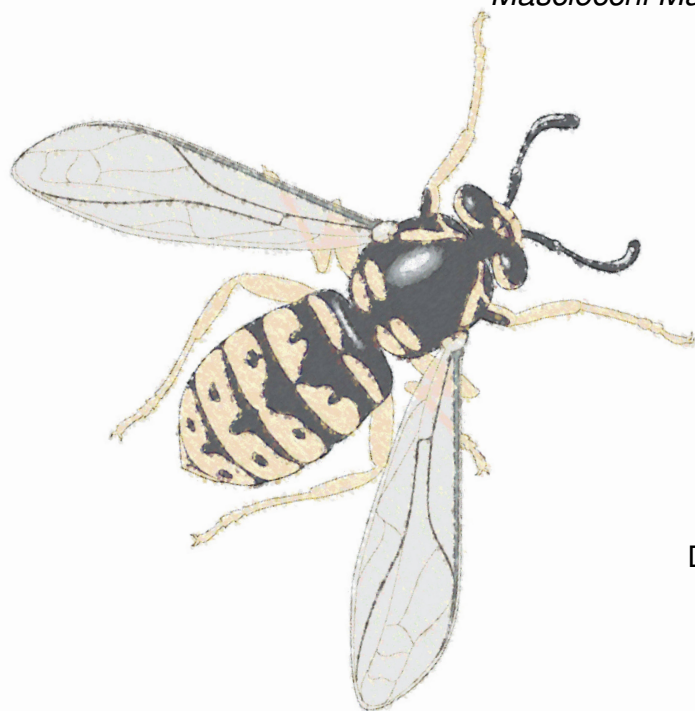




Centro Regional Universitario Bariloche

**INTERACCIÓN COMPETITIVA ENTRE EL ENSAMBLE DE
HORMIGAS NATIVAS Y LA AVISPA EXÓTICA *VESPULA
GERMANICA* (CHAQUETA AMARILLA) EN EL PARQUE
NACIONAL NAHUEL HUAPI**

Masciocchi Maité



Director: *Dr. Farji-Brener Alejandro G.*

Co- Directora: *Dra. Sackmann Paula*

*Trabajo Final para optar al grado de Licenciatura en Ciencias
Biológicas*



JUNIO, 2008



INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción	3
2. Objetivo.....	7
3. Hipótesis y Predicciones.....	7
4. Materiales y Métodos.....	9
4.1. Área de estudio y Especies involucradas	9
4.2. Diseño experimental.....	12
4.3. Análisis de datos	15
5. Resultados	17
6. Discusión	21
7. Agradecimientos	28
8. Bibliografía.....	29

INDICE de tablas y figuras

1. Tabla 1: Especies de hormigas capturadas en cada hábitat, su abundancia relativa y totales.....	17
2. Tabla 2: Resultados del ANOVA para las avispas y hormigas.....	19
3. Tabla 3: Resultados de la prueba a posteriori de Fisher LSD para los Tratamientos	19
4. Figura 1: Ambientes donde se realizaron los ensayos.....	10
5. Figura 2: Obrera de <i>Vespula germanica</i>	11
6. Figura 3: Obreras de <i>Dorymyrmex tener</i> y <i>Camponotus chilensis</i>	12
7. Figura 4: Esquema del diseño experimental utilizado en el campo.....	13
8. Figura 5: Detalle del diseño experimental utilizado en el campo	14
9. Figura 6: Detalle de la exclusión de avispas	14
10. Figura 7: Detalle de la exclusión de hormigas	14
11. Figura 8: Detalle del control.....	14
12. Figura 9: Número de hormigas/avispa por disco separado por ambiente bajo los distintos tratamientos.....	18
13. Figura 10: Número de hormigas por disco en el tratamiento control vs. la cantidad de avispas que visitan el cebo en ausencia de hormigas (H ⁻ - C).....	20

14. Figura 11: Comportamiento de agregación de <i>Dorymyrmex tener</i> y <i>Camponotus Chilensis</i>	22
15. Figura 12: Atracción al cebo proteico/ hidratos de carbono para avispas y Hormigas	24
16. Figura 13: Avispa forrajeando sobre una presa natural.....	26
17. Figura 14: Triunfo.....	27

Resumen

El éxito relativo de las invasiones biológicas puede depender, en parte, de las interacciones con las especies nativas. Una de las invasiones más reciente ocurridas en el NO de la Patagonia es la de la avispa exótica *Vespula germanica*. Sin embargo, se desconoce como interactúa con el ensamble nativo de hormigas, con el cual comparte hábitat y recursos alimenticios. Determiné, de forma experimental, la existencia de interacciones competitivas entre el ensamble nativo de hormigas del NO de la Patagonia y la avispa exótica *Vespula germanica*. Analicé si la magnitud y dirección de la competencia dependía de la composición del ensamble de hormigas, el tipo de hábitat, y el tipo de alimento. Seleccioné sitios dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi en los hábitats de bosque y matorral. En cada sitio coloqué tapas plásticas, con cebo proteico o con cebo de hidratos de carbono. A cada tipo de cebo lo coloqué bajo 3 niveles de tratamiento de exclusión: exclusión de avispas, exclusión de hormigas y control (o sea, libre acceso de avispas y hormigas). Los cebos proteicos fueron los únicos atractivos tanto para avispas como para hormigas. La exclusión de hormigas de los cebos incrementó la abundancia de avispas respecto al control, pero la exclusión de avispas de los cebos no afectó el número de hormigas respecto al control. Este patrón se observó tanto en el bosque como en el matorral. Esto sugiere la existencia de competencia asimétrica, en donde las hormigas nativas afectan negativamente la actividad y abundancia de *V. germanica*, pero la avispa no afecta negativamente a las hormigas. La superioridad competitiva de las hormigas podría deberse a su comportamiento agresivo y a la agregación de muchos individuos sobre los recursos alimenticios. Esta interacción, sumada a otros factores, podría limitar la abundancia y/o la expansión de *Vespula germanica* en determinadas áreas de la Patagonia. Este trabajo podría considerarse como un ejemplo de resistencia biótica.

Abstract

The success of a biological invasion may depend, in part, on the interactions of the invader with native species. One of the most recent invasions in NW Patagonia is the one of the exotic wasp *Vespula germanica*. However, little is known about how the wasp interacts with native ants, with which it shares the habitat and food resources. I experimentally determined the existence of a competitive interaction between the local ant assemblages of NW Patagonia and the exotic wasp *Vespula germanica*. I explored whether the magnitude and direction of this interaction is affected by the composition of the ant assemblage, the kind of habitat, and the type of food. I selected sites within the Nahuel Huapi National Park in forest and scrubland habitats. At each site, I placed plastic discs, with protein or carbohydrate bait. Each bait type was placed under 3 treatment levels: wasp exclusion, ant exclusion and control (i. e., free access for the wasps and ants). Protein baits were the only bait type that attracted both wasps and ants. The exclusion of ants from the baits increased the number of wasps compared to the control, but the exclusion of wasps did not affect the number of ants compared with the control. This pattern was observed both in the forest and in scrub habitats. This suggests the existence of asymmetric competition, in which native ants affect the exotic wasp but not vice versa. The competitive dominance of ants could be due to their aggressiveness and the high aggregation of individual ants on baits that physically limit the access of wasps to them. This interaction, among other factors, could limit the abundance and distribution of this exotic wasp in certain areas of Patagonia. This work could be considered an example of biotic resistance.

Introducción

Las invasiones biológicas son un tema central tanto en ecología teórica como aplicada. Por un lado, la introducción de especies exóticas nos brinda un excelente escenario para estudiar los procesos demográficos y la importancia de las interacciones sobre la estructura de las comunidades. Por otra parte, como muchas de las introducciones afectan negativamente la diversidad nativa y/o se convierten en plaga (Pimm & Gilpin 1989, Caughley 1994, Mooney & Hobbs 2000), comprender los factores que determinan el establecimiento exitoso de una especie exótica nos puede brindar una información útil para establecer planes de erradicación, manejo y conservación. Por todos estos factores, el estudio de las invasiones biológicas ha sido objeto de numerosos trabajos en los últimos 20 años (p. ej., Dickman 1996, Farji-Brener & Corley 1998, Gurevitch & Padilla 2004, von Holle 2005).

