudiar las preferencias alimentarias de *Pogonomyrmex inermis* y *P. mendozanus* se realizaron ensayos de oferta de semillas en el campo con un diseño de comparaciones de a pares (de Vries 1998, Pirk & Lopez de Casenave 2011) en colonias ubicadas en algarrobales no pastoreados en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y en algarrobales sujetos a pastoreo de ganado doméstico en el establecimiento San Ignacio, localizado a 10 km de la reserva. Los experimentos se llevaron a cabo durante los meses de mayor actividad forrajera de las hormigas, entre diciembre y febrero de 2018-2019 y 2019-2020. Originalmente estaba planeado estudiar también las preferencias de *P. rastratus*, pero esto no fue posible debido a que su actividad de forrajeo fue declinando en el tiempo y fue extremadamente baja durante las temporadas en las que se realizaron los ensayos de preferencias.

Los ensayos consistieron en ofrecer semillas de siete especies de plantas nativas de a pares en todas las combinaciones posibles, repitiendo cinco veces los ensayos para cada combinación (21 pares de semillas x 5 repeticiones = 105 ensayos por colonia). Las semillas de cada par se dispusieron separadas 1 cm entre sí para facilitar que las obreras las detectasen simultáneamente. Los pares de semillas fueron presentados de forma aleatoria y cada par se ubicó a ~20 cm de la entrada del nido, dentro de cajas de Petri de 5 cm de diámetro que contaban con aperturas que permitían el libre acceso de las obreras y reducían el efecto del viento sobre las semillas (Fig. 5.1). Se consideró que la obrera detectaba ambas semillas cuando las tocaba con las antenas o las manipulaba con sus mandíbulas o patas. En cada ensayo se registró la semilla que fue removida primero, considerándola como preferida o "ganadora" (Fig. 5.1). Los ensayos se realizaron en el horario de mayor actividad de forrajeo (Pol & Lopez de Casenave 2004), durante varios días, dependiendo del nivel de actividad y de la respuesta de cada colonia a los ensayos. Cuando las hormigas no elegían ninguna semilla de alguna combinación específica a lo largo de uno o más días de actividad, se la consideró como un "empate".

Figura 5.1. Ensayos de preferencias por semillas en el campo. Se muestra la ubicación de las cajas de Petri a ~20 cm de la entrada del nido (a), la disposición de un par de semillas dentro de la caja de Petri (b) y la elección de una de las dos semillas por parte de una obrera de *P. mendozanus* (c).

En los ensayos se utilizaron semillas de cuatro especies de gramíneas (*Aristida mendocina*, *Trichloris crinita*, *Jarava ichu* y *Sporobolus cryptandrus*), dos de dicotiledóneas herbáceas (*Plantago patagonica* y *Chenopodium papulosum*) y una de arbusto (*Larrea divaricata*). Se seleccionaron semillas de estas especies ya que son consumidas por estas hormigas (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a, capítulo 4), pertenecen a distintos grupos de

plantas y difieren en sus características morfológicas (peso, forma, envolturas; Fig. 5.2, Tabla 5.1). Las semillas fueron presentadas en los ensayos tal cual se las encuentra cuando son acarreadas al nido por estas hormigas (i.e., con o sin sus envolturas: pericarpio en el caso de arbustos y dicotiledóneas herbáceas, glumas y glumelas en las gramíneas; Tabla 5.1). Se utilizaron semillas en buen estado (i.e., libres de hongos, daños mecánicos y que no colapsaban al ser presionadas suavemente con pinzas), cosechadas antes de los ensayos o durante la temporada anterior. Las semillas fueron almacenadas en bolsas de papel y guardadas en envases herméticos con sílica gel y se manipularon con pinzas, evitando el contacto directo.

Figura 5.2. Semillas utilizadas en los ensayos de preferencias: *Aristida mendocina* (A), *Trichloris crinita* (T), *Jarava ichu* (J), *Sporobolus cryptandrus* (S), *Larrea divaricata* (L), *Plantago patagonica* (P) y *Chenopodium papulosum* (C). Como referencia, la semilla de *Chenopodium papulosum* mide 0.94 mm de longitud máxima.

Tabla 5.1. Semillas utilizadas en los ensayos de preferencias. Se indica la familia, el grupo de plantas (A: arbusto, D: dicotiledóneas herbáceas, G: gramíneas), la masa de las semillas (Pol et al. datos no publicados) y la forma en la cual fueron presentadas (con o sin envolturas o estructuras de protección).

Especie	Familia	Grupo de plantas	Masa (mg)	Presentación
Larrea divaricata	*Zygophyllaceae*	A	2.30	con envoltura
Chenopodium papulosum	*Chenopodiaceae*	D	0.25	sin envoltura
Plantago patagonica	*Plantaginaceae*	D	0.65	sin envoltura
Aristida mendocina	*Poaceae*	G	0.46	con envoltura
Jarava ichu	*Poaceae*	G	0.12	con envoltura
Sporobolus cryptandrus	*Poaceae*	G	0.07	sin envoltura
Trichloris crinita	*Poaceae*	G	0.23	con envoltura

Análisis de datos

Para establecer el orden jerárquico de preferencias entre las semillas evaluadas se utilizó un análisis de dominancia entre comparaciones de a pares (Boyd & Silk 1983). En primer lugar, se construyeron matrices de doble entrada de tamaño N x N (matrices de dominancia) que representan el número de elementos comparados en los ensayos de preferencias (i.e., semillas de las siete especies) para cada una de las colonias (ver Apéndice 2). A cada celda *ij* de la matriz se le asignó un valor de 1 a 5 que indica la cantidad de ensayos en los cuales las semillas de la fila *i* fueron preferidas por sobre las semillas de la columna *j*. En el caso de empates (cuando ninguna de las semillas ofrecidas fue removida), se asignó un valor de 0.5.

En este tipo de análisis es importante cumplir con algunos supuestos y requisitos: la independencia entre los ensayos, el balance entre el número de ensayos para cada par de elementos (i.e., las semillas) y la linealidad del orden de preferencias (de Vries 1998, Gammell et al. 2003). Para cumplir con el supuesto de independencia, que requiere que las réplicas de los ensayos para un mismo par de elementos sean independientes entre sí, los

ensayos fueron realizados en los momentos de mayor actividad diaria de forrajeo (Pol & Lopez de Casenave 2004), disminuyendo la probabilidad de registrar a los mismos individuos en los ensayos. En las colonias con baja actividad, los ensayos se realizaron en diferentes días y horarios para minimizar la probabilidad de repetir individuos entre ensayos de una misma combinación de semillas.

En los análisis de dominancia con diseño de comparaciones de a pares es conveniente, aunque no excluyente, que el número de ensayos sea idéntico para cada par de combinaciones (de Vries 1998, de Vries et al. 2006). Si bien en este estudio se intentaron realizar cinco ensayos para todas las combinaciones de semillas, en algunos casos no pudieron ser completados por el bajo nivel de actividad de algunas colonias. En estos casos, se decidió utilizar un índice de dominancia que pondera la importancia relativa de cada elemento de la matriz y cuenta con una corrección que considera la cantidad de ensayos realizados por combinación de semillas, disminuyendo los sesgos originados por comparaciones desbalanceadas (Gammell et al. 2003, de Vries et al. 2006, Bang et al. 2010).

La linealidad de las jerarquías entre los elementos de cada matriz se evaluó mediante el índice de linealidad de Kendall (Appleby 1983), que toma valores entre 0 y 1, cuando todas las semillas son igualmente preferidas y cuando se ordenan de menor a mayor y la linealidad es perfecta, respectivamente. Se eligió este índice ya que está recomendado para los casos en los que el número de elementos evaluados es impar y se registran empates (de Vries 1995). El valor del índice obtenido para cada matriz está fuertemente relacionado con el número de tríadas circulares presentes en la misma (Boyd & Silk 1983, Appleby 1983). Las tríadas circulares son relaciones no transitivas entre tres elementos de la matriz (e.g., cuando la semilla A le gana a la semilla B, la B le gana a la C y la C le gana a la A). Una matriz con un orden lineal perfecto es aquella en la cual todas las relaciones triádicas son transitivas. Además, la linealidad de una matriz también depende de que las relaciones diádicas (i.e., entre dos elementos) sean asimétricas (Boyd & Silk 1983), es decir que haya una diferencia de magnitud entre dos elementos consecutivos de un orden lineal (i.e., un “ganador” sobre un “perdedor”).

Para calcular el índice de linealidad se construyó una matriz binaria a partir de la matriz de dominancia de cada colonia, asignándole un valor de 1 a cualquier celda *ij* en la que la semilla *i* fuera removida más veces que *j* al ser ofrecidas *i* y *j* conjuntamente y, a la inversa, el valor de 0 a la celda *ji* correspondiente. Todos los empates fueron reemplazados por un valor

de 0.5 (de Vries 1995). Se estimó primero el número de tríadas circulares *d* utilizando la fórmula de Appleby (1983):

$$d = [N (N - 1) (2N - 1) / 12] - 1/2 \Sigma (S_i)^2,$$

donde N es el número de semillas evaluadas y S_i es la suma de los valores de la fila de la matriz binaria para la semilla *i*. Luego se calculó el índice de linealidad *K* de Kendall:

$$K = 1 - [24 d / (N^3 - N)].$$

Finalmente, para evaluar si los valores observados del índice de Kendall de cada matriz difieren de los esperados por azar se utilizó la prueba desarrollada por Appleby (1983).

Los índices ordinales como el de Kendall muestran la jerarquía lineal entre los elementos de una matriz, mientras que los índices cardinales sirven para medir la magnitud de la diferencia entre dos elementos consecutivos de un orden lineal (en este caso, las diferencias en la preferencia por las distintas semillas). Se utilizó el índice cardinal de David *DS* y su variante normalizada *normds* (David 1987, de Vries et al. 2006), que se recomienda cuando en las matrices se dan casos de circularidad y comparaciones desbalanceadas, ya que pondera la importancia relativa de cada elemento de la matriz al asignarle mayor valor a una semilla cuando es elegida ante una semilla más preferida que cuando es elegida ante una poco preferida (Gammell et al. 2003, Hemelrijk et al. 2005, Bang et al. 2010).

