

Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino

C.E. Trucco, S.M. Caziani

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) e Instituto de Bio y Geociencias (IBIGEO), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Buenos Aires 177, 4400, Salta, Argentina.

➤ Recibido el 17 de mayo de 2007, revisado el 22 de julio, aceptado el 2 de octubre de 2007.

Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino. Estudiamos la importancia relativa de los insectos y vertebrados como agentes de remoción de semillas dentro de un borde inducido por un incendio forestal accidental en el bosque chaqueño semiárido del Parque Nacional Copo, Argentina. Estimamos las tasas de remoción de semillas y frutos a ambos lados del borde: en el bosque primario y en el bosque incendiado. Para identificar los posibles agentes de remoción relevamos las hormigas, micromamíferos y otros vertebrados. La remoción media de semillas fue similar en ambos sitios, pero fue significativamente menor en los comederos expuestos solo a vertebrados. Las semillas fueron más removidas que los frutos intactos. También discutimos la validez de la metodología para el estudio de la remoción de semillas en áreas de borde.

Palabras clave: agentes de remoción de semillas, hormigas, roedores, tasas de remoción de semillas.

Seed removal in a fire induced edge in the semiarid Chaco forest of Argentina. We studied the relative importance of insects and vertebrates as agents of seed removal within an edge induced by an accidental forest fire in the semiarid Chaco forest of Copo National Park, Argentina. We evaluated seed/fruit removal rates on both sides of the primary and burned forest edge. To identify the possible agents of removal we sampled ants, small mammals and other vertebrates. Mean seed removal was similar in both sites, but was significantly lower in feeding stations exposed to vertebrates only. Seeds recorded higher removal than the intact fruits. We also discuss the validity of a methodological approach using feeding stations to study seed removal in edge areas.

Key words: agents of seed removal, ants, rodents, seed removal rates.

Introducción

Gran parte del paisaje de la ecoregión del Chaco está dominado por bordes, tanto inducidos como naturales. Los bordes naturales son el resultado de la ocurrencia de distintas comunidades sobre el antiguo modelado fluvial (Morello y Adámoli, 1974). Por ejemplo, en la región de los Antiguos Cauces (Morello y Adámoli, 1974) representada en el Parque Nacional Copo (Santiago del Estero, Argentina), donde pastizales naturales asociados a paleocauces atraviesan densos bosques. Los bordes inducidos son el resultado de la fragmentación del bosque nativo debido a la actividad forestal, al desmonte para cultivo y ganadería (Tálamo y Caziani, 2003), y a los impactos indirectos de las actividades humanas entre los cuales se encuentra el fuego (Bravo *et al.*, 2001; Zerda y Akça, 2000). El fuego evita la recolonización de leñosas, manteniendo los pastizales y arbustales como tales, lo cual facilita los incendios recurrentes (Medina y Silva, 1990; Tálamo y Caziani, 2003). En ocasiones, el uso del fuego resulta en incendios accidentales que alcanzan sectores de bosque primario, contribuyendo a la fragmentación del paisaje y al incremento de las áreas de borde (Adámoli *et al.*, 1990; Zerda y Akça, 2000).

La dispersión y depredación de semillas podrían verse afectadas en los bordes, alterando a su vez, su recolonización y la recuperación de los hábitats disturbados (Baldissera y Ganade, 2005; Orrock *et al.*, 2006; Restrepo *et al.*, 1999). No obstante, los estudios sobre estas interacciones en los bordes son escasos y sus resultados son diversos (Murcia, 1995). Algunos estudios sugieren que los bordes resultan particularmente atractivos para las aves frugívoras (Beier *et al.*, 2002; Dale *et al.*, 2000). Otros estudios encontraron que la depredación de semillas post-dispersión era menor en el borde que en el interior del

bosque (Restrepo y Vargas, 1999) o, por el contrario, mayor cerca del borde (Jones *et al.*, 2003; McCormick y Meiners, 2000). Particularmente, en el área de estudio, frutos carnosos y aves frugívoras predominan en los bordes (Caziani, 1996; López de Casenave *et al.*, 1998a). Estas observaciones y las diferencias fisonómicas entre ambos lados de un borde, se espera que generen diferencias en las tasas de remoción de semillas.

En este trabajo analizamos como varía la importancia relativa de los insectos y los vertebrados como agentes de remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal accidental, y discutimos la validez del uso de estaciones de forrajeo como metodología a utilizar en áreas de borde.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio fue realizado en el sector oriental del Parque Nacional Copo (25° 49' S, 61° 44' W, 160 m.s.n.m.). El clima es subtropical con veranos lluviosos que concentran el 80% de las precipitaciones anuales (700 mm) y con una temperatura media anual de 22°C. El sitio se halla dentro del denominado "Polo de Calor de Sudamérica" definido por la isolinia de temperatura máxima absoluta de 47°C. (Prohaska, 1959). El estrato arbóreo del bosque está dominado por quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl., Anacardiaceae) y quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht., Apocynaceae) (Tálamo y Caziani, 2003).

En 1988, un incendio accidental quemó 4.800 ha de bosque primario en este área, resultando en decenas de kilómetros de bordes inducidos. Se trató de un severo incendio forestal producto de la quema de un pastizal cercano al límite centro-este del área protegida. El mismo se habría expandido como fuego de copa, favorecido por la baja humedad ambiente y los fuertes vientos provenientes del norte, quemando casi la totalidad de la biomasa aérea (H. Almaraz, com. pers.).