Cuando las invasiones son exitosas, sus efectos pueden impactar negativamente sobre la diversidad y los procesos ecosistémicos del área invadida (Pimm & Gilpin 1989, Caughley 1994, Beggs 2001, Smith & Smith 2001). Por ejemplo, la cabra introducida en la Isla de Santa Catalina, California, extinguió la población local de *Artemisia californica*; la ardilla gris de Norte América (*Sciurus carolinensis*) compitió con la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) nativa de Inglaterra y la desplazó; y el castor de Norte América (*Castor canadensis*) desplazó al castor Europeo nativo (*Castor fiber*) en Finlandia (Vásquez 2002). Además, dichas invasiones pueden modificar la estructura y procesos de los ecosistemas invadidos. Por ejemplo, el bivalvo europeo *Dreissena polymorpha*, dado que es una especie filtradora, modificó la estructura de los lagos de Estados Unidos favoreciendo el crecimiento de plantas acuáticas (Smith & Smith 2001). En Nueva Zelanda, la avispa exótica *Vespula vulgaris* se alimenta de excreciones de homópteros arbóreos provocando un cambio en el ciclo de nutrientes del suelo y/o un incremento en la pérdida de carbono en dichos árboles (Beggs 2001). Dado estos antecedentes, las invasiones son consideradas frecuentemente como un disturbio que puede alterar la diversidad local, y la estructura, funcionamiento y procesos del ecosistema receptor.

Sin embargo, no todas las invasiones son exitosas. Existe discrepancia sobre los factores que determinan el éxito de una invasión. Algunos autores proponen que todas las comunidades pueden ser igualmente invadidas y que las características demográficas de la especie invasora, como su tipo de dispersión y plasticidad ecológica, son algunos de los factores más importantes para que una invasión sea exitosa (Crawley 1989, Hengselved 1989, Farji-Brener & Corley 1998). Por otro lado, la mayoría de las invasiones exitosas están relacionadas con algún grado de disturbio; generalmente estas perturbaciones modifican la disponibilidad de recursos favoreciendo el establecimiento de especies invasoras (Lodge 1993). Otros autores sugieren como causa de una invasión exitosa la similitud eco-climática entre el área invadida y la región de origen de la especie exótica (D'Adamo *et al.* 2002), la ausencia de enemigos naturales (Levine *et al.* 2004), y la plasticidad ecológica de la especie invasora (Fox & Fox 1986, Pimm 1989, 1991, Farji-Brener & Corley 1998). Sin embargo, la estructura de la comunidad (esto es, composición y riqueza de especies, tipo de red trófica) ha sido propuesta como una de las principales causas del éxito o fracaso de una invasión (Fox & Fox 1986, Pimm 1989, 1991). La identidad y abundancia de especies nativas pueden determinar las probabilidades de éxito de una invasión si las especies locales compiten exitosamente con las introducidas (esto es, resistencia biótica, Levine *et al.* 2004). Si las especies nativas son competitivamente superiores, éstas podrían limitar o restringir el establecimiento, abundancia relativa y/o expansión del rango geográfico de las exóticas (Von Holle 2005, de Rivera *et al.* 2005). En este trabajo, determinaré si existe una interacción competitiva entre la avispa exótica *Vespula germanica* y el ensamble nativo de hormigas del NO de la Patagonia.

Una de las invasiones más reciente ocurridas en el NO de la Patagonia es la de la avispa exótica *Vespula germanica* (Farji-Brener & Corley 1998). Desde su establecimiento en esta región, la avispa se ha convertido en un problema para las actividades humanas y probablemente para algunas especies nativas (Sackmann *et al.* 2001, Sackmann 2005, Sackmann *et al.* 2008). La avispa *V. germanica*, conocida como chaqueta amarilla, es un himenóptero social originario de Eurasia y norte de África que actualmente presenta un amplio rango de distribución mundial (Archer 1998). Esta avispa ha

invadido exitosamente Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte y del Sur (Spradbery & Maywald 1992, Tribe & Richardson 1994, Archer 1998, D'Adamo *et al.* 2002). En Argentina, fue observada por primera vez en el año 1980 en la localidad de Andacollo, cerca de Chos Malal, provincia de Neuquén, a 30 Km. de la frontera con Chile (Willink 1980). Desde su detección a la fecha, la especie llegó a establecerse en una gran diversidad de hábitats desde el punto inicial de ingreso al país hasta el extremo sur de la provincia de Santa Cruz (P. Sackmann comunicación personal). *Vespula germanica* es un depredador oportunista y carroñero que se alimenta de una gran variedad de insectos (Akre & Mac Donald 1986, Harris 1991, Harris & Oliver 1993, Harris 1996, Barr *et al.* 1996, Farji-Brener & Corley 1998, Sackmann *et al.* 2000). Probablemente, la amplitud de la dieta y la eficiencia en la explotación de recursos, sumados a la ausencia de enemigos naturales en esta región sean la causa del avance de esta especie en Patagonia (Farji-Brener & Corley 1998).

Sin embargo, la abundancia de *Vespula germanica* en Argentina es menor que en otras áreas donde esta especie ha invadido exitosamente (Sackmann *et al.* 2008). El número de avispas en el NO de la Patagonia es entre 3-8 veces menor que en Nueva Zelanda (Sackmann *et al.* 2001, Sackmann *et al.* 2008). En los bosques de *Nothofagus* spp de Nueva Zelanda los exudados azucarados de homópteros del género *Ultracoelostoma* son un recurso alimenticio clave y muy abundante no solo para las avispas sino también para otras especies de insectos y aves (Beggs 2001). La ausencia de dichos homópteros en los bosques andino-patagónicos podrían ser la causa de la menor abundancia de avispas en esta región (Sackmann *et al.* 2008). Sin embargo, la competencia entre avispas y hormigas nativas por recursos alimenticios también podría limitar la abundancia o la expansión de *Vespula germanica* en determinadas áreas de la Patagonia (Sackmann 2005).

El ensamble de hormigas del NO de la Patagonia esta compuesta por unas 32 especies (Fergnani 2006). La composición del ensamble varía a lo largo del gradiente ambiental y por lo tanto también varían las dominancias de las especies en los distintos hábitats. Por ejemplo, las especies del género *Camponotus* son más abundantes en zonas de bosques, mientras que, las del género *Dorymyrmex* son más abundantes en las zonas áridas colindantes a los hábitats boscosos y en la estepa (Kusnezov 1953, Farji-Brener *et al.* 2002,

Sackmann & Farji-Brener 2006). Las especies de ambos géneros son cazadoras y carroñeras y sus obreras se agregan sobre fuentes de alimentos (Holldobler & Wilson 1990). Varias especies de ambos géneros han sido observadas alimentándose en cebos de origen proteico o de carbohidratos, mostrando un comportamiento oportunista (Farji-Brener *et al.* 2002, Sackmann 2005). La generalidad de su dieta, su gran abundancia y la característica de agregarse masivamente sobre una fuente de alimento hacen que las hormigas del NO de la Patagonia sean potenciales competidores de *Vespula germanica*.

La competencia entre las especies locales y exóticas puede verse afectada por varios factores, entre ellos, el tipo de alimento y las características del hábitat, ya sea por su estructura física y/o la composición del ensamble local. Por ejemplo, tanto las hormigas como las avispas pueden variar sus preferencias por hidratos de carbono o proteínas dependiendo de las demandas nutricionales de la colonia (Harris 1991, Spurr 1995, 1996, Sackmann *et al.* 2000). Adicionalmente, la estructura del hábitat también podría afectar las interacciones competitivas entre estas especies (D'Adamo & Lozada 2007). Por ejemplo, hábitats estructuralmente más "cerrados" (p. ej., como los bosques) ofrecen más obstáculos visuales para la localización de alimento por parte de las avispas que hábitats más "abiertos" (p. ej., como el matorral). La variación de las condiciones micro-climáticas en ambos tipos de ambientes también puede afectar las interacciones entre especies si éstas difieren en cuanto a su adecuación a la temperatura, radiación y humedad relativa. Por último, la identidad de las especies dominantes del ensamble puede afectar las interacciones competitivas si las mismas varían en cuanto a su agresividad, comportamiento de agregación, y niveles de actividad. Por ejemplo, un trabajo previo indica que en sitios de matorral, donde abundan especies del género *Dorymyrmex*, las avispas pueden ser excluidas de cebos alimenticios cuando existe una alta agregación de hormigas (Sackmann 2005). Es probable que en otro tipo de hábitat (p. ej., bosque) donde las especies dominantes son otras, la interacción competitiva o su intensidad difiera de la registrada en el matorral. Todo esto indica, que la interacción competitiva entre avispas y hormigas podría variar dependiendo del tipo de alimento, las características estructurales del hábitat y la composición del ensamble local de hormigas.

