



Universitat de Girona

**EFFECTES DE LA INVASIÓ DE LA FORMIGA
ARGENTINA, *LINEPITHEMA HUMILE* (MAYR),
SOBRE EL PROCÉS DE DISPERSIÓ DE
LLAVORS DE PLANTES MEDITERRÀNIES.**

Jordi OLIVERAS HUIX

ISBN: 84-689-4370-3

Dipòsit legal: GI-I222-2005



**Efectes de la invasió de la formiga argentina,
Linepithema humile (Mayr), sobre el procés de
dispersió de llavors de plantes mediterrànies**

per

Jordi Oliveras Huix

Àrea de Zoologia
Departament de Ciències Ambientals
Facultat de Ciències
Universitat de Girona
Girona 2005



TESI DOCTORAL

EFFECTES DE LA INVASIÓ DE LA FORMIGA ARGENTINA, *LINEPITHEMA HUMILE* (MAYR), SOBRE EL PROCÉS DE DISPERSIÓ DE LLAVORS DE PLANTES MEDITERRÀNIES

Memòria presentada per Jordi Oliveras Huix
per a l'obtenció del títol de
Doctor per la Universitat de Girona

Jordi Oliveras Huix

Directors:

ViP
Dr. Crisanto Gómez López
Professor Titular
Àrea de Zoologia
Dept. Ciències Ambientals
Universitat de Girona

ViP
Dr. Josep M. Bas Lay
Professor Associat
Àrea de Zoologia
Dept. Ciències Ambientals
Universitat de Girona

Girona, 2005

Als meus pares,
al meu germà
i a la Sílvia

“La ciència és com un massís infinit,
els cims descoberts són molts,
però els nombre de cims per conquerir és encara més gran”

Portada: “*Ants*” de Pro Hart

Agraïments

La realització d'aquesta tesi ha estat per a mi com l'ascensió a una muntanya. Però no una muntanya qualsevol, sinó una muntanya especial. Una muntanya alta, d'aquelles el cim de les quals només s'assoleix després d'un ascens llarg, i verge, d'aquelles que encara amaguen molts racons per descobrir i el cim de les quals encara no ha estat trepitjat. Pujar una muntanya així requereix temps i esforç. Tanmateix, les ascensions d'aquest tipus són menys feixugues si es disposa del suport d'un bon equip de persones. Tot seguit, i ja sense tanta poesia, m'agradaria donar les gràcies a tots aquells que, d'alguna manera o altra, m'han ajudat al llarg del camí.

En primer lloc he d'agrair a en Crisanto Gómez per la confiança que va dipositar en mi a l'inici de tot plegat. Gràcies a ell em vaig endinsar en el llavors per mi poc conegut món de les formigues. No m'hauria imaginat mai que acabaria estudiant aquests éssers tan petits, i tan grans al mateix temps, però he de reconèixer que el tema em va enganxar de seguida. Ell va ser qui em va fer embranchar en aquesta magnífica ascensió.

Des del primer pas i durant tot el camí, tant en Crisanto com en Josep M. Bas han realitzat una magnífica tasca de direcció que, fruit de la seva experiència en el camp d'estudi d'aquesta tesi, ha estat cabdal per tirar endavant aquest treball. Ells han estat els guies d'aquesta expedició, assessorant-me, ajudant-me i donant-me el suport necessari, i al mateix temps deixant-me una agradable llibertat per traçar jo mateix el camí a seguir.

A la resta de "pecadors" (perdoneu si l'acudit no s'entén o és molt dolent, però és que quatre anys compartint despatx amb en Pere marquen molt), Kp, Pere, Núria, Xevi, Sílvia, Judit i al recentment incorporat David. Tots anem, per una cosa o per una altra, darrera d'aquesta formiga argentina que tant ens fa córrer, que sovint ens sorprèn, que a vegades ens estressa i que en algun moment ens desespera, però que també ens aporta bones estones. I és que, tal com diu una frase que vaig llegir no fa gaire "no fa falta que sigui divertit per passar-ho bé". I a la resta de companys de l'àrea, Margarida, Marta, Sandra, Maria, M^a Rosa, Sílvia i David, també investigadors d'animalades (però en el vostre cas les dels peixos). A tots tinc coses per agrair-vos, però enumerar-les totes seria llarg i segur que me'n deixaria (no confondre amb la "lleï del mínim esforç", eh Núria?, és més qüestió d'optimitzar l'esforç), així que ho simplificaré dient que sou tots collonuts, i que és un plaer treballar i estar amb vosaltres tan dins com fora la feina.

A la Gemma Vila, gràcies per ajudar-me tot sovint en algunes feixugues feines de laboratori, per les ràpides comandes i per totes les tasques que, talment com les dels portejadors en les expedicions, alleugereixen tant la feina d'un.

Al Dr. Joan Font, al Dr. Lluís Vilar, a la Dra. Gemma Pascual i a la Modesta Juanola, de l'àrea de Botànica de la UdG, i al Dr. Emili García-Berthou, de l'Institut d'Ecologia Aquàtica de la UdG, gràcies per atendre les meves consultes i resoldre els meus dubtes en les vostres respectives especialitats.

Al Dr. Xavier Espadaler, de la Universitat Autònoma de Barcelona, gràcies per la informació proporcionada, per l'ajuda en la determinació de les formigues i pels valuosos comentaris que han permès millorar els articles realitzats al llarg d'aquest treball.

A la Núria Membrives, directora del Jardí Botànic de Barcelona, gràcies per permetre'm el lliure accés al jardí i la recol·lecció de llavors.

Als informàtics de la facultat de ciències, Albert, Pep i Pere, he de confessar que sovint no entenien gaire res del que m'explicàveu, però gràcies per resoldre'm alguns dubtes i els problemes tècnics que de tant en tant comporta el fet d'haver de fer servir els ordinadors.

Per altra banda, fora de la feina hi ha tot un seguit de persones que, alguns fins i tot sense adonar-se'n, també han estat importants per la realització de la tesi. Gràcies també:

Als vells amics de festes, companys de cordada i d'animalades (aquestes sense formigues) i a tots els que, bé perquè "*he d'anar al camp*" o perquè "*tinc feina*" us he vist menys del que voldria, us agraeixo el vostre interès per aquest tan curiós per a vosaltres "*treball de les formigues*" que he estat fent, per les bones estones que hem passat quan us ho explicava, i pel suport demostrat en tot moment.

I sobretot gràcies:

Als meus pares, pel suport i pels ànims que m'heu donat durant la realització d'aquesta tesi, però també per tot allò que, molt abans, em vau ensenyar i que em degué donar aquesta afeció pels animals i per la natura en general.

Al meu germà Xevi a qui, després de tantes vegades responent a la teva insistent (sobretot darrerament) pregunta: "*Què t'iu, quan acabaràs la tesi?*" amb un: "*Aviat t'iu*", finalment puc dir-te: "*Ja està t'iu!*", i a tota la resta de la família, per l'interès que sempre heu mostrat pel meu treball, per algunes divertides converses sobre formigues que hem compartit i pel suport que m'heu donat.

I a la Sílvia, per l'impuls que ha suposat per a mi aquests darrers anys, pel suport i l'ajuda incondicionals, per demostrar-me dia a dia com pot ser de gran l'estima que un sent pels animals i per sorprendre'm cada dia.

Bé doncs (i recuperaré la poesia per acabar). Ja hem pujat la muntanya. Ha estat una ascensió llarga, i una de les més boniques de la meua vida. Ara, miro al meu voltant i veig tot un seguit de nous cims per pujar. Tots ells em semblen magnífics i apassionants, i algun serà el proper. Sigui quin sigui però, el que és segur és que amb gent com vosaltres serà molt divertit.

Gràcies a tots!

Agraïments oficials

Per acabar he d'agrair als "espònsors", els que han proporcionat la base econòmica sense la qual, desgraciadament i per moltes ganes que un en tingui, difícilment podria haver dut a terme aquest treball. En aquest sentit he d'agrair a la Universitat de Girona la concessió d'una beca de recerca gràcies a la qual he pogut dedicar-me a la realització d'aquest estudi. Per altra banda, el grup de recerca al qual he estat integrat ha gaudit durant el meu treball de dos projectes de recerca (REN2000-0300-CO2-O2/GLO i CGL2004-05240-CO2-02/BOS).

Estructura de la tesi

El lector notarà que alguns dels continguts del treball es repeteixen en algun o varis moments al llarg de la tesi. Aquest és el cas, per exemple, d'aquells aspectes que fan referència a la formiga argentina i a la descripció de la zona d'estudi. El motiu és fàcil d'entendre, i és a causa de l'estructura d'aquesta tesi, en la qual tots els capítols corresponen a articles científics que, tot i compartir una mateixa temàtica general, han estat pensats per a ser publicats i per tant llegits independentment, de tal manera que requerien tots ells d'una mateixa contextualització. Aquest motiu també justifica el fet que els capítols s'hagin escrit en anglès, en dirigir-se tots ells a revistes escrites en aquesta llengua. No obstant això, a cadascun d'ells s'ha inclòs, a continuació del resum en anglès, una traducció d'aquest al català. Per altra banda, la tesi també consta d'una introducció general i d'una discussió general, ambdues escrites en català, que contribueixen a donar cohesió i connexió als diferents capítols.

