



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

Ecología espacial y asociaciones con el hábitat de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* en el Monte central

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

Lic. Ana Laura Cao

Director de tesis: Dr. Javier Lopez de Casenave

Director adjunto: Dr. Rodrigo Pol

Consejera de estudios: Dra. Viviana Alder

Lugar de trabajo: Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de
Desierto (Ecodes)

Buenos Aires, 2025

Ecología espacial y asociaciones con el hábitat de la hormiga granívora especialista *Pheidole spininodis* en el Monte central

Resumen

La estructura del hábitat puede determinar la abundancia, distribución y el uso del espacio de las hormigas en los desiertos. En esta tesis se estudió la ecología espacial y las asociaciones con el hábitat de la hormiga granívora *Pheidole spininodis* en el Monte central. Se analizaron los patrones de abundancia y disposición espacial de las colonias en distintos ambientes, considerando las variaciones temporales y distintas perturbaciones antrópicas. Además, se analizó el uso y la selección de hábitat de nidificación y de alimentación a diferentes escalas espaciales. A escala de paisaje, se detectaron diferencias marcadas en la abundancia de colonias según el tipo de ambiente y el nivel de perturbación. La densidad de colonias fue alta en los caminos rurales, intermedia en algarrobales con pastoreo y prácticamente nula en los medanales. Estos resultados sugieren que ciertos disturbios, como los generados por los caminos, pueden favorecer la fundación de colonias, mientras que otros, como el pastoreo continuo o las sequías prolongadas, reducen la disponibilidad de recursos y limitan sus poblaciones. Las colonias mostraron una distribución agregada a lo largo de los caminos en años con alta densidad, pero este patrón se perdió en años secos, posiblemente por una pérdida densodependiente de colonias. A escala local, *P. spininodis* seleccionó sitios abiertos, con alta proporción de suelo desnudo y escasa cobertura vegetal leñosa para nidificar. Este patrón, que se mantuvo a escala de micro y mesohábitat, no implicó una asociación con la cobertura de gramíneas. De forma similar, las obreras seleccionaron sitios abiertos, con alta proporción de suelo desnudo y baja cobertura leñosa para buscar alimento, lo que sugiere que la selección de sitios de alimentación está determinada por los sitios de nidificación. Aunque se esperaba una asociación positiva con la cobertura de gramíneas, esta no se registró, posiblemente debido a la drástica reducción de los pastos durante la sequía. En conjunto, los resultados de este estudio muestran cómo *P. spininodis* selecciona su hábitat y responde a distintas perturbaciones ambientales. A su vez, resaltan la importancia de integrar distintas escalas espaciales y temporales para comprender las respuestas poblacionales a disturbios ambientales en un contexto de cambio global.

Palabras claves: hormigas, granivoría, desierto del Monte, abundancia, disposición espacial, hábitat de nidificación, hábitat de alimentación, *Pheidole spininodis*

Spatial ecology and habitat associations of the specialist granivorous ant *Pheidole spininodis* in the Monte central

Abstract

Habitat structure can shape the abundance, distribution, and space use of ants in desert environments. This thesis investigated the spatial ecology and habitat associations of the granivorous ant *Pheidole spininodis* in the central Monte Desert. The study analyzed the abundance and spatial distribution of colonies across different environments, considering temporal variation and anthropogenic disturbances. It also examined the use and selection of nesting and foraging habitat at multiple spatial scales. At the landscape scale, colony abundance varied markedly depending on habitat type and disturbance level. Colony density was highest along rural roads, intermediate in grazed open woodlands, and nearly absent in sand dunes. These results suggest that certain disturbances, such as those associated with roads, may facilitate colony establishment, while others, such as continuous grazing or prolonged droughts, reduce resource availability and constrain populations. Colonies exhibited aggregated spatial patterns along roads in years of high density, but this pattern was lost in dry years, possibly due to density-dependent colony loss. At the local scale, *P. spininodis* consistently selected open sites with high bare soil and low woody cover for nesting. This pattern was consistent at both the microhabitat and mesohabitat scales and was not associated with grass cover. Similarly, foraging workers selected open areas with a high proportion of bare soil and low woody cover, suggesting that the selection of foraging sites is largely determined by the location of the nest. Although a positive association with grasses was initially expected, it was not observed, likely due to the sharp decline in grass cover during drought conditions. Together, these findings show how *P. spininodis* selects its habitat and responds to environmental disturbances. They also underscore the importance of integrating multiple spatial and temporal scales to understand population responses to environmental change under scenarios of global change.

Keywords: ants, granivory, Monte Desert, abundance, spatial distribution, nesting habitat, foraging habitat, *Pheidole spininodis*

Agradecimientos

Me gustaría empezar agradeciendo a las personas que hicieron posible esta tesis. Quiero agradecer a mis directores, Javier y Rodrigo. Gracias a ambos por todo lo que me han enseñado en estos años, por darme apoyo, confianza y libertad según necesitase. Terminar esta tesis fue posible solo gracias a su compromiso y ayuda constante. Gracias Javier por la compañía diaria, los consejos, las charlas y los mates en el 53, ir a la Facultad siempre fue más divertido y ameno gracias a vos. Gracias Rodrigo por los consejos y por el cariño de siempre, especialmente también agradezco por alentarnos y ayudarnos en el trabajo de campo. Gracias también a Fer Milesi, gracias por tu eterna paciencia, por enseñarme, por compartir todos tus saberes y por entusiasmarme conmigo con todo eso de la estadística, ciencia abierta y otros. Gracias a Lu Vullo, me hubiera rendido hace rato si no fuera por vos. Fuiste quién me dio fuerzas y ayuda siempre, fielmente, en la tesis, en el desierto, en cada momento del doctorado, gracias. Gracias también a Flor Miretti y a Caro Paris por su aliento y compañerismo en esta etapa.

Gracias a CONICET por otorgarme la beca que hizo posible este trabajo. Gracias a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, por ser otra vez mi segundo hogar y permitirme hacer el doctorado ahí. Gracias a la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y especialmente a los guardaparques que nos recibieron con cariño y nos ayudaron siempre.

Gracias a Patricia Fernández, Norma Gorosito y a Pablo Schilman por su compromiso y dedicación al revisar esta tesis. Hicieron que el último tramo del doctorado fuera más ameno y formativo. Gracias también a Vivi Alder, por su compañía y apoyo durante todo el doctorado.

Gracias a mis amigos de la Facultad, a los que estuvieron en estos años y más aún a los que todavía están. Gracias por el apoyo y la paciencia. Gracias a mis amigos de la iglesia, que siempre me alentaron, acompañaron y se interesaron por mis hormigas. Gracias a Almi por seguir ahí acompañándome en cada logro, por tantos años de amistad.

Gracias a mi familia, especialmente a mi hermana Fer y a mi abuela Marta. Gracias por siempre preocuparse por mí y estar listas para ayudarme cuando lo necesité. Gracias a mis papás, Alejandra y José. Son los que estuvieron a mi lado cada día de este doctorado, compartiendo mis alegrías, acompañando, dándome fuerzas y alentando en los momentos difíciles. Son todo para mí y me alegra poder compartir este logro con ustedes. Por último, gloria a Dios.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Agradecimientos	3
Índice	4
 Capítulo 1. Introducción general, área de estudio y estructura de la tesis.....	 5
Introducción general.....	6
Sistema de estudio.	11
Objetivos y estructura de la tesis.	21
Bibliografía.	23
 Capítulo 2. Influencia del hábitat sobre la abundancia y la distribución espacial de <i>Pheidole spininodis</i>	 31
Introducción.....	32
Métodos.....	34
Resultados	38
Discusión.....	43
Bibliografía.	45
 Capítulo 3. Uso y selección de hábitat de nidificación de <i>Pheidole spininodis</i>.....	 52
Introducción.....	53
Métodos.....	54
Resultados	59
Discusión.....	71
Bibliografía.	73
 Capítulo 4. Uso y selección de microhábitat de alimentación de <i>Pheidole spininodis</i>...	 77
Introducción.....	78
Métodos.....	80
Resultados	83
Discusión.....	89
Bibliografía.	92
 Capítulo 5. Discusión general	 96
Síntesis de resultados.....	97
Perspectivas para estudios futuros.....	102
Bibliografía.	103

CAPÍTULO 1

Introducción general, área de estudio y estructura de la tesis

CAPÍTULO 1

Introducción general, área de estudio y estructura de la tesis

Introducción general

Hábitat, uso del espacio y escalas espaciales

El estudio del hábitat y del uso del espacio es central para comprender la distribución y la abundancia de las especies, ya que características específicas del hábitat pueden actuar como filtros ambientales que determinan qué especies integran una comunidad (Morin 2011). Algunos elementos del hábitat (e.g., la cobertura vegetal, el tipo de sustrato, la disponibilidad de refugios o la heterogeneidad estructural) pueden ser indispensables para la supervivencia de los organismos y constituir recursos limitantes que condicionan su densidad poblacional (Chase 2002, Ríos-Casanova et al. 2006, Cueto et al. 2008, Veech 2021). La asociación de los organismos con ciertas variables ambientales influye sobre procesos ecológicos y evolutivos, así como sobre la capacidad de respuesta de las especies frente a disturbios o cambios ambientales rápidos inducidos por la actividad humana (Sih et al. 2010, Veech 2021), lo que a su vez tiene implicancias relevantes para planificar acciones de conservación y manejo (Wong y Candolin 2015).

El concepto de hábitat fue modificándose a lo largo del tiempo, desde su uso como la simple localización geográfica de las especies hasta las definiciones más actuales que lo consideran el conjunto de variables físicas (excluidos los recursos alimentarios, el clima y las interacciones biológicas) asociadas de forma no aleatoria a la presencia de una especie y el espacio en el que se dan estas variables (Veech 2021). Los organismos no solo ocupan pasivamente un hábitat, sino que toman decisiones de selección. En este sentido, es fundamental distinguir entre el uso del espacio y la selección de hábitat. El uso del espacio describe las características de los sitios en los que un organismo desarrolla sus actividades, sin considerar la disponibilidad relativa de esos sitios en el ambiente. En cambio, la selección de hábitat implica un uso diferencial de los sitios, no proporcional a su disponibilidad ambiental, reflejando preferencias activas basadas en la calidad de los recursos o las condiciones ambientales de esos sitios (Johnson 1980, Milesi et al. 2008, Dyson et al. 2019, Sagario y Cueto 2021). En consecuencia, la selección de hábitat puede entenderse como una respuesta a gradientes ambientales detectados mediante claves sensoriales, las cuales permiten a los organismos elegir entre distintas alternativas y constituye un componente fundamental del comportamiento de las especies.

Los animales pueden seleccionar ciertos hábitats por diferentes motivos, como evitar el estrés físico, obtener recursos alimentarios y evitar competidores o depredadores (Morin 2011). Una de las principales claves ambientales que utilizan los organismos para seleccionar su hábitat está asociada con la estructura del ambiente, en particular la vegetación o las características del sustrato (King y Tschinkel 2016, Veech 2021). Esta estructura provee señales estables y relativamente fáciles de percibir, actuando como un indicador de la disponibilidad de

recursos u otras condiciones favorables (Milesi y Marone 2015, Veech 2021). Por ejemplo, la cobertura vegetal puede regular las condiciones microclimáticas (temperatura, humedad, radiación solar, viento) y amortiguar su variabilidad, mientras que la ausencia de vegetación puede favorecer a especies que requieren mayor exposición térmica o determinados tipos de suelo (Arnan et al. 2007, Parr y Bishop 2022). Estas características cobran especial relevancia en zonas áridas y semiáridas, ya que allí la vegetación determina gradientes de temperatura y humedad, y se asocia con la disponibilidad de alimento y refugio frente a condiciones ambientales extremas (Aguilar y Sala 1999, Rossi y Villagra 2001, Flores y Jurado 2003).

El análisis del uso del espacio y la selección de hábitat requiere, además, considerar la escala espacial. La escala espacial está compuesta por dos dimensiones: el grano, que representa el tamaño mínimo de las unidades de observación, y la extensión, definida por el área total donde se realizan las observaciones (Wiens 1989). Estos dos componentes determinan el grado mínimo de resolución de un estudio y el grado máximo de inferencia que se puede realizar sobre el sistema estudiado (Wiens 1989, Cueto 2006, Lopez de Casenave et al. 2007). La incorporación explícita de la escala en los estudios ecológicos ha cobrado mayor relevancia en las últimas décadas (Cueto 2006, Jaksic y Marone 2007, Hernández 2020), al reconocerse que distintos procesos ecológicos pueden predominar a diferentes escalas. Esta prevalencia de ciertos procesos por sobre otros produce patrones dependientes de la escala: un proceso puede ser relevante a una escala y dejar de serlo a otra, o volverse menos importante si sus efectos se hacen muy homogéneos en una determinada escala (Cueto 2006, Lopez de Casenave et al. 2007). Esto puede conducir a diferencias e incluso contradicciones en los resultados y conclusiones entre estudios que analizan los mismos patrones o procesos, pero a diferentes escalas (Hernández 2020). Este fenómeno de procesos y patrones dependientes de la escala ha sido documentado en distintos sistemas (e.g., Milesi 2006, Lacoretz et al. 2012, Ahlborn et al. 2020, Hernández 2020, Maravalhas y Vasconcelos 2020). Por ejemplo, Wiens et al. (1987) mostraron que la asociación de diferentes especies de aves con hábitats de estepas arbustivas de Estados Unidos varía según la escala de observación, generando resultados inconsistentes si no se considera la jerarquía de escalas espaciales, y Maravalhas y Vasconcelos (2020) encontraron que la diversidad de hormigas en la sabana del Cerrado de Brasil responde principalmente a características del suelo a pequeña escala, pero a la productividad de la vegetación a escalas mayores. Estos ejemplos ponen de relieve la necesidad de realizar estudios multiescala, que permitan evaluar qué procesos predominan en cada una y dilucidar la dependencia de los patrones observados con la escala espacial de análisis (Kotliar y Wiens 1990, Cueto 2006, Lopez de Casenave et al. 2007, Bisigato et al. 2009).

Ecología de zonas áridas y semiáridas

Las zonas áridas y semiáridas cubren aproximadamente el 40% de la superficie terrestre (Hoover et al. 2020, Korell et al. 2021) y cerca del 30% del continente americano (Zhang et al. 2024). Se proyecta que su extensión podría incrementarse entre 11% y 23% hacia finales del siglo debido a los efectos del cambio climático y del uso de la tierra (Hoover et al. 2020). Estos sistemas albergan una biodiversidad única y proveen funciones y servicios ecosistémicos esenciales para al menos un tercio de la población humana mundial (Korell et

al. 2021). A menudo se supone que los organismos que viven en estas zonas son más resistentes al cambio global que los de regiones más húmedas; sin embargo, numerosos factores propios de estos ambientes, como la escasez y alta variabilidad de las lluvias y la baja fertilidad de los suelos, los hacen particularmente vulnerables a las perturbaciones ambientales (Bestelmeyer et al. 2015, Hoover et al. 2020). Por ejemplo, Korell et al. (2021) mostraron en experimentos de manipulación de precipitaciones en diferentes ecosistemas que las comunidades de zonas áridas y semiáridas responden de manera drástica a la reducción de las lluvias, con aumentos significativos de la mortalidad de individuos y una marcada declinación de la riqueza de especies. Estos resultados resaltan la sensibilidad de los ecosistemas áridos a los cambios en el régimen hídrico y evidencian la vulnerabilidad de muchas de sus especies frente a cambios ambientales y climáticos (Villagra et al. 2009, Kwok et al. 2016, Souther et al. 2020).

A pesar de la extensión y la relevancia de los ecosistemas áridos a nivel global, siguen siendo escasos los estudios que analizan los patrones y procesos a múltiples escalas espaciales en estos ambientes. La mayoría de las investigaciones se han enfocado ya sea en escalas muy grandes (sin detallar procesos ecológicos locales ni microhábitats relevantes) o, por el contrario, en escalas muy pequeñas, cuyos resultados son difícilmente extrapolables a escalas más grandes (Maestre et al. 2016). Greenville et al. (2017), por ejemplo, reportaron que las investigaciones entre 1940 y 2015 que abordaban el uso o selección de hábitat a distintas escalas espaciales de análisis eran sumamente escasos para ecosistemas de zonas áridas, lo que evidencia la necesidad de promover investigaciones con un enfoque multiescala para comprender mejor los patrones y procesos ecológicos en estas regiones.

Los ecosistemas áridos y semiáridos se caracterizan por la escasez y alta variabilidad de las precipitaciones, así como por una radiación solar intensa (Whitford 2002). La disponibilidad hídrica limitada actúa como el principal factor que restringe el crecimiento de la vegetación y el desarrollo de los suelos (Hoover et al. 2020, Zhang et al. 2024). En consecuencia, el clima (y en particular el régimen de lluvias y las temperaturas) regula fuertemente la productividad de la vegetación y muchos procesos ecológicos clave en estos ecosistemas. A su vez, la geomorfología y las propiedades edáficas modulan cómo influyen las condiciones climáticas en cada localidad sobre la vegetación y las especies que la habitan (Bisigato et al. 2009, Maestre et al. 2016). Pendientes pronunciadas pueden favorecer la escorrentía y limitar la infiltración, mientras que suelos con alta capacidad de retención de agua pueden amortiguar la variabilidad hídrica, condicionando la respuesta de la vegetación y de los animales (Pol 2008, Bisigato et al. 2009). Factores bióticos como la riqueza de especies, la diversidad y la abundancia de organismos también desempeñan funciones relevantes en el funcionamiento de estos ecosistemas. La composición y diversidad de la biota pueden influir en la productividad primaria neta, en el ciclado de nutrientes e incluso regular el impacto de los factores abióticos (Maestre et al. 2016). Cabe destacar que la importancia relativa de los diferentes factores (climáticos, geomorfológicos, edáficos, bióticos) en el funcionamiento del ecosistema depende en gran medida de la escala de observación y de los patrones y procesos considerados (Bertiller et al. 2009). Esto refuerza la idea de abordar estudios en múltiples

escalas espaciales y temporales para comprender adecuadamente la dinámica de los ecosistemas áridos.

Las zonas áridas y semiáridas enfrentan principalmente dos perturbaciones de origen humano: el cambio climático global y los cambios en el uso de la tierra (Maestre et al. 2016, Burrell et al. 2020, Hoover et al. 2020, Zhang et al. 2024). Se estima que entre el 10% y el 20% de la superficie de estas zonas presenta signos de degradación severa del ecosistema (Maestre et al. 2016, Burrell et al. 2020). Por un lado, los ambientes áridos están experimentando aumentos de temperatura más pronunciados, precipitaciones más variables y un incremento en la frecuencia e intensidad de eventos extremos como sequías y olas de calor comparado con otros ambientes (Hoover et al. 2020, Sardans et al. 2024). Durante el último siglo se ha observado en las zonas áridas uno de los mayores incrementos de temperatura superficial a nivel global (un 20-40% más alto que el registrado en sitios más húmedos) y, como consecuencia, se prevé para estos ecosistemas una reducción de la disponibilidad de agua y cambios en la distribución espacial y temporal de la humedad (Hoover et al. 2020). El incremento en la aridez y la frecuencia e intensidad de las sequías podrían alterar la composición y abundancia de plantas, reducir la cobertura vegetal y modificar las interacciones entre especies, produciendo cambios abruptos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, e incluso provocar extinciones locales (Quevedo-Robledo et al. 2010, Berdugo et al. 2020, Hoover et al. 2020, Knapp et al. 2020).

Por otro lado, entre los cambios en el uso de la tierra la expansión de la ganadería extensiva tiene una importancia significativa en las zonas áridas y semiáridas (Asner et al. 2004, Villagra et al. 2009, Maestre et al. 2016). La ganadería es una de las principales actividades productivas: aproximadamente el 78% de la superficie global está dedicada a pasturas y campos ganaderos. En América, gran parte de la ganadería se concentra en regiones áridas y semiáridas; en Argentina dos tercios de la superficie ganadera se ubica en estos ecosistemas (Zhang et al. 2024). El pastoreo del ganado suele provocar una reducción de la cobertura vegetal, en particular de las especies herbáceas más consumidas, modificando la composición de especies, y altera el contenido de carbono y nitrógeno del suelo, lo que a su vez reduce la productividad primaria (Villagra et al. 2009, Pol et al. 2014, Eldridge et al. 2016, Gao y Carmel 2020, Souther et al. 2020, Trigo et al. 2020). Los efectos de la ganadería sobre los ecosistemas dependen en gran medida de las condiciones climáticas, la historia evolutiva y de uso de cada sitio, el tipo de ganado y la intensidad y manejo del pastoreo (Eldridge et al. 2016, Cipriotti et al. 2019, Ahlborn et al. 2020, Gao y Carmel 2020, Zhang et al. 2024).

Los efectos del cambio climático y la ganadería pueden además interactuar entre sí, amplificando sus efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Bock y Bock 1999, Maestre et al. 2016, Gao y Carmel 2020, Souther et al. 2020). Las respuestas de la vegetación y los animales al pastoreo pueden verse intensificadas bajo condiciones climáticas extremas (Bock y Bock 1999, Asner et al. 2004, Cipriotti et al. 2019). El efecto combinado de sequías prolongadas y el sobrepastoreo puede llevar a la pérdida de la cobertura de pastos palatables y a la reducción de las poblaciones de animales granívoros que dependen de estos recursos (Bock y Bock 1999, Zwarts et al. 2018). Gaitán et al. (2017) mostraron que la interacción entre aridez y ganadería en un extenso gradiente ambiental en la Patagonia tuvo efectos

convergentes, provocando una reducción de la riqueza de especies y de la cobertura de las plantas palatables, y cambios en el funcionamiento del suelo. Así, la interacción entre disturbios antrópicos puede llevar a los ecosistemas áridos y semiáridos a cambios estructurales severos o irreversibles, con reducciones poblacionales y extinción local o regional de las especies más vulnerables (Zwarts et al. 2018, Marone y Pol 2021). Por consiguiente, entender cómo las especies responden a los cambios en su hábitat en ecosistemas áridos resulta crucial para predecir y diseñar estrategias de conservación bajo escenarios de cambio global.

Hormigas granívoras en ecosistemas áridos

Las hormigas granívoras constituyen un componente clave de las comunidades de insectos en los desiertos y pastizales áridos (MacKay 1991, Marone et al. 2000b, Johnson 2001, Penn y Crist 2018, Uhey y Hofstetter 2022), tanto por su abundancia y diversidad como por los roles ecológicos que desempeñan (MacMahon et al. 2000, Arnan et al. 2010, Uhey y Hofstetter 2022). En un trabajo de revisión, Penn y Crist (2018) concluyeron que la granivoría prevalece especialmente en ambientes áridos, donde las plantas herbáceas, tanto anuales como perennes, responden rápidamente a los pulsos de lluvias y pueden producir semillas incluso en años secos (Brown et al. 1979, Pol et al. 2010). Estas semillas, diversas en tamaño, forma y contenido nutricional, constituyen un recurso relativamente estable y abundante, que se distribuye heterogéneamente en el suelo (Reichman 1984, Kemp 1989, Marone et al. 2004). Estas características del recurso habrían favorecido las interacciones entre hormigas y semillas, promoviendo la diversificación y abundancia de las hormigas granívoras en los ecosistemas áridos y semiáridos (Penn y Crist 2018).

El rol ecológico de estas hormigas va más allá del consumo de semillas. Al remover selectivamente semillas de ciertas especies, modifican la composición y abundancia del banco del suelo, alterando el reclutamiento y estructura de la vegetación, particularmente cerca de donde se ubican las colonias (Brown et al. 1979, MacKay 1991, Pirk y Lopez de Casenave 2014, Uhey y Hofstetter 2022). Muchas especies actúan como dispersoras secundarias, ya que las obreras suelen perder algunas semillas mientras las transportan al nido o las descartan en los basureros, donde la acumulación de nutrientes favorece su germinación y crecimiento (Detrain y Tasse 2000, Arnan et al. 2010, Anjos et al. 2020). Además, la construcción de sus nidos modifica la estructura y la composición química del suelo, incrementando su porosidad, modificando la retención de agua y concentrando el contenido de nutrientes, lo que genera “islas de fertilidad” que favorecen el establecimiento de algunas plantas (MacKay 1991, Uhey y Hofstetter 2022). En conjunto, estos efectos de las hormigas granívoras incrementan la heterogeneidad espacial en los desiertos (MacMahon et al. 2000, Johnson 2001).

La dinámica poblacional de las hormigas granívoras muestra una estrecha relación con las condiciones ambientales y climáticas. Procesos como la producción de individuos reproductivos, la dispersión y el establecimiento de nuevas colonias dependen en gran medida de factores como la temperatura, la humedad del suelo y la estructura de la vegetación (Hölldobler y Wilson 1990, Johnson 2001, Lach et al. 2010). En muchos

desiertos, las lluvias estacionales disparan la actividad reproductiva y los vuelos nupciales, sincronizando la fundación de las colonias con la época de mayor abundancia de recursos y condiciones edáficas favorables (Hölldobler y Wilson 1990, Johnson 2000). Por el contrario, periodos prolongados de sequía pueden interrumpir este ciclo, aumentando la mortalidad de reinas y colonias jóvenes y reduciendo la producción de alados (Kwapich y Tschinkel 2013, Sundaram et al. 2022, Uhey y Hofstetter 2022). A su vez, la supervivencia de las reinas fundadoras depende de su tolerancia a la desecación y al estrés térmico (Johnson 1998, 2000, Wiernasz y Cole 2003), por lo que el acceso a microhábitats con temperaturas moderadas, humedad adecuada y cierta cobertura vegetal pueden ser cruciales. El crecimiento y desarrollo de la colonia dependen además de la disponibilidad de alimento y de las condiciones microambientales de nidificación para la producción de las crías. Así, la topografía, las características edáficas, la cobertura vegetal y la disponibilidad del recurso alimentario actúan como determinantes del patrón de distribución y abundancia de las colonias en los ecosistemas desérticos, operando a distintas escalas espaciales y temporales.

Finalmente, las hormigas granívoras se ven afectadas por disturbios ambientales tanto de origen natural como antrópico. El pastoreo, por ejemplo, puede reducir la cobertura de las especies herbáceas preferidas por el ganado (Bisigato y Bertiller 1997, Jones 2000, Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020), afectando su productividad y disminuyendo la disponibilidad de semillas para las hormigas (O'Connor y 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 las regiones áridas y semiáridas pueden agravar estos efectos, afectando la producción de semillas, la germinación, el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de las plantas (O'Connor 1994, Oñatibia et al. 2020, Marone y Pol 2021). Esto influye directamente en la disponibilidad de semillas, modificando la dieta y el comportamiento de forrajeo y afectando el éxito reproductivo de las colonias (Pol et al. 2017, 2022, Miretti et al. 2024, Vullo et al. 2024). Esta combinación de factores genera un régimen de disturbio complejo que varía según la escala de análisis y que puede alterar de forma drástica la abundancia y la distribución espacial de las hormigas granívoras en los desiertos.

Sistema de estudio

El desierto del Monte

La Provincia Fitogeográfica del Monte comprende un extenso territorio de más de 2000 km de longitud latitudinal que se extiende al este de la cordillera de los Andes desde Salta hasta el Atlántico en Río Negro y Chubut (Morello 1958, Cabrera 1976, Roig et al. 2009, Oyarzabal et al. 2018; Fig. 1.1). A pesar de esta gran extensión, es una región relativamente homogénea en cuanto a clima y composición florística (Morello 1958, Labraga y Villalba 2009, Roig et al. 2009, Oyarzabal et al. 2018). Los Andes y las Sierras Pampeanas funcionan como barreras orográficas que explican, en buena medida, la aridez característica del Monte. Los suelos son mayormente arenosos, profundos y muy permeables, aunque presentan heterogeneidad a escala local (Cabrera 1976, Abraham et al. 2009). El clima del Monte es

cálido y seco, con temperaturas promedio anuales que varían entre 13-18°C y precipitaciones anuales promedio de entre 30-350 mm, concentradas mayormente en primavera-verano (Cabrera 1976, Labraga y Villalba 2009).

La vegetación dominante corresponde a estepas arbustivas de zigofiláceas, principalmente de especies de jarilla (*Larrea divaricata* y *Larrea cuneifolia*), que otorgan una marcada identidad florística al Monte (Morello 1958, Roig et al. 2009, Oyarzabal et al. 2018). La cobertura de herbáceas es variable y depende de las precipitaciones y de la intensidad de la ganadería. En algunas zonas, con napas freática más superficiales y con agua disponible durante todo el año, se desarrollan pequeños bosques. El más común en el norte y en el centro del Monte es el algarrobal, un bosque abierto compuesto principalmente por algarrobos (*Neltuma flexuosa*), que puede estar acompañado por otros árboles como el chañar (*Geoffroea decorticans*), con una estepa arbustiva bien desarrollada y un estrato herbáceo más reducido (Morello 1958, Cabrera 1976, Lopez de Casenave 2001, Oyarzabal et al. 2018).

Dentro del Monte se pueden distinguir tres distritos: norte (entre los 27-30° S), central (30-35° S) y austral (35-44° S) (Abraham et al. 2009). Este trabajo se desarrolló en el distrito central, específicamente en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán y sus alrededores, en la provincia de Mendoza (Fig. 1.1).

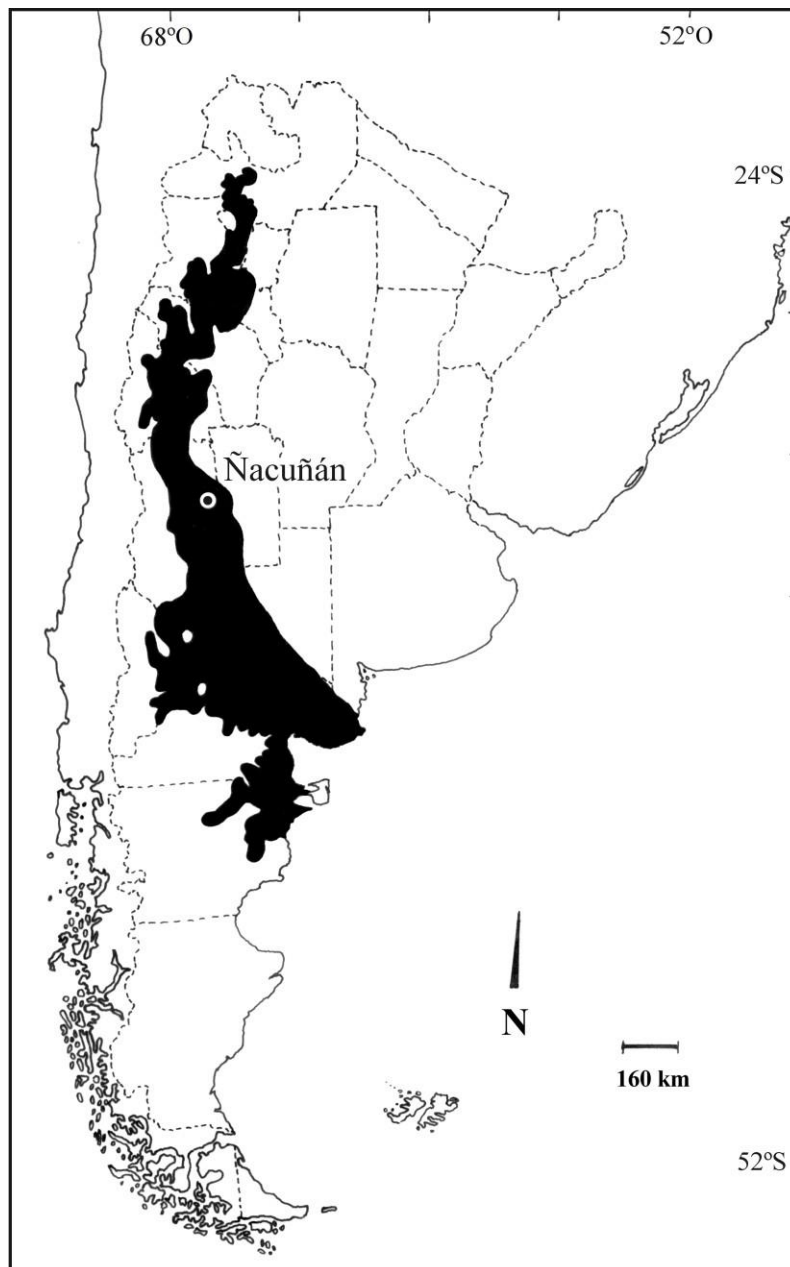


Figura 1.1.- Mapa con la ubicación del desierto del Monte en Argentina (en negro; modificado de Lopez de Casenave 2001) y de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán en su porción central.

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán ($34^{\circ} 03' S$, $67^{\circ} 54' O$) se encuentra ubicada en la porción central del desierto del Monte (Fig. 1.1). Tiene una superficie de 12800 ha y una altitud promedio de 540 m sobre el nivel del mar. Desde su creación en 1971, la reserva mantiene una exclusión de ganado doméstico.

El clima en la reserva es árido-semiárido, estacional, con veranos cálidos y más húmedos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual ($\pm$ DE) es de 15.9 ± 7.2 °C y la precipitación anual promedio ($\pm$ DE) es de 352 ± 122 mm (1972-2020). Más del 75% de las lluvias se concentra en primavera y verano (octubre-marzo). Desde 2018 se registró en la región una tendencia de valores de precipitaciones muy por debajo del promedio histórico, con años marcadamente secos (Miretti 2022, Vullo et al. 2024). El trabajo de campo de esta tesis fue realizado entre 2019 y 2025, en un contexto de déficit hídrico determinado por ese periodo de sequía multianual. Este es un aspecto que puede ser relevante para interpretar los patrones de abundancia y distribución de las colonias de *Pheidole spininodis*, así como su utilización del hábitat.