En este trabajo determinaré, de forma experimental, la existencia de interacción competitiva entre el ensamble nativo de hormigas y la avispa exótica *V. germanica*, explorando algunos de los motivos que pueden afectar la magnitud y dirección de dicha interacción. En el caso de existir competencia, y suponiendo la superioridad competitiva de las avispas, la introducción de *V. germanica* podría considerarse como un ejemplo de una invasión exitosa que deprime la diversidad local. En contraposición, si las hormigas fueran competitivamente superiores, este trabajo podría considerarse como un ejemplo de cómo la resistencia biótica, puede afectar negativamente el éxito relativo de una invasión.

Objetivo

Determinar, en forma experimental, la existencia de competencia por alimento entre la avispa exótica *Vespula germanica* y el ensamble nativo de hormigas del NO de la Patagonia. En particular, analizar el efecto que tienen sobre esta interacción la composición del ensamble de hormigas, diferentes hábitat (ya sea, por su estructura y/o el ensamble de hormiga dominante), y tipo de alimento (hidratos de carbono vs. proteínas).

Hipótesis y predicciones

Se plantean diferentes escenarios posibles, los cuales se pondrán a prueba de forma experimental, utilizando cebos proteicos y de hidratos de carbono con exclusiones selectivas que impidan el acceso a avispas y hormigas. Los posibles escenarios (hipótesis) son:

1. Las avispas son competitivamente superiores a las hormigas.
2. Las hormigas son competitivamente superiores a las avispas.
3. La intensidad y la dirección de la competencia dependerá de la composición del ensamble de hormigas, del tipo de ambiente (bosque vs. matorral) y/o del tipo de alimento (proteínas vs. hidratos de carbono).

4. No existe interacción competitiva entre avispas y hormigas.

Si las avispas son competitivamente superiores (1), al excluir a *Vespula germanica* de los cebos, la abundancia de hormigas aumentará con respecto al control; pero la abundancia de avispas no cambiará con respecto al control cuando se excluyan las hormigas. En cambio, si las hormigas son competitivamente superiores (2), al excluirlas de los cebos, la abundancia de avispas aumentará respecto al control, mientras que la abundancia de hormigas no se verá afectada frente a la exclusión de las avispas.

Si la composición de especies de hormigas, el tipo de ambiente y/o el tipo de alimento afectan la dirección o intensidad de la interacción competitiva, entonces los resultados del experimento de exclusión dependerán de alguno de dichos factores. Por ejemplo, las avispas podrían ser competitivamente superiores solo cuando explotan cebos proteicos, ó solo las especies de hormigas dominantes del bosque (p. ej., *Camponotus sp.*) podrían ser competitivamente superiores a las avispas. Por último, si no existe interacción competitiva entre el ensamble de hormigas y las avispas, no espero encontrar diferencias en las abundancias relativas entre los tratamientos descriptos.

Materiales y métodos

Área de estudio y especies involucradas

El área de estudio se encuentra en el Parque Nacional Nahuel Huapi cercana a la ciudad de San Carlos de Bariloche, Provincia de Río Negro, Argentina. (41° S 71' O). Dentro de dicha área, durante los años 2006 y 2007, seleccioné 87 sitios de muestreo de los cuales 51 se ubicaron en hábitats de matorral y 36 en hábitats de bosque (Figura 1). La mayoría de los sitios se ubicaron en el antiguo camino a Villa Catedral, el camino a Colonia Suiza que bordea el Lago Moreno y circuito chico.

El matorral se caracteriza por poseer una precipitación media anual de 1200-2000 mm. Allí la vegetación dominante es *Nothofagus antarctica* (“ñire”) en su forma de crecimiento arbustiva, generalmente entremezclada con otros arbustos como *Chusquea culleou* (“caña colihue”) y *Diostea juncea* (“retamo”). El ensamble de hormigas de este hábitat se caracteriza por una dominancia de especies del género *Dorymyrmex* (Sackmann & Farji-Brener 2006).

En los sitios del bosque, al oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, la precipitación media anual es de 1600-2000 mm. Las especies arbóreas dominantes, por encima de los 900 m. sobre el nivel del mar, son *Nothofagus dombeyii* (“coihue”) y *Austrocedrus chilensis* (“ciprés de la cordillera”), siendo *Nothofagus pumilio* (“lenga”) la especie dominante por encima de esa altitud. Los bosques presentan al menos tres estratos vegetales, determinados por la presencia de árboles, arbustos y pastos y/o hierbas. En este hábitat las especies de hormigas más abundantes pertenecen al género *Camponotus*, junto a, en algunos casos, especies del género *Lasiophanes* (Sackmann & Farji-Brener 2006).

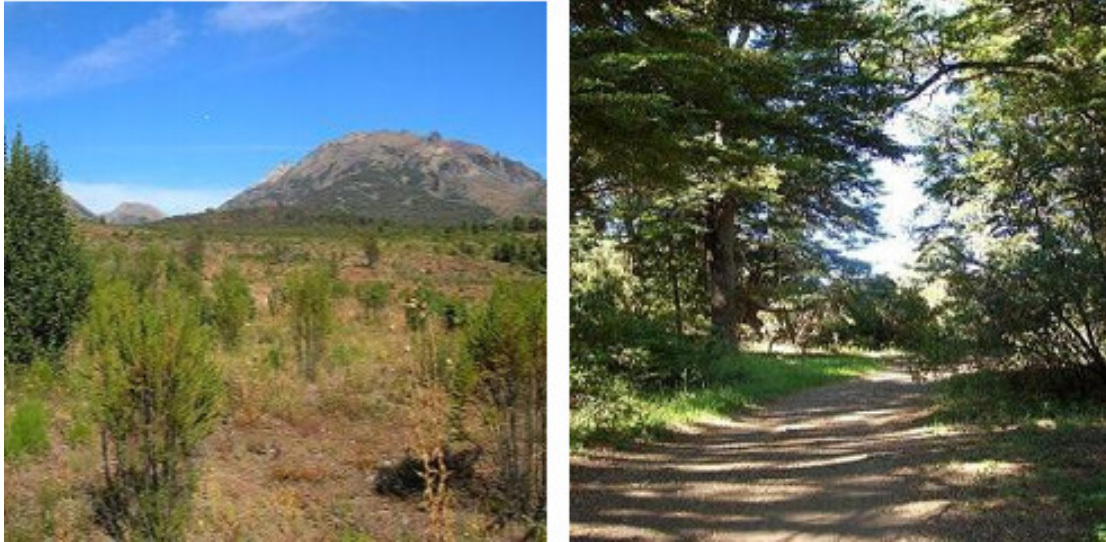


Figura 1: Ambiente de matorral (izquierda) y ambiente de bosque (derecha) donde se realizaron los ensayos.

Vespula germanica (Figura 2) es un insecto social con una dieta amplia la cual varía a lo largo de su temporada de actividad de acuerdo a los requerimientos del nido (D'Adamo & Lozada 2005). Durante la época de mayores requerimientos energéticos (p. ej., construcción del nido y bajas temperaturas, primavera y otoño), la dieta se compone básicamente de hidratos de carbono, mientras que el consumo máximo de proteínas es en el verano cuando alimentan a las larvas e individuos reproductores (Spurr 1996). Los carbohidratos sobre los cuales las avispas forrajean incluyen néctar de flores, miel de abejas (*Apis mellifera*) y excreciones de pulgones. Las proteínas provienen de un amplio rango de artrópodos cazados vivos, muertos y de carroña (Spradbery 1973, Sackmann *et al.* 2000). Aunque las obreras realizan la búsqueda de alimento en forma solitaria, existe un comportamiento de agregación (incremento local, D'Adamo *et al.* 2000) que le permite explotar y competir de manera más eficiente por recursos alimenticios. Su radio de acción es, en promedio, de unos doscientos metros alrededor del nido, alcanzando la máxima distancia a fines del verano (Edwards 1980). Esta avispa puede tolerar bajas temperaturas, lo que le permite ampliar su actividad diaria y estacional de forrajeo (Akre *et al.* 1989, Markwell *et al.* 1993).



