

Efecto del tamaño y la forma de la unidad de muestreo sobre la estimación de la riqueza de hormigas acarreadoras de semillas en el desierto del Monte, Argentina

MARÍA DEL MAR BEAUMONT FANTOZZI^{1, ✉}, JAVIER LOPEZ DE CASENAVE¹, FERNANDO MILESI¹, SILVIA CLAVER² Y VÍCTOR R. CUETO¹

¹ Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

² Laboratorio de Entomología, IADIZA-CONICET. C.C. 507, (5500) Mendoza. Argentina.

RESUMEN. El tamaño de la unidad de muestreo y el esfuerzo de muestreo son cruciales para obtener estimaciones confiables de la riqueza de especies de una comunidad. El propósito de este trabajo fue determinar el tamaño y la forma de la unidad muestral más adecuados para estimar la riqueza de hormigas acarreadoras de semillas en dos ambientes representativos del Monte central, por medio de dos aproximaciones de aplicación sencilla. El tamaño mínimo de la unidad muestral fue evaluado mediante un gráfico de riqueza observada en función del tamaño de grilla, para todas las subgrillas posibles obtenidas a través de un procedimiento de submuestreo. La riqueza total (asíntota) fue estimada sobre ese gráfico y por extrapolación por medio del ajuste a modelos matemáticos. El tamaño de unidad muestral necesaria para relevar 85% de las especies de hormigas fue 25% en el área pastoreada y >75% en los algarrobales sin perturbación, respecto al más utilizado en los relevamientos de la riqueza de estos organismos en ambientes áridos y semiáridos (2000 m²). De esta manera, la estructura del hábitat parece tener una influencia sobre la capacidad de estimar la riqueza usando distinto esfuerzo de muestreo. La forma de la grilla (de más alargadas a más cuadradas) parece no influir en la estimación de la riqueza de hormigas, a igual área de muestreo. El uso complementario de los gráficos de riqueza observada y de riqueza ajustada a modelos asíntóticos resultó conveniente para decidir acerca del esfuerzo de muestreo más adecuado para estimar la riqueza de hormigas en diferentes ambientes del desierto del Monte.

[Palabras clave: : tamaño de unidad muestral, submuestreo, modelos asíntóticos, biodiversidad]

ABSTRACT. *Effect of size and shape of the sampling unit on the estimation of seed-carrying ants' species richness in the Monte desert, Argentina:* Species richness is one of the fundamental components for the structure and function of a community. The number of species recorded in a richness assessment depends not only on the characteristics of the focal community but on the size of the sampling area and on sampling effort. The goal of the present study was to establish the optimal size and shape of the sampling unit required to obtain a reliable estimation of the species richness of seed-carrying ants in the central Monte desert, using two simple methods. Ants in two different habitats within the Man and the Biosphere Reserve of Ñacuñán, Mendoza, Argentina, were sampled with 5 m-apart seed baits arranged in three 8x10 grids (2000 m²). After an iterative subsampling protocol, ant species richness was calculated for all possible subgrids of

✉ Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, (C1428EHA) Ciudad de Buenos Aires. Argentina.
mbeaumont@ege.fcen.uba.ar

Recibido: 22 de enero de 2010; Fin de arbitraje: 28 de marzo de 2010; Revisión recibida: 23 de septiembre de 2010; Aceptado: 26 de octubre de 2010

different size (1-80 baits) and shape (from square to elongated), keeping the relative spatial position of the baits. The minimum sampling effort required was evaluated in a graph of mean observed richness in each sub-grid type against sub-grid size (sampling effort). Total species richness in the community (asymptote estimation) was assessed graphically and by fitting three asymptotic models of richness increasing with sampling effort. Different minimum sample sizes were necessary to account for 85% of total ant species richness in grazed and ungrazed landscapes in the Monte desert: 25% of the original sample size (the usual size to estimate the richness of granivorous ants in arid-semiarid areas) would be enough in grazed areas, and >75% in the ungrazed "algarrobal". Therefore, habitat structure appears to influence the relationship between richness estimation and sampling effort. There were no detectable differences among sub-grid shapes: for a given sampling area, thin rectangular grids seem to detect a similar number of ant species than square ones. The complementary use of graphics and asymptotic models showed to be convenient to detect the optimal sampling effort to estimate ant species richness in different habitats of the Monte desert.

