



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Flexibilidad ecológica de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* en el Monte central

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

LIC. LUCÍA VULLO

Director de tesis:
DR. RODRIGO POL

Director adjunto de tesis:
DR. JAVIER LOPEZ DE CASENAVE

Consejera de estudios:
DRA. VIVIANA ALDER

Lugar de trabajo:
GRUPO DE INVESTIGACIÓN EN ECOLOGÍA
DE COMUNIDADES DE DESIERTO

Buenos Aires, 2025

RESUMEN

Flexibilidad ecológica de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* en el Monte central

En el desierto del Monte, las hormigas granívoras se enfrentan a variaciones espaciales y temporales en la abundancia y composición de semillas en el ambiente. Estas variaciones están asociadas principalmente a los efectos del pastoreo y a los cambios interanuales en las precipitaciones. En esta tesis se estudió la flexibilidad ecológica de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* en contextos ambientales en los cuales sus recursos alimentarios varían en el Monte central. En primer lugar, se estudiaron los cambios en la dieta en respuesta a las variaciones espaciales (entre sitios con distinto nivel de pastoreo) y temporales (entre años) en la disponibilidad de semillas. Luego, se evaluaron experimentalmente las preferencias por semillas de distintas especies de plantas. Finalmente, se caracterizó el comportamiento de forrajeo en condiciones naturales, y se evaluó, mediante experimentos de campo, si las colonias modifican su estrategia de forrajeo cuando se enfrentan a una oferta abundante y agregada de semillas. *Pheidole spininodis* amplió su dieta incorporando recursos alternativos (semillas menos preferidas y otros ítems) en años de sequía, comportándose como un granívoro con una dieta flexible. No se detectaron diferencias marcadas en la dieta entre ambientes con distinto nivel de pastoreo, probablemente porque la reducción regional en la abundancia de semillas provocada por la sequía desdibujó el contraste entre sitios pastoreados y no pastoreados. Esta hormiga prefirió semillas pequeñas y livianas tanto de gramíneas como de dicotiledóneas herbáceas, lo que indica una dieta potencial amplia y diversa, aunque condicionada por restricciones morfológicas. En cuanto al comportamiento de forrajeo, *P. spininodis* utilizó una estrategia individual en condiciones naturales de baja disponibilidad de semillas, pero empleó un sistema de forrajeo grupal en presencia de fuentes abundantes y agregadas de semillas. Las observaciones sugieren que esta hormiga es capaz de comunicar la ubicación de los parches de alimentación y reclutar obreras de forma masiva, aumentando así la eficiencia en el uso de los recursos. En conjunto, estos resultados resaltan la flexibilidad trófica y comportamental de esta especie, capaz de modificar su dieta y comportamiento de forrajeo en función de las variaciones en la disponibilidad de recursos. Esta flexibilidad ecológica representa una ventaja potencial en ecosistemas desérticos sujetos a perturbaciones frecuentes como sequías y sobrepastoreo. No obstante, aún queda por determinar si es suficiente para sostener la viabilidad poblacional de la especie bajo escenarios de cambio global.

Palabras clave: abundancia de semillas, desierto del Monte, pastoreo, sequía, flexibilidad comportamental, *Pheidole spininodis*, dieta, preferencias, forrajeo

ABSTRACT

Ecological flexibility of the specialist granivorous ant *Pheidole spininodis* in the central Monte

In the Monte desert, granivorous ants face strong spatial and temporal variations in seed abundance and composition. These variations are mainly associated with the effects of grazing and interannual changes in rainfall. In this thesis, the ecological flexibility of the specialist granivorous ant *Pheidole spininodis* was studied in environmental contexts in which its food resources vary in the central Monte desert. First, dietary changes in response to spatial (between sites with different grazing levels) and temporal (among years) variations in seed availability were studied. Then, preferences for seeds from different plant species were experimentally evaluated. Finally, foraging behavior was characterized under natural conditions, and it was evaluated, through field experiments, whether colonies modify their foraging strategy when faced with an abundant and aggregated seed supply. *Pheidole spininodis* expanded its diet by incorporating alternative resources (less preferred seeds and other food items) in drought years, behaving as a granivore with a flexible diet. Diet did not differ between sites with different grazing levels, probably because the regional reduction in seed abundance caused by drought blurred the contrast between grazed and ungrazed sites. This ant species preferred small and light seeds from both grasses and forbs species, indicating a wide and diverse potential diet, although conditioned by morphological constraints. Under natural conditions of low seed availability *P. spininodis* used an individual foraging strategy. However, when abundant and aggregated seed resources were offered, colonies employed a group foraging system. Observations suggest that this ant can communicate the location of feeding patches and employ mass recruitment of workers, thereby increasing resource use efficiency. Taken together, these results highlight the trophic and behavioral flexibility of this species, capable of modifying its diet and foraging behavior depending on variations in resource availability. This ecological flexibility represents a potential advantage in desert ecosystems subject to frequent disturbances such as drought and overgrazing. However, it remains to be determined whether this flexibility is sufficient to sustain the population viability of the species under global change scenarios.

Key words: seed abundance, Monte desert, grazing, drought, behavioral flexibility, *Pheidole spininodis*, diet, preferences, foraging

*“Si para recobrar lo recobrado
debí perder primero lo perdido,
si para conseguir lo conseguido
tuve que soportar lo soportado,*

*si para estar ahora enamorado
fue menester haber estado herido,
tengo por bien sufrido lo sufrido,
tengo por bien llorado lo llorado.*

*Porque después de todo he comprobado
que no se goza bien de lo gozado
sino después de haberlo padecido.*

*Porque después de todo he comprendido
por lo que el árbol tiene de florido
vive de lo que tiene sepultado.”*

Francisco Luis Bernárdez

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, Rodrigo Pol y Javier Lopez de Casenave, por haberme abierto las puertas hace ya ocho años, por confiar en mí desde el primer día y por estar presentes en cada etapa de este camino. Me guiaron, me aconsejaron y me enseñaron con dedicación y paciencia. Gracias por acompañarme en mi desarrollo profesional y por ayudarme a crecer como persona. Agradezco profundamente el tiempo que me dedicaron, el apoyo recibido y el vínculo que construimos a lo largo de todos estos años.

Al Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto, por permitirme aprender y crecer en un ambiente sano, colaborativo y rodeada de personas maravillosas. A Florencia Miretti, por recibirme con los brazos abiertos, por contenerme y orientarme en mis primeros pasos. Fuiste una gran compañera y referente, siempre dispuesta a escuchar, explicar y aconsejar. A Ana Cao, por estar siempre, especialmente en los momentos más difíciles. Gracias por tu compañía, tu calidez y tu generosidad, y por haberme bancado en cursos, congresos y campañas (sé que no fue nada fácil). Me llevo guardadas risas y lindos recuerdos, y todo eso que, con tanto esfuerzo, construimos. Haber transitado este camino a tu lado fue, sin dudas, un honor y un privilegio. Gracias por tu empatía y tu amistad incondicional. Te debo mucho, o mejor dicho, te debo todo. A los miembros y ex miembros del grupo, por los almuerzos, las anécdotas, las charlas y las experiencias compartidas. Gracias por sus enseñanzas y su compañía.

A CONICET, a la UBA y a la Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación, por el financiamiento que hizo posible la realización de mi proyecto doctoral.

Al Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, por brindarme acceso a sus instalaciones y equipamiento.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, mi segunda casa por más de diez años, por la formación académica recibida en mis estudios de grado y posgrado, y por ser un ejemplo de educación pública, gratuita y laica de calidad.

A Viviana Alder, mi consejera de estudios, por su acompañamiento en las distintas etapas de esta tesis.

A Priscila Hanisch, Andrés Arenas y Luis Calcaterra por dedicar su tiempo y esfuerzo a la revisión de esta tesis. Sus aportes críticos y sugerencias enriquecieron la calidad de este trabajo.

A los guardaparques de Ñacuñán, por su ayuda logística, su calidez y su compañía durante las campañas.

A la familia Pol, por recibirme y hospedarme en su casa en tantas ocasiones, antes y después del trabajo de campo.

A mis colegas y amigas Florencia, Victoria, Judith y Lucila, por ser parte de mí. Gracias por su apoyo y sus consejos.

A mis no colegas pero amigos, gracias por aportar su granito de arena, por bancarme sin entender del todo lo que hacía y por estar presentes con su cariño durante este proceso.

A mi familia, por ser mi sostén diario, por su amor incondicional y por estar siempre, alentándome en cada paso y ayudándome a superar los obstáculos. A mamá, por tus llamadas, tu cariño inmenso y tu consuelo cuando más lo necesitaba. A papá, que recorrió más de 4500 km y se aventuró en la experiencia de ser biólogo. A mis hermanos, que me aguantaron y me asistieron incansablemente con programas y problemas de computadora. A mi hermana, mi ejemplo a seguir, quien siempre está presente a la distancia. A mis abuelas, que me escucharon, me abrazaron y me alentaron siempre. Hoy, con menos memoria pero perseverantes siempre. Este cierre va dedicado a ustedes, quienes me demostraron que todo se puede. Ustedes hicieron lo imposible, posible. Gracias por creer en mí, aun cuando yo no podía hacerlo. Los amo. Este logro es tan mío como de ustedes.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
AGRADECIMIENTOS	4
ÍNDICE.....	6
CAPÍTULO 1. Introducción general	8
INTRODUCCIÓN	9
Crisis de biodiversidad y respuestas de los insectos al cambio ambiental	9
Disturbios ambientales y sequías en ecosistemas áridos y semiáridos	10
EL SISTEMA DE ESTUDIO	11
El desierto del Monte	12
La reserva de la Biosfera de Ñacuñán y campos ganaderos en sus alrededores.....	12
Las hormigas granívoras en el Monte central.....	15
OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	17
CAPÍTULO 2. Flexibilidad de la dieta de <i>Pheidole spininodis</i> en el Monte central: efectos del pastoreo y de los cambios interanuales en la disponibilidad de semillas.....	19
INTRODUCCIÓN	20
MÉTODOS.....	22
Diseño de muestreo	22
Abundancia de semillas.....	22
Dieta.....	22
Análisis de datos	23
RESULTADOS	24
Abundancia de semillas.....	24
Dieta.....	26
DISCUSIÓN	32
CAPÍTULO 3. Preferencias de <i>Pheidole spininodis</i> por semillas de distintas especies de plantas en el Monte central.....	36
INTRODUCCIÓN	37
MÉTODOS.....	39
Diseño de muestreo	39
Análisis de datos	41
RESULTADOS	43
DISCUSIÓN	47
CAPÍTULO 4. Flexibilidad en el comportamiento de forrajeo de <i>Pheidole spininodis</i> en el Monte central: estrategia de forrajeo en función de la abundancia y el grado de agrupamiento de semillas.....	51
INTRODUCCIÓN	53
MÉTODOS.....	55
Diseño de muestreo	55
Comportamiento y estrategia de forrajeo	55
Experimento con cebos de semillas: flexibilidad de la estrategia de forrajeo	57
Análisis de datos	58

RESULTADOS	61
<i>Comportamiento de forrajeo</i>	61
<i>Estrategia de forrajeo</i>	65
<i>Experimento con cebos de semillas: flexibilidad de la estrategia de forrajeo</i>	71
DISCUSIÓN	78
CAPÍTULO 5. Discusión general	82
DISCUSIÓN	83
SÍNTESIS DE RESULTADOS	83
<i>Dieta, disponibilidad de semillas y variaciones espaciotemporales (Capítulo 2)</i>	83
<i>Preferencias alimentarias y dieta potencial (Capítulo 3)</i>	84
<i>Comportamiento de forrajeo y abundancia de semillas (Capítulo 4)</i>	85
INTEGRACIÓN DE RESULTADOS.....	85
<i>Implicancias ecológicas</i>	86
PERSPECTIVAS FUTURAS.....	89
APÉNDICE GENERAL	92
BIBLIOGRAFÍA	103

CAPÍTULO 1. Introducción general

INTRODUCCIÓN

Crisis de biodiversidad y respuestas de los insectos al cambio ambiental

Los cambios en el uso de la tierra y el cambio climático tienen efectos significativos en la abundancia y distribución de las especies a escala global (Oliver & Morecroft 2014). Un desafío central para la ecología y la conservación de la biodiversidad es comprender por qué algunas especies se ven gravemente afectadas y sufren disminuciones poblacionales o extinciones locales, mientras que otras son capaces de sobrevivir o incluso prosperar ante disturbios ambientales similares (Sih et al. 2010, Tuomainen & Candolín 2011, Wong & Candolin 2015). Esto resulta particularmente crítico en el caso de los insectos, que enfrentan una drástica disminución de sus poblaciones, desempeñan diversos roles ecológicos y brindan servicios ecosistémicos esenciales (Prather et al. 2013, Elizalde et al. 2020, Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019, 2021).

Como en otros animales, las respuestas iniciales de los insectos a los cambios ambientales provocados por la actividad humana son comportamentales y resultan cruciales para mitigar los efectos negativos a nivel poblacional (Tuomainen & Candolin 2011, van Baaren & Candolin 2018). Estas respuestas incluyen cambios en el uso y selección de hábitats y recursos alimentarios, en los patrones de actividad, modificaciones en los mecanismos de comunicación y reconocimiento entre individuos, o comportamientos de evasión de depredadores y parásitos (Candolin & Wong 2012, van Baaren & Candolin 2018). Estas respuestas varían considerablemente entre especies según su grado de flexibilidad comportamental (Sih et al. 2011). Así, las especies con comportamientos más flexibles tienden a responder más eficazmente a los cambios ambientales que aquellas con comportamientos más estereotipados (Candolin & Wong 2012, Sih 2013). Por ejemplo, estudios comparativos han demostrado que especies de insectos generalistas y con mayor flexibilidad comportamental son más exitosas en entornos perturbados que aquellas con hábitos especializados. En mariposas europeas, las especies cuyas larvas pueden alimentarse de una amplia gama de plantas y que presentan mayor capacidad de desplazamiento en el paisaje presentan mayores tasas de supervivencia y expansión en paisajes agrícolas fragmentados, en comparación con aquellas de hábitos más especializados (Börschig et al. 2013). En escarabajos coprófagos de bosques tropicales se ha observado que las especies que utilizan una mayor variedad de recursos tróficos y que pueden utilizar hábitats más abiertos o alterados tienden a mantenerse estables o incluso aumentar su abundancia tras procesos de deforestación, a diferencia de las especialistas dependientes de bosques estructuralmente más complejos, que sufren declinaciones marcadas (Nichols et al. 2007). Estos patrones sugieren que la flexibilidad en el comportamiento puede

conferir una ventaja adaptativa, influyendo en la supervivencia y reproducción de los insectos en ambientes perturbados por el hombre.

No obstante, no todas las respuestas conductuales son necesariamente adaptativas (Candolin & Wong 2012). En ciertos casos pueden volverse contraproducentes (maladaptaciones); por ejemplo, cuando los animales interpretan señales ambientales actuales de manera errónea, aplicando reglas de decisión que fueron adaptativas en su entorno evolutivo, pero que ya no lo son. Insectos acuáticos como las efímeras son atraídos por superficies artificiales (e.g., asfalto, automóviles) que reflejan la luz polarizada, lo que induce una oviposición errónea lejos de los cuerpos de agua (Kriska et al. 1998, 2006). En otros casos, una respuesta conductual flexible puede ser insuficiente para contrarrestar los efectos negativos de los cambios ambientales inducidos por el hombre. En abejas silvestres se ha observado que el aumento sostenido de la temperatura y la intensificación agrícola pueden superar la capacidad de ajuste conductual, provocando desajustes fenológicos entre el momento de emergencia de los adultos y la floración de las plantas que visitan, lo que reduce su éxito reproductivo (Forrest 2015). Estos ejemplos ponen en evidencia la importancia de comprender los límites de la flexibilidad comportamental de las especies y cómo la plasticidad del comportamiento, en especial aquella asociada a la dieta, el uso del espacio y la reproducción, puede constituir una vía adaptativa clave para enfrentar presiones selectivas derivadas del cambio global (Quéméré et al. 2013, Marone et al. 2017, Pol et al. 2017, Evans et al. 2022). A la vez, demuestran que su eficacia en términos adaptativos es variable y depende del grado de correspondencia entre las señales ambientales actuales y las condiciones ancestrales bajo las cuales evolucionaron las reglas de decisión conductual (Candolin & Wong 2012).

Disturbios ambientales y sequías en ecosistemas áridos y semiáridos

En los ecosistemas áridos y semiáridos el pastoreo extensivo de animales domésticos es el uso de la tierra más extendido y afecta la estructura y composición de la vegetación (Asner et al. 2004). En muchos desiertos, el pastoreo intenso reduce la abundancia y cobertura de las especies de plantas herbáceas más consumidas y preferidas por el ganado (Bisigato & Bertiller 1997, Jones 2000, Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020), lo que disminuye la producción de semillas (O'Connor & Pickett 1992, Sternberg et al. 2003, Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020). A su vez, la alta variabilidad interanual de las precipitaciones y la ocurrencia de sequías en estas regiones pueden aumentar el impacto negativo del pastoreo al afectar la producción de semillas, la germinación, el crecimiento, la reproducción y la mortalidad de las plantas (O'Connor 1994, Oñatibia et al. 2020, Marone & Pol 2021). Esta combinación de factores naturales y antrópicos representa un régimen de disturbio complejo que opera a diferentes escalas espaciales y temporales. Se espera que esta interacción entre sequías más frecuentes e intensas y

la actividad ganadera se intensifique durante las próximas décadas bajo los escenarios de cambio climático (Maestre et al. 2016, Hoover et al. 2020, IPCC 2021), con consecuencias negativas sobre los recursos tróficos, las poblaciones animales y las comunidades de los ecosistemas desérticos. Sin embargo, pese a su importancia, son escasos los estudios que han evaluado de manera conjunta el efecto del pastoreo y las sequías sobre la abundancia y composición de los recursos alimentarios y las respuestas comportamentales y poblacionales de los animales que dependen de ellos (e.g., Bock & Bock 1999). Esta falta de estudios integradores representa una laguna importante en el conocimiento ecológico de las zonas áridas, limitando nuestra capacidad para predecir las respuestas ecológicas bajo escenarios de cambio global.

EL SISTEMA DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán y sus alrededores, en la porción central del desierto del Monte (Figura 1), en la provincia de Mendoza, Argentina. Lopez de Casenave (2001) describió en detalle las características de la región y del sitio de estudio. Por consiguiente, en esta sección solo se resumen las características del desierto del Monte y de la reserva de Ñacuñán que resultan más significativas para este trabajo.

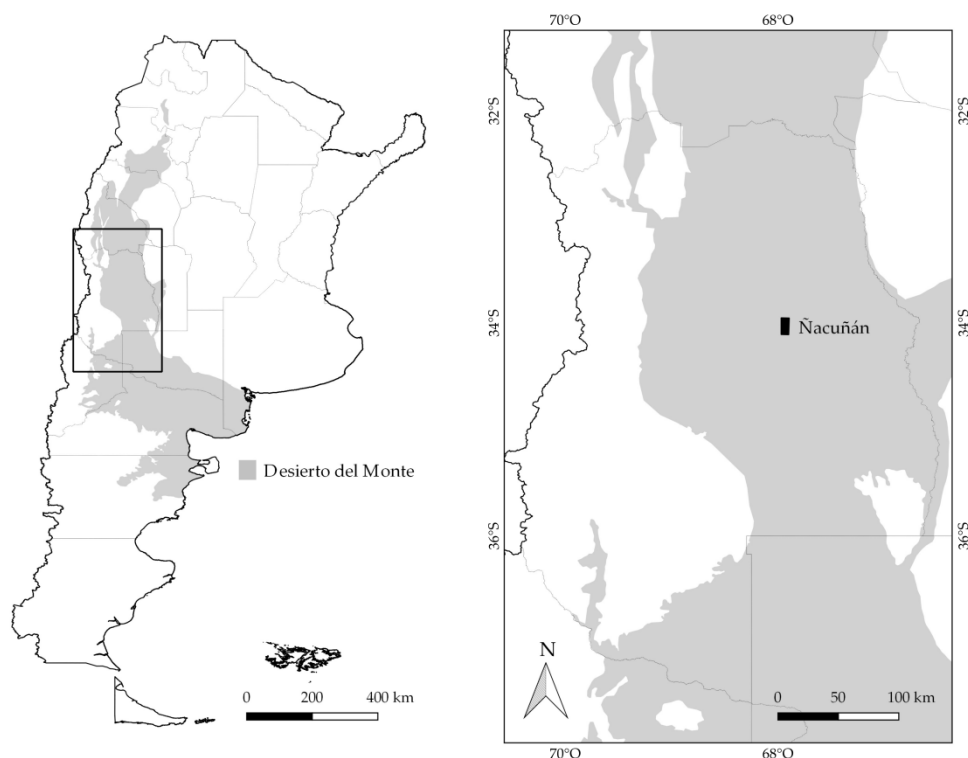


Figura 1. Mapa con la ubicación del desierto del Monte en Argentina, modificado de Oyarzabal et al. (2018) (izquierda) y ubicación de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán en la porción central del desierto del Monte, en la provincia de Mendoza (derecha).

El desierto del Monte

El desierto del Monte se extiende latitudinalmente en forma de faja al este de la cordillera de los Andes desde Salta, ensanchándose hasta el Océano Atlántico en Río Negro y Chubut (Figura 1). Abarca un área de aproximadamente 460000 km², a lo largo de más de 2000 km. El clima es cálido y seco en la porción septentrional y seco y fresco en la meridional, con una alta variación térmica diaria y estacional (Cabrera 1971). Las precipitaciones muestran un marcado gradiente este-oeste y son muy variables: entre 80 mm y 350 mm anuales (con algunos registros excepcionales; Lopez de Casenave 2001, Labraga & Villalba 2009). Las lluvias están concentradas en primavera-verano, excepto en el sur donde se distribuyen más regularmente a lo largo del año (Lopez de Casenave 2001). A lo largo de toda su distribución geográfica la vegetación, aunque diversa, es relativamente homogénea. El tipo de cobertura vegetal predominante en el Monte son los arbustos, principalmente jarillas (*Larrea* spp.), mientras que con menor frecuencia aparecen cactáceas y árboles bajos (Oyarzabal et al. 2018). La cobertura herbácea es muy variable y depende fuertemente de las precipitaciones (Lopez de Casenave 2001) y del impacto de la ganadería.

En esta región, el pastoreo de animales domésticos es la actividad productiva y el uso de la tierra más importante (Villagra et al. 2009, Nanni et al. 2020). El pastoreo continuo y extensivo provoca cambios menores en la cobertura y estructura de la vegetación leñosa, pero reduce significativamente la cobertura y la abundancia de semillas de las especies herbáceas, especialmente de los pastos perennes consumidos por el ganado (Gonnet 2001, Marone et al. 2017, Pol et al. 2014, 2017, Sagario et al. 2020). Además, la alta variabilidad de las precipitaciones se asocia con cambios interanuales en la cobertura de plantas herbáceas y la producción de semillas, lo que resulta en marcadas fluctuaciones temporales y espaciales en la abundancia y composición del banco de semillas del suelo (Blendinger & Ojeda 2001, Pol et al. 2010, Marone & Pol 2021). El efecto combinado del pastoreo y la variabilidad de las precipitaciones puede reducir aún más la disponibilidad de semillas en el banco del suelo, particularmente de las de los pastos perennes, que son muy consumidas y preferidas por aves y hormigas granívoras (Marone et al. 2000b, 2017, Cueto et al. 2006, Pirk & Lopez de Casenave 2006, 2011, Pirk et al. 2009a, 2009b, Miretti et al. 2019, 2024).

La reserva de la Biosfera de Ñacuñán y campos ganaderos en sus alrededores

En la porción central del Monte se ubica la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán (34° 03' S, 67° 55' O, Figura 1), la cual tiene una superficie de 12800 ha y está libre de pastoreo por ganado y otras actividades humanas desde principios de la década de 1970.

El clima de esta región es árido y estacional, con veranos cálidos y relativamente húmedos e inviernos secos y fríos. La temperatura promedio anual ($\pm$ DE) es de

16.8 ± 2.1 °C y la precipitación promedio anual es de 344.8 ± 123.1 mm, con una alta variación interanual (rango: 91-715 mm, periodo 1972-2023; Figura 2). El 75% de las precipitaciones ocurren en primavera y verano (octubre-marzo), lo que coincide con la temporada de crecimiento y producción de semillas de la mayoría de las plantas (Pol et al. 2010). Sin embargo, a menudo los pulsos de lluvia resultan impredecibles y esporádicos, lo que genera periodos largos e irregulares de sequías en áreas específicas que repercuten sobre la productividad. El trabajo de campo de esta tesis fue realizado entre 2016 y 2023; los primeros dos años fueron más lluviosos que el promedio histórico (en 2016 se registró la máxima precipitación anual en 48 años de registros) y los siguientes años fueron, en general, mucho más secos (Figura 3).

En la reserva y sus alrededores se encuentran presentes los tres ambientes característicos del Monte central: el jarillal, el algarrobal y el medanal (Lopez de Casenave 2001). El ambiente predominante en la reserva es el algarrobal, donde se llevaron a cabo los muestreos y experimentos de esta tesis. El estrato arbóreo está compuesto principalmente por el algarrobo (*Neltuma flexuosa*) y, en menor medida, por el chañar (*Geoffrea decorticans*). El estrato arbustivo está dominado por la jarilla *Larrea divaricata*, acompañada por otros arbustos como la zampa (*Atriplex lampa*), el atamisque (*Capparis atamisquea*), el piquillín (*Condalia microphylla*), los llaollines (*Lycium* spp.) y otra especie de jarilla (*Larrea cuneifolia*). El estrato herbáceo está dominado por gramíneas perennes (e.g., *Aristida mendocina*, *Digitaria californica*, *Jarava ichu*, *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila*, *Sporobolus cryptandrus* y *Trichloris crinita*) y numerosas especies de dicotiledóneas (e.g., *Chenopodium papulosum*, *Descurainia* spp., *Glandularia mendocina*, *Heliotropium mendocinum*, *Lappula redowskii*, *Parthenium hysterophorus*, *Phacelia artemisioides*, *Plantago patagonica*, *Sphaeralcea miniata* y *Verbesina encelioides*), cuya presencia y cobertura es muy variable entre años en respuesta a las precipitaciones (Marone 1991, Lopez de Casenave 2001).

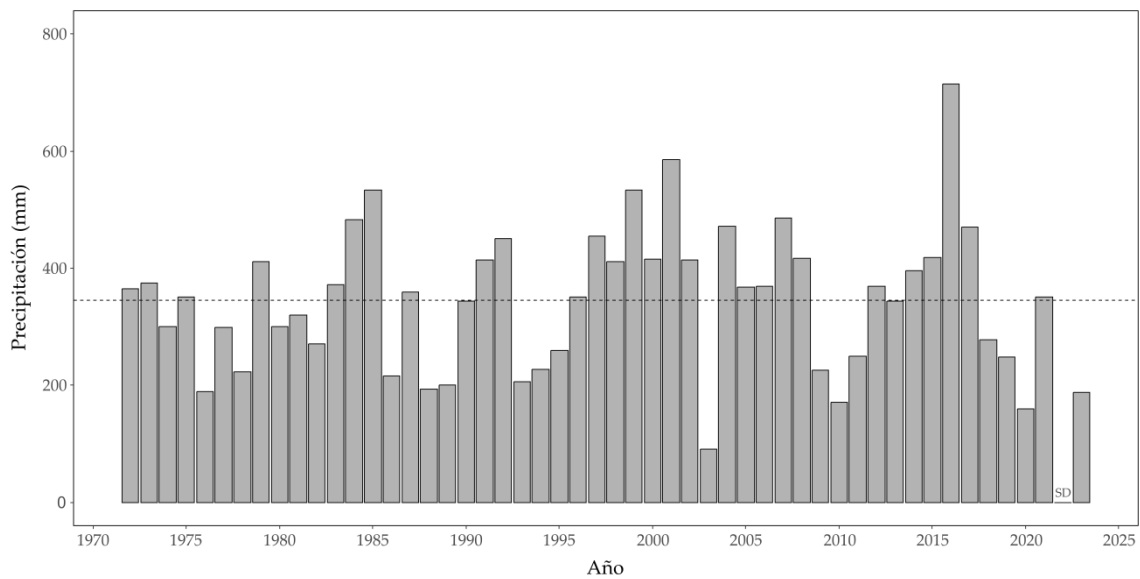


Figura 2. Valores de precipitación anual en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán entre 1972 y 2023. La línea punteada indica el valor promedio para el período abarcado. SD: sin datos.



Figura 3. Algarrobales en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán en una temporada lluviosa (2016-2017; izquierda) y seca (2018-2019; derecha).

Los campos ubicados alrededor de la reserva están abocados a la ganadería extensiva continua de bovinos para cría (Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020; Figura 4). Si bien la composición florística en estos campos es similar a la de la reserva, la cobertura del estrato herbáceo y la abundancia de semillas en el banco del suelo, en particular de gramíneas perennes, es considerablemente menor (Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020). Estas diferencias se atribuyen al impacto del pastoreo, una actividad ausente dentro de la reserva pero intensa en los campos aledaños, donde su efecto ha sido cuantificado (Pol et al. 2014). Cabe destacar que las gramíneas perennes, fuertemente afectadas por esta presión, son las semillas más consumidas, seleccionadas y preferidas por las

hormigas granívoras de la región (Pirk & Lopez de Casenave 2006, 2011, Pirk et al. 2009a, 2009b, Miretti et al. 2019, 2024).



Figura 4. Algarrobales pastoreados en los alrededores de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

Las hormigas granívoras en el Monte central

Las hormigas son los organismos granívoros más importantes durante la primavera y el verano en el Monte central, tanto por su abundancia y diversidad, como por su impacto en la remoción de semillas (Lopez de Casenave et al. 1998, Marone et al. 2000b). El ensamble de hormigas que acarrearán semillas incluye cerca de 30 especies, entre las que se destacan las de los géneros *Pogonomyrmex*, *Dorymyrmex*, *Solenopsis* y *Pheidole* (Miretti 2022).

En esta región se ha estudiado en detalle distintos aspectos de la ecología trófica y del comportamiento de algunas de estas hormigas. En particular, se ha analizado la dieta y el comportamiento de forrajeo de las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* y sus respuestas frente a las variaciones temporales y espaciales de la disponibilidad de semillas (e.g., Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, 2015, 2017, Miretti et al. 2024). Las tres especies simpátricas de este género difieren en su grado de flexibilidad trófica y comportamental: *Pogonomyrmex mendozanus* es capaz de ampliar su dieta y ajustar su comportamiento de forrajeo según la disponibilidad de semillas en el ambiente. En cambio, *P. inermis* y, en menor medida, *P. propinqua*, presentan una dieta altamente especializada en semillas de gramíneas y no modifican su comportamiento de forrajeo en respuesta a los cambios en su disponibilidad (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, 2015, Miretti et al. 2024). Estas diferencias podrían estar asociadas a un distinto grado de vulnerabilidad frente a los disturbios ambientales que afectan sus recursos preferidos, haciéndolas más o menos susceptibles a declinaciones poblacionales (Miretti et al. 2024).

Por el contrario, el conocimiento sobre otras hormigas granívoras del Monte central es mucho más limitado. Tal es el caso del género *Pheidole*, uno de los más diversos, ampliamente distribuidos y ecológicamente dominantes a escala global (Wilson 2003). Entre ellas, *Pheidole spininodis* (Mayr 1887) es una de las especies granívoras más conspicuas en el Monte central (Pirk et al. 2009b, Miretti 2022). Esta hormiga presenta dimorfismo en sus obreras, con individuos menores (longitud del cuerpo: 3.0-3.5 mm; Figura 5), que son los principales responsables del forrajeo, y soldados de mayor tamaño (5.5-6.0 mm), que cumplen funciones defensivas (Bruch 1916, Wilson 2003, Aranda Rickert 2011). Esta especie posee una amplia distribución, que se extiende desde el sur de Bolivia hasta el sur de Argentina, y se encuentra estrechamente asociada a ambientes áridos (Kusnezov 1951, Wilson 2003, Janicki et al. 2016). En el Monte central, es especialmente frecuente en hábitats abiertos con escasa cobertura leñosa y baja acumulación de mantillo (Cao et al. datos no publicados). Su actividad externa se extiende desde mediados de primavera hasta principios de otoño (octubre a abril), alcanzando los mayores niveles de forrajeo en verano, con hábitos principalmente crepusculares (Pirk et al. 2009b). Sus nidos son subterráneos y pueden presentar varias entradas próximas entre sí, de pequeño diámetro y con diferentes niveles de actividad. Pueden alcanzar profundidades considerables (al menos 120 cm) y presentan cámaras diferenciadas para el almacenamiento de semillas y el desarrollo de cría, según lo observado en poblaciones del bosque chaqueño (Bucher 1974). Aunque no se han descrito estructuras internas de nidos en el Monte central, es probable que compartan rasgos similares. A pesar de su amplia distribución y abundancia local, muchos aspectos de su ecología y comportamiento siguen siendo desconocidos.

Los estudios disponibles, realizados en áreas no pastoreadas en el Monte central, indican que *P. spininodis* consume principalmente semillas de gramíneas por sobre otros ítems alimentarios y que se comportaría como una especie granívora especialista, al menos en el Monte central (Pirk et al. 2009b). Sin embargo, su dieta fue estudiada en un período muy corto caracterizado por una alta disponibilidad de semillas, por lo que no está claro si esta especie puede modificar y ampliar su dieta en contextos ambientales en los cuales su principal recurso alimentario disminuye. Además, no existen estudios que analicen su comportamiento de forrajeo, incluyendo los patrones de movimiento de las obreras forrajeras, la capacidad de reclutamiento y forrajeo grupal o la flexibilidad en la estrategia de forrajeo en relación con la disponibilidad de semillas.



Figura 5. Obreras menores de *Pheidole spininodis* forrajeando (izquierda) e interactuando con una semilla de la gramínea *Jarava ichu* (derecha) en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

En el marco de un programa de investigación más amplio, cuyo objetivo global es analizar las interacciones entre las semillas y sus consumidores, así como los efectos de la actividad humana sobre estas interacciones en zonas áridas de Argentina, adquiere especial relevancia analizar las respuestas comportamentales de las hormigas granívoras en ambientes con distintos niveles de perturbación antrópica en el desierto del Monte. El objetivo general de este trabajo de tesis es estudiar la flexibilidad ecológica de la hormiga granívora *P. spininodis* en contextos ambientales en los cuales sus recursos alimentarios varían en el Monte central.

Sobre la base del objetivo general se formularon las siguientes preguntas:

1. ¿Cómo varía la dieta de *P. spininodis* en respuesta al pastoreo y a los cambios interanuales en la disponibilidad de semillas?
2. ¿Existen preferencias alimentarias jerárquicas lineales en *P. spininodis* frente a semillas de distintas especies? ¿Prefiere semillas de gramíneas por sobre las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos? ¿Influyen características morfológicas como el tamaño y el peso de las semillas sobre sus preferencias?
3. ¿Cómo es el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis* y qué estrategia de forrajeo emplea en condiciones naturales? ¿Varía su estrategia de forrajeo cuando se enfrenta a una oferta abundante y agregada de semillas?

Las hipótesis de trabajo que se pondrán a prueba a lo largo de la tesis son:

- (1) *Pheidole spininodis* aumenta la diversidad de su dieta en respuesta a variaciones en la disponibilidad de semillas a lo largo de los años y entre condiciones de pastoreo.
- (2) *Pheidole spininodis* tiene preferencias jerárquicas lineales y prefiere semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas (e.g., dicotiledóneas herbáceas y arbustos), así como aquellas que son pequeñas y livianas.
- (3) *Pheidole spininodis* posee una estrategia de forrajeo flexible: en condiciones de baja abundancia de semillas utiliza una estrategia individual, mientras que en presencia de parches de semillas de alta densidad recluta activamente obreras y forrajea en grupo.