Contingut

<i>Pròleg</i>	xi
Introducció general (<i>Català</i>)	1
Capítol 1 – Can the Argentine ant (<i>Linepithema humile</i> Mayr) replace native ants in myrmecochory? (<i>Anglès</i>)	31
Capítol 2 – Long-term consequences of the alteration of the seed dispersal process of <i>Euphorbia characias</i> due to the Argentine ant invasion (<i>Anglès</i>)	57
Capítol 3 – A shift in seed harvesting by ants following Argentine ant invasion (<i>Anglès</i>)	79
Capítol 4 – Numerical dominance of the Argentine ant vs. native ants and consequences on soil resource searching in Mediterranean cork-oak forests (<i>Anglès</i>)	95
Capítol 5 – Reduction of the ant mandible gap range after biotic homogenization caused by an exotic ant invasion (<i>Anglès</i>)	113
Discussió general i conclusions (<i>Català</i>)	125
Apèndix	135

Pròleg

El text que segueix s'ha extret de la novel·la de Bernard Werber *Las hormigas*. En aquest fragment Belo-kiu-kiuni, reina d'una colònia de formigues roges, reflexiona sobre les "nanes", que és com elles anomenen a les formigues argentines.

"Belo-kiu-kiuni, el sexo viviente de la Ciudad, no está tranquila.

[...]

La Madre se mesó nerviosamente las antenas.

¿Qué sabía ella exactamente de las enanas?

Mucho y muy poca cosa.

Habían aparecido en la región cien años antes. Al principio eran sólo unas cuantas exploradoras. Como eran de pequeño tamaño, nadie desconfió. Las caravanas de enanas llegaron a continuación, llevando entre las patas sus huevos y sus reservas de alimentos.

[...]

Sin embargo, las hormigas enanas no murieron. Todos los días se las podía ver allí, llevando ramitas y pequeños coleópteros. En cambio, a las que no se veía era... a las grandes hormigas negras.

Nunca se supo lo que había pasado, pero las exploradoras belokanianas informaron que las enanas ocupaban la totalidad del nido de las hormigas negras.

[...]

Se descubrió entonces que las enanas habían instalado en Niziu-ni-kan, no una, sino... doscientas reinas. Fue algo que dejó a todo el mundo atónito.

[...]

Era una historia extravagante.

Según ellas, las enanas vivían hace mucho tiempo en otro país, a cientos de miles de cabezas de distancia.

Este país era muy diferente del bosque de la Federación. Había en él grandes frutos, llenos de colorido y muy azucarados. Por otra parte, no había invierno ni tampoco hibernación. En esta tierra de maravillas, las enanas habían construido Shi-gae-pu la "antigua", ella misma ciudad precedente de una dinastía muy antigua. Este nido esta al pie de un laurel rosa.

Entonces, ocurrió que el laurel rosa y la arena que lo rodeaba fueron un día arrancados del suelo para ser depositados en una caja de madera. Las enanas intentaron huir de la caja, pero esta fue depositada en el interior de una estructura gigantesca y muy dura. Y cuando llegaron a las fronteras de esa estructura, cayeron al agua. Había agua salada hasta donde alcanzaba la vista.

[...]

Las enanas se daban cuenta, gracias al órgano de Johnston, de que se desplazaban muy de prisa, recorriendo una distancia fenomenal.

[...]

El cambio resultó decepcionante. Los frutos, las flores, los insectos eran mas pequeños y tenían menos colorido. Habían dejado un país rojo, amarillo y azul para ir a parar a otro verde, negro y marrón.

Y luego estaban el invierno y el frío que lo paralizaban todo. Allí en su país, no sabían siquiera que el frío existiese, lo único que las obligaba a descansar era el calor.

[...]

Por otra parte, desarrollaban prácticas verdaderamente sorprendentes; por ejemplo, no tenían sexuales aladas ni vuelo nupcial. Las hembras hacían el amor y ponían entre ellas, bajo tierra. Así, cada ciudad de las enanas no tenía una única ponedora, sino muchos centenares de ellas. Eso les daba una seria ventaja: aparte de una natalidad muy superior a la de las rojas, una vulnerabilidad mucho menor. Ya que si bastaba matar a la reina para decapitar una ciudad roja, la ciudad enana podía renacer mientras quedase en ella la menor sexual.

Y no sólo era eso. Las enanas tenían otra filosofía para la conquista de territorios. Mientras las rojas, al favor de los vuelos nupciales, aterrizaban lo más lejos posible para a continuación vincularse mediante pistas con el imperio de la federación, las enanas, por su parte, avanzaban centímetro a centímetro a partir de sus ciudades centrales."

Bernard Werber, *Las Hormigas*

Introducció general

1. Introducció

1.1. Les invasions biològiques

Les invasions biològiques constitueixen tan sols un resultat - realment el pitjor dels resultats - d'un procés amb múltiples etapes que comença en el moment en què els organismes són transportats del seu hàbitat natiu a noves localitats (Mack *et al.* 2000). Aquestes arribades d'espècies forasteres a nous hàbitats no són un fenomen recent, sinó que s'han anat succeint al llarg del temps amb freqüències variables (Vermeij 1991). Tanmateix, el gran increment que ha experimentat la taxa d'aquestes invasions en els darrers temps (Vitousek *et al.* 1996) ha fet disparar l'alarma sobre aquest fenomen. A mesura que el món s'encongeix com a conseqüència de l'expansió dels viatges i de les activitats comercials humanes, les espècies d'animals i de plantes esdevenen també rodamons, algunes vegades transportades intencionadament per l'home i d'altres accidentalment. Sortosament però, només una petita part (s'estima que una de cada mil) de les espècies que arriben a un nou hàbitat acabaran esdevenint invasores (Williamson & Fitter 1996).

Les conseqüències de les invasions biològiques poden ser ecològicament i econòmicament devastadores (Mack *et al.* 2000; Pimentel *et al.* 2000). Així, actualment aquestes ja són considerades un component significatiu del canvi ambiental a nivell global (Vitousek *et al.* 1996), i es situen entre els majors responsables dels canvis en la biodiversitat, especialment en biomes mediterranis i zones temperades de l'hemisferi sud (Sala *et al.* 2000). A una escala més local, l'alteració de la composició i estructura de la comunitat animal i vegetal són dues conseqüències clares de les invasions biològiques en les àrees envaïdes (Vitousek 1990). A més, les espècies invasores poden tenir efectes negatius sobre el conjunt de l'ecosistema, mitjançant una diferent utilització i/o explotació dels recursos en comparació amb les espècies natives, a causa de l'alteració de l'estructura tròfica de l'àrea envaïda, o per una alteració de la freqüència i/o de la intensitat de perturbació (Vitousek 1990). Aquestes alteracions de l'ecosistema poden tenir, per un efecte cascada, repercussions sobre el conjunt d'espècies locals (Crooks 2002). Pel que fa a les relacions directes que s'estableixen entre les espècies invasores i les natives, la majoria tenen conseqüències negatives per a les espècies locals, actuant l'espècie exòtica com a depredadora, competidora, paràsita o patògena enfront les natives (Mack *et al.* 2000). Tanmateix, en alguns casos l'espècie invasora pot tenir un efecte beneficiós per a algunes espècies natives, ja sigui servint-les d'aliment o bé afavorint-les indirectament per

comensalisme (Crooks 2002). En general però, l'expansió d'aquestes espècies exòtiques sol comportar un desplaçament gradual de les espècies natives fet que es tradueix en una dramàtica pèrdua de diversitat i homogeneïtzació de la biota a les àrees envaïdes (McKinney & Lockwood 1999; Olden *et al.* 2004).

Les invasions biològiques involucren un elevat nombre d'espècies tant vegetals com animals que pertanyen a un elevat nombre de tàxons diferents (www.issg.org/database). D'entre els animals, els artròpodes són un dels grups de més fàcil introducció accidental per l'home (Vitousek *et al.* 1996). D'aquests, les espècies de formigues invasores constitueixen un grup particularment amenaçador.

1.2. Les formigues invasores

A causa de la seva mida reduïda, les formigues constitueixen un grup de fàcil introducció accidental per diferents activitats humanes. Nombroses d'aquestes formigues introduïdes arriben a coexistir amb les espècies de formigues natives sense arribar a provocar una perturbació aparent, essent catalogades com a "transferides" (Williams 1994; McGlynn 1999). No obstant això, determinades espècies de formigues poden arribar a constituir veritables invasions, deslligant-se de l'home i penetrant als ecosistemes naturals. Els efectes d'aquestes formigues invasores poden ser ecològicament importants (McGlynn 1999), afectant la fauna i la flora de les àrees envaïdes. Actualment, les invasions per formigues exòtiques s'han convertit en un fenomen destructiu que afecta ecosistemes continentals i insulars de tot el planeta (Holway *et al.* 2002a). A la península Ibèrica s'ha detectat la presència de 12 espècies de formigues exòtiques, de les quals dues són espècies invasores i constitueixen una amenaça potencial (Espadaler & Collingwood 2000). Aquesta tesi es centra en una d'aquestes formigues invasores, la formiga argentina *Linepithema humile* (Mayr 1868).