[Keywords: sample size, sampling effort, sub-sampling, asymptotic models, biodiversity]

INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies es un componente importante de la estructura y el funcionamiento de una comunidad, aunque su estimación no siempre resulta sencilla (Gotelli & Colwell 2001). Los valores de riqueza suelen ser obtenidos a partir de muestreos, pero la estimación obtenida a través de un muestreo depende del tipo de estimador utilizado dado que cada estimador responde a diferentes supuestos teóricos y puede tener distintas restricciones prácticas (e.g., Brose et al. 2003; Melo et al. 2003; Rosenzweig et al. 2003). Como la riqueza de especies observada aumenta a medida que el área relevada es mayor (Rosenzweig 1995), la elección del tamaño de la unidad de muestreo, junto con el esfuerzo de muestreo, resultan cruciales para la obtención de datos representativos. Además, el tamaño más adecuado de la unidad de muestreo depende de la escala del estudio (Chust et al. 2004; Cueto 2006; Lopez de Casenave et al. 2007; Soberón et al. 2007) y de la biología de los organismos involucrados (Moreno & Halfpfer 2001).

La riqueza de especies de hormigas acarreadoras de semillas ha sido estimada en repetidas oportunidades en ambientes áridos y semiáridos (y, en particular, en el desierto del Monte) por medio de un mismo protocolo de muestreo (e.g., Morton & Davidson 1988; Medel & Vásquez 1994; Medel 1995) que

consiste en el registro de la presencia de hormigas acarreadoras en un determinado número de estaciones de alimentación dispuestas en una grilla. En términos de eficiencia, es relevante conocer si se puede obtener una medida representativa de la totalidad del ensamble con un esfuerzo de muestreo menor (i.e., con una menor cantidad de estaciones de alimentación). Enfrentados a restricciones logísticas o económicas, el uso de menos estaciones de alimentación (i.e., de grillas más pequeñas) permitiría relevar un mayor número de sitios invirtiendo el mismo esfuerzo total. Un diseño experimental con mayor número de verdaderas repeticiones (sitios), resulta muy ventajoso sobre un diseño con un número escaso de sitios muestreados con una grilla de mayor tamaño (Hairston 1989).

Por lo general, los estudios de diversidad de hormigas involucran un diseño con muestreos en transectas (unidades de muestreo con una disposición alargada o lineal; Coelho & Ribeiro 2006) o en grillas de forma rectangular o cuadrada (Sanders et al. 2007). Dos unidades de muestreo equivalentes en cuanto al esfuerzo pero con diferente forma podrían producir distintas estimaciones (Parmenter et al. 2003). La disposición espacial de las colonias de hormigas varía con la heterogeneidad ambiental y con la composición de especies de la comunidad (Vasconcelos et al. 2008). En ocasiones, algunas especies dominan

el ensamble y excluyen a otras del espacio adyacente a sus colonias, lo que podría tener consecuencias para el muestreo: una transecta alargada de 100 estaciones de alimentación podría tener una mayor probabilidad de detectar más especies con respecto a una grilla de 10x10 estaciones. De esta manera, el diseño de muestreo más apropiado para estimar la riqueza de hormigas podría depender no sólo del tamaño de la grilla sino también de su forma.