La tesis está estructurada en cinco capítulos. En el capítulo 1 se plantea el marco teórico y empírico general, la descripción del área de estudio, los antecedentes sobre el tema, los objetivos y la estructura de la tesis. En el capítulo 2 se estudia la dieta de *P. spininodis* y la abundancia y composición del banco de semillas del suelo durante cuatro años consecutivos en algarrobales no pastoreados en la reserva de Ñacuñán y en campos pastoreados aledaños, con el objetivo de evaluar la flexibilidad de la dieta de esta especie en respuesta a variaciones temporales (entre años) y espaciales (entre condiciones de pastoreo) en la disponibilidad de semillas. En el capítulo 3 se estudian las preferencias de *P. spininodis* por semillas de distintas especies de plantas, con el objetivo de evaluar si la dieta refleja sus preferencias intrínsecas o responde a restricciones ambientales asociadas a las variaciones en la disponibilidad de alimento. En el capítulo 4 se caracteriza el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis* y se determina la estrategia de forrajeo (i.e., individual o grupal) que utiliza en algarrobales no pastoreados. Además, se evalúa experimentalmente si las colonias modifican su estrategia cuando se enfrentan a una oferta abundante y agregada de semillas, con el objetivo de evaluar la flexibilidad del comportamiento de forrajeo de esta especie en respuesta a variaciones en la disponibilidad de semillas. Por último, en el capítulo 5, se integran y discuten los resultados de los capítulos previos.

Se espera que los resultados obtenidos en este trabajo de tesis permitan determinar con mayor certidumbre el grado de especialización en la utilización de los recursos y la flexibilidad comportamental de *P. spininodis*. Este conocimiento es clave para comprender y predecir las respuestas de las hormigas granívoras y sus interacciones con las semillas en distintos contextos ambientales asociados con el cambio ambiental global.

CAPÍTULO 2. Flexibilidad de la dieta de *Pheidole spininodis* en el Monte central: efectos del pastoreo y de los cambios interanuales en la disponibilidad de semillas

RESUMEN

En el desierto del Monte, las hormigas granívoras se enfrentan a variaciones espaciales y temporales en la abundancia de semillas en el ambiente que pueden desencadenar cambios en su comportamiento y ecología dependiendo de la flexibilidad de la especie. El objetivo de este capítulo fue evaluar la flexibilidad en el comportamiento alimentario de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* asociada a los efectos del pastoreo y a las variaciones interanuales en la disponibilidad de semillas en el Monte central. Para ello, se analizaron simultáneamente la abundancia de semillas en el banco del suelo y la dieta de las colonias ubicadas en algarrobales pastoreados y no pastoreados durante cuatro años consecutivos, coincidiendo con un periodo durante el cual la abundancia de semillas disminuyó naturalmente en el área de estudio. Se esperaba que *P. spininodis* ampliara su dieta en respuesta a las variaciones espaciales y temporales en la disponibilidad de semillas, disminuyendo el consumo de semillas en ambientes pastoreados y en años de baja disponibilidad de semillas. Los resultados fueron parcialmente consistentes con lo esperado. *P. spininodis* amplió su dieta incluyendo otros ítems y disminuyendo el consumo de semillas, en particular de gramíneas, a medida que la disponibilidad de estas semillas disminuyó con los años. Esta respuesta, sin embargo, no difirió entre condiciones de pastoreo, probablemente porque la drástica reducción en la abundancia de semillas a escala regional desdibujó el contraste entre los sitios pastoreados y no pastoreados. Estos resultados resaltan la potencial flexibilidad de una especie especialista que, en condiciones adversas, puede modificar su dieta. Estudios futuros deberían investigar si estos cambios en la dieta de *P. spininodis* en contextos de baja disponibilidad de semillas pueden tener efectos negativos en su supervivencia, como se informó anteriormente para otras especies granívoras.

Palabras clave: abundancia de semillas, desierto del Monte, pastoreo, sequía, flexibilidad trófica, *Pheidole spininodis*

Los resultados de este capítulo fueron publicados en el siguiente artículo:

Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L & Pol RG (2024) Changes in seed abundance driven by overgrazing and rainfall variability trigger variations in the diet of a small harvester ant. *Ecological Entomology*, 49, 191-204.

INTRODUCCIÓN

La dieta de las hormigas granívoras está constituida principalmente por semillas (Whitford 1978, Mehlhop & Scott 1983, Taber 1998, Johnson 2000, MacMahon et al. 2000, Pirk & Lopez de Casenave 2006). Las semillas constituyen una importante fuente de alimento para estos organismos en los desiertos, ya que son recursos ricos en energía y nutrientes, generalmente disponibles en las plantas o en el suelo y capaces de sobrevivir largos períodos, pudiendo ser recolectadas y almacenadas en los granarios para su posterior consumo (Brown et al. 1979, Kemp 1989). Sin embargo, la abundancia y la composición del banco de semillas del suelo en estos ambientes son muy variables espacial y temporalmente (Reichman 1984, Kemp 1989, Marone et al. 2004, Pol et al. 2010, 2014) y, por lo tanto, las hormigas granívoras se enfrentan con cambios en la disponibilidad de su principal recurso alimentario, pudiendo esto desencadenar cambios en su comportamiento y ecología dependiendo del grado de flexibilidad de la especie.

En el desierto del Monte, la abundancia de semillas y la riqueza y composición específica del banco del suelo están sujetas a grandes niveles de variabilidad asociados principalmente al efecto del pastoreo de ganado doméstico y a los cambios interanuales en las precipitaciones (Marone et al. 1998, Pol et al. 2014, Marone & Pol 2021). El pastoreo continuo y extensivo provoca cambios menores en la cobertura y estructura de la vegetación leñosa, pero reduce significativamente la cobertura y la abundancia de semillas de las especies herbáceas, especialmente de las gramíneas perennes consumidas por el ganado (Gonnet 2001, Pol et al. 2014, 2017, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Además, la alta variabilidad de las precipitaciones se asocia con cambios interanuales en la cobertura de las plantas herbáceas y su producción de semillas, lo que resulta en marcadas fluctuaciones temporales en la abundancia y composición del banco de semillas (Blendinger & Ojeda 2001, Pol et al. 2010, Marone & Pol 2021). El efecto combinado del pastoreo y la variabilidad de las precipitaciones puede reducir aún más la disponibilidad de semillas, particularmente de las de gramíneas perennes, que son muy consumidas y preferidas por las hormigas granívoras (Pirk & Lopez de Casenave 2006, 2011, Pirk et al. 2009a, 2009b, Miretti et al. 2019, 2024). Estudios previos en áreas no pastoreadas en el Monte central mostraron que *Pheidole spininodis* consume principalmente semillas de gramíneas y, en menor medida, semillas de otros grupos de plantas, restos vegetales como hojas y pequeñas ramas, y artrópodos, en particular hormigas de otras especies (Pirk et al. 2009b). Sin embargo, su dieta fue estudiada en un período muy corto, caracterizado por una alta disponibilidad de semillas en el ambiente, y no está claro si esta especie es capaz de modificar su dieta cuando su principal recurso alimenticio disminuye considerablemente.

En varios estudios se han registrado importantes variaciones temporales en la dieta de las hormigas granívoras asociadas con cambios en la disponibilidad de semillas en el ambiente (e.g., Tevis 1958, Whitford 1978, Mehlhop & Scott 1983, Rissing 1988, Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, Anjos et al. 2019). Aunque las semillas constituyen casi la totalidad de su dieta, en mayor o menor medida estas especies pueden incluir otros tipos de alimento como flores, frutos, restos vegetales y artrópodos (Whitford 1978, Mehlhop & Scott 1983, Hölldobler & Wilson 1990, Taber 1998, Johnson 2000, MacMahon et al. 2000, Pirk & Lopez de Casenave 2006, Belchior et al. 2012, Pol et al. 2023). Sin embargo, esta flexibilidad comportamental difiere entre especies. Algunas hormigas granívoras tienen una dieta flexible y se comportan como oportunistas (Whitford & Jackson 2007, Luna et al. 2018) o especialistas expansivos (i.e., una especie que se alimenta de semillas hasta que su abundancia cae por debajo de cierto valor umbral, cuando comienza a incluir en su dieta otros alimentos alternativos o menos preferidos; Heller 1980). Otras tienen una dieta selectiva y restringida, compuesta casi exclusivamente por semillas, que no cambia incluso cuando éstas son escasas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, Miretti et al. 2024). En tales casos, una dieta restringida y una alta dependencia de semillas particulares podrían conducir a una reducción en la actividad de búsqueda de alimento y la cantidad de alimento ingresado al nido y, en última instancia, a una alta vulnerabilidad a los cambios ambientales que afectan sus alimentos preferidos (Pol et al. 2017). Por lo tanto, es importante determinar los límites de la flexibilidad de la dieta de *P. spininodis* y evaluar si sigue los cambios en la disponibilidad de semillas causados por el pastoreo y la variabilidad de las precipitaciones en el Monte central.

El objetivo de este capítulo fue analizar la flexibilidad de la dieta de la hormiga granívora *P. spininodis* en respuesta a variaciones interanuales en la disponibilidad de semillas en sitios con presión de pastoreo contrastante en el Monte central. Específicamente, se evaluaron simultáneamente la abundancia de semillas en el banco del suelo y la dieta de estas hormigas en colonias ubicadas en algarrobales no pastoreados en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán y en algarrobales ubicados en campos circundantes dedicados a la ganadería extensiva. El estudio se realizó durante cuatro años consecutivos, coincidiendo con un período durante el cual la abundancia de semillas disminuyó naturalmente en la región (Marone & Pol 2021). Se abordó la siguiente pregunta: ¿cómo varía la dieta de *P. spininodis* en respuesta al pastoreo y a los cambios interanuales en la disponibilidad de semillas? La hipótesis es que *P. spininodis* se comporta como un especialista expansivo y, por lo tanto, se espera que aumente la diversidad de su dieta en respuesta a variaciones en la disponibilidad de semillas a lo largo de los años y entre condiciones de pastoreo. Se espera que este ajuste en la dieta conduzca a un aumento del consumo de otros ítems y una reducción del consumo de semillas, especialmente de semillas de pastos, en sitios pastoreados y en años de baja disponibilidad de semillas.

MÉTODOS

Diseño de muestreo

Para evaluar la flexibilidad de la dieta de *P. spininodis* en respuesta a los cambios en la disponibilidad de semillas, se estudiaron la dieta de las colonias de hormigas y la abundancia de semillas en algarrobales no pastoreados y pastoreados durante cuatro años consecutivos, en la temporada de actividad de las hormigas (primavera-verano) entre 2016-2017 y 2019-2020.

Abundancia de semillas

Dado que las obreras forrajeras de *P. spininodis* recolectan semillas principalmente del suelo (ver Capítulo 4), se estudió la abundancia del banco del suelo en sitios pastoreados y no pastoreados en octubre-noviembre, al comienzo de la temporada de actividad de las hormigas. En cada año y condición de pastoreo, se recolectaron 120 muestras de suelo en un área de >10 ha donde se ubicaban la mayoría de las colonias de hormigas muestreadas. Las muestras de suelo en cada condición de pastoreo se ubicaron aleatoriamente siguiendo un muestreo estratificado de acuerdo con la cobertura de los principales microhábitats del paisaje: debajo de la copa de los árboles (15% de las muestras en ambas condiciones de pastoreo), de arbustos altos (35% en ambas condiciones), de arbustos bajos (13% en ambas condiciones), de pastos (17% en los ambientes sin pastoreo y 7% en los pastoreados) y en suelo desnudo (20% y 30%, respectivamente). Se utilizó un muestreador cilíndrico de 3.2 cm de diámetro y 2.0 cm de profundidad, ya que el 80% de las semillas se encuentran en los 2 cm superiores del suelo (Marone & Horno 1997) y las hormigas recolectan las semillas directamente de su superficie (ver Capítulo 4). Las muestras se secaron al aire y se pasaron a través de un tamiz de 0.27 mm de malla en el laboratorio. La fracción más fina se descartó (las semillas más pequeñas registradas en estos hábitats no pasan ese tamiz) y la más gruesa se lavó en el mismo tamiz bajo presión de agua. El residuo de la malla se secó y se separaron las semillas bajo una lupa estereoscópica, identificándolas a nivel de especie o género utilizando una colección de referencia. Las semillas se atribuyeron a uno de cuatro grupos de plantas: gramíneas, dicotiledóneas herbáceas, arbustos y otras semillas menos frecuentes (e.g., árboles, cactus).

Dieta

Se estudió tanto la dieta general como la dieta granívora en 15-20 colonias de *P. spininodis* en cada condición de pastoreo durante los cuatro años consecutivos (i.e., en la primavera-verano de 2016-2017, 2017-2018, 2018-2019 y 2019-2020). Las colonias se seleccionaron al azar dentro del algarrobal y estuvieron separadas entre sí por al menos 10 m. Para el estudio no se consideraron colonias pequeñas o recién

establecidas. Esta especie nidifica en el suelo y el nido puede tener varias (2-4) entradas, con diferentes niveles de actividad (observación personal). Las muestras se tomaron en la entrada con mayor actividad de cada colonia. Los muestreos se realizaron en diciembre y febrero (excepto en 2016-2017 cuando los muestreos se realizaron en febrero y abril), para obtener una medida representativa de la dieta de esta especie a lo largo de todo el período de mayor actividad (primavera-verano). El diseño de muestreo inicial incluía estudiar la dieta de las mismas colonias a lo largo del tiempo, pero muchas se inactivaron entre visitas y se tuvieron que agregar otras nuevas para mantener un número similar de colonias muestreadas durante todo el estudio. Como resultado, algunas colonias fueron muestreadas en ambas ocasiones de muestreo dentro del mismo año, mientras que otras fueron muestreadas solo una vez.

Para cada colonia se colectaron entre 30 y 65 ítems acarreados al nido por las obreras forrajeras. Las forrajeras eran capturadas y colocadas en un frasco de plástico, lo que permitió recolectar incluso los ítems más pequeños (Pirk et al. 2009b). Una vez recolectados los ítems, las obreras fueron liberadas a 1 m de distancia del nido para evitar perturbar la actividad de la colonia. Se tomaron muestras de las colonias durante uno o dos días consecutivos en cada ocasión de muestreo. Los ítems recolectados se almacenaron en recipientes rotulados, se identificaron bajo lupa y se asignaron a una de las siguientes categorías: (i) semillas, (ii) artrópodos, (iii) restos vegetales (estructuras no reproductivas de las plantas, como hojas o trozos de pequeñas ramas), (iv) frutos y flores (se excluyeron los cariopses y propágulos de gramíneas, que se consideraron semillas) y (v) otros ítems (e.g., heces de vertebrados, fragmentos de suelo, ítems no identificados). Las semillas se identificaron a nivel de especie o género y se asignaron a uno de cuatro grupos de plantas: gramíneas, dicotiledóneas herbáceas, arbustos y árboles. Los artrópodos se clasificaron en dos grupos: hormigas y otros artrópodos, incluidos organismos completos y fragmentos (Pirk et al. 2009b).

Análisis de datos

Se evaluaron los efectos de la condición de pastoreo y el año sobre la abundancia de semillas en el banco del suelo utilizando modelos lineales generalizados. Se modelaron los datos (número de semillas/ m² por muestra de suelo) utilizando una distribución binomial negativa inflada en ceros, ya que se registraron ceros en el 23% de las muestras. El componente de conteo del modelo incluyó la condición de pastoreo, el año y su interacción como efectos fijos. Se consideró la condición de pastoreo y el año como predictores de la parte del modelo de inflación cero, para tener en cuenta la condición y la dinámica anual.

Para estimar la dieta, se calcularon para cada colonia en cada ocasión de muestreo la proporción de cada categoría de ítem (sobre el número total de ítems), la proporción de semillas de cada grupo de planta (sobre el número total de semillas) y el porcentaje de

cada especie o género de semillas (sobre el número total de semillas). La diversidad de ítems de la dieta se calculó con el índice de Shannon-Wiener (H') para cada colonia en cada ocasión de muestreo. Como el número total de ítems obtenidos difería entre las colonias, los valores del índice fueron estandarizados al menor número de ítems registrados (i.e., 30 ítems) utilizando el paquete iNEXT (Hsieh et al. 2022).

Se evaluaron los efectos de la condición de pastoreo y del año en cada categoría de dieta y en la diversidad de ítems en la dieta con modelos mixtos lineales generalizados. Se modelaron los datos utilizando distribuciones beta-binomial (proporción de semillas, artrópodos, restos vegetales, frutos y flores, y otros ítems) y gaussiana (diversidad). Estos modelos incluyeron la condición de pastoreo, el año y su interacción como efectos fijos y la colonia como efecto aleatorio, considerando la no independencia entre las observaciones realizadas en la misma colonia. Se usó la distribución beta binomial para controlar la sobredispersión (Harrison 2015) y se agregó un argumento de dispersión para modelar la heterogeneidad de la varianza en el modelo con distribución gaussiana.

Los efectos de la condición de pastoreo y del año en cada grupo de planta en el banco de semillas del suelo y en la dieta, así como en las especies de semillas en la dieta, no se evaluaron estadísticamente para evitar los problemas asociados con las inferencias múltiples. Por este motivo, solo se muestran las tendencias en los datos.

Se realizaron todos los análisis en R (R Core Team 2022) utilizando el paquete *glmmTMB* (Brooks et al. 2017). Los supuestos de los modelos se evaluaron utilizando el paquete *DHARMa* (Hartig 2022). Se analizó la importancia de los efectos fijos mediante el análisis de devianza (prueba de Wald χ^2 tipo II) utilizando el paquete *car* (Fox & Weisberg 2019). Se eliminaron los términos de interacción no significativos y luego se volvieron a calcular los modelos. Cuando había interacción se realizaron comparaciones a posteriori utilizando los promedios marginales estimados para cada modelo con el paquete *emmeans* (Lenth 2022). Se aplicó el ajuste de Bonferroni para mantener el error tipo I global en las comparaciones múltiples.

RESULTADOS

Abundancia de semillas

No hubo evidencia de interacción entre la condición de pastoreo y el año sobre la abundancia de semillas en el banco del suelo ($\chi^2_{3,943} = 2.58$, $p = 0.46$), pero hubo un efecto significativo de la condición de pastoreo ($\chi^2_{1,949} = 35.08$, $p < 0.001$) y del año ($\chi^2_{3,949} = 100.75$, $p < 0.001$). La abundancia de semillas fue significativamente menor en los sitios pastoreados y mayor al comienzo del estudio (Figura 1).

Durante los primeros dos años (2016-2017 y 2017-2018), en ambas condiciones de pastoreo, en el banco prevalecieron las semillas de dicotiledóneas herbáceas (58%-80% del total), seguidas por las de gramíneas (18%-39%), mientras que las de arbustos fueron escasas (< 2%) (Figura 1). Las semillas de dicotiledóneas herbáceas tendieron a ser más abundantes en los sitios no pastoreados, mientras que la abundancia de las semillas de gramíneas y arbustos fue similar en ambas condiciones de pastoreo en la mayoría de los años.

Durante el tercer y cuarto año (2018-2019 y 2019-2020), las semillas de gramíneas y de dicotiledóneas herbáceas se redujeron drásticamente en ambas condiciones de pastoreo, pero esta reducción fue más pronunciada para las gramíneas en los sitios no pastoreados (84% y 63% de reducción de las semillas de gramíneas y 68% y 48% de las de dicotiledóneas herbáceas en sitios no pastoreados y pastoreados, respectivamente; Figura 1). Durante este período, las semillas de dicotiledóneas herbáceas continuaron siendo más abundantes en los sitios no pastoreados y las de arbustos, más escasas, fueron más abundantes en los sitios pastoreados.

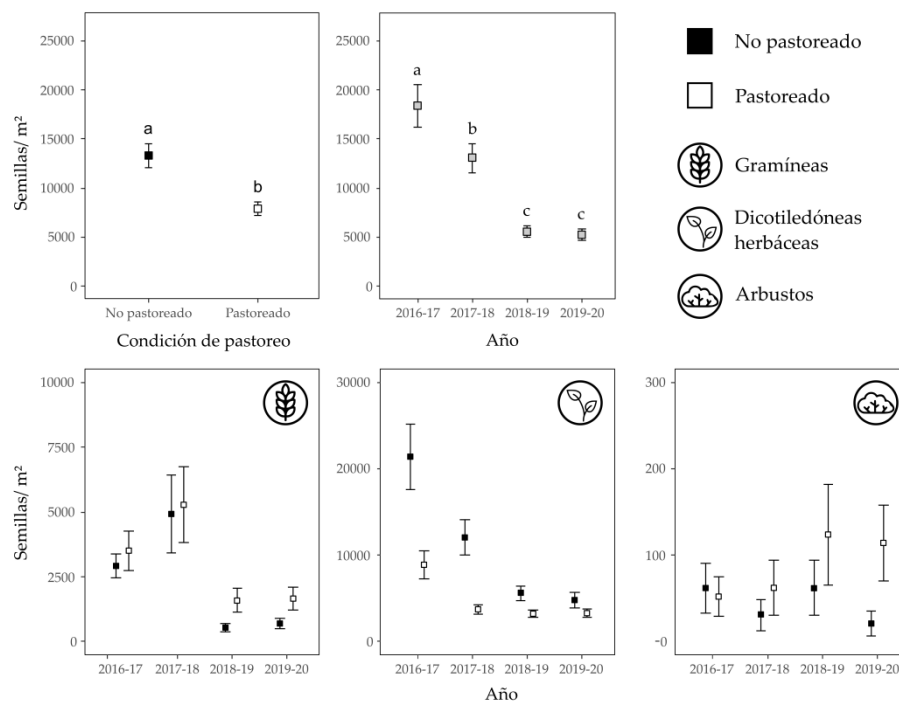


Figura 1. Abundancia (promedio $\pm$ EE) de semillas en el banco del suelo para todo el periodo de estudio en ambas condiciones de pastoreo (arriba, izquierda), para cada uno de los cuatro años sin distinguir condiciones de pastoreo (arriba, derecha) y para cada grupo de plantas (abajo) en algarrobales no pastoreados y pastoreados en el Monte central. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas en las comparaciones dentro de cada panel. Nótese que la escala del eje vertical es distinta para los diferentes grupos de plantas.

Dieta

Se obtuvieron un total de 141 muestras de dieta de 97 colonias de *P. spininodis* (51 en algarrobales no pastoreados y 46 en algarrobales pastoreados). *Pheidole spininodis* mostró una dieta relativamente amplia que incluyó semillas, artrópodos, restos vegetales, frutos y flores y otros ítems. La composición de la dieta fue muy similar entre condiciones de pastoreo, pero varió mucho a lo largo de los cuatro años (Figura 2). Las semillas constituyeron la mayoría de los ítems recolectados durante los primeros dos años (39%-68%) y su relevancia disminuyó progresivamente hacia el último año cuando el consumo no superó el 25%. Las categorías restantes adquirieron una relativa importancia con el paso de los años, aunque los frutos y las flores estuvieron, en general, escasamente representados. Entre los artrópodos, las hormigas fueron el grupo más consumido durante todos los años, oscilando entre el 47% y el 69%.

Hubo una interacción significativa entre la condición de pastoreo y el año en la proporción de semillas en la dieta (Tabla 1). La proporción de semillas en la dieta no fue significativamente diferente entre sitios pastoreados y no pastoreados en ninguno de los cuatro años y disminuyó con el tiempo, aunque esta tendencia fue más pronunciada en condiciones sin pastoreo (Figura 2).

No hubo evidencia de interacción entre la condición de pastoreo y el año en la proporción de las restantes categorías en la dieta (artrópodos: $\chi^2_{3,131} = 2.52$, $p = 0.47$; restos vegetales: $\chi^2_{3,131} = 7.01$, $p = 0.07$; frutos y flores: $\chi^2_{3,131} = 0.79$, $p = 0.85$; otros ítems: $\chi^2_{3,131} = 0.36$, $p = 0.95$). En todos los casos, no hubo diferencias significativas entre condiciones de pastoreo pero sí entre años (Tabla 1). Hubo un aumento en la proporción de artrópodos y de restos vegetales en la dieta a lo largo de los cuatro años (Figura 2). La proporción de frutos y flores y de otros ítems en la dieta también aumentó entre el primer y el último año, pero de forma más errática.

No hubo evidencia de interacción entre la condición de pastoreo y el año en la diversidad de ítems en la dieta ($\chi^2_{3,124} = 6.41$, $p = 0.09$). La diversidad de la dieta no difirió entre sitios pastoreados y no pastoreados, pero hubo un efecto significativo del año (Tabla 1), siendo menor la diversidad de la dieta en el primer año con respecto a los siguientes (Figura 3).

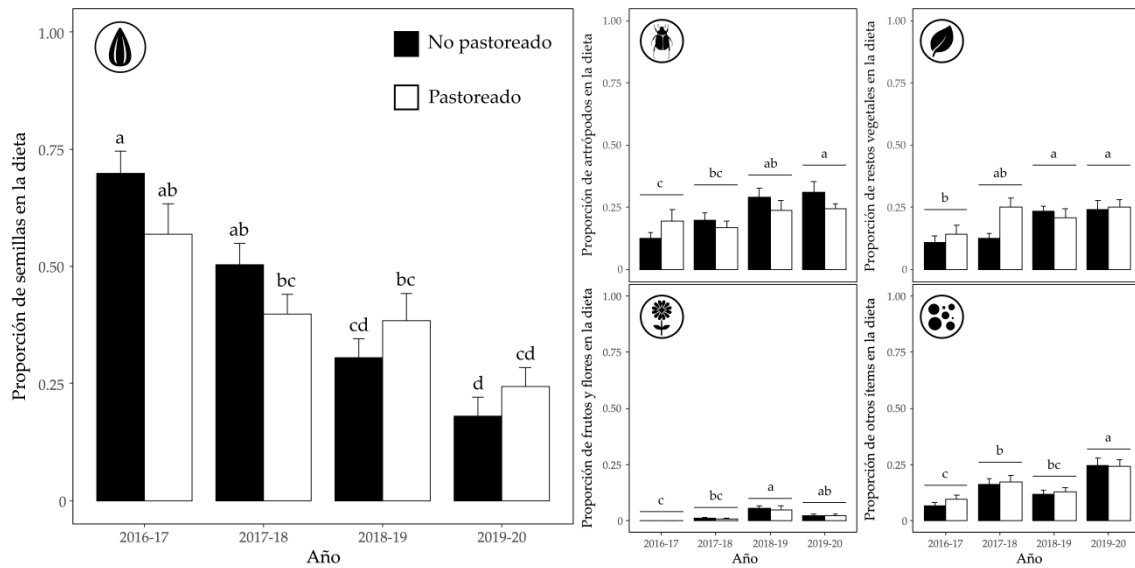


Figura 2. Proporción (promedio + EE) de las diferentes categorías de ítems (semillas, artrópodos, restos vegetales, frutos y flores, y otros) en la dieta de *Pheidole spininodis* en algarrobales no pastoreados y pastoreados durante cuatro años consecutivos en el Monte central. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas en las comparaciones dentro de cada panel.

Tabla 1. Análisis de devianza (prueba de Wald χ^2 tipo II) de los modelos mixtos lineales generalizados para evaluar el efecto de la condición de pastoreo y el año (y su interacción) para cada categoría de ítems y para la diversidad de ítems en la dieta de *Pheidole spininodis* en el Monte central. El término de interacción no se muestra cuando no fue significativo ($p > 0.05$).

Variable respuesta	χ^2	gl	p-valor
Proporción de semillas en la dieta			
Condición de pastoreo	0.03	1	0.87
Año	77.76	3	< 0.001
Condición de pastoreo × Año	8.61	3	0.04
Proporción de artrópodos en la dieta			
Condición de pastoreo	1.19	1	0.27
Año	18.81	3	< 0.001
Proporción de restos vegetales en la dieta			
Condición de pastoreo	1.97	1	0.16
Año	18.04	3	< 0.001
Proporción de frutos y flores en la dieta			
Condición de pastoreo	1.05	1	0.31
Año	24.28	3	< 0.001
Proporción de otros ítems en la dieta			
Condición de pastoreo	0.80	1	0.37
Año	46.05	3	< 0.001
Diversidad de la dieta			
Condición de pastoreo	3.22	1	0.07
Año	49.72	3	< 0.001

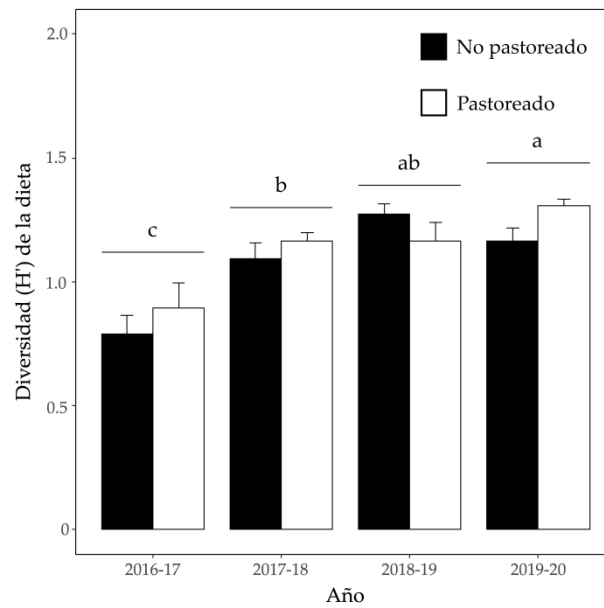


Figura 3. Diversidad (promedio + EE) de ítems en la dieta de *Pheidole spininodis* en algarrobales no pastoreados y pastoreados durante cuatro años consecutivos en el Monte central. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

En cuanto a la dieta granívora de *P. spininodis*, ésta fue amplia y flexible, e incluyó semillas de gramíneas, dicotiledóneas herbáceas, arbustos y árboles. Durante el primer año, las gramíneas dominaron la dieta y representaron más del 85% de las semillas acarreadas por las obreras forrajeras (Figura 4). Estas cifras disminuyeron significativamente con el tiempo, con valores extremadamente bajos (1%-22%) en los últimos dos años. En general, este patrón fue similar en ambas condiciones de pastoreo. A medida que disminuyó el consumo de semillas de gramíneas, aumentó el de dicotiledóneas herbáceas y arbustos. El consumo de semillas de dicotiledóneas herbáceas tendió a ser mayor en colonias ubicadas en sitios no pastoreados en tres de los cuatro años, mientras que el de semillas de arbustos tendió a ser mayor en sitios pastoreados durante los últimos dos años. Las semillas de árboles rara vez fueron acarreadas.

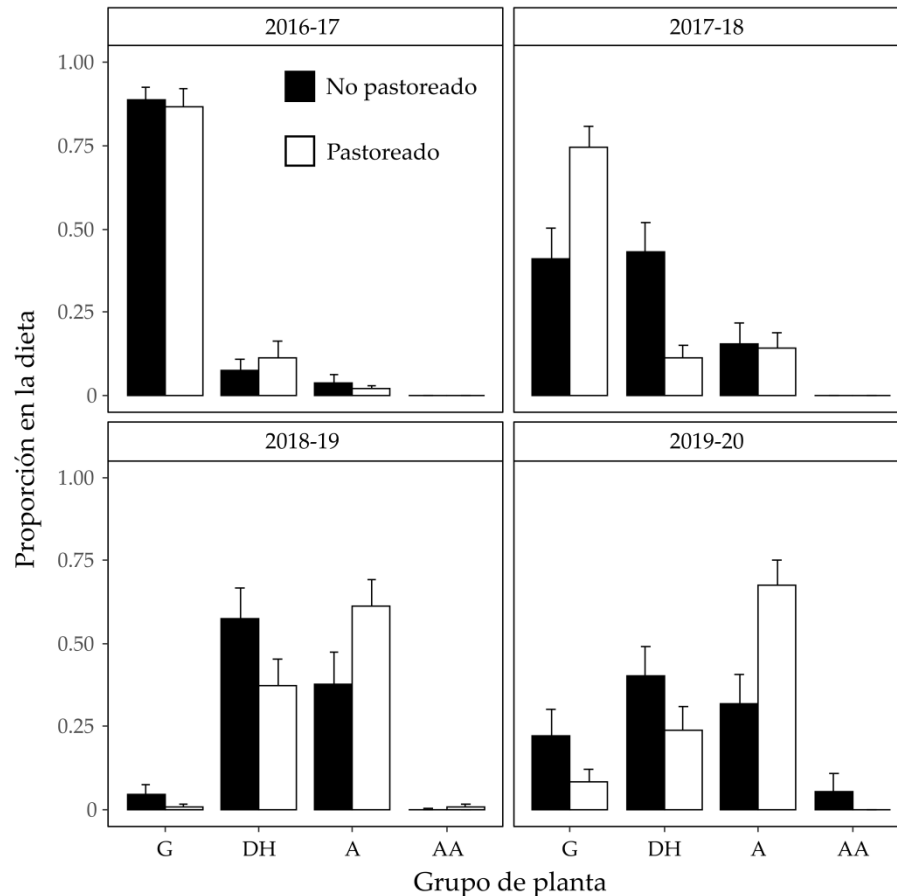


Figura 4. Proporción (promedio + EE) de semillas de diferentes grupos de plantas (G: gramíneas, DH: dicotiledóneas herbáceas, A: arbustos, AA: árboles) en la dieta de *Pheidole spininodis* en algarrobales no pastoreados y pastoreados durante cuatro años consecutivos en el Monte central.

Se identificaron semillas de 32 especies de plantas acarreadas por *P. spininodis* (Tabla 2). *Jarava ichu* fue la especie más consumida durante todo el estudio en ambas condiciones de pastoreo. El consumo de otras gramíneas como *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila* y *Schismus barbatus* fue menor y se concentró principalmente en los dos primeros años. Entre las dicotiledóneas herbáceas, las especies más consumidas fueron *Chenopodium papulosum*, *Lappula redowskii* y *Parthenium hysterophorus*. *Larrea* spp., *Verbena seriphioides* y *Lycium* spp. fueron las especies arbustivas más consumidas. Algunas semillas aumentaron su proporción en la dieta durante los últimos dos años (e.g., la dicotiledónea herbácea *P. hysterophorus*, los arbustos *Larrea* spp.).

Tabla 2. Porcentaje (promedio $\pm$ EE) de semillas de diferentes especies de plantas en la dieta de *Pheidole spininodis* en algarrobales no pastoreados (NP) y pastoreados (P) durante cuatro años consecutivos en el Monte central. Se muestran el número de colonias muestreadas (entre paréntesis se indica las correspondientes a cada ocasión de muestreo dentro del mismo año) y el número total de semillas registradas.