En la reserva hay tres ambientes principales: el algarrobal, el jarillal y el medanal (Lopez de Casenave 2001, Roig y Rossi 2001; Fig. 1.2). El algarrobal es el hábitat más extenso y es un bosque abierto dominado por algarrobos (*Neltuma flexuosa*) y chañares (*Geoffroea decorticans*) dispersos en una matriz de arbustos altos (principalmente *Larrea divaricata*, pero también *Condalia microphylla*, *Atamisquea emarginata* y *Atriplex lampa*), subarbustos (*Lycium* spp., *Mulguraea aspera*, *Troncosoa seriphioides*) y pastos perennes (*Leptochloa crinita*, *Pappophorum* spp., *Sporobolus cryptandrus*, *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Setaria* spp., *Jarava ichu*) (Fig. 1.3). La cobertura de dicotiledóneas herbáceas (*Chenopodium papulosum*, *Glandularia mendocina*, *Parthenium hysterophorus*, *Phacelia artemisioides*, *Sphaeralcea miniata*) es muy variable entre estaciones y años. Estructuralmente, dentro del algarrobal se desarrolla un mosaico de dos fases, típico de muchos desiertos, con parches de vegetación leñosa perenne intercalados con áreas de suelo desnudo de tamaño variable (Aguiar y Sala 1999, Bisigato et al. 2009, Milesi et al. 2019). Estos parches de vegetación, además de producir heterogeneidad, influyen en la distribución de nutrientes, agua, en el banco de semillas del suelo y en las condiciones microclimáticas (Aguiar y Sala 1999, Bisigato et al. 2009). Las características del ambiente pueden sufrir cambios temporales debido fundamentalmente a las fluctuaciones de las precipitaciones. La variabilidad de las precipitaciones afecta a la producción de semillas de gramíneas (Pol et al. 2010), a la cantidad total de semillas de plantas herbáceas (Pol et al. 2010, Marone y Pol 2021) y a la supervivencia y germinación de las gramíneas (Marone et al. 2000a). Todos estos factores pueden influir en el uso y selección de hábitat por parte de organismos como las hormigas.

El medanal se desarrolla sobre dunas que se distribuyen como franjas orientadas predominantemente en sentido noreste-sudeste, formadas por arena gruesa acumulada por el viento (Lopez de Casenave 2001, Roig y Rossi 2001; Fig. 1.4). La vegetación del medanal está conformada por arbustos que alcanzan una baja altura (principalmente *L. divaricata* y *Ximenia americana*), árboles dispersos de *N. flexuosa* y un estrato herbáceo de especies de gramíneas y hierbas dicotiledóneas características de ese ambiente (*Panicum urvilleanum*, *Solanum euacanthum*, *Hyalis argentea*, *Gomphrena martiana*) (Lopez de Casenave 2001, Roig y Rossi 2001). La cobertura de plantas varía entre un 30-90% según la orientación de la pendiente y la estación del año (Roig y Rossi 2001).

En los alrededores de la reserva los campos se dedican a la ganadería extensiva. Estos campos presentan una vegetación similar en composición a los algarrobales de la reserva,

aunque con una cobertura herbácea mucho menor y mayor importancia relativa del suelo desnudo, debido a la presión de pastoreo (Fig. 1.5). El pastoreo reduce especialmente la cobertura de gramíneas y la abundancia de sus semillas, lo que puede afectar la ecología trófica y la dinámica de las poblaciones de los organismos granívoros (Pol et al. 2014, Sagario et al. 2020, Miretti et al. 2019, 2024, Vullo et al. 2024).

Un elemento adicional del paisaje de la reserva y sus alrededores es la presencia de caminos rurales de tierra y la ruta provincial 153, que atraviesan los ambientes interrumpiendo su continuidad (Figs. 1.2 y 1.6). Estas franjas lineales generan una perturbación local en los hábitats naturales, presentando menor cobertura vegetal, mayor radiación solar y compactación del suelo, lo cual incrementa la heterogeneidad espacial y constituye un gradiente ambiental adicional que puede ser aprovechado o evitado por las hormigas granívoras (Pirk et al. 2004).

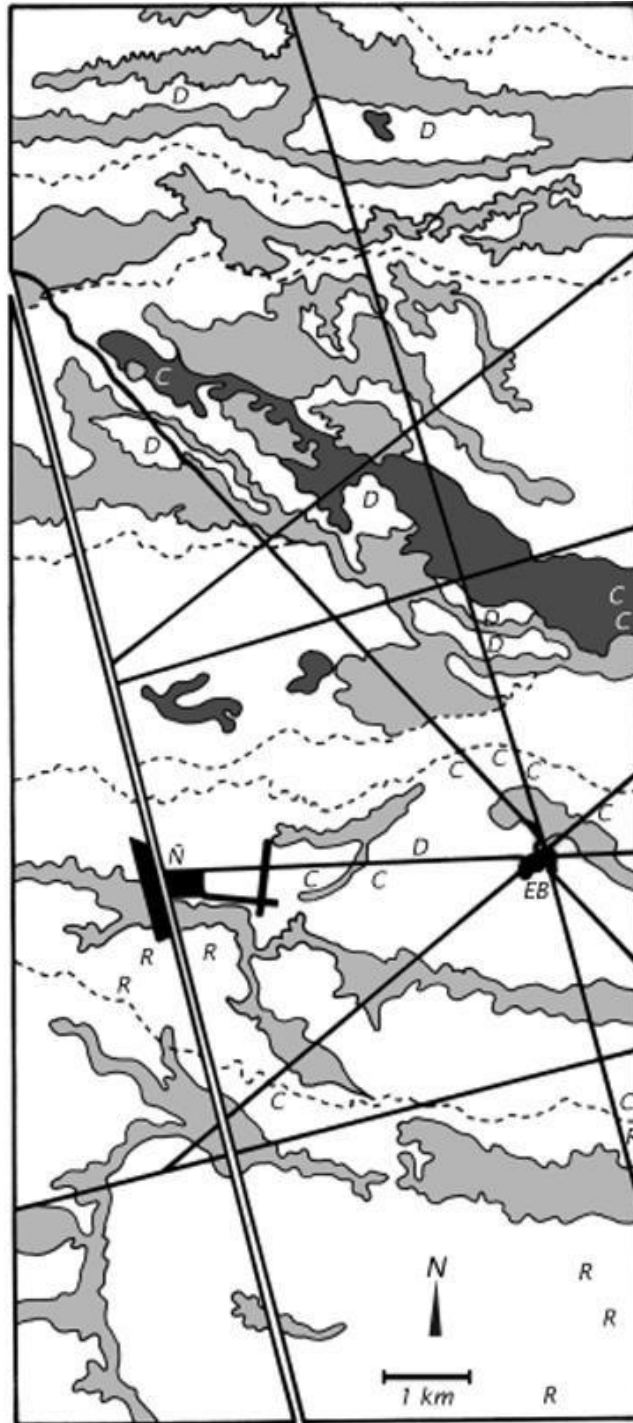


Figura 1.2.- Mapa de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Se muestran los ambientes predominantes: el algarrobal (blanco), el jarillal de *Larrea cuneifolia* (gris claro) y el medanal (gris oscuro). Los ambientes de poca extensión están señalados con letras (C: chañaral, R: retamal, D: jarillal de *Larrea divaricata*). Las líneas negras corresponden a los principales caminos rurales de la reserva, las líneas discontinuas a los cauces temporarios y la doble línea a la ruta 153 y a la vía del ferrocarril. Se indica la ubicación del pueblo de Ñacuñán (Ñ) y de la Estación Biológica (EB). Tomado de Lopez de Casenave (2001).



Figura 1.3.- Algarrobal de *Neltuma flexuosa* en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.



Figura 1.4.- Medanal en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.



Figura 1.5.- Algarrobal sujeto a pastoreo por ganado doméstico en los campos en los alrededores de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.

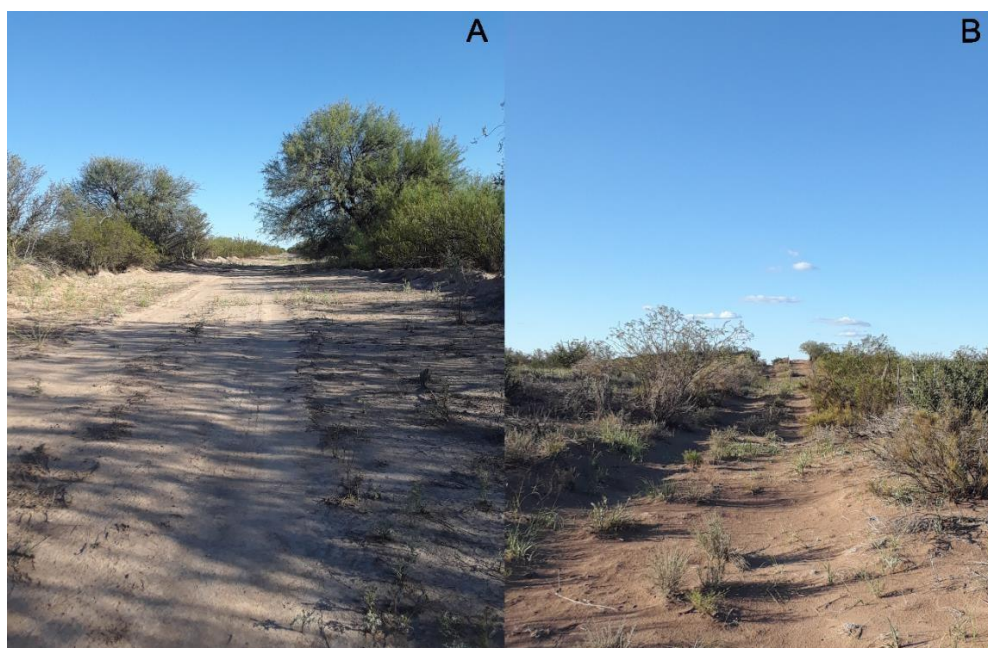


Figura 1.6.- Caminos rurales que cruzan el algarrobal (A) y el medanal (B) en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.

La hormiga granívora *Pheidole spininodis*

El género *Pheidole* es uno de los más diversos y ampliamente distribuidos en el mundo (Wilson 2003). La mayoría de las especies de este género que se encuentran en zonas áridas suelen ser granívoras (Johnson 2001). En el Monte central las hormigas son el principal grupo de organismos granívoros en primavera y verano (Lopez de Casenave et al. 1998, Marone et al. 2000b). El ensamble de hormigas que acarrear semillas incluye cerca de 30 especies, entre las que se destacan las de los géneros *Pogonomyrmex*, *Dorymyrmex*, *Solenopsis* y *Pheidole* (Miretti 2022). Entre las especies de este último género, *Pheidole spininodis* es una de las más conspicuas (Pirk et al. 2009, Miretti 2022).

Pheidole spininodis posee una amplia distribución, que abarca desde el sur de Bolivia hasta el sur de Argentina, asociada principalmente a zonas áridas (Kusnezov 1951, Wilson 2003, Janicki et al. 2016). Es una especie dimórfica, con obreras menores (de 3.2-3.5 mm de longitud; Fig. 1.7) y soldados de mayor tamaño (5.5-6.0 mm) (Bruch 1916, Wilson 2003). A pesar de su extensa distribución, su ecología y comportamiento siguen siendo muy poco conocidos. Su dieta está constituida principalmente por semillas, con mayor prevalencia de gramíneas y en menor medida de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (Pirk et al. 2009, Vullo et al. 2024). Durante períodos de escasez de semillas, esta hormiga amplía su dieta incorporando mayores proporciones de otros ítems, como restos vegetales (hojas, tallos, flores y frutos) y artrópodos, en su mayoría otras especies de hormigas (Vullo et al. 2024). Su estrategia de forrajeo es predominantemente individual o solitaria, pero es capaz de reclutar obreras y forrajear en grupo en condiciones experimentales de alta abundancia y concentración de semillas (Pirk et al. 2009, Vullo et al. datos no publicados). Esta especie tiene actividad externa desde mediados de primavera hasta principios de otoño (octubre a abril), con los mayores niveles de actividad de forrajeo en verano (Pirk et al. 2009). Sus nidos son subterráneos y pueden presentar varias entradas próximas entre sí, de pequeño diámetro (Fig. 1.8) y con diferentes niveles de actividad.



Figura 1.7.- Obrera forrajera de *Pheidole spininodis*.



Figura 1.8.- Entrada del nido de una colonia de *Pheidole spininodis* en el algarrobal de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. El tamaño de la entrada es de 1.38 x 1.41 cm.

Objetivos y estructura de la tesis

En el marco de un programa de investigación más amplio, cuyo objetivo global es analizar los efectos recíprocos entre semillas y sus consumidores y las posibles consecuencias de las perturbaciones antrópicas sobre la vegetación y los animales granívoros en desiertos de Argentina, adquiere especial relevancia estudiar los patrones de abundancia y disposición espacial de las hormigas granívoras, así como analizar el uso y la selección de hábitat de estos insectos. El objetivo general de este trabajo de tesis es estudiar la ecología espacial y las asociaciones con el hábitat de la hormiga granívora *P. spininodis* en el Monte central.

Los objetivos específicos son:

- (1) Analizar los patrones de abundancia y disposición espacial de las colonias de *P. spininodis* en ambientes representativos del Monte central, considerando además sus variaciones temporales en distintos contextos ecológicos y de perturbación antrópica.
- (2) Analizar el uso de hábitat de nidificación de *P. spininodis* y evaluar qué características estructurales del ambiente selecciona a dos escalas espaciales: micro y mesohábitat.
- (3) Analizar el uso de hábitat de alimentación de *P. spininodis* y evaluar qué características estructurales del ambiente selecciona al buscar alimento.

La tesis está estructurada en cinco capítulos (Fig. 1.9). En el capítulo 1 se plantea el marco teórico y empírico general, la descripción del sistema de estudio, los objetivos y la estructura de la tesis. En el capítulo 2 se estudia la densidad y la disposición espacial de las colonias de *P. spininodis* en el interior del algarrobal y en los caminos rurales que lo atraviesan, y se analizan las variaciones temporales y espaciales de la densidad de colonias en algarrobales y medanales dentro de la reserva y en algarrobales pastoreados ubicados en campos aledaños. Por un lado, bajo la hipótesis de que esta especie prefiere ambientes más abiertos se espera encontrar una mayor densidad de colonias en los caminos que en el interior del algarrobal. Por otro lado, bajo la hipótesis de que los hábitats con mayor abundancia de semillas son más propicios para el establecimiento y la supervivencia de las colonias, se espera una menor densidad de colonias en los algarrobales pastoreados respecto de los no pastoreados. En el capítulo 3 se estudia el uso de hábitat de nidificación de *P. spininodis* y se evalúa qué características estructurales del ambiente selecciona a dos escalas espaciales: micro y mesohábitat. Para examinar la selección, a ambas escalas se comparan variables de vegetación y del sustrato del suelo medidas en los sitios donde se ubican las colonias con las mismas variables medidas en sitios elegidos al azar en el algarrobal. Se planteó la hipótesis de que *P. spininodis* usa y selecciona sitios de nidificación abiertos, con baja cobertura de plantas leñosas y alta cobertura de gramíneas a ambas escalas. En el capítulo 4 se estudia el uso de hábitat de alimentación de *P. spininodis* en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán y se analizan las características estructurales que selecciona al buscar su alimento. Del mismo modo que para el capítulo anterior, se comparan variables de vegetación y del sustrato del suelo entre sitios donde las obreras encuentran alimento y sitios ubicados al azar en el algarrobal. Se planteó la hipótesis de que esta hormiga explota preferentemente parches de alta densidad de semillas cercanos al sitio de nidificación, por lo cual usa y selecciona sitios

de alimentación abiertos, con escasa cobertura de plantas leñosas y alta cobertura de gramíneas. Finalmente, en el capítulo 5 se resumen e integran los resultados de los capítulos anteriores y se presentan las conclusiones finales.

Se espera que los resultados de este estudio mejoren la comprensión de los mecanismos que regulan la abundancia y distribución de las colonias de hormigas granívoras en los desiertos, así como sus asociaciones con el hábitat, en distintos contextos ambientales y a diferentes escalas de análisis. Este conocimiento es clave para entender cómo las hormigas granívoras responden frente a escenarios de cambio climático y de cambios en el uso de la tierra.

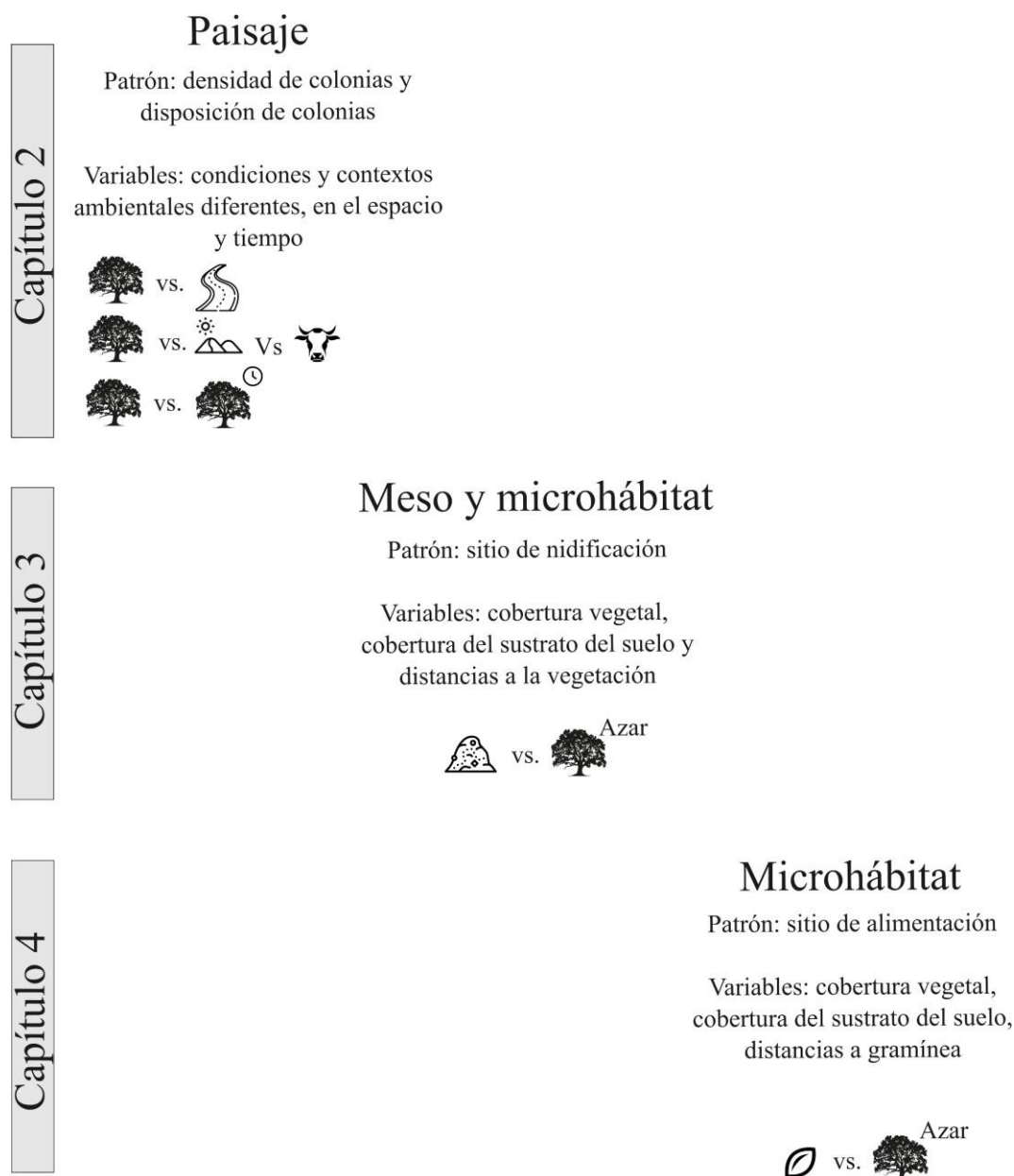


Figura 1.9.- Esquema de la organización de la tesis. Se muestran las escalas analizadas, el patrón estudiado, las variables medidas y las comparaciones realizadas en cada capítulo de la tesis.

Bibliografía

- Abraham E, del Valle HF, Roig F, Torres L, Ares JO, Coronato F y Godagnone R (2009) Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144-153
- Aguiar MR y Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:273-277
- Ahlborn J, von Wehrden H, Lang B, Römermann C, Oyunbileg M, Oyuntsetseg B y Wesche K (2020) Climate-grazing interactions in Mongolian rangelands: effects of grazing change along a large-scale environmental gradient. *Journal of Arid Environments* 173:art104043
- Anjos DV, Andersen AN, Carvalho RL, Sousa RM y Del-Claro K (2020) Switching roles from antagonist to mutualist: a harvester ant as a key seed disperser of a myrmecochorous plant. *Ecological Entomology* 45:1063-1070
- Arnan X, Retana J, Rodrigo A y Cerdá X (2010) Foraging behaviour of harvesting ants determines seed removal and dispersal. *Insectes Sociaux* 57:421-430
- Arnan X, Rodrigo A y Retana J (2007) Uncoupling the effects of shade and food resources of vegetation on Mediterranean ants: an experimental approach at the community level. *Ecography* 30:161-172
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE y Harris AT (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29:261-299
- Berdugo B, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, Hernández-Clemente R, Zhao Y, Gaitán JJ, Gross N, Saiz H, Maire V, Lehmann A, Rillig MC, Solé RV y Maestre FT (2020) Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367:787-790
- Bertiller MB, Marone L, Baldi R y Ares JO (2009) Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:212-221
- Bestelmeyer BT, Okin GS, Duniway MC, Archer SR, Sayre NF, Williamson JC y Herrick JE (2015) Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:28-36
- Bisigato AJ y Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environment* 36:639-653
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO y Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191
- Bock CE y Bock JH (1999) Response of winter birds to drought and short-duration grazing in southeastern Arizona. *Conservation Biology* 13:1117-1123

- Brown JH, Reichman OJ y Davidson DW (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227
- Bruch C (1916) Contribución al estudio de las hormigas de la provincia de San Luis. *Revista del Museo de La Plata* 23:291-357
- Burrell AL, Evans JP y De Kauwe MG (2020) Anthropogenic climate change has driven over 5 million km² of drylands towards desertification. *Nature Communications* 11:art3853
- Cabrera AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1*. Acme
- Chase MK (2002) Nest site selection and nest success in a song sparrow population: the significance of spatial variation. *Condor* 104:103-116
- Cipriotti PA, Aguiar MR, Wiegand T y Paruelo JM (2019) Combined effects of grazing management and climate on semi-arid steppes: hysteresis dynamics prevent recovery of degraded rangelands. *Journal of Applied Ecology* 56:2155-2165
- Cueto VR (2006) Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1-13
- Cueto VR, Lopez de Casenave J y Marone L (2008) Neotropical austral migrant landbirds: population trends and habitat use in the central Monte desert, Argentina. *Condor* 110:70-79
- Detrain C y Tasse O (2000) Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus*: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften* 87:373-376
- Dyson ME, Slattery SM y Fedy BC (2019) Microhabitat nest-site selection by ducks in the boreal forest. *Journal of Field Ornithology* 90:348-360
- Eldridge DJ, Poore AGB, Ruiz-Colmenero M, Letnic M y Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26:1273-1283
- Flores J y Jurado E (2003) Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14:911-916
- Gaitán JJ, Bran DE, Oliva GE, Aguiar MR, Buono GG, Ferrante D, Nakamatsu V, Ciari G, Salomone JM, Massara V, Martínez GG y Maestre FT (2017) Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in Patagonian rangelands. *Land Degradation and Development* 29:210-218
- Gao J y Carmel Y (2020) A global meta-analysis of grazing effects on plant richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 302:art107072
- Greenville AC, Dickman CR y Wardle GM (2017) 75 years of dryland science: trends and gaps in arid ecology literature. *PloS One* 12:e0175014

- Hernández F (2020) Ecological discord and the importance of scale in scientific inquiry. *Journal of Wildlife Management* 84:1427-1434
- Hölldobler B y Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press
- Hoover DL, Bestelmeyer B, Grimm NB, Huxman TE, Reed SC, Sala O, Seastedt TR, Wilmer H y Ferrenberg S (2020) Traversing the wasteland: a framework for assessing ecological threats to drylands. *BioScience* 70:35-47
- Jaksic FM y Marone L (2007) *Ecología de comunidades*. Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile
- Janicki J, Narula N, Ziegler M, Guénard B y Economo E (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
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71
- Johnson RA (1998) Foundress survival and brood production in the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 45:255-266
- Johnson RA (2000) Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25:403-412
- Johnson RA (2001) Biogeography and community structure of North American seed-harvest ants. *Annual Review of Entomology* 46:1-29
- Jones A (2000) Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *Western North American Naturalist* 60:155-164
- 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
- King JR y Tschinkel WR (2016) Experimental evidence that dispersal drives ant community assembly in human-altered ecosystems. *Ecology* 97:236-249
- Knapp AK, Chen A, Griffin-Nolan RJ, Baur LE, Carroll JCW, Gray JE, Hoffman AM, Li X, Post AK, Slette IJ, Collins SL, Luo Y y Smith MD (2020) Resolving the Dust Bowl paradox of grassland responses to extreme drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:22249-22255
- Korell L, Auge H, Chase JM, Harpole WS y Knight TM (2021) Responses of plant diversity to precipitation change are strongest at local spatial scales and in drylands. *Nature Communications* 12:art2489
- Kotliar NB y Wiens JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-260

- Kusnezov N (1951) El género *Pheidole* en la Argentina (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoológica Lilloana* 12:5-88
- Kwapich CL y Tschinkel WR (2013) Demography, demand, death, and the seasonal allocation of labor in the Florida harvester ant (*Pogonomyrmex badius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:2011-2027
- Kwok AB, Wardle GM, Greenville AC y Dickman CR (2016) Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. *Austral Ecology* 41:480-491
- Labraga JC y Villalba R (2009) Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments* 73:154-163
- Lach L, Parr CL y Abbott KL (2010) *Ant ecology*. Oxford University Press
- Lacoretz MV, Sagario MC y Cueto VR (2012) Habitat selection by the Pale-breasted Spinetail (*Synallaxis albescens*) at multiple spatial scales in the central Monte Desert, Argentina. *Emu* 112:162-166
- Lopez de Casenave J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires
- Lopez de Casenave J, Cueto VR y Marone L (1998) Granivory in the Monte desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:197-204
- Lopez de Casenave J, Marone L, Jaksic F y Camus P (2007) Escalas. Pp. 193-213 en: Jaksic F y Marone L (eds) *Ecología de Comunidades*. Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile
- MacKay WP (1991) The role of ants and termites in desert communities. Pp. 113-150 en: Polis GA (ed) *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press
- MacMahon JA, Mull JF y 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 y Berdugo M (2016) Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:215-237
- Maravalhas JB y Vasconcelos HL (2020) Ant diversity in Neotropical savannas: hierarchical processes acting at multiple spatial scales. *Journal of Animal Ecology* 89:412-4228

- Marone L, Cueto VR, Milesi FA y 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 y 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* 88:940-949
- Marone L, Lopez de Casenave J y Cueto VR (2000b) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50:123-132
- Marone L y Pol RG (2021) Continuous grazing disrupts desert grass-soil seed bank composition under variable rainfall. *Plant Ecology* 222:247-259
- Milesi FA (2006) *Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires
- Milesi FA, Lopez de Casenave J y Cueto VR (2008) Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics and spatial scale. *Auk* 125:473-484
- Milesi FA, Lopez de Casenave J y Cueto VR (2019) Are all patches worth exploring? Foraging desert birds do not rely on environmental indicators of seed abundance at small scales. *BMC Ecology* 19:art25
- Milesi FA y Marone L (2015) Exploration and exploitation of foraging patches by desert sparrows: environmental indicators and local evaluation of spatially correlated costs and benefits. *Journal of Avian Biology* 46:225-235
- 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
- Miretti MF, Lopez de Casenave J y 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 R, Vullo L, Cao AL, Marone L y 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
- Morello J (1958) La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2:5-115
- Morin PJ (2011) *Community ecology*. Segunda edición. Blackwell
- O'Connor TG (1994) Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. *Journal of Ecology* 31:155-171

- O'Connor TG y 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
- Oñatibia GR, Amengual G, Boyero L y 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 y León RJC (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:40-63
- Parr CL y Bishop TR (2022) The response of ants to climate change. *Global Change Biology* 28:3188-3205
- Penn HJ y Crist TO (2018) From dispersal to predation: a global synthesis of ant-seed interactions. *Ecology and Evolution* 8:9122-9138
- Pirk GI y Lopez de Casenave J (2014) Effect of harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* on the soil seed bank around their nests in the central Monte desert, Argentina. *Ecological Entomology* 39:610-619
- Pirk GI, Lopez de Casenave J y Pol R (2004) Asociación de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* con caminos en el Monte Central. *Ecología Austral* 14:65-76
- Pirk GI, di Pasquo F y Lopez de Casenave J (2009) Diet of two sympatric *Pheidole* spp. ants in the central Monte desert: Implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56:277-283
- Pol RG (2008) *Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo
- Pol RG, Miretti F y 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 y 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 y 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 y Marone L (2017) Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing. *Ecological Entomology* 42:283-293

- Quevedo-Robledo L, Pucheta E y Ribas-Fernández Y (2010) Influences of interyear rainfall variability and microhabitat on the germinable seed bank of annual plants in a sandy Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 74:167-172
- Reichman OJ (1984) Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography* 11:1-11
- Ríos-Casanova L, Valiente-Banuet A y Rico-Gray V (2006) Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica* 29:316-323
- Roig FA, Roig-Juñent S y Corbalán V (2009) Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments* 73:164-172
- Roig FA y Rossi B (2001) Flora y vegetación. Pp. 41-70 en: Boshoven J y Tognelli M (eds) *El desierto del Monte: la Reserva de Biósfera de Ñacuñán*. Triunfar
- Rossi BE y Villagra PE (2001) Efecto de *Prosopis flexuosa* sobre los estratos arbustivos y herbáceo y las condiciones microambientales. Pp.77-83 en: Boshoven J y Tognelli M (eds) *El desierto del Monte: la Reserva de Biósfera de Ñacuñán*. Triunfar
- Sagario MC y Cueto VR (2021) Importance of Algarrobo trees *Prosopis flexuosa* for territory establishment of three seed-eating passerine species in the central Monte desert. *Ardea* 109:251-257
- Sagario MC, Cueto VR, Zarco A, Pol R y Marone L (2020) Predicting how seed-eating passerines respond to cattle grazing in a semiarid grassland using seed preferences and diet. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 289:art106736
- Sardans J, Miralles A, Tariq A, Zeng F, Wang R y Peñuelas J (2024) Growing aridity poses threats to global land surface. *Communications Earth & Environment* 5:art776
- Sih A, Stamps J, Yang LH, McElreath R y Ramenofsky M (2010) Behavior as a key component of integrative biology in a human-altered world. *Integrative and Comparative Biology* 50:934-944
- Souther S, Loeser M, Crews TE y Sisk T (2020) Drought exacerbates negative consequences of high-intensity cattle grazing in a semiarid grassland. *Ecological Applications* 30:e02048
- Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A y 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 y Gordon DM (2022) Rainfall, neighbors, and foraging: the dynamics of a population of red harvester ant colonies 1988-2019. *Ecological Monographs* 92:e1503
- Trigo CB, Villagra PE, Coles PC, Marás GA, Andrade-Díaz MS, Núñez-Regueiro MM, Derlindati EJ y Tálamo A (2020) Can livestock exclusion affect understory plant community

structure? An experimental study in the dry Chaco forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 463:art118014

Uheh DA y Hofstetter RW (2022) From pests to keystone species: ecosystem influences and human perceptions of harvester ants (*Pogonomyrmex*, *Veromessor*, and *Messor* spp.). *Annals of the Entomological Society of America* 115:127-140

Veech JA (2021) *Habitat ecology and analysis*. Oxford University Press

Villagra PE, Defossé GE, del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E y 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

Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L y 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

Whitford WG (2002) *Ecology of desert systems*. Academic Press

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

Wiens J, Rotenberry JT y Van Horne B (1987) *Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale*. *Oikos* 48:132-147

Wiernasz DC y Cole BJ (2003) Queen size mediates queen survival and colony fitness in harvester ants. *Evolution* 57:2179-2183

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

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

Zhang Y, Huang K, Zhang J, Zhao R, Ojima DS, Gao J y Zhu Y (2024) Dryland social-ecological systems in Americas. Pp. 325-357 en: Fu B y Stafford-Smith M (eds) *Dryland social-ecological systems in changing environments*. Springer

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

CAPÍTULO 2

Influencia del hábitat sobre la abundancia y la distribución espacial de *Pheidole spininodis*

CAPÍTULO 2

Influencia del hábitat sobre la abundancia y la distribución espacial de *Pheidole spininodis*

Introducción

La abundancia y la distribución espacial de las colonias de hormigas son el resultado de una combinación de factores y procesos que influyen tanto en su establecimiento inicial como en su crecimiento y supervivencia. Entre los primeros, la dispersión limitada de las reinas fundadoras desde la colonia madre o desde los sitios de apareamiento pueden restringir la colonización de áreas lejanas y generar patrones de distribución agregados (Rissing y Pollock 1989, Cole y Wiernasz 2002). Además, la selección de sitios específicos de nidificación por las reinas fundadoras puede estar influenciada por diferentes factores abióticos y bióticos, como la cobertura vegetal (Sneva 1979, Nicolai 2005), la topografía (Rissing y Pollock 1989, MacMahon et al. 2000) y la textura y la humedad del suelo (Sneva 1979, Johnson 2000, 2001, Azcárate y Peco 2003, Nicolai 2005). Estas condiciones pueden concentrar las colonias en sitios favorables, generando patrones de agregación espacial (Rissing y Pollock 1989, MacMahon et al. 2000, Johnson 2001, Azcárate y Peco 2003, Nicolai 2005).