1.3. La formiga argentina

Aquest és el denominador comú amb què es coneix l'espècie *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). A simple vista ens trobem amb una espècie de formiga de mida petita, d'uns 2–3 mm de llargada les obreres, de superfície corporal llisa i brillant i coloració marronosa (Figs. 1 i 2). El caràcter de les obreres és nerviós, amb moviments ràpids i constantment treballadores. També és habitual trobar-les formant correes, a vegades considerablement llargues, que enllacen el niu amb alguna font d'aliment. Malgrat aquesta aparent normalitat però, ens trobem davant d'un organisme amb un potencial molt negatiu per al seu entorn un cop fora del seu hàbitat natiu. Així, el seu marcat caràcter d'espècie plaga (McGlynn 1999) l'ha situat actualment entre les 100 pitjors espècies

invasores del món segons l'ISSG (Invasive Species Specialist Group, www.issg.org/database).

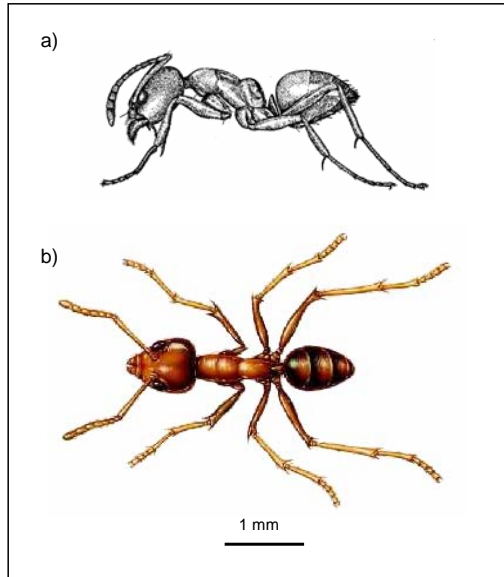


Fig. 1. Dues il·lustracions, en visió lateral i dorsal, de la formiga argentina (*Linepithema humile*). (Font: a) Hölldobler & Wilson 1990, b) www.ento.csiro.au/aicn/name_s/b_2340.htm (© Bayer CropScience AG)).



Fig. 2. Fotografia d'una obrera de la formiga argentina (*Linepithema humile*) (Copyright © 2004, Joyce Gross).

Originària de Sud-amèrica, probablement del nord d'Argentina (Tsutsui *et al.* 2001), aquesta formiga ha estat introduïda en diferents zones del món a través del comerç i altres activitats humanes (Hölldobler & Wilson 1990; Suarez *et al.* 2001). Actualment la seva distribució inclou la majoria d'hàbitats de clima mediterrani i subtropical del planeta, i ja és present en tots els continents excepte l'Antàrtida així com en nombroses illes oceàniques (Passera 1994; Suarez *et al.* 1998, 2001; Roura-Pascual *et al.* 2004) (Fig. 2).

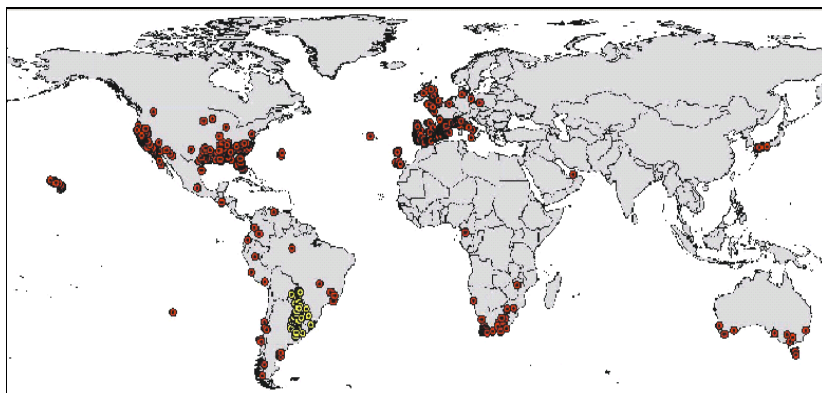


Fig. 2. Distribució mundial coneguda de la formiga argentina. Els cercles grocs corresponen a les poblacions natives i els vermells a les poblacions introduïdes. (Font: Roura-Pascual *et al.* 2004).

La primera cita de la seva presència a la península Ibèrica data del 1907 per a Portugal (Martins 1907). No obstant això, la seva arribada probablement es produí cap a finals del segle XIX. La importació de palmeres procedents de Santo Tomé (Argentina) al Palácio de Cristal (Oporto) amb motiu d'una exposició el 1894 probablement suposà la primera introducció de *L. humile* a la península Ibèrica - i segurament també al continent Europeu (Coutinho 1929; Blanck 1949). A Espanya la presència d'aquesta formiga va ser detectada per primer cop l'any 1923 a València (García Mercet 1923; Font de Mora 1923). Des de la seva introducció aquesta espècie ha anat estenent la seva distribució per la Península, mostrant un marcat patró de presència perifèrica (Espadaler & Gómez 2003) probablement fruit de la seva necessitat de climes temperats i humitats elevades (Holway *et al.* 2002b) (Fig. 3).

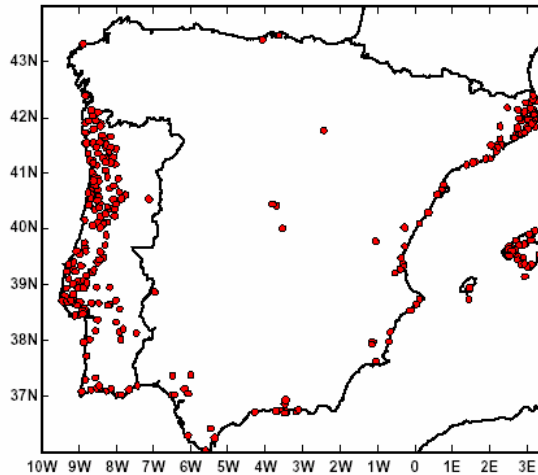


Fig. 3. Distribució coneguda de la formiga argentina a la península Ibèrica. (Font: Espadaler & Gómez 2003).

1.3.1. Caràcter invasor de la formiga argentina

L'habilitat de la formiga argentina per a esdevenir una invasora perjudicial es podria deure, en part, a una sèrie de canvis comportamentals ocorreguts durant la introducció i l'establiment d'aquesta espècie. Així, a les poblacions introduïdes la formiga argentina presenta una atípica organització social, anomenada unicolonial, caracteritzada per la formació de grans colònies - anomenades supercolònies - que contenen nombrosos nius interconnectats i cooperatius (Newell & Barber 1913; Way *et al.* 1997; Suarez *et al.* 1999; Krieger & Keller 2000; Tsutsui *et al.* 2000). Això és possible gràcies a la manca d'agressivitat intraespecífica que presenta aquesta espècie a les zones envaïdes, fet que li permet assolir poblacions amb elevades densitats d'obreres (Holway 1998a, 1999) contribuint directament al seu èxit com a invasora (Holway *et al.* 1998). Tanmateix, aquest caràcter dominant de *L. humile* a les zones envaïdes no es correspon amb el que presenta al seu domini natiu, on la formiga argentina conviu amb una diversitat d'espècies de formigues (Suarez *et al.* 1999; Heller 2004). Generalment això s'ha atribuït a la no unicolonialitat d'aquesta espècie al seu territori natiu. Així, l'agressivitat entre obreres de diferents nius comportaria una estructura multicolonial d'aquesta espècie fet que limitaria l'èxit de les seves poblacions (Suarez *et al.* 1999; Tsutsui *et al.* 2000). Aquesta diferent estructura de les colònies natives i introduïdes s'explicaria per una pèrdua de diversitat genètica ocorreguda durant la seva introducció (Tsutsui *et al.* 2000, 2001). No obstant això, aquesta hipòtesi

generalitzada ha estat posada en dubte en un estudi recent que demostra l'existència de supercolònies de *L. humile* en algunes poblacions del seu domini natiu (Heller 2004), i suggereix una major habilitat competitiva de la resta d'espècies com a factor que permetria la seva coexistència a diferència del que passa a les zones envaïdes.

1.3.2. Colonització i expansió

De manera similar a altres formigues invasores la formiga argentina posseeix algunes característiques que propicien el seu caràcter colonitzador. Per exemple, la seva preferència per ambients inestables i pertorbats, fet que la lliga estretament a l'home i les seves activitats i la fa propensa a ser transportada (Passera 1994; Holway *et al.* 2002a). A més, el fet de presentar nius amb un nombre elevat de reines, conegut amb el terme poliginia, que augmenta la probabilitat de que un fragment de colònia sigui reproductivament viable (Passera 1994). Per altra banda, s'ha vist que petits propàguls de tan sols una reina amb 10 obreres poden ja créixer ràpidament en condicions de laboratori (Hee *et al.* 2000) i que fins i tot grups d'obreres amb posta serien suficients per produir noves colònies sense necessitat de reines (Aaron 2001), característiques que contribueixen a accentuar el seu potencial colonitzador.