El objetivo general de este trabajo es estudiar el efecto del tamaño y la forma de la unidad de muestreo sobre la estimación de la riqueza de especies de hormigas que acarrean semillas en la porción central del desierto del Monte. Los objetivos específicos son: (1) determinar el esfuerzo de muestreo más adecuado para registrar la mayor parte de la riqueza, (2) comparar dos aproximaciones metodológicas para definir el tamaño más apropiado de la unidad muestral, y (3) evaluar el efecto de la forma de la unidad de muestreo sobre las estimaciones de riqueza.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo y submuestreo

Los muestreos fueron realizados en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (34°03' S, 67°54' O), ubicada en la porción central del desierto del Monte (Pcia. de Mendoza, Argentina). El ambiente predominante de la reserva es el algarrobal, un bosque abierto de algarrobos (*Prosopis flexuosa*) inmerso en una matriz arbustiva formada principalmente por jarilla (*Larrea divaricata*), con un estrato herbáceo compuesto en su mayoría por gramíneas perennes. Un sector reducido de la reserva (300 ha) está sometido a pastoreo por caballos, con una carga ganadera baja (10-12 equivalentes vaca). La cobertura de gramíneas y arbustos bajos es menor en este sector con respecto al algarrobal, y la superficie de suelo desnudo es mayor (Milesi et al. 2002).

La riqueza de hormigas acarreadoras de semillas fue evaluada en diciembre de 1995 y de 1999 utilizando el protocolo de Morton

& Davidson (1988), que consiste en una grilla de 8x10 estaciones de alimentación (cajas de Petri de 10 cm de diámetro en las que se ofrecen semillas de *Setaria italica*) separadas por 5 m. Dos grillas fueron dispuestas en el algarrobal (sitios A y B) y una tercera en el área pastoreada de la reserva (sitio C). Cada estación de alimentación fue inspeccionada tres veces por día (a las 8:00, 10:00 y 22:00 h), y se registró durante 60 s las especies de hormigas que cargaban o intentaban cargar semillas.

En un protocolo como el descrito, el tamaño de grilla es una medida del esfuerzo de muestreo, que puede describirse por la cantidad de estaciones de alimentación o por el área abarcada. Para estimar la riqueza que se habría detectado con tamaños de grilla menores a la de 8x10 estaciones se siguió un procedimiento de submuestreo que consistió en calcular la riqueza de especies para todas las subgrillas de cada uno de los tamaños posibles a partir de la información de las especies registradas en cada estación de alimentación (Figura 1). El número de subgrillas de cada tamaño, al respetar la ubicación espacial de las estaciones de alimentación, está dado por el número de ubicaciones diferentes posibles dentro de los límites de la grilla completa, desde $n=80$ subgrillas de 1x1 estaciones de alimentación (25 m²) hasta $n=1$ grilla de 8x10 (2000 m²). Para cada tamaño de subgrilla se calculó el valor promedio de riqueza a partir de todos los valores obtenidos mediante el submuestreo.

Efecto del tamaño de la grilla

No existen criterios objetivos para decidir cuándo un muestreo es suficientemente completo, y a menudo se establecen límites arbitrarios (e.g., 70% del valor máximo o total estimado) (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). Con el propósito de obtener una estimación conservativa se estableció como umbral el 85% de la riqueza de hormigas observada en la grilla completa, que se consideró como la riqueza total de hormigas en el sitio. El tamaño de la unidad muestral que permite detectar ese porcentaje de la riqueza total

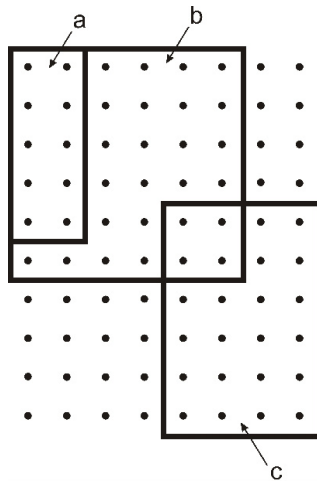


Figura 1. Esquema de la unidad de muestreo utilizada. Cada punto representa una de las 80 estaciones de alimentación de la grilla completa. En este esquema solo se representan tres subgrillas (a, b y c) de todas las posibles para el submuestreo (ver texto). La subgrilla "a" tiene un tamaño de 2x5 (250 m²), la "b" de 6x6 (900 m²) y la "c" de 4x6 (600 m²). En el análisis del efecto de la forma de la grilla, la subgrilla "a" es considerada "alargada", mientras que las subgrillas "b" y "c" son consideradas "cuadradas".