En las especies de hormigas granívoras, las colonias tienden a localizarse en sitios abiertos, con alta cobertura de plantas herbáceas y disponibilidad de semillas (Sharp y Barr 1960, Sneva 1979, Holbrook et al. 2016, Robertson y Robertson 2020). Estos patrones pueden deberse tanto a la selección activa de las reinas fundadoras por sitios con esas características, como por una mayor supervivencia y crecimiento de las colonias en sitios con alta disponibilidad de recursos. Una vez establecidas, las colonias están sujetas a factores que afectan su crecimiento y supervivencia, como la predación y el parasitismo (Johnson 2001), las condiciones microclimáticas (Kaspari y Valone 2002, Gibb et al. 2019, Sundaram et al. 2022), la disponibilidad de agua (Johnson 2001) y la competencia con colonias vecinas (MacMahon et al. 2000, Johnson 2001). En este último caso, se ha observado que las obreras de colonias maduras pueden eliminar a reinas fundadoras, o agredir y competir por los recursos con las obreras de colonias jóvenes, lo que en muchos casos produce patrones de distribución espacial uniforme, como se ha reportado en especies granívoras del género *Pogonomyrmex* y *Messor* (Wiernasz y Cole 1995, MacMahon et al. 2000, Johnson 2001).

A escala regional, la densidad de colonias de hormigas puede fluctuar en respuesta a cambios ambientales de origen natural o antrópico. Estudios recientes, a escala global, reportan una declinación poblacional sostenida en diferentes grupos de insectos, incluyendo a las hormigas, como consecuencia de distintas actividades antrópicas (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019, Cardoso et al. 2020, Møller 2020, Farooq et al. 2025). Se ha estimado que aproximadamente el 40% de las especies de insectos estarían sufriendo declinaciones poblacionales y que los principales factores causales son la degradación y pérdida de hábitat, el cambio climático y la subsecuente alteración de procesos biológicos como el parasitismo,

la incidencia de enfermedades y el impacto de especies invasoras (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019, Cardoso et al. 2020).

El pastoreo por animales domésticos es el uso de la tierra más extendido en las zonas áridas y semiáridas (Asner et al. 2004, Villagra et al. 2009, Maestre et al. 2016). La actividad ganadera reduce la cobertura herbácea y modifica la composición de la vegetación, a la vez que disminuye la producción de semillas (Tessema et al. 2012, Pol et al. 2014, Eldridge et al. 2016, Gao y Carmel 2020, Oñatibia et al. 2020, Souther et al. 2020, Trigo et al. 2020). Estos cambios pueden afectar a las hormigas granívoras que dependen de las semillas como principal recurso, provocando disminuciones en el tamaño y la abundancia de las colonias en los sitios pastoreados (Crist y Wiens 1996, Nash et al. 2000, Beever y Herrick 2006, Pol et al. 2017). No obstante, algunas perturbaciones del hábitat pueden favorecer a ciertas especies. En particular, la construcción de caminos rurales se ha asociado con una mayor densidad de colonias de varias especies (e.g., DeMers 1993, Farji-Brener 1996, Terranella et al. 1999, Pirk et al. 2004, Itzhak 2008, Uhey et al. 2021), posiblemente debido a que la disminución de la cobertura leñosa, el aumento del suelo desnudo y la exposición solar generan condiciones favorables para la nidificación de algunas especies (Pirk et al. 2004, Uhey et al. 2021).

Las condiciones climáticas también pueden ser especialmente relevantes en la dinámica poblacional de las hormigas en los desiertos. En estos ecosistemas, los períodos de sequía o de abundantes lluvias pueden regular las poblaciones de animales y plantas (Noy-Meir 1973, Ehleringer et al. 1991, Letnic y Dickman 2010, Maute et al. 2019). Períodos largos de lluvias abundantes pueden aumentar las densidades de las hormigas, y las sequías disminuirlas (Kwok et al. 2016, Gibb et al. 2019, Maute et al. 2019). En el caso de las hormigas granívoras, se han registrado aumentos en las tasas de mortalidad y declinaciones poblacionales en condiciones de sequía (Sanders y Gordon 2004, Sundaram et al. 2022), asociadas con un mayor estrés hídrico de las obreras y reducciones en la disponibilidad de semillas. El escenario actual de cambio climático antropogénico, que en algunas zonas áridas y semiáridas está vinculado a un aumento en la frecuencia, duración e intensidad de sequías (Maestre et al. 2016, Hoover et al. 2020), podría representar un desafío para la persistencia de las poblaciones de hormigas granívoras.

El desierto del Monte es un ecosistema árido caracterizado por una alta heterogeneidad espacial a escala de paisaje, generada principalmente por variaciones edáficas y geomorfológicas (Bisigato et al. 2009). Esta heterogeneidad influye en la vegetación, conformando hábitats conspicuos como algarrobales, que se desarrollan sobre los suelos limo-arenosos, jarillales, en ambientes con suelos más arcillosos, y medanales, en suelos arenosos y con mayor permeabilidad (Lopez de Casenave 2001, Roig y Rossi 2001). Esta heterogeneidad condiciona la abundancia y la disposición espacial de las colonias de algunas especies de hormigas. En la Reserva de Ñacuñán, por ejemplo, las colonias de *Pogonomyrmex inermis* se concentran en sitios con suelos más arcillosos y las de *Pogonomyrmex mendozanus* en los más arenosos (Pol 2008). Por su parte, *Pheidole bergi* muestra densidades muy diferentes en dos hábitats de la reserva: tiene una densidad más alta en los algarrobales que en los medanales (Cao et al. datos no publicados). Estos antecedentes sugieren que las características ambientales y las condiciones edáficas son importantes

condicionantes de los patrones de abundancia y disposición espacial de las hormigas en esta región.

Además de la heterogeneidad natural, en el Monte los disturbios antrópicos como el pastoreo y la construcción de caminos rurales contribuyen a modificar las condiciones del hábitat. El ganado doméstico reduce la cobertura y el éxito reproductivo de las especies herbáceas cuyas semillas son consumidas por las hormigas granívoras (Pol et al. 2014, Marone y Pol 2021), lo que provoca cambios comportamentales y fisiológicos, así como declinaciones poblacionales en varias especies de hormigas (Pol et al. 2017, 2022, Miretti et al. 2024, Vullo et al. 2024). Por su parte, la construcción de caminos rurales modifica las condiciones ambientales y aumenta la densidad de colonias y la actividad forrajera de algunas especies, como *Pogonomyrmex mendozanus* (Pirk et al. 2004), mientras que otras, como *Pheidole bergi*, no presentan cambios evidentes (Cao 2020). En este contexto, resulta relevante evaluar cómo responde la hormiga granívora *Pheidole spininodis* tanto a las variaciones ambientales naturales como a las producidas por disturbios antrópicos.

En este capítulo se analizan los patrones de abundancia y disposición espacial de las colonias de *P. spininodis* en ambientes representativos del Monte central, considerando además sus variaciones temporales en distintos contextos ecológicos y de perturbación antrópica. El primer objetivo fue evaluar si la densidad de colonias difiere entre el interior del algarrobal y los caminos rurales que lo atraviesan. Bajo la hipótesis de que esta especie prefiere ambientes más abiertos, se esperaba encontrar una mayor densidad de colonias en los caminos que en el interior del algarrobal. El segundo objetivo fue analizar las variaciones temporales y espaciales de la densidad de colonias entre años (2019, 2021, 2025) y entre hábitats con distintas características edáficas, de la vegetación y niveles de perturbación (algarrobales y medanales con exclusión del ganado dentro de la Reserva de Ñacuñán y algarrobales con ganadería doméstica en campos aledaños). En el caso de las diferencias entre hábitats, se buscó caracterizar la abundancia de colonias en ambientes contrastantes en cuanto al tipo de suelo y vegetación, y evaluar el impacto del pastoreo sobre la densidad de colonias. La hipótesis planteada fue que los hábitats con mayor abundancia de semillas son más propicios para el establecimiento y la supervivencia de las colonias de esta hormiga granívora, por lo que se esperaba una menor densidad de colonias en los algarrobales pastoreados respecto de los no pastoreados. El tercer objetivo fue estudiar la disposición espacial de las colonias en algarrobales dentro de la reserva, evaluando si los patrones observados se explican por las condiciones ambientales, las interacciones con otras colonias o por efectos densodependientes.

Métodos

Diseño de muestreo

Se evaluaron la abundancia y la distribución espacial de las colonias de *P. spininodis* en diferentes hábitats y condiciones dentro de la reserva (algarrobales, medanales) y en campos ganaderos aledaños (algarrobales con ganadería) en 2019, 2021 y 2025. Los muestreos se realizaron a lo largo de caminos rurales y en parcelas dentro del algarrobal (Fig. 2.1). En

todos los casos se buscaron y mapearon todas las colonias activas (i.e., con presencia de obreras o soldados) durante febrero, cuando esta especie presenta los mayores niveles de actividad externa (Pirk et al. 2009). Como muchos nidos de *P. spininodis* son poco conspicuos (con una o más entradas pequeñas; ver Fig. 1.8), la búsqueda de colonias fue realizada por al menos dos personas entrenadas en dos ocasiones de muestreo en el horario de mayor actividad de estas hormigas (entre 6 y 3 h antes del mediodía).

Para comparar las densidades de colonias de *P. spininodis* en el interior del algarrobal y sobre los caminos rurales que lo atraviesan, en 2019 se buscaron y contaron todas las colonias activas en dos transectas de 1500 m de largo (~7 m de ancho) ubicadas en dos caminos rurales (D y F) dentro de la reserva y en dos parcelas de 50×50 m (J y V) establecidas dentro del algarrobal, separadas entre sí unos 80 m y a más de 50 m del camino más cercano. Todas las colonias sobre las transectas fueron mapeadas (en una dimensión; precisión: 10 cm) para analizar su disposición espacial. Para facilitar la detección y mapeo de las colonias dentro del algarrobal, cada parcela se subdividió en cuadrados de 5×5 m cuyos vértices fueron señalados con cintas plásticas. Para evaluar las diferencias en la densidad de colonias entre hábitats y condiciones, en 2021 se buscaron y contaron todas las colonias activas a lo largo de transectas de 500 m de largo (~6 m de ancho) ubicadas sobre caminos rurales en cada una de tres diferentes condiciones: algarrobales, medanales y algarrobales con ganadería. En cada hábitat y condición se establecieron tres transectas, separadas entre sí al menos por 130 m. Finalmente, para evaluar los cambios temporales en la densidad de colonias y en su disposición espacial en 2025 se volvieron a registrar todas las colonias activas en las dos transectas de 1500 m que habían sido muestreadas en 2019 (D y F), siguiendo el mismo procedimiento.

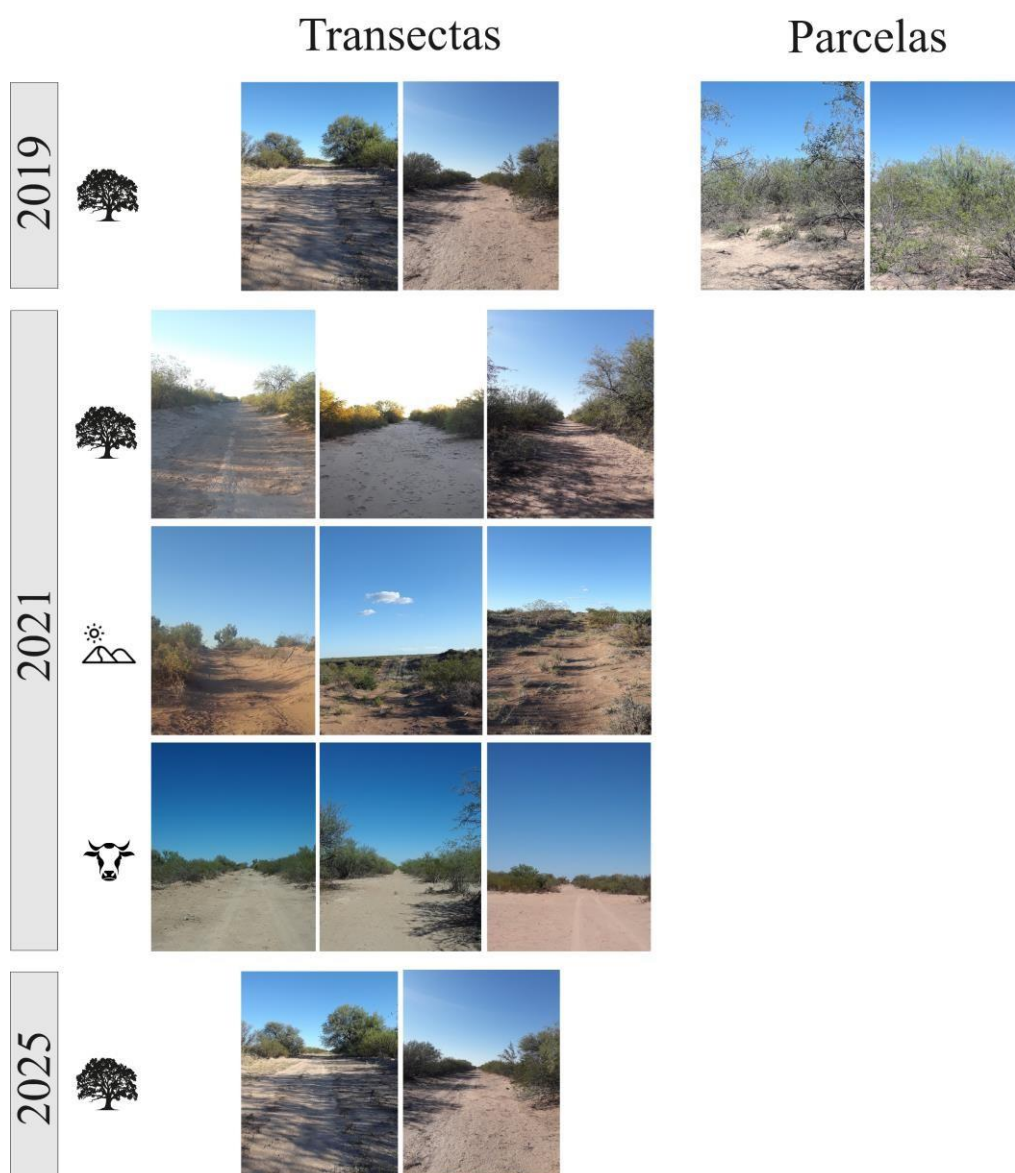


Figura 2.1.- Esquema del diseño de muestreo de colonias activas de *Pheidole spininodis*. En 2019 se muestrearon dos transectas de 1500 m de longitud establecidas sobre caminos rurales que atraviesan el algarrobal y dos parcelas de 50×50 m ubicadas en el interior del algarrobal en la Reserva de Ñacuñán. En 2021 se muestrearon en la reserva tres transectas de 500 m en el algarrobal y tres transectas en el medanal, y se muestrearon tres transectas en algarrobales con ganadería en los campos aledaños. Finalmente, en 2025 se muestrearon nuevamente las dos transectas de 1500 m ubicadas sobre caminos rurales en el algarrobal de la reserva.

Distribución espacial de las colonias

El patrón de disposición espacial de las colonias de *P. spininodis* fue analizado usando estadística espacial para puntos en una dimensión (colonias a lo largo de una transecta) con varias funciones de la familia de paquetes *spatstat* (v3.3-1; Baddeley et al. 2016) en la plataforma R (versión 4.4.4; R Core Team 2024). Se estudió la intensidad (i.e., el número

esperado de colonias por unidad de área) del proceso espacial, su homogeneidad a lo largo de las transectas y la autocorrelación espacial entre colonias.

En primer lugar, se evaluó la hipótesis nula de que el patrón observado es consecuencia de un proceso espacial completamente aleatorio (CSR, por sus siglas en inglés), asumiendo que no existen interacciones significativas dependientes de la distancia entre las colonias ni asociaciones con variables ambientales que resulten en una intensidad espacialmente heterogénea. Bajo esa hipótesis la localización de las colonias a lo largo de las transectas responde a un proceso espacial de tipo Poisson unidimensional con una intensidad constante. La homogeneidad de la intensidad fue analizada con una prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov que evalúa la desviación máxima entre la función de distribución acumulada de la ubicación observada de las colonias y la función esperada bajo la hipótesis nula (Baddeley et al. 2016). Un p-valor bajo indica que la intensidad es heterogénea a lo largo de la transecta. Esta heterogeneidad de la intensidad (i.e., la variación en el número esperado de colonias a lo largo de la transecta) fue estimada a través de un suavizado de kernel gaussiano no paramétrico.

El análisis de la autocorrelación espacial entre colonias fue realizado con dos funciones globales de segundo orden: la función K de Ripley y la función g^L de correlación de a pares. La primera se comporta mejor para realizar inferencias estadísticas pero la segunda, al no ser acumulativa, es menos ambigua y más fácil de interpretar. Estas funciones son sensibles tanto a la heterogeneidad de la intensidad de un proceso espacial (posiblemente ocasionada por una variable ambiental, como puede ser una característica del suelo que fluctúa a lo largo de la transecta) como a la “autocorrelación verdadera” dada por interacciones positivas o negativas dependientes de la distancia entre colonias (Dale y Fortin 2005, Baddeley et al. 2016). La función K de Ripley estima el número promedio de puntos (colonias) observado o esperado dentro de diferentes distancias r . Se utilizó la versión empírica definida en una dimensión (K^L), contando colonias en segmentos de $2r$ de longitud centrados en cada punto focal y estandarizando por la intensidad del proceso (o densidad, en el caso de CSR) para que puedan ser comparados entre diferentes patrones de puntos (Baddeley et al. 2016). La función K fue centrada de modo que el valor esperado en todas las distancias r para un proceso CSR sea cero, con valores positivos indicando agregación (hasta esa distancia) y valores negativos indicando repulsión o sobredispersión. Se corrigió geométricamente el efecto borde (producido por puntos inobservables ubicados más allá de los límites de los segmentos) con un análogo en una dimensión de la corrección isotrópica bidimensional estándar (Ang et al. 2011, Baddeley et al. 2016). Para evitar artefactos producidos por una corrección excesiva del efecto borde solo fueron usados valores de r de hasta un cuarto de la longitud de la transecta (≤ 350 m; Fortin 2020). La función g^L de correlación de a pares estima la relación entre el número promedio de pares de puntos separados por cualquier distancia r y el número esperado bajo un proceso CSR con la misma intensidad, y se corresponde con la primera derivada (i.e., la pendiente) de la función K (Baddeley et al. 2016). El valor esperado bajo un proceso CSR es 1, con valores más altos indicando agregación a esa distancia r (i.e., más pares de puntos observados que lo esperado por azar) y valores más bajos indicando segregación. Los intervalos de confianza del 95% de los valores de ambas funciones bajo la

hipótesis nula para cada distancia r fueron obtenidos utilizando simulaciones de Monte Carlo con 199 iteraciones de un proceso CSR con la misma intensidad que el patrón de puntos observado, y fueron usados como pruebas de hipótesis puntuales solo luego de que una prueba global de desviación absoluta máxima sugiriera el rechazo de la hipótesis nula (Baddeley et al. 2014).

Cuando la hipótesis nula de CSR fue rechazada, se exploró la existencia de autocorrelación entre colonias con las versiones no homogéneas de las funciones K^L de Ripley y g^L de correlación de a pares en una dimensión, que descuentan la función de intensidad heterogénea estimada por el suavizado de kernel gaussiano no paramétrico. La hipótesis nula de que los procesos son Poisson heterogéneos (i.e., de intensidad variable, pero sin interacciones entre colonias) se puso a prueba con los intervalos de confianza puntuales y los resultados de la prueba global de desviación absoluta máxima de manera análoga a como se mencionó arriba. Como esta prueba podría ser conservativa cuando la intensidad no es homogénea se realizó también una prueba balanceada independiente Monte Carlo de dos etapas con 39 iteraciones de la primera etapa, cada una con 40 iteraciones anidadas (Baddeley et al. 2017).

Resultados

La densidad de colonias activas de *P. spininodis* fue considerablemente menor dentro del algarrobal que en los caminos rurales que lo atraviesan (Fig. 2.2). La densidad en los caminos fue, en promedio, nueve veces más alta (53 vs 6 colonias/ha).

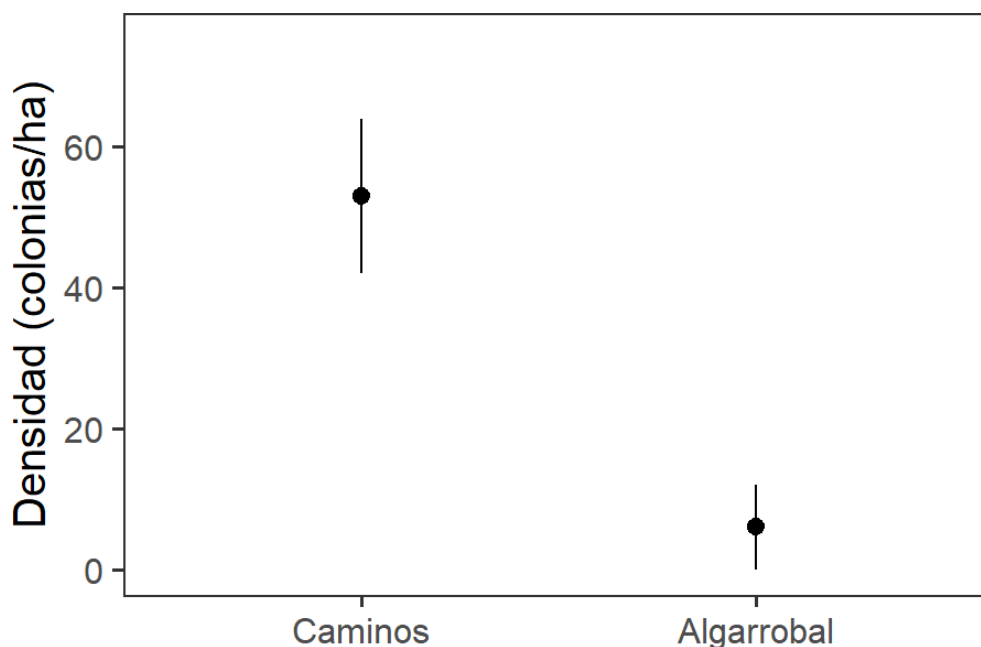


Figura 2.2.- Densidad promedio ($\pm$ EE) de colonias activas de *Pheidole spininodis* en caminos rurales que atraviesan el algarrobal (dos transectas de 1500 m) y en el interior del algarrobal (dos parcelas de 50×50 m) en la Reserva de Ñacuñán en 2019.

La densidad de colonias registrada en las transectas ubicadas sobre los caminos en el algarrobal fue similar en 2019 y 2021, con valores promedio que oscilaron entre 53 y 61 colonias/ha (Fig. 2.3). Sin embargo, en 2025 se produjo una marcada reducción de la densidad, con una disminución de más del 70%, en promedio, llegando a un valor mínimo de 9.52 colonias/ha en uno de los caminos.

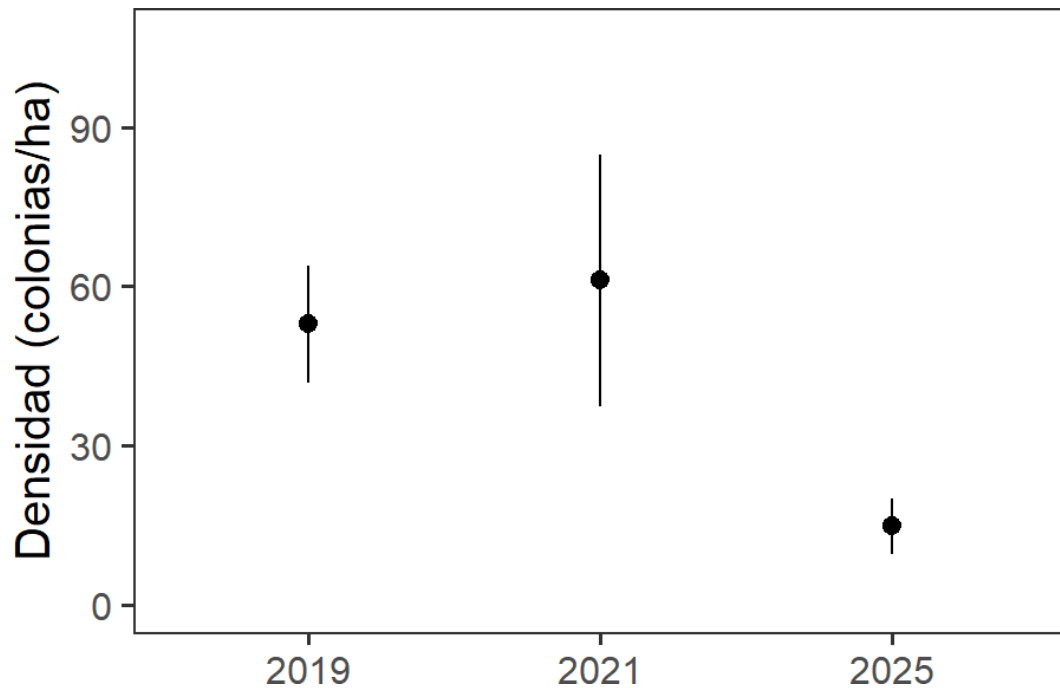


Figura 2.3.- Densidad promedio ($\pm$ EE) de colonias activas de *Pheidole spininodis* en caminos rurales que atraviesan el algarrobal en la Reserva de Ñacuñán en 2019 (dos transectas de 1500 m), 2021 (tres transectas de 500 m) y 2025 (dos transectas de 1500 m).

En las transectas sobre los caminos que atraviesan los algarrobales con ganadería la densidad de colonias activas fue mucho menor que en las de los algarrobales de la reserva, observándose una reducción cercana al 50%, en promedio (Fig. 2.4). *Pheidole spininodis* estuvo prácticamente ausente en el medanal de la reserva y solo se registró una colonia activa en las tres transectas ubicadas sobre los caminos que lo atraviesan.

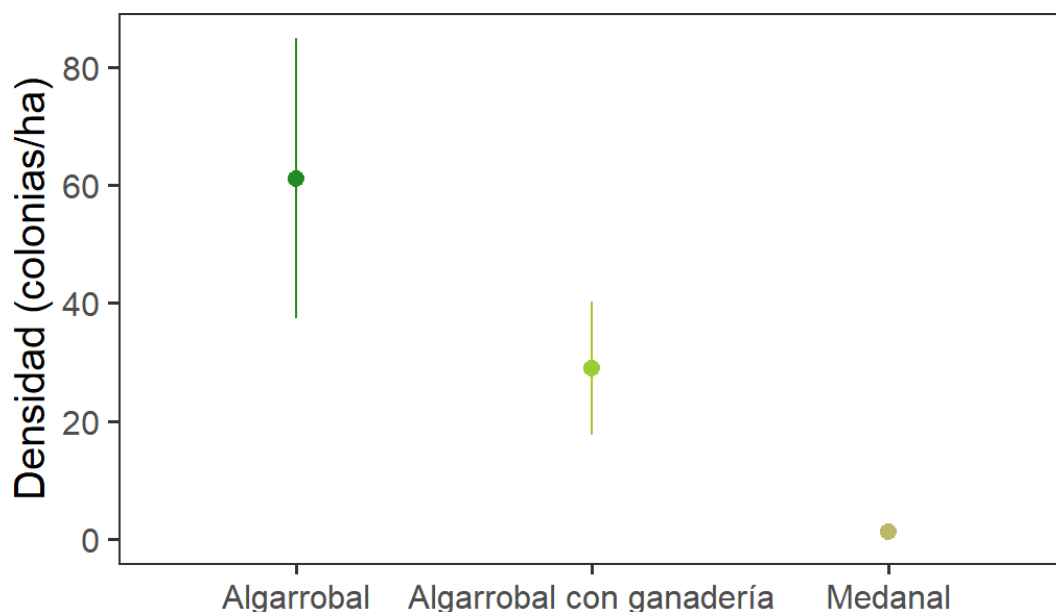


Figura 2.4.- Densidad promedio ($\pm$ EE) de colonias activas de *Pheidole spininodis* en caminos rurales que atraviesan el algarrobal y el medanal en la Reserva de Ñacuñán y en algarrobales con ganadería en sus alrededores, en 2021 (tres transectas de 500 m en cada caso).

En la figura 2.5 se muestra la ubicación de las colonias activas de *P. spininodis* en las dos transectas de 1500 m que atraviesan el algarrobal de la reserva en 2019 y 2025. Además de la marcada disminución en la densidad de colonias en 2025 (ver también Fig. 2.3), se puede observar en algunos casos la existencia de grupos de colonias, especialmente notables sobre la transecta D. En 2019 la intensidad del proceso espacial fue significativamente heterogénea a lo largo de la transecta D (Fig. 2.6), donde la densidad de colonias era mayor (67 colonias / 1500 m). Al analizar el patrón espacial de las colonias se registró una agregación para casi todas las distancias (estimada con el índice K de Ripley) y para distancias de hasta 50-100 m (con el índice g^L de correlación de pares). Por el contrario, en la transecta F, donde la densidad de colonias fue menor (44 colonias / 1500 m), no se detectó una heterogeneidad significativa y la disposición de las colonias estuvo dentro de lo esperado por un proceso azaroso para todas las distancias para ambos tipos de análisis. En 2025 la intensidad del proceso espacial a lo largo de la transecta D fue homogénea, sin evidencias de agregación para ninguna de las distancias. Como ya fue mencionado, la densidad de colonias en esta transecta (21 colonias / 1500 m) fue menor a la registrada en 2019. Finalmente, no fue posible realizar un análisis espacial en la transecta F en 2025 por el escaso número de colonias presentes (10 colonias / 1500 m).

Algarrobal (F)- 2019



Algarrobal (D)-2019



Algarrobal (F)- 2025



Algarrobal (D)-2025



Figura 2.5.- Ubicación de las colonias activas de *Pheidole spininodis* sobre las dos transectas establecidas en el algarrobal en la Reserva de Ñacuñán en 2019 y 2025.

Cuando se analizó la autocorrelación entre colonias con las versiones no homogéneas de las funciones K de Ripley y g^L de correlación de a pares en la transecta D en 2019 (el único caso en que se encontró una agregación significativa), no se encontró evidencia de autocorrelación con ninguna de las dos pruebas estadísticas utilizadas (i.e., la prueba global de desviación absoluta máxima y la prueba balanceada independiente Monte Carlo de dos etapas) y la distribución de las colonias no se diferenció de un proceso aleatorio con intensidad variable a lo largo de la transecta (Fig. 2.6; panel derecho).