	2016-2017		2017-2018		2018-2019		2019-2020	
	NP	P	NP	P	NP	P	NP	P
Gramíneas								
<i>Aristida mendocina</i>	-	2.01 $\pm$ 1.53	0.94 $\pm$ 0.80	-	-	-	-	1.04 $\pm$ 1.04
<i>Bouteloua aristidoides</i>	0.30 $\pm$ 0.30	0.66 $\pm$ 0.52	-	-	-	-	-	-
<i>Chloris castilloniana</i>	-	-	-	-	0.21 $\pm$ 0.21	0.25 $\pm$ 0.25	-	-
<i>Digitaria californica</i>	5.63 $\pm$ 5.63	0.27 $\pm$ 0.27	-	-	-	-	-	-
<i>Jarava ichu</i>	44.12 $\pm$ 9.68	41.50 $\pm$ 8.98	15.48 $\pm$ 7.85	68.50 $\pm$ 7.13	0.88 $\pm$ 0.88	0.25 $\pm$ 0.25	17.82 $\pm$ 7.95	4.05 $\pm$ 2.21
<i>Panicum urvilleanum</i>	-	-	-	0.25 $\pm$ 0.25	-	-	-	-
<i>Pappophorum</i> spp.	17.61 $\pm$ 7.44	24.16 $\pm$ 6.72	5.73 $\pm$ 4.50	0.37 $\pm$ 0.37	-	-	-	-
<i>Schismus barbatus</i>	-	-	16.73 $\pm$ 8.00	4.85 $\pm$ 4.09	-	-	0.19 $\pm$ 0.19	3.51 $\pm$ 2.75
<i>Setaria leucopila</i>	1.41 $\pm$ 0.77	0.57 $\pm$ 0.57	0.93 $\pm$ 0.58	0.56 $\pm$ 0.56	3.55 $\pm$ 2.67	0.46 $\pm$ 0.46	4.15 $\pm$ 3.50	-
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	1.72 $\pm$ 1.72	-	1.11 $\pm$ 1.11	-	-	-	-	-
<i>Trichloris crinita</i>	18.03 $\pm$ 8.21	17.47 $\pm$ 8.78	-	-	-	-	-	-
Total	88.81 $\pm$ 3.87	86.64 $\pm$ 5.67	40.93 $\pm$ 9.60	74.53 $\pm$ 6.26	4.64 $\pm$ 2.74	0.97 $\pm$ 0.66	22.16 $\pm$ 8.19	8.60 $\pm$ 3.59
Dicotiledóneas herbáceas								
<i>Chenopodium papulosum</i>	2.03 $\pm$ 2.03	4.14 $\pm$ 2.32	2.17 $\pm$ 0.77	1.69 $\pm$ 0.74	9.43 $\pm$ 3.42	11.70 $\pm$ 4.16	10.21 $\pm$ 3.58	9.52 $\pm$ 6.28
<i>Conyza</i> spp.	3.40 $\pm$ 2.21	0.23 $\pm$ 0.23	-	-	-	-	-	-
<i>Cryptantha albida</i>	-	0.48 $\pm$ 0.48	0.38 $\pm$ 0.26	0.21 $\pm$ 0.21	-	-	-	-
<i>Descurainia</i> spp.	-	-	4.28 $\pm$ 3.03	-	-	-	-	-
<i>Glandularia mendocina</i>	-	-	2.76 $\pm$ 1.71	0.25 $\pm$ 0.25	1.13 $\pm$ 0.90	-	-	-
<i>Grindelia chiloensis</i>	-	-	-	-	-	-	5.26 $\pm$ 5.26	-
<i>Lappula redowskii</i>	1.23 $\pm$ 0.70	4.54 $\pm$ 2.95	18.71 $\pm$ 7.17	4.95 $\pm$ 2.35	11.85 $\pm$ 5.82	1.51 $\pm$ 0.92	0.56 $\pm$ 0.56	2.08 $\pm$ 2.08
<i>Parietaria debilis</i>	-	-	-	0.37 $\pm$ 0.37	-	-	0.71 $\pm$ 0.39	-
<i>Parthenium hysterophorus</i>	-	2.03 $\pm$ 1.51	8.88 $\pm$ 5.40	3.27 $\pm$ 1.96	22.44 $\pm$ 6.55	23.22 $\pm$ 7.01	7.07 $\pm$ 3.59	12.27 $\pm$ 4.34

Tabla 2. Continuación

<i>Phacelia artemisioides</i>	0.24 ± 0.24	-	0.81 ± 0.40	-	4.74 ± 4.20	-	5.18 ± 3.95	-
<i>Plantago patagonica</i>	-	-	5.16 ± 2.34	-	2.63 ± 2.63	0.25 ± 0.25	0.66 ± 0.66	-
<i>Sphaeralcea miniata</i>	0.56 ± 0.43	-	0.15 ± 0.15	0.48 ± 0.34	-	0.51 ± 0.51	2.28 ± 1.80	-
<i>Verbesina encelioides</i>	-	-	-	-	5.14 ± 3.64	-	8.44 ± 3.54	-
Total	7.47 ± 3.04	11.42 ± 4.96	43.30 ± 8.71	11.23 ± 3.47	57.37 ± 9.37	37.20 ± 7.99	40.38 ± 8.70	23.87 ± 7.32
Arbustos								
<i>Capparis atamisquea</i>	-	-	2.43 ± 1.76	1.50 ± 0.90	0.47 ± 0.33	-	-	0.45 ± 0.45
<i>Junellia aspera</i>	3.47 ± 2.41	1.43 ± 1.03	2.16 ± 1.76	0.37 ± 0.37	0.79 ± 0.79	0.25 ± 0.25	-	-
<i>Larrea</i> spp.	-	-	9.94 ± 5.11	11.12 ± 4.82	27.62 ± 8.11	11.97 ± 4.63	30.00 ± 8.96	22.19 ± 7.70
<i>Lycium</i> spp.	0.24 ± 0.24	0.51 ± 0.51	0.66 ± 0.47	1.25 ± 0.98	0.25 ± 0.25	1.97 ± 1.19	1.94 ± 1.75	1.89 ± 1.58
<i>Troncosoa seriphioides</i>	-	-	-	-	5.18 ± 2.83	0.51 ± 0.51	-	-
<i>Verbena seriphioides</i>	-	-	0.47 ± 0.36	-	3.52 ± 3.00	46.34 ± 9.20	-	43.00 ± 9.47
Total	3.71 ± 2.55	1.94 ± 1.11	15.66 ± 6.22	14.24 ± 4.62	37.84 ± 9.49	61.04 ± 8.26	31.94 ± 8.77	67.53 ± 7.48
Árboles								
<i>Neltuma flexuosa</i>	-	-	-	-	0.15 ± 0.15	0.79 ± 0.79	5.53 ± 5.26	-
Total	0	0	0	0	0.15 ± 0.15	0.79 ± 0.79	5.53 ± 5.26	0
No identificados								
NN 1	-	-	0.12 ± 0.12	-	-	-	-	-
Número de colonias	16 (10/6)	15 (9/6)	18 (10/8)	18 (9/9)	20 (10/10)	18 (9/9)	20 (10/10)	16 (8/8)
Número total de semillas	570	405	454	358	299	327	195	173

DISCUSIÓN

Aunque *P. spininodis* es principalmente una especie granívora (Kusnezov 1951, Pirk et al. 2009b), este estudio reveló que su nivel de especialización en el consumo de semillas es menor de lo que se había informado previamente. De hecho, durante el periodo de estudio presentó una dieta relativamente amplia que incluyó una menor proporción de semillas y una mayor proporción de artrópodos, restos vegetales y otros ítems cuando la abundancia de semillas, especialmente de gramíneas, fue baja. La diversidad de ítems en la dieta aumentó al disminuir la abundancia de semillas a lo largo de los años, lo que sugiere que el comportamiento alimentario de *P. spininodis* es flexible y le permite no depender exclusivamente de semillas. Además de una dieta general más amplia, *P. spininodis* presentó una dieta graminívora menos estricta cuando estas semillas escasearon en el ambiente y consumió más semillas de otros grupos de plantas (dicotiledóneas herbáceas y arbustos) en esas circunstancias. Por lo tanto, las gramíneas no siempre prevalecen entre las semillas en la dieta, en contraste con lo que observaron Pirk et al. (2009b) en años de alta abundancia de estas semillas.

Se esperaba que *P. spininodis* ampliara su dieta en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de semillas entre años y entre condiciones de pastoreo, reduciendo su consumo en años de baja disponibilidad de semillas y en sitios pastoreados. Los resultados fueron parcialmente consistentes con lo esperado. *Pheidole spininodis* amplió su dieta y disminuyó el consumo de semillas, particularmente de gramíneas, a medida que su disponibilidad disminuyó con el paso de los años. Sin embargo, esta respuesta no difirió entre las condiciones de pastoreo.

La abundancia y composición del banco de semillas del suelo varió notablemente durante el período de estudio y se observó que las diferencias entre años fueron más importantes que entre condiciones de pastoreo. La abundancia de semillas, particularmente de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas, fue alta durante la primera mitad del período de estudio, cuando las precipitaciones estuvieron por encima del promedio histórico, y se redujo drásticamente durante la segunda mitad, en condiciones de sequía (Figura 2, Capítulo 1). Esta reducción se registró en ambas condiciones de pastoreo, aunque fue particularmente abrupta en los sitios no pastoreados, lo que llevó a niveles igualmente bajos de abundancia de semillas en ambas condiciones hacia el final del período de estudio. Esta pérdida del contraste en la abundancia de semillas entre condiciones de pastoreo podría explicar la similitud de la dieta general de *P. spininodis* entre los sitios pastoreados y no pastoreados a lo largo del estudio.

Aunque no se observaron diferencias significativas en la dieta general entre condiciones de pastoreo, la dieta granívora difirió entre años y condiciones de pastoreo. Por un lado, en periodos de baja abundancia de semillas de gramíneas *P.*

spininodis tendió a incorporar semillas de dicotiledóneas herbáceas en los sitios no pastoreados, donde su abundancia fue mayor. Por otro lado, se observó un consumo relativamente alto de semillas de arbustos (e.g., *Verbena seriphioides* y *Larrea* spp.) en ambas condiciones de pastoreo cuando la abundancia de semillas de gramíneas fue baja. Dado que estas plantas leñosas son poco consumidas por el ganado (Guevara et al. 1997), podrían constituir un recurso alternativo valioso para *P. spininodis* en estos ambientes degradados. Los cambios observados en la dieta de esta especie de hormiga en los sitios pastoreados podrían indicar una respuesta flexible del comportamiento de forrajeo frente a limitaciones ambientales (i.e., una menor abundancia de las semillas de gramíneas preferidas en el banco de semillas del suelo) o reflejar la idiosincrasia de las preferencias alimentarias de las poblaciones que habitan en sitios intensamente pastoreados (i.e., preferencias dependientes del contexto). Para discriminar entre estas dos alternativas es necesario realizar ensayos que permitan evaluar si sus preferencias alimentarias son estereotipadas (i.e., no varían entre condiciones de pastoreo), como se ha observado en otras especies de hormigas granívoras (Miretti et al. 2019), o varían en distintos contextos ambientales.

Los resultados de este estudio coinciden con los reportados para algunas especies del género *Pogonomyrmex* en el Monte central (Pirk et al. 2009a, Miretti 2024), confirmando que las variaciones temporales en la disponibilidad de semillas provocan cambios en la dieta de estos organismos granívoros. El cambio de dieta asociado con la escasez de semillas también se ha observado en hormigas granívoras en otros desiertos (e.g., Tevis 1958, Whitford 1978, Whitford et al. 1981, Mehlhop & Scott 1983, Rissing 1988, Wilby & Shachak 2000). Una respuesta similar se observó en colonias de *Pogonomyrmex naegeli* (Belchior et al. 2012) y *Pogonomyrmex barbatus* (Luna et al. 2021) en ambientes con variaciones estacionales en la densidad de semillas. Estas especies recolectaron casi exclusivamente semillas durante la estación seca y fría, altamente productiva, mientras que se volvieron más generalistas y consumieron semillas y artrópodos en proporciones similares durante la estación húmeda y cálida, cuando la disponibilidad de semillas es menor.

Una dieta más diversa (i.e., con recursos derivados de plantas y animales) en contextos ambientales de escasez de semillas podría ayudar a satisfacer los requerimientos nutricionales de las colonias de hormigas granívoras (Luna et al. 2018, Anjos et al. 2019). Los artrópodos son un alimento rico en proteínas indispensables para el desarrollo y supervivencia de las larvas y los adultos reproductores en muchas especies de hormigas (Judd 2005, Feldhaar 2014). Varias especies del género *Pheidole* seleccionan y consumen este recurso de forma estacional u oportunista (Fowler 1979, Retana et al. 1992, Gomes et al. 2019). En el caso de *P. spininodis*, el mayor consumo de artrópodos, principalmente hormigas de otros géneros, en períodos de escasez de semillas podría explicarse en parte por su gran abundancia en el suelo, siendo el grupo

mejor representado en varias regiones áridas del mundo (Hölldobler & Wilson 1990, Piñero et al. 2011). A diferencia de las especies dominantes de hormigas cazadoras que habitan el desierto del Monte (e.g., *Pheidole bergi*), las presas vivas son raras en la dieta de *P. spininodis*, que está representada principalmente por restos de artrópodos (Pirk et al. 2009b). Sin embargo, como se observó previamente en otras especies granívoras (Marsh 1987, Whitford & Jackson 2007), existe evidencia que sugiere que *P. spininodis* ocasionalmente podría concentrar su actividad de forrajeo en presas de artrópodos vulnerables que se concentran en el suelo de manera episódica, como cigarras y adultos reproductores de hormigas (observación personal).

No obstante, la incorporación de alimentos alternativos puede no ser suficiente para evitar el efecto negativo de una menor disponibilidad de los alimentos preferidos. En determinadas circunstancias, una fuerte reducción en la cantidad de semillas de gramíneas en la dieta de las hormigas puede causar un desequilibrio nutricional e inanición, ya que estas semillas son una fuente rica en carbohidratos (Ríos et al. 2012) y la principal fuente de energía de las obreras (Feldhaar 2014). Esto ha sido reportado para *Pogonomyrmex mendozanus*, una especie granívora capaz de incorporar una mayor proporción de ítems menos preferidos a la dieta para compensar la escasez de las semillas de gramíneas preferidas (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2017, Miretti 2024). Sin embargo, estos cambios son acompañados por una reducción de los niveles de actividad de búsqueda de alimento y del éxito de forrajeo, lo que en última instancia conduce a una reducción en la tasa de ingreso de alimento al nido (Pol et al. 2017). Así, la flexibilidad comportamental tiene un costo asociado en esta especie, lo que podría explicar la drástica reducción en el número de individuos de sus colonias y en el contenido de grasa corporal de los individuos reproductivos, lo que, en última instancia, podría explicar la disminución de la densidad de colonias en condiciones de pastoreo intenso y baja disponibilidad de semillas (Pol et al. 2017, 2022). También se ha informado que la reducción de semillas en la dieta puede afectar la supervivencia y el desarrollo en otros insectos, como algunos escarabajos granívoros (Jørgensen & Toft 1997). Por lo tanto, incluso si una especie es capaz de consumir alimentos alternativos, su aptitud reproductiva podría verse gravemente comprometida (Saska 2008) con posibles efectos demográficos en las poblaciones, que a largo plazo podrían impactar en los procesos ecológicos y servicios ecosistémicos en los que está involucrada (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Estudios más detallados destinados a evaluar otros aspectos de la ecología trófica (e.g., niveles de actividad de búsqueda de alimento, éxito de forrajeo, tasa de ingreso de alimentos) y la dinámica poblacional de *P. spininodis* podrían revelar cuán generalizables son las respuestas de las poblaciones de animales granívoros a las reducciones en la disponibilidad de semillas de gramíneas tales como las que muestra *P. mendozanus*, e incluso algunas aves paseriformes, en el Monte central (Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Los estudios que ayuden a entender mecanismos comunes y generales (entre taxa) que expliquen las reducciones en las

poblaciones animales son esenciales para tomar decisiones apropiadas para el manejo y conservación de la vida silvestre (Sells et al. 2018), especialmente en un contexto de cambio global.

CAPÍTULO 3. Preferencias de *Pheidole spininodis* por semillas de distintas especies de plantas en el Monte central

RESUMEN

El estudio de las preferencias alimentarias permite establecer la dieta potencial de una especie y es fundamental para caracterizar su grado de especialización trófica y predecir sus respuestas comportamentales y poblacionales en contextos ambientales donde sus recursos alimentarios se ven afectados. En el desierto del Monte existen variaciones interanuales en la composición y abundancia del banco de semillas del suelo, el principal recurso alimentario de la hormiga granívora *Pheidole spininodis*. El objetivo de este capítulo fue evaluar las preferencias de *P. spininodis* por semillas de seis especies de plantas nativas (tres gramíneas, dos dicotiledóneas herbáceas y un arbusto) en el Monte central. Las preferencias se estudiaron mediante experimentos de elección realizados en sitios sin pastoreo dentro de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán. Sobre la base de estudios previos de su dieta y en las marcadas preferencias por semillas de gramíneas observadas en otras hormigas granívoras de la región, se esperaba que *P. spininodis* tuviera preferencias jerárquicas lineales y prefiriera las semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas. Además, considerando el tamaño corporal pequeño de las obreras y posibles restricciones morfológicas para manipular y acarrear semillas grandes y pesadas, se esperaba que prefiriera semillas pequeñas y livianas. Los resultados no respaldaron la hipótesis de que esta especie prefiere semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas: *P. spininodis* prefirió semillas de dicotiledóneas herbáceas como las de algunas gramíneas. No obstante, los resultados coincidieron con la expectativa de una baja preferencia por semillas de arbustos y una alta preferencia por semillas pequeñas y livianas. Estos resultados sugieren que *P. spininodis* posee preferencias particulares, diferentes a las de otras especies granívoras con las que coexiste. Estudios futuros deberían investigar si las preferencias alimentarias de *P. spininodis* son dinámicas y contexto-dependientes y se modifican cuando la disponibilidad de especies de plantas es distinta, lo que contribuiría a mejorar el conocimiento sobre su flexibilidad comportamental y su resiliencia a los cambios ambientales.

Palabras clave: desierto del Monte, especialización trófica, elecciones alimentarias, *Pheidole spininodis*, dieta potencial, semillas, grupos de plantas, tamaño, peso, restricciones morfológicas

INTRODUCCIÓN

La dieta de un organismo, entendida como el conjunto de recursos alimentarios (y su importancia relativa) que utiliza en condiciones naturales, es el resultado de la interacción entre procesos internos (i.e., decisiones innatas o aprendidas sobre qué alimentos consumir) y factores externos (e.g., la disponibilidad de recursos, el riesgo de predación o las interacciones con otras especies) (Pyke et al. 1977). Entre los procesos internos, las preferencias alimentarias se definen como la tendencia intrínseca de un organismo a consumir un tipo de presa particular cuando está disponible. Las preferencias usualmente se establecen a partir de ensayos en los que se ofrece simultáneamente más de un recurso en las mismas condiciones experimentales (e.g., abundancia, distancia, disposición espacial; Johnson 1980). Su estudio permite establecer la dieta potencial de una especie; es decir, el conjunto de recursos alimentarios que un organismo podría consumir en función de sus capacidades morfológicas, fisiológicas y comportamentales, sin las restricciones impuestas por factores ecológicos (e.g., Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019, Pol et al. 2023). La comparación entre las preferencias y la dieta observada en condiciones naturales es clave para comprender las decisiones de los consumidores y las limitaciones que enfrenta en su entorno. Cuanto mayor es la diferencia entre ambas, mayor es la influencia de los factores externos sobre el comportamiento alimentario.

Comprender las preferencias alimentarias permite caracterizar el grado de especialización trófica de una especie, determinar la flexibilidad de su dieta y predecir su capacidad para adaptarse y persistir a nuevos contextos ambientales (e.g., Young & Schlesinger 2018). En general, las especies especialistas presentan preferencias alimentarias estereotipadas, jerárquicas y lineales (caracterizadas por una selección rígida y estructurada de recursos); sus dietas son poco flexibles y son más propensas a sufrir reducciones poblacionales severas o extinciones locales ante la disminución de sus recursos preferidos (e.g., Charlery de la Masselière et al. 2017, Pol et al. 2017, Wang et al. 2017, Miretti et al. 2024). Por el contrario, las especies generalistas u oportunistas suelen mostrar preferencias amplias y no jerárquicas (caracterizadas por una selección plástica y equitativa de recursos), dietas flexibles y una mayor capacidad para afrontar los cambios en la disponibilidad de alimentos (Tuomainen & Candolin 2011, Charlery de la Masselière et al. 2017, Wang et al. 2017). Por ello, el estudio combinado de la dieta y las preferencias alimentarias proporciona información fundamental para comprender los mecanismos que actúan en la toma de decisiones de los consumidores al momento de alimentarse, establecer los límites de la flexibilidad trófica y predecir las respuestas comportamentales y poblacionales de las especies ante fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos alimentarios.

En el caso de las hormigas granívoras, las preferencias por distintas semillas suelen explicarse por los atributos morfológicos (e.g., tamaño, peso, forma, presencia de apéndices, recubrimiento) y químicos (e.g., composición nutricional, compuestos secundarios) de las semillas (Kelrick et al. 1986, Baroni-Urbani & Nielsen 1990, Gross et al. 1991, Crist & MacMahon 1992, Schöning et al. 2004, Martyn et al. 2023). A su vez, están condicionadas por características propias de las hormigas, como el tamaño y forma de la mandíbula, la capacidad sensorial y física para detectar, acarrear y procesar las semillas, y la capacidad fisiológica para tolerar, transformar o eliminar compuestos tóxicos (Hölldobler 1976, Hansen 1978, Retana & Cerdá 1994, Arnan et al. 2010). Establecer las preferencias alimentarias suele ser complejo ya que las decisiones de selección de las semillas suelen basarse en múltiples atributos (Grossklaus et al. 2024) y en el caso de los insectos sociales también depende de la interacción con los miembros de la colonia (Bespalova 2020).

En el Monte central, las hormigas granívoras recolectan semillas de muchas especies de plantas (Pirk & Lopez de Casenave 2006, Pirk et al. 2009a, 2009b, Miretti et al. 2024; ver Capítulo 2), aunque algunas especies exhiben marcadas preferencias por determinados tipos. Las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex*, por ejemplo, prefieren las semillas de gramíneas por sobre las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019, Miretti 2022). Esta preferencia se atribuye principalmente a las características morfológicas y nutricionales de las semillas de gramíneas que, en comparación con las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos, son más fáciles de manipular, son ricas en carbohidratos (e.g., almidón) y contienen niveles bajos de compuestos secundarios (e.g., alcaloides) (Ríos et al. 2012). Sin embargo, existen diferencias entre especies: *P. inermis* prefiere semillas de gramíneas más pequeñas que *P. mendozanus* y *P. propinqua*, probablemente debido a restricciones impuestas por su menor tamaño corporal (Pirk & Lopez de Casenave 2010). Estas observaciones refuerzan la idea de que la combinación de rasgos de las semillas y de las características de las especies consumidoras es clave para explicar las preferencias alimentarias de las hormigas granívoras.

En los algarrobales del Monte central, la hormiga granívora *Pheidole spininodis* consume principalmente semillas de gramíneas (Pirk et al. 2009b), aunque su dieta presenta variaciones temporales asociadas a la abundancia relativa de semillas de diferentes grupos de plantas. Por ejemplo, bajo ciertas condiciones aumenta considerablemente el consumo de semillas de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (ver Capítulo 2). Sin embargo, aún se desconoce en qué medida la dieta refleja las preferencias intrínsecas de esta especie o simplemente responde a restricciones ambientales asociadas con la disponibilidad de semillas. Conocer sus preferencias permitirá comprender mejor su estrategia de uso de recursos y su capacidad para adaptarse a cambios en la composición y abundancia de semillas en el desierto del Monte.

El objetivo de este capítulo fue estudiar las preferencias de *P. spininodis* por distintas semillas en condiciones naturales, mediante experimentos de elección realizados en sitios sin pastoreo dentro de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán. Se formularon las siguientes preguntas: (1) ¿existen preferencias alimentarias jerárquicas lineales en *P. spininodis* frente a semillas de distintas especies?, (2) ¿prefiere *P. spininodis* las semillas de gramíneas por sobre las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos?, y (3) ¿influyen características morfológicas como el tamaño y el peso de las semillas sobre sus preferencias? Sobre la base de estudios previos de su dieta y a las marcadas preferencias por semillas de gramíneas observadas en otras hormigas granívoras de la región (Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019, Miretti 2022), se espera que *P. spininodis* tenga preferencias jerárquicas lineales y que prefiera las semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas. Además, considerando que el tamaño corporal pequeño de las obreras de esta especie puede producir restricciones para manipular y acarrear semillas grandes y pesadas, se espera que prefiera semillas pequeñas y livianas.

MÉTODOS

Diseño de muestreo

Se evaluaron las preferencias de *P. spininodis* por semillas de diferentes especies de plantas mediante ensayos de oferta de semillas en el campo con un diseño de comparaciones de a pares (de Vries 1998, Pirk & Lopez de Casenave 2011). Los ensayos se realizaron en 12 colonias ubicadas en sitios con exclusión de ganado doméstico dentro de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán, durante la primavera-verano de 2023-2024. Se seleccionaron colonias que presentaban altos niveles de actividad de forrajeo.

Los ensayos consistieron en ofrecer semillas de seis especies de plantas nativas de a pares en todas las combinaciones posibles en orden aleatorio, con cinco repeticiones por combinación (i.e., 15 combinaciones posibles $\times$ 5 repeticiones $\times$ 12 colonias = 900 ensayos). Las semillas se colocaron a 1-2 mm de distancia entre sí para facilitar que las obreras las detectasen simultáneamente, y a 10-15 cm de la entrada del nido, sobre el suelo o dentro de una placa de Petri modificada (con abertura de acceso) para reducir el efecto del viento (Figura 1). Se consideró que una obrera detectaba ambas semillas cuando las tocaba con las antenas o las manipulaba con sus mandíbulas o patas. En cada ensayo se registró la especie de semilla que fue removida primero, considerándola preferida para el par evaluado. Todos los ensayos se realizaron durante el horario de mayor actividad de estas hormigas para minimizar la probabilidad de evaluar repetidamente a las mismas obreras. El tiempo requerido por colonia para completar los ensayos fue de entre 1 y 3 días, dependiendo del nivel de actividad y de la respuesta de cada colonia a los ensayos.

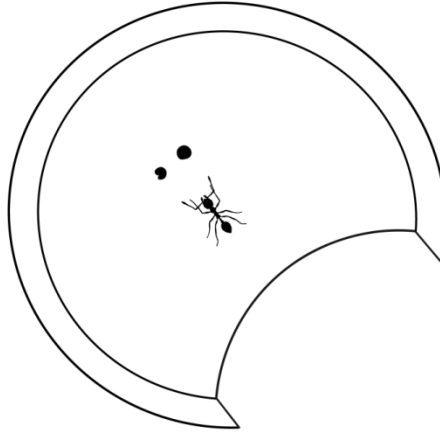


Figura 1. Representación gráfica de un ensayo de preferencia con un diseño de comparaciones de a pares montado dentro de una placa de Petri.

Las semillas ofrecidas en los ensayos incluyeron tres especies de gramíneas (*Jarava ichu*, *Trichloris crinita* y *Aristida mendocina*), dos dicotiledóneas herbáceas (*Sphaeralcea miniata* y *Chenopodium papulosum*) y un arbusto (*Larrea divaricata*). Se eligieron estas especies por estar presentes en la dieta de *P. spininodis* (Pirk et al. 2009b, Capítulo 2) y por presentar características morfológicas contrastantes (tamaño, peso, forma, estructuras externas; Figura 2, Tabla 1). Las semillas utilizadas se recolectaron de plantas en el campo el mismo año o el anterior a los ensayos, y se seleccionaron semillas maduras y sanas (i.e., que no colapsaban al ser presionadas suavemente con pinzas y que no presentaban signos de ataque de hongos u otros daños bajo una lupa estereoscópica). Las semillas siempre fueron manipuladas con pinzas para evitar el contacto directo con las manos y conservadas en bolsas de papel. Se ofrecieron tal como se las encuentra en el banco de semillas del suelo y como son acarreadas al nido por estas hormigas (i.e., con o sin sus estructuras externas; Tabla 1).

Tabla 1. Características de las semillas utilizadas en los ensayos de preferencias.

Especie	Grupo de plantas	Peso (mg)	Estructuras externas ^c
<i>Jarava ichu</i>	Gramínea	0.12 ^a	Con
<i>Trichloris crinita</i>	Gramínea	0.23 ^a	Con
<i>Aristida mendocina</i>	Gramínea	0.46 ^a	Con
<i>Sphaeralcea miniata</i>	Dicotiledónea herbácea	0.20 ^a	Sin
<i>Chenopodium papulosum</i>	Dicotiledónea herbácea	0.24 ^a	Sin
<i>Larrea divaricata</i>	Arbusto	2.30 ^b	Con

^a Pol (datos no publicados). ^b Miretti (2022). ^c Se indica si las semillas se presentaron con o sin estructuras externas (i.e., glumas y glumelas para semillas de gramíneas, pericarpio para semillas de dicotiledóneas herbáceas y arbustos).

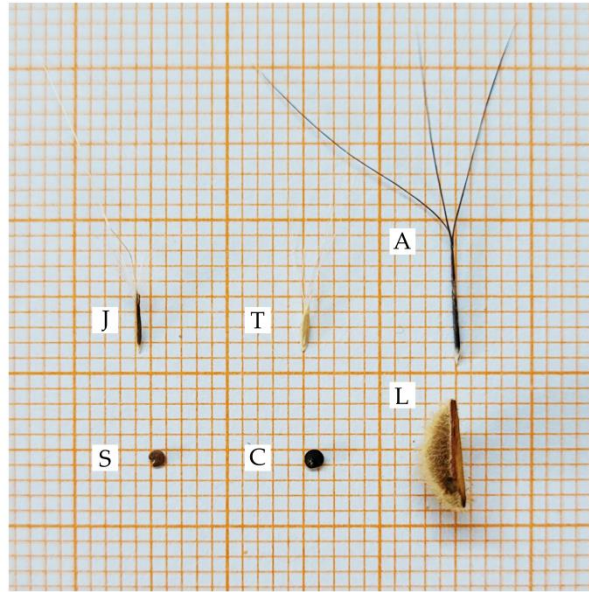


Figura 2. Semillas utilizadas en los ensayos de preferencias. J: *Jarava ichu*, T: *Trichloris crinita*, A: *Aristida mendocina*, S: *Sphaeralcea miniata*, C: *Chenopodium papulosum*, L: *Larrea divaricata*. Los cuadrados pequeños de la grilla del fondo son de 1 x 1 mm.

Análisis de datos

Para establecer el orden jerárquico de las preferencias entre las semillas evaluadas se utilizó un análisis de dominancia entre comparaciones de a pares (Boyd & Silk 1983). Primero, para cada una de las colonias se organizaron los datos en una matriz de doble entrada de tamaño $N \times N$ (matriz de dominancia), donde N representa el número de elementos comparados en los ensayos (en este caso, semillas de las seis especies). Cada celda ij de la matriz corresponde al número de veces (de 1 a 5) que la especie i (fila) fue preferida por sobre la especie j (columna) (ver Tabla 2).

Luego, se verificó que las matrices fueran jerárquicas (i.e., que todos los elementos estuvieran ordenados linealmente; Boyd & Silk 1983). Cuando todos los elementos de un diseño de comparaciones de a pares se pueden organizar en un orden jerárquico estricto, se considera que la jerarquía es lineal. Una jerarquía perfectamente lineal requiere que todas las relaciones triádicas dentro de la matriz sean transitivas (i.e., se prefiere la semilla A sobre la semilla B y se prefiere la semilla B sobre la semilla C, lo que significa que se prefiere la semilla A sobre la semilla C) y que todas las relaciones diádicas sean asimétricas (i.e., se prefiere una especie de semilla a otra) (Boyd & Silk 1983). Para evaluar la linealidad se construyó una matriz binaria a partir de la matriz de dominancia de cada colonia, asignando a cada celda ij un valor de 0 si la especie i se prefirió menos veces que la especie j , o 1 si la especie i se prefirió más veces que la especie j . A partir de esos datos se calculó el índice de linealidad de Kendall (K) para

cada matriz (Appleby 1983). Los valores de este índice oscilan entre 0 (cuando todas las especies de semilla son igualmente preferidas) y 1 (cuando las especies se ordenan de menor a mayor y la matriz es perfectamente lineal). Se determinó la significancia estadística de los valores de linealidad de cada matriz mediante la prueba descrita por Appleby (1983). Esta prueba calcula la probabilidad de que la jerarquía observada en un grupo de N individuos (en este caso, semillas de las seis especies) sea lineal. La linealidad ocurre cuando el número de tríadas circulares observadas (d) es menor que las esperadas por azar (Appleby 1983). Las tríadas circulares son relaciones no transitivas entre tres elementos de la matriz (e.g., cuando se prefiere la semilla A a la semilla B, la B a la C y la C a la A).

Posteriormente, se determinó el nivel de preferencia por las semillas de cada especie en cada colonia mediante un índice de dominancia cardinal que mide la magnitud de la diferencia entre dos elementos consecutivos de un orden lineal. Se utilizó el índice de David normalizado (NormDS), que se recomienda cuando en las matrices se dan casos de circularidad, ya que pondera la importancia relativa de cada elemento de la matriz: si una semilla es removida ante otra de mayor preferencia, entonces pesa más que si es removida ante una semilla de menor jerarquía en el ranking (de Vries et al. 2006). Los valores del índice varían entre 0 y $N - 1$, donde N es el número de especies comparadas, con los valores más altos indicando mayores niveles de preferencia. Para calcular el índice se construyó una nueva matriz a partir de la matriz de dominancia de cada colonia, asignando a cada celda ij la proporción de los ensayos en los que la especie i fue preferida sobre la especie j , y se siguieron los cálculos descritos por de Vries et al. (2006). Para evaluar estadísticamente si las preferencias diferían entre las semillas de las seis especies, se ajustó un modelo lineal general, usando los valores de NormDS como variable dependiente y la especie como efecto fijo, considerando a los ensayos de las distintas colonias como observaciones independientes.

La asociación entre el peso de la semilla y su preferencia (NormDS) se evaluó mediante correlaciones de medidas repetidas, un análisis que permite estimar la correlación intra-colonia (considerando que para cada una de ellas se evaluó la preferencia por las semillas de las seis especies) y evaluar la asociación común para la muestra agregada (Bakdash & Marusich 2017). Como las semillas de *Larrea divaricata* son notablemente más pesadas que las de las demás especies (Tabla 1), se realizaron dos análisis: uno con todas las especies y otro excluyendo a *L. divaricata*. Esta estrategia permitió evaluar si la asociación entre el peso y las preferencias se mantiene cuando se elimina el efecto de un valor desproporcionadamente alto que podría distorsionar las correlaciones.

Se realizaron todos los análisis en R (R Core Team 2022). El índice de linealidad de Kendall de cada colonia se calculó con el paquete *DyaDA* (Leiva et al. 2010), mientras que el índice de preferencia por las semillas de cada especie se calculó usando el

paquete *steepness* (Leiva & de Vries 2022). El modelo lineal general se analizó utilizando el paquete *stats* (R Core Team 2022). Se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad, y se estimó la importancia del efecto fijo mediante el análisis de varianza (ANOVA tipo II) utilizando el paquete *car* (Fox & Weisberg 2019). Se realizaron comparaciones a posteriori utilizando los promedios marginales estimados para el modelo con el paquete *emmeans* (Lenth 2022). Se aplicó el ajuste de Tukey para mantener el error tipo I global en las comparaciones múltiples. Las correlaciones de medidas repetidas se evaluaron utilizando el paquete *rmCorr* (Bakdash & Marusich 2017).

RESULTADOS

La mayoría de las colonias estudiadas de *P. spininodis* exhibieron preferencias jerárquicas lineales entre las semillas evaluadas, con valores del índice de linealidad que oscilaron entre 0.63 y 1 (Tabla 2). En siete de las doce colonias los valores de K fueron muy altos (≥ 0.85) y estadísticamente significativos ($p < 0.05$) o marginalmente significativos ($p = 0.05$), indicando estructuras jerárquicas claras en las preferencias. Las restantes cinco colonias presentaron más tríadas circulares que las esperadas por azar ($d \geq 2$, $p \geq 0.12$), indicando una jerarquía menos definida. Como estas colonias mostraron un patrón de preferencias similar a las restantes, se incluyeron en los análisis posteriores.

Tabla 2. Matrices de dominancia entre semillas de seis especies de plantas (J: *Jarava ichu*, T: *Trichloris crinita*, A: *Aristida mendocina*, S: *Sphaeralcea miniata*, C: *Chenopodium papulosum*, L: *Larrea divaricata*) obtenidas a partir de los ensayos de preferencia realizados en cada colonia de *Pheidole spininodis*. Cada valor representa el número de ensayos en los cuales la semilla de la fila fue preferida por sobre la semilla de la columna. Se incluyen los valores del índice de linealidad de Kendall (K), el número de tríadas circulares (d) y el valor de p asociado.

Colonia 4	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		5	4	3	4	5	0.75	2	0.12
T	0		1	2	4	5			
A	1	4		0	0	4			
S	2	3	5		2	5			
C	1	1	5	3		5			
L	0	0	1	0	0				
Colonia 13	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		3	2	0	1	5	0.88	1	0.05
T	2		3	2	2	5			
A	3	2		1	1	4			
S	5	3	4		2	3			
C	4	3	4	3		4			
L	0	0	1	2	1				

Tabla 2. Continuación.

Colonia 35	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		4	3	5	3	4	0.75	2	0.12
T	1		2	2	2	4			
A	2	3		2	2	4			
S	0	3	3		2	2			
C	2	3	3	3		4			
L	1	1	1	3	1				
Colonia 40	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		3	5	0	0	4	1	0	0.02
T	2		1	0	1	5			
A	0	4		0	1	5			
S	5	5	5		2	5			
C	5	4	4	3		5			
L	1	0	0	0	0				
Colonia 30	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		4	4	4	3	3	1	0	0.02
T	1		4	3	4	4			
A	1	1		3	0	3			
S	1	2	2		0	2			
C	2	1	5	5		4			
L	2	1	2	3	1				
Colonia 42	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		4	0	1	0	0	0.88	1	0.05
T	1		3	0	1	1			
A	5	2		0	2	2			
S	4	5	5		1	1			
C	5	4	3	4		4			
L	5	4	3	4	1				
Colonia 58	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		3	3	0	3	5	0.63	3	> 0.12
T	2		3	4	1	5			
A	2	2		3	1	5			
S	5	1	2		2	5			
C	2	4	4	3		5			
L	0	0	0	0	0				
Colonia 59	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		4	4	1	1	4	1	0	0.02
T	1		1	2	0	5			
A	1	4		2	0	3			
S	4	3	3		1	5			
C	4	5	5	4		5			
L	1	0	2	0	0				
Colonia 60	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		2	4	3	2	4	1	0	0.02
T	3		4	4	0	4			
A	1	1		5	0	4			
S	2	1	0		2	2			
C	3	5	5	3		5			
L	1	1	1	3	0				
Colonia 61	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		5	4	3	0	4	0.88	1	0.05
T	0		3	2	0	1			
A	1	2		1	1	4			
S	2	3	4		1	5			
C	5	5	4	4		5			
L	1	4	1	0	0				

Tabla 2. Continuación.