Figura 2: Obrera de *Vespula germanica* (“chaqueta amarilla”).

Las hormigas son insectos sociales, muy abundantes y se encuentran ampliamente distribuidas. Son consideradas como especies clave en el ecosistema, dado que juegan un papel central en procesos como el ciclo de nutrientes y la regulación de las poblaciones de plantas y otros insectos (Holldobler & Wilson 1990). En el hábitat de matorral del NO de la Patagonia, las especies más abundantes suelen ser del género *Dorymyrmex* (*D. tener* en la Figura 3, izquierda). Este grupo presenta tolerancias fisiológicas amplias y son dominantes en ambientes abiertos con grandes variaciones térmicas (Bestelmeyer 2000, Farji-Brener *et al.* 2002). Las obreras presentan un tamaño aproximado entre 3 - 4 mm. Su distribución abarca tanto Argentina como Chile, desde Mendoza hasta Chubut (Kusnesov 1959). Por otro lado, *Camponotus chilensis* (Figura 3, derecha) es una de las especies más abundantes en hábitat de bosque, y presenta una distribución mas restringida, encontrándose tanto en Argentina como en Chile desde Neuquén hasta Chubut. Las obreras de dicha especie (entre 5 – 8.5 mm) son mas grandes que las de *Dorymyrmex tener* (Kusnesov 1959). Ambas especies construyen nidos en el suelo, sobre el detrito vegetal, bajo piedras, troncos o madera de árboles vivos o muertos (Kusnezov 1959). En cuanto a su alimentación, son cazadoras y carroñeras y se agregan sobre fuentes de alimento (Holldobler & Wilson 1990). Además poseen tolerancias fisiológicas amplias, lo que les permite acceder a fuentes alimenticias bajo condiciones extremas de temperatura (Sackmann 2005).



Figura 3: Izquierda: obrera de *Dorymyrmex tener* (tamaño: 3-4 mm.); derecha: obrera de *Camponotus chilensis* (tamaño: 5-8.5 mm).

Diseño experimental

Seleccioné 87 sitios de muestreo de los cuales 51 se ubicaron en hábitats de matorral y 36 en hábitats de bosque. La distancia mínima entre sitios fue de 500 m. (Figura 4). Debido a que en promedio, las avispas vuelan en un radio de 200 m. desde el nido (Edwards 1980), esta distancia entre sitios minimiza la posibilidad de que una misma avispa forraje en dos sitios diferentes durante un mismo período de monitoreo. En cada uno de los sitios de muestreo, coloqué 6 tapas de pots de plástico de 7 cm. de diámetro y 2 cm. de profundidad, conteniendo 3 de ellos carne vacuna picada y atún 1:1 (cebo proteico) y 3 con solución de miel en agua 3:7 (cebo de hidratos de carbono). Cada tipo de cebo se colocó bajo 3 niveles del tratamiento de exclusión: exclusión solo de avispas (A⁻), exclusión solo de hormigas (H⁻) y control (C) de libre acceso para tanto para avispas como para hormigas (Figura 5 y Figura 4).

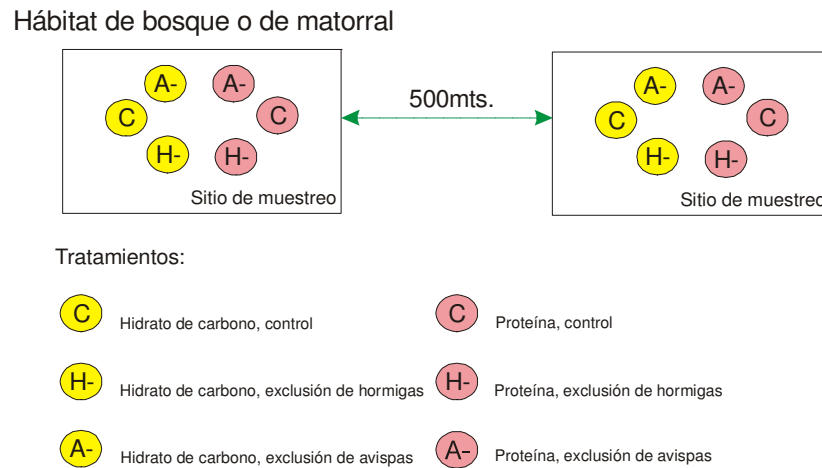


Figura 4: esquema del diseño experimental utilizado en el campo. Cada recuadro representa un sitio de muestreo (bloque).

Los dos tipos de cebo usados son atractivos tanto para las avispas como para las hormigas (Spradbery 1973, Spurr 1995, Spurr 1996, Sackmann *et al.* 2000, Sackmann 2005). Los tratamientos que apliqué a cada uno de los cebos, fueron:

- (1) **exclusión de avispas (A⁻):** consistió en colocar una malla de red metálica enterrada en el suelo sobre el cebo, con la cual se impide la entrada de las avispas pero permite el libre acceso de hormigas (Figura 6).
- (2) **exclusión de hormigas (H⁻):** consistió en untar el borde exterior de las tapas con vaselina sólida y apoyarlos simplemente en el suelo (sin enterrarlos) para evitar que las hormigas puedan acceder al cebo sin afectar el aterrizaje y el acceso de las avispas (Figura 7).
- (3) **control (C):** consistió en colocar enterrado al nivel del suelo la tapa con el cebo, sin colocarle malla metálica ni vaselina, permitiendo el libre acceso de avispas y hormigas (Figura 8).



Figura 5: Detalle del diseño experimental. Arriba: tratamiento con proteínas, izquierda: exclusión de hormigas, centro: control, derecha: exclusión de avispas; Abajo: tratamiento con hidratos de carbono, izquierda: exclusión de avispas, centro: control, derecha: exclusión de hormigas.



Figura 7: Detalle de la exclusión de hormigas.



Figura 6: Detalle de la exclusión de avispas.



Figura 8: Detalle del control.

Los tratamientos dentro de cada sitio fueron dispuestos espacialmente de forma azarosa, de tal forma de minimizar potenciales efectos de posición. Una hora después de colocar las 6 tapas plásticas en cada sitio, conté las avispas que estaban posadas removiendo cebo en todos ellos. Los cebos con hormigas los guardé en alcohol 70%. En el laboratorio separé las hormigas de los cebos, determiné las especies y conté, bajo lupa, el número de individuos. Para determinar las especies usé la clave de Kusnezov (1959) y comparé ejemplares con la colección de referencia existente en el Laboratorio Ecotono INIBIOMA UNC, Bariloche.

Los muestreos los realicé durante los meses de Febrero, Marzo y Abril de los años 2006 y 2007, aproximadamente de 10 a 13 hs. y de 15 a 17 hs. Durante ese período del año y a esas horas del día las obreras de *V. germanica* y las hormigas registran su mayor actividad de forrajeo. Evité las altas temperaturas del mediodía debido a que la actividad de las hormigas disminuye, aunque no así la de las avispas (Sackmann 2005).

Análisis de los datos

Del total de los 87 sitios muestreados solo evalué 35 (30 sitios de matorral y 5 de bosque). La exclusión de algunos sitios de los análisis de debió a que presentaban ausencia de hormigas o avispas; o sitios en los cuales la abundancia de hormigas o avispas fue muy escasa (≤ 9 o 3 individuos, respectivamente).