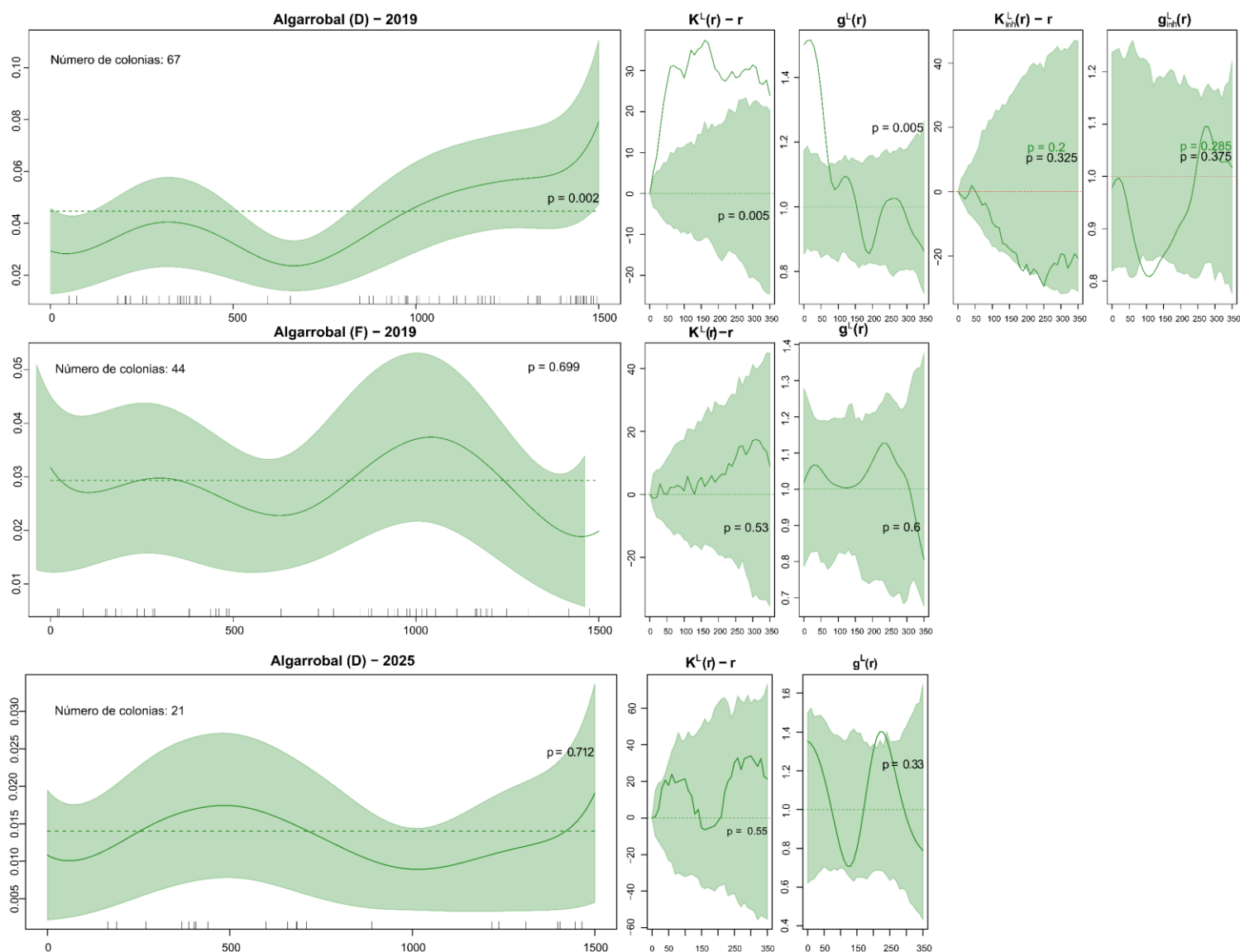


Figura 2.6.- Patrón de distribución espacial de las colonias activas de *Pheidole spininodis* en las dos transectas de 1500 m de longitud establecidas sobre caminos rurales que atraviesan el algarrobal en la Reserva de Ñacuñán en 2019 y 2025. A la izquierda se muestra la ubicación de las colonias (marcas negras sobre el eje horizontal) y la intensidad estimada del proceso espacial suponiendo una intensidad homogénea a lo largo de la transecta (línea punteada) o una intensidad variable, estimada por un suavizado de kernel gaussiano no paramétrico (línea continua con un sombreado para el intervalo de confianza del 95%). El p-valor corresponde a una prueba de Kolmogorov-Smirnov que evalúa la desviación máxima de la función de distribución acumulada bajo la hipótesis de intensidad homogénea. En el centro se muestra la autocorrelación espacial de las colonias según las funciones K de Ripley y g^L de correlación de a pares en función de la distancia r entre colonias (línea: observado, sombra: intervalo de confianza puntual suponiendo un proceso de Poisson homogéneo). El p-valor corresponde a una prueba global de desviación absoluta máxima que evalúa si el proceso es Poisson (i.e., sin autocorrelación espacial). Los gráficos de la derecha son similares a los del panel central pero suponiendo una intensidad variable como la estimada en los gráficos del panel izquierdo. Los p-valores corresponden a una prueba global de desviación absoluta máxima (en color) y a una prueba balanceada independiente Monte Carlo de dos etapas (en negro), en ambos casos evaluando si el proceso es Poisson (i.e., sin autocorrelación entre colonias).

Discusión

Se encontró una abundancia mucho mayor de colonias de *P. spininodis* en los caminos rurales que en el interior del algarrobal, indicando una clara asociación de esta hormiga con estos ambientes antrópicos. Se han registrado varios casos de especies de hormigas granívoras que se benefician por las condiciones en los caminos: facilitación de la expansión (DeMers 1993) y mayor abundancia de colonias (Terranella et al. 1999) en *Pogonomyrmex occidentalis*, mayor abundancia de colonias en *Pogonomyrmex mendozanus* (Pirk et al. 2004), *Pogonomyrmex coarctatus* (Tizón et al. 2010), *Messor semirufus* (Itzhak 2008) y *Pogonomyrmex barbatus* (Uhey et al. 2021), mayor abundancia de obreras en *Pogonomyrmex brevibarvis* (Amatta et al. 2023) y mayor abundancia de obreras en varias especies granívoras generalistas (Tshiguvho et al. 1999). En el caso de *P. spininodis*, su asociación con los caminos podría estar relacionada con el hecho de que el suelo desnudo puede ser una buena clave visual para las reinas fundadoras (DeMers 1993) o bien con la menor cobertura vegetal, que ofrece mejores condiciones abióticas (e.g., temperatura, humedad, irradiación solar) para la nidificación (Uhey et al. 2021). Tshiguvho et al. (1999) señalaron también la existencia de una mayor disponibilidad de semillas en los caminos, aunque este fenómeno sería menos generalizable y no se cuenta con información específica para los caminos rurales de Ñacuñán para corroborarlo.

La densidad de colonias de *P. spininodis* en los caminos que atraviesan el algarrobal disminuyó notablemente en 2025 con respecto a los años anteriores, mostrando una importante declinación poblacional. Esta tendencia puede ser una respuesta a la disminución sostenida en la abundancia de semillas que podría estar afectando la supervivencia de esta hormiga granívora. Desde 2018 se registra en Ñacuñán un período multianual de sequía (Miretti 2022, Vullo et al. 2024) que afectó severamente la cobertura de plantas del estrato herbáceo y, particularmente, de gramíneas, que en años recientes disminuyó hasta un 90% (Milesi y Lopez de Casenave datos no publicados). Esto produjo, a su vez, una drástica reducción de la abundancia de semillas en el banco del suelo. Por ejemplo, durante el período 2018-2020 las semillas de gramíneas en el banco del suelo se redujeron un 84% con respecto a las temporadas anteriores (Vullo et al. 2024). La escasez de su principal recurso alimentario (Pirk et al. 2009) ha provocado un cambio en la dieta de esta hormiga, aumentando su amplitud y disminuyendo el consumo de semillas, especialmente las de gramíneas (Vullo et al. 2024). Al parecer esta flexibilidad en la dieta no ha sido suficiente para contrarrestar los efectos negativos de la sequía, provocando finalmente la disminución observada en la abundancia de colonias. En el mismo periodo de tiempo se han registrado en Ñacuñán declinaciones poblacionales similares en tres especies del género *Pogonomyrmex* y en *Pheidole bergi* (Cao 2020, Lopez de Casenave et al. datos no publicados), indicando que las condiciones de sequía estarían impactando en varias especies de hormigas en el sitio de estudio.

Se encontraron diferencias marcadas en la densidad de colonias de *P. spininodis* en los diferentes ambientes. En la reserva, el algarrobal es el hábitat con mayores abundancias, mientras que en el medanal la especie está prácticamente ausente. Esto podría indicar la existencia allí de restricciones para la nidificación, posiblemente por limitaciones edáficas. Para varias especies de hormigas granívoras se han reportado este tipo de limitaciones: ciertas

propiedades del suelo pueden condicionar la presencia o afectar su abundancia (Kirkham y Fisser 1972, Johnson 1992, 2000, 2001, Crist y Wiens 1996, Bestemeyer y Wiens 2001, Boulton et al. 2005, Ríos-Casanova et al. 2006). Los suelos del medanal son mucho más permeables que los del algarrobal, con una menor humedad edáfica, condiciones hídricas que pueden estar determinando que *P. spininodis* no pueda establecer exitosamente sus colonias. La densidad de colonias se reduce también en el algarrobal sujeto a pastoreo en comparación con el algarrobal sin perturbación antrópica, indicando que la ganadería puede tener un efecto sobre el establecimiento y supervivencia de las colonias. Hay pocos estudios sobre densidad de colonias de hormigas granívoras en ambientes con ganadería y en su gran mayoría están focalizados en especies del género *Pogonomyrmex*. Por ejemplo, en el trabajo de revisión de Uhey y Hofstetter (2022) concluyeron que en general se registran bajas densidades de *Pogonomyrmex occidentalis* en ambientes con alta intensidad de pastoreo, pero no en sitios con menor intensidad del disturbio. En el Monte central se registró una reducción del 84% en la densidad de colonias de *Pogonomyrmex mendozanus* en sitios con alta intensidad de pastoreo (Pol et al. 2017) en donde también se observó un deterioro de la condición corporal de las hembras reproductoras y un menor tamaño de las colonias, efectos probablemente debidos a la reducción en la disponibilidad de semillas causada por la ganadería (Pol et al. 2022). En Ñacuñán, Claver et al. (2014) reportaron una mayor abundancia de obreras de *P. spininodis* en la reserva que en los campos con ganadería cercanos, corroborando las diferencias encontradas en este estudio. Es posible que *P. spininodis* esté siendo afectada negativamente por la disminución de la abundancia de semillas en algarrobales con ganadería de manera similar a lo que ocurre con *Pogonomyrmex mendozanus*, destacando la necesidad de llevar a cabo nuevos estudios para conocer más en profundidad los efectos de este disturbio antrópico.

Las colonias de *P. spininodis* se distribuyeron de manera agregada a lo largo de la transecta que atraviesa el algarrobal en la que se registraron las mayores densidades en 2019 (transecta D). La intensidad significativamente heterogénea del proceso a lo largo de esta transecta indica que hay áreas en las que se concentra una mayor densidad de colonias y, en consecuencia, que este camino presenta algún factor que genera condiciones heterogéneas para la nidificación de la especie. Sin embargo, al tener en cuenta la fuente de heterogeneidad utilizando la intensidad a lo largo del camino como covariable, se encontró que dentro de los parches favorables las colonias se distribuyen de manera azarosa, sugiriendo que al interior de esas zonas no hay una interacción significativa entre colonias. Sobre este mismo camino se ha registrado que las colonias de *Pheidole bergi* también presentan una distribución agregada (Cao et al. datos no publicados), reforzando la idea de la presencia de condiciones heterogéneas para la nidificación. Una posible fuente de heterogeneidad es el tipo de suelo. Crist y Wiens (1996), por ejemplo, encontraron que las colonias de *Pogonomyrmex occidentalis* se agregan en parches de suelos favorables. En los caminos rurales que atraviesan el algarrobal de Ñacuñán, *Pogonomyrmex mendozanus* y *Pogonomyrmex inermis* presentan también una distribución agregada (Milesi et al. datos no publicados) que parece ser debida a la selección de suelos de una textura particular, más arenosos en el caso de *P. mendozanus* y más arcillosos en el de *P. inermis* (Pol 2008). De esta manera, la agregación de colonias de *P. spininodis* podría deberse también a una selección de los parches de suelo más

favorables a lo largo del camino. En la otra transecta analizada en 2019 (transecta F), donde la densidad de colonias era menor, no se encontraron evidencias de una distribución heterogénea, mientras que, en 2025, cuando la densidad disminuyó drásticamente, tampoco hubo evidencia de agregación. En ambos casos, la distribución de las colonias no fue significativamente diferente de lo esperado por un proceso azaroso. Esta relación entre la densidad de colonias y su agregamiento es similar a la que muestra *Pheidole bergi* en el sitio de estudio (Cao et al. datos no publicados). En ese caso se ha especulado que cuando las condiciones ambientales eran favorables, las colonias nuevas y las jóvenes podían estar agrupadas, coexistiendo con una competencia intraespecífica relajada, mientras que cuando los recursos disminuyeron, una mayor competencia llevó a una pérdida densodependiente de las colonias, favoreciendo a las más grandes y antiguas. Esta explicación también podría aplicarse al patrón espacial observado en *P. spininodis*.

En conclusión, hay evidencias de que la abundancia y la distribución espacial de las colonias de *P. spininodis* en Ñacuñán son afectadas por diferentes factores ambientales que actúan a distintas escalas, produciendo variaciones tanto espaciales como temporales. La abundancia difiere entre los caminos y el interior del algarrobal, y a su vez en el algarrobal se encuentran densidades de colonias mayores que en otros hábitats y condiciones; estos patrones pueden estar producidos por factores tales como la disponibilidad de recursos, la cobertura vegetal o el tipo de suelo. Las condiciones heterogéneas del ambiente, en especial las edáficas, pueden condicionar la disposición espacial de las colonias, pero esos patrones pueden perderse cuando la densidad disminuye, y en este estudio se ha detectado una marcada declinación poblacional que probablemente esté ocasionada por eventos severos de sequías. Para entender mejor la relación entre las características del ambiente y la ecología de esta especie es necesario profundizar el estudio de su relación con el hábitat, tema que se abordará en los siguientes capítulos de esta tesis.

Bibliografía

Amatta E, Andino N, Calcaterra LA y Giannoni SM (2023) Effect of road disturbance on ant diversity in the Monte desert of Argentina. *Journal of Insect Conservation* 27:533-545

Ang QW, Baddeley A y Nair G (2011) Geometrically corrected second order analysis of events on a linear network, with applications to ecology and criminology. *Scandinavian Journal of Statistics* 39:591-617

Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE y Harris AT (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29:261-299

Azcárate FM y Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50:120-126

Baddeley A, Diggle PJ, Hardegen A, Lawrence T, Milne RK y Nair G (2014) On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. *Ecological Monographs* 84:477-489

- Baddeley A, Hardegen A, Lawrence T, Milne RK, Nair G y Rakshit S (2017) On two-stage Monte Carlo tests of composite hypotheses. *Computational Statistics and Data Analysis* 114:75-87
- Baddeley A, Rubak E y Turner R (2016) *Spatial point patterns, methodology and applications with R*. CRS Press
- Beever EA y Herrick JE (2006) Effects of feral horses in Great Basin landscapes on soils and ants: direct and indirect mechanisms. *Journal of Arid Environments* 66:96-112
- Bestelmeyer BT y Wiens JA (2001) Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11:1123-1140
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO y Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191
- Boulton AM, Davies KF y Ward PS (2005) Species richness, abundance, and composition of ground-dwelling ants in northern California grasslands: role of plants, soil, and grazing. *Environmental Entomology* 34:96-104
- Cao AL (2020) *Abundancia y disposición espacial de Pheidole bergi en el Monte central: relación con el hábitat y cambios a largo plazo*. Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires
- Cardoso P, Barton PS, Birkhofer K, Chichorro F, Deacon C, Fartmann T, Fukushima CS, Gaigher R, Habel JC y Hallmann CA (2020) Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biology Conservation* 242:art108426
- Claver S, Silnik SL y Campón FF (2014) Response of ants to grazing disturbance at the central Monte desert of Argentina: community descriptors and functional group scheme. *Journal of Arid Land* 6:117-127
- Cole BJ y Wiernasz DC (2002) Recruitment limitation and population density in the harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Ecology* 83:1433-1442
- Crist TO y Wiens JA (1996) The distribution of ant colonies in a semiarid landscape: implications for community and ecosystem processes. *Oikos* 76:301-311
- Dale MRT y Fortin MJ (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University press
- DeMers MN (1993) Roadside ditches as corridors for range expansion of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis* Cresson). *Landscape Ecology* 8:93-102
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF y Sandquist DR (1991) Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88:430-434

- Eldridge DJ, Poore AGB, Ruiz-Colmenero M, Letnic M y Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26:1273-1283
- Farji-Brener AG (1996) Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral* 6:144-150
- Farooq M, Khan U, Adnan M, Younas W, Qureshi NB, Yasir QM, Cai Q y Chiu MC (2025) Global decline of aquatic and terrestrial insects driven by climate change and anthropogenic impacts: the interaction of multiple stressors and disruption of niche conservatism. *Biological Conservation* 308:art111181
- Fortin MJ (2020) Spatial structure in population data. Pp. 299-313 en: Murray DL y Sandercock BK (eds) *Population ecology in practice*. John Wiley & Sons
- Gao J y Carmel Y (2020) A global meta-analysis of grazing effects on plant richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 302:art107072
- Gibb H, Grossman BF, Dickman CR, Decker D y Wardle G (2019) Long-term responses of desert ant assemblages to climate. *Journal of Animal Ecology* 88:1549-1563
- Holbrook JD, Pilliod DS, Arkleb RS, Rachlow JL, Vierling KT y Wiest MM (2016) Transition of vegetation states positively affects harvester ants in the Great Basin, United States. *Rangeland Ecology & Management* 69:449-456
- Hoover DL, Bestelmeyer B, Grimm NB, Huxman TE, Reed SC, Sala O, Seastedt TR, Wilmer H y Ferrenberg S (2020) Traversing the wasteland: a framework for assessing ecological threats to drylands. *BioScience* 70:35-47
- Itzhak MJ (2008) Seed harvester and scavenger ants along roadsides in Northern Israel. *Zoology in the Middle East* 44:75-82
- Johnson RA (1992) Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124
- Johnson RA (2000) Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25:403-412
- Johnson RA (2001) Biogeography and community structure of North American seed-harvest ants. *Annual Review of Entomology* 46:1-29
- Kaspari M y Valone TJ (2002) On ectotherm abundance in a seasonal environment of a desert ant assemblage. *Ecology* 83:2991-2996
- Kirkham DR y Fisser HG (1972) Rangeland relations and harvester ants in northcentral Wyoming. *Journal of Range Management* 25:55-60

- Kwok AB, Wardle GM, Greenville AC y Dickman CR (2016) Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. *Austral Ecology* 41:480-491
- Letnic M y Dickman CR (2010) Resource pulses and mammalian dynamics: conceptual models for hummock grasslands and other Australian desert habitats. *Biological Reviews* 85:501-521
- Lopez de Casenave J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires
- MacMahon JA, Mull JF y 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 y Berdugo M (2016) Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:215-237
- Marone L y Pol RG (2021) Continuous grazing disrupts desert grass-soil seed bank composition under variable rainfall. *Plant Ecology* 222:247-259
- Maute K, Hose GC, Story P, Bull CM y French K (2019) Surviving drought: a framework for understanding animal responses to small rain events in the arid zone. *Ecology* 100:e02884
- 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
- Miretti MF, Pol R, Vullo L, Cao AL, Marone L y 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
- Møller AP (2020) Quantifying rapidly declining abundance of insects in Europe using a paired experimental design. *Ecology and Evolution* 10:2446-2451
- Nash MS, Whitford WG, Van Zee J y Havstad KM (2000) Ant (Hymenoptera: Formicidae) responses to environmental stressors in the northern Chihuahuan Desert. *Environmental Entomology* 29:200-206
- Nicolai NC (2005) *Plant community dynamics governed by red harvester ant (*Pogonomyrmex barbatus*) activities and their role as drought refugia in a semi-arid savanna*. Tesis doctoral, Texas A&M University
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51

- Oñatibia GR, Amengual G, Boyero L y Aguiar MR (2020) Aridity exacerbates grazing-induced rangeland degradation: a population approach for dominant grasses. *Journal of Applied Ecology* 57:1999-2009
- Pirk GI, Lopez de Casenave J y Pol R (2004) Asociación de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* con caminos en el Monte Central. *Ecología Austral* 14:65-76
- Pirk GI, di Pasquo F y Lopez de Casenave J (2009) Diet of two sympatric *Pheidole* spp. ants in the central Monte desert: Implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56:277-283
- Pol RG (2008) *Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo
- Pol RG, Miretti F y 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, Sagario MC y 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 y Marone L (2017) Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing. *Ecological Entomology* 42:283-293
- R Core Team (2024) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing
- Ríos-Casanova L, Valiente-Banuet A y Rico-Gray V (2006) Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica* 29:316-323
- Rissing SW y Pollock GB (1989) Behavioural ecology and community organization of desert seed-harvester ants. *Journal of Arid Environments* 17:167-173
- Robertson IC y Robertson WG (2020) Colony dynamics and plant community associations of the harvester ant, *Pogonomyrmex salinus* (Hymenoptera: Formicidae) in sagebrush-steppe habitat. *Environmental Entomology* 49:983-992
- Roig FA y Rossi B (2001) Flora y vegetación. Pp. 41-70 en: Boshoven J y Tognelli M (eds) *El desierto del Monte: la Reserva de Biósfera de Ñacuñán*. Triunfar
- Sánchez-Bayo F y Wyckhuys KAG (2019) Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biological Conservation* 232:8-27

Sanders NJ y 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

Sharp LA y Barr WF (1960) Preliminary investigations of harvester ants on southern Idaho rangelands. *Range Management* 13:131-134

Sneva FA (1979) The western harvester ants: their density and hill size in relation to herbaceous productivity and big sagebrush cover. *Journal of Range Management* 32:46-47

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

Sundaram M, Steiner E y Gordon DM (2022) Rainfall, neighbors, and foraging: the dynamics of a population of red harvester ant colonies 1988-2019. *Ecological Monographs* 92:e1503

Terranella AC, Ganz L y Ebersole JJ (1999) Western harvester ants prefer nest sites near roads and trails. *Southwestern Naturalist* 44:382-384

Tessema ZK, de Boer WF, Baars RMT y Prins HHT (2012) Influence of grazing on soil seed banks determines the restoration potential of aboveground vegetation in a semi-arid savanna of Ethiopia. *Biotropica* 44:211-219

Tizón FR, Peláez DV y Elía OR (2010) Efecto de los cortafuegos sobre el ensamble de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en una región semiárida, Argentina. *Iheringia* 100:216-221

Trigo CB, Villagra PE, Coles PC, Marás GA, Andrade-Díaz MS, Núñez-Regueiro MM, Derlindati EJ y Tálamo A (2020) Can livestock exclusion affect understory plant community structure? An experimental study in the dry Chaco forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 463: art118014

Tshiguvho TE, Dean WRJ y Robertson HG (1999) Conservation value of road verges in the semi-arid Karoo, South Africa: ants (Hymenoptera: Formicidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 8:1683-1695

Uhey DA, Cummins GC, Rotter MC, Lassiter LS y Whitham TG (2021) Hiking trails increase abundance of harvester ant nests at Clear Creek, Arizona. *Southwestern Entomologist* 46:403-411

Uhey DA y Hofstetter RW (2022) From pests to keystone species: ecosystem influences and human perceptions of harvester ants (*Pogonomyrmex*, *Veromessor*, and *Messor* spp.). *Annals of the Entomological Society of America* 115:127-140

Villagra PE, Defossé GE, del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E y 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

Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L y 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

Wiernasz DC y Cole BJ (1995) Spatial distribution of *Pogonomyrmex occidentalis*: recruitment, mortality and overdispersion. *Journal of Animal Ecology* 64:519-527

Capítulo 3

Uso y selección de hábitat de nidificación de *Pheidole spininodis*

CAPÍTULO 3

Uso y selección de hábitat de nidificación de *Pheidole spininodis*

Introducción

En muchas especies de hormigas el establecimiento de las colonias no ocurre de manera azarosa en el ambiente disponible, sino que es consecuencia de una selección activa del sitio de nidificación por parte de la reina fundadora (Johnson 2000, Motro et al. 2016). No obstante, también es posible que las colonias que inicialmente se establecieron de manera azarosa tengan mayores niveles de supervivencia en ciertos sitios por sobre otros, mostrando con el tiempo una asociación positiva con las características propias de esos hábitats favorables (Sneva 1979, Rissing 1988, Díaz 1991, Holbrook et al. 2016, Robertson y Robertson 2020). La descripción de las características de los sitios en donde se encuentran las colonias y su comparación con los lugares disponibles puede ayudar a entender si efectivamente existe una selección del hábitat y cuáles aspectos del ambiente son sus determinantes (Rissing 1988, Holec et al. 2006).

Entre los factores más frecuentemente asociados con la nidificación en hormigas se encuentran la vegetación, el tipo de cobertura del suelo y la cercanía a fuentes de alimento. Diversos estudios han documentado la asociación positiva o negativa de colonias de hormigas granívoras con tipos particulares de vegetación (Sneva 1979, Rissing 1988, Díaz 1991, Azcárate y Peco 2003, Pinter-Wollman y Brown 2015, Holbrook et al. 2016, Robertson y Robertson 2020, Cahan et al. 2023). En muchos casos, esta asociación se ha explicado como una respuesta a la regulación térmica del nido dada por la presencia o ausencia de vegetación (Rissing 1988, Díaz 1991, Azcárate y Peco 2003). En otros, se interpreta que la vegetación puede actuar como un indicador de la disponibilidad de alimento, como ocurre cuando las colonias de hormigas granívoras se ubican en sitios con mayor cobertura de las plantas que producen las semillas que consumen (Pinter-Wollman y Brown 2015, Holbrook et al. 2016, Robertson y Robertson 2020). Arnan et al. (2007) pusieron a prueba experimentalmente en una comunidad de hormigas del Mediterráneo que la sombra de la vegetación y la disponibilidad de alimento pueden tener efectos independientes sobre la abundancia de hormigas y que varían según los rasgos ecológicos de cada especie. Además, se ha documentado la selección de ciertos tipos de cobertura del suelo en algunas hormigas (Díaz 1991, Johnson 1992, Crist y Wiens 1994), lo cual puede deberse a su influencia sobre la humedad y la dinámica del agua del suelo (Johnson 1992) o a que afecta la movilidad de las obreras forrajeras que buscan alimento cerca del nido (Crist y Wiens 1994).

La relevancia de los factores bióticos y abióticos que influyen en la selección de sitios de nidificación pueden variar según la escala espacial considerada, por lo que un análisis centrado en una sola escala podría resultar insuficiente (Wiens 1989). Las reinas fundadoras pueden seleccionar características del hábitat tanto a micro (Motro et al. 2016) como a macroescala (King y Tschinkel 2016). Además, las condiciones microambientales, como la temperatura del suelo, pueden depender de características del entorno a mayor escala. Por ejemplo, un claro en un bosque cerrado puede presentar condiciones térmicas diferentes a un

claro ubicado en un área abierta, aun cuando ambos sitios sean similares a una escala menor (López et al. 1992). En los desiertos, que están típicamente estructurados como un mosaico con parches de vegetación leñosa rodeados de áreas abiertas con herbáceas o suelo desnudo (Aguiar y Sala 1999, Bisigato et al. 2009), los cambios de las condiciones ambientales pueden ser marcados a escalas espaciales reducidas. En consecuencia, es importante considerar más de una escala de análisis al estudiar la selección del sitio de nidificación de las hormigas.

En los últimos años se han estudiado los patrones espaciales y la asociación con el hábitat en las especies granívoras del género *Pogonomyrmex* en el Monte central (Pol 2008, Milesi et al. datos no publicados), pero se desconoce esta información para otras especies granívoras, como *Pheidole spininodis*. En el capítulo anterior se mostró que esta especie tiene patrones espaciales consistentes con una selección de hábitat a escala de hábitat y de paisaje: la abundancia de colonias difiere entre los caminos rurales y el interior del algarrobal, y a su vez en el algarrobal se encuentran densidades de colonias mayores que en otros hábitats como el medanal. Es posible entonces que esta especie seleccione determinados sitios de nidificación a escalas menores. El objetivo de este capítulo fue analizar el uso de hábitat de nidificación de *P. spininodis* en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán y evaluar qué características estructurales del ambiente selecciona a dos escalas espaciales: micro y mesohábitat. Considerando la asociación de *P. spininodis* con los caminos rurales y que varias especies de hormigas granívoras seleccionan hábitats abiertos para nidificar (e.g., Nash et al. 2001, Tschinkel 2017, Robertson y Robertson 2020), así como que consume preferentemente semillas de plantas herbáceas, y en especial de gramíneas (Pirk et al. 2009, Vullo et al. 2024), se planteó la hipótesis de que *P. spininodis* usa y selecciona sitios de nidificación abiertos, con baja cobertura de plantas leñosas y alta cobertura de gramíneas a ambas escalas.

Métodos

Diseño de muestreo

Para caracterizar el hábitat de nidificación utilizado por *P. spininodis* y analizar la selección del sitio de nidificación se estudiaron las características de la vegetación y de la cobertura del suelo en parcelas centradas en la entrada del nido de colonias ubicadas dentro del algarrobal (sitios usados) y se las comparó con las de parcelas del mismo tamaño ubicadas al azar dentro del mismo ambiente (sitios disponibles) (Fig. 3.1). La selección se evaluó comparando las mediciones en los sitios usados y los disponibles (Johnson 1980, Díaz 1991, Milesi et al. 2008). Este análisis y comparación se realizó a dos escalas simultáneamente: a escala de microhábitat (utilizando parcelas de 1 m de radio) y a escala de mesohábitat (5 m de radio). En el primer caso, se trata del hábitat inmediato a la ubicación de la colonia, mientras que el segundo análisis permite detectar si la selección del hábitat es consistente a una mayor escala (i.e., la del mesohábitat circundante).

En diciembre y febrero (la época de mayor actividad de estas hormigas) de dos temporadas (2021-2022 y 2022-2023) se recorrió el algarrobal buscando colonias activas de *P.*

spininodis. Para el análisis se seleccionaron 20 colonias, teniendo en cuenta que hubiese más de 10 m de distancia entre ellas y que no estuvieran en la misma área. Los sitios disponibles (24 en total) fueron ubicados al azar en áreas representativas del algarrobal. Para establecer esos puntos se ubicaron tres transectas de 200 m, se eligieron ocho puntos al azar sobre cada transecta y finalmente se ubicó el sitio eligiendo una distancia perpendicular a la transecta al azar entre 0 y 50 m, eligiendo a su vez al azar si esa distancia se tomaba a la izquierda o a la derecha de la línea de marcha de la transecta. Ambas mediciones (en los sitios usados y disponibles) se realizaron durante las mismas temporadas de muestreo.

Las características del hábitat en las parcelas de 1 m de radio (escala de microhábitat) se registraron utilizando la técnica de interceptación puntual. En cada parcela se dispusieron cuatro transectas de 1 m orientadas en el sentido de los puntos cardinales (Fig. 3.1), donde cada 10 cm (i.e., en 40 puntos en cada una) se registró el tipo de sustrato del suelo (mantillo o suelo desnudo) y los contactos de las plantas de las distintas especies con una vara de 1 m de altura o con su proyección vertical. A partir de estas mediciones se estimó el porcentaje de cobertura por especie y grupo de plantas (gramíneas, subarbustos, arbustos y árboles), y el porcentaje de cobertura de mantillo y suelo desnudo. También se registró la distancia desde el centro de la parcela a la gramínea, el arbusto, el árbol y la cobertura leñosa más cercana. Para la escala de mesohábitat se registraron las mismas variables en la parcela de 5 m de radio con cuatro transectas de 5 m y puntos de muestreo cada 25 cm (i.e., en 80 puntos en cada una).

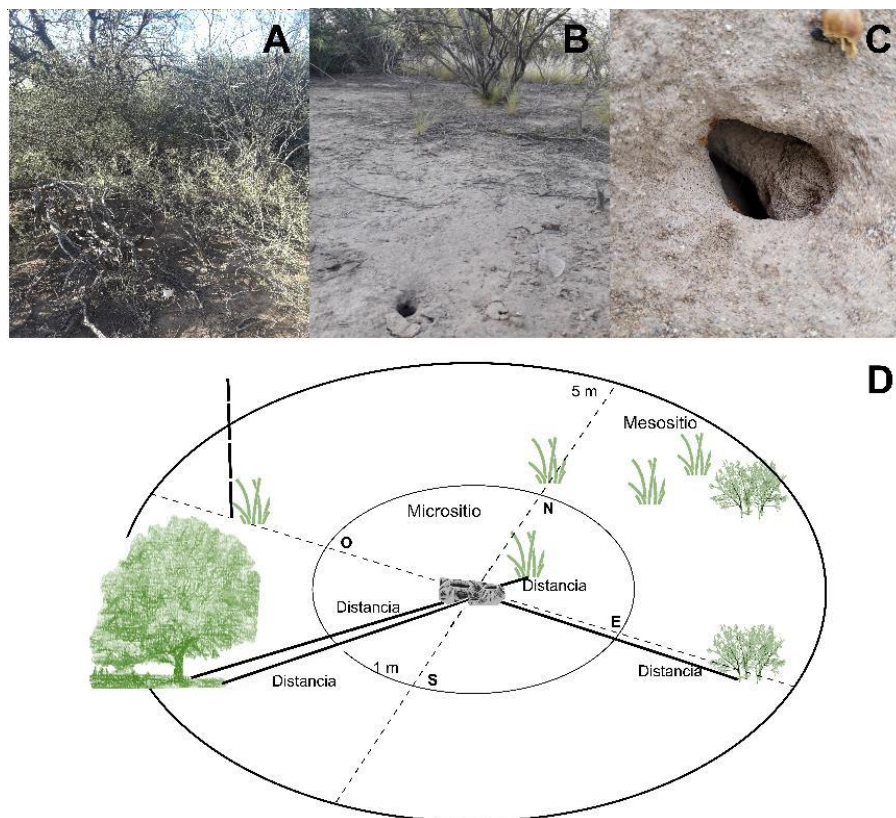


Figura 3.1.- (A) Un sitio ubicado al azar (“sitio disponible”) en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán. (B) Un sitio en el que se encuentra una colonia de *Pheidole spininodis* (“sitio usado”) en el algarrobal. (C) Entrada del nido de una colonia de *P. spininodis* en el algarrobal. (D) Esquema del diseño de muestreo de las características de la vegetación y de la cobertura del suelo a dos escalas (microhábitat: parcela de 1 m de radio; mesohábitat: parcela de 5 m de radio) en el algarrobal, con la entrada del nido como centro de la parcela en los sitios usados. En los sitios disponibles, el centro de la parcela es un punto ubicado al azar en el algarrobal. Sobre las cuatro transectas orientadas en el sentido de los puntos cardinales se registró con una vara la cobertura de las plantas y del tipo de sustrato del suelo, y además se registraron las distancias a los diferentes tipos de vegetación.