Colonia 62	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		5	5	2	1	3	0.63	3	> 0.12
T	0		3	2	2	5			
A	0	2		3	2	2			
S	3	3	2		1	3			
C	4	3	3	4		5			
L	2	0	3	2	0				
Colonia 64	J	T	A	S	C	L	K	d	p
J		5	4	2	2	3	0.63	3	> 0.12
T	0		4	2	1	4			
A	1	1		1	4	3			
S	3	3	4		1	5			
C	3	4	1	4		5			
L	2	1	2	0	0				

Los valores del índice de preferencia (NormDS) difirieron entre las especies evaluadas ($F_{5,66} = 19.01$, $p < 0.001$). Las más preferidas fueron la dicotiledónea herbácea *C. papulosum* y la gramínea *J. ichu* (Figura 3). Las semillas de la dicotiledónea herbácea *S. miniata* y las gramíneas *T. crinita* y *A. mendocina* presentaron valores de preferencia intermedios dentro del rango evaluado. La especie menos preferida fue el arbusto *L. divaricata*.

Se observó una correlación negativa y significativa entre el peso de las semillas y el valor del índice de preferencia tanto considerando el conjunto completo de especies ($r_{\text{rm}} = -0.61$, $p < 0.001$, IC95%: [-0.74, -0.42], g.l.: 59) como al excluir del análisis a *L. divaricata* ($r_{\text{rm}} = -0.35$, $p = 0.01$, IC95%: [-0.58, -0.08], g.l.: 47) (Figura 4). En general, las semillas pequeñas y livianas (< 0.25 mg) correspondientes a las especies herbáceas fueron más preferidas que las semillas grandes y pesadas (> 0.25 mg) de la gramínea *A. mendocina* y el arbusto *L. divaricata* (Figuras 2 y 3).

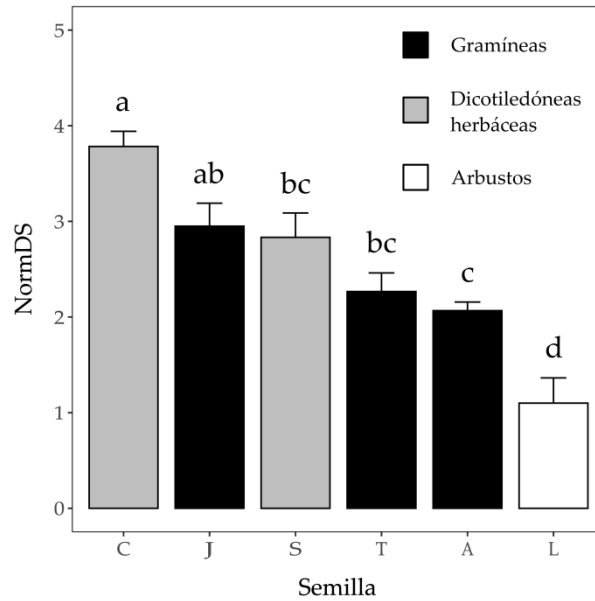


Figura 3. Valores promedio (+EE) del índice de David normalizado (NormDS) indicando las preferencias de *Pheidole spininodis* por semillas de seis especies de plantas (C: *Chenopodium papulosum*, J: *Jarava ichu*, S: *Sporobolus cryptandrus*, T: *Trichloris crinita*, A: *Aristida mendocina*, L: *Larrea divaricata*). Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

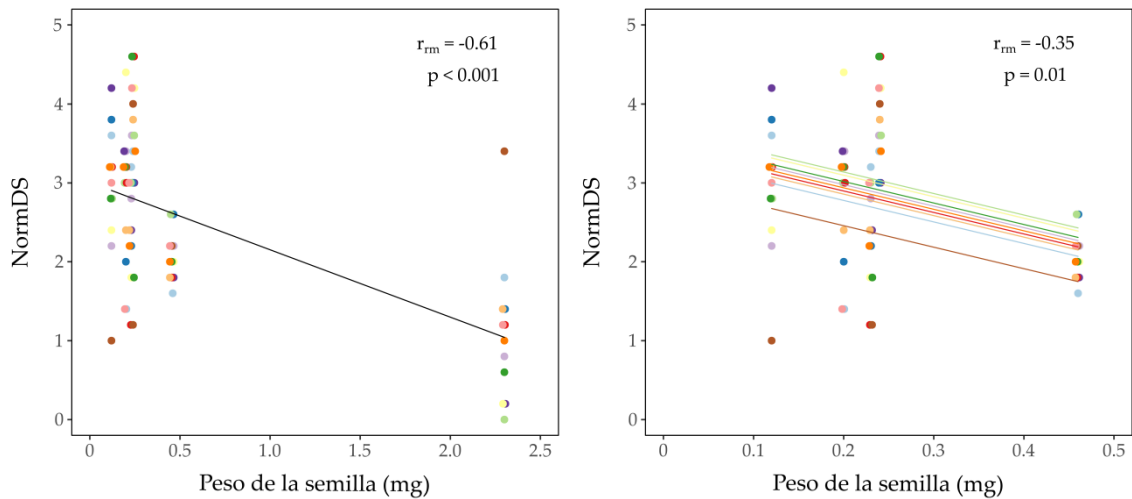


Figura 4. Correlación entre los valores del índice de preferencia (NormDS) y del peso de las semillas de las seis especies de plantas en las 12 colonias (puntos con diferentes colores) de *Pheidole spininodis*. El análisis se realizó considerando todas las especies (izquierda) y excluyendo a *Larrea divaricata* (derecha). En el primer caso, las líneas que representan el ajuste de cada colonia presentaron ordenadas al origen similares que se superponían visualmente, por lo que solo se muestra la línea para la muestra agregada.

DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluaron las preferencias de *P. spininodis* por semillas de distintas especies de plantas en el Monte central. Las observaciones se centraron en las obreras de la subcasta menor, que fueron las únicas que participaron activamente en la búsqueda y recolección de alimento durante los ensayos. La mayoría de las colonias presentaron preferencias jerárquicas lineales, aunque algunas mostraron jerarquías menos definidas. Contrario a lo esperado, los resultados no respaldaron la hipótesis de que esta especie prefiere semillas de gramíneas por sobre las de otros grupos de plantas. En cambio, *P. spininodis* prefirió tanto semillas de dicotiledóneas herbáceas como las de algunas gramíneas. No obstante, los resultados sí coincidieron con la expectativa de una baja preferencia por semillas de arbustos y una alta preferencia por semillas pequeñas y livianas. En conjunto, estos resultados sugieren que *P. spininodis* posee un rango de preferencias amplio y que es menos especialista de lo que se pensaba inicialmente (Pirk et al. 2009b).

Pheidole spininodis exhibió un patrón de preferencias distinto al de especies simpátricas del género *Pogonomyrmex*, que prefieren marcadamente semillas de gramíneas de tamaño mediano a grande y evitan las de dicotiledóneas herbáceas y las de arbustos (Pirk & Lopez de Casenave 2010, 2011, Miretti et al. 2019, Miretti 2022). En lugar de evitar las dicotiledóneas, *P. spininodis* prefirió semillas pequeñas tanto de dicotiledóneas herbáceas como de gramíneas. Estas diferencias podrían explicarse, en parte, por características morfológicas propias de cada género. El menor tamaño corporal de las obreras de *P. spininodis* (longitud del cuerpo: 3.0-3.5 mm) en comparación con el de las especies del género *Pogonomyrmex* (5.0-6.0 mm) probablemente restringe el rango de tamaños de semillas que pueden manipular y transportar con eficiencia (Hansen 1978, Pirk & Lopez de Casenave 2010). A pesar de estas diferencias, las especies de ambos géneros comparten una baja preferencia por las semillas del arbusto *Larrea divaricata*.

El tamaño y el peso de las semillas se destacaron como factores clave para explicar las preferencias alimentarias de *P. spininodis*, en concordancia con estudios previos en otras hormigas granívoras (Davidson 1977a, Crist & MacMahon 1992, Pirk & Lopez de Casenave 2010, Pearson et al. 2014). Las especies más preferidas, como *Chenopodium papulosum* y *Jarava ichu*, poseen semillas considerablemente más pequeñas que las de *L. divaricata*, la especie menos preferida. Esta tendencia se mantuvo incluso al excluir a *L. divaricata* del análisis, lo que refuerza la importancia del tamaño de las semillas para comprender las preferencias de esta hormiga. Como se mencionó, estas preferencias pueden explicarse por limitaciones morfológicas asociadas al tamaño de las obreras. En general, las hormigas seleccionan semillas en función del tamaño de su cuerpo o de sus mandíbulas, lo que reduce los tiempos de manipulación y transporte, y maximiza la

tasa de retorno de energía (Davidson 1977a, 1978, Ballard & Pruess 1979, Briebe & Macauley 1981, Buckley 1982, Davison 1982, Kaspari 1996, Willott et al. 2000). En contraste, la forma de las semillas parece ser menos relevante, ya que tanto semillas redondeadas (e.g., *C. papulosum*) como alargadas (e.g., *J. ichu*) fueron altamente preferidas, pese a que las semillas redondeadas y pequeñas pueden ser más difíciles de detectar (Benvenuti 2007), manipular y transportar por las hormigas (Pulliam & Brand 1975, Penn & Crist 2018).

Además del tamaño y el peso, ciertos rasgos morfológicos como la presencia de estructuras accesorias (e.g., aristas, pelos) también pueden influir negativamente en la selección de semillas. Estas estructuras pueden incrementar el tiempo de manipulación y transporte (Schöning et al. 2004, Schmasow & Robertson 2016, Robertson & Schmasow 2018, Wandrag et al. 2021). En *P. spininodis* se observaron bajas preferencias por *A. mendocina* y *L. divaricata*, cuyas semillas poseen aristas largas o pelos. Resultados similares han sido reportados en otras especies del género: *Pheidole bergi* prefirió semillas pequeñas de dicotiledóneas herbáceas sin estructuras de dispersión en bosques de Caldén (Pearson et al. 2014) y dos especies de este género en pastizales de México también mostraron una clara preferencia por semillas sin apéndices (García-Meza & Martorell 2022). Estos patrones refuerzan la idea de que la combinación de ciertos rasgos morfológicos, como el tamaño, el peso y la presencia de estructuras accesorias pueden ser determinante en las preferencias de semillas por parte de estas hormigas granívoras. Sin embargo, se requieren estudios experimentales controlados para corroborar el efecto conjunto de estas características (e.g., Schöning et al. 2004, Pirk & Lopez de Casenave 2010, Wandrag et al. 2021).

En cuanto al contenido nutricional y la composición química, *P. spininodis* no parece seguir el patrón observado en otras hormigas que prefieren semillas con alto contenido de lípidos, proteínas o carbohidratos y evitan aquellas con metabolitos secundarios tóxicos (Carroll & Janzen 1973, Gordon 1980, Davison 1982, Kelrick et al. 1986, Whitford & Steinberger 2009, Pirk & Lopez de Casenave 2011). En este estudio, *P. spininodis* prefirió semillas de dicotiledóneas herbáceas que presentan menor contenido de carbohidratos y mayores niveles de compuestos secundarios que las gramíneas (Ríos et al. 2012). Esto sugiere que podría tolerar estos metabolitos o bien emplear una estrategia compensatoria basada en dietas mixtas, como ha sido documentado en las orugas de *Grammia geneura*, un herbívoro generalista que alterna entre tejidos vegetales con diferentes perfiles químicos para evitar la acumulación de toxinas y mantener un balance nutricional (Singer et al. 2002). La baja preferencia por las semillas de *L. divaricata*, por el contrario, podría deberse a una evitación activa de los metabolitos particularmente tóxicos o menos digeribles que caracterizan a las especies de este género (Mangione et al. 2001, Hyder et al. 2002, Medina et al. 2012). La posibilidad de

que *P. spininodis* utilice una dieta mixta como mecanismo de adaptación frente a la presencia de compuestos secundarios merece ser evaluada en estudios específicos.

Las preferencias determinadas experimentalmente reflejaron solo parcialmente la dieta de esta especie. *Jarava ichu*, una especie altamente preferida, fue también la más consumida durante los cuatro años del estudio de la dieta de esta hormiga (Capítulo 2). En cambio, *C. papulosum* y *Sphaeralcea miniata*, que presentaron niveles alto e intermedio de preferencia, estuvieron escasamente representadas en la dieta. Por el contrario, *L. divaricata*, la especie menos preferida en los ensayos experimentales, fue consumida en proporciones relativamente altas en los últimos años del estudio, cuando la disponibilidad de semillas de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas era muy baja (ver Capítulo 2). Estas discrepancias pueden atribuirse a variaciones en la disponibilidad de semillas en el ambiente o a diferencias en su distribución espacial. Las hormigas no siempre consumen lo que prefieren, especialmente cuando la abundancia de los recursos preferidos es baja o si éstos se encuentran en microhábitats poco utilizados por las forrajeras durante sus actividades de búsqueda de alimento. En el caso de *L. divaricata*, su alta persistencia en el ambiente, incluso durante períodos de sequía, la convierte en un recurso accesible que puede ser utilizado por esta hormiga. Este comportamiento es consistente con la teoría del forrajeo óptimo (Stephens & Krebs 1986), que predice que, ante la escasez de los recursos preferidos, los organismos consumirán una mayor proporción de los recursos menos preferidos. Este tipo de respuesta ha sido documentado en otras especies de hormigas (Miretti et al. 2024) y aves (Marone et al. 2017) granívoras en el Monte central.

Es importante destacar que las preferencias no fueron uniformes entre las colonias estudiadas. Aunque la mayoría presentó jerarquías claras y consistentes, algunas mostraron patrones de preferencia menos definidos. Esta variabilidad entre colonias es característica de especies generalistas, cuyas decisiones alimentarias tienden a ser más plásticas y menos jerárquicas (Charlery de la Masselière et al. 2017, Wang et al. 2017). Las causas de esta variación podrían estar relacionadas con factores extrínsecos, como las diferencias locales en la disponibilidad de semillas, o con factores intrínsecos, como la especialización individual o de la colonia dentro de una población (Bolnick et al. 2003, Araújo et al. 2011, Vidal et al. 2018, Jeanson 2019, Gordon et al. 2021). En este sentido, la flexibilidad de *P. spininodis* en sus preferencias alimentarias podría explicarse por la interacción entre condiciones ambientales variables y diferencias entre colonias dentro de la población. Estudios futuros deberían evaluar si las preferencias de *P. spininodis* se mantienen o modifican en diferentes contextos ambientales donde la disponibilidad de semillas difiere (e.g., en otros hábitats dentro de la reserva o en campos pastoreados o quemados). Esto permitirá avanzar en el conocimiento de la plasticidad comportamental de *P. spininodis* y su capacidad para adaptarse a escenarios de cambio ambiental.

En conclusión, los resultados de este estudio indican que *P. spininodis* posee preferencias alimentarias particulares, diferentes a las de otras especies granívoras con las que coexiste: prefiere semillas pequeñas y livianas, principalmente de dicotiledóneas herbáceas y algunas gramíneas. Su dieta flexible, combinada con la capacidad de incorporar semillas poco preferidas en condiciones de escasez, así como la variabilidad entre colonias observada, refuerzan la idea de que esta especie presenta una notable plasticidad trófica. Este comportamiento es característico de especies generalistas o especialistas expansivas y podría conferirle una ventaja adaptativa en contextos ecológicos adversos, permitiéndole subsistir a cambios ambientales que afecten la disponibilidad de sus recursos preferidos.

CAPÍTULO 4. Flexibilidad en el comportamiento de forrajeo de *Pheidole spininodis* en el Monte central: estrategia de forrajeo en función de la abundancia y el grado de agrupamiento de semillas

RESUMEN

Las hormigas han desarrollado diferentes estrategias de forrajeo, que varían entre especies y están asociadas con la abundancia y disposición de los recursos, así como con el tamaño y la estructura social de la colonia. Algunas especies presentan estrategias de forrajeo fijas, pero otras muestran flexibilidad comportamental y son capaces de modificar su estrategia según la disponibilidad y disposición espacial del alimento. Los objetivos de este capítulo fueron describir el comportamiento de forrajeo de la hormiga granívora *Pheidole spininodis* en el Monte central y evaluar experimentalmente si es capaz de modificar su estrategia de forrajeo en respuesta a las variaciones en la abundancia y el grado de agrupamiento de las semillas. En colonias ubicadas en algarrobales de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán se mapearon los recorridos individuales de 9-10 obreras durante sus excursiones de forrajeo y se registraron las distancias, los tiempos y las áreas antes y después de la adición experimental de semillas. Además, se registraron las direcciones de salida de >75 forrajeras en cada colonia y se utilizaron los valores de entropía de Shannon para evaluar el nivel de uniformidad de la exploración espacial de las colonias. En condiciones naturales, las obreras buscaron alimento dentro de un radio de 6 m alrededor de la entrada del nido, en áreas menores a 3.42 m² y por no más de 41 min. La distancia promedio de forrajeo fue de 1.22 m y la superficie del área de búsqueda de las obreras fue de 0.25 m². Por lo general, las áreas de búsqueda no fueron exploradas simultáneamente por más de una forrajera y mostraron bajos niveles de superposición. En promedio, las forrajeras dedicaron más tiempo buscando alimento (>50%) que trasladándose al área de búsqueda y de regreso al nido. El tiempo promedio de búsqueda fue de 8.06 min. En general, las colonias distribuyeron su esfuerzo de forrajeo en varias direcciones y los valores de entropía fueron altos, reflejando una distribución relativamente uniforme del esfuerzo de búsqueda. *Pheidole spininodis* emplea una estrategia de forrajeo individual en condiciones naturales, pero pasó a utilizar una estrategia grupal después de la adición experimental de semillas. Esta respuesta involucró reclutamiento activo de numerosas obreras hasta las estaciones de cebado, que se movieron a lo largo de senderos amplios y difusos. Esto redujo el tiempo y el área de búsqueda, y los valores de entropía, reflejando un uso más focalizado del espacio. Estos resultados resaltan la flexibilidad del comportamiento de

esta especie que, frente a cambios en la abundancia y concentración de sus recursos, es capaz de modificar su estrategia de forrajeo. La capacidad de reclutamiento y explotación rápida de parches de semillas podría conferir una ventaja en el Monte central, donde la disponibilidad de las mismas es altamente variable y heterogénea en espacio y tiempo.

Palabras clave: abundancia de semillas, desierto del Monte, búsqueda de alimento, *Pheidole spininodis*, distancia de forrajeo, área de búsqueda, tiempo de búsqueda, exploración espacial, forrajeo flexible, reclutamiento

INTRODUCCIÓN

En las hormigas, la localización y explotación de recursos alimentarios es esencial para sostener el crecimiento de la colonia (producción de nuevas obreras) y su reproducción (producción de individuos sexuados). Para ello, han desarrollado diferentes estrategias de forrajeo, que varían entre especies y están asociadas con la abundancia y disposición de los recursos, así como al tamaño y estructura social de la colonia (Traniello 1989, Hölldobler & Wilson 1990). Estas estrategias abarcan desde el forrajeo individual, en el que las obreras buscan y recolectan alimento de forma solitaria, hasta distintos tipos de forrajeo grupal, que involucran el reclutamiento de obreras hacia las fuentes de alimento mediante señales táctiles o químicas (Bernstein 1975, Hölldobler 1976, Plowes et al. 2013).

En el forrajeo individual, las obreras salen del nido en distintas direcciones, no reclutan a otras obreras y buscan alimento de forma dispersa, cubriendo gran parte del área alrededor del nido. En contraste, el forrajeo grupal implica el reclutamiento activo de obreras hacia los parches de forrajeo, lo cual da lugar a la formación de senderos o columnas de forrajeo que concentran la búsqueda en unas pocas direcciones. En general, el mecanismo de reclutamiento y el número de individuos reclutados son los que definen el subtipo de forrajeo grupal (e.g., reclutamiento en tándem, reclutamiento en grupo y reclutamiento en masa; Carroll & Janzen 1973, Beckers et al. 1989). Si bien muchas especies pueden forrajear de forma individual, no todas forrajean en grupo, ya que esta estrategia requiere que las colonias cuenten con numerosas obreras forrajeras (Warburg et al. 2017) y que hayan desarrollado mecanismos específicos de comunicación, como la producción de feromonas de reclutamiento (Hölldobler & Wilson 1970, 1990, Hölldobler & Moglich 1980, Hahn & Maschwitz 1985, Grasso et al. 1998, 1999, Hölldobler et al. 2001).

La forma en que las obreras de una colonia usan el espacio para buscar alimento depende en gran medida de su estrategia de forrajeo y el patrón espacial de búsqueda y recolección determina, a su vez, la eficiencia con la que se explotan los recursos (Mull & MacMahon 1996, 1997, Azcárate & Peco 2003, Arnan et al. 2010, Plowes et al. 2013). Esta relación ha sido ampliamente documentada en hormigas de ambientes áridos, como por ejemplo *Pogonomyrmex rugosus* (Davidson 1977b), *Cataglyphis bicolor* (Wehner et al. 2004) y *Messor pergandei* (Johnson 2000, Plowes et al. 2013). En general, se considera que el forrajeo individual es más eficiente cuando los recursos son escasos y están dispersos, mientras que el forrajeo grupal permite explotar con mayor eficiencia recursos abundantes y agregados (Whitford 1976, Davidson 1977b, Flanagan et al. 2012, el Boukhrissi et al. 2023). Algunas especies presentan estrategias de forrajeo fijas, pero otras tienen una notable flexibilidad comportamental y son capaces de modificar su estrategia según la disponibilidad y disposición espacial del alimento (Creighton

1966, Hölldobler 1976, Pol et al. 2015). Por ejemplo, en desiertos de Estados Unidos *Pheidole ridicula* forrajea individualmente cuando las semillas están dispersas, pero recluta obreras y forma senderos troncales cuando explota parches densos (Creighton 1966). La capacidad de utilizar diferentes estrategias de forrajeo podría conferir a una especie una ventaja para la explotación de recursos alimentarios en ambientes donde su disponibilidad es altamente variable y heterogénea en espacio y tiempo (Hahn & Maschwitz 1985, Pol et al. 2015).

En los desiertos, las semillas se distribuyen en parches que son espaciotemporalmente muy variables en su densidad y composición (Reichman 1984, Kemp 1989, Marone et al. 1998, 2004). En el Monte central, el banco de semillas del suelo es heterogéneo y es afectado por perturbaciones naturales y antrópicas (Marone & Horno 1997, Marone et al. 1998, 2000a, 2004, 2017, Pol et al. 2014, 2017, Sagario et al. 2020, ver Capítulo 2). Estudios realizados en esta región han mostrado que algunas hormigas granívoras modifican su comportamiento de forrajeo en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de semillas (Pol et al. 2011, 2015). Por ejemplo, las obreras de *Pogonomyrmex mendozanus* forrajean individualmente cuando la abundancia de semillas es baja, pero reclutan obreras y forrajean en grupo ante la presencia de parches de semillas densos. En cambio, *Pogonomyrmex propinqua* mantiene una estrategia de forrajeo exclusivamente individual, incluso cuando los recursos cerca del nido son abundantes (Pol et al. 2015).

Las hormigas granívoras del género *Pheidole* presentan una amplia variedad de estrategias de forrajeo, desde individual hasta grupal (Creighton 1966, Davidson 1977a, 1977b, Hölldobler & Moglich 1980, Briesse 1982, Detrain 1990, Andersen et al. 2000, Johnson 2000). Se ha encontrado que algunas especies son capaces de ajustar su estrategia en función de la disponibilidad de alimento (Creighton 1966), mientras que otras mantienen estrategias fijas (Briesse 1982, Andersen et al. 2000). Esta variabilidad sugiere que el grado de flexibilidad puede estar relacionado con el tamaño de la colonia, la estructura social y la dinámica espaciotemporal de los recursos que utilizan. En el Monte central, *Pheidole spininodis* es una de las especies granívoras más abundantes (Pirk et al. 2009b, Cao et al. datos no publicados). Su dieta está constituida predominantemente por semillas (Pirk et al. 2009b), aunque presenta variaciones temporales asociadas a cambios en la abundancia relativa de los recursos (ver Capítulo 2). A pesar de su alta abundancia y del conocimiento detallado de su dieta, se sabe muy poco sobre su comportamiento de alimentación. En particular, no existen estudios de campo que hayan documentado cómo forrajea esta especie: se desconoce si utiliza forrajeo individual o grupal, si existen mecanismos de reclutamiento y si su estrategia cambia en función de la disponibilidad y distribución de los recursos, como se ha observado en otras especies del mismo género (Creighton 1966, Johnson 2000). Algunas observaciones previas de transporte colectivo de los ítems de mayor tamaño (Pirk et al.

2009b, Aranda Rickert 2011) sugieren que podría emplear reclutamiento bajo ciertas condiciones, pero hasta ahora no se ha demostrado. Conocer el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis* es clave para comprender su capacidad de respuesta frente a un ambiente altamente heterogéneo y cambiante.

Los objetivos de este capítulo fueron describir el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis* en los algarrobales del Monte central y evaluar si modifica su estrategia de forrajeo en respuesta a las variaciones en la abundancia y el grado de agrupamiento de las semillas. Se plantearon las siguientes preguntas: (1) ¿cómo es el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis* y qué estrategia de forrajeo emplea en condiciones naturales?, y (2) ¿varía su estrategia de forrajeo cuando se enfrenta a una oferta abundante y agregada de semillas? Sobre la base de la baja disponibilidad de semillas en el ambiente registrada en el área de estudio en los años recientes (ver Capítulo 2), se espera que en condiciones naturales esta hormiga exhiba una estrategia de forrajeo individual: que las obreras salgan del nido a forrajear en distintas direcciones, que utilicen zonas de tránsito independientes y que sus áreas de búsqueda sean amplias y no se superpongan, con tiempos prolongados de tránsito y búsqueda de recursos, reflejando un uso amplio y uniforme del espacio. La hipótesis es que *P. spininodis* posee una estrategia de forrajeo flexible y, por lo tanto, se espera que frente a una oferta experimental abundante y concentrada de semillas reclute activamente a otras obreras que salgan del nido en unas pocas direcciones y utilicen áreas de tránsito compartidas, o bien que formen senderos para explotar las mismas fuentes de alimento, reduciendo los tiempos y el área de búsqueda.

MÉTODOS

Diseño de muestreo

Comportamiento y estrategia de forrajeo

El comportamiento de forrajeo de *Pheidole spininodis* fue estudiado en 14 colonias ubicadas en algarrobales de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Se seleccionaron colonias que presentaban altos niveles de actividad forrajera y cuyos nidos contaban con entre 1 y 3 entradas. Los muestreos se realizaron durante las temporadas 2021-2022, 2022-2023 y 2023-2024, en los meses de diciembre y febrero. Para caracterizar la estrategia de forrajeo se siguieron obreras desde que salían del nido hasta su regreso y se registraron las siguientes variables: (1) distancia de forrajeo (distancia entre la entrada del nido desde la cual salió la obrera y el sitio donde recolectó alimento); (2) área de búsqueda (zona donde la obrera giró con frecuencia, se movió lento en un camino tortuoso y manipuló elementos en el suelo en búsqueda de alimento); y (3) tiempos de forrajeo, desagregados en tiempo de tránsito (desde la salida del nido hasta el inicio de la búsqueda de alimento), tiempo de búsqueda (tiempo que la obrera pasó

buscando alimento en el área de búsqueda), tiempo de regreso (tiempo que la obrera tardó en volver desde el sitio donde recolectó alimento) y tiempo total de forrajeo (sumatoria de los tres anteriores) (Figura 1a). También se registró el número total de forrajeras seguidas por colonia, lo que permitió estimar el éxito de forrajeo (porcentaje de obreras que encontraron alimento sobre el total de obreras seguidas).

Se consideraron forrajeras a todas las obreras que atravesaron un círculo de 36 cm de diámetro centrado en la entrada del nido. Muestreos piloto permitieron diferenciar estas forrajeras de otras obreras que se mantenían próximas al nido realizando actividades de mantenimiento (e.g., transportaban granos de tierra) o deambulando sin buscar activamente alimento. Las forrajeras fueron seguidas de manera individual desde que salieron del nido y se marcó su posición con palillos de distintos colores, colocados cada 30 segundos, hasta que recolectaron el alimento. Solo se incluyeron en el análisis las forrajeras que recolectaron alimento, que fueron retiradas momentáneamente de la colonia para evitar repetir el seguimiento del mismo individuo en el mismo día.

En cada colonia se registraron los recorridos de 9-10 obreras que encontraron alimento. El tiempo necesario para alcanzar ese número varió entre colonias, según las condiciones climáticas, los niveles de actividad de las colonias y la disponibilidad de alimento. Todas las observaciones se realizaron dentro de un período de 2-6 días por colonia, durante las horas de mayor actividad: en la mañana (5:30 a 9:30) y la tarde (18:30 a 21:00).

Para mapear los recorridos se cuadrículó el área explorada por las obreras de una colonia usando una grilla de 1x1 m² con círculos blancos numerados en los extremos de cada celda y pequeños trozos de papel de distintos colores colocados en los palillos para distinguir los recorridos individuales. Luego, se fotografió la grilla con una cámara digital (Nikon Coolpix S33) fijada en una varilla de aluminio de 2 m de altura. A partir de estas fotografías se armó un mosaico de imágenes y se confeccionó un mapa que incluía las entradas del nido y los recorridos de las forrajeras. Las imágenes fueron corregidas y editadas con el programa Adobe Photoshop CS6 y los mapas fueron confeccionados con el programa AutoCAD 2023.

En cada recorrido se delimitaron dos sectores: el área de tránsito (trayecto mayormente rectilíneo desde la entrada del nido hasta el inicio de la búsqueda de alimento) y el área de búsqueda. El tiempo empleado en cada sector fue estimado a partir del número de palillos colocados (Figura 1a). El área de búsqueda de cada obrera fue estimada con la técnica del mínimo polígono convexo (Jennrich & Turner 1969) y la superposición entre el área de búsqueda de obreras de la misma colonia se calculó como el área común entre sus respectivos polígonos en relación al área total de cada una. El área total de búsqueda de la colonia se calculó como la suma de las áreas de búsqueda individuales,

descontando las superposiciones. Todas las estimaciones espaciales se realizaron con el programa AutoCAD 2023, utilizando como referencia la escala de 1m² establecida por la grilla.

Además, en cada colonia se registraron con una cámara de video las direcciones de salida del nido de 75-101 obreras forrajeras. Se colocó un aro de alambre de 36 cm de diámetro graduado cada 10°, centrado en la entrada con mayor actividad, sostenido por cuatro pequeñas patas de alambre. Se montó una cámara de video (Sony HDR-CX220) en un trípode y se filmó el plano del aro, utilizando el norte (0°) como referencia para medir las direcciones de salida de las obreras forrajeras (Figura 1b).

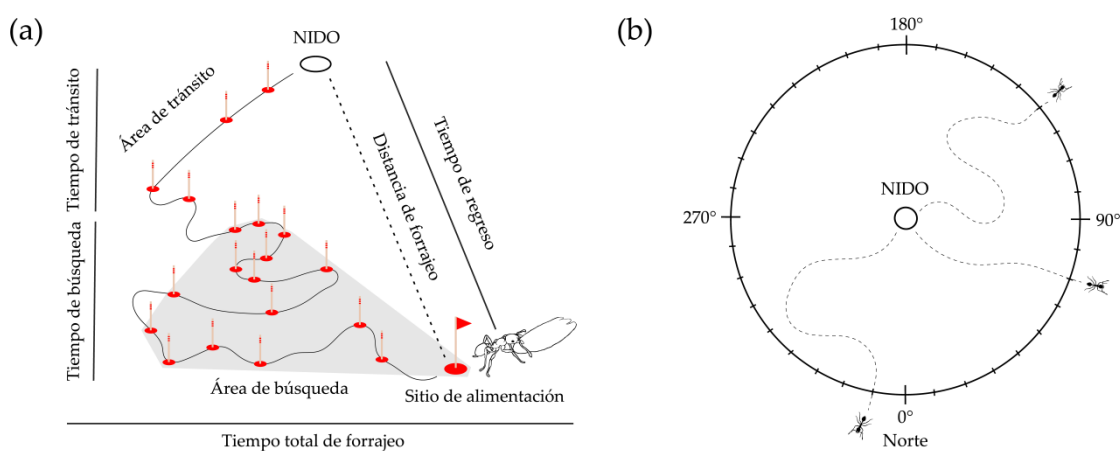


Figura 1. Representación gráfica de las variables medidas durante las excursiones de forrajeo (a) y de los registros de las direcciones de salida del nido (b) de las obreras forrajeras de *Pheidole spininodis*.

Experimento con cebos de semillas: flexibilidad de la estrategia de forrajeo

Para determinar si las colonias modifican su estrategia de forrajeo en función de la abundancia y el grado de agrupamiento de las semillas se realizaron experimentos de adición de semillas en cinco colonias ubicadas en algarrobales de la reserva de Ñacuñán. Siguiendo el procedimiento descrito anteriormente, se mapearon 9-10 excursiones de forrajeo exitosas por colonia y se registraron las distancias, las áreas y los tiempos, antes y después de la adición experimental de semillas. Además, se registraron las direcciones de salida de otras 82-111 forrajeras en cada colonia, utilizando la misma entrada del nido en ambas ocasiones.

Luego del muestreo en condiciones naturales, se colocaron dos estaciones de cebado, separadas entre sí por 90 a 180°, a una distancia de 1.0-1.5 m de la entrada del nido. Estas distancias se eligieron considerando la distancia promedio de forrajeo registrada para esta especie (en la primera parte de este estudio) y las estaciones se ubicaron en

sectores poco frecuentados por las forrajeras (i.e., con < 2 rutas de alimentación mapeadas antes de la adición de semillas). En cada estación de cebado (un área de aproximadamente 0.04 m²) se agregaron semillas *ad-libitum* de moha (*Setaria italica*); las semillas de esta especie fueron activamente recolectadas por las obreras en estudios preliminares. Las estaciones fueron revisadas dos veces al día, previo al inicio de la actividad forrajera; cuando era necesario se repusieron semillas. Las mediciones posteriores a la adición de semillas se realizaron al menos 10 horas después de haber colocado las estaciones de cebado.

Análisis de datos

Para analizar la estrategia de forrajeo se evaluaron dos aspectos clave de la organización espacial: (1) la uniformidad de la exploración del área por parte de las obreras de la colonia (a través del cálculo de la entropía de Shannon y la superposición de las áreas de forrajeo) y (2) la direccionalidad de las obreras forrajeras al abandonar el nido (utilizando estadística circular).

Se empleó la entropía de Shannon (1948) para estimar cuán uniforme era la exploración del área de forrajeo (Hanisch et al. 2023). Este índice (que tradicionalmente es utilizado también como una medida de diversidad, ver Capítulo 2) calcula el grado de incertidumbre asociado a una distribución de frecuencias; en este caso particular, la distribución de la frecuencia con la que son explorados los distintos puntos dentro del área de forrajeo. Valores altos de entropía indican una exploración más uniforme del área, que refleja un patrón de búsqueda homogéneo, típico de una estrategia de forrajeo individual en la que las distintas obreras recorren el entorno de manera equilibrada y no coordinada. Por el contrario, valores bajos de entropía indican una distribución concentrada o desigual de la exploración del área de forrajeo, que se espera cuando la estrategia de forrajeo es grupal y la exploración de las distintas obreras se limita a las mismas áreas específicas del entorno. La entropía aporta información complementaria a la que ofrece el análisis de la superposición de las áreas de forrajeo de las obreras. Mientras la superposición cuantifica las coincidencias espaciales entre individuos, la entropía describe el uso que el conjunto de las obreras hace del espacio, permitiendo evaluar si ese uso colectivo es uniforme o está concentrado en determinadas zonas. La combinación de ambas métricas hace posible inferir patrones de partición espacial, especialización individual y organización colectiva del forrajeo, proporcionando una visión más integral de la dinámica espacial del forrajeo de la colonia.