Un cop arribada al nou hàbitat, si les condicions d'aquest li són propícies, començarà el procés de creixement i expansió de la colònia, camí de la formació d'una nova supercolònia. El particular mecanisme de reproducció i dispersió de la formiga argentina serà important en aquest procés. Així, a diferència de la majoria d'espècies de formigues, les reines de *L. humile* no realitzen un vol nupcial per a l'aparellament i la formació de noves colònies en punts més o menys llunyans, sinó que es dispersen localment per un mecanisme de gemmació sovint anomenat amb el terme anglès "budding" (Passera 1994). Aquest procés implica l'aparellament de les reines dins el niu i posteriorment la sortida a peu d'aquestes, ja fecundades, junt amb un grup d'obreres per tal de fundar un nou niu en un altre lloc normalment proper. Aquest mecanisme comporta una propagació sòlida i afavoreix un estret lligam entre els diferents nius, però per altra banda limita la velocitat d'expansió cap a àrees adjacents als punts d'introducció i no permet la colonització d'àrees distants. No obstant aquesta limitació, la dispersió a grans distàncies, també anomenada per salts o "jump-dispersal", no és pas rara, sinó que es realitza de forma passiva i normalment associada a l'home. Així, en una revisió de diferents estudis realitzada per Suarez *et al.* (2001) la taxa d'expansió anual mitjançant gemmació observada en diferents zones envaïdes de Califòrnia prenia valors d'entre 15 metres i 270 metres, mentre que l'expansió estimada mitjançant "jump-dispersal" seria tres ordres de magnitud més gran. A la nostra àrea d'estudi la taxa d'expansió mitjana del front d'invasió mesurada entre l'agost de 2001 i l'agost de 2002 va ser de 19.00 ± 6.83 m (Casellas 2004). A més, la taxa d'expansió dependrà de la idoneïtat del

medi (Holway 1998b). En aquest sentit, la seva expansió per les zones que envaeix es dona principalment a través dels hàbitats humanitzats i alterats (Suarez *et al.* 1998). No obstant això, cada vegada hi ha més evidències de la seva capacitat d'ocupar hàbitats no alterats (Cole *et al.* 1992; Human & Gordon 1996; Holway 1998b; Carpintero *et al.* 2003; Gómez *et al.* 2003). Per altra banda, independentment del grau d'alteració, el seu avanç es veu afavorit per medis amb presència de fluxos permanents d'aigua, així com per climes temperats i humits, mentre que es veurà frenada per ambients secs i/o amb temperatures extremes (Holway 1998b). Aquest fet, a més, implica variacions estacionals i interanuals en la taxa d'expansió, sobretot en ambients amb marcada estacionalitat com els mediterranis (Sanders *et al.* 2001; Casellas 2004). No obstant això, el rang de distribució d'aquesta espècie no deixa d'augmentar. En aquest sentit, una manera de quantificar l'impacte de les formigues exòtiques sobre les comunitats naturals que ocupen és considerar el seu rang de distribució o el seu ritme d'expansió. Així, l'expansió de *L. humile* al sud-est d'Austràlia, estimada en unes 1500 hectàrees l'any 1988, s'hauria com a mínim doblat en només tres anys, estimant-se en almenys 3000 hectàrees l'any 1991 (van Schagen *et al.* 1993). Als Estats Units, l'any 1999 la formiga argentina era ja present en 335 districtes (21 estats) (Suarez *et al.* 2001). En un altre treball es va documentar la presència de dues supercolònies de la formiga argentina distribuïdes al llarg de 6000 km de la costa Mediterrània i Atlàntica del sud d'Europa (Giraud *et al.* 2002). Aquests exemples donen una idea de l'abast de l'impacte i l'amenaça potencial que suposa aquesta espècie invasora.

1.3.3. Efectes de la invasió

Efectes sobre les formigues natives

La progressiva expansió de la colònia i l'establiment d'aquesta espècie exòtica al nou hàbitat comportaran una sèrie de canvis al seu entorn. Així, un dels efectes més dramàtics i més ben documentats de la invasió de la formiga argentina és el desplaçament de les espècies de formigues natives (Donnelly & Giliomee 1985; Ward 1987; Majer 1994; Cammell *et al.* 1996; Human & Gordon 1996, 1997, 1999; Way *et al.* 1997; Suarez *et al.* 1998; Holway 1999; Gómez *et al.* 2003). De fet, la comunitat de formigues natives és probablement una de les primeres i més negativament afectades per la invasió de la formiga argentina.

S'han descrit dos mecanismes utilitzats per les formigues en la seva competència pels recursos: la competència per explotació (trobar i aprofitar els recursos abans que les altres espècies competidores) i la competència per interferència (el domini dels recursos, un cop localitzats, fent fora les espècies competidores mitjançant un comportament agressiu) (Hölldobler & Wilson 1990). Les diferents espècies de formigues presenten unes habilitats competitives limitades a un dels dos mecanismes, i aquest fet permet la coexistència d'espècies competidores en una mateixa comunitat. No obstant això, la formiga argentina

sembla no veure's lligada a un o altre mecanisme, posseint alhora una gran habilitat tant per a l'explotació com per al domini dels recursos (Davidson 1998; Holway 1999). Aquesta superioritat en la utilització dels recursos del medi enfront les espècies natives determina en gran part el seu èxit. Per altra banda, les seves habilitats en la competència per interferència, si bé no són decisives al nivell d'una única obrera sí que ho són a nivell de colònia, i això es deu a la seva habitual dominància numèrica (la seva predominància en nombre, biomassa i/o freqüència d'ocurrència en la comunitat de formigues) (Holway 1999). Així, la combinació de la seva dominància comportamental (superioritat en els encontres amb les altres espècies competidores) i la seva dominància numèrica consolida la dominància ecològica de la formiga argentina sobre la resta d'espècies natives a les àrees envaïdes (Davidson 1998) i comporta el seu progressiu desplaçament. A més, la invasió de la formiga argentina no només provoca una disminució del nombre d'espècies de formigues sinó també una alteració de l'estructura de tota la comunitat de formigues natives, passant d'un patró de segregació de les espècies natives abans de la invasió a un patró d'ocurrència agregada o aleatòria d'aquestes després de la invasió (Sanders *et al.* 2003).

Efectes sobre artròpodes i vertebrats

L'impacte de la invasió de la formiga argentina sobre la fauna no es limita a la comunitat de formigues. A causa del seu caràcter omnívor (Newell & Barber 1913; Markin 1970a; Human *et al.* 1998), que li permet recórrer a una diversitat de tipus d'aliments, la formiga argentina pot afectar altres espècies d'invertebrats directament per depredació o per competència. Així, la reducció de les poblacions de nombroses espècies d'artròpodes ha estat documentada en àrees envaïdes de l'illa de Hawaii (Cole *et al.* 1992) i de Califòrnia (Buys 1994; Human & Gordon 1997; Bolger *et al.* 2000; Huxel 2000). Per altra banda, aquesta reducció de la diversitat i abundància de les poblacions de formigues i d'artròpodes no formíctids pot comportar tota una sèrie d'efectes indirectes sobre altres tàxons, arribant a afectar fins i tot algunes espècies de vertebrats. En aquest sentit, la reducció de les poblacions d'una espècie de musaranya, *Notiosorex crawfordi* (Coues) (Insectívora: Soricidae) (Laakkonen *et al.* 2001), i d'una espècie de llangardaix, *Phrynosoma coronatum blainvillei* Gray (Squamata: Phrynosomatidae) (Suarez *et al.* 2000), detectades en diferents zones envaïdes del sud de Califòrnia, sembla que podrien ser degudes, en part, a la disminució de les poblacions d'artròpodes de què aquestes espècies s'alimenten. En el cas del llangardaix, a més, la incorporació de la formiga argentina en la seva dieta, en substitució de les espècies de formigues natives desplaçades, comportava una taxa de creixement negativa d'aquests (Suarez & Case 2002). Fins i tot s'ha citat un possible impacte directe sobre una espècie d'ocell, *Polioptila melanura melanura* (Lawrence) (Passeriformes: Polioptilidae), a Califòrnia, on sembla que la formiga argentina podria ser la causant de la fallida d'alguns

nius (Sockman 1997). En un estudi semblant, realitzat a la mateixa àrea del present treball, es va veure que la presència de *L. humile*, tot i no afectar l'èxit reproductiu de la mallerenga blava, *Parus caeruleus* L. (Passeriformes: Paridae), sí semblava comportar una disminució de la condició física dels polls (encara que només s'apreciava en anys meteorològicament desfavorables), fet que podria arribar a disminuir la posterior supervivència dels polls un cop emancipats (Roca 2004).