Analicé los datos utilizando un Modelo Lineal Generalizado (GLM) de ANOVA factorial de 3 factores en bloque. Los factores fueron la exclusión (tres niveles: A, H y C), tipo de alimento (dos niveles: proteínas e hidratos de carbono) y el tipo de hábitat (dos niveles: matorral y bosque); todos los factores fueron considerados fijos. El sitio (o sea, bloque) fue considerado como un factor aleatorio anidado dentro del factor tipo de hábitat. Cada sitio se consideró como un bloque para controlar estadísticamente posibles diferencias en la abundancia de hormigas o avispas entre sitios. Las variables respuesta fueron el número de avispas y el número de hormigas por disco. El análisis lo realicé con los datos transformados como $x' = \log(x+1)$ y sin transformar. Pese a que la transformación mejoró el cumplimiento de los supuestos del ANOVA

(esto es, normalidad de los residuales principalmente), los resultados utilizando los datos transformados y sin transformar fueron muy similares. En consecuencia, y para mejorar la comprensión e interpretación, presentaré los resultados de los datos sin transformar. Cuando existieron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en los tratamientos e interacciones utilicé la prueba *a posteriori* de Fisher.

Resultados

En total capturé 12957 individuos correspondientes a 6 especies de hormigas. El 97.5 % (12637 individuos) pertenecieron a la especie *Dorymyrmex tener*, el 1.5 % (201 individuos) a *Camponotus chilensis* y el 1 % (119 individuos) restante a las especies *Dorymyrmex antarcticus*, *Camponotus distinguendus*, *Lasiophanes picinus* y *L. valdiviensis*. (Tabla 1). El número de avispas capturadas en cada hábitat se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1: Especies de hormigas y avispa capturadas en cada hábitat (matorral o bosque), su abundancia relativa y totales.

Subfamilia	Especie	Matorral	Bosque	Totales
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex tener</i>	12017	620	12637
	<i>Dorymyrmex antarcticus</i>	3	101	104
Formicinae	<i>Camponotus chilensis</i>	0	201	201
	<i>Camponotus distinguendus</i>	0	4	4
	<i>Lasiophanes picinus</i>	0	1	1
	<i>Lasiophanes valdiviensis</i>	0	10	10
Vespidae	<i>Vespula germanica</i>	486	83	569

El número de hormigas en cebos de hidrato de carbono fue de 826, mientras que de avispas fue solo de 12 individuos. Debido a la baja atractividad de la solución de agua y miel registrada para las avispas, el factor “tipo de cebo” no se incluyó en el análisis.

La abundancia promedio de avispas y hormigas por cebo (considerando solo los tratamientos controles) fue similar tanto en el hábitat de matorral como en el bosque. El promedio (\pm DS) de avispas en el bosque fue de 2 ± 1 individuos mientras que en el matorral fue de 4 ± 5 ($n = 35$, $t = -1.28$, $P = 0.21$). Por otro lado, el promedio de hormigas fue de 99 ± 114 individuos en el bosque, y de 163 ± 210 en el matorral ($n = 35$, $t = -0.66$, $P = 0.52$). A su vez, el género *Camponotus* estuvo presente solo en 3 de los 5 sitios ubicados en el bosque, siendo allí la única especie presente. Su abundancia total en ese hábitat fue de 205 individuos comparada con la de *Dorymyrmex spp* que fue 3.5 veces superior. Por tal razón el supuesto de que los distintos hábitats contienen distintas comunidades de hormigas (diferentes especies dominantes) no se corroboró para este grupo de muestras.

Las exclusiones funcionaron muy bien tanto para hormigas como para avispas. La abundancia de avispas en los tratamientos de exclusión de las

mismas (A⁻) redujo su abundancia en un 85 % respecto a los tratamientos donde ambas especies estaban presentes (controles) (Fisher LSD, $P < 0.05$; Tabla 2, Figura 9). Asimismo, el número de hormigas en los tratamientos de exclusión de las mismas (H⁻) redujo su abundancia en un 99 % con respecto a los tratamientos controles (Fisher LSD, $P < 0.05$; Tabla 2, Figura 9).

La disminución de hormigas (H⁻) afectó la abundancia de avispas, pero la disminución de avispas (A⁻) no afectó la abundancia de hormigas. Mientras que el número de avispas promedio en los tratamientos donde habían sido excluidas las hormigas fue 74 % mayor que en el tratamiento control (Fisher LSD, $P < 0.05$, Tabla 3 Figura 2), el número de hormigas en el tratamiento de exclusión de avispas fue similar que en el control. Esto sucedió tanto en el bosque como en el matorral (Tabla 2, Figura 9).

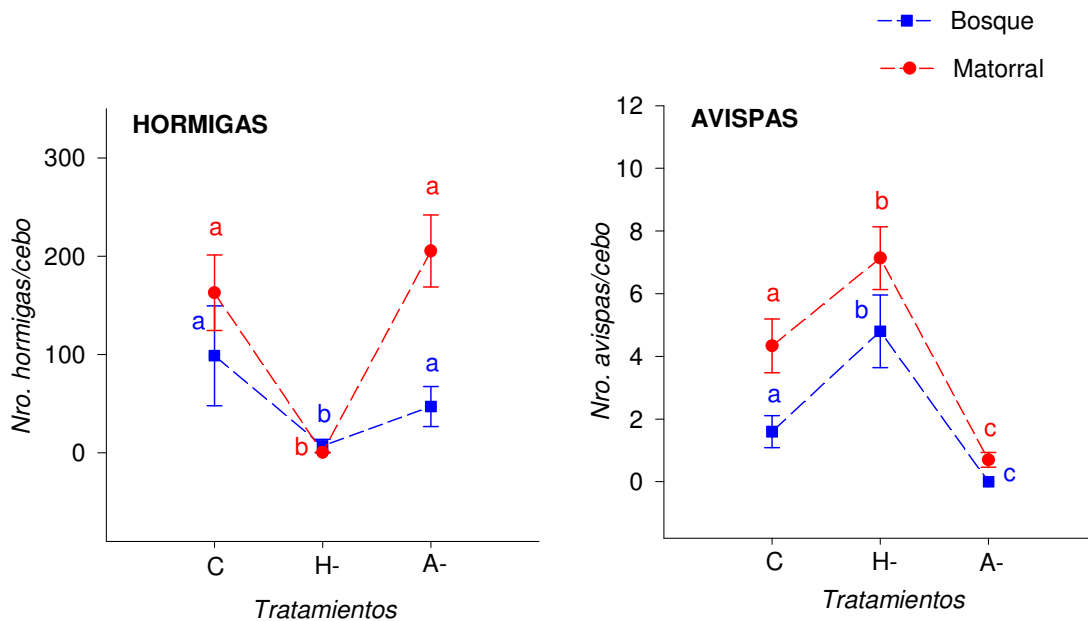


Figura 9: Número de hormigas por disco (izquierda) y número de avispas por disco (derecha), separado por ambiente bajo los distintos tratamientos. C: libre acceso de avispas y hormigas, H⁻: exclusión de hormigas, A⁻: exclusión de avispas. Los tratamientos fueron unidos con líneas de puntos para mayor claridad. Letras diferentes representan diferencias estadísticamente significativas. Las barras verticales corresponden al error estándar.

Tabla 2: resultados del ANOVA para las avispas y para las hormigas. Con **negrita** se resaltan las diferencias significativas. F: estadístico utilizado por la prueba de Fisher LSD, gl: grados de libertad asociados al estadístico, P: probabilidad de tipo I.

	Avispas			Hormigas		
	F	gl	P	F	gl	P
Tratamientos	9.82	2	< 0.001	5.97	2	< 0.001
Hábitat	2.29	1	0.14	1.44	1	0.24
Tratamiento*Hábitat	0.36	2	0.70	1.96	2	0.15
Sitio (Hábitat)	1.50	33	0.08	3.10	33	< 0.001
Error		66			66	

Tabla 3: resultados de la prueba *a posteriori* (Fisher LSD). Las letras utilizadas corresponden a: C: control, H: exclusión de hormigas, A: exclusión de avispas. Los valores dentro de la tabla son los valores críticos (P) de la prueba *a posteriori* (Fisher LSD).