Para calcular la entropía es necesario conocer la probabilidad de que cada sitio del entorno sea explorado por las obreras. Para ello, el mapa de forrajeo de cada colonia se dividió en celdas de 0.25 x 0.25 m², subdivididas a su vez en 25 cuadrados de 5 x 5 cm. Se cuantificó el número de cuadrados ocupados (áreas exploradas) de cada celda para

cada una de las obreras con ayuda del programa AutoCAD 2023 y se generó una matriz de probabilidad de ocupación (p_{ij}) por celda, con la cual se construyó un mapa de calor del área de forrajeo explorada por cada colonia. La entropía (H) se calculó utilizando la siguiente ecuación (Shannon 1948):

$$H = - \sum p_{ij} \ln(p_{ij})$$

donde $i = 1, 2, \dots, L$; $j = 1, 2, \dots, W$ y p_{ij} es la probabilidad de encontrar una hormiga en una celda particular (i, j). Esta probabilidad se calculó sumando el número de cuadrados ocupados de todas las obreras seguidas de la colonia en los mapas divididos en celdas (i.e., cuantas veces una celda fue ocupada). Por ejemplo, si el número de cuadrados ocupados en una colonia fue 1000 y la celda fue ocupada 20 veces por el total de las hormigas seguidas, entonces $p_{ij} = 20/1000 = 0.02$. Los valores de entropía fueron luego normalizados por la entropía máxima teórica, que fue calculada utilizando todo el espacio disponible $L \times W$ (incluidas las áreas inexploradas) de la colonia en condiciones naturales. Esta medida permite comparar las colonias en términos del área explorada y la uniformidad de la exploración (Hanisch et al. 2023). Los valores de entropía de Shannon normalizados varían entre 0 y 1, donde 0 es un sistema totalmente ordenado (i.e., un uso concentrado) y 1 es un sistema totalmente desordenado (i.e., un uso uniforme). El uso continuo de las mismas celdas por diferentes obreras implica un sistema más ordenado; por esa razón la formación de senderos de forrajeo y áreas de búsqueda superpuestas generan una disminución de H y valores altos de H sugieren un forrajeo individual con una exploración uniforme del área que rodea a la colonia.

El análisis de las direcciones de salida de las obreras forrajeras del nido ayuda a distinguir entre el forrajeo individual, en el que las obreras salen en muchas direcciones sin una orientación preferente (generando una distribución angular uniforme) y el forrajeo grupal, en el cual salen en una (distribución unimodal) o unas pocas (distribución multimodal) direcciones predominantes. Para distinguir entre estos patrones se usaron pruebas de estadística circular. Primero, se utilizó la prueba de Hermans-Rasson (HR) que detecta cualquier desviación de una distribución uniforme, incluso en distribuciones bimodales no axiales (i.e., asimétricas) (Landler et al. 2019). En caso de rechazar la uniformidad (HR: $p < 0.05$) se usó la prueba de Rayleigh (R) para evaluar la presencia de una moda direccional (Batschelet 1981, Landler et al. 2018). Esta combinación de ambas pruebas, usadas en este orden, permite distinguir entre distribuciones uniformes (HR: $p > 0.05$), multimodales (HR: $p < 0.05$, R: $p > 0.05$) y unimodales (HR: $p < 0.05$, R: $p < 0.05$).

Además de identificar el tipo de distribución, se consideró el grado de dispersión de las direcciones de salida y la amplitud del rango direccional utilizado. Estos aspectos

permitieron una interpretación más precisa de los patrones de forrajeo, ya que la presencia de una distribución unimodal o multimodal no implica, por sí sola, forrajeo grupal (e.g., una distribución multimodal podría reflejar la explotación simultánea de numerosas áreas por parte de obreras que forrajean de forma independiente, mientras que una distribución unimodal con alta dispersión podría indicar un comportamiento colectivo débilmente estructurado). Para las distribuciones unimodales se estimó la longitud media del vector (r), que representa el grado de dispersión de las direcciones de forrajeo. Sus valores varían entre 0 (dispersión máxima: las direcciones están perfectamente distribuidas alrededor de la colonia; distribución uniforme) y 1 (dispersión mínima: perfectamente direccional; distribución unimodal). No se calculó este parámetro para las distribuciones multimodales, ya que la presencia de múltiples modas dificulta la interpretación de su valor. Además, se construyeron histogramas circulares para complementar la interpretación visual de los datos.

En los análisis estadísticos se consideró a cada colonia como la unidad de muestreo independiente. Todos los análisis fueron realizados en R (R Core Team 2022). Para evaluar si las variables tiempo de búsqueda y área de búsqueda cambiaban tras la adición de semillas, se compararon los valores antes y después de la adición mediante modelos lineales mixtos generalizados (GLMMs) con una distribución log-normal. Estos modelos incluyeron la condición (antes/después) como factor fijo y la colonia como efecto aleatorio, teniendo en cuenta la no independencia entre observaciones hechas en una misma colonia. Se agregó un argumento de dispersión para modelar la heterogeneidad de varianza cuando fue necesario. Los modelos se analizaron utilizando el paquete *glmmTMB* (Brooks et al. 2017). La estructura óptima se seleccionó mediante el criterio de información de Akaike (AIC). Los supuestos de los modelos se verificaron utilizando el paquete *DHARMa* (Hartig 2022). La significancia del efecto fijo se evaluó mediante el análisis de devianza (pruebas Wald χ^2 tipo II) utilizando el paquete *car* (Fox & Weisberg 2019). Las comparaciones post hoc se realizaron utilizando promedios marginales estimados para cada modelo con el paquete *emmeans* (Lenth 2024). El efecto de la adición de semillas sobre la entropía de Shannon normalizada se evaluó con una prueba de t para muestras pareadas, comparando los valores obtenidos antes y después en cada colonia ($n = 5$ colonias). Se evaluó el supuesto de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk y gráficos de diagnóstico. Para comparar las distribuciones angulares antes y después de la adición de semillas se utilizó la prueba U^2 de Watson (Batschelet 1981, Landler et al. 2021). Como los datos estaban agrupados en un conjunto de valores discretos (con una precisión de 10°) y la prueba de Hermans-Rasson es sensible a un aumento en las tasas de error de tipo I para datos circulares que no se distribuyen de forma continua, se utilizó la función de R provista por Landler et al. (2020) que corrige este problema. Para la prueba de Rayleigh se utilizó el paquete *circular* implementado en R (Agostinelli & Lund 2022) y

para la prueba U^2 de Watson se utilizó el código provisto por Lima et al. (2021), que considera correcciones para datos agrupados.

RESULTADOS

Comportamiento de forrajeo

Se registró el comportamiento de forrajeo de 486 obreras de *P. spininodis* pertenecientes a 14 colonias (Tabla 1). Las obreras buscaron alimento exclusivamente en el suelo, usualmente en sitios abiertos, con escasa o nula presencia de cobertura vegetal y mantillo. En general, las colonias presentaron periodos de actividad forrajera más amplios durante días nublados y posteriores a las lluvias cuando el suelo estaba más húmedo y firme. De las 486 obreras seguidas, 136 encontraron y llevaron alimento al nido (excursiones de forrajeo exitosas). Se observó que las obreras generalmente salían del nido en varias direcciones, realizando trayectos cortos hasta las áreas de búsqueda, donde exploraban el sustrato del suelo en busca de alimento, y retornaban al nido con el ítem recolectado.

La distancia promedio ($\pm$ EE) de forrajeo fue de 1.22 ± 0.15 m (Tabla 1, Figura 2a) y la mayoría de los eventos de alimentación ($>80\%$) ocurrieron dentro de un radio de 2 m alrededor de la entrada del nido (Figura 2b). Sin embargo, algunas obreras ocasionalmente superaron este límite y la distancia de forrajeo máxima registrada fue de 5.30 m (Figura 2a).

El tiempo total de forrajeo fue muy variable (rango: 1.20-112.72 min), aunque más del 99% de las obreras no superaron los 40 min. El tiempo promedio ($\pm$ EE) fue de 15.41 ± 1.83 min (Tabla 1). En promedio, las forrajeras dedicaron más tiempo buscando alimento ($>50\%$) que trasladándose al área de búsqueda y de regreso al nido (Figura 3). El tiempo promedio ($\pm$ EE) de búsqueda fue de 8.06 ± 1.14 min (Tabla 1, Figura 4a) y aproximadamente en el 60% de los casos fue de menos de 7 min (Figura 4b).

Los recorridos entre el área de búsqueda y el nido fueron usualmente directos y poco tortuosos. En general, las hormigas demoraron más del doble del tiempo en regresar al nido que en llegar al área de búsqueda. El tiempo promedio ($\pm$ EE) de tránsito fue de 2.00 ± 0.27 min, mientras que el de regreso fue de 5.35 ± 1.63 min (Tabla 1).

El área de búsqueda varió considerablemente entre individuos (rango: 0.1 cm^2 - 3.42 m^2), aunque el 85% de las obreras buscaron alimento en áreas pequeñas ($<0.50 \text{ m}^2$; Figura 5b). La superficie promedio ($\pm$ EE) del área de búsqueda de las obreras fue de $0.25 \pm 0.07 \text{ m}^2$ (Tabla 1, Figura 5a). El área total de búsqueda de la colonia varió entre 0.11 - 7.11 m^2 según la colonia; el promedio ($\pm$ EE) fue de $2.38 \pm 0.66 \text{ m}^2$ (Tabla 1).

Tabla 1. Características de las excursiones de forrajeo de las obreras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Se muestran los valores promedio ($\pm$ EE) de las variables del comportamiento de forrajeo medidas en cada colonia.

Colonia	Viajes observados (exitosos)	Tiempo de observación (hs)	Éxito de forrajeo (%)	Área total de búsqueda de la colonia (m ²)	Área de búsqueda (m ²)	Distancia de forrajeo (m)	Tiempo de tránsito (min)	Tiempo de búsqueda (min)	Tiempo de regreso (min)	Tiempo total de forrajeo (min)
7	25 (10)	4.68	40.00	1.07	0.15 $\pm$ 0.06	1.29 $\pm$ 0.27	1.90 $\pm$ 0.54	11.10 $\pm$ 3.54	2.51 $\pm$ 0.60	15.51 $\pm$ 4.18
11	27 (10)	6.26	37.04	7.10	0.71 $\pm$ 0.32	2.08 $\pm$ 0.42	3.50 $\pm$ 0.85	10.98 $\pm$ 3.50	2.14 $\pm$ 0.72	16.62 $\pm$ 4.51
22	25 (10)	6.93	40.00	5.26	0.54 $\pm$ 0.26	1.46 $\pm$ 0.28	1.25 $\pm$ 0.38	15.39 $\pm$ 5.56	2.18 $\pm$ 0.65	18.82 $\pm$ 6.16
32	23 (10)	7.75	43.48	7.11	0.71 $\pm$ 0.34	1.59 $\pm$ 0.40	1.25 $\pm$ 0.32	11.50 $\pm$ 3.11	2.04 $\pm$ 0.57	14.80 $\pm$ 3.69
1	20 (10)	2.93	50.00	2.06	0.22 $\pm$ 0.09	1.01 $\pm$ 0.22	1.25 $\pm$ 0.32	7.01 $\pm$ 1.87	1.20 $\pm$ 0.25	9.46 $\pm$ 2.12
35	25 (10)	4.15	40.00	1.41	0.16 $\pm$ 0.07	1.61 $\pm$ 0.35	1.70 $\pm$ 0.56	5.63 $\pm$ 1.72	1.80 $\pm$ 0.44	9.13 $\pm$ 2.06
19	53 (9)	5.86	16.98	0.79	0.09 $\pm$ 0.05	0.68 $\pm$ 0.16	0.89 $\pm$ 0.35	4.75 $\pm$ 2.19	1.51 $\pm$ 0.56	7.15 $\pm$ 2.88
33	32 (10)	7.33	31.25	3.98	0.43 $\pm$ 0.11	1.93 $\pm$ 0.50	3.60 $\pm$ 1.70	15.90 $\pm$ 3.50	6.37 $\pm$ 2.79	25.87 $\pm$ 5.71
3	33 (10)	5.20	30.30	0.65	0.07 $\pm$ 0.05	0.53 $\pm$ 0.10	0.95 $\pm$ 0.20	7.53 $\pm$ 2.35	1.38 $\pm$ 0.35	9.86 $\pm$ 2.60
41	33 (10)	7.53	30.30	0.59	0.06 $\pm$ 0.04	0.42 $\pm$ 0.11	1.70 $\pm$ 0.52	4.05 $\pm$ 1.47	8.64 $\pm$ 4.93	14.39 $\pm$ 5.63
42	48 (9)	10.69	18.75	0.11	0.01 $\pm$ 0.01	0.67 $\pm$ 0.23	2.28 $\pm$ 0.94	3.40 $\pm$ 1.63	21.81 $\pm$ 12.13	27.49 $\pm$ 14.49
44	43 (9)	8.18	20.93	0.35	0.04 $\pm$ 0.03	0.78 $\pm$ 0.42	3.72 $\pm$ 2.52	3.93 $\pm$ 1.62	7.88 $\pm$ 6.34	15.52 $\pm$ 8.22
45	33 (10)	2.99	30.30	0.63	0.07 $\pm$ 0.05	1.28 $\pm$ 0.16	1.20 $\pm$ 0.21	3.99 $\pm$ 1.96	1.26 $\pm$ 0.19	6.45 $\pm$ 2.13
53	66 (9)	10.93	13.64	2.13	0.26 $\pm$ 0.14	1.76 $\pm$ 0.34	2.83 $\pm$ 0.67	7.68 $\pm$ 2.69	14.19 $\pm$ 6.92	24.70 $\pm$ 7.33
Total	486 (136)	91.40	-	-	-	-	-	-	-	-
Promedio	-	-	31.64 $\pm$ 2.91	2.38 $\pm$ 0.66	0.25 $\pm$ 0.07	1.22 $\pm$ 0.15	2.00 $\pm$ 0.27	8.06 $\pm$ 1.14	5.35 $\pm$ 1.63	15.41 $\pm$ 1.83

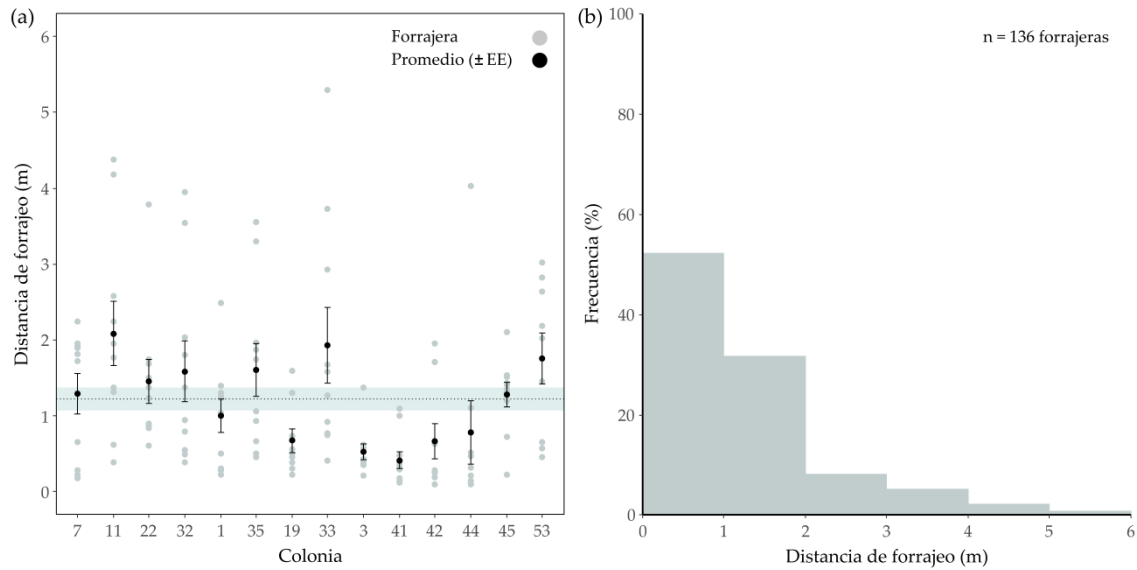


Figura 2. (a) Distancia de forrajeo (promedio $\pm$ EE) de las obreras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Cada punto gris representa una obrera forrajera (9-10 por colonia). La línea discontinua indica el promedio poblacional y el área sombreada su error estándar. (b) Distribución de frecuencias de las distancias de forrajeo de 136 forrajeras de las 14 colonias.

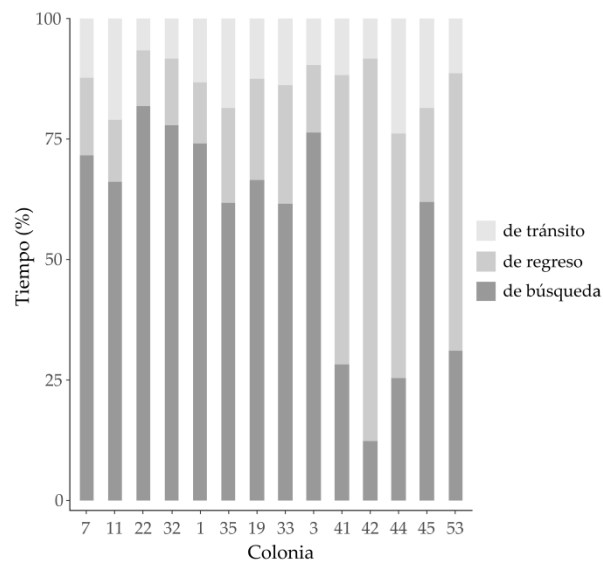


Figura 3. Porcentaje promedio de los tiempos de tránsito, búsqueda y regreso de las obreras forrajeras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central.

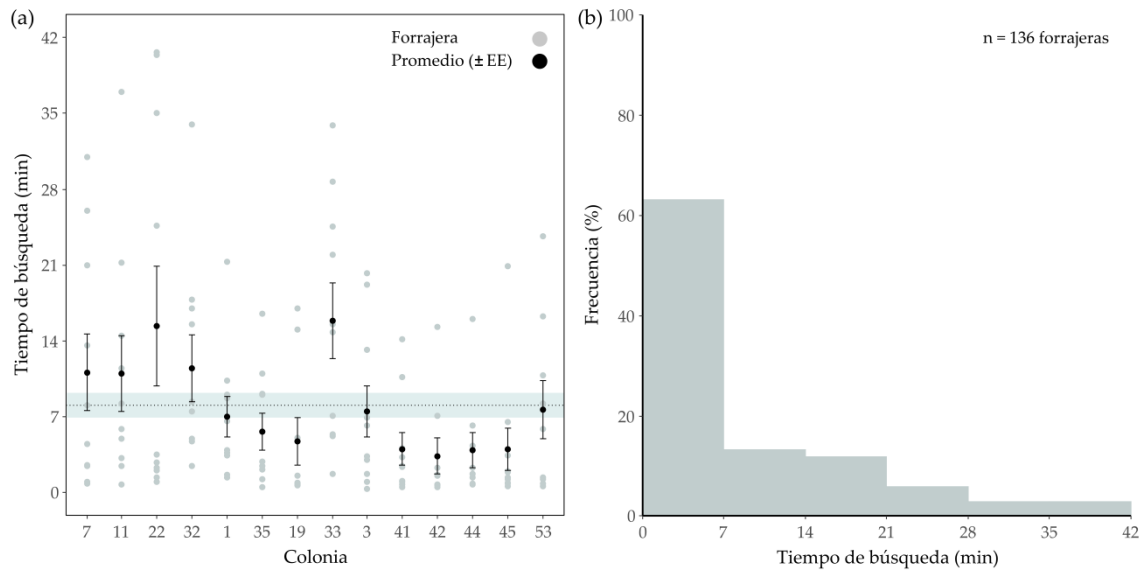


Figura 4. (a) Tiempo de búsqueda (promedio $\pm$ EE) de las obreras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Cada punto gris representa una obrera forrajera (9–10 por colonia). La línea discontinua indica el promedio poblacional y el área sombreada su error estándar. (b) Distribución de frecuencias de los tiempos de búsqueda de 136 forrajeras de las 14 colonias.

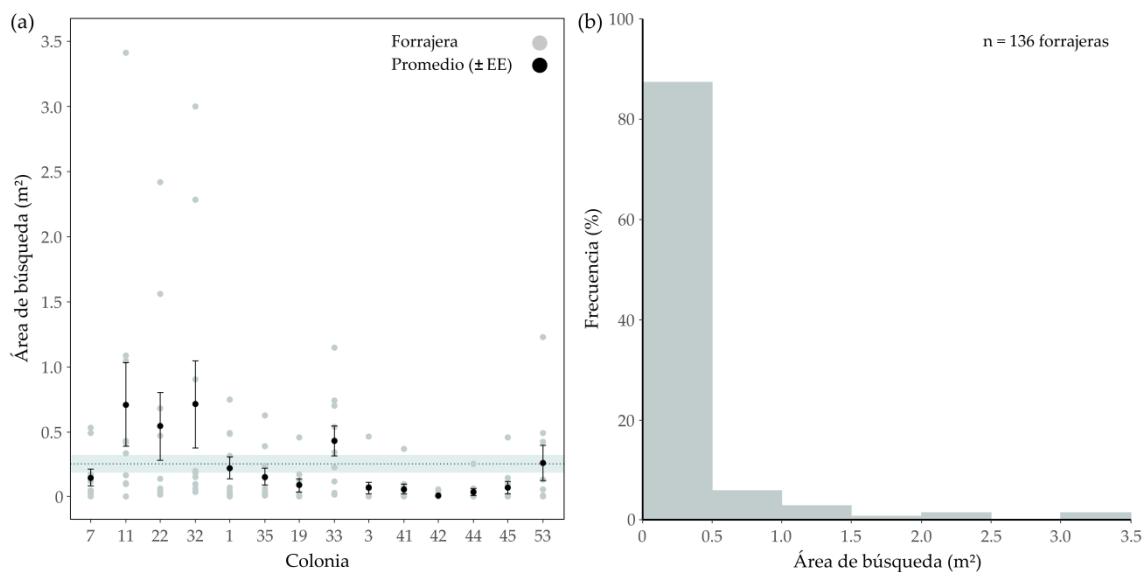


Figura 5. (a) Área de búsqueda (promedio $\pm$ EE) de las obreras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Cada punto gris representa una obrera forrajera (9–10 por colonia). La línea discontinua indica el promedio poblacional y el área sombreada su error estándar. (b) Distribución de frecuencias de las áreas de búsqueda de 136 forrajeras de las 14 colonias.

El éxito de forrajeo fue bajo, ya que el porcentaje de obreras que regresaron al nido con alimento no superó el 50% en ninguna de las colonias; el éxito de forrajeo promedio fue de 31% (Tabla 1). Las hormigas regresaron al nido con una variedad de ítems, incluidos artrópodos, restos vegetales, semillas, frutos, flores y otros elementos (Figura 6). En general, se observaron pocas hormigas acarreando semillas (<40%).

Estrategia de forrajeo

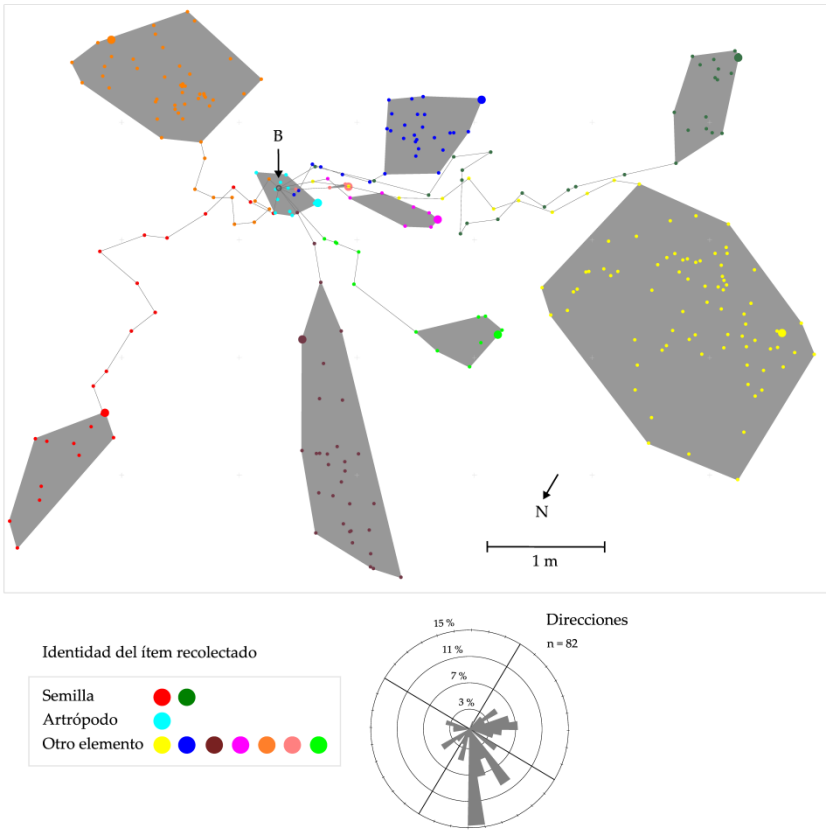
En la mayoría de las colonias las obreras concentraron su esfuerzo de búsqueda de alimento en varias direcciones y áreas de tránsito (Figura 6), las cuales no eran evidentes a simple vista. Solo en 3 de las 14 colonias estudiadas se detectaron recorridos coincidentes de las obreras hacia las áreas de búsqueda (ver Figura 1A, Apéndice General). Sin embargo, esas áreas de búsqueda no fueron exploradas simultáneamente por más de una forrajera y mostraron niveles muy bajos de superposición (Figura 7). Por ejemplo, en los mapas de forrajeo de las colonias 11, 22 y 32 pueden distinguirse hasta 6 direcciones y áreas de tránsito diferentes para las 10 obreras seguidas.

Los patrones espaciales de forrajeo variaron entre colonias, pero en la mayoría de los casos las áreas utilizadas por las obreras tuvieron una probabilidad similar de ser exploradas, reflejando una distribución relativamente uniforme del esfuerzo de búsqueda (Figura 8). En concordancia, los valores de entropía (H) fueron altos en todas las colonias (>0.65).

Las direcciones de salida del nido de las forrajeras difirieron estadísticamente de una distribución circular uniforme (Tabla 2). En la mayoría de los casos, las distribuciones fueron unimodales, indicando ciertas direcciones predominantes. Sin embargo, los valores de dispersión estimados con la longitud media del vector (r) tomaron valores intermedios, lo que sugiere que las colonias distribuyen su esfuerzo de forrajeo en varias direcciones. En general, las direcciones de salida registradas coincidieron solo parcialmente con los recorridos de las obreras durante sus excursiones de forrajeo (Figura 6).

A partir del examen conjunto de las distintas variables espaciales y comportamentales registradas en este estudio se puede determinar que la mayoría de las colonias forrajearon de forma individual: la observación de más de tres áreas de tránsito, un nivel muy bajo de superposición entre las áreas de búsqueda de las obreras, un patrón de direcciones unimodal con bajo r o multimodal y valores de entropía altos (Tabla 3).

Colonia 11



Colonia 22

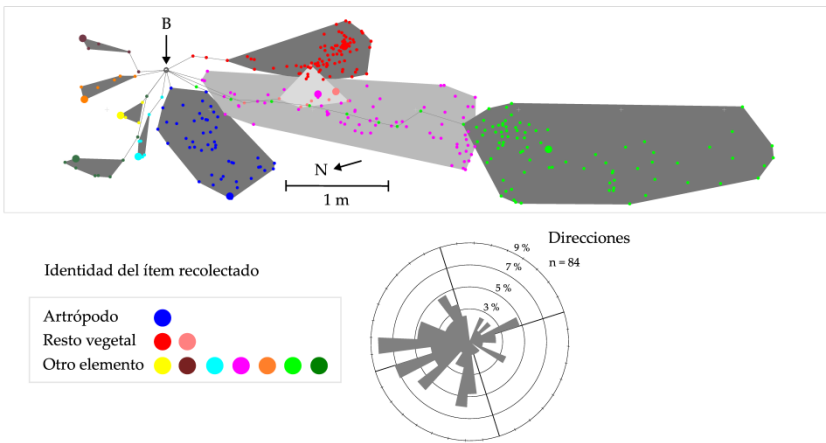
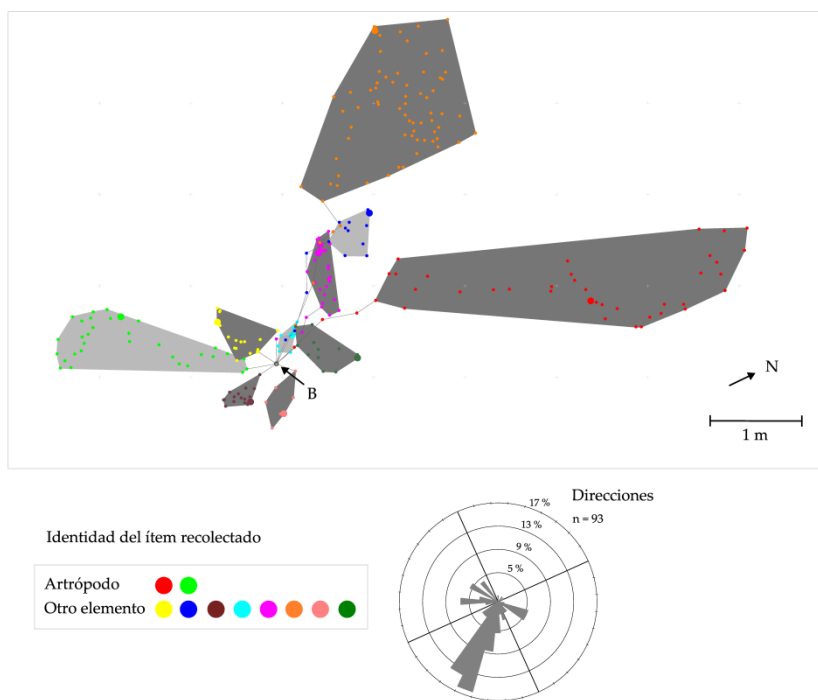


Figura 6. Continúa en la siguiente página.

Colonia 32



Colonia 33

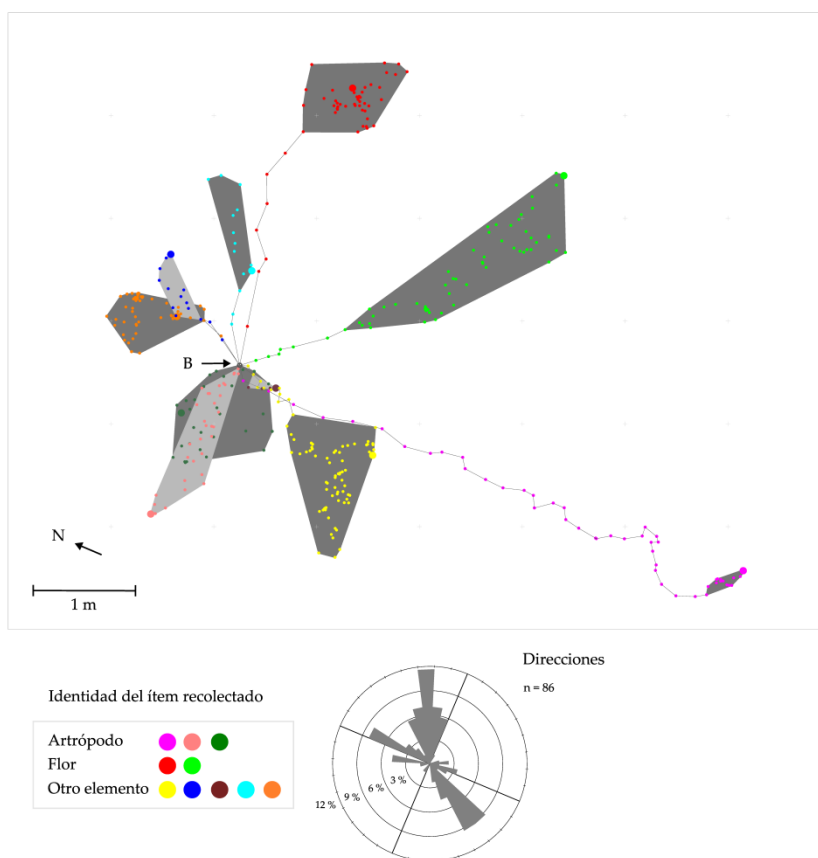


Figura 6. Continúa en la siguiente página.

Colonia 45

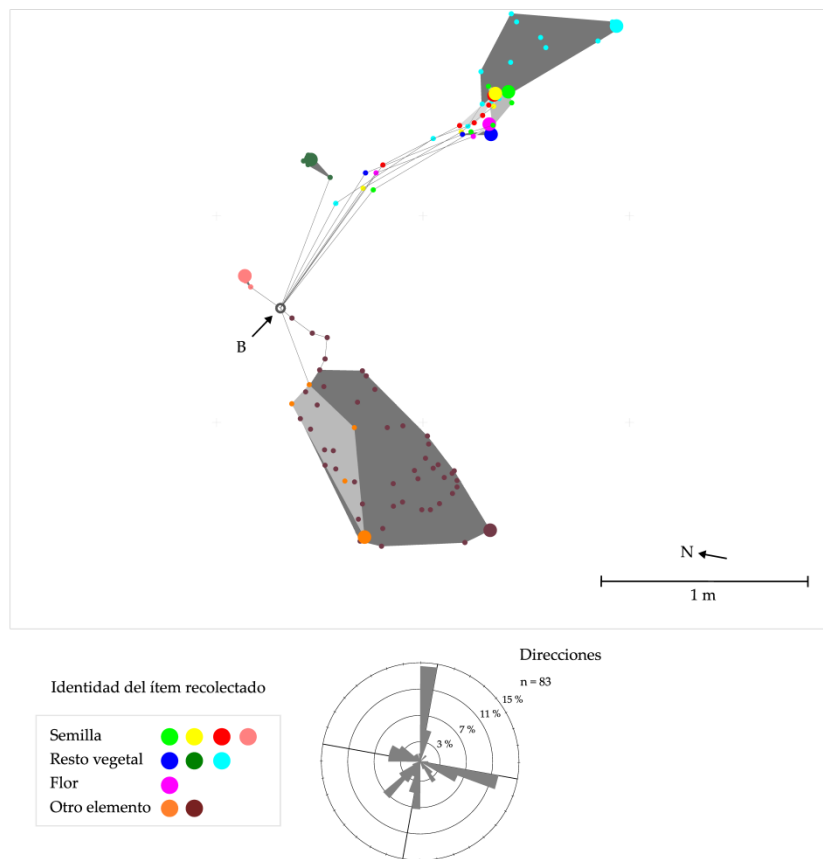


Figura 6. Mapas de las excursiones de forrajeo de 9-10 obreras de cinco colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Los puntos de colores (colocados cada ~30 segundos) y las líneas indican las trayectorias de cada obrera forrajera desde la entrada del nido (B). Los distintos colores hacen referencia a los diferentes tipos de ítems recolectados. Las áreas de búsqueda se muestran con polígonos en escalas de grises. Los puntos de mayor tamaño indican los sitios de alimentación. Los histogramas circulares muestran la distribución y frecuencias (expresadas en porcentaje) de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras. El mapa y el gráfico circular están orientados en la misma dirección (se indica el norte).

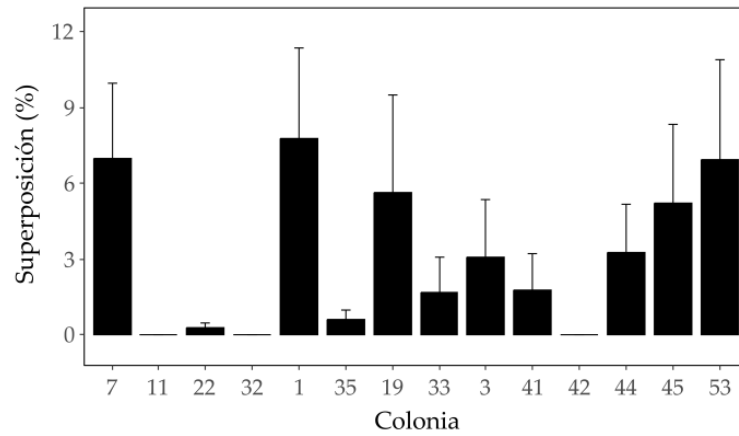


Figura 7. Superposición (promedio + EE) de las áreas de búsqueda de las obreras forrajeras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central.