Figure 1. Diagram of the sampling unit. Each point represents one of the 80 ant baits of a complete sampling grid. In this diagram just three sub-grids are shown (a, b and c) out of all possible sub-grids used in the subsampling (see text). Sub-grid "a" has a 2x5 size (250 m²), sub-grid "b" has a 6x6 size (900 m²) and "c" has a 4x6 (600 m²). Sub-grid "a" is considered "elongated", whereas "b" and "c" are "square" sub-grids for the analysis of the effect of sampling unit shape.

puede obtenerse a partir de un gráfico de riqueza de especies en función del esfuerzo de muestreo (i.e., tamaño de la subgrilla). Este procedimiento es apropiado si la curva alcanza un valor asintótico de riqueza antes del esfuerzo máximo realizado. Si no es así, es probable que el esfuerzo de muestreo total no haya sido suficiente para relevar a todas las especies presentes y, en ese caso, debe recurrirse a técnicas de extrapolación que permiten, bajo ciertos supuestos, estimar el esfuerzo de muestreo necesario para completar el registro de las especies.

Una de las técnicas de extrapolación disponibles se basa en el ajuste de los datos a funciones matemáticas que representan modelos del incremento de la riqueza con el esfuerzo de muestreo (e.g., Soberón & Llorente 1993; Moreno & Halfpeter 2001; Jiménez-Valverde & Hortal 2003; Melo et al. 2003; Rosenzweig et al. 2003). Así pueden obtenerse valores esperados de riqueza para tamaños muestrales fuera del rango observado y, en consecuencia, conocer el esfuerzo de muestreo necesario para detectar un determinado porcentaje de la riqueza total estimada. En este trabajo se evaluó el ajuste de los valores promedio de riqueza estimados para las subgrillas de diferente tamaño a los tres modelos presentados en Soberón & Llorente (1993): (1) dependencia lineal, (2) Clench y (3) logarítmico-asintótico.

El modelo de dependencia lineal está descrito por la ecuación

$$S(t) = a / b * (1 - e^{-bt})$$

y el modelo de Clench por la ecuación

$$S(t) = a * t / (1 + b*t)$$

En ambos casos,

S = riqueza de especies,

a y b = constantes empíricas

t = esfuerzo de muestreo (tamaño de la subgrilla)

El valor de «a» es una medida de la facilidad con la que las especies nuevas son encontradas al comienzo del muestreo y «b» es un parámetro relacionado con la forma de la curva (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). El valor de la asíntota en estos modelos (a/b) es una estimación del valor de riqueza total.

El modelo logarítmico-asintótico está descrito por la ecuación

$$S(t) = 1 / z * \ln[a / c - (a - c) * e^{-(c*z*t/c)}]$$

Este modelo posee tres constantes (a, c y z), lo cual supone una mayor precisión en el ajuste (Soberón & Llorente 1993). El valor de la asíntota se calcula como (1/z)*ln(a/c).

Los valores de las constantes de cada modelo fueron calculados por análisis de regresión no lineal (por medio del algoritmo de Quasi-Newton) a partir de los datos de riqueza promediada para cada tamaño de subgrilla dentro del rango estimado (25-2000 m²). El grado de ajuste de los datos a cada modelo se estableció utilizando el coeficiente de determinación (R^2). Se estimó el esfuerzo necesario para registrar 85% de la riqueza total de especies (a través de la extrapolación gráfica y analítica de los modelos), para poder compararlo con los resultados del procedimiento no extrapolativo descripto más arriba.