Efectes sobre mutualismes

A banda de totes aquestes conseqüències, directa o indirecta relacionades amb l'alteració de mecanismes de depredació i competència després de la invasió, altres processos ecològics poden resultar afectats. Així, les formigues participen en tota una sèrie de relacions mutualístiques amb altres animals i plantes que poden resultar alterades o desaparèixer després del desplaçament de les espècies natives de les zones envaïdes. L'impacte, en aquests casos, dependrà de la capacitat de la formiga argentina d'assumir els rols de les formigues desplaçades a causa de la invasió. Un exemple el tenim en les relacions de mutualisme entre formigues i homòpters secretors de melassa. En ser la melassa secretada pels homòpters un dels components principals de la dieta de *L. humile* (Markin 1970a, 1970b; Bristow 1991; Gómez & Espadaler 2003; Abril no publicat), és d'esperar un manteniment d'aquest mutualisme després de la invasió. No obstant això, els ritmes i nivells d'exploració d'aquest recurs sí podrien resultar alterats. Així, l'eliminació o dissuasió dels enemics naturals dels homòpters exercida per la formiga argentina (Holway *et al.* 2002a) pot suposar la pèrdua del control biològic que efectuaven aquests i comportar un increment de les densitats d'homòpters (Bartlett 1961). Aquesta alteració podria afectar, de retruc, les plantes hoste que són explotades. Per altra banda, l'atracció de la formiga argentina cap al nèctar floral d'algunes plantes pot suposar la dissuasió dels legítims pol·linitzadors d'aquestes (Buys 1990; Visser *et al.* 1996; Blancafort & Gómez 2005), i donat que les formigues són típicament uns pol·linitzadors poc efectius (Beattie 1982; Beattie *et al.* 1984; Hölldobler & Wilson 1990; Peakall *et al.* 1991), això podria traduir-se en una reducció de la producció de llavors (Blancafort & Gómez 2005) i per tant una pèrdua de capacitat reproductiva d'aquestes. Un altre important mutualisme on intervien algunes espècies de formigues i que podria resultar alterat per la invasió és el procés de dispersió de llavors per formigues. En ser aquest el focus d'atenció del present treball, serà analitzat detalladament més endavant.

Efectes sobre l'home

Algunes de les alteracions provocades per la formiga argentina a les àrees envaïdes poden afectar, directament o indirecta, espècies vegetals explotades per l'home, arribant a

comportar pèrdues econòmiques importants. Newell i Barber (1913) documenten l'efecte pernicios de la formiga argentina sobre figues i sobre flors de tarongers a Califòrnia. En un altre estudi, realitzat també a Califòrnia, El-Hamalawi i Menge (1996) van veure que *L. humile* actuava com a transmissora de *Phytophthora citricola* Sawada, un fong que provocava una severa malaltia en l'alvocater (*Persea americana* Mill.). Per altra banda, també ha estat documentat el potencial paper de la formiga argentina com a vector de microorganismes enteropatògens en indústries alimentàries (Ipinza-Regla *et al.* 1984 citat a Torres-Contreras 2001) i com a vector intrahospitalari de bacteries mesòfiles al Brasil (Ipinza-Regla *et al.* 1981; Bueno & Fowler 1994).

1.3.4. Prevenció, control i eradicació

De la mateixa manera que amb la resta d'espècies invasores del planeta, l'estratègia més efectiva de què disposem per combatre la invasió de la formiga argentina és la prevenció (Myers *et al.* 2000; Suarez *et al.* 2001). Aquesta s'hauria de dur a terme mitjançant una ràpida detecció dels propàguls i l'eliminació d'aquests abans que es dispersin. Paral·lelament, el manteniment de la bioresistència natural del medi, evitant les alteracions causades per l'home que generin condicions que puguin afavorir la instal·lació, creixement i expansió de colònies incipients d'aquesta espècie, pot ajudar a prevenir la invasió. Per altra banda, l'eradicació o el control amb èxit de la formiga argentina en les àrees ja envaïdes suposa una tasca, com a mínim, summament difícil. El control biològic no és possible, ja que de moment no s'ha identificat cap agent de control efectiu. Així, els esforços han estat generalment dirigits a trobar algun insecticida efectiu, obtenint-se èxits variables. En estudis realitzats al Parc Nacional de Haleakala, a l'illa de Hawaii, s'ha vist que mitjançant la fumigació amb un producte a base de hydramethylnon sobre el front d'invasió de *L. humile* s'aconseguia frenar el seu avanç satisfactòriament (Krushelnycky *et al.* 2004). No obstant això, tots els intents d'eradicació realitzats, de moment, no han tingut èxit. En tot cas, una regla general en les invasions biològiques és que la probabilitat d'eradicació satisfactòria disminueix dràsticament en augmentar l'amplitud de la distribució de l'espècie (Myers *et al.* 2000), de manera que els esforços en aquest sentit tindran més expectatives d'èxit sobre introduccions recents que no pas sobre poblacions extenses i ben establertes. Sembla clar però, que les despeses econòmiques que comportarà el control o eradicació d'aquesta espècie invasora, en el supòsit de ser factibles, de ben segur seran molt superiors a les que comportaria una bona estratègia de prevenció.

1.4. La dispersió de llavors

El procés de dispersió de llavors té una importància cabdal en l'èxit reproductor de les plantes (Willson 1992), i suposa l'enllaç entre el cicle reproductiu de la planta adulta i la

seva descendència. A més, aquest procés determinarà la base de la descendència i serà determinant per a tots els subseqüents processos demogràfics de la població (Schupp & Fuentes 1995). Les plantes han desenvolupat diverses adaptacions per a la dispersió de les seves llavors. Així, per a moltes espècies de plantes els animals proporcionen el mitjà de transport en aquesta crítica fase mòbil de la història de la planta (Stiles 1992). En aquests casos el procés rep el nom de zoocòria. Molts exemples de zoocòria són relacions mutualístiques entre la planta i l'animal, en les quals l'animal dispersa les llavors o els fruits i a canvi n'obté una recompensa, generalment nutricional. La gran majoria d'animals que dispersen llavors són vertebrats (principalment ocells) o formigues (Stiles 1992). En el segon dels casos el procés rep el nom de mirmecocòria, la qual va ser descrita per primer cop per Sernander l'any 1906.

A causa de la ubiqüitat de les formigues, presents en la majoria dels ecosistemes terrestres, el procés de dispersió de llavors per formigues (mirmecocòria) és un component important en la reproducció de centenars d'espècies de plantes de tot el món (Beattie 1985; Hölldobler & Wilson 1990). Així, la mirmecocòria és un procés present en diferents hàbitats de tots els continents del planeta excepte l'Antàrtida (Beattie 1983). Globalment, aquest procés involucra més de 80 famílies de plantes i quatre de les set subfamílies de formigues (Beattie 1985). En una recopilació feta per Gómez i Espadaler (1997) el nombre d'espècies de formigues citades com a dispersants de llavors per a tot el planeta des de 1895 era d'unes 200, pertanyents a 47 gèneres diferents. De la mateixa manera que en altres formes de dispersió de llavors per animals, la mirmecocòria es considera una associació positiva en la qual les plantes mirmecòcores augmenten la seva probabilitat de reproducció mitjançant el reclutament d'animals, en aquest cas les formigues, per a la distribució espacial de les seves llavors. Al mateix temps, les formigues n'obtenen un benefici nutricional. Aquestes són atretes per un teixit carnos de naturalesa lipídica (anomenat aril o eleosoma) que es troba adherit a la llavor, i que indueix a la formiga a recol·lectar-la (Brew *et al.* 1989) (Fig. 4). Almenys en alguns casos aquesta atracció s'explicaria pel fet que la composició de l'eleosoma seria similar a la d'insectes que són presa de les formigues (Hughes *et al.* 1994). Un cop trobada la llavor, tot el conjunt (llavor més eleosoma) és transportat al niu, on l'aril serà arrencat i servirà d'aliment per a les obreres i/o les larves. La llavor serà posteriorment descartada, ja sigui dins el niu o bé retornada a la superfície.

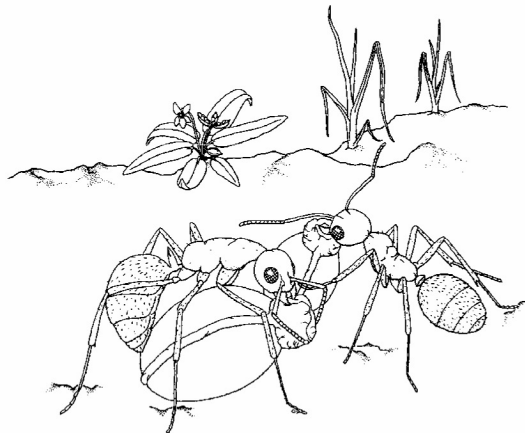


Fig. 4. Un exemple de la dispersió de llavors efectuada per formigues. Dos individus de *Formica podzolica* agafant llavors de *Viola nuttallii*. En cada cas la formiga manipula la llavor per l'eleosoma. Al seu darrera es pot veure una planta madura amb una flor oberta i una càpsula ja desenvolupada. (Extret de Beattie 1985).

Els beneficis que suposa per a la planta aquesta associació amb les formigues variaran entre diferents espècies de plantes i entre diferents hàbitats del planeta. En una revisió feta per Beattie (1985), aquest planteja cinc hipòtesis sobre diferents beneficis que podrien obtenir les llavors amb aquesta interacció: (1) hipòtesi de fugida de la depredació, ja que les llavors que romanguin dins el niu de la formiga quedaran protegides dels depredadors; (2) hipòtesi de fugida del foc, ja que les llavors dins el niu quedaran menys exposades als efectes perjudicials dels incendis; (3) hipòtesi dels nutrients, ja que entrar al niu pot suposar l'arribada a un microhàbitat millor (en termes de nutrients) en comparació amb l'entorn que pot afavorir la germinació de la llavor i la posterior emergència; (4) hipòtesi de la fugida de la competència, ja que les llavors mirmecòcores seran transportades a llocs on altres espècies no poden accedir reduint-se així la competència interespecífica; i (5) hipòtesi de la dispersió per distància, ja que el simple allunyament de la planta mare pot suposar una reducció de la competència de les plàntules amb aquesta. Les cinc hipòtesis no són mútuament excloents, sinó que cadascuna d'elles pot tenir més o menys importància en unes espècies i/o hàbitats del planeta que altres.