Análisis de datos

Se utilizaron dos aproximaciones estadísticas complementarias para describir y evaluar la selección de los sitios de nidificación de *P. spininodis*. Por un lado, se usó un Análisis de Componentes Principales para reducir la dimensionalidad a través de la obtención de nuevas variables combinando las variables originales. Por otro lado, se utilizaron modelos de regresión logística con el objetivo de identificar cuáles de todas las variables originales medidas eran las mejores para explicar el comportamiento de los datos. Con ambos tipos de análisis se puede entender mejor la asociación entre las variables ambientales y la selección del sitio de nidificación (Chase 2002). Los análisis fueron realizados para cada escala (microhábitat, mesohábitat) por separado.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y el porcentaje de cobertura de suelo desnudo en los 24 sitios al azar (i.e., los sitios disponibles). La cobertura de mantillo no fue incluida en el análisis porque sus valores son complementarios de los de cobertura de suelo desnudo (i.e., están negativamente correlacionados). Este análisis permite evaluar la asociación de las variables y los sitios de manera sintética a través de unos pocos ejes ortogonales (componentes) que capturan la mayor parte de la variabilidad del conjunto de datos. El número de componentes retenidos fue elegido según el criterio de Kaiser (seleccionando autovalores mayores a 1) y el modelo de vara partida (Jackson 1993). De esta manera se obtuvo la distribución de los sitios al azar en el espacio de los componentes retenidos, delimitando el área de lo que está disponible en el ambiente para ser usado por las hormigas. Sobre este espacio multidimensional caracterizado por los sitios disponibles se ubicaron los sitios usados, sin modificarlo. Esto se llevó a cabo calculando los valores (scores) de cada sitio usado sobre cada componente a partir de las matrices de autovalores y autovectores generadas con los datos de los sitios disponibles (Rotenberry y Wiens 1998). En síntesis, se obtiene primero un espacio multivariado “disponible” que es independiente de los sitios usados, para luego ubicar en él estos últimos y poder evaluar si son o no un subconjunto sesgado del espacio disponible (Rotenberry y Wiens 1998, Chase 2002, Milesi et al. 2008). Esta aproximación permite que el espacio multivariado se base en la heterogeneidad ambiental y no en maximizar la diferencia entre dos tipos de sitios (disponibles vs. usados) como sucedería si se hubiera realizado un Análisis Discriminante (Milesi 2006). El análisis se realizó con el paquete *stats* (versión 4.4.2) de la plataforma R (R Core Team 2024).

La selección fue evaluada visualmente y a través de dos pruebas estadísticas. En el primer caso se ubicaron los sitios usados y disponibles en el mismo gráfico con los componentes principales retenidos como ejes, para visualizar cómo se distribuyen unos con respecto a otros en el espacio bidimensional. La primera de las pruebas estadísticas utilizadas fue un análisis de segregación espacial multidimensional usando la técnica de Dixon (Dixon 1994, 2002). Este análisis de segregación fue originalmente usado para describir distribuciones espaciales en el espacio físico real, pero en este caso se utiliza para analizar la distribución espacial de los sitios en el espacio de los componentes principales retenidos (Milesi et al. 2008). La prueba clasifica a cada sitio según si es usado o disponible y luego calcula la frecuencia con la cual cada tipo de sitio tiene como vecino más cercano a uno de su misma identidad o a uno de la otra clase. Estas frecuencias calculadas se comparan con lo esperado por una “clasificación aleatoria”, es decir una en la cual la clasificación de qué tipo de sitio es cada uno se asigna al azar. Con las frecuencias esperadas y observadas se construye una tabla de contingencia y se las compara con una prueba de Chi-cuadrado (Dixon 1994, 2002). Cuando el resultado es significativo se puede determinar cuál de las frecuencias observadas (i.e., si un sitio tiene como vecino más cercano a un sitio de la misma o de distinta clase) difiere de lo esperado bajo la hipótesis nula. Este análisis se realizó con el paquete *nnsbat* (versión 0.1.2; Ceyhan 2022) de la plataforma R (R Core Team 2024). La segunda prueba estadística utilizada para evaluar la selección fue la de Kolmogorov-Smirnov para muestras continuas a dos colas (Siegel y Castellan 1988), con la que se evaluó la diferencia en la distribución de los valores de los dos tipos de sitios (usados, disponibles) sobre cada uno de los componentes

principales retenidos. Esta prueba detecta tanto las diferencias en los parámetros de posición (e.g., los sitios usados y los disponibles podrían tener valores promedio significativamente diferentes sobre el componente) como en los de dispersión (e.g., el rango de valores de los sitios usados y el de los disponibles sobre el componente podrían ser significativamente diferentes), de manera que si la prueba resulta significativa se debe evaluar gráficamente cuál de ellos produce la diferencia (o ambos). Para esta prueba se utilizó el paquete *stats* (versión 4.4.2 de la plataforma R (R Core Team 2024)).

Para complementar los resultados del Análisis de Componentes Principales se realizaron modelos lineales generalizados mixtos, evaluando cómo las diferentes variables de hábitat influyen sobre la probabilidad de que esté presente una colonia. Se modeló la presencia o ausencia de colonias (variable respuesta) utilizando modelos de regresión logística con los datos siguiendo una distribución de Bernoulli y función de enlace logit. Las covariables consideradas fueron la cobertura de los grupos de plantas, el porcentaje de cobertura de suelo desnudo y las distancias a los diferentes tipos de vegetación. La cobertura de mantillo tampoco fue incluida en estos análisis por ser complementaria de la de suelo desnudo. La ocasión de muestreo (mes y año) fue incluida como un factor aleatorio. Con todas las covariables que en modelos univariados obtuvieron un p-valor menor a 0.25 en pruebas de Wald y de razón de verosimilitud con una prueba de Chi-cuadrado se construyeron modelos multivariados, considerando todas las combinaciones posibles de covariables pero con la precaución de que las correlacionadas no estuvieran en el mismo modelo (Hosmer y Lemeshow 2000). En cada uno de estos modelos multivariados se removieron secuencialmente las covariables que no mostraban un efecto significativo ($p > 0.05$) sobre la variable respuesta usando las pruebas de Wald y de razón de verosimilitud con una prueba de Chi-cuadrado, hasta llegar a un modelo final que contenía solo covariables con efectos significativos. Cada uno de estos modelos finales fue comparado con el inicial (i.e., con todas las covariables retenidas) y con los modelos univariados de cada covariable retenida usando el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc). Cada modelo final también fue comparado con el inicial correspondiente mediante un análisis de devianza con una prueba Chi-cuadrado asociada. En cada caso se retuvo el mejor modelo, ya fuera el inicial, el final o alguno de los univariados. Para cada uno de estos modelos se comprobó el buen ajuste a los datos con la prueba de Hosmer y Lemeshow (2000) y se realizó una prueba de razón de verosimilitud comparándolos con un modelo sin covariables (i.e., uno en el cual solo se estudia la relación de la variable respuesta con los efectos aleatorios). Todos los modelos pasaron estas pruebas. Finalmente, se compararon estos modelos entre sí; aquellos con menor valor de AICc y con una diferencia de menos de dos valores de AICc fueron considerados como los que mejor explicaban el conjunto de datos originales. El ajuste de los modelos y el cumplimiento de los supuestos fueron evaluados usando el paquete *DHARMA* (versión 0.4.5; Hartig 2022), y los modelos fueron realizados con el paquete *glmmTMB* (versión 1.1.10; Brooks et al. 2017), ambos en la plataforma R (R Core Team 2024).

Resultados

Escala de microhábitat

Las diferencias entre los sitios usados por *P. spininodis* y los disponibles fueron muy marcadas en cuanto a la cobertura del sustrato del suelo (Fig. 3.2). Si bien en el algarrobal el suelo desnudo tiene naturalmente un porcentaje de cobertura mayor que el mantillo (aproximadamente 65 vs. 35%), en los sitios usados la diferencia fue mucho mayor, superando la cobertura de suelo desnudo el 90%. Respecto a la vegetación, los sitios usados presentaron un alto porcentaje sin cobertura (más del 85%) y escasa cobertura de las distintas especies de plantas (Fig. 3.2). En contraste, los sitios disponibles presentaron mayor cobertura vegetal que los usados, incluyendo especies representativas del algarrobal como algarrobo (*Neltuma flexuosa*), jarilla (*Larrea divaricata*) y *Lycium* spp. Esto sugiere que el muestreo aleatorio representó adecuadamente la vegetación típica del algarrobal y que las colonias de *P. spininodis* seleccionaron sitios más abiertos, prácticamente sin cobertura y con mayor proporción de suelo desnudo para nidificar.

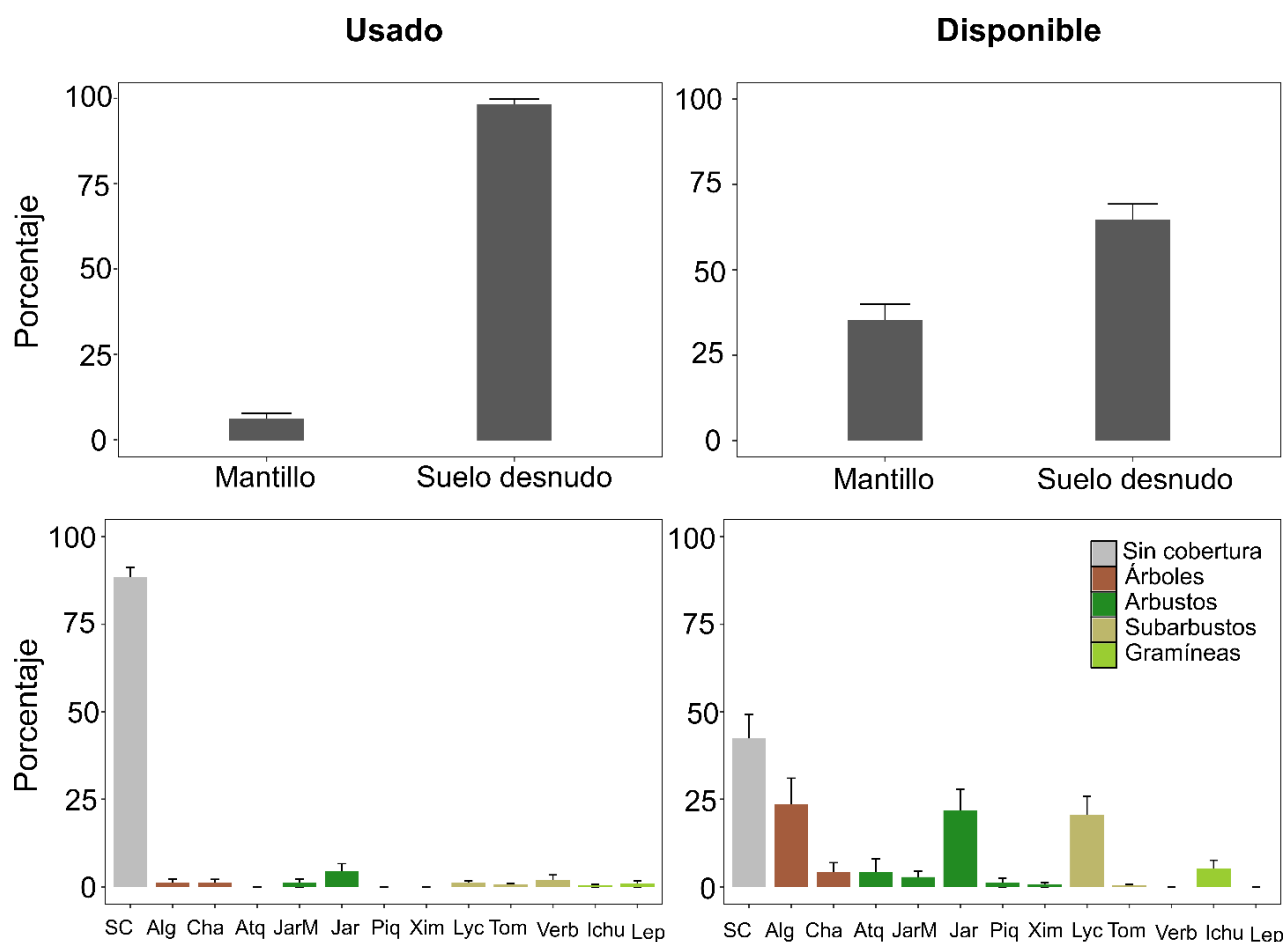


Figura 3.2.- Cobertura de tipos de sustratos del suelo y de la vegetación a escala de microhábitat. Arriba: porcentaje promedio (+ EE) de cobertura de mantillo y de suelo desnudo en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Abajo: porcentaje promedio (+ EE) sin cobertura vegetal o con cobertura de las distintas especies de plantas en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Los distintos grupos de plantas se indican con diferentes colores. SC: sin cobertura, Alg: Algarrobo (*Neltuma flexuosa*), Cha: Chañar (*Geoffroea decorticans*), Atq: Atamisque (*Atamisquea emarginata*), Jar M: Jarilla macho (*Larrea cunefolia*), Jar: Jarilla (*Larrea divaricata*), Piq: Piquillín (*Condalia microphylla*), Xim: *Ximenia americana*, Lyc: *Lycium* spp., Tom: Tomillo (*Troncosoa seriphioides*), Verb: Verbena (*Mulguraea aspera*), Ichu: Coirón (*Jarava ichu*) y Lep: *Leptochloa crinita*.

Las diferencias en las distancias a los distintos tipos de plantas entre los sitios usados y los disponibles no fueron muy marcadas, pero los usados mostraron una tendencia a tener valores mayores que los disponibles para todos los tipos de plantas, particularmente en la distancia a cobertura leñosa (Fig. 3.3). Esto demuestra que los sitios de nidificación estuvieron en general más alejados de la vegetación, pero más notablemente de las especies leñosas, respecto de lo que se esperaría si usaran el espacio de manera azarosa.

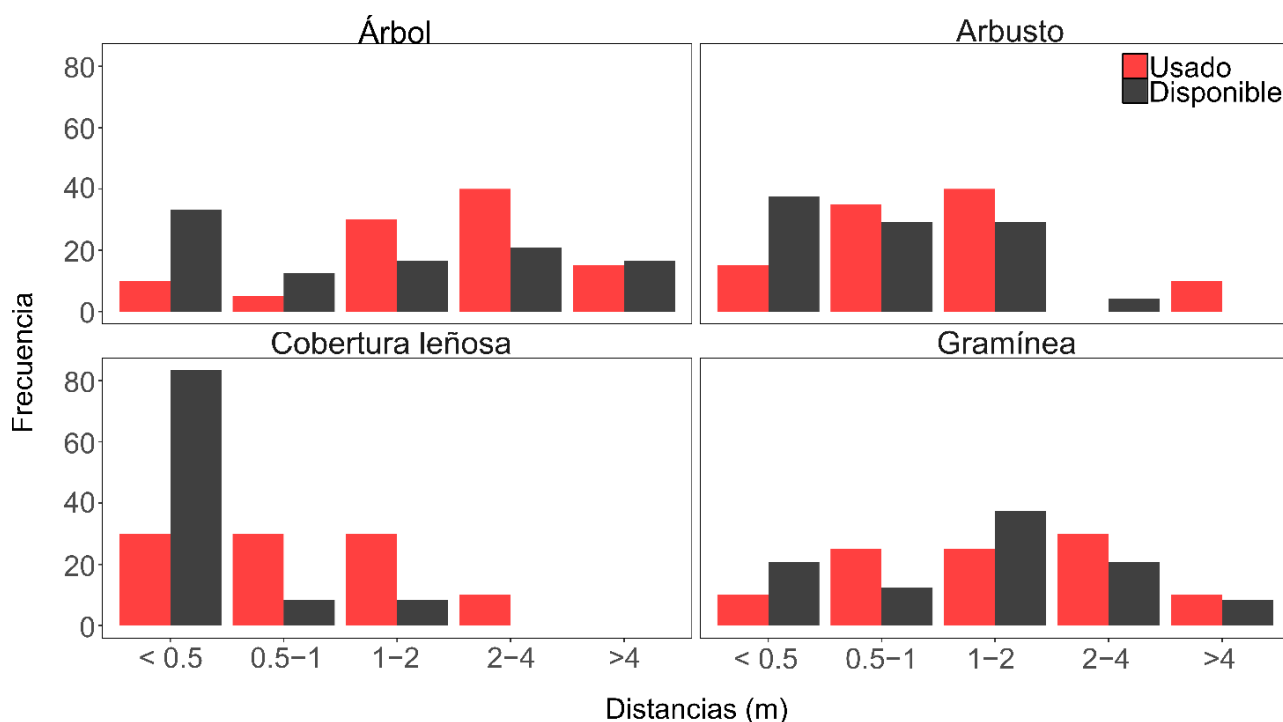


Figura 3.3.- Histogramas de frecuencia relativa de las distancias desde el centro de los sitios usados (rojo) y disponibles (negro) al árbol, al arbusto, a la cobertura leñosa y a la gramínea más cercana.

Los tres primeros componentes del Análisis de Componentes Principales fueron retenidos según el modelo de vara partida y el criterio de Kaiser y, en conjunto, explicaron del 87% de la variabilidad total (Tabla 3.1). El primer componente estuvo asociado positivamente a la ausencia de cobertura vegetal y a la cobertura de suelo desnudo. En el segundo componente los valores positivos estuvieron asociados a una mayor cobertura de arbustos y los negativos a la cobertura de árboles y de suelo desnudo. El tercer componente separó sitios con mayor cobertura de gramíneas (valores positivos) de aquellos con mayor cobertura de subarbustos (negativos).

Tabla 3.1.- Resultado del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de microhábitat. Para cada componente retenido se muestran el grado de asociación de cada variable (se resaltan en negritas las que se consideraron más importantes), el autovalor, la variabilidad explicada y la variabilidad explicada acumulada.

Variables	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Cobertura de árbol	-0.395	-0.596	0.020
Cobertura de arbusto	-0.313	0.631	0.150
Cobertura de subarbusto	-0.315	-0.105	-0.735
Cobertura de gramínea	-0.334	-0.260	0.655
Sin cobertura	0.605	0.017	0.085
Cobertura de suelo desnudo	0.411	-0.409	0.022
Autovalor	2.514	1.527	1.202
Variabilidad explicada (%)	41.90	25.45	20.03
Variabilidad acumulada (%)	41.90	67.35	87.38

Al ubicar los sitios usados en el espacio multivariado construido a partir de las características de los 24 sitios disponibles, la distribución de los sitios usados se diferenció significativamente de la de los disponibles ($X^2 = 6.005$, $p = 0.014$), detectándose en el análisis de segregación que tuvieron más frecuentemente como vecino más cercano a otro sitio usado que a uno disponible. Los sitios usados se agruparon en el extremo positivo del primer componente, indicando una selección por ambientes con mayor proporción de suelo desnudo y sin cobertura vegetal (Fig. 3.4). También mostraron en su mayoría valores negativos sobre el segundo componente, asociados nuevamente con altos porcentajes de suelo desnudo, pero también con una menor cobertura de arbustos y una mayor cobertura de árboles. En el tercer componente, los sitios usados tendieron a valores positivos, pero cercanos a cero. Las distribuciones de los valores de los sitios usados a lo largo del primer y segundo componente fueron significativamente diferentes de las de los sitios disponibles ($D = 0.79$, $p < 0.0001$ y $D = 0.50$, $p = 0.005$; respectivamente), mientras que en el tercer componente no se encontraron diferencias significativas ($D = 0.37$, $p = 0.076$) (Fig. 3.5). En todos los casos, los sitios usados presentaron menor variabilidad (i.e., el rango de valores fue más estrecho) en comparación a los sitios disponibles, lo que indica una selección por un rango acotado de condiciones ambientales.

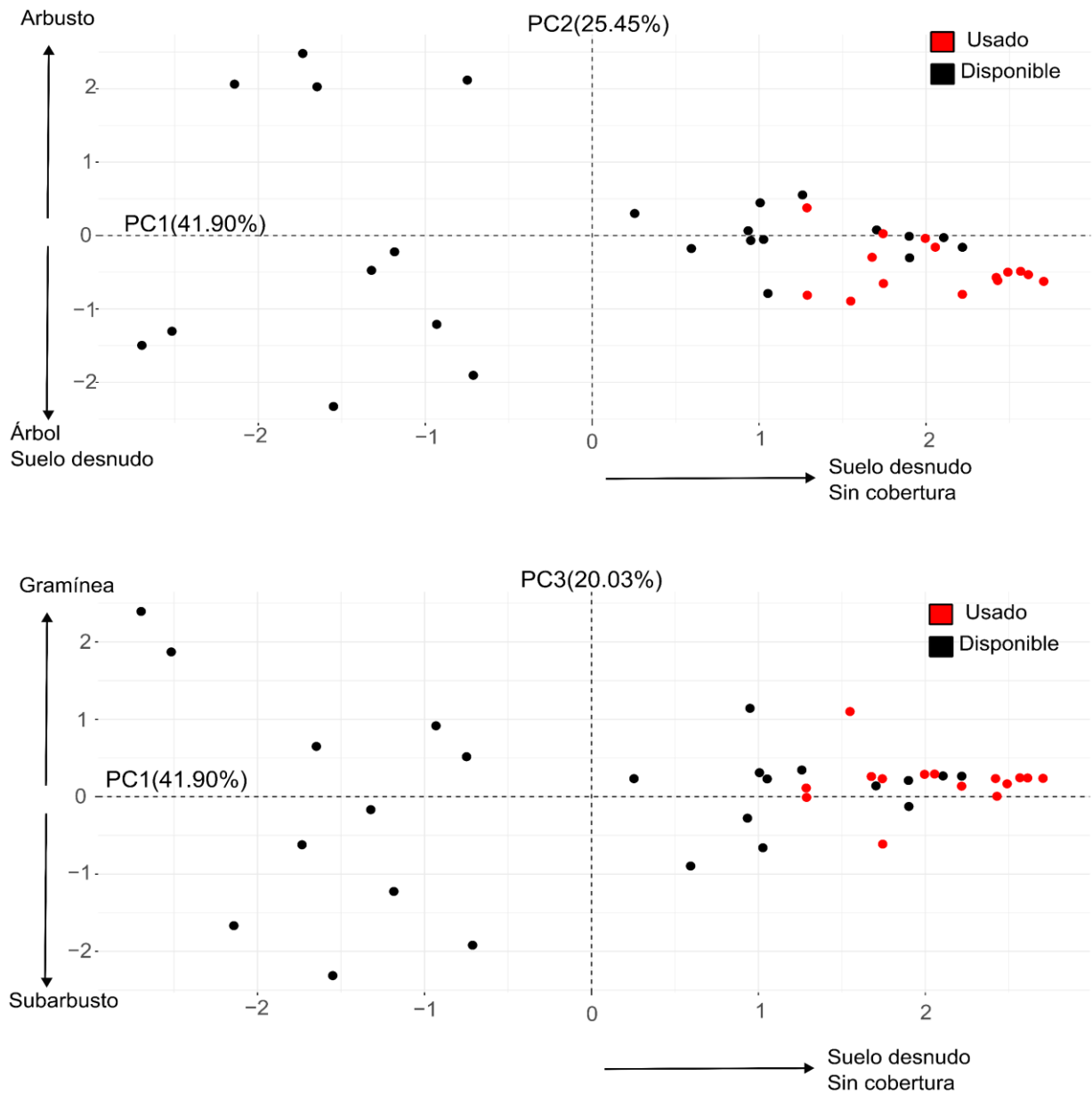


Figura 3.4.- Ordenamiento de los sitios disponibles (negro) y los sitios usados (rojo) en el espacio definido por los dos primeros componentes (arriba) y por el primer y el tercer componente (abajo) del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de microhábitat. Para cada componente se indican el porcentaje de variabilidad explicada y las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables).

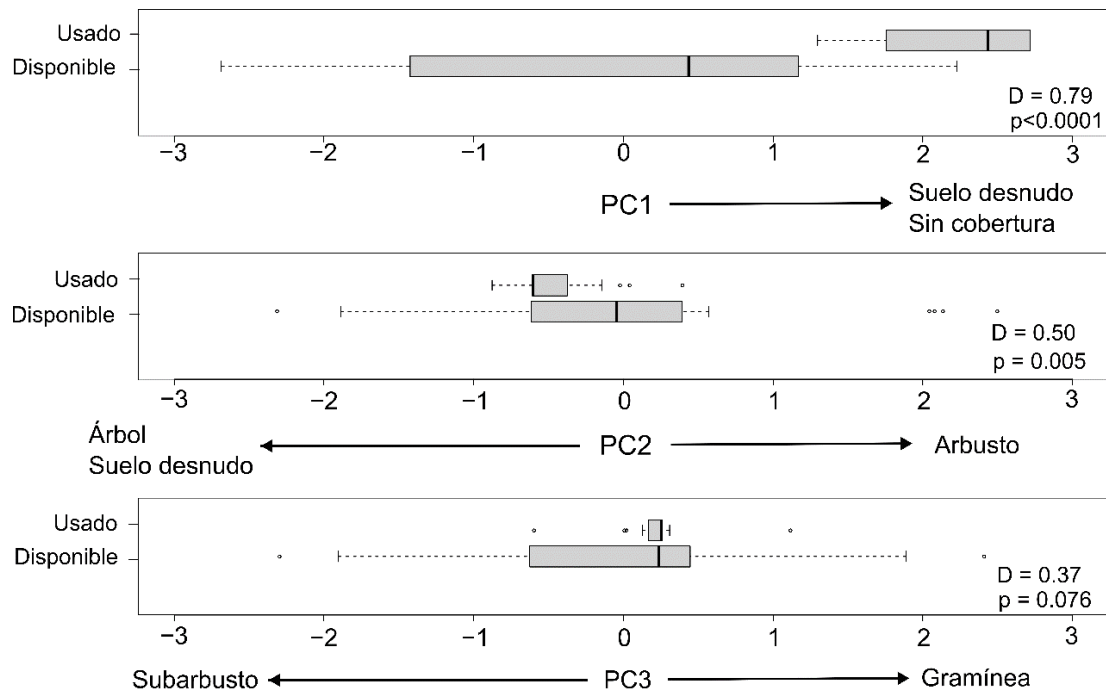


Figura 3.5.- Distribución de los valores de los sitios usados y de los disponibles sobre el primer (arriba), segundo (centro) y tercer (abajo) componente del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de microhábitat. La línea vertical representa la mediana, los límites de la caja son los percentiles 25% y 75%, respectivamente, y los bigotes indican el rango (los puntos son datos atípicos). Para cada componente se indican las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables) y el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

El modelo que mejor explicó la presencia de colonias de *P. spininodis* en función de las variables de hábitat medidas fue el univariado que considera el porcentaje de suelo desnudo ($AICc = 36.89$; comparación con un modelo sin covariables: $X^2 = 30.35$, $p = 3.617e^{-8}$). De acuerdo a ese modelo, por cada unidad de incremento del porcentaje de suelo desnudo el cociente entre la probabilidad de presencia de colonia y la probabilidad de ausencia (i.e., el “odds ratio”) aumenta entre un 5% y un 39% (Fig. 3.6).

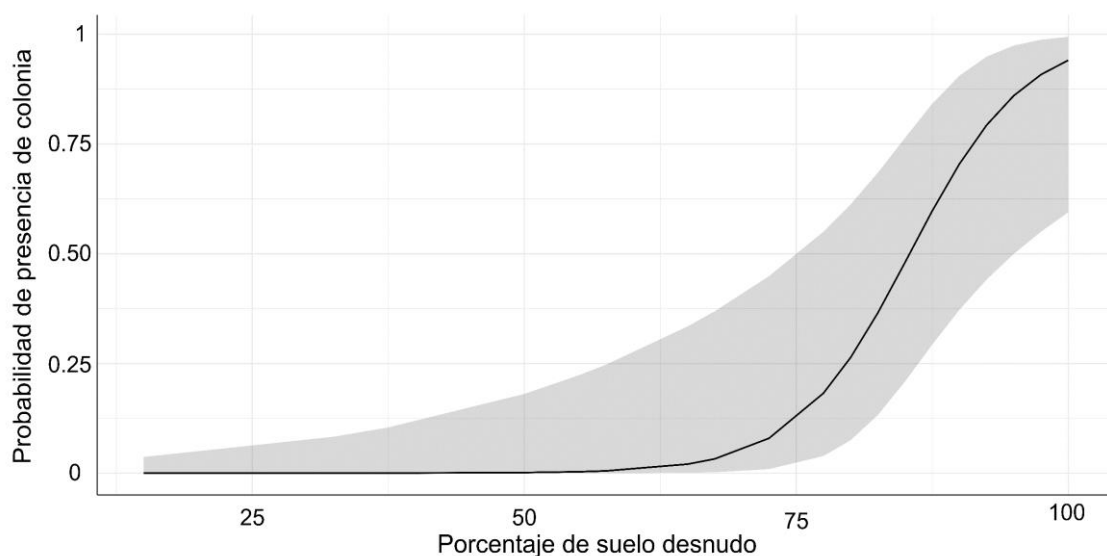


Figura 3.6.- Probabilidad estimada de presencia de colonias de *Pheidole spininodis* en el algarrobal en función del porcentaje de suelo desnudo bajo el modelo que mejor la explica a escala de microhábitat. La banda gris corresponde al intervalo de confianza de los valores predichos por el modelo.

Escala de mesohábitat

La diferencia en la cobertura de tipos de sustrato del suelo y de la vegetación entre los sitios usados y los disponibles a escala de mesohábitat fue muy similar al patrón observado a escala de microhábitat (Fig. 3.7). En los sitios usados predominó el suelo desnudo (aproximadamente un 75%) por sobre el mantillo y la cobertura vegetal fue baja en comparación con los sitios disponibles. De manera similar a lo observado a escala de microhábitat, en los sitios disponibles la diferencia entre la cobertura de mantillo y de suelo desnudo fue menos marcada y fue mayor la cobertura de algarrobo, jarilla, *Lycium* spp. y coirón (*Jarava ichu*) en comparación con los sitios usados. Estos resultados indican que también a escala de mesohábitat *P. spininodis* usa sitios abiertos, con poca cobertura vegetal y mayormente en áreas de suelo desnudo para nidificar.

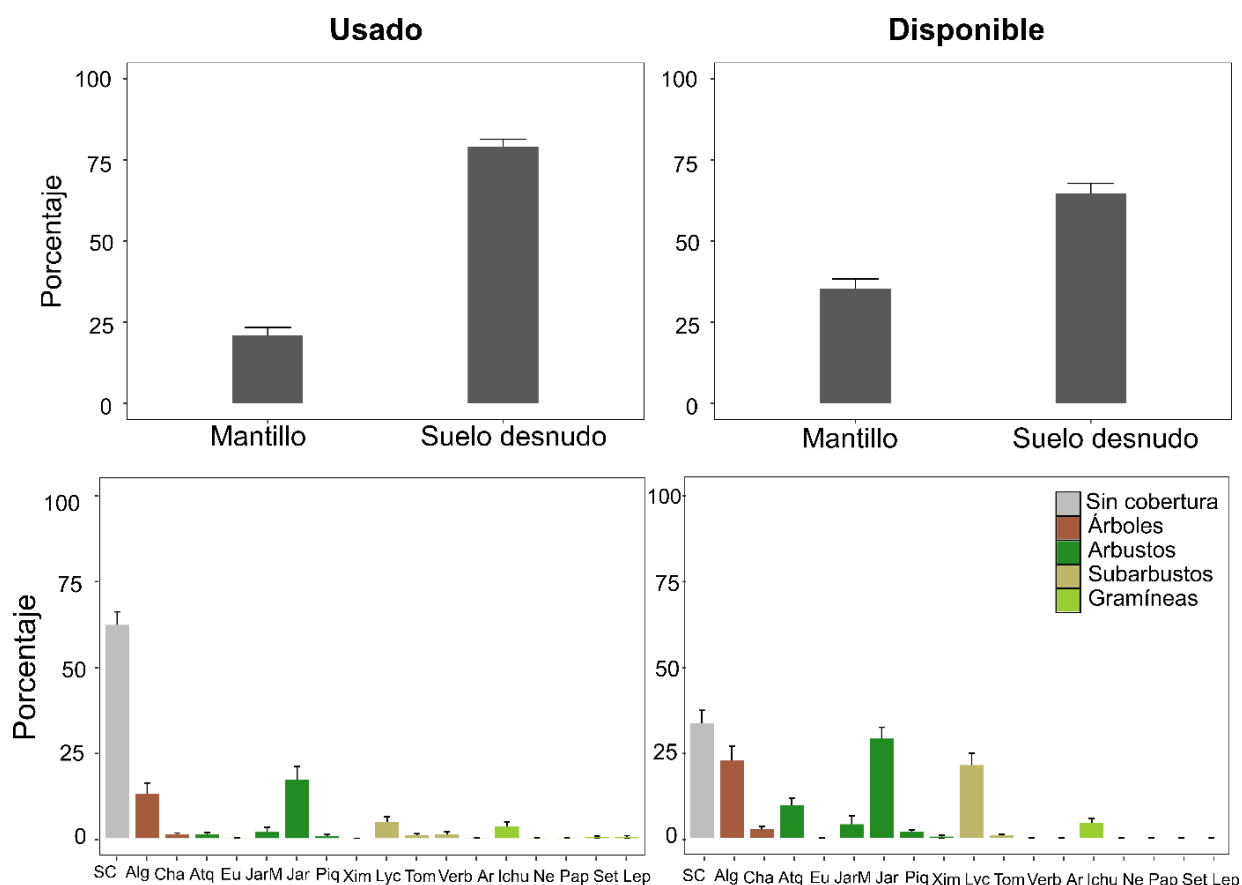


Figura 3.7.- Cobertura de tipos de sustratos del suelo y de la vegetación a escala de mesohábitat. Arriba: porcentaje promedio (+ EE) de cobertura de mantillo y de suelo desnudo en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Abajo: porcentaje promedio (+ EE) sin cobertura vegetal o con cobertura de las distintas especies de plantas en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Los distintos grupos de plantas se indican con diferentes colores. SC: sin cobertura, Alg: Algarrobo (*Neltuma flexuosa*), Cha: Chañar (*Geoffroea decorticans*), Atq: Atamisque (*Atamisquea emarginata*), Eu: *Eupatorium patens*, Jar M: Jarilla macho (*Larrea cuneifolia*), Jar: Jarilla (*Larrea divaricata*), Piq: Piquillín (*Condalia microphylla*), Xim: *Ximenia americana*, Lyc: *Lycium* spp., Tom: Tomillo (*Troncosoa seriphioides*), Verb: Verbena (*Mulguraea aspera*), Ar: *Aristida mendocina*, Ichu: Coirón (*Jarava ichu*), Ne: *Neobouteloua lophostachyna*, Pap: *Pappophorum caespitosum*, Set: *Setaria mendocina* y Lep: *Leptochloa crinita*.