Cuando el número de ensayos varía mucho entre los elementos de una matriz, las proporciones observadas de ensayos ganados por una semilla sobre otra (P_{ij}) no son adecuadas ya que pueden tomar el mismo valor para distinta cantidad de réplicas. Entonces, se puede utilizar una corrección por azar donde la proporción observada de ensayos ganados o perdidos es corregida por la probabilidad de que ese resultado sea producto del azar (de Vries et al. 2006). Esta nueva proporción (D_{ij}) se calcula sobre la base de una distribución uniforme, en la cual dado un número de réplicas para una determinada combinación de elementos (n_{ij}), cualquier división de las mismas en “ganancias” o “pérdidas” es igualmente probable. Partiendo de la matriz de dominancia, primero se obtienen los valores de P_{ij}:

$$P_{ij} = s_{ij} / n_{ij},$$

donde s_{ij} es el número de ensayos en que la semilla *i* fue preferida sobre la semilla *j* y n_{ij} el número de ensayos en los que ese par de semillas fue ofrecido. Luego se calcula D_{ij}:

$$D_{ij} = \text{prop. observada} - [(\text{prop. observada} - \text{prop. esperada}) \times \text{Prob. (prop. observada)}]$$

como:

$$D_{ij} = P_{ij} - [(P_{ij} - 0.5) \text{ x Prob. } (P_{ij})],$$

donde

$$\text{Prob. } (P_{ij}) = 1 / (n_{ij} + 1).$$

Con los valores de D_{ij} se corrigió la matriz de dominancia y se calculó el índice de preferencia *DS*. Para cada semilla *i*, la fórmula para calcular el índice es:

$$DS = w + w2 - l - l2,$$

donde *w* representa la suma de las proporciones corregidas de los ensayos en los que *i* fue preferida sobre otras semillas (D_{ij}), *w2* representa la suma de los valores de *w* de las semillas con las cuales la semilla *i* fue ofrecida (w_j) ponderados según el valor de P_{ij}, *l* es la suma de las proporciones de los ensayos en los que la semilla *j* fue preferida sobre la semilla *i* (D_{ji}) y *l2* representa la suma de los valores de *l* de las semillas con las cuales *i* fue ofrecida (l_j) ponderados según el valor de D_{ji}. Las fórmulas de estos parámetros son las siguientes:

$$w = \sum D_{ij,} (j = 1,..N, i \neq j),$$

$$w2 = \sum w_j D_{ij} (j = 1,..N, i \neq j),$$

$$l = \sum D_{ji} (j = 1,...N, i \neq j),$$

$$D_{ji} = 1 - D_{ij},$$

$$l2 = \sum l_j D_{ji} (j = 1,...N, i \neq j).$$

La variante normalizada del índice de preferencia se calculó como:

$$normds = [DS + N (N - 1) / 2] / N,$$

quedando expresadas las preferencias de una forma lineal y ponderadas entre las distintas semillas que fueron comparadas entre sí en una escala que va de 0 a N−1 (de Vries et al. 2006).

Las diferencias en los valores obtenidos del índice de preferencia normalizado para las distintas semillas se analizaron mediante modelos lineales generales (función “lm” del paquete *stats*; R Core Team 2021). Cuando los supuestos de normalidad o homocedasticidad no se cumplieron se optó por modelos lineales generalizados ajustando los datos a una

distribución gamma (función “glm” del paquete *lme4*; Bates et al. 2015). Los valores de *normds* se utilizaron como variable respuesta y las semillas como variable explicativa cualitativa, considerando a los ensayos de las distintas colonias como observaciones independientes. Se construyó un modelo para las colonias de una misma especie en cada condición de pastoreo. Se realizaron comparaciones *a posteriori* de Tukey para evaluar las diferencias entre los pares de semillas evaluadas (paquete *emmeans*; Lenth 2021). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R (R Core Team 2021).

Resultados

Se completaron ensayos de preferencias en 16 colonias: 11 de *Pogonomyrmex mendozanus* (6 en algarrobales no pastoreados y 5 en pastoreados) y 5 de *P. inermis* (4 y 1, respectivamente) (Apéndice 2). Las preferencias se ordenaron linealmente en 13 de las 16 colonias (Tabla 5.2). Los valores del índice de linealidad de Kendall fueron altos (≥ 0.75) para la mayoría de las colonias de *P. mendozanus* (9 de 11) y para todas las colonias de *P. inermis*. Solo en tres colonias se registraron más tríadas circulares que lo esperado por azar: dos de *P. mendozanus* (pmñ1 y pmñ6) y una de *P. inermis* (piñ1). Dado que los valores de preferencias en estas tres colonias fueron similares a los del resto de las colonias estudiadas y su inclusión o exclusión no modificaba el patrón general, se las incluyó en los análisis subsiguientes.

Los valores del índice de preferencia normalizado para las semillas ofrecidas fueron significativamente diferentes en las colonias de *P. mendozanus* en ambas condiciones de pastoreo y en las de *P. inermis* en los algarrobales no pastoreados (Tabla 5.3). Como se realizaron ensayos de preferencias en una única colonia de *P. inermis* en los algarrobales pastoreados, no se realizaron análisis estadísticos en ese caso.

Tabla 5.2. Número de tríadas circulares *d* y valores del índice de linealidad *K* registrados en las colonias de *Pogonomyrmex mendozanus* y *P. inermis* en las que se realizaron los ensayos de preferencias en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P). Se muestra además la significancia de la prueba de linealidad de Appleby (1983).

Especie / Colonia	Condición	*d*	*K*	p
P. mendozanus				
pmñ1	NP	6	0.54	>0.112
pmñ2	NP	0	1	<0.006
pmñ3	NP	0	1	<0.006
pmñ4	NP	0.75	0.95	<0.006
pmñ5	NP	0	1	<0.006
pmñ6	NP	4	0.69	0.069
pmp1	P	2	1	0.017
pmp2	P	1	0.92	0.006
pmp3	P	0.75	0.94	<0.006
pmp4	P	2	0.84	0.017
pmp5	P	1.5	0.89	0.033
P. inermis				
piñ1	NP	3.25	0.75	0.069
piñ2	NP	1	0.92	0.006
piñ3	NP	2	0.84	0.017
piñ4	NP	0.75	0.94	<0.006
pip1	P	0.75	0.94	<0.006

Tabla 5.3. Modelos utilizados para analizar las preferencias por distintas semillas en colonias de *Pogonomyrmex mendozanus* y *P. inermis* en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P). Se indica el cumplimiento de los supuestos (N: normal, Nn: no normal, H: homocedasticidad) y se muestra el número de colonias, el valor del estimador, los grados de libertad residuales y la significancia.

Especie	Condición	Modelo	Supuestos	n	F	gl	p
P. mendozanus	NP	lm (*normds*~semilla)	N, H	6	14.26	35	<0.001
P. mendozanus	P	lm (*normds*~semilla)	N, H	5	46.42	28	<0.001
P. inermis	NP	glm (*normds*~semilla)	Nn, H	4	14.65	21	<0.001

El ordenamiento de las preferencias fue muy similar en las colonias de *P. mendozanus* ubicadas en las dos condiciones de pastoreo (Fig. 5.3). En ambas condiciones, *Aristida mendocina* fue la especie más preferida, seguida por *Trichloris crinita*, *Jarava ichu* y *Sporobolus cryptandrus*. Las restantes semillas presentaron niveles intermedios o bajos de preferencias y su ordenamiento varió levemente entre condiciones. En los algarrobales no pastoreados la semilla del arbusto *Larrea divaricata* presentó niveles intermedios de preferencia, mientras que las semillas de las dicotiledóneas herbáceas *Chenopodium papulosum* y *Plantago patagonica* fueron las menos preferidas. En los ambientes pastoreados las tres especies presentaron los niveles más bajos de preferencias.

Las preferencias de *P. inermis* mostraron el mismo patrón general que el observado en *P. mendozanus* en ambas condiciones de pastoreo (Fig. 5.4). Las semillas de *A. mendocina* y *J. ichu* tuvieron los valores más altos de preferencias, seguidas por *T. crinita* y *S. cryptandrus*, mientras que el resto de las semillas (y más marcadamente *C. papulosum* y *L. divaricata*) fueron menos preferidas.

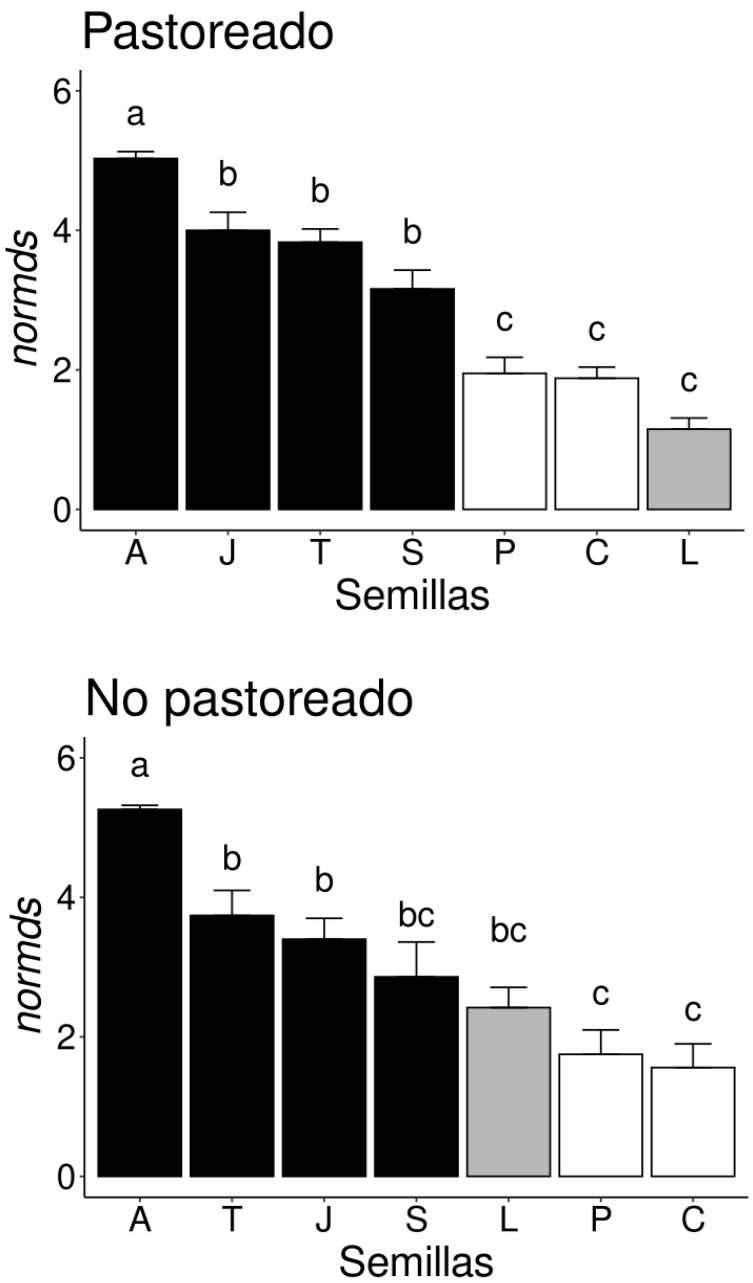

Figura 5.3. Valores promedio (+EE) del índice de David normalizado (*normds*) indicando las preferencias de *Pogonomyrmex mendozanus* por semillas de distintas especies de plantas (A: *Aristida mendocina*, J: *Jarava ichu*, T: *Trichloris crinita*, S: *Sporobolus cryptandrus*, P: *Plantago patagonica*, C: *Chenopodium papulosum*, L: *Larrea divaricata*) en colonias ubicadas en algarrobales pastoreados (arriba) y no pastoreados (abajo). En negro se muestran las semillas de gramíneas, en blanco las de dicotiledóneas herbáceas y en gris las de arbustos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$, comparaciones *a posteriori* de Tukey).