1.4.1. Efectes de la invasió de la formiga argentina sobre la dispersió de llavors

Les diferents espècies de formigues contribueixen de manera diferent a la dispersió de llavors mirmecòcores (Gómez 1995; Gorb & Gorb 1999). Així, de totes les espècies de

formigues presents en un territori només algunes d'elles són dispersants de llavors. En aquest sentit, s'ha vist que la composició de la comunitat de formigues influencia fortament les taxes de dispersió i el destí de les llavors transportades en un hàbitat (Gorb & Gorb 1999). Per tant, el desplaçament de les espècies de formigues natives que provoca la invasió de la formiga argentina pot alterar el procés de dispersió de llavors i tenir conseqüències negatives sobre l'èxit reproductiu d'algunes espècies vegetals, arribant fins i tot a afectar l'estructura i composició de la comunitat vegetal. El grau d'aquest impacte dependrà de la capacitat de la formiga argentina per a reemplaçar el paper de les espècies natives de formigues dispersants de llavors que hagin estat desplaçades. En aquest sentit, la formiga argentina ha estat generalment descrita com a dolenta o nul·la dispersant de llavors en diversos estudis realitzats en diferents àrees envaïdes del món. Així, en el primer treball documentat que analitza l'impacte de la invasió sobre el procés de dispersió de llavors, realitzat l'any 1982 en zones envaïdes del fynbos a Sud-àfrica, Bond i Slingsby (1984) van observar que les obreres de *L. humile* eren atretes per les llavors mirmecòcores de *Mimetes cucullatus* (L.) (Proteaceae). No obstant això, la formiga argentina era més lenta en la localització de les llavors i el nombre de transports de llavors efectuats era menor en comparació amb les espècies de formigues natives. A més, els transports efectuats per *L. humile* rarament superaven els 5 cm de distància i en cap cas tingueren el niu com a destí final de la llavor sinó que generalment aquestes eren abandonades sobre el sòl. Aquest fet comportava una major pèrdua de llavors per depredació que a les zones no envaïdes. A més, es va observar una dràstica reducció del percentatge d'emergència de plàntules a les zones envaïdes. En un altre estudi, Midgley i Bond (1995) van observar una forta atracció de *L. humile* cap a les llavors de *Leucospermum conocarpodendron* (L.) una altra Proteàcia mirmecòcora del fynbos Sud-africà. En un tercer estudi realitzat també al fynbos sobre diferents espècies mirmecòcores (entre elles les dues dels estudis citats anteriorment), Christian (2001) descriu el paper de la formiga argentina com a nul en el procés de dispersió de totes elles. No obstant això, en aquest cas algunes espècies de formigues dispersants natives aconseguen coexistir amb *L. humile*. Aquest desplaçament parcial de les espècies dispersants natives permetia un manteniment del procés de dispersió d'algunes espècies de llavors poc pesades a les àrees envaïdes, però no el de les llavors més pesades, les quals es veien sotmeses a unes majors pèrdues per depredació. Aquest fet provocava una reducció en el reclutament de les espècies amb llavors més pesades a les zones envaïdes, la qual cosa comportava un canvi en la composició de la comunitat de plantes a causa d'una reducció desproporcionada de la densitat d'espècies amb llavors més pesades. En dos treballs més publicats recentment, fruit d'estudis duts a terme també al fynbos Sud-africà, es descriu els efectes de la invasió sobre la dispersió de diferents espècies de llavors mirmecòcores. En el primer d'ells (Witt & Giliomee 2004) es documenta la observació de transports ocasionals de llavors de *Phyllica*

pubescens Aiton (Rhamnaceae) per *L. humile*, però l'excessiva mida de les granes impedia la seva introducció al niu i eren finalment abandonades a l'entrada d'aquest. Tanmateix, la permanència d'algunes espècies de formigues dispersants natives a les zones envaïdes permetia un cert manteniment de la dispersió de llavors d'aquesta planta, tot i que en un nivell inferior al de les zones no envaïdes. A més, la pèrdua de llavors depredades per rosegadors resultava superior en les àrees envaïdes. En el segon treball (Witt *et al.* 2004) es compara l'impacte de la invasió sobre la dispersió de sis espècies de llavors mirmecòcoles. Es documenta l'habilitat de *L. humile* en la dispersió de llavors (malgrat que no especifica el destí d'aquestes), però limitat a les granes de mida petita. Això, junt amb la permanència d'algunes espècies de formigues dispersants natives a les zones envaïdes, permetia un manteniment de la dispersió de llavors de mida petita, però una dràstica disminució de la dispersió de llavors de mida gran.

El primer treball realitzat al continent Europeu en què es fa referència a l'efecte de la formiga argentina sobre la dispersió de llavors correspon a Quilichini i Debussche (2001). En aquest estudi, realitzat al sud de l'illa de Còrsega, es documenta una pronunciada atracció de *L. humile* cap a les llavors d'una espècie mirmecòcora endèmica, *Anchusa crispa* Viv. (Boraginaceae). Tanmateix, la presència d'aquesta formiga exòtica sembla que podria alterar el procés de dispersió, afectant la distribució espacial i la dinàmica poblacional d'aquesta planta. El primer estudi realitzat a la Península on es documenta l'efecte de la formiga argentina sobre la dispersió de llavors correspon a la tesi doctoral presentada per Josep M^a Bas (2001), posteriorment publicat per Gómez *et al.* (2003). En aquest treball, realitzat a la mateixa zona que el present estudi i centrat en l'espècie *Rhamnus alaternus* L. (Rhamnaceae), s'observà que la presència de *L. humile* anava associada a una dràstica reducció del nombre de llavors transportades als nius, una reducció de les distàncies de transport, un increment del temps de permanència de les llavors sobre el sòl i un increment de la vulnerabilitat de les llavors a la depredació. A més, en no ser desposseïdes del seu elsosoma, les llavors de les zones envaïdes tenien una menor probabilitat d'emergència. Finalment, en un altre treball, realitzat per Carney *et al.* (2003) en zones envaïdes del sud de Califòrnia, es documenta l'atracció de *L. humile* cap a les llavors de *Dendromecon rigida* Benth. (Papaveraceae) i un reclutament de formigues en les llavors. No obstant això, la mida excessiva d'aquestes llavors impedia el seu transport per les obreres de *L. humile*. Això, junt amb el desplaçament de les formigues natives responsables de la dispersió de les llavors d'aquesta planta, resultava en una disminució de la dispersió i probablement un increment de la pèrdua de llavors per depredació.

2. Objectius

Aquesta tesi es va iniciar amb l'objectiu principal d'avaluar l'efecte de la invasió de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de llavors d'espècies mirmecòcores mediterrànies, així com les conseqüències sobre l'èxit reproductiu de les plantes a mig i llarg termini. Durant la realització del treball però, van anar sorgint noves preguntes, i s'anaren afegint nous objectius i qüestions per resoldre que ampliaren l'enfoc del treball.

Així, l'objectiu del **capítol 1** ha estat determinar l'efecte de la invasió de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de llavors. Concretament, s'ha volgut avaluar el paper de la formiga argentina com a dispersant de llavors mitjançant l'observació al camp del seu comportament davant de llavors de diferents espècies mirmecòcores presents a la zona d'estudi, i al mateix temps comparar-lo amb el comportament que tenien, davant les mateixes llavors, les espècies de formigues natives de les zones no envaïdes adjacents.

El **capítol 2** vindria a ser una continuació del primer. En aquest l'objectiu principal ha estat avaluar les conseqüències del paper de la formiga en el procés de dispersió de llavors (descrites al capítol 1) sobre l'èxit reproductiu de les plantes a mig i llarg termini. En aquest cas l'estudi s'ha centrat en una espècie mirmecòcora present a la zona, la lleteresa vesquera (*Euphorbia characias* L. ssp. *characias*), avaluant-se les conseqüències de l'alteració del procés de dispersió de llavors observat al primer capítol sobre la posterior germinació de les granes, sobre l'emergència i la distribució espacial de les plàntules i sobre la posterior supervivència d'aquestes.

Per altra banda, durant la realització del primer capítol vam constatar que la invasió comportava també el desplaçament de les espècies de formigues granívores. Aquestes formigues duen a terme una gran recol·lecció de llavors, la majoria de les quals seran consumides. A més, a diferència de les formigues dispersants, les formigues granívores no fan distincions i recol·lecten les llavors independentment de la presència o no d'eleosoma. L'objectiu del **capítol 3** ha estat veure l'efecte de la desaparició de les espècies de formigues granívores de les zones envaïdes sobre la recol·lecció de llavors no mirmecòcores i avaluar l'efecte potencial que podria tenir sobre el balanç entre consum i dispersió de llavors.