	Avispas			Hormigas		
	C	H	A	C	H	A
C		< 0.01	< 0.01		< 0.01	0.32
H	< 0.01		< 0.01	< 0.01		< 0.01
A	< 0.01	< 0.01		0.32	< 0.01	

Dado que la exclusión de hormigas aumentó la abundancia de avispas en los cebos (pero no viceversa), analicé si este efecto dependía de la abundancia de hormigas. Para ello realicé una Regresión Lineal Simple entre el número de hormigas en los cebos como variable independiente y su efecto reductor sobre la abundancia de avispas como variable dependiente. El efecto reductor sobre las avispas fue calculado como la diferencia entre el número de avispas en los cebos con exclusión de hormigas (H) y los cebos control. Realicé el análisis con los datos transformados como $x' = \log(x+1)$, para mejorar el ajuste a los supuestos. Considerando todos los sitios, encontré una tendencia a que el efecto reductor de las hormigas sobre las avispas depende de la abundancia de las primeras ($F_{(1,33)} = 2.87$, $n = 35$, $R^2 = 0.08$, $P = 0.1$, Figura 10 (A)). Eliminando del análisis 2 puntos extremos que indican comportamientos excepcionales de las avispas (sitios donde las avispas prefieren estar donde hay mayor cantidad de hormigas), los datos se ajustan mucho mejor a la recta de regresión, mejorando sensiblemente su significancia y explicando mejor el efecto reductor de las hormigas en función de su propia abundancia ($F_{(1,31)} = 9.51$, $n = 33$, $R^2 = 0.23$, $P < 0.05$, Figura 10 (B)).

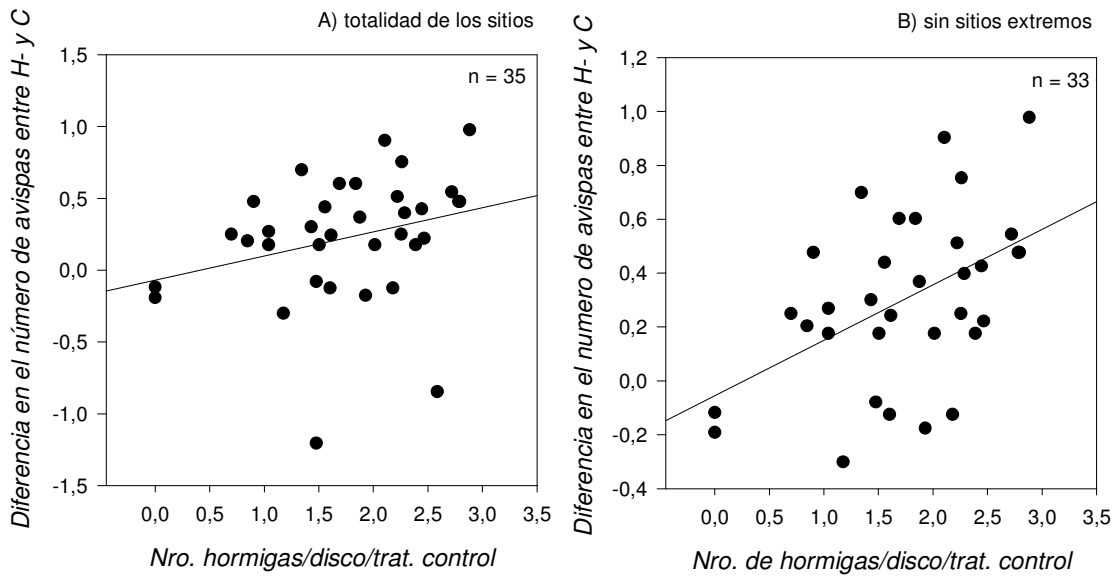


Figura 10: Relación entre el efecto reductor de las hormigas calculado como la diferencia entre el número de avispas en los cebos con exclusión de hormigas (H) y los cebos control, y el número de hormigas en cebos C. Los gráficos son presentados con los datos transformados como $x' = \log(x+1)$. (A): con la totalidad de los datos (n = 35); (B): sin dos datos extremos (n = 33).

Discusión

La exclusión de hormigas de los cebos incrementó la abundancia de avispas un 74% respecto al control, pero la exclusión de avispas de los cebos no afectó el número de hormigas respecto al control. Esto sugiere que la presencia de hormigas -especialmente *Dorymyrmex tener-* afecta negativamente la actividad forrajera de la avispa exótica *Vespula germanica*, pero que esta avispa no afecta la actividad forrajera de las hormigas. Por lo tanto, este estudio revela la existencia de competencia asimétrica entre *Vespula germanica* y el ensamble nativo de hormigas del NO de la Patagonia.

La superioridad competitiva de las hormigas sobre las avispas puede deberse a dos comportamientos no excluyentes: agresividad y agregación de individuos sobre la fuente alimenticia. Por un lado, las hormigas presentaron comportamientos agresivos de tipo social. Esto significa que los ataques a eventuales competidores o presas, son generalmente desarrollados por grandes números de individuos, generándole una ventaja numérica difícil de superar cuando la presa o competidor es de tamaño similar. En particular, el género más abundante encontrado en este trabajo, *Dorymyrmex*, es uno de los más agresivos que habitan la Patagonia (Kusnesov 1959). Estas hormigas poseen diversos mecanismos de defensa, tales como sustancias ácidas (ácido fórmico) y fuertes mandíbulas. En el campo pude observar situaciones donde las avispas, al intentar posarse sobre el cebo, fueron atacadas por las hormigas. Por otro lado, estas hormigas, al presentar un comportamiento de agregación, forman grandes agrupaciones de individuos, lo cual dificulta o impide el acceso al recurso alimenticio de otros organismos. Tanto *Dorymyrmex tener* como *Camponotus chilensis* presentan este comportamiento. La relación positiva, aunque poco explicativa, entre el efecto reductor sobre las avispas y la abundancia de hormigas apoya la idea de que ambos comportamientos pueden explicar el éxito competitivo de las hormigas. Independientemente del comportamiento agresivo de las hormigas, un 23 % de la superioridad de las hormigas puede explicarse mediante el comportamiento de agregación que presentan, dado que la gran abundancia de hormigas sobre un cebo impide físicamente a las avispas posarse sobre el mismo. Durante el desarrollo de los ensayos observé situaciones donde las hormigas, debido a su

alta concentración, impedían que las avispas se posasen sobre los cebos (Figura 11). Por consiguiente, ambos mecanismos, agresividad y agregación, pueden ser la causa por la cual la presencia de hormigas disminuye la abundancia de avispas.



Figura 11: Comportamiento de agregación que presenta *Camponotus chilensis* (izquierda) y *Dorymyrmex tener* (derecha).

La dirección y/o magnitud de la interacción competitiva no dependió del tipo de hábitat, ya que tanto en el bosque como en el matorral las hormigas fueron competitivamente superiores a las avispas. La incorporación de estos hábitats fue bajo el supuesto de que estos ambientes diferían en la especie dominante de hormiga, y que las diferentes características estructurales y climáticas podrían afectar la dirección o magnitud de la interacción competitiva. El matorral está caracterizado por una vegetación arbustiva y una estructura heterogénea de suelo que, por un lado, puede facilitar la detección visual de alimento para los insectos, y por otro lado presenta una mayor temperatura a nivel del suelo que el bosque. El bosque, en cambio, presenta más estratos, por lo cual la detección visual del alimento puede ser más difícil, y, menores temperaturas. Sin embargo, *Dorymyrmex tener* fue la especie dominante en ambos ambientes y la estructura física de los hábitats no afectó ni la magnitud ni la intensidad de la interacción competitiva, ya que las abundancias de avispas y hormigas fueron similares en ambos ambientes. Posiblemente los sitios de bosque seleccionados no fueron lo suficientemente cerrados o

prístinos como para que, por ejemplo, la temperatura de los sitios muestreados sea muy diferente a los sitios de matorral, la vegetación dificulte la búsqueda de alimento, y en consecuencia la especie dominante de hormiga cambie. Futuros estudios deberían analizar esta interacción en ambientes donde, *a priori*, se determine la dominancia de *Camponotus chilensis*.