Definimos como "borde" a la franja de 50 m hacia el interior de ambos hábitats en contacto (bosque primario y bosque incendiado), tomando como distancia cero la línea de troncos de árboles y leñosas. Fisonómicamente, el borde bosque primario-bosque incendiado representa un cambio abrupto, pasando de un hábitat boscoso a otro dominado por elementos herbáceos, tal que a 10 años de ocurrido el incendio el área basal de leñosas en el bosque incendiado fue 65 veces menor que la del bosque primario (Tálamo y Caziani, 2003). El bosque incendiado es un pastizal arbustado muy diferente al bosque primario. Esta fisonomía sería producto de la regeneración natural del área sin haber sufrido alteraciones antrópicas posteriores al fuego (H. Almaraz, com. pers.). En el bosque incendiado no hay plantas con fustes cuyos diámetros superen los 2,5 cm y las especies dominantes son el tala (*Celtis pallida* Torr., Celtidaceae) y el molle (*Schinus polygamus* (Cav.) Cabr., Anacardiaceae) (Tálamo y Caziani, 2003).

Remoción de semillas

Estimamos las tasas de remoción a uno y otro lado del borde (borde de bosque primario y borde de bosque incendiado), utilizando 20 estaciones de forrajeo. Cada estación de forrajeo consistió de un plato plástico colocado en el suelo y fijado con una estaca de alambre en forma de U invertida. Los platos eran color arena y prácticamente planos, aunque con un pequeño reborde en su margen a fin de contener las semillas. Distribuimos al azar las estaciones de forrajeo en cada hábitat a lo largo de la franja comprendida entre los 40 y 50 m de la línea de troncos asignada como distancia cero, y distanciándolas entre sí al menos 50 m. En cada hábitat, la mitad de las estaciones de forrajeo estuvieron expuestas a todos los agentes de remoción, y la otra mitad expuestas sólo a vertebrados utilizando una resina pegajosa (Tanglefoot®) en los bordes del plato para excluir a los insectos. Cada estación de remoción contenía 60 semillas comerciales (girasol, *Helianthus annuus* L., Compositae): 30 sin pericarpio (semillas) y 30 con pericarpio (frutos intactos), a fin de asegurar la remoción por diferentes agentes. Luego de 3 días y 2 noches de exposición contamos las semillas remanentes para calcular la proporción de semillas removidas. Simultáneamente, registramos signos de remoción e individuos removiendo semillas para la identificación de los agentes.

El estudio se realizó en septiembre-octubre de 1998, período que suele corresponder al fin de la estación seca. Sin embargo, ese año la estación húmeda se extendió hasta mediados de junio (casi dos meses más que en los años anteriores) y la estación seca se extendió hasta la última semana de diciembre en que se produjo la primera lluvia. Los ritmos fenológicos de las leñosas son afectados por la restricción hídrica invernal y por la intensidad de las heladas (Protomastro, 1988). Los frutos carnosos son más abundantes en la estación húmeda (Protomastro, 1988; Caziani y Protomastro 1994), mientras que las semillas de especies herbáceas lo son a mediados de la estación seca (C. Trucco, datos no publicados).

Agentes de remoción de semillas

Para identificar a los posibles agentes de remoción muestreamos hormigas, micromamíferos y otros vertebrados. Colectamos hormigas utilizando 20 trampas de caída ubicadas al azar en cada hábitat que estuvieron activas durante 5 días. Para evitar la

evaporación del contenido y la descomposición de las hormigas utilizamos etilen-glicol al 70% (Ausden, 1999). Además, una vez finalizada la estimación de las tasas de remoción, colocamos más semillas en las estaciones de forrajeo para identificar las especies de hormigas que removían las semillas. En este caso, revisamos las estaciones de forrajeo a diferentes horas del día. En ambos casos (trampas de caída y estaciones de remoción), conservamos las hormigas en alcohol 70% para su identificación en laboratorio.

Para los micromamíferos utilizamos una red de 40 trampas Sherman por hábitat, dispuestas en 4 líneas de 10 trampas cada una, y distanciando las trampas 10 m entre sí. Las trampas estuvieron activas durante 5 días consecutivos, totalizando un esfuerzo de muestreo de 200 trampas-noche por hábitat. Cebamos las trampas con avena y pasta de maní, y las revisamos diariamente entre las 6:30 y 8:30 h.

Para el registro de aves, reptiles y grandes mamíferos recorrimos transectas de 1 km de longitud a diferentes horas del día. Luego identificamos los posibles agentes de remoción de semillas del suelo a partir del listado de las especies registradas, utilizando estudios previos u observaciones de campo.

- Análisis de datos

Utilizamos el porcentaje de semillas removidas como variable de respuesta. Aplicamos un análisis de la varianza (ANOVA) a tres-vías para analizar las variaciones entre tipos de hábitat (borde de bosque primario y borde de bosque incendiado), entre agentes (vertebrados y vertebrados + hormigas), y semillas (con y sin pericarpio), usando parcelas divididas para este último factor (Montgomery, 1997). Utilizamos la transformación inversa para satisfacer los supuestos de la prueba (Zar, 1999), y un nivel de rechazo del 5%. Las metodologías usadas para identificar los agentes de remoción no nos permitieron estimar sus abundancias relativas, excepto para los micromamíferos.