Talment com en aquests tres primers capítols, l'avaluació de les conseqüències de la invasió de la formiga argentina sobre diferents processos ecològics ha estat l'objectiu de molts estudis realitzats sobre aquesta espècie invasora. Gran part d'aquests efectes tenen la seva base en l'alteració de la comunitat de formigues que provoca l'arribada d'aquesta espècie exòtica. Així, la reducció de la riquesa i diversitat de la comunitat de formigues són dues conseqüències habituals i fàcilment observables a les zones envaïdes. No obstant això, els efectes de la invasió sobre l'abundància i la biomassa total de la comunitat de formigues són menys aparents i també menys coneguts. Un dels objectius del **capítol 4** ha estat

quantificar aquests efectes. Per altra banda, els canvis soferts per la comunitat de formigues, tant per diferències quantitatives com qualitatives entre les espècies de formigues presents abans i després de la invasió, poden comportar l'alteració del ritme i la intensitat d'explotació de recursos del medi. Així, un altre dels objectius del **capítol 4** ha estat comparar la intensitat de rastreig del sòl efectuat per les formigues a les zones envaïdes i a les zones no envaïdes, i al mateix temps veure si existeix una variació temporal d'aquesta lligada als canvis ambientals.

Molts dels efectes negatius de la formiga argentina en les àrees envaïdes es deuen al fet que aquesta espècie no reemplaça la majoria dels rols i processos que duïen a terme les formigues natives abans de ser desplaçades. En la major part dels treballs realitzats s'ha assumit que aquest fet era causat per diferències biològiques i de comportament de la formiga argentina. Tanmateix, és possible que en alguns casos la falta de reemplaçament pugui explicar-se per una incapacitat funcional de la formiga argentina causada per alguna diferència morfològica en comparació amb les espècies natives que li impedeixi realitzar les mateixes funcions. Així, el **capítol 5** es centra en l'estudi d'una característica morfològica que té importants implicacions en moltes tasques realitzades per les formigues; la seva obertura mandibular. En aquest capítol de la tesi es compara l'obertura mandibular de la formiga argentina amb la de les espècies natives i es mesura l'alteració del rang d'obertura mandibular que es produeix després de la invasió. A partir d'aquí s'avaluen les possibles conseqüències que això pot tenir sobre diferents processos ecològics duts a terme per les formigues.

3. Àrea d'estudi

La major part del treball de camp d'aquesta tesi es va dur a terme a la Serra Llonga, una cadena de petits puigs de menys de 400 metres d'alçada situada a l'extrem sud-est del massís de les Gavarres, a tocar del nucli de Castell d'Aro, comarca del Baix Empordà (NE península Ibèrica; 41°49'N, 3°00'E), a uns 4 km de la línia de costa Mediterrània (Fig. 5).

El clima de la zona és mediterrani litoral, caracteritzat per la seva suavitat tèrmica, amb estius càlids i hiverns temperats. La temperatura mitjana anual es troba entre 14 i 15 °C, amb pic màxim els mesos de juliol i agost (temperatura mitjana mensual de 22–23 °C) i mínim el gener (8–9 °C). Les precipitacions són moderades, d'entre 750 i 800 mm de precipitació mitjana anual, amb màxims a la tardor i a la primavera (mes més plujós l'octubre amb 130–140 mm) i mínims a l'estiu (mes més sec el juliol amb 20–30 mm) (Font de les dades: Atlas Climàtic de Catalunya, www.meteocat.com/marcs/marcos_historia/marcs_atles.htm).

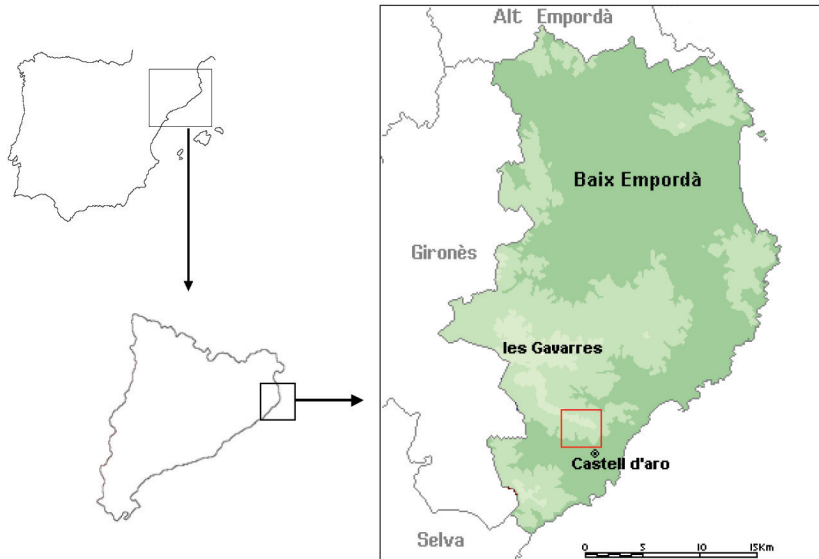


Fig. 5. Localització de l'àrea d'estudi.

La particularitat d'aquesta àrea que l'ha fet adequada per a la realització d'aquest estudi és el fet que hi podem trobar zones envaïdes per la formiga argentina i zones no envaïdes. A més, la proximitat entre elles fa que presentin unes característiques físiques, ambientals i ecològiques molt similars. La formiga argentina la trobem distribuïda sobretot en zones properes a la costa i a nuclis urbans o amb presència d'activitats humanes. Tanmateix, també és present en zones naturals menys humanitzades que són les que progressivament va colonitzant.

Pel que fa a la vegetació, ens trobem dins el territori de l'alzinar litoral (*Quercetum ilicis galloprovinciale*) de la terra baixa mediterrània (Folch *et al.* 1986). La naturalesa silícica del sòl a la nostra zona, així com en la major part del massís, fa que sigui la sureda (*Quercetum ilicis galloprovinciale suberetosum*) la comunitat dominant. Aquesta la trobem representada amb diferents graus de desenvolupament, des de zones àmpliament dominades per la surera (*Quercus suber* L.), passant per zones amb un recobriment arborei menys atapeït format per sureres més o menys esparses i de vegades algun pi pinyer (*Pinus pinea* L.) en combinació amb una brolla silícicola més o menys densa en l'estrat arbustiu, i fins a zones on la comunitat vegetal esdevé gairebé totalment arbustiva i formada per diferents subassociacions de la brolla comuna d'estepes i bruc boal (*Cisto-Sarothamnetum*

catalaunicí). Aquesta alternança dels diferents estadis de desenvolupament de la sureda mostra els diferents graus de pertorbació que ha sofert la zona, tant per activitats humanes com a causa del foc.

4. Espècies vegetals estudiades

Per a l'estudi dels efectes de la invasió sobre el procés de dispersió de plantes s'han utilitzat les llavors de dotze espècies vegetals, dues Euforbiàcies: *Euphorbia biumbellata*^E i *Euphorbia characias characias*^E, vuit Papilionàcies: *Calicotome spinosa spinosa*, *Genista linifolia linifolia*^E, *Genista monspessulana*^E, *Genista triflora*^E, *Psoralea bituminosa*, *Sarothamnus arboreus catalaunicus*^E, *Spartium junceum* i *Ulex parviflorus parviflorus*^E; i dues Compostes: *Cirsium vulgare*^E i *Galactites tomentosa*^E. Totes elles es troben presents, amb diferents abundàncies, a l'àrea d'estudi o en àrees adjacents. Nou d'aquestes espècies, les assenyalades amb lletra ^E, presenten llavors amb eleosoma i són dispersades per formigues.

EUPHORBIACEAE

Euphorbia biumbellata Poiré; Cat. lleteressa biumbel·lada. És un camèfit perenne que es troba en brolles i erms, sobre sols principalment de caràcter silici, d'àrees mediterrànies marítimes des del nivell del mar fins als 600 metres d'altitud al Principat de Catalunya i fins als 400 metres d'altitud a l'illa de Mallorca. És una planta d'entre 30 i 80 cm d'alçada, erecte, glabra, de color verd. Les tiges són rígides, herbàcies o subllenyses a la base, folioses i amb una inflorescència terminal d'entre 8 i 21 radis amb aparença de 2(3) umbel·les superposades i separades entre elles. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes d'abril al mes de juny (Bolòs & Vigo 1990). Els fruits són càpsules de superfície granulosa, mesuren entre 3 i 4 mm i contenen de 1 a 3 granes. Les granes són oblongues, d'entre 2 i 3 mm, de superfície rugosa, de color marró o gris i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té forma cònica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

Euphorbia characias L. ssp. *characias*; Cat. lleteressa vesquera. És un nanofaneròfit perenne que es troba en garrigues i alzinars clars d'àrees mediterrànies marítimes i muntanyenques entre des del nivell del mar i fins als 1500 metres d'altitud al Principat de Catalunya i al País Valencià i fins als 1450 metres d'altitud a les Illes Balears. És una planta d'entre 30 i 100 cm d'alçada, erecta, pubescent, de tiges simples, gruixudes, lleugerament suculentas i àfil·les i

sublleyoses a la part basal, amb una característica inflorescència terminal de 11 a 21 radis. Les fulles són linear-oblancoelades i lleugerament suculentas. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de febrer al mes de juliol (Bolòs & Vigo 1990). Els fruits són càpsules de superfície llisa, piloses, mesuren entre 4 i 7 mm i contenen entre 1 i 3 granes. Les granes són oblongues, d'entre 2.5 i 3.8 mm, de superfície llisa, de color gris clar i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té forma cònica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

PAPILIONACEAE

Calicotome spinosa (L.) Link. ssp. *spinosa*; Cat. argelaga negra. És un nanofaneròfit semicaducifoli present en brolles de brucs i estepes i en màquies, sobretot en terrenys silícis, de les contrades mediterrànies marítimes. Als Països Catalans la trobarem des del nivell del mar fins als 1000 metres d'altitud en comarques marítimes del Principat de Catalunya, al País Valencià i a les Illes Balears. És un arbust d'entre 1 i 3 m d'alçada, de color verd, molt ramificat, lax, poc foliós, i presenta espines axil·lars gruixudes. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de març al mes de maig (fins i tot juny) (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum oblong i comprimit, d'entre 3 i 4(5) cm de llarg, que conté entre 3 i 8 granes. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 3 i 4 mm, de superfície llisa i de color que varia entre el verd i el marró (Apèndix, Fig. II).