Efecto de la forma de la grilla

Para evaluar si la forma de la grilla afecta la relación entre la riqueza estimada y el esfuerzo de muestreo se compararon los valores de riqueza obtenidos con subgrillas "cuadradas" (cantidad de estaciones del lado mayor de la grilla / cantidad de estaciones del lado menor <2) y "alargadas" (cociente ≥ 2). Se graficaron los valores de riqueza registrados con ambos tipos de subgrilla en función del esfuerzo de muestreo (tamaño de la subgrilla) expresado logarítmicamente para obtener una relación lineal, y se evaluó estadísticamente la diferencia entre ambas pendientes (Zar 1996).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La riqueza total observada de especies de hormigas acarreadoras de semillas fue similar en los tres sitios estudiados en Ñacuñán: 13, 16 y 12 especies en A, B y C, respectivamente (Figura 2; Tabla 1). Si bien el número de especies relevado puede parecer bajo, estudios recientes a escala regional (otros 20 sitios de muestreo en Ñacuñán) (Beaumont Fantozzi et al., datos no publicados) muestran que los valores de riqueza observados en los tres sitios son representativos de los ensambles de hormigas acarreadoras de semillas del área de estudio. Además, estos valores de riqueza son mayores que los documentados en estudios previos para otras zonas áridas de América

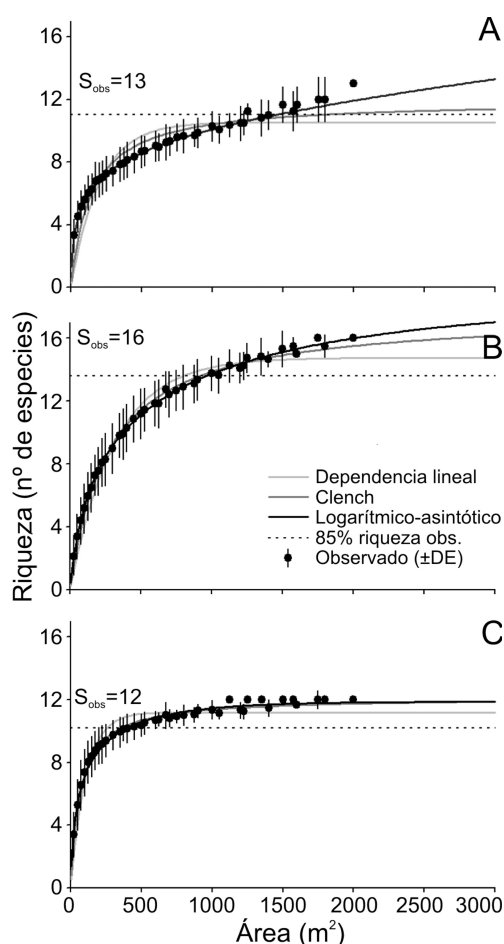


Figura 2. Riqueza promedio (\pm DE) de especies de hormigas acarreadoras de semillas en función del área de la unidad muestral obtenida por submuestreo en los tres sitios (A, B y C) estudiados en la Reserva de Ñacuñán, Pcia. de Mendoza. Las líneas llenas corresponden al ajuste de los datos a tres modelos asintóticos (de dependencia lineal, Clench y logarítmico-asintótico). La línea discontinua indica 85% de la riqueza total observada en el sitio (S_{obs}).

Figure 2. Mean species richness (\pm SD) of seed-carrying ants against sampling area, obtained by a subsampling procedure, in the three sites (A, B and C) studied in the Ñacuñán Reserve, Mendoza. Complete lines show the three asymptotic models (logarithmic asymptotic, Clench, and lineal dependence) fitted; the dotted line indicates 85% of total observed richness in each site (S_{obs}).

del Sur y de otros continentes (Marone et al. 2000; Beaumont Fantozzi et al., datos no publicados).

Tabla 1. Tamaño de unidad muestral necesario para registrar al menos 85% de la riqueza de especies de hormigas acarreadoras de semillas en los tres sitios (A, B y C) estudiados en la Reserva de Ñacuñán, Pcia. de Mendoza, a partir del submuestreo de datos y por extrapolación usando tres modelos asintóticos (de dependencia lineal, Clench y logarítmico-asintótico). Se muestran los parámetros de las ecuaciones de los modelos, el ajuste (R^2), la riqueza total observada (S_{obs}) y el valor asintótico de riqueza (i.e., el valor máximo de especies obtenido por extrapolación).