Resultados

En el borde del bosque primario la remoción media de semillas fue de 45%, y en el borde del bosque incendiado de 50% (**Fig. 1**), pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa. La remoción fue significativamente menor en los comederos expuestos sólo a los vertebrados (**Tabla 1, Fig. 1**), tal que otros agentes (hormigas; C. Trucco, obs. pers.) llegaron a remover hasta casi cuatro veces más semillas que los vertebrados (como sucedió con las semillas con pericarpio en el borde del bosque primario). Las semillas sin pericarpio (escarificadas) fueron significativamente más removidas que las intactas (**Tabla 1, Fig. 1**), pero las interacciones entre los factores hábitat, agente de remoción y escarificación no fueron significativas (**Tabla 1**).

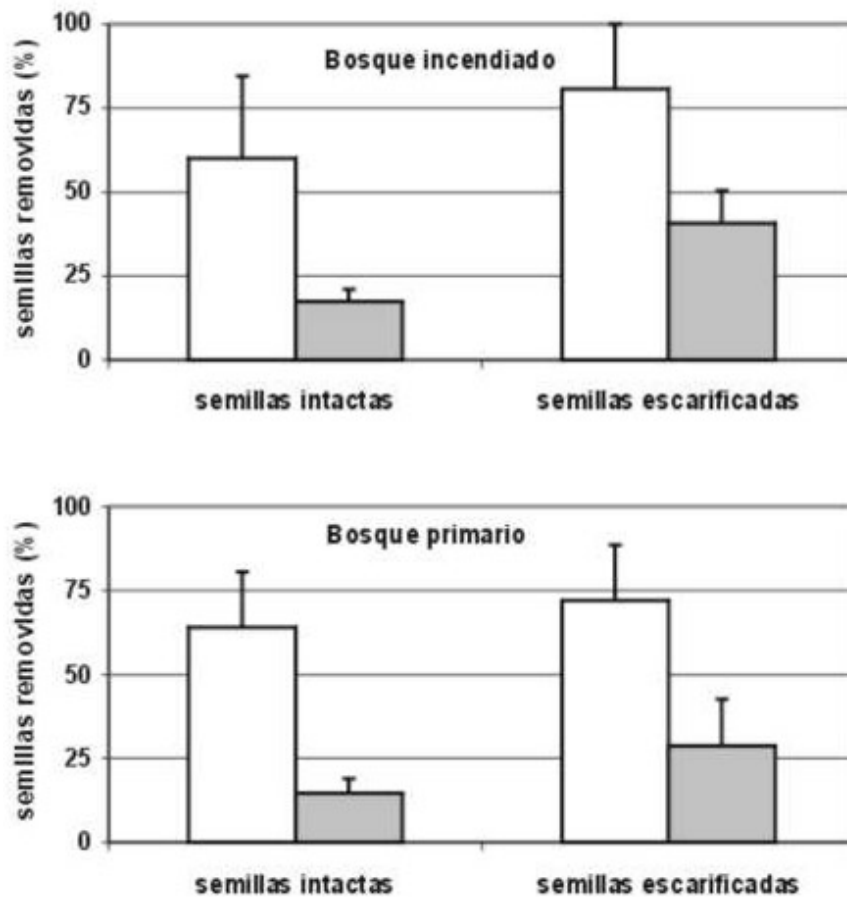


Figura 1. Porcentaje medio de semillas removidas en 10 comederos ubicados en cada uno de los ambientes en contacto en un borde inducido en el Parque Nacional Copo, bosque chaqueño semiárido. Cada comedero contenía 30 semillas de girasol intactas, y 30 escarificadas. Barras blancas: todos los agentes de remoción. Barras grises: vertebrados. Se expresan las medias y sus errores estándar.

Tabla 1. Resultados del ANOVA correspondiente al experimento de remoción de semillas de girasol. La variable de respuesta utilizada fue la proporción de semillas removidas, a la cual se aplicó una transformación inversa. Los niveles del factor Hábitat fueron: bosque primario y bosque incendiado; los niveles del factor Agentes de remoción: vertebrados y todos los agentes; y los del factor Escarificación: semillas escarificadas y semillas intactas. ns: no significativo, *: significativo a $P \leq 0,05$, **: significativo a $P \leq 0,01$.

| Fuente de variación | gl | F | P |
|-------------------------------|----|-------|----------|
| Factor Hábitat (A) | 1 | 0,032 | 0,861 ns |
| Factor Agente de remoción (B) | 1 | 8,910 | 0,009 ** |
| Interacción A x B | 1 | 0,456 | 0,509 ns |
| Factor Escarificación (C) | 1 | 6,251 | 0,024 * |
| Interacción A x C | 1 | 0,813 | 0,381 ns |
| Interacción B x C | 1 | 0,128 | 0,725 ns |
| Interacción A x B x C | 1 | 0,000 | > 0,1 ns |

Observamos hormigas de cuatro especies removiendo semillas y/o frutos, y signos de depredación por roedores, pues las semillas se encontraban partidas ya sea en la misma estación de remoción o en pequeños cúmulos a menos de 1,5 m de la misma.