Figura 8. Mapas de calor del área explorada por las obreras forrajeras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Los colores más cálidos representan una mayor probabilidad de ocupación por las obreras en cada celda. Se muestra el valor del índice de entropía de Shannon (H) para cada colonia.

Tabla 2. Resultados de los análisis de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras de 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Se indican los p-valores de la prueba de Hermans-Rasson (HR) y de la prueba de Rayleigh (R) (ns: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$), el tipo de distribución, la longitud media del vector (r) y el número de obreras forrajeras observadas por colonia (n).

Colonia	HR	R	Distribución	r	n
7	*	*	Unimodal	0.41	80
11	*	*	Unimodal	0.50	82
22	*	*	Unimodal	0.28	84
32	*	*	Unimodal	0.56	93
1	*	ns	Multimodal	-	93
35	*	*	Unimodal	0.59	75
19	*	ns	Multimodal	-	95
33	*	*	Unimodal	0.21	86
3	*	*	Unimodal	0.48	82
41	*	*	Unimodal	0.40	101
42	*	ns	Multimodal	-	90
44	*	*	Unimodal	0.23	83
45	*	ns	Multimodal	-	83
53	*	ns	Multimodal	-	82

Tabla 3. Resumen de las variables espaciales y comportamentales estimadas en 14 colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Se muestran el número de áreas de tránsito detectadas, la superposición promedio ($\pm$ EE) de las áreas de búsqueda, el tipo de distribución de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras, la longitud media del vector (r), el valor del índice de entropía de Shannon (H) y la estrategia de forrajeo.

Colonia	Número de áreas de tránsito	Superposición de las áreas de búsqueda (%)	Distribución	r	H	Estrategia de forrajeo
7	3	6.98 ± 2.97	Unimodal	0.41	0.79	Grupal
11	6	0.00 ± 0.00	Unimodal	0.50	0.83	Individual
22	6	0.28 ± 0.19	Unimodal	0.28	0.88	Individual
32	6	0.01 ± 0.01	Unimodal	0.56	0.80	Individual
1	5	7.76 ± 3.57	Multimodal	-	0.77	Individual
35	5	0.62 ± 0.38	Unimodal	0.59	0.67	Individual
19	5	5.63 ± 3.87	Multimodal	-	0.83	Individual
33	5	1.67 ± 1.41	Unimodal	0.21	0.76	Individual
3	6	3.06 ± 2.30	Unimodal	0.48	0.82	Individual
41	5	1.77 ± 1.45	Unimodal	0.40	0.77	Individual
42	5	0.00 ± 0.00	Multimodal	-	0.67	Individual
44	3	3.28 ± 1.88	Unimodal	0.23	0.66	Grupal
45	3	5.22 ± 3.12	Multimodal	-	0.74	Grupal
53	3	6.92 ± 3.94	Multimodal	-	0.70	Grupal

Experimento con cebos de semillas: flexibilidad de la estrategia de forrajeo

La adición experimental de semillas abundantes y concentradas cerca del nido modificó notablemente el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis*, promoviendo una estrategia de forrajeo grupal. Las obreras detectaron las estaciones con semillas entre 30 y 60 minutos después de ser colocadas y comenzaron a forrajear de forma grupal, saliendo del nido rápidamente en pocas direcciones y convergiendo en los mismos parches de semillas (Figura 9; ver Figura 2A, Apéndice General). Como resultado, los valores de entropía disminuyeron significativamente en condiciones experimentales ($t = 6.20$, g.l. = 4, $p = 0.003$; Figura 10), reflejando un uso más focalizado del espacio.

La distribución de las direcciones de salida del nido y los valores de r cambiaron después de la adición de semillas: todas las colonias mostraron distribuciones unimodales con mayor concentración angular (Figura 9, Tabla 4). Esta respuesta involucró reclutamiento activo de numerosas obreras hasta las estaciones de cebado, que se movieron a lo largo de senderos amplios y difusos en lugar de columnas definidas (Figura 9).

La adición de semillas redujo significativamente tanto el tiempo ($\chi^2_{1,89} = 17.96$, $p < 0.001$) como el área de búsqueda ($\chi^2_{1,90} = 30.64$, $p < 0.001$). En promedio, el tiempo de búsqueda se redujo cerca de 3 minutos (Figura 11a, Tabla 5) y el área de búsqueda disminuyó aproximadamente 9 veces en condiciones experimentales en todas las colonias (Figura 11b, Tabla 5). En general, las obreras manipularon rápidamente las semillas en las estaciones de cebado (desde unos segundos hasta unos pocos minutos) y volvieron directamente al nido con una semilla. Además, el éxito de forrajeo aumentó considerablemente luego de la adición de semillas: la mayoría o la totalidad de las obreras seguidas acarrearon semillas de regreso al nido (Tabla 5). Aunque no se cuantificó la actividad de forrajeo, se observó un aumento del número de forrajeras activas fuera del nido después de la adición de semillas.

Colonia 41

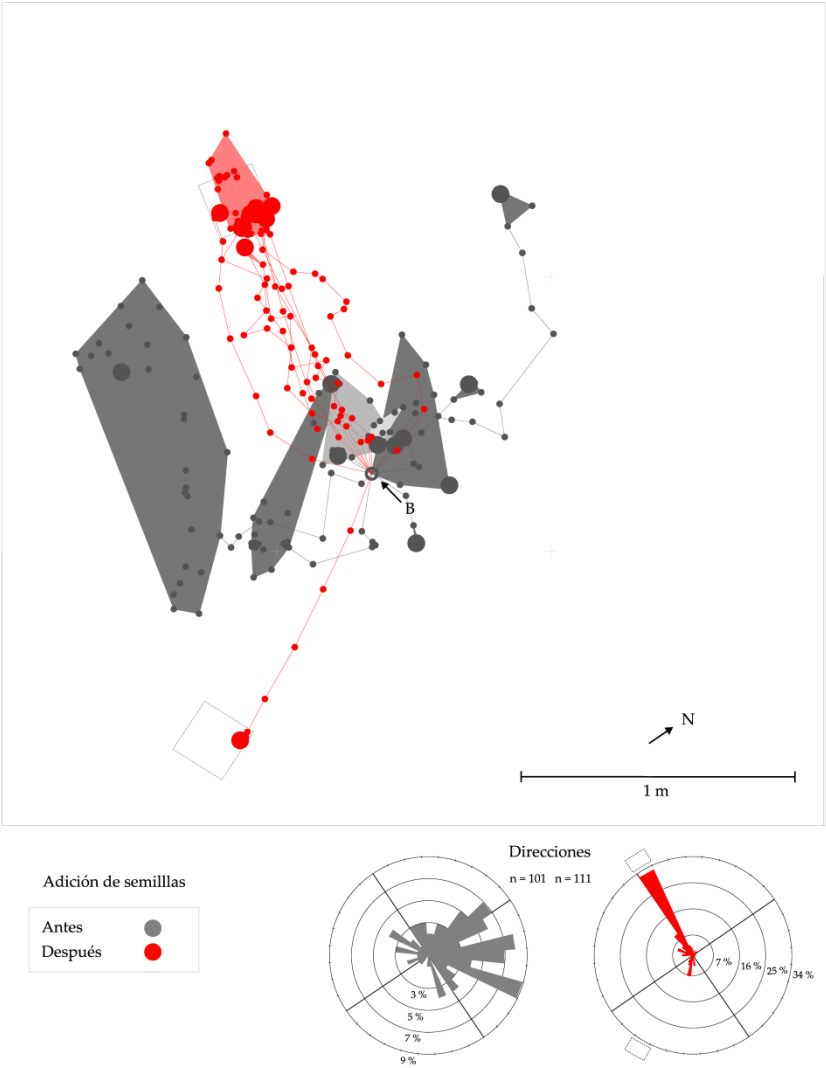


Figura 9. Continúa en la siguiente página.

Colonia 42

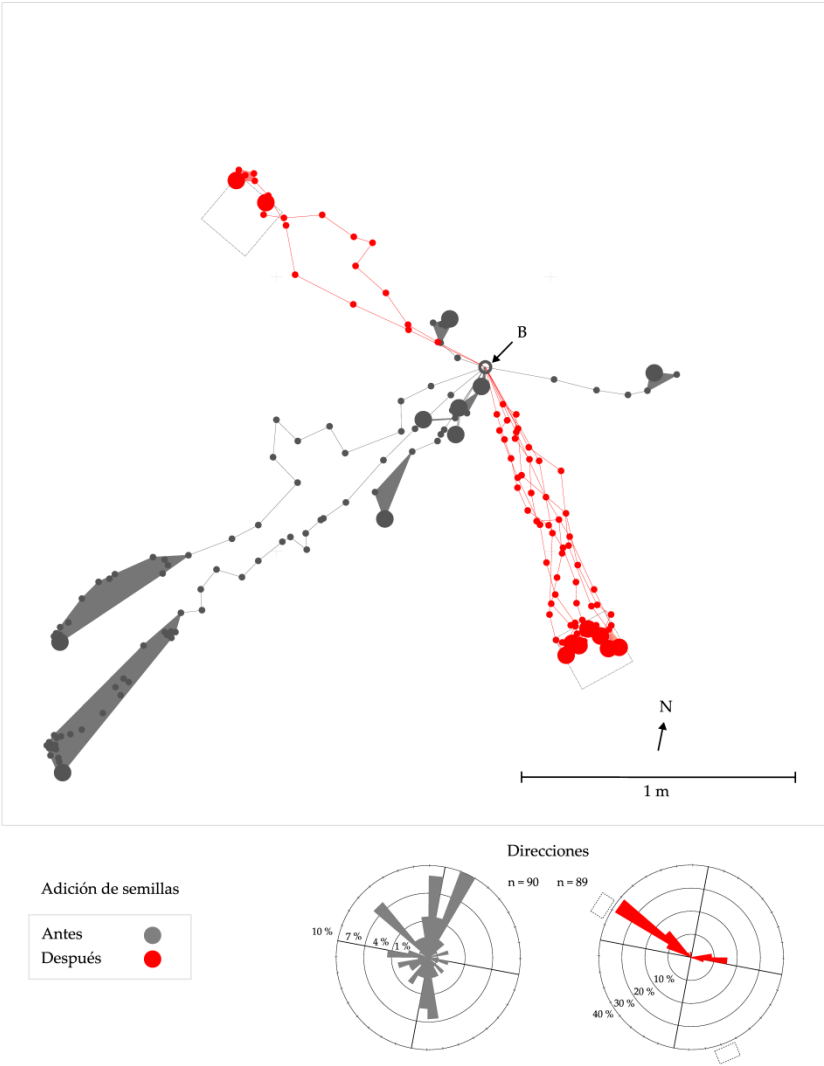


Figura 9. Continúa en la siguiente página.

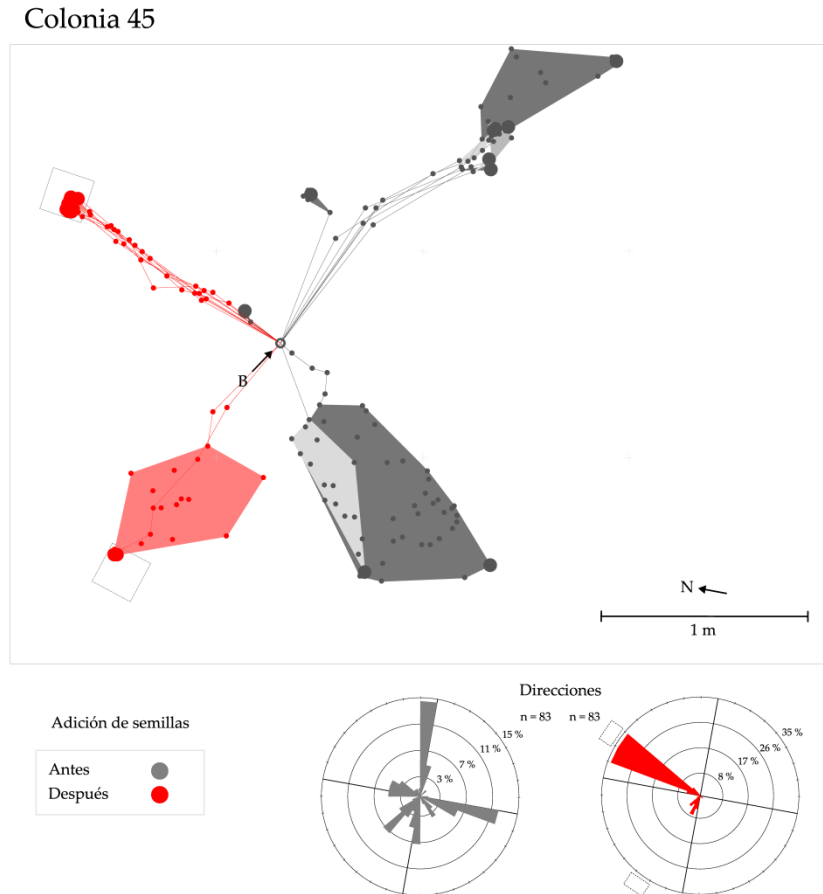


Figura 9. Mapas de las excursiones de forrajeo de 9-10 obreras de tres colonias de *Pheidole spininodis* antes y después de la adición experimental de semillas en el Monte central. Los puntos de colores (colocados cada ~30 segundos) y las líneas indican las trayectorias de cada obrera forrajera desde la entrada del nido (B) antes (líneas grises) y después (líneas rojas) de la adición de semillas. Las áreas de búsqueda se muestran con polígonos grises y rojos. Los puntos de mayor tamaño indican los sitios de alimentación. Los histogramas circulares muestran la distribución y frecuencias (expresadas en porcentaje) de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras antes y después de la adición de semillas. La posición de los cebos de semillas se indica con rectángulos. El mapa y los gráficos circulares están orientados en la misma dirección (se indica el norte).

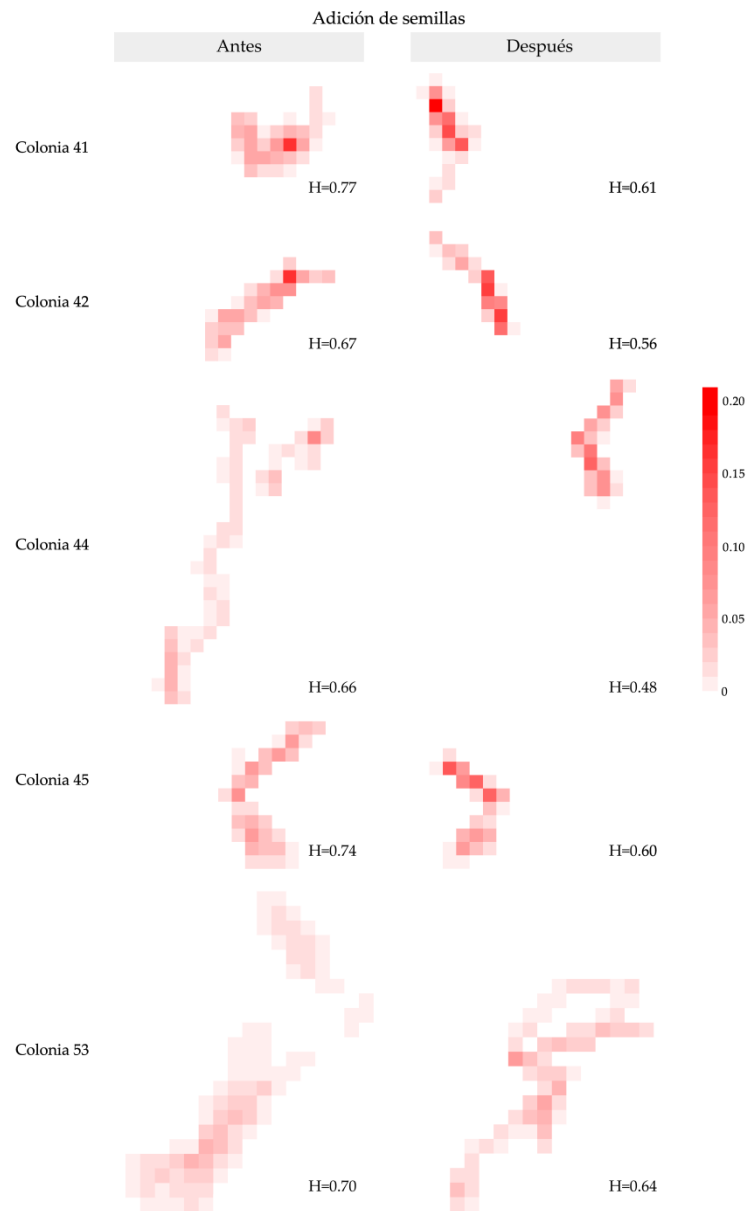


Figura 10. Mapas de calor del área explorada por las obreras forrajeras de cinco colonias de *Pheidole spininodis* antes y después de la adición experimental de semillas en el Monte central. Los colores más cálidos representan una mayor probabilidad de ocupación por las obreras en cada celda. Se muestra el valor del índice de entropía de Shannon (H) para cada colonia en cada condición.

Tabla 4. Análisis comparativo de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras de cinco colonias de *Pheidole spininodis* antes y después de la adición experimental de semillas en el Monte central. Se indican los p-valores de la prueba de Hermans-Rasson (HR) y de la prueba de Rayleigh (R) (ns: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$), el tipo de distribución, la longitud media del vector (r), el p-valor de la prueba U^2 de Watson (ns: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$) y el número de obreras forrajeras observadas por colonia (antes/después de la adición de semillas).

Colonia	Antes				Después				U ² n	
	HR	R	Distribución	r	HR	R	Distribución	r		
41	*	*	Unimodal	0.40	*	*	Unimodal	0.51	*	101/111
42	*	ns	Multimodal	-	*	*	Unimodal	0.45	*	90/89
44	*	*	Unimodal	0.23	*	*	Unimodal	0.34	*	83/92
45	*	ns	Multimodal	-	*	*	Unimodal	0.79	*	83/83
53	*	ns	Multimodal	-	*	*	Unimodal	0.33	*	82/82

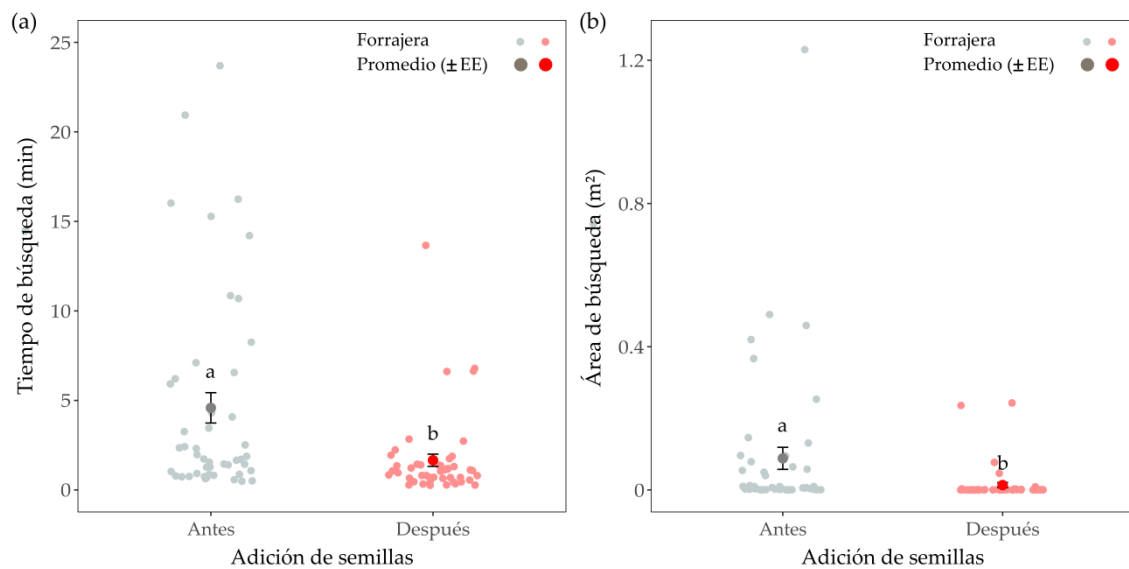


Figura 11. Características del comportamiento de búsqueda de alimento en obreras forrajeras de *Pheidole spininodis* antes (gris) y después (rojo) de la adición experimental de semillas en el Monte central. (a) Tiempo de búsqueda (promedio $\pm$ EE). (b) Área de búsqueda (promedio $\pm$ EE). Cada punto representa una obrera forrajera (n = 47). Letras diferentes indican diferencias significativas entre condiciones.

Tabla 5. Características de las excursiones de forrajeo de las obreras de cinco colonias de *Pheidole spininodis* antes y después de la adición experimental de semillas en el Monte central. Se muestran los valores promedio ($\pm$ EE) de las variables del comportamiento de forrajeo medidas en cada colonia.

Colonia	Antes				Después			
	Éxito de forrajeo (%)	Área total de búsqueda de la colonia (m ²)	Área de búsqueda (m ²)	Tiempo de búsqueda (min)	Éxito de forrajeo (%)	Área total de búsqueda de la colonia (m ²)	Área de búsqueda (m ²)	Tiempo de búsqueda (min)
41	30.30	0.59	0.06 $\pm$ 0.04	4.05 $\pm$ 1.47	47.62	0.05	0.01 $\pm$ 0.01	2.35 $\pm$ 1.26
42	18.75	0.11	0.01 $\pm$ 0.01	3.40 $\pm$ 1.63	100	0.01	0.00	1.02 $\pm$ 0.15
44	20.93	0.35	0.04 $\pm$ 0.03	3.93 $\pm$ 1.62	100	0.02	0.00	2.00 $\pm$ 0.63
45	30.30	0.63	0.07 $\pm$ 0.05	3.99 $\pm$ 1.96	100	0.25	0.02 $\pm$ 0.02	1.16 $\pm$ 0.64
53	13.64	2.13	0.26 $\pm$ 0.14	7.68 $\pm$ 2.69	90.00	0.32	0.04 $\pm$ 0.03	1.73 $\pm$ 0.66
Promedio	22.78 $\pm$ 3.29	0.76 $\pm$ 0.35	0.09 $\pm$ 0.04	4.61 $\pm$ 0.78	87.52 $\pm$ 10.16	0.13 $\pm$ 0.06	0.01 $\pm$ 0.01	1.65 $\pm$ 0.25

DISCUSIÓN

A pesar de la alta diversidad y dominancia ecológica del género *Pheidole* en numerosos ecosistemas (Wilson 2003), los estudios sobre su comportamiento de alimentación y estrategias de forrajeo son escasos. La mayoría se han concentrado en unas pocas especies y provienen de investigaciones realizadas hace décadas. Por ejemplo, Hölldobler & Möglich (1980) describieron el sistema de forrajeo de *P. militica* y Detrain (1990) examinó las estrategias de forrajeo de *P. pallidura* y la participación de las obreras mayores y menores en la explotación de recursos. Más recientemente, algunos estudios han abordado aspectos específicos del comportamiento de forrajeo y las feromonas involucradas (Dussutour et al. 2009, Assis et al. 2021), aunque el número de especies sigue siendo reducido. En este contexto, los resultados de este trabajo aportan evidencia novedosa sobre la conducta de *P. spininodis* en ambientes áridos y contribuyen al entendimiento de la flexibilidad comportamental de las especies de este género.

El primer objetivo fue caracterizar el comportamiento y la estrategia de forrajeo de *P. spininodis* en condiciones naturales. Las observaciones se centraron en las obreras menores, ya que fueron ellas las que realizaron activamente las tareas de búsqueda y recolección de alimento fuera del nido. Los análisis espaciales revelaron un patrón típico de forrajeo individual: las obreras salieron del nido en distintas direcciones, siguieron varias trayectorias que no fueron compartidas por otras obreras y buscaron y recolectaron alimento en áreas muy poco superpuestas. El elevado grado de entropía de la distribución de los sitios ocupados por las obreras forrajeras registrado en la mayoría de las colonias indicó una exploración uniforme del entorno cercano al nido, característica de especies que buscan y explotan recursos dispersos y poco predecibles. Esto es consistente con lo esperado en las condiciones de baja abundancia de semillas registradas a lo largo del período de estudio (ver Capítulo 2).

La distancia promedio de forrajeo registrada en este estudio (1.22 m) es similar a las reportadas en otras especies del género (*P. renae*, Byrne 1994; *P. laidlawi*, Mertl et al. 2010) que suelen concentrar sus actividades de alimentación cerca del nido (Creighton 1966, Byrne 1994, Mertl et al. 2010). En contraste con especies simpátricas del género *Pogonomyrmex* (Pol et al. 2011, 2015), *P. spininodis* no recolectó alimento a distancias mayores a los 6 m. Este comportamiento podría estar relacionado con restricciones asociadas con el pequeño tamaño corporal de sus obreras (longitud del cuerpo: 3.0-3.5 mm), en comparación con *Pogonomyrmex mendozanus* y *Pogonomyrmex propinqua* (5.0-6.0 mm), que influye en la eficiencia de transporte y en la vulnerabilidad frente a condiciones ambientales adversas (Brown et al. 1979, Wolf & Wehner 2005, Merkle et al. 2006).

Las distancias cortas de forrajeo de *P. spininodis* podría reflejar una estrategia de minimización de costos energéticos y riesgos en condiciones de escasez de semillas. Un aumento de la distancia al sitio de alimentación generalmente implica mayores costos energéticos de traslado y transporte de alimentos para forrajeadores de sitio central (Heinrich 1975, Röschard & Roces 2002). Si bien estos costos energéticos son mínimos en comparación con la energía que puede brindar una semilla en hormigas del género *Pogonomyrmex* (Fewell 1988, Weier & Feener 1995), estos costos podrían ser relevantes en forrajeras del género *Pheidole*, cuyo tamaño corporal pequeño limita el tamaño y tipo de los ítems que recolectan (Mehlhop & Scott 1983). Además, un aumento en la distancia de forrajeo implica mayores errores de navegación y riesgos de mortalidad por desecación, exposición a depredadores e interacciones agresivas con hormigas de otras colonias (Wolf & Wehner 2005, Merkle et al. 2006, Friedman et al. 2019). Estos costos y riesgos pueden verse exacerbados en períodos de escasez de recursos al coincidir con condiciones ambientales adversas (i.e., altas temperaturas y sequía) que aumentan el estrés ambiental (Traniello et al. 1984, Sanders & Gordon 2004, Sundaram et al. 2022, Gordon et al. 2023). Las obreras utilizan información sobre su estrés fisiológico y su experiencia reciente de búsqueda de alimento para hacer estimaciones de la rentabilidad de los recursos y regular su actividad de forrajeo en consecuencia (Kolay et al. 2020, Lima Vieira et al. 2024). Un aspecto interesante observado en *P. spininodis* es que sus nidos presentan varias entradas (por lo general dos o tres) separadas entre sí hasta ≈ 1.80 m, lo que podría ampliar el área efectiva de búsqueda de recursos sin necesidad de incrementar las distancias recorridas por cada obrera (McIver 1991, Robinson 2014, Soares & Oliveira 2021, Masuko 2023). De hecho, se observó que las obreras que salían de diferentes entradas no exploraban ni buscaban alimento en las mismas áreas, lo que apoya esta hipótesis.

En algunas ocasiones se observaron forrajeras de *P. spininodis* recolectando ítems abandonados en los senderos de forrajeo o desechados en los basureros de las colonias de hormigas cortadoras de hojas (*Amoimyrmex striatus* y *Acromyrmex lobicornis*), sin que se produjeran interacciones agresivas. Un comportamiento similar se observó en otras especies del género *Pheidole* (e.g., *P. rugulosa* y *P. xerophila*; Whitford et al. 1981). Durante el verano en el Monte central, *A. striatus* y *A. lobicornis* tienen hábitos diurnos y nocturnos, respectivamente, mientras que *P. spininodis* es principalmente crepuscular (Nobua-Behrmann et al. 2017). La búsqueda de alimento en senderos y basureros de hormigas cortadoras de hojas cercanos a sus nidos podría ser una forma eficiente de conseguir recursos por parte de *P. spininodis*, ya que allí puede encontrar restos vegetales, frutos y semillas (Milesi & Lopez de Casenave 2004, Nobua Behrmann 2014) transportados desde sitios lejanos (>10 m, Nobua Behrmann 2014) que de otra forma resultarían inaccesibles para esta especie.

A pesar del tiempo prolongado que las obreras destinaron a buscar alimento (en promedio unos 8 minutos), el éxito de forrajeo fue bajo (31%, en promedio) y las semillas estuvieron pobremente representadas entre los ítems recolectados. Esto coincide con estudios previos que muestran una dieta amplia de *P. spininodis*, con un aumento en el consumo de ítems alternativos a las semillas cuando éstas escasean en el ambiente (ver Capítulo 2). Sin embargo, estos recursos alternativos (e.g., artrópodos, restos vegetales, flores, frutos y otros elementos) podrían no ser suficientes para compensar nutricionalmente las demandas de la colonia (e.g., Pol et al. 2022). La reducción del ingreso de alimentos de alta calidad nutricional como las semillas puede haber resultado en una disminución de la actividad y del éxito de forrajeo, lo que en última instancia podría explicar la disminución de la abundancia de colonias registrada durante el período de estudio (Cao et al. datos no publicados; ver Capítulo 5). Un patrón similar se reportó para hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* en la misma área (Pol et al. 2017, Miretti et al. 2024). Estudios futuros deberían investigar el estado nutricional de las colonias para evaluar la vulnerabilidad ecológica de *P. spininodis* frente a reducciones abruptas en la abundancia de semillas en distintos contextos ambientales.

El segundo objetivo fue evaluar si *P. spininodis* es capaz de ajustar la estrategia de forrajeo en función de la abundancia y el grado de agregación de los recursos. Los experimentos a campo mostraron que cuando se presentan parches densos de semillas esta hormiga cambia su estrategia de forrajeo de individual a grupal, como ha sido documentado en *P. ridicula* (Creighton 1966). Esta respuesta involucró el reclutamiento de numerosas obreras que se desplazaron a lo largo de senderos difusos hacia las estaciones de cebado. Esto condujo a una marcada reducción del tiempo y del área de búsqueda, así como a un aumento del éxito de forrajeo y de los niveles de actividad de forrajeo de las colonias. En algunas hormigas granívoras la intensidad del reclutamiento se ajusta en función de las características del ítem recolectado (Heredia & Detrain 2005). En *Pogonomyrmex barbatus*, por ejemplo, las obreras dentro del nido son capaces de distinguir entre forrajeras que regresan al nido con semillas de aquellas que vuelven vacías o con otros ítems (Greene et al. 2013). Si un mecanismo similar opera en *P. spininodis*, sus obreras podrían eventualmente detectar las semillas que ingresan al nido y favorecer el reclutamiento y el aumento de las tasas de forrajeo.

La capacidad de ajustar la estrategia de forrajeo en función del contexto es consistente con la flexibilidad trófica observada en *P. spininodis* (ver Capítulo 2) y podría constituir una característica adaptativa clave en el Monte central, donde la composición y abundancia de semillas en el banco del suelo varía espacial y temporalmente (Marone et al. 1998, 2004, Pol et al. 2014, Marone & Pol 2021, ver Capítulo 2). Estas fluctuaciones están fuertemente asociadas con los cambios en los niveles de precipitación y la frecuencia y magnitud de las sequías (Pol et al. 2010, ver Capítulo 2), lo que podría

imponer fuertes presiones selectivas sobre la capacidad de respuesta comportamental de los granívoros. En este contexto, la flexibilidad en el comportamiento de forrajeo no solo favorecería la eficiencia en la explotación de recursos impredecibles, sino que también podría contribuir a la persistencia de las colonias en un ambiente caracterizado por una marcada variabilidad. La ventaja de cambiar a un sistema de forrajeo grupal cuando se detectan parches densos de semillas puede encontrarse en el aumento de la capacidad de remover grandes cantidades de alimento en poco tiempo, a partir del reclutamiento de obreras y la reducción del tiempo de búsqueda.

El comportamiento de reclutamiento ha sido frecuentemente reportado en varias especies del género *Pheidole*, en general en contextos de alta densidad de alimento (Creighton 1966, Davidson 1977a, 1977b, Hölldobler & Moglich 1980, Briele 1982, Detrain 1990, Johnson 2000). En *P. spininodis*, una granívora no estricta, se ha observado reclutamiento ocasional ante fuentes concentradas de presas como cicádidos u hormigas reproductoras (Pirk et al. 2009b, ver Capítulo 2). En estos casos, se desencadena una estrategia basada en el reclutamiento activo de obreras del nido hasta la fuente de alimento. Sin embargo, estos eventos fueron raros y de menor intensidad que los inducidos experimentalmente con la adición de semillas. El mecanismo de reclutamiento aún no ha sido identificado, pero podría involucrar feromonas de forrajeo, interacciones antenales u otras formas de transferencia de información dentro del nido, como se ha descrito en otras especies del mismo género (Czaczkes et al. 2015, Lima Vieira et al. 2024). Las observaciones sugieren que *P. spininodis* presenta un sistema de reclutamiento flexible, pero poco frecuente y que depende de la detección de recursos localizados de alta calidad. El hecho de que solo 3 de 14 colonias hayan mostrado áreas de tránsito y trayectos similares en condiciones naturales refuerza la excepcionalidad de dicho comportamiento.

En conclusión, *P. spininodis* forrajea típicamente de forma individual, pero es capaz de comunicar la ubicación de los alimentos y reclutar obreras de forma masiva, explotando recursos concentrados rápidamente de forma grupal. El uso flexible de diferentes estrategias de forrajeo podría conferirle ventajas significativas para localizar y explotar eficientemente semillas en ambientes donde su disponibilidad es variable y heterogénea. Se necesitan estudios adicionales para evaluar la frecuencia, eficiencia y condiciones ecológicas que promueven el forrajeo grupal, particularmente en escenarios naturales de alta disponibilidad de semillas.

CAPÍTULO 5. Discusión general

*"In the end,
we will conserve only what we love,
we will love only what we understand and
we will understand only what we are taught."*

Baba Dioum

DISCUSIÓN

El objetivo general de este trabajo de tesis fue estudiar la flexibilidad ecológica de la hormiga granívora *Pheidole spininodis* en condiciones ambientales en las cuales sus recursos alimentarios varían. Eso implicó comprender los patrones y mecanismos asociados con el uso y explotación de esos recursos en el contexto de un ecosistema desértico sujeto a fuertes fluctuaciones ambientales e impactos antrópicos en el Monte central. Se abordó el estudio del comportamiento alimentario y de forrajeo considerándolo como una de las primeras respuestas de los insectos frente al cambio ambiental. En particular, se focalizó en la relación entre dieta, preferencias alimentarias y estrategias de forrajeo como componentes clave de la flexibilidad ecológica de esta especie. Comprender esta flexibilidad y establecer sus límites no solo permitió caracterizar mejor la ecología y el comportamiento de *P. spininodis*, sino también predecir su capacidad de adaptación y la persistencia de sus poblaciones frente a escenarios de perturbación como el pastoreo extensivo o las sequías en ambientes desérticos.

En este capítulo se ofrece una síntesis de los resultados más relevantes de este trabajo de tesis, integrando los resultados de cada capítulo. A su vez, se analizan las implicancias ecológicas de estos resultados y se proponen perspectivas para futuras investigaciones.

SÍNTESIS DE RESULTADOS

Dieta, disponibilidad de semillas y variaciones espaciotemporales (Capítulo 2)

El estudio de la dieta de *P. spininodis* a lo largo de cuatro años en ambientes con distinto nivel de perturbación por pastoreo permitió poner en evidencia la notable flexibilidad ecológica de esta hormiga, que es capaz de ajustar su dieta en función de la disponibilidad de recursos en su entorno. Si bien las semillas dominaron en la dieta, su composición específica varió sustancialmente entre años, pero no se detectaron diferencias marcadas entre sitios pastoreados y no pastoreados. En los años con mayor disponibilidad de semillas preferidas, como *Jarava ichu*, éstas fueron las más consumidas. Sin embargo, en años secos y de escasez de gramíneas se registró un incremento en el consumo de especies menos preferidas, como *Larrea divaricata*, y un aumento en la importancia de otros tipos de alimento, principalmente artrópodos y restos vegetales. Estos patrones sugieren una capacidad de ajuste de la composición de la dieta frente a cambios en la disponibilidad de semillas, lo cual refleja un comportamiento alimentario flexible. Esta respuesta es consistente con una de las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo, según la cual el consumo de recursos menos preferidos aumenta cuando los recursos preferidos son escasos (Stephens & Krebs 1986). El aumento de la amplitud de la dieta en condiciones de escasez de

recursos preferidos también concuerda con observaciones en otras hormigas granívoras (Mehlhop & Scott 1983, Pirk et al. 2009a) y en otros taxa granívoros bajo estrés ambiental (Marone et al. 2017, Yip & Dickman 2023).