Las proteínas fueron mucho más preferidas que los hidratos de carbono tanto por hormigas como por avispas (Figura 12); por lo tanto no se pudo determinar si la intensidad o dirección de la competencia era afectada por el tipo de alimento. La escasa abundancia de avispas en los cebos de hidratos de carbono puede deberse al forrajeo diferencial que presentan de acuerdo a las necesidades fisiológicas de la colonia (D'Adamo & Lozada 2005). En el período del año en que se realizó este estudio (febrero, marzo y abril), las obreras de *Vespula germánica* se dedican al cuidado de los individuos de la colonia realizando un forrajeo preferencial sobre alimentos proteicos. Un estudio realizado recientemente, indica que durante el periodo comprendido entre principios de febrero y fines de abril, *Vespula germanica* prefiere alimentos ricos en proteínas frente a cualquier tipo de cebo que contenga alguna sustancia azucarada (Sackmann & Corley 2007). Adicionalmente, la atractividad de un cebo está fuertemente relacionada con su textura o presentación. Por ejemplo, cebos pastosos no son preferidos por las avispas con respecto a cebos de textura granulosa, o la explotación de cebos fluidos depende de la forma en que las avispas pueden acceder a ellos (o sea, si se mojan las patas o no). Por dichas razones, analizar si el tipo de alimento (proteínas e hidratos de carbono) afecta la dirección y/o intensidad de la competencia requiere de una reformulación del diseño experimental. Por ejemplo, los ensayos deberían desarrollarse hacia el final de la temporada de vuelo de las avispas y los cebos ser ofrecidos con otra presentación (p. ej., bebederos en los cuales las avispas no se mojen las patas al alimentarse).



Figura 12: Arriba: atractividad del cebo proteico para las avispas (izquierda) y para las hormigas (derecha); Abajo: atractividad del cebo de hidratos de carbono para avispas y hormigas conjuntamente.

Debido a la baja riqueza de especies capturadas en los diferentes cebos, no fue posible evaluar si la magnitud o intensidad de la competencia depende de la especie de hormiga dominante. A pesar de la riqueza de hormigas que hay en el NO de la Patagonia (30 *spp* aproximadamente, Fergnani 2006), el 97.5% de las hormigas capturadas en los cebos correspondieron a *Dorymyrmex tener*. *Camponotus chilensis* fue capturada en el 60 % de los sitios de bosque, pero con muy baja abundancia relativa, representando solo el 1.6 % del total de las capturas. En otras regiones del país, como la chaqueña, *Dorymyrmex tener* es una especie subordinada en las interacciones competitivas con otras especies de hormigas (Bestlemeyer 2000). En cambio, en Patagonia es una especie abundante y dominante (Farji-Brener *et al.* 2002). Estudios previos indican que en ciertas situaciones (p. ej., disturbio por fuego)

la causa de la reducción local en la diversidad de hormigas puede deberse a la dominancia de *Dorymyrmex spp* (Sackmann & Farji-Brener 2006). La preferencia de *Dorymyrmex tener* por sitios disturbados y la selección de los sitios de muestreo cerca de caminos puede haber sido la causa de la alta abundancia encontrada, independientemente del tipo de hábitat muestreado.

Pese a que el enfoque experimental es considerado como una de las herramientas más poderosas para reconocer los mecanismos que generan patrones, la realización de manipulaciones puede acarrear efectos indeseables y generar resultados alejados de la realidad (Underwood 1997). Por ejemplo, la presentación de “cebos artificiales” en lugar de presas naturales podría ser poco representativo de lo que sucede en la naturaleza. Sin embargo, la utilización de cebos es una técnica ampliamente utilizada y aceptada en los estudios ecológicos porque presenta ciertas ventajas respecto al uso de presas naturales (Agosti *et al.* 2000). Básicamente, el uso de cebos disminuye la posibilidad de que el comportamiento de forrajeo se vea afectado por cuestiones de abundancia relativa, calidad, estado, olor y forma del alimento, variables que con el uso de cebos se encuentran experimentalmente controladas (Agosti *et al.* 2000). El uso de cebos naturales como insectos muertos, carroña, néctar de flores o exudados de pulgones presentaría logísticos problemas para realizar un adecuado diseño experimental, y dificultaría la interpretación de los resultados por las razones expuestas. Por otra parte, observaciones de campo sugieren que los encuentros entre avispas y hormigas que ocurrieron en los cebos también suceden en situaciones naturales. Durante los muestreos tuve la posibilidad de observar avispas y hormigas forrajeando sobre la misma presa. Este hecho estaría apoyando, junto a las características compartidas entre ambas especies, la utilización de recursos alimenticios comunes. Otro efecto indeseado del experimento podría ser un incremento exagerado en la abundancia de ambas especies. Sin embargo, en la naturaleza se observa frecuentemente abundancia de avispas (Figura 13) y hormigas similares a las encontradas en los cebos experimentales (Farji-Brener *et al.* 2002, Sackmann *et al.* 2001). En resumen, creo que la existencia de competencia asimétrica no es una consecuencia de un potencial sesgo por el uso de cebos, sino que es un evento que ocurre también en situaciones naturales.



Figura 13: avispas forrajeando sobre una presa.

Los resultados de este trabajo sugieren que la interacción estudiada es un ejemplo de resistencia biótica, en donde especies locales, mediante competencia, pueden reducir la abundancia y/o el rango de distribución de especies exóticas. Sin embargo, la importancia de la resistencia biótica por parte de las hormigas como un mecanismo que afecte negativamente la invasión de *V. germanica* amerita mayores estudios. Por ejemplo, la competencia entre hormigas y avispas parece ser intensa pero heterogénea espacialmente. Del total de sitios muestreados, solo encontré interacción entre ambos organismos en el 40 %. En el 60 % de sitios restantes sólo encontré a una u otra de las especies, o a ambas pero en muy baja abundancia. Esto sugiere que el efecto negativo del ensamble de hormigas sobre las avispas se encuentra limitado espacialmente a determinados sitios. Dada las características de la especie dominante de hormiga, estos sitios podrían concentrarse en ambientes abiertos, o sitios disturbados, áreas en las cuales ambas especies conviven. En estas circunstancias, y si la disponibilidad de alimento es limitante, las hormigas podrían limitar el crecimiento poblacional de *Vespula germanica*.

En general la resistencia biótica ha sido propuesta como una de las causas del fracaso de invasiones biológicas o como un regulador de las poblaciones exóticas (Levine *et al.* 2004). La interacción competitiva entre

avispas y hormigas podría ser una de las causas por las cuales las poblaciones de avispas no alcanzan abundancias tan altas como en otras regiones invadidas (Sackmann 2005). El número de avispas en bosques del NO de la Patagonia es de 3 a 8 veces menor que en ambientes comparables de Nueva Zelanda (Sackmann *et al.* 2008). Esto puede deberse a la ausencia de homópteros *Ultracoelostoma* spp en los bosques andino-patagónicos que son un recurso alimenticio clave para las avispas en otras regiones como por ejemplo los bosques de *Nothofagus* spp en Nueva Zelanda (Beggs 2001). Por otro lado, el menor lapso de tiempo transcurrido desde el establecimiento de la avispas en la región patagónica (unos 30 años) con respecto a Nueva Zelanda (unos 60 años), podría también ser causa de la menor abundancia relativa de estas avispas en Patagonia. Mi trabajo sugiere que además de las causas señaladas, la superioridad competitiva de las hormigas, ya sea por agresión y/o agregación, sobre las avispas también podría limitar la abundancia y/o la expansión de *Vespula germanica* en determinadas áreas de la Patagonia (Figura 14).



Figura 14: “Triunfo” de las hormigas.

Agradecimientos

A mis viejos y hermanas, por el *incondicional apoyo y confianza* que me brindaron *siempre!!!*

A Luís, por su *amor, aguante, apoyo y compañía* de siempre.

A Guedi, por haberme guiado y *enseñado* muchísimo.

A Paula, por el aguante, la compañía y la *fuerza* que me dio durante todo este tiempo.

A Rocío y Luciano, por la ayuda constante y el apoyo en los muestreos.

A Chili, por estar siempre.

A mis compañeros de la facu por las horas de estudio compartidas.

A mis amigos de Baires, Bari y compañeros de trabajo por estar siempre que los necesite.

A Diego Añon Suarez y Luis Sancholuz por el tiempo invertido en la lectura y corrección de este trabajo.