Registramos cuatro especies de hormigas (tanto removiendo semillas y/o frutos como en las trampas de caída), una de tortuga, 3 de saurios, 21 especies de aves y 14 de mamíferos. Luego, en base a literatura publicada y observaciones personales, identificamos a 37 de estas especies como posibles agentes de remoción de semillas del suelo (**Tabla 2**). Entre

estas especies, las cuatro especies de hormigas, ocho de aves y dos de micromamíferos, estuvieron presentes en ambos hábitats. La riqueza de aves fue similar en ambos hábitats (18 especies), sin embargo, *Ortalis canicollis*, *Columbina picui* y *Cyanocorax chrysops* fueron encontradas exclusivamente en el borde del bosque primario, mientras que *Rhea americana*, *Columba maculosa* y *Zenaida auriculata* en el borde del bosque incendiado. Las aves de la familia Columbidae serían las únicas estrictamente granívoras. La riqueza de micromamíferos fue mayor en el borde del bosque primario (4 vs. 2 especies), sin embargo, la abundancia fue mayor en el borde del bosque incendiado (60 vs. 6 individuos). Todos los reptiles y grandes mamíferos fueron registrados en el borde del bosque primario.

Tabla 2. Especies animales registradas en el área de estudio. Para aquellas especies que podrían estar actuando como agentes de remoción de semillas del suelo se indican las fuentes bibliográficas. El resto de las especies no consumirían frutos y/o semillas del suelo. Fuentes: ¹Bilenca et al., 1992; ²Bodmer, 1991; ³Campos et al., 2001; ⁴Caziani, 1996; ⁵Caziani y Protomastro, 1994; ⁶Cruz, 1998; ⁷Farji Brener y Protomastro, 1992; ⁸González del Solar y Rau, 2004; ⁹Trucco, 2000; ¹⁰Varela, 2004; ¹¹Varela y Bucher, 2002a; ¹²Varela y Bucher, 2002b; ¹³Varela y Perera, 2003; ¹⁴Williams et al., 1993.

| Clase / Familia Especie | Nombre común | Fuente |
|---|-------------------------|----------|
| Insecta / Formicidae | | |
| <i>Acromyrmex striatus</i> (Roger, 1863) | - | 7; 9; 13 |
| <i>Acromyrmex hispidus</i> (Santschi, 1925) | - | 7; 9 |
| <i>Trachymyrmex pruinosus</i> (Emery, 1905) | - | 9 |
| <i>Pheidole spininodis</i> (Mayr, 1887) | - | 9 |
| Reptilia / Testudinidae | | |
| <i>Chelonoidis chilensis</i> (Gray, 1870) | Tortuga terrestre | 11; 10 |
| Reptilia / Teiidae | | |
| <i>Teius teyou</i> (Daudin, 1802) | Verdugo | 12 |
| <i>Tupinambis rufescens</i> (Günther, 1871) | Iguana colorada | 10; 14 |
| Reptilia / Tropiduridae | | |
| <i>Tropidurus spinulosus</i> (Cope, 1862) | Chelco | 6 |
| Aves / Rheidae | | |
| <i>Rhea americana</i> (Linnaeus, 1758) | Suri | 4 |
| Aves / Tinamidae | | |
| <i>Crypturellus tataupa</i> (Temminck, 1815) | Tataupá común | 4 |
| <i>Nothoprocta cinerascens</i> (Burmeister, 1860) | Inambú montaraz | 4 |
| <i>Nothura darwinii</i> (G. R. Gray, 1867) | Inambú pálido | 4 |
| <i>Eudromia formosa</i> (Lillo, 1905) | Martineta chaqueña | 4 |
| Aves / Cracidae | | |
| <i>Ortalis canicollis</i> (Wagler, 1830) | Charata | 5; 10 |
| Aves / Columbidae | | |
| <i>Columba picazuro</i> (Temminck, 1813) | Paloma picazuro | 4 |
| <i>Columba maculosa</i> (Temminck, 1813) | Paloma manchada | 4 |
| <i>Zenaida auriculata</i> (Des Murs, 1847) | Torcaza | 4 |
| <i>Columbina picui</i> (Temminck, 1813) | Torcacita común | 4 |
| <i>Leptotila verreauxi</i> (Salvadori, 1871) | Yerutí común | 4 |
| Aves / Picidae | | |
| <i>Colaptes campestris</i> (Malherbe, 1849) | Carpintero campestre | - |