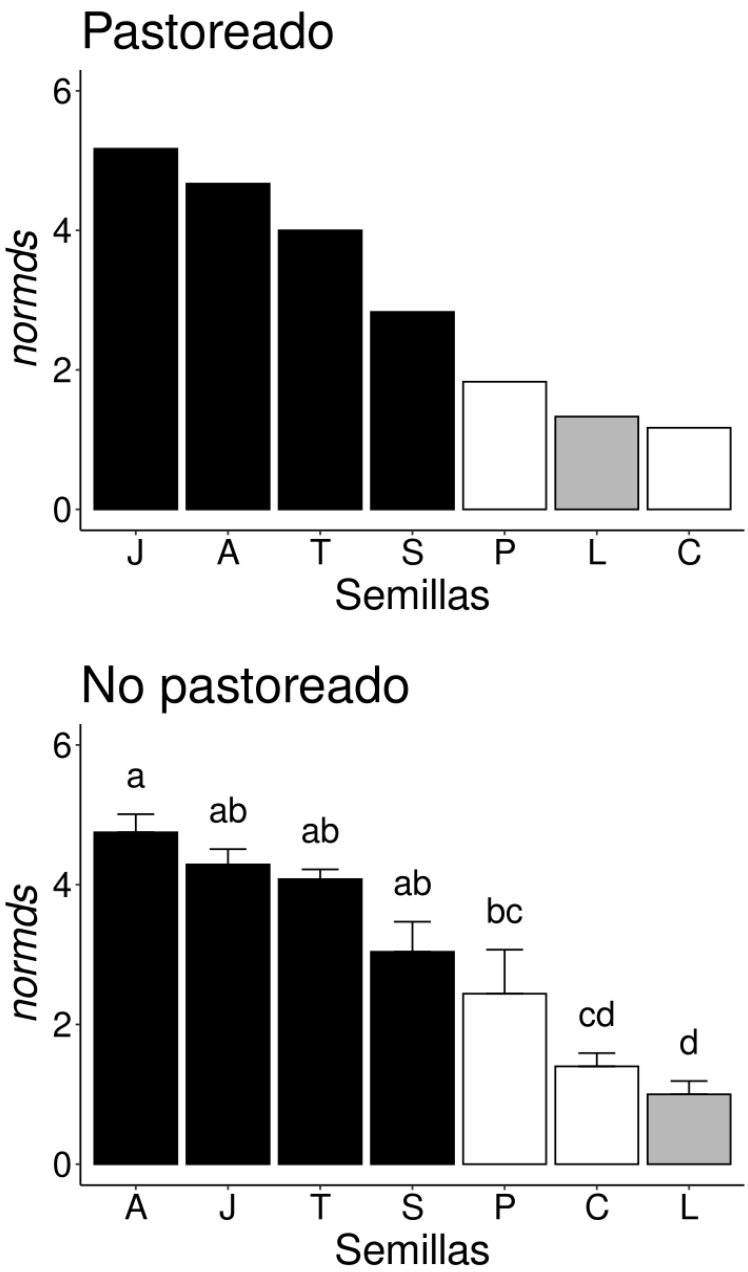

Figura 5.4. Valores promedio (+EE) del índice de David normalizado (*normds*) indicando las preferencias de *Pogonomyrmex inermis* por semillas de distintas especies de plantas (J: *Jarava ichu*, A: *Aristida mendocina*, T: *Trichloris crinita*, S: *Sporobolus cryptandrus*, P: *Plantago patagonica*, L: *Larrea divaricata*, C: *Chenopodium papulosum*) en colonias ubicadas en algarrobales pastoreados (arriba) y no pastoreados (abajo). En negro se muestran las semillas de gramíneas, en blanco las de dicotiledóneas herbáceas y en gris las de arbustos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$, comparaciones *a posteriori* de Tukey).

Discusión

El orden de las preferencias por las semillas evaluadas no varió entre las colonias de *Pogonomyrmex inermis* y *P. mendozanus* ubicadas en algarrobales pastoreados y no pastoreados. Las semillas de gramíneas fueron más preferidas que las de otros grupos de plantas como arbustos y dicotiledóneas herbáceas. Estos resultados son consistentes con los reportados en estudios previos (Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019) y sustentan la hipótesis de que las preferencias alimentarias de estas hormigas son un carácter estereotipado que no se modifica en contextos ambientales en los cuales sus recursos preferidos disminuyen. La similitud entre los resultados de éste y otros estudios (e.g., Aput et al. 2019, Miretti et al. 2019) sugiere que las preferencias alimentarias podrían ser un rasgo comportamental filogenéticamente conservado en muchas especies de este género. A continuación, se discuten las posibles causas de las preferencias y sus implicancias ecológicas y evolutivas.

La marcada preferencia de estas hormigas por las semillas de gramíneas puede explicarse en parte debido a que éstas constituyen un recurso abundante y relativamente estable en el tiempo en muchos desiertos y pastizales (Brown et al. 1979, Kemp 1989) donde las hormigas de este género son abundantes (MacMahon et al. 2000). En estos ambientes, la selección natural podría haber favorecido la especialización en el uso de dichos recursos, tal como ha sido propuesto para otros animales granívoros (Marone et al. 1998b). No obstante, la preferencia por semillas de gramíneas como un rasgo que se ha fijado tempranamente en la evolución de este grupo de hormigas es una hipótesis que requiere estudios más profundos.

En general, las preferencias alimentarias de las hormigas granívoras han sido explicadas en base a las características morfológicas de las semillas, como su tamaño, forma y presencia de estructuras accesorias (Azcárate et al. 2005, Pirk & Lopez de Casenave 2010, Wandrag et al. 2021), la calidad nutricional (proporciones de lípidos, proteínas y carbohidratos) y la presencia de compuestos químicos secundarios potencialmente nocivos (Kelrick et al. 1986, Crist & MacMahon 1992). Estudios previos sobre la composición química de las semillas más consumidas por los animales granívoros en el Monte central muestran que las semillas de gramíneas tienen valores altos de carbohidratos y baja o nula concentración de compuestos secundarios (Ríos et al. 2012). Por el contrario, las semillas de dicotiledóneas herbáceas tienen baja concentración de carbohidratos y presentan compuestos secundarios como alcaloides y saponinas (Ríos et al. 2012) que son potencialmente perjudiciales para las

hormigas (Janzen 1971, Kelrick et al. 1986, Crist & MacMahon 1992). Los carbohidratos son nutrientes cruciales para las hormigas, en tanto constituyen el principal recurso energético de las obreras y son relevantes para el desarrollo, crecimiento y reproducción de las colonias (Bono & Herbers 2003, Feldhaar 2014, Bazazi et al. 2016). Estudios recientes mostraron que la disminución del consumo de semillas de gramíneas ricas en carbohidratos se asocia con una reducción en el tamaño y densidad de colonias, así como con el deterioro de la condición corporal de las reinas (e.g., menores reservas de grasas) y el aumento de la mortalidad de las obreras de *P. mendozanus* (Pol et al. 2017, 2022). Estas evidencias refuerzan la importancia de las semillas de gramíneas como alimento nutricional y energéticamente rentable, que podrían en gran medida explicar los altos y consistentes niveles de preferencia registrados en este estudio.

En relación al tamaño y la morfología de las semillas, *P. mendozanus* y *P. inermis* prefieren y seleccionan semillas de tamaño intermedio (0.10-0.69 mg) en comparación con semillas más pequeñas (< 0.10 mg) o muy grandes (> 0.70 mg; Pirk & Lopez de Casenave 2010; Miretti et al. 2019). Este patrón coincide en parte con los resultados de este estudio, ya que las semillas de gramíneas de tamaños intermedios fueron más preferidas que las más grandes como las de arbustos, o más pequeñas como las de dicotiledóneas herbáceas. Estas diferencias son menos evidentes entre las gramíneas, ya que especies con semillas pequeñas o intermedias como *Sporobolus cryptandrus* y *Jarava ichu* tuvieron valores de preferencias bajos en trabajos previos (Miretti et al. 2019) o intermedios a altos (este estudio). En algunos trabajos se sugiere que la forma alargada de las semillas, como es el caso de las de algunas gramíneas, podría facilitar su manipulación y transporte, en comparación con semillas más redondeadas como las de muchas dicotiledóneas herbáceas (Pulliam & Brand 1975, Azcárate et al. 2005), lo que podría también explicar la alta preferencia por algunas de las semillas de gramíneas como *Aristida mendocina* y *Jarava ichu*. Finalmente, la presencia de aristas es una característica que dificulta la manipulación y transporte de las semillas en algunas especies (e.g., *Pheidole* spp. e *Iridomyrmex rufoniger*; Wandrag et al. 2021). Sin embargo, este carácter no parece ser relevante en el caso de *P. mendozanus* y *P. inermis* ya que estas especies prefieren semillas de gramíneas que poseen aristas. De hecho, las obreras de *P. mendozanus* pueden cortar las aristas antes de acarrear las semillas al nido (obs. pers.) y otra especie del género presente en Ñacuñán, *P. rastratus*, remueve activamente las estructuras externas de las semillas de gramíneas antes de acarrearlas (Pirk & Lopez de Casenave 2006).

De esta forma, las características químicas junto con algunas características físicas de las semillas podrían explicar la jerarquía de las preferencias observada en estas especies.