Table 1. Sampling unit size needed to record at least 85% of total species richness of seed-carrying ants in the three sites (A, B and C) studied at Ñacuñán Reserve, Mendoza, according to the subsampling procedure and the extrapolation from three asymptotic models (logarithmic asymptotic, Clench, and lineal dependence). Fitted parameters for the model equations (a, b, c and z) and coefficient of determination (R^2), total species richness observed in each site (S_{obs}), and the maximum number of species estimated by extrapolation (asymptote) are shown.

	a	b	c	z	R^2	Asíntota	85%	Tamaño (m ²)
Sitio A ($S_{obs}=13$)								
Submuestreo							11.1	1400
Dependencia lineal	0.06	0.006			0.88	10	8.6	760
Clench	0.09	0.007			0.95	12	9.8	335
Logarítmico-asintótico	0.48		-0.002	0.6	0.99	sd	sd	1400 ¹
Sitio B ($S_{obs}=16$)								
Submuestreo							13.6	1000
Dependencia lineal	0.05	0.003			0.98	15	12.9	585
Clench	0.07	0.004			0.99	18	15.6	1595
Logarítmico-asintótico	0.10		0.002	0.2	0.99	22	18.6	>2500
Sitio C ($S_{obs}=12$)								
Submuestreo							10.2	500
Dependencia lineal	0.11	0.010			0.94	11	9.3	195
Clench	0.18	0.015			0.99	12	10.2	375
Logarítmico-asintótico	0.39		0.006	0.4	0.99	12	9.9	320

sd: Sin datos.

¹ Obtenido gráficamente a partir de la curva de riqueza (ver texto).

Los valores de riqueza del sitio C alcanzaron una asíntota marcada y resultó sencillo estimar el tamaño de grilla con el cual se detectaría 85% de la riqueza total: ~500 m² (Figura 2). Aunque los valores de riqueza total en los sitios A y C fueron prácticamente iguales (Figura 2; Tabla 1), las curvas de riqueza fueron diferentes, sin alcanzarse un valor asintótico evidente en el sitio A. En consecuencia, el tamaño de grilla necesario para alcanzar 85% de la riqueza total fue unas tres veces mayor en A (1400 m²) que en C. En el sitio B, la curva de riqueza fue similar a la del sitio A, con un tamaño algo menor de grilla necesario para obtener 85% de la riqueza total (1000 m²). La estructura del hábitat y su heterogeneidad podrían explicar la similitud entre los patrones observados en A y B (ambos son algarrobales protegidos del

ganado), y su diferencia con C (el algarrobal pastoreado). A pesar de que los sitios poseen una riqueza de especies similar, el tamaño de grilla necesario para registrar esa riqueza es diferente. El esfuerzo de muestreo necesario fue menor en el algarrobal pastoreado, donde la heterogeneidad de la vegetación es menor con respecto a los otros sitios (Milesi et al. 2002).

El hecho de no alcanzar un valor asintótico al graficar la riqueza en función del tamaño de grilla (en los sitios A y B) hace necesario el uso de modelos de estimación y extrapolación de la riqueza (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). El mejor ajuste de los datos se obtuvo con el modelo logarítmico-asintótico en el sitio A, mientras que en el B y en el C tanto