| | | |
|--|-----------------------|-------|
| Aves / Rhinocryptidae | | |
| <i>Rhinocrypta lanceolata</i> (G. Saint-Hilaire, 832) | Gallito copetón | 4 |
| <i>Melanopareia maximiliani</i> (Hellmayr, 1907) | Gallito de collar | 4 |
| Aves / Corvidae | | |
| <i>Cyanocorax chrysops</i> (Vieillot, 1818) | Urraca común | 4 |
| Aves / Vireonidae | | |
| <i>Cyclarhis gujanensis</i> (Vieillot, 1822) | Juan Chiviro | 4 |
| Aves / Emberizidae | | |
| <i>Zonotrichia capensis</i> (Todd, 1915) | Chingolo | 4 |
| <i>Saltatricula multicolor</i> (Burmeister, 1860) | Pepitero chico | 4 |
| <i>Coryphospingus cucullatus</i> (Brodkorb, 1938) | Brasita de fuego | 4 |
| <i>Saltator aurantirostris</i> (Vieillot, 1817) | Pepitero de collar | 4 |
| <i>Cyanocompsa brissonii</i> (Lichtenstein, 1823) | Reinamora grande | 4 |
| Mammalia / Didelphidae | | |
| <i>Thylamys pusilla</i> (Desmarest, 1804) | Marmosa común | 3 |
| Mammalia / Dasypodidae | | |
| <i>Tolypeutes matacus</i> (Desmarest, 1804) | Quirquincho bola | 10 |
| Mammalia / Muridae | | |
| <i>Akodon simulator</i> (Thomas, 1897) | Ratón de vientre gris | - |
| <i>Calomys laucha</i> (Fischer, 1814) | Laucha | 1 |
| <i>Graomys griseoflavus</i> (Waterhouse, 1837) | Pericote común | 3 |
| Mammalia / Caviidae | | |
| <i>Microcavia australis</i> (Geoffroy & d'Orbigny, 1833) | Cuis chico | - |
| <i>Dolichotis salinicola</i> (Burmeister, 1876) | Conejo de los palos | 10 |
| Mammalia / Canidae | | |
| <i>Pseudalopex griseus</i> (Gray, 1837) | Zorro gris | 8 |
| Mammalia / Felidae | | |
| <i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758) | Ocelote | - |
| <i>Herpailurus yagouaroundi</i> (Lacépède, 1809) | Gato moro | - |
| <i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771) | Puma | - |
| Mammalia / Tayassuidae | | |
| <i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795) | Maján | 2 |
| <i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758) | Morito | 2; 10 |
| Mammalia / Cervidae | | |
| <i>Mazama gouazoubira</i> (Fischer, 1814) | Corzuela parda | 2; 10 |

Discusión

Remoción de semillas

El porcentaje de semillas removidas difirió respecto al observado en un estudio previo realizado en un sector de bosque primario del Parque Nacional Copo con semillas de especies nativas (Trucco, 2000). La remoción fue menor a la de semillas

de tala (*Celtis pallida* Torr., Celtidaceae, 75%) y tinta negra (*Achatocarpus praecox* Griseb., Achatocarpaceae, 70%), cuyos tamaños medios son de 3,7 y 2,9 mm respectivamente, pero mayor a la de semillas de mistol (*Ziziphus mistol* Griseb., Rhamnaceae, 4%) cuyas semillas rondan los 7,5 mm. Respecto a estudios realizados en otros ambientes semiáridos, Marone *et al.* (1998) observaron remociones semejantes (50%) a las nuestras cuando consideran a todos los agentes de remoción en el centro-oeste del Desierto del Monte de Argentina. Taraborelli *et al.* (2003) reportaron remociones por parte de roedores del 20% luego de 2 días de exposición para esta misma región. Estos autores proponen que remociones de estas magnitudes podrían tener importantes consecuencias en el destino final de las semillas, por lo que nuestros resultados instan a explorar aun más sobre las implicancias de esta interacción en el Chaco semiárido.

A pesar de las abruptas diferencias entre los hábitats en contacto, nuestros resultados muestran que el porcentaje de semillas removidas fue similar en ambos sitios. Esto podría deberse a que la remoción a un lado y otro del borde es producto de la actividad de los mismos agentes que se mueven de un hábitat a otro en busca de alimento o refugio, utilizando ambos lados del borde como un solo ambiente y constituyendo un ensamble de agentes de borde que podría diferir del ensamble típico de los ambientes en contacto (Baldissera y Ganade, 2005; López de Casenave *et al.*, 1998a). De este modo, el borde se comportaría como un hábitat diferente a los adyacentes, siendo así un ejemplo de lo que Lidicker (1999) denomina efecto de ecotono. Sin embargo, la percepción de un borde por un artrópodo variará mucho de la de un mamífero o un ave (Feinsinger, 2003), tanto por la escala espacial en que se mueven, como por sus hábitos y patrones de forrajeo. Incluso Lidicker y Peterson (1999) postulan que la percepción del borde puede variar entre individuos de diferente sexo o edad dentro de una misma especie.

Nuestros resultados son consistentes con los de otros estudios que indican la importancia de las hormigas en la remoción de semillas respecto a otros agentes de remoción en diferentes ambientes áridos del hemisferio sur (Marone *et al.*, 2000; Trucco, 2000) o que destacan el significativo efecto que las hormigas podrían tener sobre el banco de semillas (Pirk y López de Casenave, 2006; Varela y Perera, 2003). No obstante, evidencia reciente muestra mayor remoción de semillas de algunas especies por parte de las aves (Kelt *et al.*, 2004; Muñoz y Cavieres, 2006), así como cambios estacionales en las importancias relativas de los diferentes agentes (Kelt *et al.*, 2004; López de Casenave *et al.*, 1998b). Esto reafirma la necesidad de continuar estudiando esta interacción a diferentes escalas temporales y espaciales que permitan comprenderla a escala local, pero también en busca de patrones generales más allá de las particularidades propias de cada estudio (Marone *et al.*, 2000; Muñoz y Cavieres, 2006).