Los resultados de este trabajo corroboran la hipótesis de que las preferencias alimentarias en *P. inermis* y *P. mendozanus* son jerárquicas y estereotipadas y que no se modifican en contextos ambientales desfavorables en los cuales las semillas de gramíneas suelen escasear (i.e., algarrobales pastoreados). Una explicación alternativa para los resultados obtenidos podría ser que las preferencias en los sitios pastoreados y no pastoreados del área de estudio no fueron diferentes debido a que, como se mostró en el capítulo 4, en los años en los que se las evaluó no existió un marcado contraste en la abundancia de estas semillas entre ambas condiciones de pastoreo (ver figura 4.9, capítulo 4). Esto ciertamente dificultó la evaluación de la contexto-dependencia de las preferencias en relación a la abundancia de este recurso. Sin embargo, si se examinan los resultados en conjunto con las evidencias de estudios previos (Miretti et al. 2019) parece más plausible la hipótesis original que postula que las preferencias son un rasgo conservado en las especies de este género. *Pogonomyrmex inermis* constituye un ejemplo de aquellos casos en los que las preferencias alimentarias podrían estar determinando la flexibilidad trófica (Jaksic 1989), ya que se trata de una especie especialista que consume casi exclusivamente semillas de gramíneas aún en condiciones de baja abundancia de este recurso, lo que coincide con sus preferencias bien marcadas y jerárquicas. En cambio, *P. mendozanus* también tiene preferencias alimentarias jerárquicas y estereotipadas pero presenta cierta flexibilidad en varios aspectos del comportamiento de alimentación, como su dieta o su estrategia de forrajeo, ante cambios en la disponibilidad de sus recursos preferidos (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2015, 2017, capítulo 4). En el caso de esta especie, las diferencias en el comportamiento de forrajeo al enfrentarse a distintas condiciones ambientales no parecen poder ser explicadas únicamente por sus preferencias.

En conclusión, los resultados muestran que ambas especies tienen preferencias jerárquicas y fijas (i.e, que no son contexto-dependientes) que no se modifican al ser evaluadas en distintas condiciones de pastoreo. Estas hormigas prefieren semillas de gramíneas y esa preferencia podría ser explicada porque se trata de un recurso más abundante y estable que otros, por el alto contenido energético y nutricional de esas semillas, su bajo nivel de compuestos secundarios y ciertas características morfológicas que favorecen su manipulación y traslado. Este patrón de preferencias podría constituir un rasgo conservado en este género. Los altos niveles de preferencia por las semillas de gramíneas que poseen estas especies podrían incrementar su vulnerabilidad en escenarios donde su disponibilidad es baja, y esta situación

podría ser más apremiante para aquellas que, como *P. inermis*, no son capaces de modificar su dieta al enfrentarse a esas condiciones. Pero incluso en especies con dietas más flexibles como *P. mendozanus*, las necesidades nutricionales de la colonia podrían ser difíciles de cubrir con recursos alternativos, lo que es consistente con las respuestas fisiológicas y numéricas observadas previamente en esta especie en sitios intensamente pastoreados (Pol et al. 2017, 2022).

CAPÍTULO 6

Discusión general

CAPÍTULO 6

Discusión general

El objetivo de este capítulo es ofrecer un resumen de los resultados más relevantes de este trabajo, analizándolos en relación con el objetivo general de la tesis. A través del análisis de distintos patrones y mecanismos relacionados con las respuestas ecológicas de las hormigas granívoras a los efectos del pastoreo en el desierto del Monte a diferentes escalas espaciales, este estudio pretende contribuir a la explicación y predicción de la dinámica de las hormigas granívoras frente a cambios en su ambiente y profundizar en el análisis de las relaciones entre las plantas, sus consumidores y los efectos de la actividad humana en zonas áridas de Argentina.

Integración de resultados

En el capítulo 3 se estudiaron la diversidad y composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en cuatro localidades a lo largo de un gradiente latitudinal en la región del Monte. A escala regional, la diversidad de los ensambles estuvo determinada principalmente por las condiciones propias de cada localidad y solo en una de ellas la influencia del pastoreo fue relevante. A su vez, las diferencias en la composición de especies fueron más importantes entre localidades que al considerar el efecto del pastoreo. En definitiva, los ensambles de hormigas granívoras podrían estar influenciados directamente por características que varían entre localidades, como puede ser la composición y estructura de las comunidades de plantas, que son diferentes en los distintos distritos del Monte (Abraham et al. 2009, Bisigato et al. 2009, Oyarzábal et al. 2018). El efecto de la intensidad ganadera, a pesar de influir en la abundancia y composición del banco de semillas del suelo, podría ser secundario y no afectar directamente a la diversidad y composición de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas, tal como se ha observado en otras áreas desérticas (Bestelmeyer & Wiens 2001, Nash et al. 2004). La baja tasa de recambio de especies entre sitios pastoreados y no pastoreados dentro de cada localidad, que puede interpretarse como una falta de respuesta de las hormigas al impacto producido por el pastoreo a escala local, podría explicarse por la presencia en estos ensambles de especies

generalistas que no dependen estrictamente de las semillas como único recurso. Las comunidades de hormigas que habitan zonas áridas como el desierto del Monte suelen estar compuestas por especies generalistas y resilientes, adaptadas a condiciones de variabilidad y disminución frecuente de sus recursos (Bestelmeyer & Wiens 2001, Franklin 2012). No obstante, estas respuestas a nivel comunitario no implican necesariamente que no existan especies granívoras especialistas en estos ensambles, que sí podrían estar siendo afectadas por los cambios ambientales inducidos por el pastoreo.

En los capítulos subsiguientes, haciendo foco en el estudio de especies granívoras especialistas, se evaluaron la dieta y las preferencias alimentarias de las hormigas del género *Pogonomyrmex* que habitan en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán y sus alrededores. La dieta de las tres especies estudiadas (*Pogonomyrmex inermis*, *P. rastratus* y *P. mendozanus*) resultó ser principalmente granívora tanto en los algarrobales no pastoreados de la reserva como en los algarrobales sujetos a pastoreo de ganado doméstico de sus alrededores, y a lo largo de los cuatro años que duró el estudio (capítulo 4). En particular, las semillas de gramíneas constituyeron la mayor parte de la dieta de *P. inermis* y *P. rastratus* en ambas condiciones de pastoreo y durante las cuatro temporadas, mientras que *P. mendozanus* consumió semillas de una mayor variedad de especies de plantas. La notable preponderancia de las semillas de gramíneas en la dieta es un aspecto que ya ha sido observado en éstas y en otras especies del género *Pogonomyrmex* (Crist & MacMahon 1992, Gordon 1993, MacMahon et al. 2000, Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a), reforzando la evidencia de que estas semillas constituyen un recurso fundamental para estas hormigas granívoras. Además, las semillas de gramíneas fueron más preferidas que las de otros grupos de plantas (arbustos y dicotiledóneas herbáceas) cuando se evaluaron experimentalmente las preferencias de *P. inermis* y *P. mendozanus* (capítulo 5), mientras que no se observaron diferencias en el orden de las preferencias alimentarias de las semillas evaluadas entre colonias ubicadas en algarrobales pastoreados y no pastoreados. Estos resultados sustentan la hipótesis planteada, basada en los resultados de estudios previos (Miretti et al. 2019), de que las preferencias alimentarias de estas hormigas son un carácter estereotipado que no se modifica en contextos ambientales en los cuales sus recursos preferidos disminuyen.

En conjunto, el estudio de la dieta (capítulo 4) y las preferencias (capítulo 5) contribuyen a comprender más en profundidad las estrategias de alimentación y el grado de flexibilidad trófica de estas especies. *Pogonomyrmex mendozanus* y *P. inermis* son granívoras

especialistas con preferencias fijas y muy marcadas a favor de las semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas (capítulo 5). Aunque no se pudieron evaluar las preferencias de *P. rastratus*, estudios previos hallaron que esta especie también prefiere las semillas de gramíneas (Pirk & Lopez de Casenave 2011), coincidiendo con el patrón general observado en las otras dos especies. Sin embargo, existen algunas diferencias entre ellas en términos de su flexibilidad comportamental. Por un lado, *P. inermis* y *P. rastratus* presentaron dietas estereotipadas compuestas principalmente por semillas de gramíneas que prácticamente no variaron entre años ni condiciones de pastoreo (capítulo 4). En ambas especies la dieta reflejó sus preferencias alimentarias, lo cual se corresponde con las características de un granívoro especialista *sensu-stricto*. Por otro lado, aunque *P. mendozanus* también consume principalmente semillas de gramíneas, cuando hay una menor abundancia de este recurso amplía su dieta incluyendo semillas poco preferidas como las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos, además de otros ítems (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2017, capítulo 4). Esta flexibilidad alimentaria es característica de especies especialistas *expansivas* (Heller 1980) que, a pesar de poseer preferencias estrictas, son capaces de incluir ítems alimenticios menos preferidos en su dieta en función de la disponibilidad de los recursos en el ambiente. En estudios previos (e.g., Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019) nunca se habían evaluado en simultáneo las preferencias en distintos contextos. Al analizarlas, en este trabajo, en algarrobales pastoreados y no pastoreados de Ñacuñan y sus alrededores, se pudo corroborar que *P. mendozanus* tiene preferencias estereotipadas (i.e., no contexto-dependientes), pero también que es capaz de variar su comportamiento de alimentación ante cambios en la disponibilidad de sus recursos preferidos (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2017, capítulo 4).

La flexibilidad comportamental de *P. mendozanus* puede ser interpretada como una ventaja (con respecto a *P. inermis* y *P. rastratus*) cuando debe enfrentarse a condiciones potencialmente adversas como la disminución (espacial o temporal) en la abundancia de semillas de gramíneas. Sin embargo, esta conclusión debe tomarse con cierta cautela ya que no siempre la flexibilidad comportamental es sinónimo de éxito al momento de enfrentar cambios ambientales (Tuomainen & Candolin 2011). Estudios recientes en poblaciones de *P. mendozanus* ubicadas en áreas sujetas a pastoreo intenso por ganado doméstico han mostrado que la disminución en el consumo de semillas de gramíneas en estos ambientes está asociada con menores niveles de actividad de forrajeo, menores cantidades de alimento ingresado a la colonia, menores densidades de colonias y peores condiciones nutricionales de las hembras

reproductoras (Pol et al. 2017, 2022). Por lo tanto, la ventaja otorgada por la flexibilidad comportamental podría no ser suficiente para evitar las consecuencias de las fluctuaciones drásticas naturales o antrópicas en la abundancia de sus recursos.

Conclusiones finales

Al estudiar las respuestas ecológicas de las hormigas granívoras al impacto producido por el ganado doméstico en el desierto del Monte se observa que el pastoreo no tiene un efecto notable sobre la composición y diversidad de los ensambles de hormigas granívoras, pero sí podría estar afectando a algunas especies granívoras especialistas. Las respuestas observadas en las especies del género *Pogonomyrmex* difieren dependiendo de su flexibilidad comportamental. Mientras que algunas especies más flexibles ajustan su dieta según el contexto ambiental, otras presentan una dieta estereotipada que no responde directamente a los cambios ambientales relacionados con la actividad ganadera. De todas formas, para todas ellas las semillas de gramíneas constituyen un recurso altamente preferido y posiblemente de vital importancia para su supervivencia. La alta variabilidad interanual en la disponibilidad de este recurso puede constituir un desafío importante para las poblaciones de estas especies, interactuando incluso con los efectos del pastoreo y dando como resultado que, en ocasiones, la abundancia de semillas de gramíneas sea tan baja que se pierda el contraste entre condiciones de pastoreo. Frente a los efectos de la interacción entre el pastoreo y las variaciones naturales en la disponibilidad de semillas de gramíneas, respuestas insuficientes al momento de cubrir las necesidades de las colonias podrían afectar su supervivencia y conducir a una declinación poblacional de estas hormigas granívoras especialistas. En un plazo más largo, esto podría impactar en la diversidad de los ensambles, así como en funciones y servicios ecosistémicos relacionados con el proceso de granivoría y, más en general, con las interacciones planta-animal en estos ambientes (Elizalde et al. 2020, Fontele & Schmidt 2021).