A la Universidad Nacional del Comahue, profesores, ayudantes y todos aquellos integrantes del C.R.U.B. que me permitieron realizar esta carrera.

!!!MUCHAS GRACIAS!!!

Bibliografía

- Agosti D., Majer L., Alonso I. & Schultz T. 2000. *Ants, and standard methods of measure and monitoring biodiversity*. Smithsonian, Washington.
- Akre R. & Mac Donald P. 1986. *Biology, economic importance and control of yellow jackets*. Bradleigh Vinson, S. (eds.). *Economic Impact and Control of Social Insects*. Pergamon Press, New York 353 – 412 pp.
- Akre R., Ramsay C., Gable A., Baird C. & Standford A. 1989. Additional range extension by the german yellow jacket *Paravespula germanica* (Fabricius), in North America (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* 65: 79-88.
- Archer M. E. 1998. The world distribution of the euro-asian species of *Paravespula* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 134: 279-284.
- Barr K., Moller H., Christmas E., Lyer P. & Beggs J. 1996. Impact of introduced common wasp (*Vespula vulgaris*) on experimentally placed mealworms in a New Zealand beech forest. *Oecologia* 105: 266-270.
- Beggs J. 2001. The ecological consequences of social wasp (*Vespula sp.*) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. Elsevier. *Biological Conservation* 99: 17-28.
- Bestlemeyer B. 2000. The trade-off between termal tolerante and behavioral dominante in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009.
- Caughley G. 1994. *Directions in Conservation Biology*. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- Crawley M. 1989. Chance and timing in biological invasions. Drake J. and H. Mooney (eds.). *Biological Invasion: a Global Perspective*. SCOPE 37. John Willey & Sons, Chichester 407-420 pp.
- D'Adamo P., Sackmann P., Lozada M. & Corley J. C. 2000. Local enhancement in the wasp *Vespula germanica*. Are visual cues all that matter? Odour and local enhancement in *Vespula germanica*. *Insectes Sociaux* 47 (3): 289-291.

- D'Adamo P., Sackmann P., Rabinovich M., Corley J. C. 2002. The potential distribution of the German wasps (*Vespula germanica*) in Argentina. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 79-85.
- D'Adamo P. & Lozada M. 2003. The importance of location and visual cues during foraging in the German wasp (*Vespula germanica* F.) (Hymenoptera: Vespidae). *New Zealand Journal of Zoology* 30: 171-174.
- D'Adamo P. & Lozada M. 2005. Conspecific and food attraction in the wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae), and their possible contributions to control. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98: 236-240.
- D'Adamo P. & Lozada M. 2007. Foraging behavior related to habitat characteristics in the invasive wasp *Vespula germanica*. *Insect science* 14: 383-388.
- de Rivera C. E., Ruiz G. M., Hines A. & Jivoff P. 2005. Biotic resistance to invasion: Native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecological society of America* 86 (12): 3364-3376.
- Dickman C. R. 1996. Impact of exotic generalist predators on the native fauna of Australia. *Wildlife Biology* 2: 185-195.
- Edwards R. 1980. Social wasp, their biology and control. East Grinstead, Rentokil Limited.
- Farji-Brener A. G. & Corley J. C. 1998. Successful invasions of hymenopterans insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8: 237-249.
- Farji-Brener A. G., Corley J. C. & Bettinelli J. 2002. The effect of fire on ant communities in northwestern Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and distributions* 8: 235-243.
- Fernani P. 2006. Estructura ecológica y espacial en la diversidad de hormigas epigeas en la transición subantártica patagónica. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Fox M. & Fox B. 1986. The susceptibility of natural communities to invasion. Groves R. & Burdon J. (eds.) *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University Press, New York. Pp. 57-76.
- Gurevitch J. & Padilla D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions?. *Elsevier* 19 (9): 470-475.

- Harris R. J. 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in honeydew beech forest of the South Island, New Zealand Journal of Zoology 8: 159-169.
- Harris R. J. 1996. Frequency of over-wintered *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) colonies in scrubland-pasture habitat and their impact on prey. New Zealand Journal of Zoology 23: 11-17.
- Harris R. J., Oliver E. H. 1993. Prey diets and populations densities of wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in a scrubland-pasture. New Zealand Journal of Zoology 15: 5-12.
- Hengeveld R. 1989. Dynamics of Biological Invasions. Chapman and Hall, London. 160pp.
- Holldobler B. & Wilson E. O. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Kusnesov N. 1953. Las hormigas en los Parques Nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados. Anales del museo Nahuel Huapi, Perito Francisco P. Moreno. Tomo III. Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Nación. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires.
- Kusnesov N. 1959. La fauna de hormigas en el oeste de la Patagonia y Tierra del Fuego. Acta Zoológica Lilloana 17: 321-401.
- Levine M. J., Adler B. P. & Yelenik G. S. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology letters 7: 975-989.
- Lodge D. M. 1993. Biological invasions: Lessons for Ecology. Elsevier Science Publishers Ltd (UK).
- Markwell T. J., Nelly D. & Duncan K. W. 1993. Competition between Money bees (*Apis mellifera*) and wasp (*Vespula sp.*) in honeydew beech (*Nothofagus solandri* var. *Solandri*) forest. New Zealand Journal of Ecology 17: 85-93.
- Mooney H. A. & Hobbs R. J. 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington.
- Pimm S. & Gilpin M. 1989. Theoretical Issues in Conservation Biology. J. Roughgarden, R. M. May, S.A. Levin (eds.). Perspectives in Ecological Theory. Princeton University Press.

- Pimm S. 1991. The balance of nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities. The University of Chicago Press, Chicago. 434 pp.
- Sackmann P., D'Adamo P. & Corley J. C. 2000. Presencia de la avispa exótica, *Vespula germanica* en los Parques Nacionales de la Patagonia. Comunicación Técnica Nro. 10. Grupo Forestal. EEA INTA Bariloche.
- Sackmann P., D'Adamo P., Rabinovich M. & Corley J. C. 2000. Arthropod prey foraged by the German wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia, Argentina. *New Zealand Entomologist* 23: 55-59.
- Sackmann P., Rabinovich M. & Corley J. C. 2001. Successful removal of German Yellow jackets (Hymenoptera Vespidae) by toxic baiting. Laboratorio de ecología de insectos. Grupo Forestal, EEA INTA Bariloche. *Journal of Economic Entomology* 94 (4): 811-816.
- Sackmann P. 2005.. Efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el noroeste de la Patagonia. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Sackmann P. & Farji-Brener A. 2006. Effect of fire on ground beetles and ant assemblages along an environmental gradient in NW Patagonia: Does habitat type matter? *Ecoscience* 13(3): 360-371.
- Sackmann P. & Corley J. C. 2007. Control of *Vespula germanica* (Hym. Vespidae) populations using toxic bait: bait attractiveness and pesticide efficacy. The Authors. Blackwell Verlag. Berlin. Journal compilation.
- Sackmann P., Farji-Brener A. & Corley J. 2008. The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of north-west Patagonia, Argentina: an experimental study. *Ecological Entomology* 33: 213–224.
- Smith R. L. & Smith T. M. 2001. Ecología. 4ta. edición. Pearson Educación. S. A. Madrid.
- Spradbery J. P. 1973. Wasps: An Account of the Biology and Natural History of the Solitary and Social Wasps. University of Washington Press, Seattle.
- Spradbery J. P. & Maywald G. F. 1992. The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* [F.] (Hymenoptera: Vespidae), in

- Australia: past, present and future. *Australian Journal of Zoology* 40: 495-510.
- Spurr E. B. 1995. Protein bait preferences of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) at Mt Thomas, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of zoology* 22: 281-289.
- Spurr E. B. 1996. Carbohydrate bait preferences of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of zoology* 23: 315-324.
- Tribe G. D. & Richardson D. M. 1994. The European wasp, *Vespula germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae), in southern Africa and its potential distribution as predicted by ecoclimatic matching. *African Entomology* 2: 1-6.
- Underwood J. 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge University Press.
- Vasquez D. P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4: 175-191.
- Von Holle B. 2005. Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Ecological Society. British Journal of Ecology* 93: 16-26.
- Willink A. 1980. Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropica* 26: 205-206.