A pesar de no haberse descrito para el Chaco semiárido dispersión primaria por hormigas, la remoción de semillas por estos agentes parece resultar en parte en dispersión secundaria, evidente en las altas densidades de plántulas de especies leñosas observadas en las pilas de rechazo (C. Trucco, obs. pers.). Estudios previos indican que las hormigas cortadoras de hojas (Myrmicinae: Attini) remueven semillas y frutos del suelo (Fargi Brener y Protomastro, 1992; Kaspari, 1996). Recientemente, Varela y Perera (2003) han encontrado que *Acromyrmex striatus* actúa como un legítimo dispersor de semillas de *Schinus molle*, un arbusto abundante del bosque chaqueño árido. Esta dispersión mediada por hormigas tendría dos vías posibles: la acumulación en las pilas de rechazo y la pérdida de semillas a lo largo del camino de forrajeo durante su transporte al nido (Retana *et al.*, 2004; C. Trucco, datos no public.).

Nuestros resultados sugieren que la remoción por vertebrados se debería principalmente a los roedores. Las semillas partidas y los restos de pericarpios en las estaciones de forrajeo expuestas a todos los agentes de remoción fueron frecuentes. Estas observaciones son consistentes con las de los restos dejados por roedores mantenidos en cautiverio, y difirieron de los de reptiles y aves, quienes consumieron las semillas completas (en ambos casos) o dejaron fragmentos muy pequeños (aves) (C. Trucco, datos no public.). Capturamos 10 veces más micromamíferos en el borde del bosque incendiado que en el borde del bosque primario. Esto es consistente con otro estudio que reporta mayores capturas de micromamíferos en pastizales del Chaco seco que en el bosque adyacente (Chani *et al.*, 1998). Aún diferentes abundancias de agentes de remoción a uno y otro lado del borde podrían resultar en una similar remoción de semillas. Aunque no cuantificamos la oferta de semillas en este estudio, podemos suponer que si la oferta de semillas nativas de gramíneas en el borde del bosque incendiado fuese abundante, los comederos serían menos atractivos en este ambiente que en el borde del bosque primario adyacente, y en definitiva, la probabilidad de que una semilla sea removida es menor, a pesar de la mayor abundancia de agentes de remoción.

Aunque en nuestro caso solo hemos observado signos de manipulación de las semillas atribuibles a roedores, existen evidencias de que otros vertebrados también participan de su remoción (**Tabla 2**). Gran parte de ellos solo fueron observados en el borde del bosque primario, no obstante asumimos que usan ambos hábitats indistintamente. En el caso de los reptiles, observaciones no sistemáticas en el área de estudio así lo indican, mientras que en el caso de los grandes mamíferos un estudio realizado en el Parque Nacional Copo indicaría que se mueven en ambos ambientes por igual (Caziani *et al.*, 2003).

Tanto los vertebrados como los insectos muestran una tendencia hacia una mayor remoción de las semillas escarificadas, más pronunciada en el caso de los vertebrados (**Fig. 1**). En los vertebrados esta preferencia podría deberse al mayor esfuerzo de manipuleo por semilla que implica la remoción del pericarpio (Hulme, 1993), para los insectos la explicación podría encontrarse en el tamaño del propágulo (Trucco, 2000).

Consideraciones metodológicas

No es frecuente cuestionarse la metodología de manera explícita, siendo que en ocasiones los resultados podrían ser un artefacto de ella e lugar de reflejar lo que nos interesa medir o cuantificar. Las estaciones de forrajeo usadas podrían afectar diferencialmente el comportamiento de agentes tan diversos como insectos y vertebrados. Aunque creemos que esto es poco probable, sería interesante analizar esta posibilidad en futuros estudios, más aun teniendo en cuenta que el uso de esta metodología es bastante frecuente (Kelt *et al.*, 2004; Kerley, 1991; López de Casenave *et al.*, 1998b; Muñoz y Cavieres, 2006). Hemos realizado ensayos colocando las semillas sobre el suelo pero el recuento de semillas fue casi imposible.

También es probable que el tiempo de detección de las semillas difiera entre taxa, siendo necesario evaluar la remoción por períodos más largos en futuros estudios. Así, un período de exposición de tres días podría ser demasiado corto para aves y/o roedores, no así para las hormigas, debido a las diferencias en sus respectivos comportamientos de búsqueda de alimento. Asimismo, cabe preguntarse si es suficiente con llevar a cabo el estudio en una sola ocasión, pues es muy probable, sino seguro, que encontremos diferencias cuando lo replicamos temporalmente. Hemos realizado este trabajo en un año bastante atípico, en el que la estación seca se extendió, y esto puede haber llevado a que el ensamble de agentes dispersores haya diferido respecto al de los mismos meses en otros años.