Los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales, que explicaron el 70% de la variabilidad total, fueron retenidos según el modelo de vara partida y el criterio de Kaiser (Tabla 3.2). Los valores positivos del primer componente estuvieron asociados a la cobertura de árboles y subarbustos, mientras que los negativos se asociaron a la ausencia de cobertura vegetal y a la cobertura de suelo desnudo. Los valores positivos del segundo componente estuvieron asociados a un mayor porcentaje de cobertura de arbustos.

Tabla 3.2.- Resultado del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de mesohábitat. Para cada componente retenido se muestran el grado de asociación de cada variable (se resaltan en negritas las que se consideraron más importantes), el autovalor, la variabilidad explicada y la variabilidad explicada acumulada.

Variables	Componente 1	Componente 2
Cobertura de árbol	0.520	-0.342
Cobertura de arbusto	0.145	0.795
Cobertura de subarbusto	0.481	-0.300
Cobertura de gramínea	0.048	-0.196
Sin cobertura	-0.545	-0.152
Cobertura de suelo desnudo	-0.423	-0.315
Autovalor	2.806	1.383
Variabilidad explicada (%)	46.77	23.04
Variabilidad acumulada (%)	46.77	69.81

En el espacio multivariado definido a partir de los sitios disponibles, la distribución de los sitios usados se diferenció significativamente de la de los disponibles ($X^2 = 6.512$, $p = 0.011$) debido a que los usados tuvieron con más frecuencia a otro sitio usado que a uno disponible como vecino más cercano. Los sitios usados se distribuyeron hacia valores negativos del primer y segundo componente, indicando una selección por sitios con menor cobertura vegetal, mayor proporción de suelo desnudo y menor cobertura de arbustos, subarbustos y árboles (Fig. 3.8). Las diferencias entre las distribuciones de los valores de los sitios usados y los disponibles fueron significativas tanto para el primero ($D = 0.62$, $p < 0.0001$) como para el segundo componente ($D = 0.48$, $p = 0.01$) (Fig. 3.9). La variabilidad de los valores de los sitios usados y disponibles fue similar.

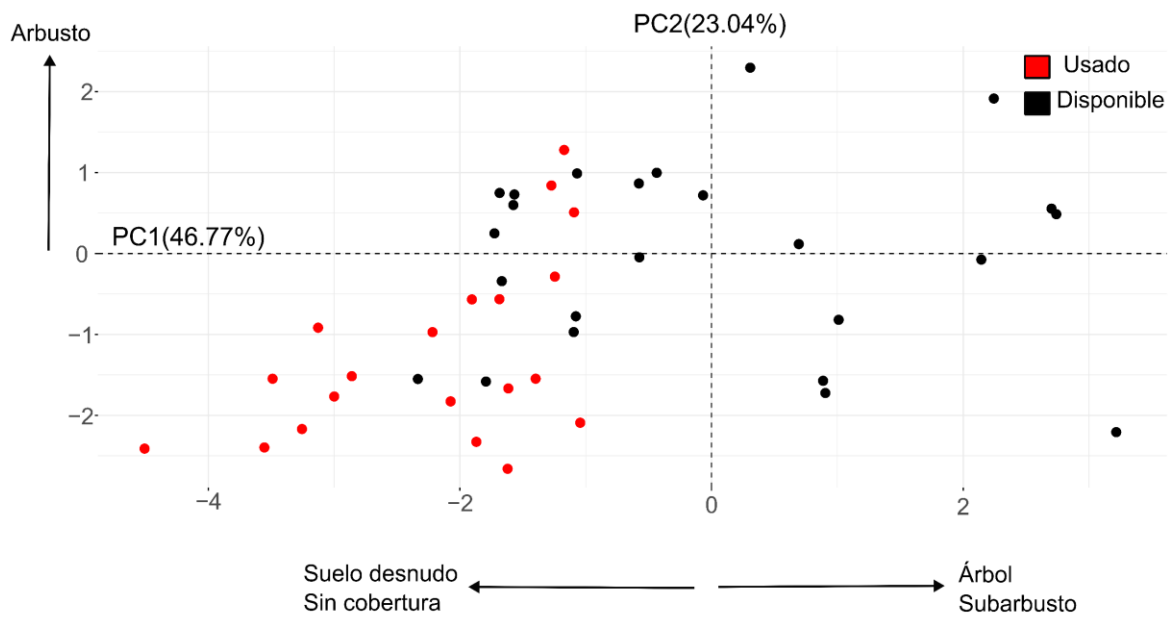


Figura 3.8.- Ordenamiento de los sitios disponibles (negro) y los sitios usados (rojo) en el espacio definido por los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de mesohábitat. Para cada componente se indican el porcentaje de variabilidad explicada y las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables).

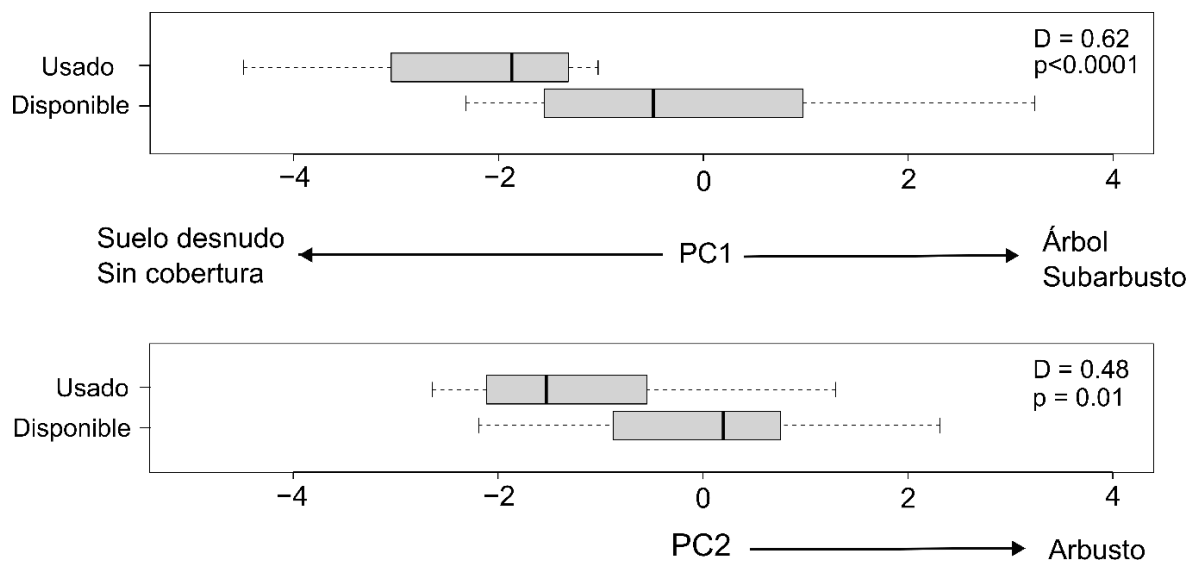


Figura 3.9.- Distribución de los valores de los sitios usados y de los disponibles sobre el primer (arriba) y segundo (abajo) componente del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 24 sitios disponibles a escala de mesohábitat. La línea vertical representa la mediana, los límites de la caja son los percentiles 25% y 75%, respectivamente, y los bigotes indican el rango (sin datos atípicos). Para cada componente se indican las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables) y el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Dos modelos fueron los que mejor explicaron la presencia de colonias en función de las variables medidas de hábitat: un modelo multivariado que incluye la cobertura de arbustos y subarbustos ($AICc = 43.73$; comparación con un modelo sin covariables: $X^2 = 25.92$, $p = 2.347e^{-06}$) y otro univariado que considera la ausencia de cobertura vegetal ($AICc = 44.19$, $X^2 = 23.045$, $p = 1.583e^{-06}$). Según el primer modelo, por cada unidad de incremento de la cobertura de subarbustos el cociente entre la probabilidad de presencia de colonia y la probabilidad de ausencia disminuye entre un 2% y un 16%, y por cada unidad de incremento de la cobertura de arbustos disminuye entre un 3% y un 13% (Fig. 3.10). De acuerdo al segundo modelo, el cociente aumenta entre un 4% y un 18% con el incremento en el porcentaje sin cobertura. En conjunto, ambos modelos indican que *P. spininodis* tiende a nidificar en mesohábitats con escasa cobertura vegetal, especialmente de arbustos y subarbustos.

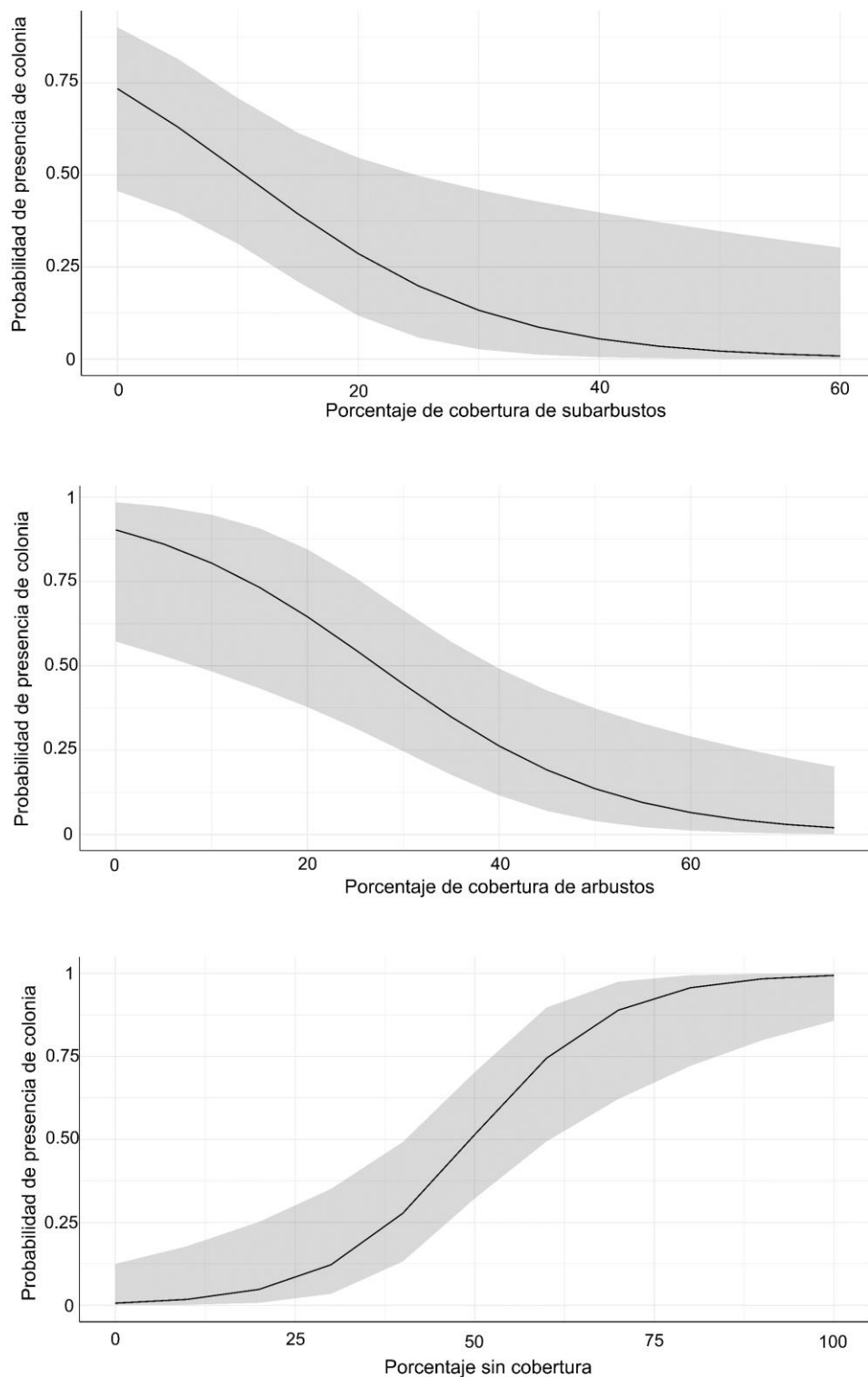


Figura 3.10.- Probabilidad estimada de presencia de colonias de *Pheidole spininodis* en el algarrobal en función del porcentaje de cobertura de subarbustos (arriba), del porcentaje de cobertura de arbustos (centro) y del porcentaje sin cobertura (abajo) bajo los dos modelos que mejor la explican a escala de mesohábitat. La banda gris corresponde al intervalo de confianza de los valores predichos por el modelo.

Discusión

Pheidole spininodis seleccionó ciertas características particulares del hábitat para nidificar, tanto a escala de micro como de mesohábitat. El conjunto de la evidencia obtenida en este estudio (i.e., el análisis de la cobertura de tipos de sustratos del suelo y de la vegetación, las distancias a los diferentes tipos de vegetación, la ubicación de los sitios usados en el espacio multivariado del Análisis de Componentes Principales y los modelos de regresión logística) apuntó de manera sólida y consistente en la misma dirección: esta hormiga selecciona sitios con poca o nula cobertura vegetal, altos porcentajes de suelo desnudo (sin mantillo), relativamente lejos de la cobertura leñosa, y específicamente con bajas coberturas de arbustos y subarbustos. Esta selección de hábitats abiertos con poca vegetación coincide con la asociación que muestra esta especie con los caminos rurales (capítulo 2). Este comportamiento es similar al de otras hormigas granívoras como *Pogonomyrmex occidentalis* y *Pogonomyrmex salinus* que se asocian a sitios con poca cobertura de arbustos (Sneva 1979, Roberston y Roberston 2020), *Messor barbarus* cuyas colonias se ubican mayoritariamente en pastizales expuestos (Reyes-López et al. 2003) o *Pogonomyrmex badius* que nidifica en lugares abiertos con escasa cobertura vegetal (Tschinkel 2017).

Una de las explicaciones más plausibles para la selección de sitios abiertos en especies de hormigas que nidifican en el suelo es la regulación térmica del nido y la actividad forrajera. En hábitats con escasa cobertura vegetal, la radiación solar puede elevar la temperatura, favoreciendo la producción y desarrollo de las crías (Carlson y Gentry 1973). Se ha reportado que incrementos moderados de la temperatura aceleran la metamorfosis de las larvas y la producción de obreras en colonias de *Pogonomyrmex badius* (Tschinkel 1999) y *Formica rufa* (Rosengren et al. 1987), a la vez que pueden aumentar la producción de individuos reproductivos (Porter 1988, Hölldobler y Wilson 1990), lo que contribuye al éxito de la colonia. Del mismo modo, la ausencia de vegetación alrededor del nido y los cambios en las condiciones térmicas pueden extender la ventana temporal de forrajeo en especies mejor adaptadas a ambientes expuestos (Arnan et al. 2007, Parr y Bishop 2022). Por ejemplo, algunas especies, como *Pogonomyrmex occidentalis*, remueven la vegetación cercana a sus nidos, lo que incrementa la exposición al sol y aumenta el tiempo de forrajeo en otoño y primavera (i.e., cuando las temperaturas no son altas como en el verano) (Bucy y Breed 2006). Si bien este comportamiento no ha sido observado en *P. spininodis*, la selección de sitios abiertos podría interpretarse como una respuesta similar que le permite maximizar el esfuerzo de forrajeo en otoño y primavera, cuando las temperaturas bajas podrían limitar su actividad. Sería necesario diseñar estudios específicos que pongan a prueba esta hipótesis, comparando por ejemplo los patrones de actividad forrajera de colonias ubicadas en sitios con diferente cobertura vegetal o modificando experimentalmente el nivel de sombreado.

La hipótesis originalmente propuesta en este trabajo (i.e., que *P. spininodis* selecciona sitios de nidificación abiertos con baja cobertura de plantas leñosas y mayor cobertura de gramíneas) fue parcialmente corroborada: esta especie efectivamente seleccionó micro y mesohábitats abiertos con menor cobertura para nidificar, pero no se encontró una asociación entre los sitios de nidificación y la cobertura de especies del estrato herbáceo ni con la

cobertura de gramíneas. Miretti (2022) y Vullo et al. (2024) reportaron los efectos de un período de sequía multianual que afecta al área de estudio desde 2018 y que produjo una severa disminución de la cobertura de plantas del estrato herbáceo y, particularmente, de gramíneas, que en años recientes se redujo en un 90% (Milesi y Lopez de Casenave datos no publicados). Considerando que las colonias de hormigas viven varios años (Hölldobler y Wilson 1990), no puede descartarse que haya habido una selección por sitios con buena cobertura de gramíneas pero que éstas desaparecieran como consecuencia de las severas sequías recientes, permaneciendo las colonias actualmente en sitios abiertos, sin cobertura herbácea. En Ñacuñán, tanto los microhábitats abiertos como los asociados a gramíneas están ubicados en áreas sin cobertura leñosa (Milesi et al. 2008, 2019), de modo que si un sitio con gramíneas pierde su vegetación pasaría a tener características prácticamente indistinguibles de las de un sitio naturalmente abierto. Estos aspectos dinámicos hacen que sea necesario desarrollar estudios para poder determinar si los sitios de nidificación seleccionados siguen siendo un lugar propicio para la supervivencia de las colonias o no, más allá de las ventajas de establecer los nidos en áreas abiertas que se discutieron más arriba.

Si bien las escalas analizadas no son independientes entre sí, se encontró una marcada consistencia en las características seleccionadas para nidificar en ambas. *Pheidole spininodis* no forrajea lejos del nido (la distancia promedio es de 1.22 m, con distancias máximas de hasta 6 m; Vullo et al. datos no publicados), por lo que no se espera que la escala de mesohábitat influya marcadamente en el forrajeo de las obreras (ver capítulo 4). Si las decisiones de forrajeo influyen sobre la decisión de dónde ubicar sus colonias, es posible entonces que la selección esté mayormente guiada por la escala de microhábitat. Como hay una gran consistencia en las características seleccionadas a ambas escalas (i.e., una fuerte selección por áreas abiertas con suelo desnudo y poca cobertura de plantas leñosas), la mayor parte de las mediciones que caracterizan a los mesohábitats abiertos podrían deberse a que los parches abiertos (seleccionados a escala de microhábitat) son lo suficientemente amplios como para ser incluidos, obteniéndose valores similares a ambas escalas. Sin embargo, no todas las características fueron compartidas entre escalas. A escala de microhábitat se encontró una ligera asociación positiva con la cobertura de árboles y ninguna con la de subarbustos, mientras que a escala de mesohábitat hubo una asociación negativa con ambos. La disociación entre escalas podría deberse al hecho de que en el algarrobal se pueden encontrar áreas con alta cobertura de suelo desnudo y árboles jóvenes dispersos, además de la estructura más típica de sitios con árboles grandes con abundante cobertura de subarbustos y mantillo debajo. Estos patrones dependientes de la escala, aunque reflejan asociaciones menos marcadas y consistentes que las discutidas más arriba, merecen ser profundizadas en futuros estudios.

En conclusión, las colonias de *P. spininodis* no están distribuidas de manera azarosa con respecto a las características del hábitat en el algarrobal de Ñacuñán: esta especie selecciona sitios de nidificación con poca o ninguna cobertura vegetal en zonas con suelo desnudo en donde la cobertura de plantas leñosas (particularmente arbustos y subarbustos) es baja. Además, estas características son seleccionadas tanto a escala de microhábitat como de mesohábitat y resultan consistentes con su asociación a caminos rurales, que se expresa a una

escala aún mayor. Esta selección podría deberse a restricciones microclimáticas, como por ejemplo la preferencia por temperaturas del suelo altas que podrían influir de diferentes maneras sobre la supervivencia de sus colonias. No hay evidencia de que seleccionen sitios con mayor cobertura de las plantas que producen semillas, aunque esto podría ser el resultado de la desaparición de los sitios propicios como consecuencia de la disminución de la cobertura de gramíneas en el área de estudio en respuesta a las sequías multianuales recientes. Aun así, es posible que la selección del sitio de nidificación esté relacionada con las decisiones de forrajeo de las obreras. Para entender mejor esa relación es necesario estudiar el uso y la potencial selección de hábitat de alimentación en esta especie, tema que se abordará en el siguiente capítulo de esta tesis.

Bibliografía

- Aguiar MR y Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:273-277
- Arnan X, Rodrigo A y Retana J (2007) Uncoupling the effects of shade and food resources of vegetation on Mediterranean ants: an experimental approach at the community level. *Ecography* 30:161-172
- Azcárate FM y Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50:120-126
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO y Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M y Bolker BM (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378-400
- Bucy AM y Breed MD (2006) Thermoregulatory trade-offs result from vegetation removal by a harvester ant. *Ecological Entomology* 31:423-429
- Cahan SH, Goodman P y Grauer JA (2023) Ecological and genetic distinctiveness of socially hybridogenetic lineages of *Pogonomyrmex* harvester ants at regional and local scales. *Evolutionary Ecology* 37:645-667
- Carlson DM y Gentry JB (1973) Effects of shading on the migratory behavior of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology* 54:452-453
- Ceyhan E (2022) nnspat: nearest neighbor methods for spatial patterns. R package version 0.1.2
- Chase MK (2002) Nest site selection and nest success in a song sparrow population: the significance of spatial variation. *Condor* 104:103-116

- Crist TO y Wiens JA (1994) Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos* 69:37-46
- Díaz M (1991) Spatial patterns of granivorous ant nest abundance and nest site selection in agricultural landscapes of central Spain. *Insectes Sociaux* 38:351-363
- Dixon P (1994) Testing spatial segregation using a nearest-neighbor contingency table. *Ecology* 75:1940-1948
- Dixon P (2002) Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species. *Écoscience* 9:142-151
- Hartig F (2022) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multilevel mixed) regression models. R package version 0.4.5
- Holbrook JD, Pilliod DS, Arkleb RS, Rachlow JL, Vierling KT y Wiest MM (2016) Transition of vegetation states positively affects harvester ants in the Great Basin, United States. *Rangeland Ecology and Management* 69:449-456
- Holec M, Frousz J y Pokorný R (2006) The influence of different vegetation patches on the spatial distribution of nests and the epigeic activity of ants (*Lasius niger*) on a spoil dump after brown coal mining (Czech Republic). *European Journal of Soil Biology* 42:158-165
- Hölldobler B y Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press
- Hosmer DW y Lemeshow S (2000) *Applied logistic regression*. Segunda edición. John Wiley & Sons
- Jackson DA (1993) Stopping rules in Principal Components Analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204-2214
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71
- Johnson RA (1992) Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124
- Johnson RA (2000) Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25:403-412
- King JR y Tschinkel WR (2016) Experimental evidence that dispersal drives ant community assembly in human-altered ecosystems. *Ecology* 97:236-249
- Lopez F, Serrano JM y Acosta FJ (1992) Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus*. *Vegetatio* 100:119-128
- Milesi FA (2006) *Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires

Milesi FA, Lopez de Casenave J y Cueto VR (2008) Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics and spatial scale. *Auk* 125:473-484

Milesi FA, Lopez de Casenave J and Cueto VR (2019) Are all patches worth exploring? Foraging desert birds do not rely on environmental indicators of seed abundance at small scales. *BMC Ecology* 19:art25

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

Motro M, Motro U y Cohen D (2016) Decision making by young queens of the harvester ant *Messor semirufus* while searching for a suitable nesting site. *Insectes Sociaux* 63:615-622

Nash MS, Whitford WG, Bradford DF, Franson SE, Neale AC y Heggem DT (2001) Ant communities and livestock grazing in the Great Basin, U.S.A. *Journal of Arid Environments* 49:695-710

Parr CL y Bishop TR (2022) The response of ants to climate change. *Global Change Biology* 28:3188-3205

Pinter-Wollman N y Brown MJF (2015) Variation in nest relocation of harvester ants is affected by population density and food abundance. *Behavioral Ecology* 26:1569-1576

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

Pol RG (2008) *Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo

Porter SD (1988) Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Physiology* 34:1127-1133

R Core Team (2024) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing

Reyes-López J, Ruiz N y Fernández-Haeger J (2003) Community structure of ground-ants: the role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica* 24:195-202

Rissing SW (1988) Seed-harvester ant association with shrubs: competition for water in the Mohave Desert? *Ecology* 69:809-813

Robertson IC y Robertson WG (2020) Colony dynamics and plant community associations of the harvester ant, *Pogonomyrmex salinus* (Hymenoptera: Formicidae) in sagebrush-steppe habitat. *Environmental Entomology* 49:983-992

- Rosengren R, Fortelius W, Lindström K y Luther A (1987) Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 24:147-155
- Rotenberry JT y Wiens JA (1998) Foraging patch selection by shrubsteppe sparrows. *Ecology* 79:1160-1173
- Siegel S y Castellan NJ Jr (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill
- Sneva FA (1979) The western harvester ants: their density and hill size in relation to herbaceous productivity and big sagebrush cover. *Journal of Range Management* 32:46-47
- Tschinkel WR (1999) Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. *Ecological Entomology* 24:222-237
- Tschinkel WR (2017) Lifespan, age, size-specific mortality and dispersion of colonies of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Insectes Sociaux* 64:285-296
- Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L y 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
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397

Capítulo 4

Uso y selección de microhábitat de alimentación de *Pheidole spininodis*

CAPÍTULO 4

Uso y selección de microhábitat de alimentación de *Pheidole spininodis*

Introducción

Los desiertos se caracterizan por presentar una marcada heterogeneidad espacial que se debe fundamentalmente a la alternancia de parches con vegetación y áreas abiertas con suelo desnudo (Aguilar y Sala 1999, Bisigato et al. 2009). Esta estructura espacial genera una disponibilidad de recursos alimentarios heterogénea y altamente fluctuante. Tales condiciones representan un desafío para los animales, los cuales, según la teoría de forrajeo óptimo, deben optimizar su comportamiento de búsqueda y explotación de alimento concentrándose en los parches más provechosos para maximizar su eficiencia de forrajeo (Charnov 1976, Pyke 1984). En este contexto, las hormigas representan un caso particular al comportarse como forrajeadores de sitio central, ya que los recursos recolectados por las obreras deben ser llevados de regreso al nido, que está relativamente fijo en el espacio (Traniello 1989). Al seleccionar un sitio de alimentación, las obreras enfrentan múltiples factores que determinan los costos y los beneficios del forrajeo, destacándose entre ellos la distancia al nido, debido a que trayectos más largos implican un mayor gasto energético y de tiempo (Traniello y Levings 1986, Crist y MacMahon 1991), las características del sustrato, la temperatura del suelo, la disponibilidad de los recursos y la competencia intra e interespecífica (Gordon 2010, Lach et al. 2010).

Numerosos estudios muestran que las especies de hormigas en ambientes áridos y semiáridos seleccionan microhábitats específicos de alimentación. Es común observar una selección por sitios abiertos, con escasa cobertura vegetal, lo que ha sido atribuido a la mayor facilidad de movimiento de las obreras, a una detección más eficiente del alimento o bien a temperaturas del suelo más favorables (Crist y MacMahon 1991, Crist y Wiens 1994, Azcárate y Peco 2003, Gibb y Parr 2010, Hickey et al. 2016, Paolini et al. 2020, Bin Kalban et al. 2024). Otros estudios han registrado una selección en función de la distancia al nido, en especial concentrando el esfuerzo de forrajeo cerca de él (Mull y MacMahon 1997, Paolini et al. 2020, Masuko 2023), o bien en función de la cobertura de las plantas y la abundancia de alimento (Hansen 1978, Lopez et al. 1992, Detrain et al. 2000). La competencia con otras especies (Luque y Reyes López 2007, Masuko 2023) y el tamaño corporal de las obreras (Gibb y Parr 2010, Radnan et al. 2018) son otros factores que pueden modular la selección de sitios de alimentación en las hormigas.

La estrategia de forrajeo de la especie define la forma en que las obreras usan el espacio para buscar alimento (Hölldobler y Wilson 1990). En especies con forrajeo individual, las obreras salen del nido en distintas direcciones y buscan alimento de forma solitaria sin que haya reclutamiento activo de otras obreras (Hölldobler y Wilson 1990, Lanan 2014). La búsqueda de alimento es continua y simultánea en gran parte del área que rodea al nido. En muchas especies, las obreras recorren distancias cortas y el esfuerzo de forrajeo se concentra muy cerca del nido (Bernstein 1975, Pol et al. 2015, Warburg et al. 2017). En estos casos, las

características del microhábitat próximo al nido (i.e., el sitio de nidificación) puede condicionar la selección de los sitios de búsqueda y alimentación. Estudios recientes muestran que *Pheidole spininodis* utiliza una estrategia de forrajeo individual y que las obreras forrajea muy cerca del nido (Vullo et al. datos no publicados). Además, las colonias están ubicadas mayormente en sitios abiertos con poca o nula cobertura vegetal y alto porcentaje de suelo desnudo (capítulo 3). Sobre la base de estos antecedentes, se puede esperar que los sitios de alimentación presenten características muy similares a las de los sitios de nidificación.

La abundancia y la distribución de las semillas puede también incidir en la selección de sitios de alimentación. En muchas especies de hormigas granívoras se ha observado que forrajea en sitios que presentan una mayor concentración de las semillas que consumen (Crist y MacMahon 1991, Detrain et al. 2000, Wilby y Shachak 2000). En el Monte central, el banco de semillas del suelo presenta una alta heterogeneidad espacial (Marone et al. 2004). Las semillas de gramíneas se distribuyen, en general, en parches. El 69% de estas semillas ingresa al banco del suelo por sitios abiertos sin cobertura leñosa, en algunos casos en microhábitats con alta cobertura de gramíneas y en otros en sitios totalmente desprovistos de cobertura vegetal (Marone et al. 1998, 2004). Por el contrario, las semillas de arbustos y de dicotiledóneas herbáceas ingresan al banco en sitios bajo la cobertura de árboles y arbustos altos (Marone et al. 1998, 2004). Dado que *P. spininodis* consume principalmente semillas de gramíneas (Pirk et al. 2009), es de esperar que seleccione microhábitats de alimentación abiertos, con escasa cobertura de plantas leñosas y alta cobertura y abundancia de semillas de gramíneas.

A pesar de que se ha documentado la dieta de *P. spininodis* y algunos aspectos generales de su comportamiento de forrajeo (Pirk et al. 2009, Vullo et al. 2024), se desconoce cómo utiliza el espacio y si selecciona micrositios particulares de alimentación. En los capítulos anteriores se mostró que esta especie selecciona características particulares del ambiente para nidificar, a escalas que van desde el paisaje (capítulo 2) hasta el microhábitat (capítulo 3), lo que plantea el interrogante de si este patrón de selección también se extiende a los sitios donde busca y recolecta alimento, como ocurre con muchas otras hormigas de desierto (Crist y MacMahon 1991, Bestelmeyer y Wiens 2001). El objetivo de este capítulo fue analizar el uso de hábitat de alimentación de *P. spininodis* en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán y evaluar qué características estructurales del ambiente selecciona al buscar alimento. Considerando que *P. spininodis* nidifica mayormente en sitios abiertos con alto porcentaje de suelo desnudo, que utiliza una estrategia de forrajeo individual (Vullo et al. datos no publicados) y que consume preferentemente semillas de gramíneas (Pirk et al. 2009, Vullo et al. 2024), se planteó la hipótesis de que esta hormiga explota preferentemente parches de alta densidad de semillas cercanos al sitio de nidificación, por lo cual usa y selecciona sitios de alimentación abiertos, con escasa cobertura de plantas leñosas y alta cobertura de gramíneas.

Métodos

Diseño de muestreo

La aproximación general del diseño de muestreo fue similar a la del capítulo anterior, en el que se evaluó el uso y selección del hábitat de nidificación de *P. spininodis*. Para caracterizar el microhábitat de alimentación, analizar la selección del sitio de alimentación y evaluar si esta selección se relaciona con la presencia de gramíneas, se estudiaron las características de la vegetación y de la cobertura del suelo en parcelas centradas en los sitios donde las obreras forrajeras recogieron alimento dentro del algarrobal (sitios usados) y luego se las comparó con las de parcelas del mismo tamaño ubicadas al azar dentro del mismo ambiente (sitios disponibles) (Fig. 4.1). La selección se evaluó comparando las mediciones en los sitios usados y los disponibles (Johnson 1980, Díaz 1991, Milesi et al. 2008).