Preferencias alimentarias y dieta potencial (Capítulo 3)

Los ensayos experimentales de oferta de semillas mostraron patrones de preferencia jerárquicos en la mayoría de las colonias, aunque algunas mostraron jerarquías menos definidas, en línea con lo esperado para especies con hábitos más generalistas. Las semillas pequeñas, livianas y sin (o con escasas) estructuras accesorias, como las de *Chenopodium papulosum* y *Jarava ichu*, fueron las más preferidas por *P. spininodis*. Contrario a lo que ocurre en las hormigas granívoras simpátricas del género *Pogonomyrmex*, que prefieren semillas de gramíneas (Pirk & Lopez de Casenave 2011, Miretti et al. 2019), *P. spininodis* no presentó una preferencia exclusiva por gramíneas, sino que también mostró altos niveles de preferencia por semillas de dicotiledóneas herbáceas. Además, se detectó una correlación negativa entre el peso de las semillas y su preferencia. Esto refuerza la idea de que el tamaño de los ítems alimentarios impone restricciones a la selección de recursos, posiblemente debidas a las dificultades que tienen las obreras de esta especie, de tamaño corporal reducido, para manipular y transportar semillas grandes, pesadas y provistas con aristas, pelos u otras estructuras. Este resultado es consistente con lo que se ha observado en otras especies del género (Ballard & Pruess 1979, Mehlhop & Scott 1983, Pearson et al. 2014).

La comparación entre la dieta potencial de esta hormiga (inferida a partir de los ensayos de preferencia) y la dieta observada a campo mostró coincidencias parciales. Las semillas altamente preferidas, como las de *J. ichu*, fueron intensamente consumidas cuando estuvieron disponibles en el ambiente. Sin embargo, otras especies con niveles altos de preferencia, como las dicotiledóneas herbáceas *C. papulosum* o *Sphaeralcea miniata*, estuvieron escasamente representadas en la dieta, a pesar de que, en términos generales, su disponibilidad fue alta en comparación con las de las gramíneas durante el periodo de estudio. Por el contrario, semillas muy poco preferidas en los ensayos, como las de *L. divaricata*, fueron consumidas con mayor frecuencia en contextos de escasez de semillas de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas. Esta divergencia entre preferencias y consumo real puede deberse, al menos en parte, a la abundancia y la distribución espacial heterogénea de las semillas. En la reserva de Ñacuñán, las colonias de *P. spininodis* se ubican preponderantemente en áreas abiertas con escasa cobertura leñosa y baja acumulación de mantillo (Cao et al. datos no publicados), microhábitats donde predominan las semillas de gramíneas. En cambio, las semillas de dicotiledóneas herbáceas son más abundantes bajo la cobertura de árboles y arbustos altos (Marone et al. 1998, 2004). Como el forrajeo de esta hormiga se concentra muy cerca del nido, es probable que las obreras encuentren con mayor frecuencia semillas

de gramíneas, lo que explicaría su mayor representación en la dieta. Alternativamente, las preferencias podrían estar moduladas por el contexto y el aprendizaje, a través de la formación de "imágenes de búsqueda" (visuales o químicas) basadas en experiencias previas (Johnson 1991, Johnson et al. 1994, Schafer et al. 2006). Este mecanismo favorecería la detección eficiente de semillas frecuentes en el entorno próximo al nido. Un comportamiento flexible de este tipo, asociado a procesos de memoria y aprendizaje, podría representar una ventaja adaptativa en ambientes ecológicamente variables, al facilitar una explotación rápida y eficiente de los recursos disponibles.

Comportamiento de forrajeo y abundancia de semillas (Capítulo 4)

El estudio del comportamiento de forrajeo a nivel de individuo y colonia puso en evidencia patrones altamente flexibles modulados por las variaciones en la abundancia y el grado de agrupamiento de las semillas. La mayoría de las colonias estudiadas utilizaron una estrategia de forrajeo individual en condiciones naturales de baja disponibilidad de semillas, mientras que emplearon un sistema grupal cuando fuentes abundantes y agregadas de semillas fueron experimentalmente ofrecidas en las cercanías del nido. Estos resultados apoyan la hipótesis de que *P. spininodis* es capaz de reclutar obreras y mostrar ciertos niveles de cooperación durante el forrajeo, a pesar de que típicamente forrajea de manera solitaria. Esta respuesta comportamental aumentó la eficiencia de forrajeo, ya que las obreras redujeron el tiempo y las áreas de búsqueda de alimento, a la vez que aumentaron los niveles de éxito de forrajeo y de actividad forrajera. En suma, esto permitió que las colonias removieran grandes cantidades de semillas en poco tiempo. Un patrón similar ha sido observado en *Pogonomyrmex mendozanus*, que alterna estrategias de forrajeo individual o grupal según la distribución espacial de los recursos (Pol et al. 2015). En general, la flexibilidad en el comportamiento de forrajeo podría conferir a las hormigas granívoras una ventaja en regiones desérticas donde la disponibilidad de semillas es altamente variable y heterogénea en espacio y tiempo (Hahn & Maschwitz 1985, Marone et al. 1998, 2004, Pol et al. 2014, 2015, Marone & Pol 2021).

INTEGRACIÓN DE RESULTADOS

En conjunto, el estudio de la dieta (capítulo 2), las preferencias alimentarias (capítulo 3) y el comportamiento de forrajeo (capítulo 4) contribuyen a comprender más en profundidad la estrategia de alimentación y el grado de flexibilidad trófica y comportamental de *P. spininodis*. Los tres componentes analizados (dieta, preferencias y comportamiento de forrajeo) convergen en describirla como una especie de comportamiento trófico flexible, cuyas decisiones alimentarias son resultado de una interacción entre limitaciones morfológicas, preferencias intrínsecas y disponibilidad altamente variable de recursos.

Aunque inicialmente *P. spininodis* fue caracterizada como una hormiga granívora especialista (Pirk et al. 2009b), los resultados de esta tesis hacen necesario matizar dicha afirmación, al mostrar que es una especie granívora con una dieta amplia y poco especializada, dentro de los límites impuestos por su tamaño corporal. En tal sentido, se la podría caracterizar como una especialista expansiva (sensu Heller 1980), es decir, una especie que se alimenta de semillas preferidas (i.e., semillas de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas pequeñas) hasta que su abundancia cae por debajo de cierto valor umbral, momento en el cual expande su dieta incluyendo otros alimentos alternativos o menos preferidos (Heller 1980, Brown & Mitchell 1989).

Antes de este estudio, el conocimiento respecto a la capacidad de *P. spininodis* para ajustar su comportamiento de alimentación a entornos variables era muy limitado. Ahora, a partir de los estudios de los patrones de movimiento de las obreras, está claro que esta especie forrajea típicamente de forma individual, pero es capaz de comunicar la ubicación de parches ricos en semillas y reclutar obreras de forma masiva, explotando rápidamente de forma grupal recursos concentrados.

Su dieta flexible, combinada con la capacidad de incorporar semillas poco preferidas en condiciones de escasez y de modificar su estrategia de forrajeo en función de la disponibilidad de recursos, refuerzan la idea de que *P. spininodis* posee una alta plasticidad trófica y comportamental, lo cual puede ser interpretado como una ventaja adaptativa en contextos ecológicos adversos.

Implicancias ecológicas

El efecto combinado del pastoreo extensivo y la variabilidad de las precipitaciones, especialmente la ocurrencia de sequías, genera escenarios particularmente complejos y desafiantes para los animales granívoros que habitan ecosistemas desérticos. En el Monte central, numerosos estudios han documentado que el pastoreo reduce significativamente la cobertura vegetal, modifica la composición florística y altera el banco de semillas del suelo (Pol et al. 2014, Marone et al. 2017, Sagario et al. 2020). Además, la alta variabilidad interanual de las precipitaciones se asocia con cambios en la cobertura de plantas herbáceas y la producción de semillas, lo que resulta en marcadas fluctuaciones temporales y espaciales en la abundancia y composición del banco de semillas del suelo (Pol et al. 2010). El efecto sinérgico del pastoreo y la variabilidad de las precipitaciones puede reducir aún más la disponibilidad de semillas en el banco del suelo (Marone & Pol 2021). Estos cambios afectan de manera diferencial a las poblaciones de granívoros según su grado de especialización trófica: mientras los más generalistas logran persistir en ambientes perturbados, los especialistas tienden a mostrar una mayor sensibilidad y reducciones poblacionales más pronunciadas (Sagario et al. 2020, Miretti et al. 2024). Este patrón concuerda con trabajos que muestran en diversos grupos de animales que las especies especialistas suelen ser más

vulnerables a perturbaciones ambientales debido a sus nichos tróficos más estrechos, a diferencia de las especies generalistas con dietas más amplias (Swihart et al. 2003, Clavel et al. 2011, Cloyed et al. 2021, Carballo Morales et al. 2024).

En este contexto, la capacidad de *P. spininodis* para ampliar su dieta e incorporar recursos alternativos o menos preferidos y modificar su comportamiento de forrajeo en función de la abundancia de recursos podría conferirle ventajas adaptativas frente a las fluctuaciones en la disponibilidad de sus recursos alimentarios preferidos. Este tipo de flexibilidad trófica ha sido observado en otras especies de hormigas (Belchior et al. 2012, Luna et al. 2021) y aves granívoras (Marone et al. 2017), así como en mamíferos herbívoros de zonas áridas (Lehmann et al. 2013). En el Monte central, un comportamiento similar se ha observado en *Pogonomyrmex mendozanus*, que amplía su dieta y ajusta sus patrones de forrajeo según la disponibilidad de semillas en el ambiente (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2015, Miretti et al. 2024). En contraste, otras especies del mismo género, *P. inermis* y, en menor medida, *P. propinqua*, muestran estrategias más rígidas: presentan una dieta altamente especializada y no modifican su comportamiento de forrajeo en respuesta a los cambios en la disponibilidad de sus recursos alimentarios preferidos (Pirk et al. 2009a, Pol et al. 2011, 2015, Miretti et al. 2024). Estas diferencias entre especies resultan relevantes para entender procesos ecológicos como el reemplazo de especies, la reestructuración de las comunidades y los cambios en la dinámica de las redes tróficas bajo presión ambiental.

A pesar de las ventajas que supone la flexibilidad trófica y comportamental, es importante resaltar que puede no ser suficiente para mitigar o contrarrestar los efectos negativos de disturbios ambientales severos o prolongados. Resultados recientes sugieren que existe un límite a la capacidad de compensación brindada por la flexibilidad ecológica y que incluso especies con dietas y comportamientos muy flexibles pueden experimentar reducciones poblacionales bajo presiones ambientales severas. De hecho, durante el periodo de estudio se registraron reducciones notables en la densidad de colonias activas de *P. spininodis* asociadas a la ocurrencia de severas sequías multianuales en la reserva de Ñacuñán (Figura 1; Cao et al. datos no publicados). Incluso se ha documentado una disminución de la densidad de colonias en una especie congénérica insectívora, *Pheidole bergi* (Cao et al. datos no publicados), lo que sugiere un fenómeno más amplio de declinación poblacional de diversas especies en este ecosistema. Patrones similares de disminución poblacional han sido registrados en otras especies de hormigas y aves granívoras en el Monte central asociados a años de sequía, al efecto del sobrepastoreo, o a ambos (Pol et al. 2017, 2022, Sagario et al. 2020, Miretti et al. 2024). Estas observaciones resaltan la necesidad de estudiar los efectos netos de la flexibilidad trófica y comportamental en el desempeño (*fitness*) de las colonias antes de concluir que se trata de una adaptación

suficientemente efectiva frente a las perturbaciones del hábitat que afectan sus recursos.

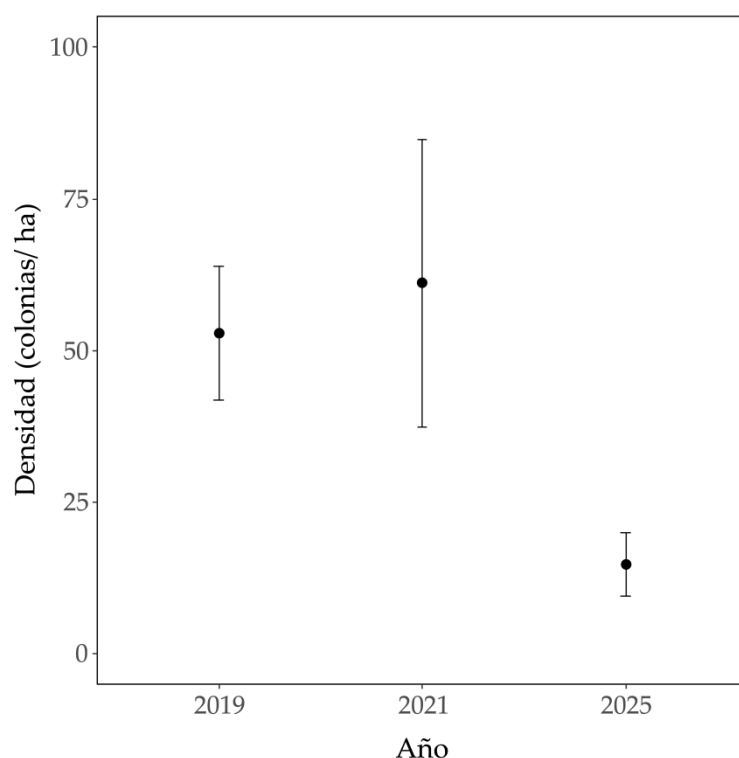


Figura 1. Densidad promedio ($\pm$ EE) de colonias activas de *Pheidole spininodis* en transectas ubicadas sobre caminos rurales que atraviesan los algarrobales de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Cao et al. datos no publicados).

En síntesis, las observaciones realizadas ponen de manifiesto los límites de la flexibilidad ecológica y destacan la vulnerabilidad de las especies, incluso aquellas relativamente generalistas y con comportamientos flexibles, cuando las perturbaciones superan cierto umbral o se prolongan en el tiempo. Esto tiene implicancias claras para la conservación. Aunque la plasticidad de especies como *P. spininodis* puede mitigar parcialmente las consecuencias de eventos adversos, no garantiza su persistencia si las condiciones ambientales continúan deteriorándose o se vuelven más impredecibles. En un contexto de cambio climático global, con proyecciones que muestran una intensificación de las sequías y los eventos extremos en las regiones áridas (IPCC 2021), es posible que el efecto sinérgico de diversos factores estresores (sequía, sobrepastoreo, aumento de temperatura) exceda la capacidad de respuesta de muchas especies granívoras. En consecuencia, resulta fundamental monitorear las poblaciones de estos organismos e implementar estrategias de manejo que ayuden a mitigar dichos efectos negativos.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Este trabajo permitió avanzar en la comprensión de la ecología y el comportamiento de *P. spininodis*. Sin embargo, las líneas de investigación desarrolladas aún presentan aspectos que merecen ser explorados con mayor profundidad. Abordar estas cuestiones en el futuro permitirá consolidar una visión más integral de la ecología de esta especie y de su capacidad para enfrentar escenarios de cambio ambiental. A continuación, se proponen algunas perspectivas y recomendaciones para investigaciones futuras.

En primer lugar, sería fundamental determinar si las preferencias alimentarias de *P. spininodis* son fijas o varían según las condiciones ambientales. Para ello, se podrían evaluar las preferencias por semillas en ambientes contrastantes, por ejemplo, comparando colonias en sitios con diferentes niveles de pastoreo y oferta de recursos (e.g., Miretti et al. 2019) o en condiciones experimentales en las cuales se controle la composición y abundancia de los alimentos (e.g., Marone et al. 2015). Estos análisis permitirían establecer si las decisiones alimentarias de la especie son estereotipadas o están moduladas por estímulos dependientes del contexto. Esta información es clave para establecer con mayor exactitud el grado de flexibilidad trófica de *P. spininodis* y los mecanismos involucrados en las preferencias alimentarias.

En esta misma línea, resulta relevante considerar el estado interno de la colonia, ya que las preferencias alimentarias observadas en las forrajeras podrían estar influenciadas por señales que reflejan las necesidades nutricionales y fisiológicas del nido. Del mismo modo, la edad de la colonia podría afectar la intensidad o naturaleza de estas señales, modulando las decisiones de forrajeo y la selección de recursos. Incluir estas variables en estudios futuros permitiría una comprensión más integral de los mecanismos que regulan las decisiones alimentarias de *P. spininodis* frente a condiciones ambientales cambiantes.

Asimismo, es necesario profundizar en el estudio de la influencia combinada de distintos atributos de las semillas sobre las preferencias de *P. spininodis*. En este trabajo se identificó el peso, el tamaño y la presencia de estructuras accesorias (e.g., aristas, pelos) como factores relevantes. Sin embargo, habría que evaluar el papel de la composición nutricional (contenido de carbohidratos, proteínas y lípidos) y la presencia de compuestos secundarios (antinutricionales o tóxicos) en las semillas. Estudios futuros podrían incluir ensayos de preferencia en laboratorio o en el campo, manipulando la oferta de semillas con distintos perfiles nutricionales (e.g., Luna & Dáttilo 2018) o eliminando manualmente sus estructuras accesorias, para cuantificar cómo estos factores afectan la selección de recursos. Comprender cómo interactúan los factores morfológicos y químicos de las semillas permitirá esclarecer los mecanismos

subyacentes en la selección de recursos, así como las restricciones morfológicas o fisiológicas que podrían limitar el espectro dietario de la especie.

En este marco, resulta especialmente relevante determinar si la dieta mixta observada en *P. spininodis*, que combina semillas de gramíneas con dicotiledóneas herbáceas y arbustos, responde a una estrategia adaptativa de dilución de compuestos secundarios tóxicos o si refleja, en cambio, una elevada capacidad fisiológica para tolerar o detoxificar dichos compuestos. Muchos granívoros, tanto insectos como vertebrados, incorporan una variedad de alimentos para balancear su nutrición o evitar ingerir en exceso ciertas toxinas de una sola fuente (Freeland & Janzen 1974, Provenza et al. 2003). Determinar si la ampliación de la dieta constituye una respuesta adaptativa orientada a mitigar los efectos adversos de metabolitos secundarios u obedece a mecanismos internos de tolerancia metabólica, permitirá establecer los límites fisiológicos de la especie. Experimentos de alimentación donde se suministren y comparen dietas monoespecíficas con mixtas, monitoreando la supervivencia de las obreras, actividad de forrajeo y el crecimiento de las colonias, podrían ser útiles para abordar este punto.

Complementariamente, es necesario evaluar los efectos de las modificaciones en la dieta sobre el desarrollo y la dinámica poblacional de las colonias. En *Pogonomyrmex mendozanus*, por ejemplo, se ha demostrado que una reducción en el consumo de semillas de gramíneas (la fuente primaria de carbohidratos y energía para las obreras) provoca desequilibrios nutricionales que aumentan la mortalidad de obreras y empeoran la condición corporal de los individuos reproductivos (Pol et al. 2022), lo que podría explicar la disminución del tamaño y la abundancia de colonias en ambientes pastoreados con escasa abundancia de semillas de gramíneas (Pol et al. 2017). Sería valioso investigar si *P. spininodis* enfrenta costos similares al incrementar la proporción de recursos menos preferidos en su dieta, lo que, a su vez, permitiría comprender mejor sus restricciones nutricionales y sus implicancias ecológicas, especialmente bajo condiciones de sobrepastoreo, sequías y escasez de recursos preferidos.

La observación de forrajeo grupal y reclutamiento de obreras en condiciones experimentales (oferta abundante de semillas) sugiere la existencia de un comportamiento social flexible que merece ser estudiado en mayor profundidad. Sería interesante evaluar la frecuencia, eficiencia y las condiciones ecológicas que promueven este tipo de forrajeo en escenarios naturales. Estudios futuros podrían aprovechar condiciones naturales de alta abundancia de semillas preferidas (campos sembrados o que sufrieron incendios y que presentan alta cobertura de especies herbáceas) para observar si las colonias de *P. spininodis* utilizan espontáneamente un sistema de forrajeo grupal con reclutamiento masivo de obreras.

Finalmente, la resiliencia poblacional de *P. spininodis* a largo plazo frente a disturbios como el pastoreo y las sequías representa una línea de investigación prioritaria desde

el punto de vista ecológico y de la conservación. Si bien se ha registrado una declinación considerable de sus poblaciones en los últimos años (Figura 1), aún se desconoce si podrían conducir a extinciones locales o si existen mecanismos que facilitan su persistencia y eventual recuperación (por ejemplo, reclutamiento o recolonización desde áreas menos afectadas). Esta laguna de conocimiento destaca la necesidad de desarrollar estudios ecológicos a largo plazo que ayuden a desentrañar los procesos demográficos y los mecanismos ecológicos involucrados (supervivencia, reproducción, dispersión) (e.g., Sundaram et al. 2022). Esta información permitiría detectar eventos de recuperación o colapso poblacional y proporcionaría una base sólida para el diseño de estrategias de conservación y manejo fundamentadas en evidencia científica.

En síntesis, los aspectos pendientes aquí planteados constituyen un marco sólido y prometedor para futuras investigaciones que amplíen la comprensión de la ecología trófica, las estrategias adaptativas y la dinámica poblacional de *P. spininodis*.

APÉNDICE GENERAL

Comportamiento de forrajeo

Colonia 7

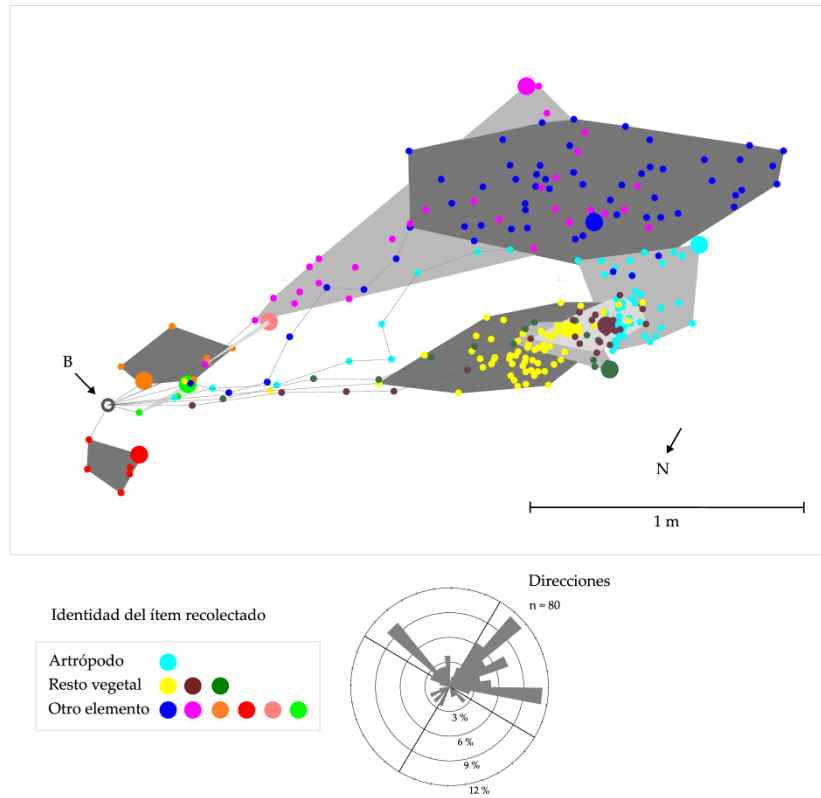


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 1

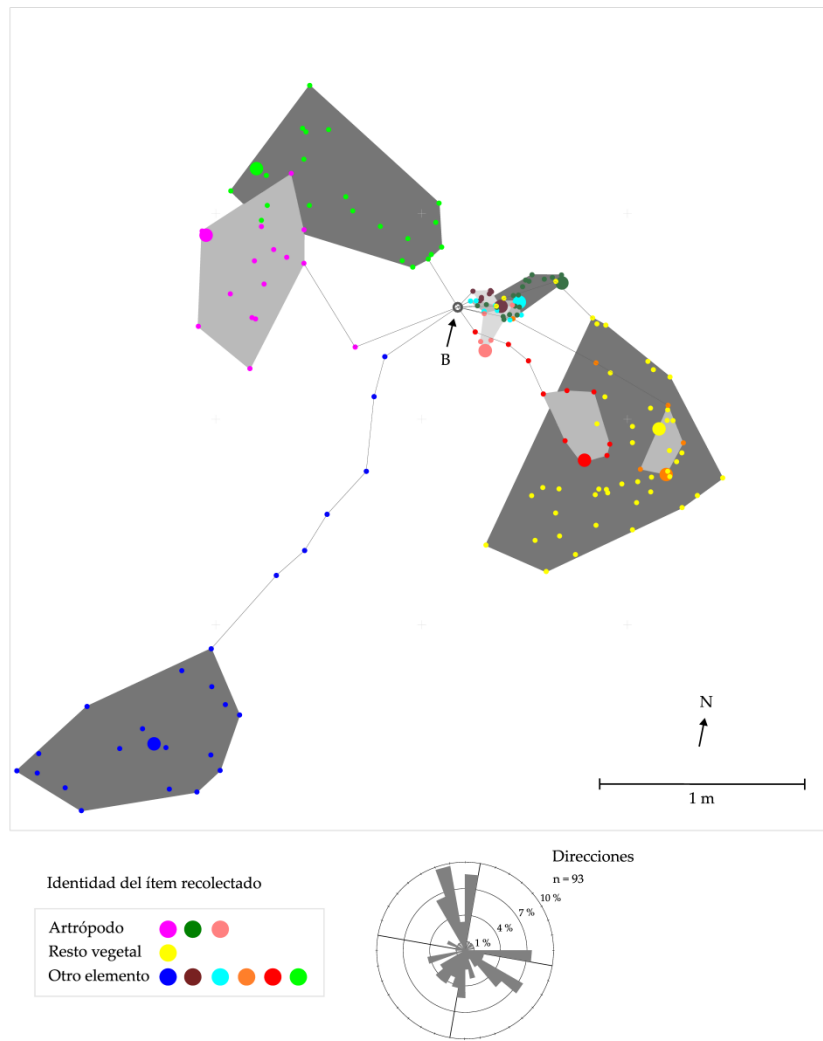


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 35

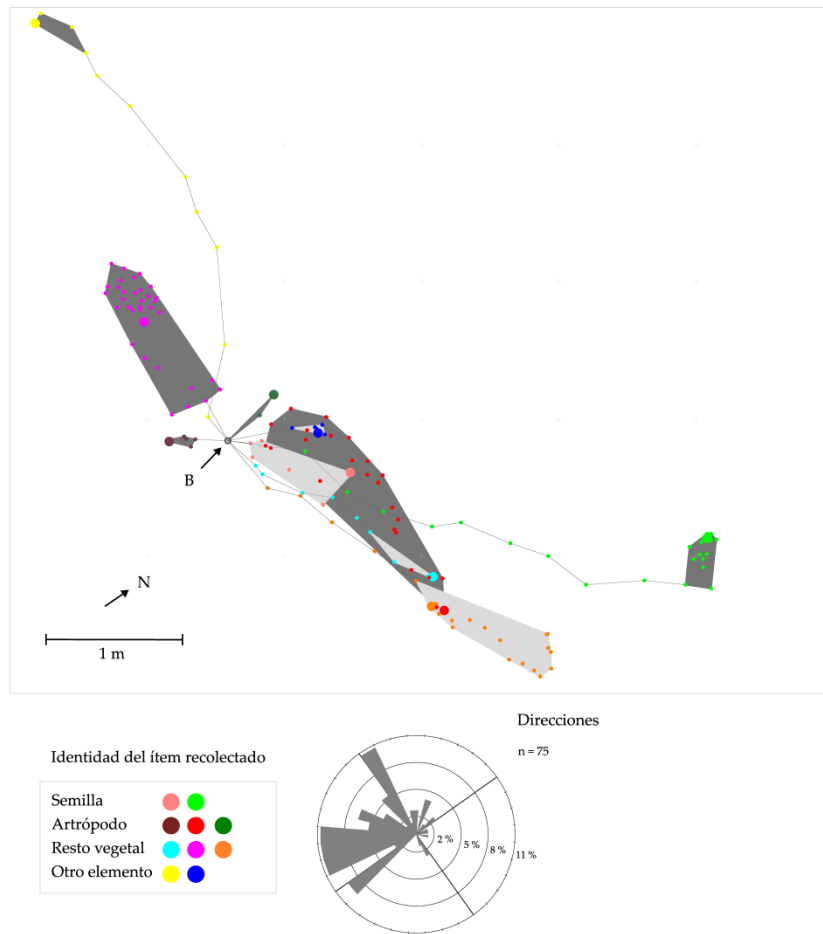


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 19

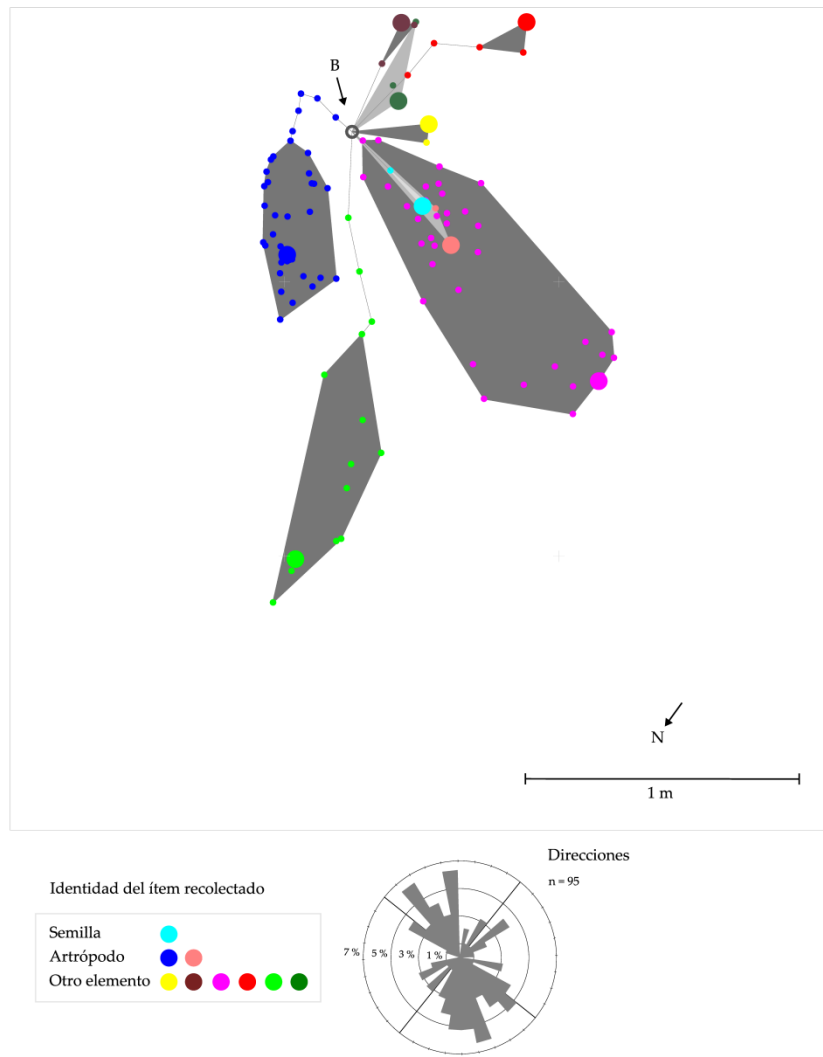


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 3

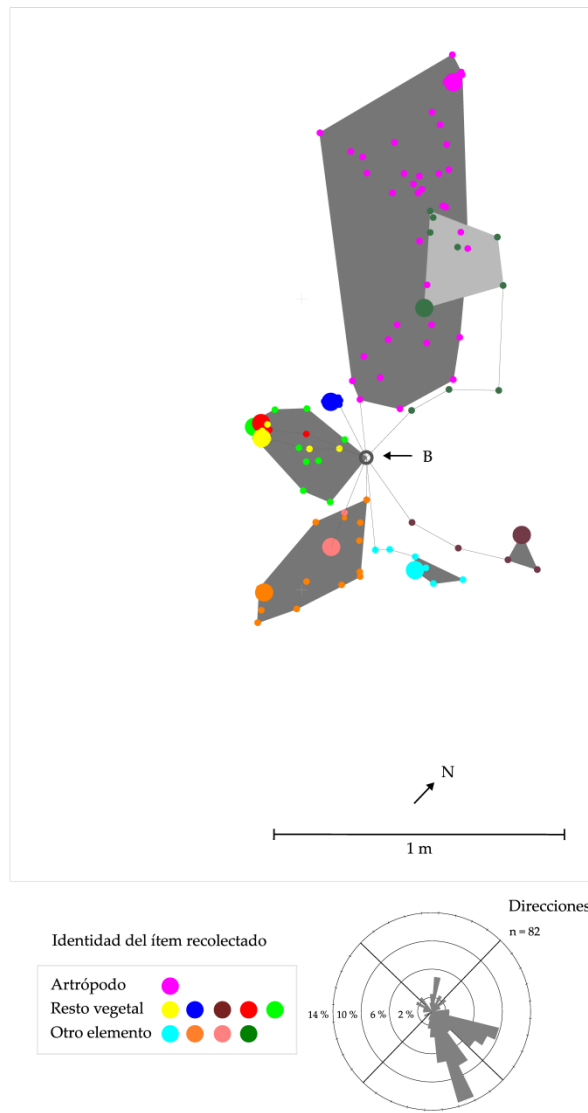


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 41

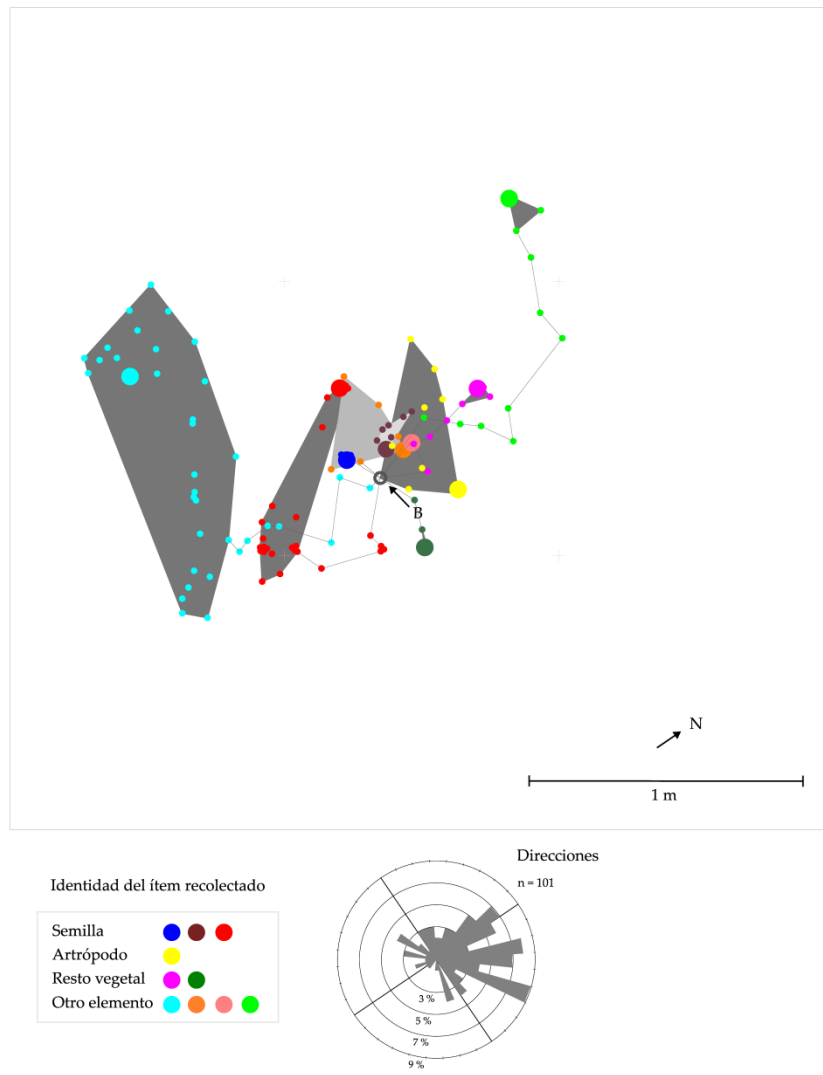


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 42

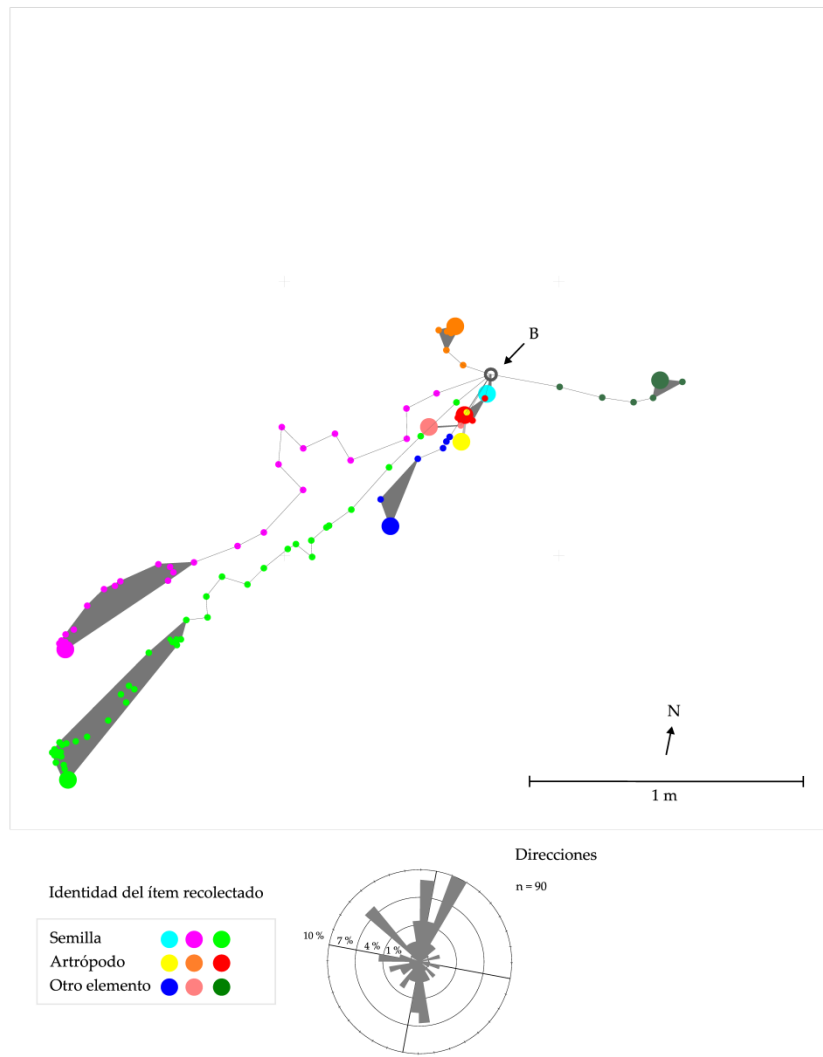


Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 44



Figura A1. Continúa en la siguiente página.