Los resultados obtenidos en este trabajo llevan a preguntarse cómo es la dinámica de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas en estos ambientes: ¿existe una relación entre algunas variables ambientales y los efectos de la actividad humana, como sucede con la abundancia de las semillas?, ¿hay otras especies de hormigas granívoras especialistas que estén involucradas en procesos similares y puedan estar enfrentándose a declinaciones

poblacionales como se observa en las del género *Pogonomyrmex*?, ¿podría suceder que aunque el ensamble no se componga principalmente de granívoras especialistas, las especies generalistas estén sosteniendo las funciones ecológicas que cumplen las especialistas mostrando resiliencia a nivel comunitario? Preguntas como estas necesitan de nuevos estudios que profundicen en el análisis de la dinámica de los ensambles y exploren la ecología de otras especies de hormigas granívoras.

BIBLIOGRAFÍA

Abraham E, del Valle HF, Roig F, Torres L, Ares JO, Coronato F & Godagnone R (2009) Overview of the geography of the Monte desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144-153

Ahlborn J, von Wehrden H, Lang B, Römermann C, Oyunbileg M, Oyuntsetseg B & Wesche K (2020) Climate-grazing interactions in Mongolian rangelands: effects of grazing change along a large-scale environmental gradient. *Journal of Arid Environments* 173:art104043

de Almeida T, Blight O, Mesléard F, Bulot A, Provost E & Dutoit T (2020) Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: impacts on soil and vegetation. *Biological Conservation* 245:art108547

Andersen AN (1982) Seed removal by ants in the mallee of northwestern Victoria. Pp. 31-43 en: Buckley RC (ed) *Ant-plant interactions in Australia*. Springer, Dordrecht

Andersen AN (2008) Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology* 33:211-220

Andersen AN (2019) Responses of ant communities to disturbance: five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology* 88:350-362

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46

Anderson MJ (2017) Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). En: Balakrishnan N, Colton T, Everitt B, Piegorsch W, Ruggeri F & Teugels JL (eds) *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. Wiley, Hoboken

Anderson MJ, Ellingsen KE & McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9:683-693

Andrade LE (2016) *Reclutamiento de plantas herbáceas en el desierto del Monte central: los papeles de la granivoría, la herbivoría y la vegetación leñosa*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires

Appleby MC (1983) The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour* 31:600-608

Aput LM, Farji-Brener AG & Pirk GI (2019) Effects of introduced plants on diet and seed preferences of *Pogonomyrmex carbonarius* (Hymenoptera: Formicidae) in the Patagonian steppe. *Environmental Entomology* 48:567-572

Atanackovic V (2013) *Understanding constraints and potentials of weed management through seed predation by harvester ants*. Tesis Doctoral, Universitat de Lleida, Lleida

Azcárate FM, Arqueros L, Sánchez AM & Peco B (2005) Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology* 19:273-283

van Baaren J & Candolin U (2018) Plasticity in a changing world: behavioural responses to human perturbations. *Current Opinion in Insect Science* 27:21-25

Bachle S & Nippert JB (2022) Climate variability supersedes grazing to determine the anatomy and physiology of a dominant grassland species. *Oecologia* 198:345-355

Báez S, Collins SL, Lightfoot D & Koontz TL (2006) Bottom-up regulation of plant community structure in an aridland ecosystem. *Ecology* 87:2746-2754

Balzani P, Vizzini S, Frizzi F, Masoni A, Lessard JP, Bernasconi C, Francoeur A, Ibarra-Isassi J, Brassard F, Cherix D & Santini G (2021) Plasticity in the trophic niche of an invasive ant explains establishment success and long-term coexistence. *Oikos* 130:691-696

Bang A, Deshpande S, Sumana A & Gadagkar R (2010) Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour* 79:631-636

Bates D, Maechler M, Bolker B & Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48

Bateson M, Healy SD & Hurly TA (2003) Context-dependent foraging decisions in rufous hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B* 270:1271-1276

Bazazi S, Arganda S, Moreau M, Jeanson R & Dussutour A (2016) Responses to nutritional challenges in ant colonies. *Animal Behaviour* 111:235-249

Beaumont Fantozzi MM, Lopez de Casenave J, Milesi F, Claver S & Cueto VR (2011) Efecto del tamaño y la forma de la unidad de muestreo sobre la estimación de la riqueza de hormigas acarreadoras de semillas en el desierto del Monte, Argentina. *Ecología Austral* 21:111-119

Beever EA, Hall LE, Varner J, Loosen AE, Dunham JB, Gahl MK, Smith FA & Lawler JJ (2017) Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15:299-308

Bergmann GT, Craine JM, Robeson MS II & Fierer N (2015) Seasonal shifts in diet and gut microbiota of the American bison (*Bison bison*). *PLoS ONE* 10:e0142409

Bertiller MB, Marone L, Baldi R & Ares JO (2009) Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:212-221

Bestelmeyer BT & Wiens JA (1996) The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6:1225-1240

Bestelmeyer BT & Wiens JA (2001) Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11:1123-1140

Bisigato AJ & Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36:639-653

Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO & Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191

Bono JM & Herbers JM (2003) Proximate and ultimate control of sex ratios in *Myrmica brevispinosa* colonies. *Proceedings of the Royal Society B* 270:811-817

Boyd R & Silk JB (1983) A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* 31:45-58

Brandão CRF & Mayhé-Nunes AJ (2007) A phylogenetic hypothesis for the *Trachymyrmex* species groups, and the transition from fungus-growing to leaf-cutting in the Attini. Pp. 72-88 en: Snelling RR, Fisher BL & Ward PS (eds) *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E. O. Wilson - 50 years of contributions*. American Entomological Institute, Gainesville

Brooks ME, Kristensen K, Van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Machler M & Bolker BM (2017) *glmmTMB* balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378-400

Brown JH, Reichman OJ & Davidson DW (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227

Buttigieg PL & Ramette A (2014) A guide to statistical analysis in microbial ecology: a community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiology Ecology* 90:543-550

Cabrera AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1*. Acme, Buenos Aires

Camín SR, Cueto VR, Lopez de Casenave J & Marone L (2015) Exploring food preferences and the limits of feeding flexibility of seed-eating desert birds. *Emu* 115:261-269

Cavagnaro JB & Dalmasso AD (1983) Respuesta a la intensidad y frecuencia de corte en gramíneas nativas de Mendoza. I. *Pappophorum caespitosum* y *Trichloris crinita*. *Deserta* 7:203-208

Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LE & Sheldon BC (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320:800-803

Cherlet M, Hutchinson C, Reynolds J, Hill J, Sommer S & von Maltitz G (2018) *World atlas of desertification. Rethinking land degradation and sustainable land management*. Tercera edición. Publication Office of the European Union, Luxemburgo

Chown SL, Hoffmann AA, Kristensen TN, Angilletta MJ Jr, Stenseth NC & Pertoldi C (2010) Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43:3-15

Cipriotti PA, Aguiar MR, Wiegand T & Paruelo JM (2019) Combined effects of grazing management and climate on semi-arid steppes: hysteresis dynamics prevent recovery of degraded rangelands. *Journal of Applied Ecology* 56:2155-2165

Claver S, Silnik SL & Campón FF (2014) Response of ants to grazing disturbance at the central Monte desert of Argentina: community descriptors and functional group scheme. *Journal of Arid Land* 6:117-127

Cole BJ & Wiernasz DC (2002) Recruitment limitation and population density in the harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Ecology* 83:1433-1442

Colles A, Liow LH & Prinzing A (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* 12:849-863

Crist TO (2009) Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecological News* 12:3-13

Crist TO & MacMahon JA (1992) Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73:1768-1779

Crist TO, Veech JA, Gering JC & Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α, β, and γ diversity. *American Naturalist* 162:734-743

Cueto VR (2006) Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1-13

Cuezzo F (2000) Review of the genus *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35:197-277

Cuezzo F & Guerrero RJ (2012) The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche* 2012:art 516058

David HA (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika* 74:432-436

Davidson DW (1977) Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:711-724

Davidson DW (1978) Experimental tests of the optimal diet in two social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4:35-41

Del Toro I, Ribbons RR & Ellison AM (2015) Ant-mediated ecosystem functions on a warmer planet: effects on soil movement, decomposition and nutrient cycling. *Journal of Animal Ecology* 84:1233-1241

Dreber N, Oldeland J & van Rooyen GM (2011) Species, functional groups and community structure in seed banks of the arid Nama Karoo: grazing impacts and implications for rangeland restoration. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141:399-409

Dröse W, Podgaiski LR, Dias CF & Mendonca MDS Jr (2019) Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: a taxonomic and phylogenetic approach. *PLoS ONE* 14:e0215310

Duval VS, Benedetti GM & Campo AM (2015) Climate-vegetation relationship: adaptations of jarillal community to the semiarid climate. Lihué Calel National Park, province of La Pampa, Argentina. *Investigaciones Geográficas* 88:33-44

Egan SP & Funk DJ (2006) Individual advantages to ecological specialization: insights on cognitive constraints from three conspecific taxa. *Proceedings of the Royal Society B* 273:843-848

Elizalde L, Arbetman M, Arnán X, Eggleton P, Leal IR, Lescano MN, Sáez A, Werenkraut V & Pirk GI (2020) The ecosystem services provided by social insects: traits, management tools and knowledge gaps. *Biological Reviews* 95:1418-1441

Epp KJ & Gabor CR (2008) Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana*. *Ethology* 114:607-615

Feldhaar H (2014) Ant nutritional ecology: linking the nutritional niche plasticity on individual and colony-level to community ecology. *Current Opinion in Insect Science* 5:25-30

Fergnani PN, Sackmann P & Ruggiero A (2010) Richness-environment relationships in epigaeic ants across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Insect Conservation and Diversity* 3:278-290

Fernández F (2003) *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá

Filazzola A, Brown C, Dettlaff MA, Batbaatar A, Grenke J, Bao T, Peetom Heida I & Cahill JF Jr (2020) The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis. *Ecology Letters* 23:1298-1309