Hemos utilizado estaciones de remoción accesibles a todos los agentes y otras en las que excluimos a los hormigas utilizando Tanglefoot. Estudios similares suelen incluir estaciones que excluyen a los vertebrados pero permitiendo el acceso de las hormigas, generalmente a partir del uso de una jaula de alambre tejido de malla fina (Kelt *et al.*, 2004; Muñoz y Cavieres, 2006; Orrock *et al.*, 2006; Trucco, 2000). Esto lleva a la obtención de una estimación de la remoción por hormigas y vertebrados por separado, y a la posibilidad de utilizar las estaciones disponibles a todos los agentes como controles. De este modo, es posible valorar la efectividad del Tanglefoot, que podría no ser tan impermeable al paso de las hormigas o actuar desalentando o atrayendo a ciertos vertebrados. En este sentido, el Tanglefoot ha mostrado ser efectivo evitando el ingreso de las hormigas y otros insectos caminadores (Muñoz y Cavieres, 2006), pero no hemos encontrado estudios que avalen su neutralidad ante los roedores, saurios y aves.

La cantidad de semillas a ofertar en las estaciones de remoción es otro aspecto metodológico a tener en cuenta. La disponibilidad de semillas en el entorno cercano a las estaciones de remoción durante el período en que se realiza un estudio de este tipo podría verse reflejada en los resultados. Probablemente se reporten bajas tasas de remoción y se concluya que la granivoría no es tan importante como se esperaba, siendo que en realidad la oferta era tan baja respecto a la del medio, que el proceso de remoción se está llevando a cabo, pero fuera de las estaciones diseñadas para su medición. Este punto generalmente no es discutido y es sumamente importante considerarlo, particularmente cuando se realizan estudios comparativos. En todos los casos, la comparación se fundamenta en la suposición de que lo que estamos comparando difiere entre sí. De este modo, porqué no pensar que incluso la oferta de semillas puede ser diferentes entre los hábitats a comparar. De ser así, estaciones de remoción con igual número de semillas en los diferentes hábitats podría llevarnos a interpretaciones erróneas si es que no tenemos en cuenta que esta posibilidad está presente.

El uso de semillas de especies nativas es mucho más válido a la hora de analizar cualquier interacción (Crawley, 1992). Sin embargo, las semillas de especies comerciales no nativas son útiles cuando se pretende analizar los niveles de remoción a lo largo del año, independientemente de la palatabilidad o la oferta de semillas y comparar con estudios de remoción realizados en otros ambientes (Kerley, 1991). Así, el uso de semillas no nativas para el estudio de su remoción por fauna nativa permitiría evaluar patrones estacionales en la región chaqueña y realizar estudios comparativos a escala regional.

El análisis de un solo borde y de una sola distancia al borde limita el alcance de nuestras conclusiones, sin embargo consideramos que la aproximación metodológica resultó adecuada. La importante actividad de remoción de semillas, en particular por hormigas, probables agentes de dispersión secundaria de varias especies chaqueñas, alienta la profundización de estudios en esta dirección.

Agradecimientos

Este estudio se realizó gracias al subsidio otorgado a S. Caziani por el Proyecto 752 del Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta. Andrés Tálamo y Enrique Derlindati colaboraron con el trabajo de campo. Gustavo Moises, Enrique Turano, Reina y Castillo nos facilitaron el acceso al sitio de estudio. Agradecemos también a Hugo Almaraz (Dirección de Bosques de la Provincia de Santiago del Estero) por la información relativa al incendio forestal. La lectura crítica de Peter Feinsinger, Andrés Tálamo y dos revisores anónimos ayudaron a mejorar el manuscrito.

Referencias

- Adámoli, J., Sennhauser, E., Acero, J. y Rescia, A. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of . *Journal of Biogeography* 17: 491-500.
- Ausden, M. 1999. Invertebrates. En *Ecological Census Techniques. A handbook*. (ed. Sutherland, W.J.), pp. 139-177, Cambridge University Press.
- Baldissera, R. y Ganade, G. 2005. Predação de sementes ao longo de uma borda de Floresta Ombrófila Mista e pastagem. *Acta Botanica Brasilica* 19: 161-165.
- Beier, P., Drielen, M.V. y Kankam, B.O. 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology* 16: 1097-1111.
- Bilenca, D., Kravetz, F.O., y Zuleta, G. 1992. Food habits of Akodon azarae and Calomys laucha (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central . *Mammalia* 56: 371-383.
- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Bravo, S., Kunst, C., Giménez, A. y Moglia, G. 2001. Fire regime of an *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, . *International Journal of Wildland Fire* 10: 65-72.
- Campos, C., Ojeda, R., Monge, S. y Dacar, M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, . *Austral Ecology* 26: 142-149.
- Cardoso da Silva, J.M., Uhl, C. y Murray, G. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Caziani, S. 1996. *Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 203 p.
- Caziani, S. y Protomastro, J.J. 1994. Diet of the Chaco Chachalaca (Ortalis canicollis, Cracidae). *The Wilson Bulletin* 106: 640-648.
- Caziani, S., Trucco, C., Perovic, P., Tálamo, A., Derlindati, E., Adámoli, J., Lobo, F., Fabrezi, M. y Quiroga, V. 2003 *Línea de Base y Programa de Monitoreo de Biodiversidad del Parque Nacional Copo*. Informe Final. APN/GEF/BIRF, Argentina. 238 p.
- Chani, J.M., Bucher, E.H., Brandán, Z., Echevarría, A.L., Lucero, M.M. y Marigliano, N.L. 1998. Uso del hábitat por los micromamíferos en la zona del campo experimental Los Colorados (Salta, Argentina). *Acta Zoologica Lilloana* 44: 355-358.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (ed. Fenner, M.), pp. 157-191, C.A.B. International. Missouri Botanical Garden Library, .
- Cruz, F.B. 1998. Natural history of Tropidurus spinulosus (Squamata: Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Journal* 8: 107-110.
- Dale, S., Mork, K., Solvang, R. y Plumtre A.J. 2000. Edge effects on the understory bird community in a logged forest in . *Conservation Biology* 14: 265-276.
- Farji Brener, A.G. y Protomastro, J.J. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, Acromyrmex) en un bosque subtropical seco. *Ecotrópicos* 5: 32-43.
- Feinsinger, P. 2003. *Diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad*. Editorial FAN - Bolivia, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 242 p.
- González del Solar, R. y Rau, J. 2004. Chilla - *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837). En *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. (eds. Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. y MacDonald, D.W.), pp. 56-63,

IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzezrland and Cambridge .

Hulme, P.E. 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symposia Zoological Society of London* 65: 269-287.

Jones, F.A., Peterson, Ch.J. y Haines, B.L. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica* 35: 219-225.

Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.

Kelt, D.A., Meserve, P.L. y Gutiérrez, J.R. 2004. Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid , and comparison with other systems. *Journal of Biogeography* 31: 931-942.

Kerley, G.I.H. 1991. Seed removal by rodents, birds, and ants in the semi-arid Karoo, . *Journal of Arid Environmental* 20: 63-69.

Lidicker, W.Z.J. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.

Lidicker, W.Z.J. y Peterson, J.A. 1999. Responses of small mammals to habitat edges. En *Landscape Ecology of Small Mammals*. (eds. Barrett, G.W. y Peles, J.D.), pp. 211-227, Springer-Verlag, Berlin, .

López de Casenave, J., Pelotto, J.P., Caziani, S.M., Mermoz, M. y Protomastro, J.J. 1998a. Responses of avian assemblages to a natural edges in a chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk* 115: 425-435.

López de Casenave, J., Cueto, V.R. y Marone, L. 1998b. Granivory in the Monte desert, Argetina: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 197-204.

Marone, L., López de Casenave, J. y Cueto, V.R. 2000. Granivory in Southern South American Deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132.

Marone, L. Rossi, B.E. y López de Casenave, J. 1998. Granivore impact on soil seed reserves in the central Monte desert, . *Functional Ecology* 12: 640-645.

McCormick, J.T. y Meiners, S.J. 2000. Season and distance from forest - old field edge affect seed predation by white-footed mice. *Northeastern Naturalist* 7: 7-16.

Medina, E. y Silva, J. 1990. Savannas of northern South America : a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.

Montgomery, D.C. 1997. *Design and analysis of experiments*. Fourth Edition. John Wiley & Sons, Inc. USA.704 p.

Morello, J. y Adámoli, J. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda Parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. *INTA Serie Fitogeográfica* 13.

Muñoz, A.A. y Cavieres, L.A. 2006. A multi-species assessment of post-dispersal seed predation in the central Chilean Andes. *Annals of Botany* 98: 193-201.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

Orrock, J.L., Levey, D.J., Danielson, B.J. y Damschen, E.I. 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology* 94: 838-845.

Prohaska, F. 1959. El polo de calor de América del Sur. *IDIA* 141: 27-30.

Protomastro, J.J. 1988. *Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de quebracho colorado, blanco, y mistol*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 124 p.

Restrepo, C., Gómez, N. y Heredia, S. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a

neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668-685.

Restrepo, C. y Vargas, A. 1999. Seeds and seedlings of two Neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419-426.

Retana, J., Picó, F.X. y Rodrigo, A. 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377-385.

Tálamo, A. y Caziani, S.M. 2003. Woody plants variation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184: 79-92.

Taraborelli, P.A., Dacar, M. y Giannoni, S.M. 2003. Effect of plant cover on seed removal by rodents in the Monte Desert (Mendoza, Argentina). *Austral Ecology* 28: 651-657.

Trucco, C.E. 2000. *Depredación y dispersión secundaria de semillas diseminadas por aves en el bosque chaqueño semiárido*. Tesis Profesional, Facultad Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Argentina.

Varela, R.O. 2004. *Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco salteño, Argentina*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 170 p.

Varela, R.O. y Bucher, E.H. 2002a. Seed dispersal by Chelonoidis chilinsise in the Chaco dry woodland of Argentina. *Journal of Herpetology* 36: 137-140.

Varela, R.O. y Bucher, E.H. 2002b. The lizard *Teius teyou* (Squamata: Teiidae) as a legitimate seed disperser in the dry Chaco forest of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 115-117.

Varela, R.O. y Perera, T.C. 2003. Dispersal of *Schinus fasciculatus* seeds by the leaf-cutting ant Acromyrmex striatus in a shrubland of the dry Chaco. *Journal of Tropical Ecology* 19: 91-94.

Williams, J.D., Donadio, O.E. y Ré, I. 1993. Notas relativas a la dieta de Tupinambis rufescens (Reptilia: Sauria) del noroeste argentino. *Neotrópica* 39: 45-51.

Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth Edition. Prentice-Hall, Inc. Eds., New Jersey. 715 p.

Zerda, H.R. y Akça, A. 2000. Mapping and analysis of vegetation changes following forest fires in Chaco. *IUFRO News en español* 9: 3-5.