Colonia 53

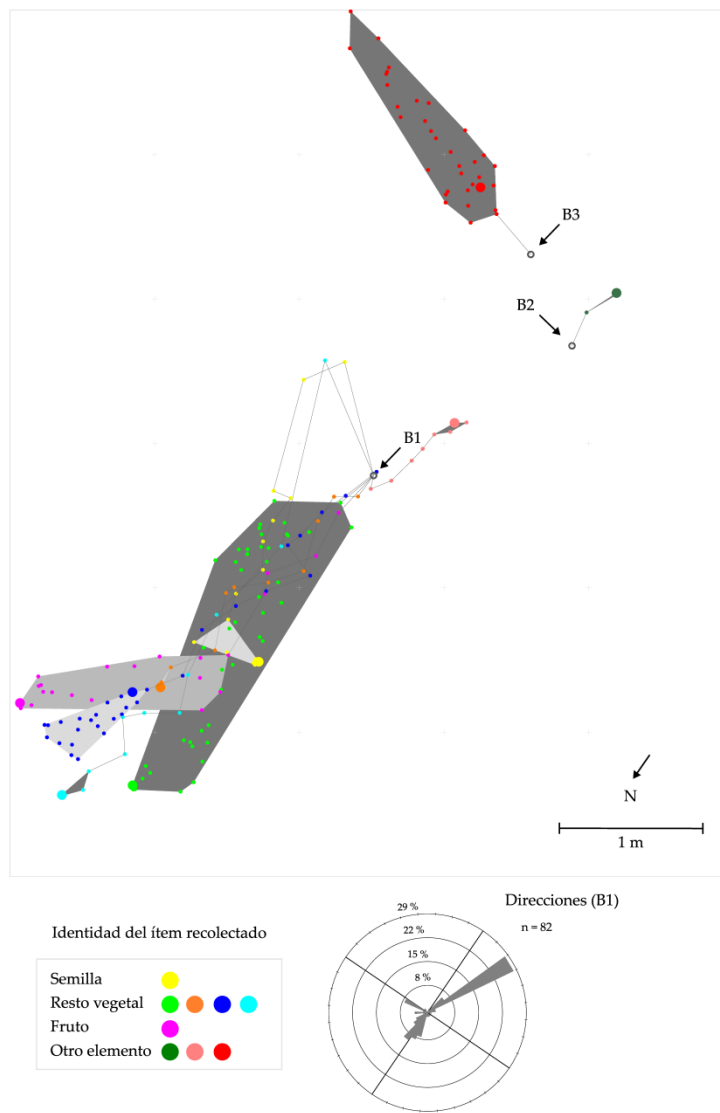


Figura A1. Mapas de las excursiones de forrajeo de 9-10 obreras de nueve colonias de *Pheidole spininodis* en el Monte central. Los puntos de colores (colocados cada ~30 segundos) y las líneas indican las trayectorias de cada obrera forrajera desde las entradas del nido (B). Los distintos colores hacen referencia a los diferentes tipos de ítems recolectados. Las áreas de búsqueda se muestran con polígonos en escalas de grises. Los puntos de mayor tamaño indican los sitios de alimentación. Los histogramas circulares muestran la distribución y frecuencias (expresadas en porcentaje) de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras. El mapa y el gráfico circular están orientados en la misma dirección (se indica el norte).

Colonia 44

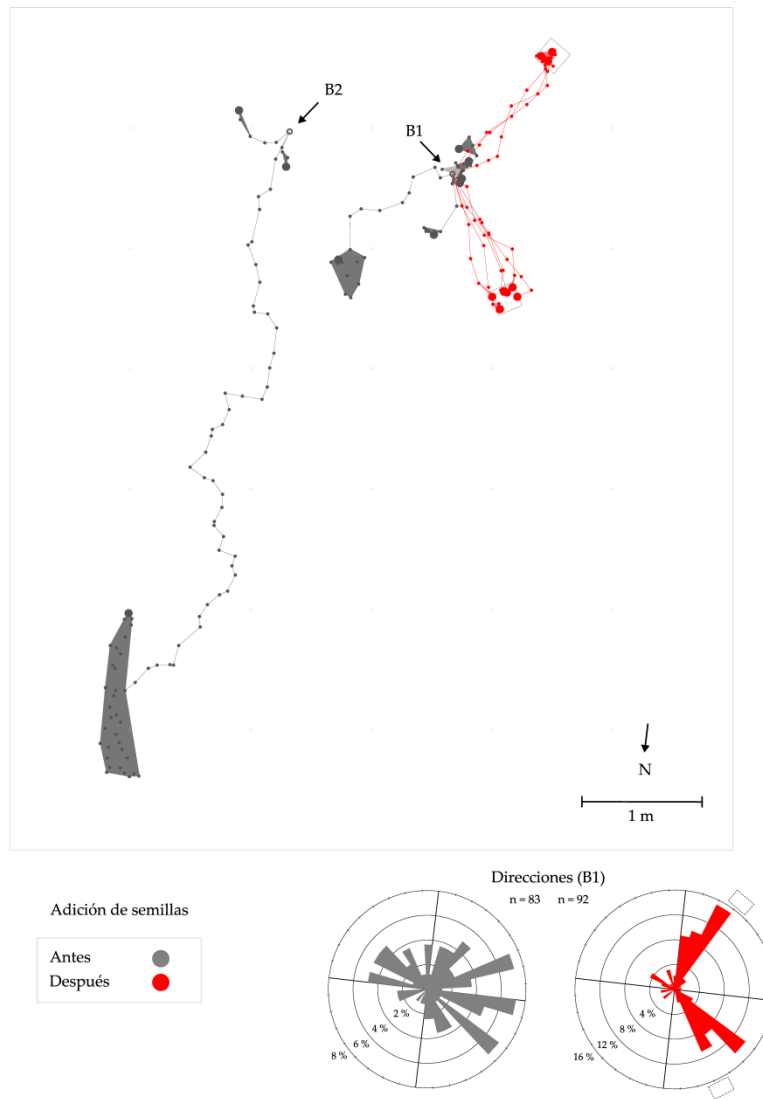


Figura A2. Continúa en la siguiente página.

Colonia 53



Figura A2. Mapas de las excursiones de forrajeo de 9-10 obreras de dos colonias de *Pheidole spininodis* antes y después de la adición experimental de semillas en el Monte central. Los puntos de colores (colocados cada ~30 segundos) y las líneas indican las trayectorias de cada obrera forrajera desde las entradas del nido (B) antes (líneas grises) y después (líneas rojas) de la adición de semillas. Las áreas de búsqueda se muestran con polígonos grises y rojos. Los puntos de mayor tamaño indican los sitios de alimentación. Los histogramas circulares muestran la distribución y frecuencias (expresadas en porcentaje) de las direcciones de salida del nido de las obreras forrajeras antes y después de la adición de semillas. La posición de los cebos de semillas se indica con rectángulos. El mapa y los gráficos circulares están orientados en la misma dirección (se indica el norte).

BIBLIOGRAFÍA

- Agostinelli C & Lund U (2022) circular: circular statistics. R package version 0.4-95.
- Andersen AN, Azcárate FM & Cowie ID (2000) Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology*, 69, 975-984.
- Anjos DV, Luna P, Borges CC, Dattilo W & Del-Claro K (2019) Structural changes over time in individual-based networks involving a harvester ant, seeds, and invertebrates. *Ecological Entomology*, 44, 753-761.
- Appleby MC (1983) The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31, 600-608.
- Aranda Rickert AM (2011) Ecología de la dispersión de semillas por hormigas en *Jatropha excisa* Griseb. (Euphorbiaceae). Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Araújo MS, Bolnick DI & Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14, 948-958.
- Arnan X, Retana J, Rodrigo A & Cerdá X (2010) Foraging behaviour of harvesting ants determines seed removal and dispersal. *Insectes Sociaux*, 57, 421-430.
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE & Harris AT (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29, 261-299.
- Assis DS, Camargo GAR, Barrios K, Tannure-Nascimento IC & Nascimento FS (2021) Neighbour colonies affect level of foraging in the generalist ant *Pheidole oxyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, 104, 71-76.
- Azcárate FM & Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux*, 50, 120-126.
- van Baaren J & Candolin U (2018) Plasticity in a changing world: behavioural responses to human perturbations. *Current Opinion in Insect Science*, 27, 21-25.
- Bakdash JZ & Marusich LR (2017) Repeated measures correlation. *Frontiers in Psychology*, 8, art456.

- Ballard JB & Pruess KP (1979) Seed selection by an ant *Pheidole bicarinata longula* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 52, 550-552.
- Baroni-Urbani C & Nielsen MG (1990) Energetics and foraging behaviour of the European seed harvesting ant *Messor capitatus*: II. Do ants optimize their harvesting? *Physiological Entomology*, 15, 449-461.
- Batschelet E (1981) Circular statistics in biology. Academic Press, Londres.
- Beckers R, Goss S, Deneubourg JL & Pasteels JM (1989) Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96, 239-256.
- Belchior C, Del-Claro K & Oliveira PS (2012) Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegeli* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 571-582.
- Benvenuti S (2007) Natural weed seed burial: effect of soil texture, rain and seed characteristics. *Seed Science Research*, 17, 211-219.
- Bernstein RA (1975) Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56, 213-219.
- Bespalova I (2020) Coordinating individual behavior in collective processes; seed choice in harvester ants (*Pogonomyrmex californicus*). Tesis doctoral, Arizona State University, Tempe.
- Bisigato AJ & Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36, 639-653.
- Blendinger PG & Ojeda RA (2001) Seed supply as a limiting factor for granivorous bird assemblages in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 26, 413-422.
- Bock CE & Bock JH (1999) Response of winter birds to drought and short-duration grazing in Southeastern Arizona. *Conservation Biology*, 13, 1117-1123.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161, 1-28.
- Börschig C, Klein AM, von Wehrden H & Krauss J (2013) Traits of butterfly communities change from habitat specialists to generalists with increasing land-use intensity. *Biological Conservation*, 160, 29-36.

el Boukhrissi A, Taheri A, Bennas N & Reyes-López JL (2023) Efficiency of foraging behavior in the ant genus *Messor* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in response to food distribution. *European Journal of Entomology*, 120, 357-365.

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

Briese DT (1982) Relationship between the seed-harvesting ants and the plant community in a semi-arid environment. Pp. 11-24 en: Buckley RC (ed) *Ant-plant interactions in Australia*. Junk Publishers, La Haya.

Briese DT & Macauley BJ (1981) Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Australian Journal of Ecology*, 6, 1-19.

Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler 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.

Brown JS & Mitchell WA (1989) Diet selection on depletable resources. *Oikos*, 54, 33-43.

Bruch C (1916) Contribución al estudio de las hormigas de la provincia de San Luis. *Revista del Museo de La Plata*, 23, 291-357.

Bucher EH (1974) Observaciones ecológicas sobre los artrópodos del bosque chaqueño de Tucumán. *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Córdoba*, 1, 35-122.

Buckley RC (1982) Ant-plant interactions: a world review. Pp. 111-141 en: Buckley RC (ed) *Ant-plant interactions in Australia*. Junk Publishers, La Haya.

Byrne MM (1994) Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica*, 26, 61-72.

Cabrera AL (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 1-42.

Candolin U & Wong BB (2012) Behavioural responses to a changing world: mechanisms and consequences. Oxford University Press, Oxford.

Carballo Morales JD, Villalobos F, Saldaña Vázquez RA & Herrera Alsina L (2024) The habitat breadth of phyllostomid bats is partially determined by their diet and could be used as a predictor of extinction risk. *Biodiversity and Conservation*, 33, 3129-3144.

- Carroll CR & Janzen DH (1973) Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 231-257.
- Charlery de la Masselière M, Facon B, Hafsi A & Duyck PF (2017) Diet breadth modulates preference-performance relationships in a phytophagous insect community. *Scientific Reports*, 7, art16934.
- Clavel J, Julliard R & Devictor V (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222-228.
- Cloyed CS, Balmer BC, Schwacke LH, Wells RS, Berens McCabe EJ, Barleycorn AA, Allen JB, Rowles TK, Smith CR, Takeshita R, Townsend FI, Tumlin MC, Zolman ES & Carmichael RH (2021) Interaction between dietary and habitat niche breadth influences cetacean vulnerability to environmental disturbance. *Ecosphere*, 12, e03759.
- Creighton WS (1966) The habits of *Pheidole ridicula* Wheeler, with remarks on habit patterns in the genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 73, 1-7.
- Crist TO & MacMahon JA (1992) Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology*, 73, 1768-1779.
- Cueto VR, Marone L & Lopez de Casenave J (2006) Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina: implications for seed-granivore interactions. *Auk*, 123, 358-367.
- Czaczkes TJ, Grüter C & Ratnieks FL (2015) Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60, 581-599.
- Davidson DW (1977a) Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 711-724.
- Davidson DW (1977b) Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58, 725-737.
- Davidson DW (1978) Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist*, 112, 523-532.
- Davison EA (1982) Seed utilization by harvester ants. Pp. 1-6 en: Buckley RC (ed) Ant-plant interactions in Australia. Junk Publishers, La Haya.
- Detrain C (1990) Field study on foraging by the polymorphic ant species, *Pheidole pallidula*. *Insectes Sociaux*, 37, 315-332.

- Dussutour A, Nicolis SC, Shephard G, Beekman M & Sumpter DJ (2009) The role of multiple pheromones in food recruitment by ants. *Journal of Experimental Biology*, 212, 2337-2348.
- Elizalde L, Arbetman M, Arnan X, Eggleton P, Leal IR, Lescano MN, Saez A, Werenkraut V & Pirk GI (2020) The ecosystem services provided by social insects: traits, management tools and knowledge gaps. *Biological Reviews*, 95, 1418-1441.
- Evans BA, Klassen JA & Gawlik DE (2022) Dietary flexibility of Wood Storks in response to human-induced rapid environmental change. *Urban Ecosystems*, 25, 705-718.
- 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.
- Fewell JH (1988) Energetic and time costs of foraging in harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22, 401-408.
- Flanagan TP, Letendre K, Burnside WR, Fricke GM & Moses ME (2012) Quantifying the effect of colony size and food distribution on harvester ant foraging. *PloS One*, 7, e39427.
- Forrest JRK (2015) Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos*, 124, 4-13.
- Fowler HG (1979) Notes on the ecology of *Pheidole oxyops* Forel in Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 26, 305-308.
- Fox J & Weisberg S (2019) An R companion to applied regression. Tercera edición. Sage, Thousand Oaks.
- Freeland WJ & Janzen DH (1974) Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist*, 108, 269-289.
- Friedman DA, Greene MJ & Gordon DM (2019) The physiology of forager hydration and variation among harvester ant (*Pogonomyrmex barbatus*) colonies in collective foraging behavior. *Scientific Reports*, 9, art5126.
- García-Meza D & Martorell C (2022) Drivers of seed preferences and dispersal by granivorous ants in a semiarid grassland. *Insectes Sociaux*, 69, 325-333.
- Gomes IJMT, Santiago DF, Campos RI & Vasconcelos HL (2019) Why do *Pheidole oxyops* (Forel, 1908) ants place feathers around their nests? *Ecological Entomology*, 44, 451-456.

- 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.
- Gordon DM (2021) Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. *Annals of the Entomological Society of America*, 114, 541-546.
- Gordon DM, Steiner E, Das B & Walker NS (2023) Harvester ant colonies differ in collective behavioural plasticity to regulate water loss. *Royal Society Open Science*, 10, art230726.
- Gordon SA (1980) Analysis of twelve Sonoran Desert seed species preferred by the desert harvester ant. *Madroño*, 27, 68-78.
- Grasso DA, Mori A & Le Moli F (1998) Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 45, 85-96.
- Grasso DA, Mori A & Le Moli F (1999) Recruitment and trail communication in two species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Italian Journal of Zoology*, 66, 373-378.
- Greene MJ, Pinter-Wollman N & Gordon DM (2013) Interactions with combined chemical cues inform harvester ant foragers' decisions to leave the nest in search of food. *PloS One*, 8, e52219.
- Gross CL, Whalen MA & Andrew MH (1991) Seed selection and removal by ants in a tropical savanna woodland in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 99-112.
- Grossklaus MR, Pilliod DS, Caughlin TT & Robertson IC (2024) Spatial patterns of seed removal by harvester ants in a seed tray experiment. *Environmental Entomology*, 53, 908-920.
- 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.
- Hahn M & Maschwitz U (1985) Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia*, 68, 45-51.
- Hanisch PE, Hanisch ER, Blanco V, Tubaro PL & Suarez AV (2023) Spatial fidelity and uniform exploration in the foraging behaviour of a giant predatory ant. *Animal Behaviour*, 203, 63-73.
- Hansen SR (1978) Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an Upper Sonoran grassland community. *Oecologia*, 35, 109-117.

- Harrison XA (2015) A comparison of observation-level random effect and beta-binomial models for modelling overdispersion in binomial data in ecology & evolution. *PeerJ*, 3, e1114.
- Hartig F (2022) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multilevel/mixed) regression models. R package version 0.4.5.
- Heinrich B (1975) Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 139-170.
- Heller R (1980) On optimal diet in a patchy environment. *Theoretical Population Biology*, 17, 201-214.
- Heredia A & Detrain C (2005) Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes*, 70, 289-300.
- Hölldobler B (1976) Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3-44.
- Hölldobler B & Möglich M (1980) The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 27, 237-264.
- Hölldobler B, Morgan ED, Oldham NJ & Liebig J (2001) Recruitment pheromone in the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. *Journal of Insect Physiology*, 47, 369-374.
- Hölldobler B & Wilson EO (1970) Recruitment trails in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche*, 77, 385-399.
- Hölldobler B & Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, Cambridge.
- 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.
- Hsieh TC, Ma KH & Chao A (2022) iNEXT: Interpolation and extrapolation for species diversity. R package version 3.0.0.
- Hyder PW, Fredrickson EL, Estell RE, Tellez M & Gibbens RP (2002) Distribution and concentration of total phenolics, condensed tannins, and nordihydroguaiaretic acid (NDGA) in creosotebush (*Larrea tridentata*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 30, 905-912.
- IPCC (2021) Climate Change 2021: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

- Janicki J, Narula N, Ziegler M, Guénard B & Economo EP (2016) Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics*, 32, 185-193.
- Jeanson R (2019) Within-individual behavioural variability and division of labour in social insects. *Journal of Experimental Biology*, 222, art190868.
- Jennrich RI & Turner FB (1969) Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, 22, 227-237.
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61, 65-71.
- Johnson RA (1991) Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, 72, 1408-1419.
- Johnson RA (2000) Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America: an overview of ecology and biogeography. *Sociobiology*, 36, 89-122.
- Johnson RA, Rissing SW & Killeen PR (1994) Differential learning and memory by co-occurring ant species. *Insectes Sociaux*, 41, 165-177.
- Jones A (2000) Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems; a quantitative review. *Western North American Naturalist*, 60, 155-164.
- Jørgensen HB & Toft S (1997) Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecological Entomology*, 22, 7-15.
- Judd TM (2005) The effects of water, season, and colony composition on foraging preferences of *Pheidole ceres* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 18, 781-803.
- Kaspari M (1996) Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, 105, 397-404.
- 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: Allesio Leck M, Parker VT & Simpson RL (eds) Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego.

- Kolay S, Boulay R & d’Ettorre P (2020) Regulation of ant foraging: a review of the role of information use and personality. *Frontiers in Psychology*, 11, art519119.
- Kriska G, Csabai Z, Boda P, Malik P & Horváth G (2006) Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1667-1671.
- Kriska G, Horvath G & Andrikovics S (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology*, 201, 2273-2286.
- Kusnezov N (1951) El género *Pheidole* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 12, 5-88.
- Labraga JC & Villalba R (2009) Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments*, 73, 154-163.
- Landler L, Ruxton GD & Malkemper EP (2018) Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, art128.
- Landler L, Ruxton GD & Malkemper EP (2019) The Hermans-Rasson test as a powerful alternative to the Rayleigh test for circular statistics in biology. *BMC Ecology*, 19, art30.
- Landler L, Ruxton GD & Malkemper EP (2020) Grouped circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74, art100.
- Landler L, Ruxton GD & Malkemper EP (2021) Advice on comparing two independent samples of circular data in biology. *Scientific Reports*, 11, art20337.
- Lehmann D, Mfunne JKE, Gewers E, Cloete J, Brain C & Voigt CC (2013) Dietary plasticity of generalist and specialist ungulates in the Namibian Desert: a stable isotopes approach. *PLoS One*, 8, e72190.
- Leiva D, Solanas A, de Vries H & Kenny DA (2010) DyaDA: an R package for dyadic data analysis. Pp. 162-165 en: Spink AJ, Grieco F, Krips OE, Loijens LWS, Noldus LPJJ & Zimmerman PH (eds) *Proceedings of Measuring Behavior 2010. 7th International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research*. Noldus Information Technology, Wageningen.
- Leiva D & de Vries H (2022) steepness: testing steepness of dominance hierarchies. R package version 0.3-0.

- Lenth R (2022) emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.8.2.
- Lima DF, Mello JH, Lopes IT, Forzza RC, Goldenberg R & Freitas L (2021) Phenological responses to climate change based on a hundred years of herbarium collections of tropical Melastomataceae. *PLoS One*, 16, e0251360.
- Lima Vieira ME, Chameron S & Châline N (2024) The ethology of foraging in ants: revisiting Tinbergen's four questions. *Frontiers in Ethology*, 3, 1341120.
- Lopez de Casenave J (2001) Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Lopez de Casenave J, Cueto VR & Marone L (1998) Granivory in the Monte desert: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 197-204.
- Luna P & Dáttilo W (2018) A new protocol using artificial seeds to evaluate dietary preferences of harvester ants in semi-arid environments. *Sociobiology*, 65, 149-154.
- Luna P, García-Chávez JH & Dáttilo W (2018) Complex foraging ecology of the red harvester ant and its effect on the soil seed bank. *Acta Oecologica*, 86, 57-65.
- Luna P, García-Chávez JH, Izzo T, Sosa VJ, Del-Claro K & Dáttilo W (2021) Neutral and niche-based factors simultaneously drive seed and invertebrate removal by red harvester ants. *Ecological Entomology*, 46, 816-826.
- 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.
- Maestre FT, Eldridge DJ, Soliveres S, Kéfi S, Delgado-Baquerizo M, Bowker MA, García-Palacios P, Gaitán J, Gallardo A, Lázaro R & Berdugo M (2016) Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 215-237.
- Mangione AM, Dearing D & Karasov W (2001) Detoxification in relation to toxin tolerance in desert woodrats eating creosote bush. *Journal of Chemical Ecology*, 27, 2559-2578.
- Marone L (1991) Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte Desert, Argentina. *Ecología Austral*, 1, 77-86.

- 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, Milesi FA & Lopez de Casenave J (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1809-1816.
- Marone L & Horno ME (1997) Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments*, 36, 661-670.
- Marone L, Horno ME & González del Solar R (2000a) Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology*, 88, 1-11.
- Marone L, Lopez de Casenave J & Cueto VR (2000b) 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 (1998) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology*, 137, 143-150.
- Marsh AC (1987) The foraging ecology of two Namib Desert harvester ant species. *African Zoology*, 22, 130-136.
- Martyn TE, Kwapich CL, Kline A & Gornish ES (2023) Granivorous ants prefer small and unprotected seeds—implications for restoration in arid ecosystems. *Restoration Ecology*, 31, art13759.
- Masuko K (2023) Temporal and spatial patterns of foraging in two syntopic ant species, *Manica yessensis* and *Formica lemni*, on Mount Fuji, Japan. *Entomological Science*, 26, e12562.
- McIver JD (1991) Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insectes Sociaux*, 38, 129-137.

Medina AI, Mangione AM & García M (2012) Exposure to creosote bush phenolic resin causes avoidance in the leafcutting ant *Acromyrmex lobicornis* (Formicidae: Attini). *Revista Chilena de Historia Natural*, 85, 209-218.

Mehlhop P & Scott NJ (1983) Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology*, 8, 69-85.

Merkle T, Knaden M & Wehner R (2006) Uncertainty about nest position influences systematic search strategies in desert ants. *Journal of Experimental Biology*, 209, 3545-3549.

Mertl AL, Sorenson MD & Traniello JFA (2010) Community-level interactions and functional ecology of major workers in the hyperdiverse ground-foraging *Pheidole* (Hymenoptera, Formicidae) of Amazonian Ecuador. *Insectes Sociaux*, 57, 441-452.

Milesi FA & Lopez de Casenave J (2004) Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology*, 29, 558-567.

Miretti MF (2022) Respuestas de las hormigas granívoras al pastoreo en el desierto del Monte: patrones y mecanismos a distintas escalas. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

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.

Miretti MF, Pol RG, Vullo L, Cao AL, Marone L & Lopez de Casenave J (2024) Diet flexibility in three harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): effects of grazing and natural variations in the availability of seeds. *Canadian Journal of Zoology*, 102, 367-379.

Mull JF & MacMahon JA (1996) Factors determining the spatial variability of seed densities in a shrub-steppe ecosystem: the role of harvester ants. *Journal of Arid Environments*, 32, 181-192.

Mull JF & MacMahon JA (1997) Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *American Midland Naturalist*, 138, 1-13.

Nanni AS, Piquer-Rodríguez M, Rodríguez D, Nuñez-Regueiro M, Periago ME, Aguiar S, Ballari SA, Blundo C, Derlindati E, Di Blanco Y, Eljall A, Grau RH, Herrera L, Huertas Herrera A, Izquierdo AE, Lescano J, Macchi L, Mazzini F, Milkovic M, Montti L, Paviolo A, Pereyra M, Quintana RD, Quiroga V, Renison D, Santos Beade M, Schaaf

A & Gasparri NI (2020) Presiones sobre la conservación asociadas al uso de la tierra en las ecorregiones terrestres de la Argentina. *Ecología Austral*, 30, 304-320.

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila ME & Vulinec K (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137, 1-19.

Nobua Behrmann BE (2014) Interacciones tróficas entre dos especies simpátricas de hormigas cortadoras y el ensamble de plantas en el Monte central. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Nobua-Behrmann BE, Lopez de Casenave J, Milesi FA & Farji-Brener A (2017) Coexisting in harsh environments: temperature-based foraging patterns of two desert leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Myrmecological News*, 25, 41-49.

O'Connor TG (1994) Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. *Journal of Applied Ecology*, 31, 155-171.

O'Connor TG & Pickett GA (1992) The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 29, 247-260.

Oliver TH & Morecroft MD (2014) Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 5, 317-335.

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.

Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I, Maturo HM, Aragón R, Campanello PI, Prado D, Oesterheld M & León RJC (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40-63.

Pearson DE, Icasatti NS, Hierro JL & Bird BJ (2014) Are local filters blind to provenance? Ant seed predation suppresses exotic plants more than natives. *PLoS One*, 9, e103824.

Penn HJ & Crist TO (2018) From dispersal to predation: a global synthesis of ant-seed interactions. *Ecology and Evolution*, 8, 9122-9138.

Piñero FS, Tinaut A, Aguirre-Segura A, Miñano J, Lencina JL, Ortiz-Sánchez FJ & Pérez-López FJ (2011) Terrestrial arthropod fauna of arid areas of SE Spain: diversity, biogeography, and conservation. *Journal of Arid Environments*, 75, 1321-1332.

- 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, 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.
- 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.
- Plowes NJ, Johnson RA & Hölldobler B (2013) Foraging behavior in the ant genus *Messor* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Myrmecological News*, 18, 33-49.
- Pol RG, Lázaro-González A, Rodrigo A & Arnan X (2023) Similar seed preferences explain trophic ecology of functionally distinct, but co-occurring and closely related harvester ants. *Oecologia*, 203, 407-420.
- 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*, 26, 583-592.
- 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.
- Prather CM, Pelini SL, Laws A, Rivest E, Woltz M, Bloch CP, Del Toro I, Ho CK, Kominoski J, Newbold TAS, Parsons S & Joern A (2013) Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*, 88, 327-348.
- Provenza FD, Villalba JJ, Dziba LE, Atwood SB & Banner RE (2003) Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research*, 49, 257-274.
- Pulliam HR & Brand MR (1975) The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology*, 56, 1158-1166.
- Pyke GH, Pulliam HR & Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52, 137-154.
- 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.
- R Core Team (2022) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena.
- Reichman OJ (1984) Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography*, 11, 1-11.
- Retana J & Cerdá X (1994) Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. *Oikos*, 71, 261-266.
- Retana J, Cerdá X & Espadaler X (1992) Coexistence of two sympatric ant species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, 17, 29-40.
- Ríos JM, Mangione AM & 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.
- Rissing SW (1988) Dietary similarity and foraging range of two seed-harvester ants during resource fluctuations. *Oecologia*, 75, 362-366.

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.

Robinson EJ (2014) Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinion in Insect Science*, 5, 37-43.

Röschard J & Roces F (2002) The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia*, 131, 319-324.

Sagarío 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.

Sánchez-Bayo F & Wyckhuys KA (2019) Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8-27.

Sánchez-Bayo F & Wyckhuys KA (2021) Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomology*, 60, 9-26.

Sanders NJ & Gordon DM (2004) The interactive effects of climate, life history, and interspecific neighbours on mortality in a population of seed harvester ants. *Ecological Entomology*, 29, 632-637.

Saska P (2008) Effect of diet on the fecundity of three carabid beetles. *Physiological Entomology*, 33, 188-192.

Schafer RJ, Holmes S & Gordon DM (2006) Forager activation and food availability in harvester ants. *Animal Behaviour*, 71, 815-822.

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.

Schöning C, Espadaler X, Hensen I & Roces F (2004) Seed predation of the tussock-grass *Stipa tenacissima* L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern Spain: the adaptive value of trypanocarpus. *Journal of Arid Environments*, 56, 43-61.

Sells SN, Bassing SB, Barker KJ, Forshee SC, Keever AC, Goerz JW & Mitchell MS (2018) Increased scientific rigor will improve reliability of research and effectiveness of management. *Journal of Wildlife Management*, 82, 485-494.

Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379-423.

- 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 MCO & 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.
- Singer MS, Bernays EA & Carriere Y (2002) The interplay between nutrient balancing and toxin dilution in foraging by a generalist insect herbivore. *Animal Behaviour*, 64, 629-643.
- Soares H Jr & Oliveira PS (2021) Foraging and spatial ecology of a polydomous carpenter ant, *Camponotus leydigi* (Hymenoptera: Formicidae), in tropical Cerrado savanna: a natural history account. *Environmental Entomology*, 50, 19-27.
- Stephens DW & Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton.
- Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A & Kigel J (2003) Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science*, 14, 375-386.
- Sundaram M, Steiner E & Gordon DM (2022) Rainfall, neighbors, and foraging: the dynamics of a population of red harvester ant colonies 1988–2019. *Ecological Monographs*, 92, e1503.
- Swihart RK, Gehring TM, Kolozsvary MB & Nupp TE (2003) Responses of ‘resistant’ vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 9, 1-18.
- Taber SW (1998) The world of the harvester ant. A&M University Press, College Station.
- Tevis L (1958) Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology*, 39, 695-704.
- Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34, 191-210.
- Traniello JFA, Fujita MS & Bowen RV (1984) Ant foraging behavior: ambient temperature influences prey selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15, 65-68.

- Tuomainen U & Candolin U (2011) Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews*, 86, 640-657.
- Vidal MC, Silva AK & Sendoya SF (2019) Foraging preferences of ants on a heterogeneous Brazilian sandy shore habitat. *Ecological Entomology*, 44, 283-286.
- 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 H (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55, 827-843.
- de Vries H, Stevens JMG & Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71, 585-592.
- 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.
- Wang Y, Ma Y, Zhou DS, Gao SX, Zhao XC, Tang QB, Wang CZ & van Loon JJA (2017) Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: experiments with two closely related *Helicoverpa* species. *Scientific Reports*, 7, art17876.
- Warburg I, Whitford WG & Steinberger Y (2017) Colony size and foraging strategies in desert seed harvester ants. *Journal of Arid Environments*, 145, 18-23.
- Wehner R, Meier C & Zollikofer C (2004) The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecological Entomology*, 29, 240-250.
- Weier JA & Feener DH (1995) Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex*: are energy costs important? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 291-300.
- Whitford WG (1976) Foraging behavior of Chihuahuan Desert harvester ants. *American Midland Naturalist*, 95, 455-458.
- Whitford WG (1978) Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology*, 59, 185-189.
- Whitford WG, Depree DJ, Hamilton P & Ettershank G (1981) Foraging ecology of seed-harvesting ants, *Pheidole* spp. in a Chihuahuan desert ecosystem. *American Midland Naturalist*, 105, 159-167.

Whitford WG & Jackson E (2007) Seed harvester ants (*Pogonomyrmex rugosus*) as 'pulse' predators. *Journal of Arid Environments*, 70, 549-552.

Whitford WG & Steinberger Y (2009) Harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) discriminate among artificial seeds with different protein contents. *Sociobiology*, 53, 549-558.

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.

Willott SJ, Compton SG & Incoll LD (2000) Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia*, 125, 35-44.

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

Wolf H & Wehner R (2005) Desert ants compensate for navigation uncertainty. *Journal of Experimental Biology*, 208, 4223-4230.

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

Yip SJ & Dickman CR (2023) Foraging and food selection in a desert rodent: diet shifts of the sandy inland mouse between population booms and busts. *Animals*, 13, art1702.

Young LI & Schlesinger CA (2018) Zebra Finches forage on seed from invasive Buffel Grass, but prefer seed from two common native grasses. *Emu-Austral Ornithology*, 118, 344-352.