Fontenele LK & Schmidt FA (2021) Forest-pasture shifting alters the assemblages of seed-removing ants in southwestern Brazilian Amazon. *Journal of Insect Conservation* 25:213-220

Fox J & Weisberg S (2019) *An {R} companion to applied regression*. Tercera edición. Sage, Los Angeles

Franklin K (2012) The remarkable resilience of ant assemblages following major vegetation change in an arid ecosystem. *Biological Conservation* 148:96-105

Frouz J & Jilková V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 11:191-199

Gammell MP, de Vries H, Jennings DJ, Carlin CM & Hayden TJ (2003) David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour* 66:601-605

Gao J & Carmel Y (2020) A global meta-analysis of grazing effects on plant richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 302:107072

García LV (2004) Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *Oikos* 105:657-663

Gertzog BJ, Kaplan LJ, Nichols D, Smith GR & Rettig JE (2011) Avoidance of three herbicide formulations by Eastern Red-Backed Salamanders (*Plethodon cinereus*). *Herpetological Conservation and Biology* 6:237-241

Gibb H, Grossman BF, Dickman CR, Decker O & Wardle GM (2019) Long-term responses of desert ant assemblages to climate. *Journal of Animal Ecology* 88:1549-1563

Goirán SB, Aranibar JN & Gómez ML (2012) Heterogeneous spatial distribution of traditional livestock settlements and their effects on vegetation cover in arid groundwater coupled ecosystems in the Monte desert (Argentina). *Journal of Arid Environments* 87:188-197

Gonnet JM (2001) Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (*Emberizidae*) in the arid plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 48:569-579

González P, Neilson RP, Lenihan JM & Drapek RJ (2010) Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 19:755-768

González Loyarte M, Rodeghiero AG, Buk E & Trione S (2000) Análisis comparativo de dos comunidades en el bosque de *Prosopis flexuosa* DC del NE de Mendoza, Argentina. *Multequina* 9:75-89

Goosey HB, Smith JT, O'Neill KM & Naugle DE (2019) Ground-dwelling arthropod community response to livestock grazing: implications for avian conservation. *Environmental Entomology* 48:856-866

Gordon DM (1993) The spatial scale of seed collection by harvester ants. *Oecologia* 95:479-487

Guevara JC, Cavagnaro JB, Estevez OR, Le Houérou HN & Stasi CR (1997) Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina). *Journal of Arid Environments* 35:575-600

Guevara JC, Estevez OR, Stasi CR & Monge AS (1996a) Botanical composition of the seasonal diet of cattle in the rangelands of the Monte desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 32:387-394

Guevara JC, Stasi CR & Estevez OR (1996b) Seasonal specific selectivity by cattle on rangeland in the Monte desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 34:125-132

Hansen RR, Nielsen KE, Offenberg J, Damgaard C, Byriel DB, Schmidt IK, Sorensen PB, Kjaer C & Strandberg MT (2020) Implications of heathland management for ant species composition and diversity - Is heathland management causing biotic homogenization? *Biological Conservation* 242:art108422

Heller R (1980) On optimal diet in a patchy environment. *Theoretical Population Biology* 17:201-214

Helms JA IV, Ijelu SE, Wills BD, Landis DA & Haddad NM (2020) Ant biodiversity and ecosystem services in bioenergy landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 290:art106780

Hemelrijk CK, Wantia J & Gygax L (2005) The construction of dominance order: comparing performance of five methods using an individual-based model. *Behaviour* 142:1037-1058

Hernández F (2020) Ecological discord and the importance of scale in scientific inquiry. *Journal of Wildlife Management* 84:1427-1434

Herrero-Jáuregui C & Oesterheld M (2018) Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos* 127:757-766

Hoffmann BD (2010) Using ants for rangeland monitoring: global patterns in the responses of ant communities to grazing. *Ecological Indicators* 10:105-111

Hoover DL, Bestelmeyer B, Grimm NB, Huxman TE, Reed SC, Sala O, Seastedt TR, Wilmer H & Ferrenberg S (2020) Traversing the wasteland: a framework for assessing ecological threats to drylands. *BioScience* 70:35-47

Houadria M & Menzel F (2020) Temporal and dietary niche is context-dependent in tropical ants. *Ecological Entomology* 45:761-770

Jaksic FM (1989) Opportunist, selective, and other often-confused terms in the predation literature. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:7-8

Jaksic FM & Marone L (2007) *Ecología de comunidades.* Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago

Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492

Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71

Johnson RA (2015) A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part I. *Zootaxa* 4029:1-142

Kay A (2004) The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. *Behavioral Ecology* 15:63-70

Kelly TT & Elle E (2021) Investigating bee dietary preferences along a gradient of floral resources: how does resource use align with resource availability? *Insect Science* 28:555-565

Kelrick MI, MacMahon JA, Parmenter RR & Sisson DV (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68:327-337

Kemp PR (1989) Seed bank and vegetation processes in deserts. Pp 257-281 en: Allessio Leck M, Parker VT y Simpson RL (eds) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego

Kerley GI & Whitford WG (2000) Impact of grazing and desertification in the Chihuahuan desert: plant communities, granivores and granivory. *American Midland Naturalist* 144:78-91

Kindt R & Coe R (2005) *Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre, Nairobi

Klingenberg C & Brandão CRF (2009) Revision of the fungus-growing ant genera *Mycetophylax* Emery and *Paramycetophylax* Kusnezov rev. stat., and description of *Kalathomyrmex* n. gen. (Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Zootaxa* 2052:1-31

Labraga JC & Villalba R (2009) Climate in the Monte desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments* 73:154-163

Lagos SJ (2004) *Diversidad biológica de las comunidades epígeas de artrópodos en áreas pastoreadas y no pastoreadas del Monte (Argentina)*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza

Lasmar CJ, Ribas CR, Louzada J, Queiroz AC, Feitosa RM, Imata MMG, Alves GP, Nascimento GB, Neves FS & Domingos DQ (2020) Disentangling elevational and vegetational effects on ant diversity patterns. *Acta Oecologica* 102:103489

Leal LC, Andersen AN & Leal IR (2014) Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174:173-181

Leder CV, Peter G, Funk FA & Peláez DV (2017) Consequences of anthropogenic disturbances on soil seed bank diversity and nurse shrub effect in a semiarid rangeland. *Biodiversity and Conservation* 26:2327-2346

Lenth RV (2021) *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.6.3

León RJ, Bran D, Collantes M, Paruelo JM & Soriano A (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144

Lesnoff M & Lancelot R (2012) *aod: Analysis of Overdispersed Data*. R package version 1.3.1

Lopez de Casenave J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires

Lopez de Casenave J, Cueto VR & Marone L (1998) Granivory in the Monte desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:197-204

Lopez de Casenave J, Marone L, Jaksic F & Camus P (2007) Escalas. Pp. 193-213 en: Jaksic F y Marone L (eds) *Ecología de Comunidades*. Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago

MacArthur RH & Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609

MacMahon JA, Mull JF & Crist TO (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:265-291

Magurran A (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford

Manzoli DE, Saravia-Pietropaolo MJ, Arce SI, Percara A, Antoniazzi LR & Beldomenico PM (2021) Specialist by preference, generalist by need: availability of quality hosts drives parasite choice in a natural multihost-parasite system. *International Journal for Parasitology* 51:527-534

Maravalhas JB & Vasconcelos HL (2020) Ant diversity in Neotropical savannas: hierarchical processes acting at multiple spatial scales. *Journal of Animal Ecology* 89:412-422

Mares MA, Blair WF, Enders FA, Greegor D, Hulse AC, Hunt JH, Otte D, Sage RD & Tomoff CS (1977) The strategies and community patterns of desert animals. Pp. 108-163 en: Orians GH & Solbrig OT (eds) *Convergent evolution in warm deserts. An examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg

Mares MA & Rosenzweig ML (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59:235-241

Marone L, Camín SR & Cueto VR (2015) Context-dependent foraging by seed-eating birds does not necessarily mean low ecological predictability. *Canadian Journal of Zoology* 93:353-359

Marone L, Cueto VR, Lopez de Casenave J, Zarco A & Camín SR (2022) Plausible causes of seed preferences and diet composition in seed-eating passerines. *Journal of Avian Biology* 2022:e02875

Marone L, Lopez de Casenave J & Cueto VR (2000) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50:123-132

Marone L, Olmedo M, Valdés DY, Zarco A, Lopez de Casenave J & Pol RG (2017) Diet switching of seed-eating birds wintering in grazed habitats of the central Monte desert, Argentina. *Condor* 119:673-682

Marone L & Pol RG (2021) Continuous grazing disrupts desert grass-soil seed bank composition under variable rainfall. *Plant Ecology* 222:247-259

Marone L, Rossi BE & Horno ME (1998a) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant ecology* 137:143-150

Marone L, Rossi BE & Lopez de Casenave J (1998b) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12:640-645

Martínez FJ, Dellapé PM, Bisigato AJ, Zaffaroni FT & Cheli GH (2021) Shrub-dwelling arthropod assemblages respond differently to grazing disturbance in the southern Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 188:art104384

Mayhé-Nunes AJ & Brandão CRF (2005) Revisionary studies on the Attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. 2. The *Iheringi* group (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45:271-305

Medel RG & Vásquez RA (1994) Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26:363-371

Milesi FA, Marone L, Lopez de Casenave J, Cueto VR & Mezquida ET (2002) Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral* 12:149-161

Milton SJ & Dean WRJ (1993) Selection of seeds by harvester ants (*Messor capensis*) in relation to condition of arid rangeland. *Journal of Arid Environments* 24:63-74

Miretti MF, Lopez de Casenave J & Pol RG (2019) Stereotyped seed preferences of the harvester ant *Pogonomyrmex mendozanus* in the central Monte desert. *Arthropod-Plant Interactions* 13:771-778

Morton SR & Davidson DW (1988) Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58:19-38

Nash MS, Bradford DF, Franson SE, Neale AC, Whitford WG & Heggem DT (2004) Livestock grazing effects on ant communities in the eastern Mojave desert, USA. *Ecological Indicators* 4:199-213

Neilly H, Jones H & Schwarzkopf L (2020) Ants drive invertebrate community response to cattle grazing. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 290:art106742

Nicolai N, Cook JL & Smeins FE (2007) Grassland composition affects season shifts in seed preference by *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Myrmicinae) in the Edwards Plateau, Texas. *Environmental Entomology* 36:433-440

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Antoniazi Evangelista HB, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill MO, Lahti L, McGlinn D, Ouellette MH, Ribeiro

Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak CJF & Weedon J (2020) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7