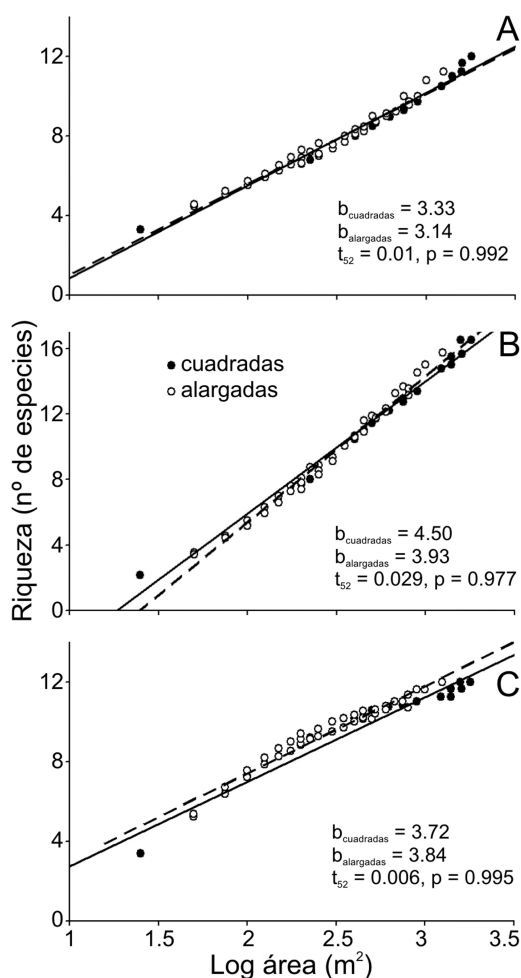


Figura 3. Riqueza promedio de especies de hormigas acarreadoras de semillas en función del logaritmo del área de la unidad muestral obtenida por submuestreo, discriminando entre subgrillas "cuadradas" (círculos negros) y "alargadas" (blancos) en los tres sitios (A, B y C) estudiados en la Reserva de Ñacuñán, Pcia. de Mendoza. Se muestran las líneas de regresión para las subgrillas "cuadradas" (línea continua) y "alargadas" (discontinua) con sus valores de pendiente (b) y el resultado de la prueba estadística de diferencia de pendientes.

Figure 3. Mean species richness of seed-carrying ants against sampling unit area (log scale) obtained from "square" sub-grids (black circles) and "elongated" sub-grids (white circles) in the three sites (A, B and C) studied in Ñacuñán Reserve, Mendoza. Regression lines are shown for both square (continuous line) and elongated (discontinuous) sub-grids with their slope (b) and the result of a t-test to compare the two slopes in each site.

el logarítmico-asintótico como el modelo de Clench presentaron un buen ajuste (Figura 2; Tabla 1). Los valores de riqueza total esperada (i.e., asintóticos) obtenidos para los sitios A y C con los tres modelos utilizados fueron similares y prácticamente iguales con respecto al valor de riqueza observado (Tabla 1). En el sitio B, en cambio, los valores de riqueza esperada fueron diferentes según el modelo, sobreestimando o subestimando el valor observado. El valor asintótico para el sitio A no se pudo obtener con la ecuación logarítmico-asintótica debido a que el parámetro "c" calculado por regresión lineal resultó negativo. Por lo tanto, el tamaño de grilla necesario para estimar 85% de la riqueza fue obtenido de manera gráfica al interceptar el valor de 85% de la riqueza observada en la curva correspondiente al modelo de mejor ajuste (logarítmico-asintótico). Si bien no se lo pudo corroborar matemáticamente, su valor fue $\sim 1400 \text{ m}^2$ (Figura 2). En el sitio C ese valor osciló entre 320 y 375 m^2 , y en el B fue mayor: 1600 m^2 según el modelo de Clench y más de 2500 m^2 según el logarítmico-asintótico (Tabla 1).

La forma de las grillas no afectó la estimación de la riqueza en ninguno de los sitios (Figura 3): a igual esfuerzo de muestreo, grillas alargadas o cuadradas detectaron un número similar de especies. Aunque la forma de la grilla podría ser relevante si la distribución de las colonias fuera muy heterogénea en el espacio (e.g., por alta competencia por interferencia, por agrupación espacial de plantas productoras de semillas o por distribución heterogénea de micrositios adecuados de anidación), el patrón no parece evidenciarse en la estimación de la riqueza, al menos en la escala estudiada.

La estimación de la riqueza de especies depende tanto de la riqueza verdadera del sitio como de las características del muestreo (Brose et al. 2003). En Ñacuñán, la estructura del hábitat pareció tener cierta influencia sobre la capacidad de estimar la riqueza usando distinto esfuerzo de muestreo. En los sitios A y B, estructuralmente más heterogéneos que el algarrobal pastoreado (sitio C), aunque con una riqueza de especies similar, fue necesario un esfuerzo mayor para obtener valores

representativos. Además, la determinación del tamaño de grilla más adecuado (i.e., la más pequeña con la cual es posible registrar un valor de riqueza suficientemente alto) se pudo obtener con la aproximación más sencilla (estimación de la asíntota usando el gráfico de riqueza en función del tamaño de grilla) en el sitio menos heterogéneo, pero para los otros dos se hizo necesaria la utilización complementaria de los ajustes a modelos asíntóticos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a A. Tálamo por la revisión del manuscrito y a E. Díaz-Francés por su ayuda en el uso de las funciones de extrapolación. El estudio fue financiado por CONICET, ANPCyT (en los últimos tiempos a través del subsidio PICT 2196) y Universidad de Buenos Aires (en los últimos tiempos a través del subsidio UBACyT X/120). Este trabajo es la contribución número 71 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes) de IADIZA-CONICET y FCEyN-UBA.