En diciembre y febrero (la época de mayor actividad de estas hormigas) de tres temporadas (2021-2022, 2022-2023, 2023-2024) se recorrió el algarrobal buscando colonias activas de *P. spininodis*. Para el análisis se seleccionaron 14 colonias con alta actividad de forrajeo y que estuviesen separadas entre sí por más de 10 m. En cada colonia se siguieron cinco obreras durante sus excursiones de forrajeo hasta el sitio donde recogieron el alimento. Cuando la obrera colectaba un ítem alimentario, se marcaba el sitio de recolección (i.e., el sitio de alimentación) y se identificaba el tipo de alimento (semillas, flores y frutos, restos vegetales, artrópodos y otros ítems). Cada obrera seguida era capturada y apartada de la colonia hasta el final de las mediciones del día para evitar seguir a la misma obrera más de una vez. En total se contó con 70 sitios usados (5 por nido). Los sitios disponibles (44 en total) fueron elegidos al azar en áreas representativas del algarrobal, siguiendo el mismo protocolo descrito en el capítulo 3. Específicamente, se ubicaron cinco transectas de 200 m en las que se eligieron al azar 8 puntos en tres transectas y 10 puntos en las otras dos. Los sitios se ubicaron a una distancia al azar, perpendicular a la transecta, de entre 0 y 50 m. Las mediciones en los sitios usados y en los disponibles se realizaron durante las mismas temporadas de muestreo.

Se usaron parcelas de 0.5 m de radio, un tamaño correspondiente a una escala de microhábitat (ver capítulo 3) y acorde con el comportamiento de forrajeo de *P. spininodis*. Esta especie tiene una distancia acotada de forrajeo, de 1.22 m en promedio, con más del 80% de los eventos de alimentación dentro de un radio de 2 m alrededor de la entrada del nido y con una distancia de forrajeo máxima registrada de poco más de 5 m (Vullo et al. datos no publicados). Por esa razón se eligieron parcelas de un diámetro pequeño: para minimizar la influencia de las características del microhábitat de nidificación sobre las medidas registradas del hábitat de alimentación. En cada parcela (en los 70 sitios usados y los 44 disponibles) se registraron las características de la vegetación y del sustrato utilizando la técnica de interceptación puntual. Se dispusieron cuatro transectas de 0.5 m orientadas en el sentido de los puntos cardinales (Fig. 4.1), donde cada 10 cm (i.e., en 20 puntos en cada una) se registró el tipo de sustrato del suelo (mantillo o suelo desnudo) y los contactos de las plantas de las distintas especies con una vara de 1 m de altura o con su proyección vertical. A partir de estas mediciones se estimó el porcentaje de cobertura por especie y grupo de plantas (gramíneas,

subarbustos, arbustos y árboles), y el porcentaje de cobertura de mantillo y suelo desnudo. Además, se registró la distancia a la gramínea más cercana.

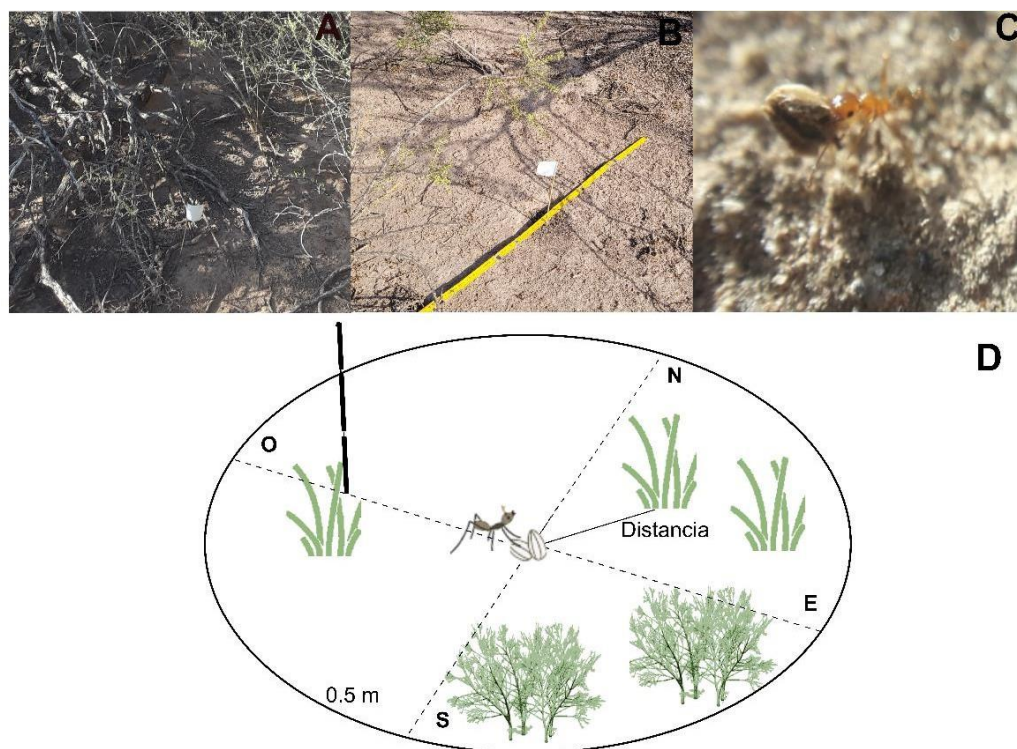


Figura 4.1.- (A) Un sitio ubicado al azar (“sitio disponible”) en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán. (B) Un sitio de recolección de alimento por parte de una obrera de *Pheidole spininodis* (“sitio usado”) en el algarrobal. (C) Obrera forrajera de *P. spininodis* acarreando una semilla. (D) Esquema del diseño de muestreo de las características de la vegetación y de la cobertura del suelo en el algarrobal, con el lugar de recolección de alimento como centro de la parcela de 0.5 m de radio en los sitios usados. En los sitios disponibles, el centro de la parcela es un punto ubicado al azar en el algarrobal. Sobre las cuatro transectas orientadas en el sentido de los puntos cardinales se registró con una vara la cobertura de las plantas y del tipo de sustrato del suelo, y además se registró la distancia a la gramínea más cercana.

Análisis de datos

En los análisis estadísticos se consideró a cada colonia como la unidad de muestreo independiente, que a su vez está representada por los microhábitats de alimentación usados por las cinco obreras seguidas en su excursión de forrajeo. En todos los análisis se usó el promedio de estos cinco datos para caracterizar a la colonia ($n = 14$). Para describir y comparar la selección de microhábitat de alimentación de *P. spininodis* se usaron análisis estadísticos similares a los del capítulo anterior: se realizó un Análisis de Componentes Principales para reducir la dimensionalidad y examinar las nuevas combinaciones de las variables originales, y se utilizaron modelos de regresión logística para identificar las variables originales que mejor explican el comportamiento de los datos. Además, se analizó

estadísticamente la diferencia en la distribución de los valores de distancia a la gramínea más cercana entre los sitios usados y los disponibles con una prueba de Kolmogorov-Smirnov para muestras continuas a dos colas (Siegel y Castellan 1988).

El Análisis de Componentes Principales fue realizado con los valores de cobertura de los grupos de plantas y el porcentaje de cobertura de suelo desnudo en los 44 sitios al azar (i.e., los sitios disponibles). La cobertura de mantillo no fue incluida en el análisis porque sus valores son complementarios de los de cobertura de suelo desnudo. El número de componentes retenidos fue elegido según el criterio de Kaiser (seleccionando autovalores mayores a 1) y el modelo de vara partida (Jackson 1993). Se obtuvo la distribución de los sitios al azar en el espacio de los componentes retenidos, delimitando el área de lo que está disponible en el ambiente para ser usado por las hormigas. Sobre este espacio multidimensional caracterizado por los sitios disponibles se ubicaron los sitios usados, sin modificarlo, calculando los valores de cada sitio usado sobre cada componente a partir de las matrices de autovalores y autovectores generadas con los datos de los sitios disponibles (Rotenberry y Wiens 1998). El análisis se realizó con el paquete *stats* (versión 4.4.2) de la plataforma R (R Core Team 2024).

La selección fue evaluada visualmente y a través de dos pruebas estadísticas. En el primer caso se ubicaron los sitios usados junto con los sitios disponibles en el mismo gráfico con los componentes retenidos como ejes, para visualizar la distribución de unos con respecto a otros. La primera de las pruebas estadísticas utilizadas fue un análisis de segregación espacial multidimensional usando la técnica de Dixon (Dixon 1994, 2002), que permite analizar la distribución espacial de los sitios en el espacio de los componentes principales retenidos (Milesi et al. 2008). La prueba clasifica a cada sitio como usado o disponible y calcula la frecuencia con la cual cada tipo de sitio tiene como vecino más cercano a uno de su misma identidad o a uno de la otra clase. Las frecuencias calculadas se comparan con lo esperado por una “clasificación aleatoria” construyendo una tabla de contingencia y analizándola con una prueba de Chi-cuadrado (Dixon 1994, 2002). Si el resultado es significativo se determina cuál de las frecuencias observadas (i.e., si un sitio tiene como vecino más cercano a un sitio de la misma o de distinta clase) difiere de lo esperado bajo la hipótesis nula. El análisis se realizó con el paquete *nnsbat* (versión 0.1.2; Ceyhan 2022) de la plataforma R (R Core Team 2024). La segunda prueba estadística utilizada fue la de Kolmogorov-Smirnov para muestras continuas a dos colas (Siegel y Castellan 1988), con la que se evaluó la diferencia en la distribución de los valores de los dos tipos de sitios (usados y disponibles) sobre cada uno de los componentes principales retenidos. Para esta prueba se utilizó el paquete *stats* (versión 4.4.2) de la plataforma R (R Core Team 2024).

Se realizaron modelos lineales generalizados mixtos para evaluar la influencia de las variables de microhábitat sobre la probabilidad de presencia de los sitios de alimentación. Se siguió la misma aproximación que la utilizada en el capítulo 3, donde se brindan mayores detalles, incluyendo las pruebas estadísticas asociadas. Se modeló la presencia o ausencia de sitios de alimentación (variable respuesta) con modelos de regresión logística siguiendo una distribución de Bernoulli y función de enlace logit. Las covariables fueron la cobertura de los grupos de plantas, el porcentaje de cobertura de suelo desnudo y la distancia a la gramínea

más cercana. La cobertura de mantillo tampoco fue incluida en estos análisis por ser complementaria de la de suelo desnudo. La ocasión de muestreo (mes y año) fue incluida en el modelo como un factor aleatorio. Se intentó originalmente modelar con los sitios usados por cada obrera ($n = 70$) incluyendo a la colonia como un factor aleatorio para tener en cuenta la falta de independencia, pero debido a la gran cantidad de datos idénticos para una misma condición (37%) los modelos no convergieron, al presentar separación cuasi-completa, y esta situación tampoco pudo solucionarse con modelos penalizados. Se construyeron modelos multivariados considerando todas las combinaciones posibles de aquellas covariables significativas en modelos univariados, evitando incluir covariables correlacionadas en el mismo modelo. En los modelos multivariados se removieron secuencialmente las covariables que no mostraban un efecto significativo hasta llegar a un modelo final con todas las covariables significativas. Cada uno de estos modelos finales se comparó con el inicial y con los univariados de cada covariable retenida usando el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc). En cada caso se retuvo el mejor modelo, al que se le evaluó su ajuste a los datos y se lo contrastó con un modelo sin covariables. Finalmente, se compararon estos modelos entre sí; aquellos con menor valor de AICc y con una diferencia de menos de dos valores de AICc fueron considerados como los que mejor explicaban el conjunto de datos originales. Para estos análisis se usaron los paquetes *DHARMa* (versión 0.4.5; Hartig 2022) y *glmmTMB* (versión 1.1.10; Brooks et al. 2017), ambos en la plataforma R (R Core Team 2024).

Resultados

Se siguió a un total de 486 hormigas en su viaje de alimentación. Sin embargo, no todas recolectaron alimento, registrándose una baja tasa de éxito de forrajeo (~30%). Del total de obreras que efectivamente colectaron alimento, para el análisis se utilizaron prioritariamente aquellas en las que los ítems alimentarios eran identificables (i.e., reduciendo al mínimo la representatividad de la categoría otros ítems). De las 70 obreras cuyo sitio de alimentación fue registrado, 19 habían recolectado artrópodos, 18 restos vegetales, 16 semillas, 4 flores y frutos y 13 habían colectado un ítem de la categoría otros.

Se encontraron diferencias marcadas en las coberturas de los dos tipos de sustratos del suelo entre los sitios usados y los disponibles (Fig. 4.2). Tal como se había registrado al analizar los sitios disponibles en el análisis de la selección de hábitat de nidificación (capítulo 3), el porcentaje de cobertura de suelo desnudo fue mayor que el de mantillo en el algarrobal (aproximadamente 64 vs. 36%), pero en los sitios usados la diferencia entre ambos fue mucho más grande, registrándose más de 85% de cobertura de suelo desnudo. Los sitios usados presentaron muy poca cobertura de las distintas especies de plantas y un alto porcentaje sin cobertura (más del 77%) (Fig. 4.2). Los sitios disponibles, en comparación con los usados, tuvieron porcentajes mayores de cobertura para algunas especies de plantas, en especial de algarrobo (*Neltuma flexuosa*) y jarilla (*Larrea divaricata*), las especies características del estrato arbóreo y arbustivo en el algarrobal. Estos resultados indican que los sitios usados por

P. spininodis para alimentarse fueron abiertos, mayormente sin cobertura y ubicados en áreas de suelo desnudo.

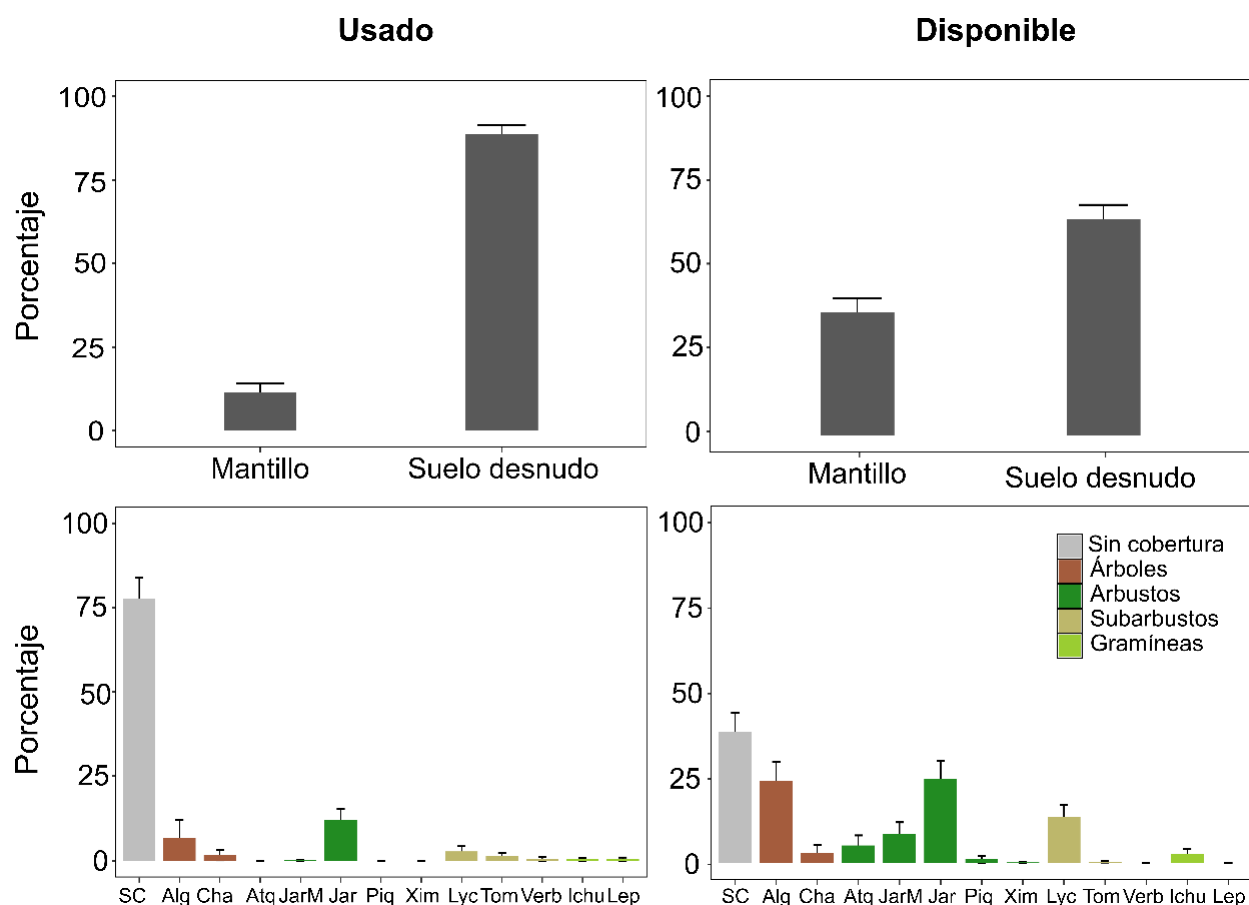


Figura 4.2.- Cobertura de tipos de sustratos del suelo y de la vegetación. Arriba: porcentaje promedio (+ EE) de cobertura de mantillo y de suelo desnudo en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Abajo: porcentaje promedio (+ EE) sin cobertura vegetal o con cobertura de las distintas especies de plantas en los sitios usados (izquierda) y en los disponibles (derecha). Los distintos grupos de plantas se indican con diferentes colores. SC: sin cobertura, Alg: Algarrobo (*Neltuma flexuosa*), Cha: Chañar (*Geoffroea decorticans*), Atq: Atamisque (*Atamisquea emarginata*), Jar M: Jarilla macho (*Larrea cuneifolia*), Jar: Jarilla (*Larrea divaricata*), Piq: Piquillín (*Condalia microphylla*), Xim: *Ximenia americana*, Lyc: *Lycium* spp., Tom: Tomillo (*Troncosoa seriphioides*), Verb: Verbena (*Mulguraea aspera*), Ichu: Coirón (*Jarava ichu*) y Lep: *Leptochloa crinita*.

La distribución de las distancias a la gramínea más cercana de los sitios usados no difirió significativamente de la de los sitios disponibles ($D = 0.20$, $p = 0.68$; Fig. 4.3). Sin embargo, en los sitios usados se observó una tendencia a estar más concentrada en las distancias de 1-2 m, con una menor variabilidad.

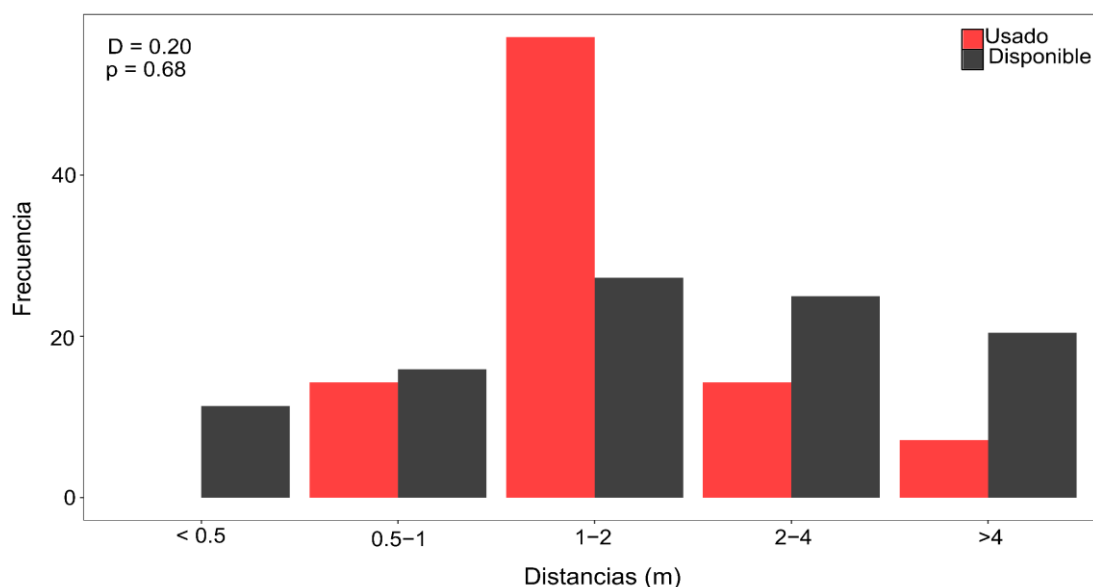


Figura 4.3.- Histogramas de frecuencia relativa de las distancias desde el centro de los sitios usados (rojo) y disponibles (negro) a la gramínea más cercana. También se muestra el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

En el Análisis de Componentes Principales, con el modelo de vara partida ningún componente debería haber sido retenido, pero según el criterio de Kaiser se retuvieron los tres primeros, que explicaron el 81% de la variabilidad total (Tabla 4.1). Los valores positivos del primer componente estuvieron asociados a la ausencia de cobertura vegetal y a la cobertura de suelo desnudo, mientras que los valores negativos se asociaron a la cobertura de arbustos. En el segundo componente los valores negativos estuvieron asociados a la cobertura de árboles y de gramíneas y los positivos a la de arbustos. Por último, los valores positivos del tercer componente se asociaron a la cobertura de subarbustos y los negativos a la de gramíneas.

Tabla 4.1.- Resultado del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 44 sitios disponibles.

Para cada componente retenido se muestran el grado de asociación de cada variable (se resaltan en negritas las que se consideraron más importantes), el autovalor, la variabilidad explicada y la variabilidad explicada acumulada.

Variables	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Cobertura de árbol	-0.269	-0.649	0.089
Cobertura de arbusto	-0.436	0.458	-0.324
Cobertura de subarbusto	-0.338	-0.109	0.710
Cobertura de gramínea	-0.174	-0.467	-0.619
Sin cobertura	0.638	0.098	0.011
Cobertura de suelo desnudo	0.432	-0.359	0.018
Autovalor	2.219	1.617	1.036
Variabilidad explicada (%)	36.99	26.95	17.26
Variabilidad acumulada (%)	36.99	63.93	81.20

La distribución de los sitios usados se diferenció significativamente de la de los disponibles en el espacio multivariado construido a partir de las características de los 44 sitios disponibles ($X^2 = 6.704$, $p = 0.0096$); el análisis de segregación mostró que los sitios usados tuvieron como vecino más cercano más frecuentemente a otro sitio usado que a uno disponible. Los sitios usados se ubicaron hacia los valores positivos del primer componente y mayormente alrededor del cero sobre el segundo y el tercer componente (Fig. 4.4). La distribución de los valores de los sitios usados fue significativamente diferente de la de los sitios disponibles a lo largo del primer componente ($D = 0.61$, $p < 0.0001$; Fig. 4.5). Los sitios usados estuvieron asociados a valores más altos de cobertura de suelo desnudo y de ausencia de cobertura vegetal, y a valores más bajos de cobertura de arbustos. Además, su variabilidad fue menor (i.e., el rango de valores fue más estrecho) en comparación a los sitios disponibles. También se encontraron diferencias sobre el segundo componente ($D = 0.43$, $p = 0.0026$); la distribución de los valores de ambos tipos de sitios se ubicó alrededor del cero, sin mostrar diferencias evidentes, pero la variabilidad de los valores de los sitios usados fue una vez más mucho menor que la de los sitios disponibles, influyendo probablemente en el resultado de la prueba estadística. Finalmente, la distribución sobre el tercer componente no fue significativamente diferente entre los dos tipos de sitios ($D = 0.27$, $p = 0.336$).

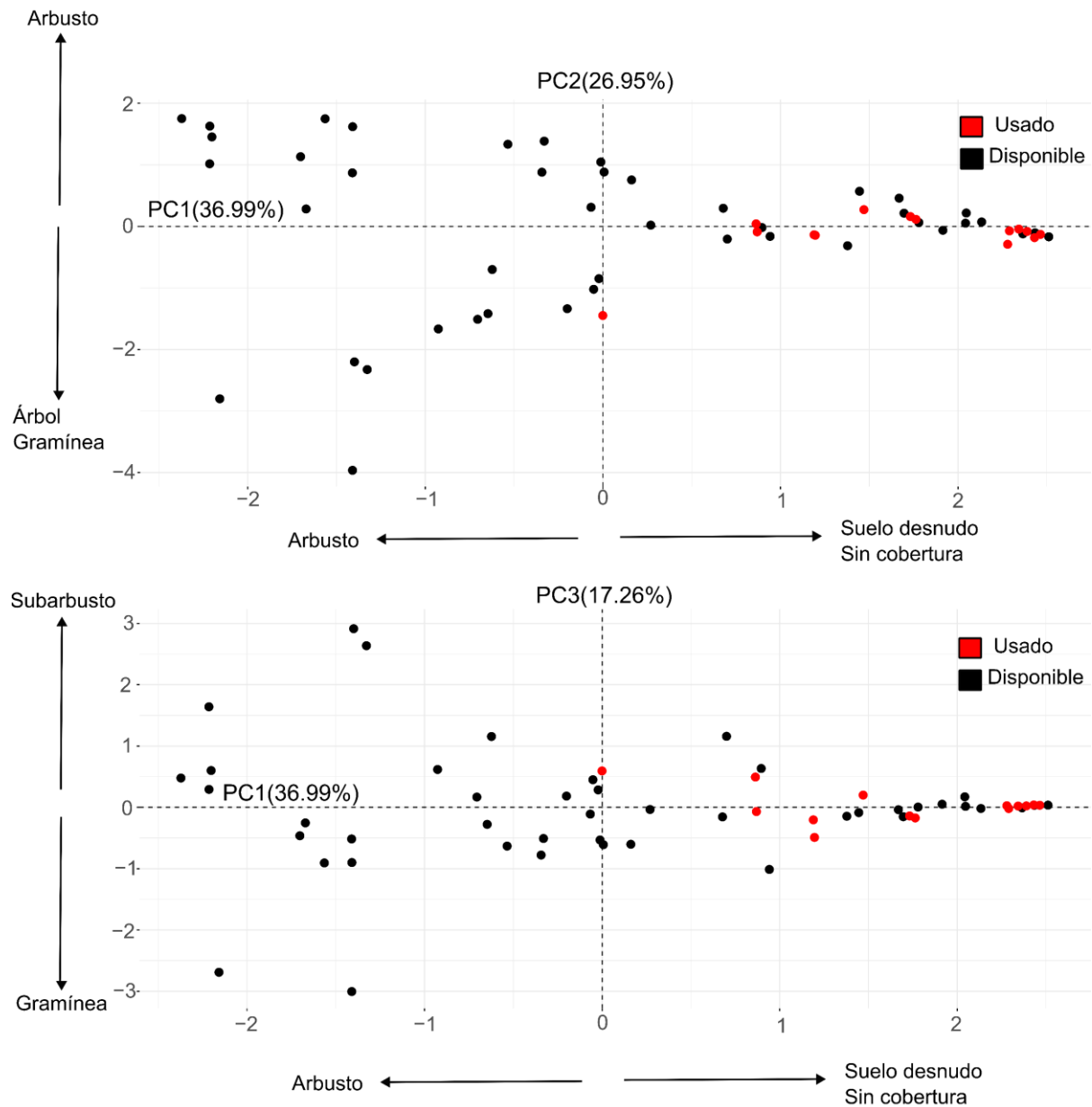


Figura 4.4.- Ordenamiento de los sitios disponibles (negro) y los sitios usados (rojo) en el espacio definido por los dos primeros componentes (arriba) y por el primer y el tercer componente (abajo) del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 44 sitios disponibles. Para cada componente se indican el porcentaje de variabilidad explicada y las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables).

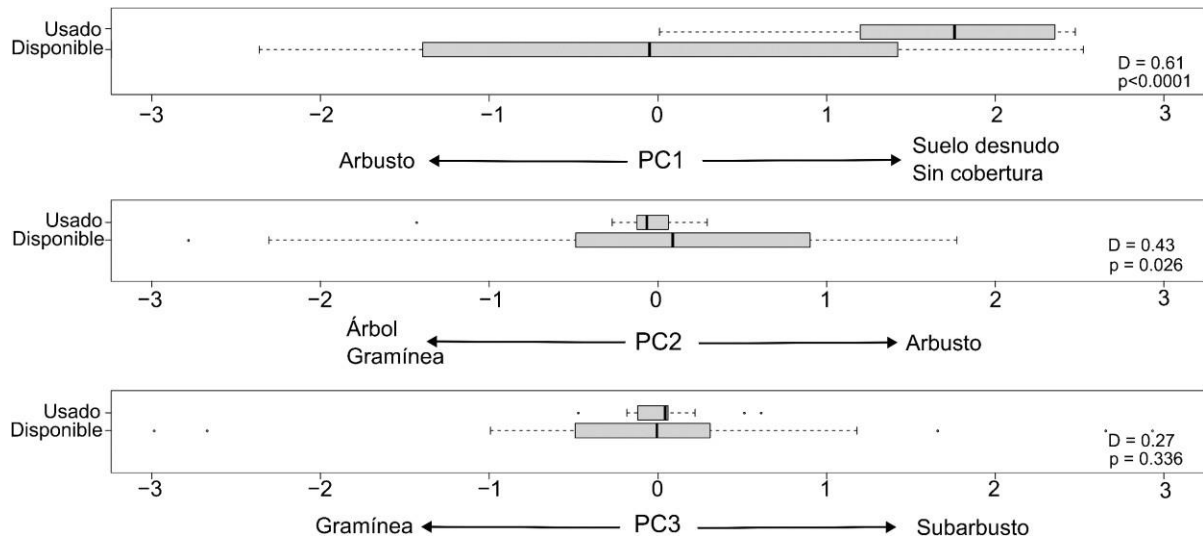


Figura 4.5.- Distribución de los valores de los sitios usados y de los disponibles sobre el primer (arriba), segundo (centro) y tercer (abajo) componente del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los valores de cobertura de los grupos de plantas y de suelo desnudo en los 44 sitios disponibles. La línea vertical representa la mediana, los límites de la caja son los percentiles 25% y 75%, respectivamente, y los bigotes indican el rango (los puntos son datos atípicos). Para cada componente se indican las variables más asociadas (las flechas denotan hacia qué dirección aumentan dichas variables) y el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Dos modelos univariados fueron seleccionados como los que mejor explicaron la presencia de los sitios de alimentación en función de las variables medidas de hábitat: el primero incluye el porcentaje sin cobertura vegetal ($AICc = 57.98$; comparación con un modelo sin covariables: $X^2 = 12.57$, $p = 0.00039$) y el segundo al porcentaje de suelo desnudo ($AICc = 58.20$, $X^2 = 12.36$, $p = 0.00044$). De acuerdo al primer modelo, por cada unidad de incremento del porcentaje sin cobertura el cociente entre la probabilidad de presencia de sitio de alimentación y la probabilidad de ausencia (i.e., el “odds ratio”) aumenta entre un 1% y un 6%, mientras que, según el segundo modelo, el cociente aumenta entre un 1% y un 11% con el incremento en el porcentaje de suelo desnudo (Fig. 4.6). Estos resultados indican que los sitios de alimentación de *P. spininodis* están ubicados en áreas con poca o nula cobertura de vegetación y con un alto porcentaje de suelo desnudo.

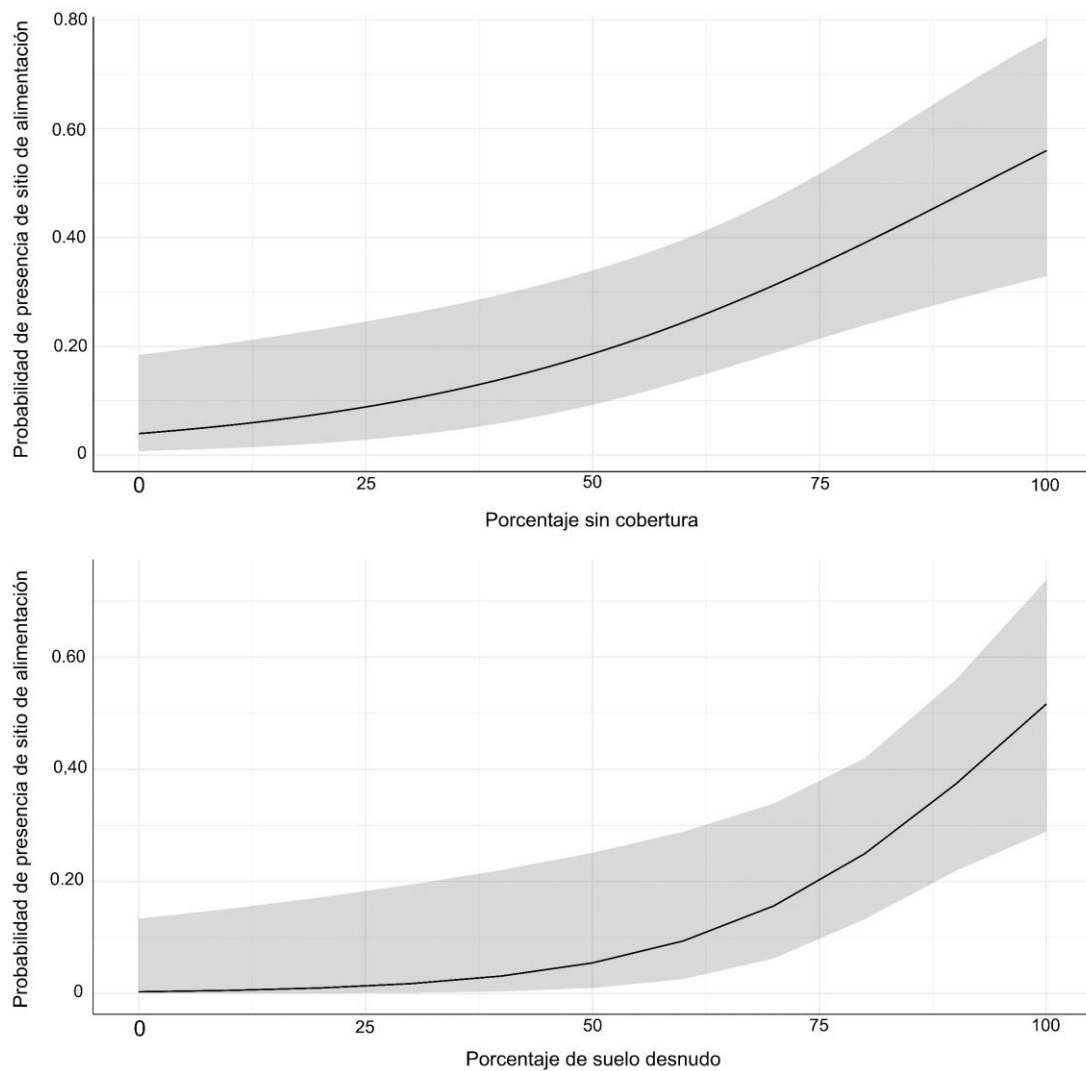


Figura 4.6.- Probabilidad estimada de presencia de sitios de alimentación de *Pheidole spininodis* en el algarrobal en función del porcentaje sin cobertura (arriba) y del porcentaje de suelo desnudo (abajo) bajo los dos modelos que mejor la explican. La banda gris corresponde al intervalo de confianza de los valores predichos por el modelo.