Oñatibia GR, Amengual G, Boyero L & Aguiar MR (2020) Aridity exacerbates grazing-induced rangeland degradation: a population approach for dominant grasses. *Journal of Applied Ecology* 57:1999-2009

Ostoja SM, Schupp EW & Klinger R (2013) Seed harvesting by a generalist consumer is context-dependent: interactive effects across multiple spatial scales. *Oikos* 122:563-574

Oyarzábal M, Clavijo JR, Oakley LJ, Biganzoli F, Tognetti PM, Barberis IM, Maturo HM, Aragón MR, Campanello PI, Prado DE, Oesterheld M & Leon RJC (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:40-63

Pacheco JA & Mackay WP (2013) *The systematics and biology of the New World thief ants of the genus Solenopsis (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellen Press, Nueva York

Paknia O & Pfeiffer M (2011a) Steppe versus desert: multi-scale spatial patterns in diversity of ant communities in Iran. *Insect Conservation and Diversity* 4:297-306

Paknia O & Pfeiffer M (2011b) Hierarchical partitioning of ant diversity: implications for conservation of biogeographical diversity in arid and semi-arid areas. *Diversity and Distributions* 17:122-131

Paknia O & Pfeiffer M (2014) Niche-based processes and temporal variation of environment drive beta diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) in dryland ecosystems of Iran. *Myrmecological News* 20:15-23

Palacio FX, Apodaca MJ & Crisci JV (2020) *Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires

Peña-Monné JL & Sampietro-Vattuone MM (2018) Fluvial and aeolian dynamics of the Santa María River in the Cafayate depression (Salta Province, NW Argentina). *Journal of Maps* 14:567-575

Perrin W, Moretti M, Vergnes A, Borcard D & Jay-Robert P (2020) Response of dung beetle assemblages to grazing intensity in two distinct bioclimatic contexts. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 289:art106740

Petrov K, Spencer RJ, Malkiewicz N, Lewis J, Keitel C & Van Dyke JU (2020) Prey-switching does not protect a generalist turtle from bioenergetic consequences when its preferred food is scarce. *BMC Ecology* 20:art11

Petta JC, Shipley ON, Wintner SP, Cliff G, Dicken ML & Hussey NE (2020) Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. *Oecologia* 192:1111-1126

Pirk GI, Di Pasquo F & Lopez de Casenave J (2009b) Diet of two sympatric *Pheidole* spp. ants in the central Monte desert: implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56:277-283

Pirk GI & Lopez de Casenave J (2006) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Sociaux* 53:119-125

Pirk GI & Lopez de Casenave J (2010) Influence of seed size on feeding preferences and diet composition of three sympatric harvester ants in the central Monte desert, Argentina. *Ecological Research* 25:439-445

Pirk GI & Lopez de Casenave J (2011) Seed preferences of three harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in the Monte desert: are they reflected in the diet? *Annals of the Entomological Society of America* 104:212-220

Pirk GI & Lopez de Casenave J (2014) Effect of harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* on the soil seed bank around their nests in the central Monte desert, Argentina. *Ecological Entomology* 39:610-619

Pirk GI, Lopez de Casenave J & Marone L (2007) Evaluation of three techniques for the study of harvester ant (*Pogonomyrmex* spp.) diet. *Environmental Entomology* 36:1092-1099

Pirk GI, Lopez de Casenave J, Pol RG, Marone L & Milesi FA (2009a) Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the diet of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. *Austral Ecology* 34:908-919

Pol RG & Lopez de Casenave J (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *Journal of Insect Behavior* 17:647-661

Pol RG, Lopez de Casenave J & Milesi FA (2015) Foraging strategies and foraging plasticity in harvester ants (*Pogonomyrmex* spp., Hymenoptera: Formicidae) of the central Monte desert, Argentina. *Myrmecological News* 21:1-12

Pol RG, Lopez de Casenave J & Pirk GI (2011) Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the foraging behaviour of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. *Austral Ecology* 36:320-328

Pol RG, Miretti F & Marone L (2022) Lower food intake due to domestic grazing reduces colony size and worsens the body condition of reproductive females of harvester ants. *Journal of Insect Conservation*, en prensa

Pol RG, Pirk GI & Marone L (2010) Grass seed production in the central Monte desert during successive wet and dry years. *Plant Ecology* 208:65-75

Pol RG, Sagario MC & Marone L (2014) Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica* 55:58-65

Pol RG, Vargas GA & Marone L (2017) Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing. *Ecological Entomology* 42:283-293

Polis GA (1991) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *American Naturalist* 138:123-155

Prado PI, Dantas Miranda M & Chalom A (2018) *sads: Maximum Likelihood Models for species abundance distributions*. R package version 0.4.2

Prather CM, Pelini SL, Laws A, Rivest E, Woltz M, Bloch CP, Del Toro I, Ho C, Kominoski J, Newbold TAS, Parsons S & Joern A (2013) Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews* 88:327-348

Pulliam HR & Brand MR (1975) The production and utilization of seeds in plains grassland of south eastern Arizona. *Ecology* 56:1158-1166

Quéméré E, Hibert F, Miquel C, Lhuillier E, Rasolondraibe E, Champeau J, Rabarivola C, Nusbaumer L, Chatelain C, Gautier L, Ranirison P, Crouau-Roy B, Taberlet P & Chikhi L (2013) A DNA metabarcoding study of a primate dietary diversity and plasticity across its entire fragmented range. *PLoS ONE* 8:e58971

Quinn GP & Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge

Quirán E (2005) El género neotropical *Brachymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) en la Argentina. II: Redescripción de las especies *B. admotus* Mayr, de *B. brevicornis* Emery y *B. gaucho* Santschi. *Neotropical Entomology* 34:761-768

Quirán E, Martínez JJ & Bachmann AO (2004) The Neotropical genus *Brachymyrmex* Mayr, 1868 (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina: redescription of the type species, *B. patagonicus* Mayr, 1868; *B. bruchi* Forel, 1912 and *B. oculatus* Santschi, 1919. *Acta Zoológica Mexicana* 20:273-285

Ramos CS, Bellocq MI, Paris CI & Filloy J (2018) Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. *Austral Ecology* 43:424-434

R Core Team (2021) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Viena

Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K & Fernández RJ (2004) Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141:194-210

Ríos JM, Mangione A & Marone L (2012) Effects of nutritional and anti-nutritional properties of seeds on the feeding ecology of seed-eating birds of the Monte desert, Argentina. *Condor* 114:44-55

Rivera LF, Armbrecht I & Calle Z (2013) Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 181:188-194

Robertson IC & Schmasow MS (2018) Modification of diet and foraging range by harvester ants in response to altered seed availability. *Journal of Insect Behavior* 31:361-372

Roig FA, Roig-Juñent S & Corbalán V (2009) Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments* 73:164-172

Rossi BE (2004) *Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza

RStudio Team (2020) *RStudio: integrated development environment for R*. RStudio Public Benefit Corporation, Boston

Saar M, Subach A, Reato I, Liber T, Pruitt JN & Scharf I (2018) Consistent differences in foraging behavior in 2 sympatric harvester ant species may facilitate coexistence. *Current Zoology* 64:653-661

Sagario MC, Cueto VR, Zarco A, Pol R & Marone L (2020) Predicting how seed-eating passerines respond to cattle grazing in a semi-arid grassland using seed preferences and diet. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 289:art106736

Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M & Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774

Schmasow MS & Robertson IC (2016) Selective foraging by *Pogonomyrmex salinus* (Hymenoptera: Formicidae) in semiarid grassland: implications for a rare plant. *Environmental Entomology* 45:952-960

Schwinning S & Ehleringer JR (2001) Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89:464-480

Segev U, Tielbörger K, Lubin Y & Kigel J (2021) Ant foraging strategies vary along a natural resource gradient. *Oikos* 130:66-78

Shafir S (1994) Intransitivity of preferences in honey bees: support for “comparative” evaluation of foraging options. *Animal Behaviour* 48:55-67

Shmueli G, Minka TP, Kadane JB, Borle S & Boatwright P (2005) A useful distribution for fitting discrete data: revival of the Conway-Maxwell-Poisson distribution. *Journal of the Royal Statistical Society C* 54:127-142

Sibson R (1972) Order invariant methods for data analysis. *Journal of the Royal Statistical Society B* 34:311-338

Sih A (2013) Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour* 85:1077-1088

Sih A, Ferrari MC & Harris DJ (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications* 4:367-387

Sih A, Stamps J, Yang LH, McElreath R & Ramenofsky M (2010) Behavior as a key component of integrative biology in a human-altered world. *Integrative and Comparative Biology* 50:934-944

Slabbekoorn H & Peet M (2003) Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267-267

Snelling RR (1995) Systematics of Nearctic ants of the genus *Dorymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 454:1-14

Snelling RR & Longino JT (1992) Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus*-group (Hymenoptera: Formicidae: Attini). Pp. 479-494 en: Quintero D & Aiello A (eds) *Insects of Panamá and Mesoamérica. Selected studies*. Oxford University Press, Oxford

Solida L, Luiselli L, Grasso DA, D'Eustacchio D, Mori A & Fanfani A (2014) Spatio-temporal foraging dynamics in two coexisting harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 27:429-438

Souther S, Loeser M, Crews TE & Sisk T (2020) Drought exacerbates negative consequences of high-intensity cattle grazing in a semiarid grassland. *Ecological Applications* 30:e02048

Stephens DW (2008) Decision ecology: foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience* 8:475-484

Taber SW (1998) *The world of the harvester ants*. Texas A&M University Press, College Station

Tapio I, Fischer D, Blasco L, Tapio M, Wallace RJ, Bayat AR, Ventto L, Kahala M, Negussie E, Shingfield KJ & Vilkki J (2017) Taxon abundance, diversity, co-occurrence and network analysis of the ruminal microbiota in response to dietary changes in dairy cows. *PLoS ONE* 12:e0180260

Tuomainen U & Candolin U (2011) Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews* 86:640-657

Uhey DA, Hofstetter RW, Remke M, Vissa S & Haubensak KA (2020) Climate and vegetation structure shape ant communities along elevational gradients on the Colorado Plateau. *Ecology and Evolution* 10:8313-8322

UNCCD (2017) *The global land outlook*. United Nations Convention to Combat Desertification, Bonn

Varela Ituarte MA, Perea MC, Neder LDV & Rios RDV (2018) Unidades del paisaje del valle de Santa María, Cafayate (Salta, Argentina). *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 8:1-16

Vasconcelos HL, Vilhena JM, Facure KG & Albernaz AL (2010) Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography* 37:432-440

Veech JA (2001) The foraging behavior of granivorous rodents and short-term apparent competition among seeds. *Behavioral Ecology* 12:467-474

Veech JA, Summerville KS, Crist TO & Gering JC (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3-9

Venables WN & Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*. Cuarta Edición. Springer, Nueva York