BIBLIOGRAFÍA

- BROSE, U; ND MARTÍNEZ & RJ WILLIAMS. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* **84**(9):2364-2377.
- CHUST, G; JLI PRETUS; D DUCROT & D VENTURA. 2004. Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecol.* **19**:41-57.
- COELHO, IR & SP RIBEIRO. 2006. Environmental heterogeneity and seasonal effects in ground-dwelling ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in the Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brazil. *Neotr. Ent.* **35**(1):19-29.
- COLWELL, RK & A CODDINGTON. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **345**:101-118.
- CUETO, VR. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* **21**(1):1-13.
- GOTELLI, NJ & RK COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* **4**:379-391.
- HAIRSTON SR, NG. 1989. *Ecological experiments. Purpose, design and execution.* Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. EE.UU.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A & J HORTAL. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev. Ibérica Aracnol.* **8**:151-161.
- LOPEZ DE CASENAVE, J; L MARONE; F JAKSIC & P CAMUS. 2007. Escalas. Pp. 193-213 en: Jaksic y Marone (eds.). *Ecología de Comunidades.* Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. Chile.
- MARONE, L; J LOPEZ DE CASENAVE & VR CUETO. 2000. Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* **50**:123-132.
- MEDDEL, RG. 1995. Convergence and historical effects in harvester ant assemblages of Australia, North America, and South America. *Biol. J. Linn. Soc.* **55**:29-44.
- MEDDEL, RG & RA VÁSQUEZ. 1994. Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinean and Chilean arid zones. *J. Arid Environ.* **26**:363-371.
- MELO, AS; RAS PEREIRA; AJ SANTOS; GJ SHEPHERD; G MACHADO; ET AL. 2003. Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different simple sizes? *Oikos* **101**:398-410.
- MILES, FA; L MARONE; J LOPEZ DE CASENAVE; VR CUETO & ET MEZQUIDA. 2002. Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral* **12**:149-161.
- MORENO, CE & G HALFFTER. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* **38**:487-490.
- MORTON, SR & DW DAVIDSON. 1988. Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecol. Monogr.* **58**: 19-38.
- PARMENTER, RR; TL YATES; DR ANDERSON; KP BURNHAM, JL DUNNUM; ET AL. 2003. Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecol. Monogr.* **73**(1):1-26.
- ROSENZWEIG, ML. 1995. *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press, Cambridge. EE.UU.
- ROSENZWEIG, ML; WR TURNER; JG COX & TH RICKETTS. 2003. Estimating diversity in unsampled habitats of a biogeographical province. *Cons. Biol.* **17**(3): 864-874.

- SANDERS, NJ; NJ GOTELLI; SE WITTMAN; JS RATCHFORD; AM ELLISON; ET AL. 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *J. Biogeogr.* **34**:1632-1641.
- SOBERÓN, JM & J LLORENTE. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Cons. Biol.* **7**(3):480-488.
- SOBERÓN, JM; R JIMÉNEZ; J GOLUBOV & P KOLEFF. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* **30**:152-160.
- THOMPSON, GG; SA THOMPSON; PC WITHERS & J FRASER. 2007. Determining adequate trapping effort and species richness using species accumulation curves for environmental impact assessments. *Austr. Ecol.* **32**:570-580.
- VASCONCELOS, HL; MF LEITE; JMS VILHENA; AP LIMA; ET AL. 2008. Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austr. Ecol.* **33**:221-231.
- ZAR, H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ra edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. EE.UU. Pp. 662.