Discusión

Pheidole spininodis mostró una clara selección de microhábitats para alimentarse. Los resultados de los distintos análisis realizados en este estudio fueron totalmente coincidentes, mostrando que para encontrar alimento esta especie selecciona sitios con poca o nula cobertura vegetal, en áreas de suelo desnudo (sin mantillo) y especialmente con baja cobertura de arbustos. Esta selección es consistente con la asociación que muestra con los caminos rurales (capítulo 2) y con la selección del sitio de nidificación observada a escala de micro y mesohábitat (capítulo 3).

En muchas especies de hormigas de ambientes áridos y semiáridos se han observado preferencias similares de hábitats abiertos con poca cobertura y alto porcentaje de suelo desnudo para buscar alimento (Crist y Wiens 1994, Wilby y Shachak 2000, Azcárate y Peco 2003, Luque y Reyes López 2007, Pol 2008, Hickey et al. 2016, Paolini et al. 2020, Bin Kalban et al. 2024). Se ha propuesto como explicación de este patrón que en estos sitios hay menos obstáculos, lo que favorece el desplazamiento de las obreras y la búsqueda de alimento, y reduce el tiempo de forrajeo (Crist y Wiens 1994, Gibb y Parr 2010, Pol et al. 2015, Hickey et al. 2016, Bin Kalban et al. 2024). En el mismo sitio de estudio, Pol et al. (2015) compararon el forrajeo de tres especies del género *Pogonomyrmex* en el algarrobal y en los caminos rurales que lo atraviesan, registrando que las obreras recorren mayores distancias, a mayor velocidad y con recorridos menos tortuosos en los caminos, atribuyéndolo a la ausencia de vegetación (o, alternativamente, a que el mantillo y la vegetación en el algarrobal dificultan el forrajeo en comparación con los caminos). Otra explicación para la selección de este tipo de microhábitats es que las mayores temperaturas con las que están asociados resultan óptimas para el forrajeo (Crist y MacMahon 1991, Bucy y Breed 2006). En este sentido, Nobua-Behrmann et al. (2017) estudiaron cómo afecta la temperatura del suelo al forrajeo de dos especies de hormigas cortadoras de hojas en Ñacuñán y encontraron que estaba fuertemente asociada con la activación del forrajeo a nivel de la colonia y con la intensidad de forrajeo de las obreras. Ambos factores (la facilidad de movimiento en espacios abiertos con poco mantillo y la mayor temperatura debido a la ausencia de vegetación) podrían explicar, por separado o en conjunto, la selección que hace *P. spininodis* de estos sitios para alimentarse.

Las características de los sitios de alimentación seleccionados son muy similares a las de los sitios elegidos para nidificar. Por un lado, esto puede simplemente reflejar la influencia de la estrategia de forrajeo individual que presenta *P. spininodis* (Pirk et al. 2009, Vullo et al. datos no publicados). Como no recorre grandes distancias de forrajeo (Vullo et al. datos no publicados), en términos generales no se aleja lo suficiente del nido y, en consecuencia, es baja la probabilidad de que encuentre alimento en otro tipo de microhábitat. Por otro lado, puede ser una respuesta a la escasez de recursos registrada en el sitio de estudio como consecuencia del período de sequía multianual que afecta al área desde 2018 (Miretti 2022, Vullo et al. 2024), que produjo una severa disminución de la cobertura de gramíneas. De acuerdo a la teoría de forrajeo óptimo y siendo las hormigas forrajeadoras de sitio central, se espera que cuanto mayor sea la distancia recorrida lejos de la colonia, la obrera forrajera sea más selectiva y dedique más tiempo en buscar un alimento que permita compensar el gasto energético (Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986). Sin embargo, en las condiciones de escasez de alimento de calidad, es posible que *P. spininodis* recorra distancias más cortas, sea menos selectiva y dedique menos tiempo a cada viaje de forrajeo (Kelrick et al. 1986, Hölldobler y Wilson 1990, Crist y MacMahon 1991). La identidad de los ítems alimentarios registrados en las obreras seguidas muestra efectivamente un comportamiento más bien generalista y oportunista, en el cual los artrópodos, los restos vegetales y las semillas estuvieron representados en cantidades similares. Esta respuesta es consistente con los resultados de los estudios de la dieta, que muestran cómo *P. spininodis* reduce el consumo de semillas e incluye otros ítems alimentarios cuando la abundancia de semillas disminuye en el

ambiente (Vullo et al. 2024). Alternativamente, es posible que *P. spininodis* establezca sus colonias en la cercanía de sitios favorables para el forrajeo, ya sea por la facilidad de movimiento o por la mayor temperatura. En el capítulo anterior se postuló que la selección del sitio de nidificación podría estar relacionada con las decisiones de forrajeo de las obreras. Efectivamente, cualquiera sea la causa, las obreras están seleccionando sitios de alimentación similares y cercanos a la entrada del nido, por lo que la selección del sitio de nidificación y del de alimentación están asociadas.

La hipótesis propuesta originalmente (i.e., que *P. spininodis* selecciona sitios de alimentación abiertos, con baja cobertura de plantas leñosas y alta cobertura de gramíneas) fue corroborada parcialmente: esta especie seleccionó microhábitats de alimentación abiertos con menor cobertura leñosa, pero no se encontró una asociación entre los sitios de alimentación y la cobertura de gramíneas. Esto podría ser también una consecuencia de la disminución de la abundancia de semillas de gramíneas mencionada más arriba: las obreras no estarían dirigiendo totalmente sus esfuerzos de forrajeo hacia ellas, ampliando su dieta para incluir otros tipos de ítems. Esta situación se observó entre las semillas registradas en las obreras seguidas: de las 16 semillas, 7 fueron de arbustos, 4 de subarbustos, 2 de dicotiledóneas herbáceas e, incluso, una de ellas fue de árbol; solo 2 semillas fueron de gramíneas (de *Jarava ichu*). En consecuencia, la falta de asociación del sitio de alimentación con las gramíneas probablemente refleje que no son esas las semillas que están consumiendo. A pesar del mayor grado de utilización de semillas de plantas leñosas que se registró en las obreras seguidas, no se encontró una selección por micrositios asociados a estas plantas, o por microhábitats donde es más probable que se encuentren estos tipos de semillas (bajo árboles y arbustos; Marone et al. 1998, 2004). Como la ubicación de la colonia (i.e., el sitio de nidificación) está estrechamente relacionada con el sitio de alimentación (sitios abiertos, sin cobertura), no es esperable que se hubiera encontrado esa asociación, debido a las limitadas distancias de forrajeo de *P. spininodis*. En cualquier caso, en esta especie no se observó una selección de sitios con alta cobertura de las plantas que producen las semillas consumidas, como es usual en otras hormigas granívoras (Hansen 1978, Wilby y Shachak 2000, Pol 2008).

En conclusión, *P. spininodis* selecciona características particulares del ambiente para buscar y recolectar alimento: lo hace en microhábitats con poca o ninguna cobertura vegetal en zonas con suelo desnudo sin mantillo en donde la cobertura de plantas leñosas (particularmente de arbustos) es baja. Esta selección es consistente con la del sitio de nidificación observada a distintas escalas, desde la de paisaje hasta la de microhábitat. Esta selección podría deberse a la facilidad de movimiento de las obreras en espacios abiertos con poco mantillo, a la mayor temperatura en ambientes con escasa vegetación o simplemente a que esta especie no recorre distancias largas y concentra el forrajeo muy cerca del nido. La ausencia de asociación con la cobertura de gramíneas podría deberse a la severa disminución de estas plantas en el área de estudio ante las sequías recientes.

Bibliografía

- Aguiar MR y Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:273-277
- Azcárate FM y Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50:120-126
- Bernstein RA (1975) Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56:213-219
- Bestelmeyer BT y Wiens JA (2001) Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11:1123-1140
- Bin Kalban M, Al Hammadi A y Bartholomew A (2024) Vegetation reduces the foraging efficiency of desert ants *Cataglyphis urens*, and they prefer unvegetated microhabitats. *Journal of Arid Environments* 220:art105104
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO y Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M y Bolker BM (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378-400
- Bucy AM y Breed MD (2006) Thermoregulatory trade-offs result from vegetation removal by a harvester ant. *Ecological Entomology* 31:423-429
- Ceyhan E (2022) nnsbat: nearest neighbor methods for spatial patterns. R package version 0.1.2
- Charnov EL (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136
- Crist TO y MacMahon JA (1991) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environmental Entomology* 20:265-275
- Crist TO y Wiens JA (1994) Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos* 69:37-46
- Detrain C, Tasse O, Versaen M y Pasteels JM (2000) A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux* 47:56-62
- Díaz M (1991) Spatial patterns of granivorous ant nest abundance and nest site selection in agricultural landscapes of central Spain. *Insectes Sociaux* 38:351-363

- Dixon P (1994) Testing spatial segregation using a nearest-neighbor contingency table. *Ecology* 75:1940-1948
- Dixon P (2002) Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species. *Écoscience* 9:142-151
- Gibb H y Parr CL (2010) How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia* 164:1061-1073
- Gordon DM (2010) *Ant encounters: interaction networks and colony behavior*. Princeton University Press
- Hansen SR (1978) Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an upper Sonoran grassland community. *Oecologia* 35:109-117
- Hartig F (2022) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multilevel/mixed) regression models. R package version 0.4.5
- Hickey A, Hollander J y Peacock M (2016) Assessing microhabitat cover and distance effects on harvester ant intraspecific seed preference. *Journal of Insect Behavior* 29:535-547
- Hölldobler B y Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press
- Jackson DA (1993) Stopping rules in Principal Components Analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204-2214
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71
- Kelrick MI, MacMahon JA, Parmenter RR y 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
- Lach L, Parr CL y Abbott KL (2010) *Ant ecology*. Oxford University Press
- Lanan M (2014) Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 20:53-70
- Lopez F, Serrano JM y Acosta FJ (1992) Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus*. *Vegetatio* 99-100:119-128
- Luque GM y Reyes López J (2007) Effect of experimental small-scale spatial heterogeneity on resource use of a Mediterranean ground-ant community. *Acta Oecologica* 32:42-49
- Marone L, Cueto VR, Milesi FA y 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, Rossi BE y Horno ME (1998) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137:143-150

- Masuko K (2023) Temporal and spatial patterns of foraging in two syntopic ant species, *Manica yessensis* and *Formica lemani*, on Mount Fuji, Japan. *Entomological Science* 26:e12562
- Milesi FA, Lopez de Casenave J y Cueto VR (2008) Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics and spatial scale. *Auk* 125:473-484
- 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
- Mull JF y 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
- Nobua-Behrmann BE, Lopez de Casenave J, Milesi FA y 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
- Paolini KE, Modlin M, Suazo AA, Pilliod DS, Arkle RS, Vierling KT y Holbrook JD (2020) Harvester ant seed removal in an invaded sagebrush ecosystem: implications for restoration. *Ecology and Evolution* 10:13731-13741
- Pirk GI, di Pasquo F y Lopez de Casenave J (2009) Diet of two sympatric *Pheidole* spp. ants in the central Monte desert: implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56:277-283
- Pol RG (2008) *Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo
- Pol RG, Lopez de Casenave J y 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
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575
- R Core Team (2024) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing
- Radnan GN, Gibb H y Eldridge DJ (2018) Soil surface complexity has a larger effect on food exploitation by ants than a change from grassland to shrubland. *Ecological Entomology* 43:379-388
- Rotenberry JT y Wiens JA (1998) Foraging patch selection by shrubsteppe sparrows. *Ecology* 79:1160-1173

- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404
- Siegel S y Castellan NJ Jr (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill
- Stephens DW y Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press
- Traniello JF (1989) Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology* 34:191-210
- Traniello JFA y Levings SC (1986) Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia* 69:413-419
- Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L y 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
- Warburg I, Whitford WG y Steinberger Y (2017) Colony size and foraging strategies in desert seed harvester ants. *Journal of Arid Environments* 145:18-23
- Wilby A y Shachak M (2000) Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125:495-503

Capítulo 5

Discusión general

CAPÍTULO 5

Discusión general

El objetivo general de este trabajo de tesis fue estudiar la ecología espacial y las asociaciones con el hábitat de la hormiga granívora *Pheidole spininodis* en el Monte central. El estudio abordó el uso del espacio a diferentes escalas espaciales y temporales, considerando tanto la heterogeneidad natural del ecosistema como la generada por perturbaciones antrópicas. El enfoque multiescala utilizado buscó aportar evidencias para entender mejor los patrones y mecanismos de selección de hábitat y establecer la vulnerabilidad potencial de esta especie ante perturbaciones naturales y antrópicas, contribuyendo al conocimiento necesario para el manejo y la conservación de los ambientes áridos en el desierto del Monte. En este capítulo se ofrece una síntesis de los resultados más relevantes de cada capítulo de la tesis (ver Fig. 5.1) y se proponen perspectivas para futuras investigaciones.

Síntesis de los resultados

Patrones y procesos a escala de paisaje: abundancia y distribución de colonias (capítulo 2)

El análisis a escala de paisaje permitió detectar diferencias marcadas en la abundancia de las colonias según el contexto ambiental y las perturbaciones de origen antrópico. En los médanos, los suelos de textura arenosa y suelta, con alta porosidad y escasa retención de humedad (Roig y Rossi 2001) podrían limitar la construcción y estabilidad de las cámaras y galerías de los nidos y exponer a las larvas y huevos a fluctuaciones térmicas extremas. Además, la elevada radiación solar incrementa la temperatura superficial del suelo y reduce la humedad, generando condiciones de estrés hídrico y térmico (Whitford 2002), lo que podría sobrepasar el límite fisiológico de estas hormigas (Gibb et al. 2019, Parr y Bishop 2022). Esta combinación de un sustrato inestable para la construcción del nido, junto con las elevadas temperaturas y la baja humedad del suelo, puede constituir un filtro ambiental que restringe la fundación y el establecimiento de colonias de *Pheidole spininodis*. Un patrón similar ha sido registrado para *Pogonomyrmex salinus* en estepas de América del Norte, donde esta especie evita suelos arenosos y sueltos (Johnson 2001).

La mayor densidad de colonias en los caminos rurales indica que las perturbaciones que generan áreas abiertas con suelos más compactados pueden facilitar la fundación y el establecimiento de las colonias, patrón que se ha documentado también en otras hormigas granívoras de zonas áridas como *Pogonomyrmex rugosus* y *P. occidentalis* (Terranella et al. 1999, MacMahon et al. 2000, Johnson 2001). En cambio, el disturbio antrópico asociado al pastoreo por ganado doméstico estuvo asociado a una menor densidad de colonias. El pastoreo, que abarca grandes extensiones a diferencia de los efectos más localizados de los caminos rurales, probablemente afecta la abundancia de colonias a través de la disponibilidad de recursos, ya que reduce la cobertura de gramíneas y la disponibilidad de semillas en el banco del suelo (Pol et al. 2014, Marone y Pol 2021), pudiendo afectar negativamente la

capacidad de las colonias para crecer y reproducirse. El patrón hallado coincide con el de estudios previos en otras hormigas granívoras en el Monte central, donde la presión de pastoreo disminuye la densidad, el tamaño de las colonias y la condición corporal de las reinas (Pol et al. 2017, 2022).

El análisis temporal permitió constatar una reducción marcada de la densidad de colonias de *P. spininodis* entre 2019 y 2025, que coincide con un período prolongado de sequía en la región (Miretti 2022, Vullo et al. 2024) y la consecuente disminución de la cobertura de gramíneas (Milesi y Lopez de Casenave datos no publicados) y de sus semillas en el banco del suelo (Marone y Pol 2021, Vullo et al. 2024). *Pheidole spininodis* amplió su dieta incluyendo semillas de otros grupos de plantas y otros recursos menos preferidos (Vullo et al. 2024) al disminuir la abundancia de las semillas de gramíneas, pero esta flexibilidad comportamental parece no haber sido suficiente como para evitar la disminución en la abundancia de colonias. Se han registrado declinaciones poblacionales similares en otras especies de hormigas en Ñacuñán (*Pheidole bergi*, tres especies del género *Pogonomyrmex*; Cao 2020, Lopez de Casenave et al. datos no publicados), lo que sugiere que las condiciones impactaron negativamente a diversas especies de hormigas y, posiblemente, a otros insectos.

En cuanto a los patrones de distribución espacial de las colonias, la agregación observada en uno de los caminos rurales sugiere la existencia de zonas favorables para la nidificación, posiblemente asociadas a características edáficas (textura, humedad, compactación) que facilitan la fundación y la construcción de los nidos. Un patrón similar ha sido descripto para *Pogonomyrmex occidentalis* (Crist y Wiens 1996) y para *P. mendozanus* y *P. inermis* en el Monte central (Pol 2008, Milesi et al. datos no publicados). Dentro de estos parches favorables la disposición de las colonias tendió a ser aleatoria, indicando que una vez seleccionados los sitios adecuados no existiría un proceso interactivo (e.g., competencia) actuando a pequeña escala. Por el contrario, a bajas densidades de colonias los patrones espaciales pasaron a ser indistinguibles de una distribución aleatoria, posiblemente porque en condiciones de escasez de recursos las relaciones competitivas se expresen y generen pérdidas densodependientes de nidos, modificando la distribución agregada inicial (Wiernasz y Cole 1995, Johnson 2001). De este modo, la distribución espacial de *P. spininodis* parece ser resultado de una compleja interacción entre la selección inicial de parches favorables, la agregación de colonias y procesos densodependientes que relajan o refuerzan el espaciamiento de las colonias en función de la disponibilidad de recursos.

Patrones y procesos a escala local: selección de sitios de nidificación (capítulo 3)

El análisis del uso y selección de hábitat de nidificación de *P. spininodis* mostró un patrón notablemente consistente a escala de microhábitat (centímetros a metros alrededor del nido) y mesohábitat (decenas de metros). A las dos escalas los nidos se ubicaron en sitios abiertos, con alta proporción de suelo desnudo y escasa cobertura vegetal, evitando la cobertura de plantas leñosas, particularmente arbustos y subarbustos. El patrón coincide con lo observado en especies de hormigas granívoras de los géneros *Pogonomyrmex* y *Messor* en América del

Norte y Europa, cuyas colonias se ubican predominantemente en ambientes abiertos como claros en los bosques o pastizales (MacMahon et al. 2000, Reyes-López et al. 2003), en parches abiertos incluso dentro de matrices de vegetación más complejas (Azcárate y Peco 2003) y en hábitats sin cobertura (MacMahon et al. 2000, Johnson 2001). Esta coincidencia sugiere que la búsqueda de ambientes abiertos con condiciones microclimáticas favorables constituye una estrategia común en hormigas granívoras de zonas áridas, posiblemente como resultado de presiones selectivas similares.

Distintos factores ambientales pueden asociarse con esta selección de sitios de nidificación. Los ambientes abiertos pueden promover la fundación de colonias porque a menudo las reinas fundadoras eligen parches de suelo desnudo para iniciar sus colonias, como se ha observado a lo largo de caminos de tierra o en banquetas de rutas (DeMers 1993, Terranella et al. 1999, Itzhak 2008). Estos ambientes alcanzan temperaturas más elevadas debido a la mayor insolación, lo que puede favorecer la termorregulación del nido y acelerar el crecimiento y desarrollo de las crías (Tschinkel 1999), aumentando la producción de individuos reproductivos (Porter 1988). Las reinas de *P. spininodis* podrían estar seleccionando activamente ambientes abiertos para fundar sus colonias y las que logran establecerse en estos sitios pueden presentar una ventaja en comparación con las ubicadas en sitios con mayor cobertura vegetal y mantillo.

En *P. spininodis* la selección de microhábitats abiertos no implicó una asociación con la cobertura de gramíneas, como se hipotetizaba inicialmente. La explicación más plausible de esta falta de asociación está en la drástica reducción de la cobertura de gramíneas registrada en el área de estudio durante los últimos años, como consecuencia del período prolongado de sequía mencionado en la sección anterior. En estas condiciones, los parches que originalmente podrían haber presentado una elevada cobertura de gramíneas se transformaron en sitios con suelo desnudo y sin cobertura herbácea. Teniendo en cuenta que las colonias de hormigas son longevas (Hölldobler y Wilson 1990), no puede descartarse que la selección inicial de los sitios de nidificación de *P. spininodis* haya respondido a la presencia de gramíneas, que posteriormente desaparecieron.

Patrones y procesos a escala local: selección de sitios de alimentación (capítulo 4)

La selección de microhábitat de alimentación por parte de *P. spininodis* mostró una notable similitud con la de nidificación: las obreras forrajea principalmente en sitios abiertos, con bajo porcentaje de cobertura vegetal leñosa y alta proporción de suelo desnudo, sin mantillo. El comportamiento de forrajeo de esta especie puede explicar esta consistencia: con una distancia de forrajeo muy limitada (1.2 m en promedio, 6 m máximo; Vullo et al. datos no publicados), la búsqueda de alimento está condicionada a zonas muy cercanas al nido. En consecuencia, la selección de sitios de nidificación determina indirectamente los sitios de alimentación.

Más allá de estar asociada con el sitio de nidificación, la selección de áreas abiertas con suelo desnudo para alimentarse puede brindar ventajas a estas hormigas. El uso de estos

microhábitats puede facilitar la locomoción de las obreras al reducir los obstáculos físicos y permitir trayectorias más directas, acortando los tiempos de búsqueda y transporte de alimento, y reduciendo los costos energéticos y el riesgo de predación o de sufrir estrés térmico e hídrico (Crist y Wiens 1994, Bestelmeyer y Wiens 2001, Parr y Bishop 2022). De hecho, varias especies de hormigas granívoras limpian la vegetación alrededor de sus nidos o forman senderos troncales despejados para forrajear (Crist y MacMahon 1991, MacMahon et al. 2000, Bucy y Breed 2006). Si bien este no es el caso de *P. spininodis*, que utiliza una estrategia de forrajeo individual sin senderos y no remueve la vegetación, al seleccionar sitios abiertos puede reducir los costos temporales y energéticos de forrajeo.

La ausencia de vegetación y mantillo en los sitios de alimentación genera condiciones microclimáticas que pueden extender la ventana temporal de actividad forrajera, ya que la mayor radiación solar y la menor humedad relativa del aire mantienen temperaturas del suelo más altas durante otoño y primavera (Arnan et al. 2007, Parr y Bishop 2022). En *Pogonomyrmex occidentalis* se ha documentado que los claros abiertos cerca del nido incrementan la insolación y extienden el periodo de forrajeo en periodos del año en que las temperaturas ambientales son subóptimas (Bucy y Breed 2006). La selección de microhábitats abiertos en *P. spininodis* se puede interpretar como una estrategia similar.

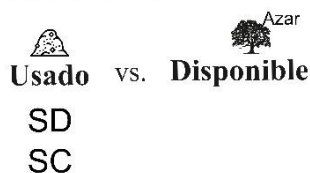
Al igual que en el caso del hábitat de nidificación, la hipótesis de que *P. spininodis* selecciona sitios de alimentación asociados a gramíneas no pudo ser corroborada, y esto también puede ser explicado por la disminución de la cobertura de gramíneas en los años de sequía mencionada en las secciones anteriores. La ampliación de la dieta con semillas de otros grupos de plantas registrada previamente (Vullo et al. 2024) y también en las obreras seguidas en este estudio tampoco se reflejó en una asociación espacial con la vegetación donde estas semillas se producen o se acumulan (Marone et al. 1998, 2004). En cualquier caso, en esta especie no se observó una selección de sitios con alta cobertura de las plantas que producen las semillas consumidas, como es usual en otras hormigas granívoras (Hansen 1978, Wilby y Shachak 2000, Pol 2008).

Paisaje



Meso y microhábitat

Patrón: sitio de nidificación



Microhábitat

Patrón: sitio de alimentación

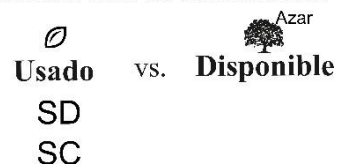


Figura 5.1.- Esquema gráfico que resume los resultados principales de los capítulos de la tesis. Para el capítulo 2 se indica con signos en qué ambientes y año se encontró mayor abundancia de colonias de *Pheidole spininodis* y el cambio de su distribución espacial. Para los capítulos 3 y 4 se indican las principales coberturas de vegetación y de tipo de sustrato del suelo en los sitios usados para nidificar y para alimentarse, respectivamente. SD: suelo desnudo, SC: sin cobertura vegetal.

Perspectivas para estudios futuros

El trabajo desarrollado en esta tesis permitió avanzar en la comprensión de la ecología espacial y el uso y selección de hábitat de *P. spininodis* a distintas escalas de análisis y en diferentes contextos ambientales. No obstante, los resultados obtenidos muestran aspectos que merecen ser explorados con mayor profundidad, tanto para fortalecer los patrones espaciales detectados como para establecer los mecanismos causales subyacentes. A continuación, se proponen algunas recomendaciones y perspectivas para investigaciones futuras.

En primer lugar, es fundamental profundizar en los mecanismos subyacentes a los patrones espaciales de distribución de las colonias para determinar cuáles propiedades físicas del suelo son las responsables de facilitar o limitar la fundación exitosa de nuevas colonias (Johnson 1998, 2000). Esto podría abordarse comparando la granulometría, compactación e infiltración de agua en sitios con parches de colonias y en sitios sin colonias (Pol 2008).

Complementariamente, el seguimiento de eventos de fundación y el registro de la supervivencia temprana de las reinas, así como el desempeño de las colonias en etapas iniciales de su desarrollo en ambientes contrastantes aportaría información sobre las tasas de éxito reproductivo, relocalizaciones y mortalidad diferencial de colonias (Tschinkel 2017, Porter 1988). Esto permitiría entender si el patrón espacial de agregación se origina por una fundación sesgada o por una mayor supervivencia de las colonias en determinados suelos y ambientes (o bien por una combinación de ambos procesos). El análisis de la estructuración genética y del flujo génico de los agrupamientos de colonias (Wiernasz y Cole 1995, Pol 2008) ayudaría a comprender los procesos de colonización y a dilucidar si los caminos pueden funcionar como corredores para la dispersión de esta especie.

Otra línea de investigación podría involucrar el estudio de la fisiología térmica e hídrica de *P. spininodis*. Para conocer si esta especie es relativamente termófila, como se ha supuesto en este trabajo, se pueden realizar ensayos de tolerancia térmica, incluyendo mediciones de pérdida de agua corporal y de temperaturas críticas. Esto aportaría información fundamental para caracterizar su plasticidad fisiológica y para asociar los patrones de actividad forrajera con los cambios estacionales y diarios de las condiciones ambientales (Parr y Bishop 2022). Este conocimiento, junto con el aportado por estudios de la ecología trófica y espacial, permitiría establecer cuán vulnerable es esta especie a los efectos del cambio climático.

Un aspecto que merece estudios específicos es la locomoción de las obreras en distintos tipos de sustratos, ya que la eficiencia de movimiento durante la búsqueda y el transporte del alimento puede depender fuertemente de la estructura del microhábitat y del sustrato. Estudios de campo y laboratorio para estimar la velocidad, el recorrido de las obreras y el tiempo de forrajeo bajo distintas condiciones (e.g., sobre suelo desnudo, suelo con mantillo, con y sin sombra) aportarían información sobre las ventajas de seleccionar sitios de alimentación en ambientes abiertos y permitiría desacoplar los procesos asociados con la selección de sitios de nidificación y de alimentación. Experimentos complementarios con obstáculos artificiales podrían también aportar evidencias sobre la capacidad de las obreras

para sortear barreras estructurales y sobre cómo el ambiente físico condiciona su eficiencia forrajera (Detrain y Deneubourg 1997, Alma et al. 2019).

Por último, la resiliencia 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. Se desconoce si la declinación poblacional registrada en los últimos años conducirá a extinciones locales o si existen mecanismos que facilitan su persistencia y eventual recuperación (e.g., reclutamiento o recolonización desde áreas menos afectadas). Este vacío 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 resumen, las futuras investigaciones deberían articular análisis observacionales y experimentales, de laboratorio y de campo, incluyendo estudios ecológicos, comportamentales, fisiológicos y hasta genéticos, con el propósito de descubrir los mecanismos detrás de los patrones espaciales y de utilización del hábitat de *P. spininodis*, de manera de predecir el grado de vulnerabilidad poblacional de esta especie frente a escenarios de cambio global.

Bibliografía

Alma AM, Farji-Brener AG y Elizalde L (2019) When and how obstacle size and the number of foragers affect clearing a foraging trail in leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux* 66:305-316

Arnan X, Rodrigo A y Retana J (2007) Uncoupling the effects of shade and food resources of vegetation on Mediterranean ants: an experimental approach at the community level. *Ecography* 30:161-172

Azcárate FM y Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50:120-126

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

Bucy AM y Breed MD (2006) Thermoregulatory trade-offs result from vegetation removal by a harvester ant. *Ecological Entomology* 31:423-429

Cao AL (2020) *Abundancia y disposición espacial de Pheidole bergi en el Monte central: relación con el hábitat y cambios a largo plazo*. Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires

- Crist TO y MacMahon JA (1991) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environmental Entomology* 20:265-275
- Crist TO y Wiens JA (1994) Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos* 69:37-46
- Crist TO y Wiens JA (1996) The distribution of ant colonies in a semiarid landscape: implications for community and ecosystem processes. *Oikos* 76:301-311
- DeMers MN (1993) Roadside ditches as corridors for range expansion of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis* Cresson). *Landscape Ecology* 8:93-102
- Detrain C y Deneubourg J (1997) Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behavior* 53:537-547
- Gibb H, Grossman BF, Dickman CR, Decker O y Wardle GM (2019) Long-term responses of desert ant assemblages to climate. *Journal of Animal Ecology* 88:1549-1563
- Hansen SR (1978) Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an upper Sonoran grassland community. *Oecologia* 35:109-117
- Hölldobler B y Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press
- Itzhak MJ (2008) Seed harvester and scavenger ants along roadsides in Northern Israel. *Zoology in the Middle East* 44:75-82
- Johnson RA (1998) Foundress survival and brood production in the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 45:255-266
- Johnson RA (2000) Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25:403-412
- Johnson RA (2001) Biogeography and community structure of North American seed-harvest ants. *Annual Review of Entomology* 46:1-29
- MacMahon JA, Mull JF y Crist TO (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:265-291
- Marone L, Cueto VR, Milesi FA y 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 y Pol RG (2021) Continuous grazing disrupts desert grass-soil seed bank composition under variable rainfall. *Plant Ecology* 222:247-259

- Marone L, Rossi BE y Horno ME (1998) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137:143-150
- 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
- Parr CL y Bishop TR (2022) The response of ants to climate change. *Global Change Biology* 28:3188-3205
- Pol RG (2008) *Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo
- Pol RG, Miretti MF y 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, Sagario MC y 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 y Marone L (2017) Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing. *Ecological Entomology* 42:283-293
- Porter SD (1988) Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Physiology* 34:1127-1133
- Reyes-López J, Ruiz N y Fernández-Haeger J (2003) Community structure of ground-ants: the role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica* 24:195-202
- Roig FA y Rossi B (2001) Flora y vegetación. Pp. 41-70 en: Boshoven J y Tognelli M (eds) *El desierto del Monte: la Reserva de Biósfera de Ñacuñán*. Triunfar
- Sundaram M, Steiner E y Gordon DM (2022) Rainfall, neighbors, and foraging: the dynamics of a population of red harvester ant colonies 1988-2019. *Ecological Monographs* 92:e1503
- Terranella AC, Ganz L y Ebersole JJ (1999) Western harvester ants prefer nest sites near roads and trails. *Southwestern Naturalist* 44:382-384
- Tschinkel WR (1999) Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. *Ecological Entomology* 24:222-237
- Tschinkel WR (2017) Lifespan, age, size-specific mortality and dispersion of colonies of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Insectes Sociaux* 64:285-296

Vullo L, Lopez de Casenave J, Miretti MF, Cao AL, Marone L y 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

Whitford WG (2002) *Ecology of desert systems*. Academic Press

Wiernasz DC y Cole BJ (1995) Spatial distribution of *Pogonomyrmex occidentalis*: recruitment, mortality and overdispersion. *Journal of Animal Ecology* 64:519-527

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