Vesterinen EJ, Lilley T, Laine VN & Wahlberg N (2013) Next generation sequencing of fecal DNA reveals the dietary diversity of the widespread insectivorous predator Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in southwestern Finland. *PLoS ONE* 8:e82168

Villagra PE, Defossé GE, Del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E & Abraham E (2009) Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte desert: implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73:202-211

de Vries HAN (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50:1375-1389

de Vries HAN (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55:827-843

de Vries HAN, Stevens JM & Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour* 71:585-592

Vullo L (2019) *Dieta de dos especies simpátricas de hormigas (Pheidole spp.) en ambientes pastoreados y no pastoreados del Monte central*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires

Wandrag EM, Copeland HR & Duncan RP (2021) Ant preference for seeds without awns increases removal of exotic relative to native grass seeds. *Ecological Entomology* 46:500-503

Warton DI, Wright ST & Wang Y (2012) Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution* 3:89-101

Watkins JF II (1976) *The identification and distribution of New World army ants (Dorylinae: Formicidae)*. Baylor University Press, Waco

White JP & Robertson IC (2009) Intense seed predation by harvester ants on a rare mustard. *Écoscience* 16:508-513

Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397

Wilby A & Shachak M (2000) Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125:495-503

Wild AL (2007) A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 1622:1-55

Wilson EO (2003) *Pheidole in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Cambridge

Wong B & Candolin U (2015) Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* 26:665-673

Yates M & Andrew NR (2011) Comparison of ant community composition across different land-use types: assessing morphological traits with more common methods. *Australian Journal of Entomology* 50:118-124

Zarco A, Cueto VR, Sagario MC & Marone L (2019) Effects of livestock grazing on flocks of seed-eating birds in the central Monte desert, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 97:606-611

Zwarts L, Bijlsma RG & van der Kamp J (2018) Large decline of birds in Sahelian rangelands due to loss of woody cover and soil seed bank. *Journal of Arid Environments* 155:1-15

APÉNDICE 1

Caracterización de los sitios y localidades de estudio

Con el objetivo de corroborar el supuesto de que existe un contraste en la intensidad del pastoreo y en la abundancia del recurso semillas entre los sitios pastoreados y con pastoreo bajo o nulo, se hizo una estimación indirecta de la carga ganadera y se estimó la densidad de semillas presentes en el banco del suelo en los mismos sitios en los que se llevaron a cabo los muestreos del ensamble de hormigas acarreadoras de semillas. En el caso de Cafayate y de Lihué Calel estos muestreos se realizaron en el mismo periodo en que se muestrearon las hormigas. Los datos del banco de semillas y de la intensidad ganadera en Ñacuñán y Telteca fueron tomados de Pol et al. (2014) y Sagario et al. (2020), quienes utilizaron los mismos protocolos de muestreo que los que se utilizaron en este estudio y que se describen a continuación.

Intensidad ganadera

La intensidad de pastoreo se estimó a partir de un muestreo indirecto. En cada sitio se dispusieron tres transectas paralelas de 50 m de longitud, separadas por más de 10 m, y en cada una de ellas se trazó una perpendicular (longitud y sentido aleatorios) cada 5 m, al final de la cual se estableció un punto de muestreo. En cada punto se ubicó un cuadro de 30 cm de lado y se registró la presencia de heces de ganado de mayor (vaca, caballo) o menor tamaño (oveja, cabra). Los datos se analizaron mediante modelos lineales generalizados con distribución betabinomial, dada la dispersión de los residuos. La variable respuesta fue el número de cuadros con presencia de heces sobre el total de cuadros por transecta y se utilizó la función “betabin” del paquete *aod* para modelos con sobredispersión (Lesnoff & Lancelot 2012, R Core Team 2021).

Banco de semillas del suelo

La abundancia y composición del banco de semillas se evaluó en las mismas transectas y puntos en los que se estimó la intensidad de pastoreo. En cada punto se tomó una muestra de suelo con un muestreador cilíndrico de 3.2 cm de diámetro y 2 cm de profundidad (Marone et al. 1998a). Las muestras fueron guardadas en bolsas herméticas hasta el momento de

procesarlas en el laboratorio, donde fueron tamizadas con una malla de 0.27 mm, lavadas y secadas con estufa. Las muestras fueron observadas bajo lupa en busca de semillas, las cuales fueron identificadas a nivel de género o especie usando una colección de referencia. Se registró la identidad y cantidad de las semillas por muestra y la abundancia de semillas de cada especie de planta se reportó como densidad de semillas por metro cuadrado. Se agruparon las especies por grupos de plantas (arbustos, cactáceas, dicotiledóneas herbáceas, gramíneas). Se analizaron los datos de cada localidad por separado, mediante modelos lineales generalizados con distribución binomial negativa, usando la función “glm.nb” del paquete *MASS* (Venables & Ripley 2002, R Core Team 2021), estableciendo la densidad de semillas de cada grupo de plantas en cada uno de los sitios como variable respuesta y la condición de pastoreo como variable explicativa.

APÉNDICE 2

Matrices de dominancia

Matrices de dominancia correspondientes a los ensayos de preferencias por semillas de distintas especies de plantas (A: *Aristida mendocina*, J: *Jarava ichu*, T: *Trichloris crinita*, S: *Sporobolus cryptandrus*, L: *Larrea divaricata*, P: *Plantago patagonica*, C: *Chenopodium papulosum*) realizados en cada colonia de *Pogonomyrmex mendozanus* y *P. inermis* en algarrobales no pastoreados y pastoreados. La especie y condición de pastoreo de cada colonia se muestra en la tabla 2. En las matrices, cada valor representa el número de ensayos en los cuales la semilla de la fila fue preferida por sobre la semilla de la columna. Los valores de 0.5 corresponden a empates (cuando ninguna de las semillas ofrecidas fue removida).

pmñ1	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	5	5	5	5	5
J	0	-	0	5	3	5	5
T	0	5	-	4	1	3	4
S	0	0	1	-	1	3	2
L	0	2	4	4	-	5	5
P	0	0	2	2	0	-	3
C	0	0	1	0	0	2	-

pmñ2	A	J	T	S	L	P	C
A	-	4	5	5	5	5	5
J	1	-	0	5	1	5	5
T	0	5	-	5	5	5	5
S	0	0	0	-	0	5	5
L	0	4	0	5	-	5	5
P	0	0	0	0	0	-	3
C	0	0	0	0	0	2	-

pmñ3	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	5	4	5	5	5
J	0	-	5	4	5	5	5
T	0	0	-	4	5	5	5
S	1	1	1	-	5	0	5
L	0	0	0	0	-	0	1
P	0	0	0	5	5	-	5
C	0	0	0	0	4	0	-

pmñ4	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	3	5	4	5	5
J	0	-	2	4	5	5	5
T	2	3	-	4	5	5	5
S	0	1	1	-	5	2	3
L	1	0	0	0	-	2	0
P	0	0	0	3	3	-	0.5
C	0	0	0	2	5	0.5	-

pmñ5	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	4	5	5	5	5
J	0	-	3	0	2	5	5
T	1	2	-	1	1	5	4
S	0	5	4	-	4	5	5
L	0	3	4	1	-	5	5
P	0	0	0	0	0	-	2
C	0	0	1	0	0	3	-

pmñ6	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	5	5	4	5	5
J	0	-	0	0	5	1	5
T	0	5	-	3	5	3	3
S	0	5	2	-	4	1	4
L	1	0	0	1	-	4	0
P	0	4	2	4	1	-	0
C	0	0	2	1	5	5	-

pmp1	A	J	T	S	L	P	C
A	-	3	5	4	5	5	4
J	2	-	0	2	5	4	4
T	0	5	-	2	3	4	3
S	1	3	3	-	5	5	5
L	0	0	2	0	-	1	0
P	0	1	1	0	4	-	3
C	1	1	2	0	5	2	-

piñ1	A	J	T	S	L	P	C
A	-	3	1	3	5	4	5
J	2	-	3	3	5	5	5
T	4	2	-	2	5	3	4
S	2	2	3	-	5	2	5
L	0	0	0	0	-	0	0.5
P	1	0	2	3	5	-	5
C	0	0	1	0	0.5	0	-

pmp2	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	4	5	5	5	5
J	0	-	0	5	5	5	5
T	1	5	-	2	5	3	3
S	0	0	3	-	5	3	3
L	0	0	0	0	-	0	1
P	0	0	2	2	5	-	4
C	0	0	2	2	4	1	-

piñ2	A	J	T	S	L	P	C
A	-	3	5	3	5	5	5
J	2	-	5	3	5	5	5
T	0	0	-	5	5	5	5
S	2	2	0	-	5	5	5
L	0	0	0	0	-	1	0
P	0	0	0	0	0	-	3
C	0	0	0	0	2	2	-

pmp3	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	5	3	5	5	5
J	0	-	5	4	5	5	4
T	0	0	-	5	5	5	5
S	2	1	0	-	5	4	5
L	0	0	0	0	-	0.5	2
P	0	0	0	1	0.5	-	0
C	0	1	0	0	0	1	-

piñ3	A	J	T	S	L	P	C
A	-	5	5	5	5	2	5
J	0	-	0	5	5	4	5
T	0	5	-	5	5	4	4
S	0	0	0	-	5	0	3
L	0	0	0	0	-	0	0
P	3	1	1	5	5	-	5
C	0	0	1	2	5	0	-

pmp4	A	J	T	S	L	P	C
A	-	4	3	5	5	5	5
J	1	-	5	5	5	5	5
T	2	0	-	4	4	5	5
S	0	0	1	-	5	5	2
L	0	0	1	0	-	0	3
P	0	0	0	0	5	-	3
C	0	0	0	3	2	2	-

piñ4	A	J	T	S	L	P	C
A	-	3	5	5	5	5	5
J	2	-	2	5	5	5	5
T	0	3	-	5	5	5	5
S	0	0	0	-	5	5	5
L	0	0	0	0	-	0.5	0.5
P	0	0	0	0	0.5	-	1
C	0	0	0	0	0.5	0	-

pmp5	A	J	T	S	L	P	C
A	-	4	3	5	5	5	5
J	1	-	1	4	5	5	4
T	2	4	-	5	5	5	4
S	0	1	0	-	5	0.5	5
L	0	0	0	0	-	0.5	1
P	0	0	0	0.5	0.5	-	2
C	0	1	1	0	4	2	-

pip1	A	J	T	S	L	P	C
A	-	2	4	5	5	5	4
J	3	-	5	5	5	5	5
T	1	0	-	5	5	5	5
S	0	0	0	-	5	4	5
L	0	0	0	0	-	0.5	0.5
P	0	0	0	1	0.5	-	2
C	1	0	0	0	0.5	0	-