Genista linifolia L. ssp. *linifolia*; Cat. ginesta linifolia. És un nanofaneròfit perenne present en brolles silícies de l'àrea mediterrània litoral. Es tracta d'una espècie de distribució força restringida, limitada a zones de les comarques de l'Empordà i la Selva (entre 10 i 300 metres d'altitud) i a l'illa de Menorca (entre 10 i 200 metres d'altitud). És un arbust d'entre 50 i 150 cm d'alçada, de branques erectes, estriades i pubescents, i amb els branquillons joves densament coberts de fulles. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de març al mes de maig (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum d'entre 13 i 20 mm de llarg i entre 6 i 7 mm d'ample, comprimit, pilós i conté entre 2 i 3 granes. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 2 i 3 mm, de superfície llisa, de color verd fosc i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té una forma aproximadament semiesfèrica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

Genista monspessulana (L.); Cat. ginesta de Montpeller. És un nanofaneròfit perenne que es troba en suredes, alzinars poc densos i brolles de l'àrea mediterrània marítima entre 0 i 600 metres d'altitud. És un arbust de 1 a 3 m d'alçada, de color verd de branques rectes i molt

foliós. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes d'abril al mes de juny (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum pilós, d'entre 15 i 28 mm de llarg, que conté de 4 a 6 granes. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 2 i 3 mm, de superfície llisa, de color marró i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té una forma aproximadament semiesfèrica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

Genista triflora Rouy; Cat. ginesta triflora. És un macrofaneròfit perenne que es troba en suredes i alzinars de l'àrea mediterrània plujosa entre 0 i 1000 metres. És un arbust de 1 a 3 m d'alçada, de color verd fosc (negrós en assecar-se), molt foliós i força pilós. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de febrer al mes de juliol (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum d'entre 30 i 45 mm de llarg i entre 4 i 7 mm d'ample, inicialment pilós però que perd aquesta pilositat en anar madurant. Les granes són oblongues i comprimides, algunes de forma gairebé triangular vistes lateralment, d'entre 2.5 i 3.5 mm, de superfície llisa, de color groc i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té una forma aproximadament semiesfèrica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

Psoralea bituminosa L.; Cat. trèvol pudent. És un hemicriptòfit present en marges de camps i fenassars de sòl profund principalment de la regió mediterrània. Als Països Catalans es pot trobar des del nivell del mar fins als 1200 metres d'altitud en zones properes al litoral del Principat de Catalunya, fins als 1450 metres d'altitud al País Valencià i fins als 1200 metres d'altitud a les Illes Balears. És una herba d'entre 30 i 100 cm d'alçada, perenne, més o menys pubescent, glandulosa i fètida. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de març al mes de novembre (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és indehiscent, inclús, de forma ovoide i comprimida i presenta un bec llarg i arcuat (Apèndix, Fig. II).

Sarothamnus arboreus (Desf.) Webb ssp. *catalaunicus* (Webb); Cat. ginestell català. És un macrofaneròfit (en alguns casos nanofaneròfit) perenne que es pot trobar en brolles i boscos esclerofil·les clars de l'àrea mediterrània marítima entre 0 i 800 metres. És un arbust d'entre 1 i 3 m d'alçada, de color verd, ramificat, de branques verdes i foliós. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des del mes de febrer al mes de maig (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum negrós d'entre 24 i 42 mm de llarg i entre 5 i 10 mm d'ample, inicialment de superfície pilosa però glabrescent a la maduresa i sense cilis al marge. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 3.5 i 4.5 mm, de superfície llisa, de color que varia de verd clar a marró i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té una

forma aproximadament semiesfèrica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

Spartium junceum L.; Cat. ginesta (vera). És un nanofaneròfit (en alguns casos macrofaneròfit) genistoide, present en pastures mesoxeròfiles i brolles clares de la regió mediterrània, sobretot en contrades marítimes. Als Països Catalans la trobarem des del nivell del mar fins als 1000 metres d'altitud en comarques marítimes del Principat de Catalunya i del País Valencià i fins als 500 metres d'altitud a les illes de Mallorca i Menorca. És un arbust d'entre 1 i 3(5) m d'alçada, de color verd lleugerament grisenc, subafil·le i presenta tiges assimiladores. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén principalment des del mes d'abril al mes de juliol (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum comprimit, glabre i negrós a la maduresa, d'entre 6 i 8 cm de llarg i entre 6 i 8 mm d'ample, i conté de 10 a 18 granes. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 3.5 i 5 mm, de superfície llisa i de color marró (Apèndix, Fig. II).

Ulex parviflorus Pourr. ssp. *parviflorus*; Cat. gatosa (comuna). És un nanofaneròfit genistoide de caràcter termòfil, present en brolles de terrenys secs de l'àrea mediterrània. Als Països Catalans la trobarem des del nivell del mar fins als 800(1000) metres d'altitud en comarques marítimes del Principat de Catalunya, fins als 1250 metres d'altitud al País Valencià i fins als 300 metres d'altitud a l'illa d'Eivissa. És un arbust de 30 a 150(200) cm d'alçada, de color verd viu més aviat clar, molt ramificat i densament espinós. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén principalment des del mes de novembre al mes de febrer (Bolòs & Vigo 1990). El fruit és un llegum comprimit i pilós d'entre 7 i 12 mm de llarg i entre 3 i 6 mm d'ample. Les granes són oblongues i comprimides, d'entre 2 i 3 mm, de superfície llisa, de color que varia de verd clar a marró i carunculades (Apèndix, Fig. I). La carúncula té una forma aproximadament semiesfèrica, lobulada als marges i amb una escotadura ventral. S'insereix a la part superior de la zona de l'hílum i ocupa una posició apical en la llavor.

COMPOSITAE

Cirsium vulgare (Savi); Cat. lloba-carda (vulgar). És un hemicriptòfit biennal. De distribució pluriregional, es pot trobar en cardassars i vorades nitròfiles de boscos més o menys humits de la muntanya mitjana i la regió mediterrània, dins l'àrea eurosiberiana i mediterrània. Als Països Catalans la trobarem des del nivell del mar fins als 1600(2000) metres d'altitud al Principat de Catalunya, fins als 1200 metres d'altitud al País Valencià i fins als 1000 metres d'altitud a les Illes Balears. És una herba d'entre 40 i 150 cm d'alçada, erecta, ramificada i amb fulles espinescents. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén des

del mes de juny al mes de setembre (Bolòs & Vigo 1990). Les granes són allargades, de 3 a 5 mm de longitud i de 0.5 a 1.5 mm d'amplada, llises, de color marró i carunculades (Apèndix, Fig. I). La grana va inicialment unida a un vil·là o plomall en posició apical que permet que sigui transportada pel vent un cop alliberada de la planta. Posteriorment el plomall es desprèn de la llavor i deixarà al descobert la carúncula. Aquesta té una forma aproximadament semiesfèrica i es troba parcialment inserida en una concavitat a l'extrem de la llavor.

Galactites tomentosa Moench; Cat. calcida blanca. És un teròfit (planta anual) erecte. La seva distribució és molt àmplia, però té el seu òptim al territori mediterrani. És especialment abundant en pastures terofítiques i cardassars de l'àrea mediterrània marítima, sobretot en ambients temperats i relativament plujosos. Als Països Catalans la trobarem des del nivell del mar fins als 600(800) metres d'altitud al Principat de Catalunya, fins als 800 metres d'altitud al País Valencià i fins als 900 metres d'altitud a les Illes Balears. És una herba d'entre 20 i 60 cm d'alçada, erecta, ramificada a la part superior i amb fulles fortament espinescents. La seva època de floració a la Mediterrània occidental s'estén principalment des del mes de maig al mes de juny (Bolòs & Vigo 1990). Les granes són allargades, de 3 a 5 mm de longitud i de 1 a 2 mm d'amplada, llises, de color ocre clar i carunculades (Apèndix, Fig. I). La grana va inicialment unida a un vil·là o plomall en posició apical que permet que sigui transportada pel vent un cop alliberada de la planta. Posteriorment el plomall es desprèn de la llavor i deixarà al descobert la carúncula. Aquesta té una forma aproximadament semiesfèrica i es troba parcialment inserida en una concavitat a l'extrem de la llavor.

Referències

- Aaron, S. (2000) Reproductive strategy: an essential component in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Insectes Sociaux*, **48**, 25-27.
- Bartlett, B.R. (1961) The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Annals of the Entomological Society of America*, **54**, 543-551.
- Bas, J.M. (2001) Frugivoria, dispersió i depredació de llavors en l'aladern (*Rhamnus alaternus* L.): paper dels ocells, rosegadors i formigues. Tesis Doctoral. Universitat de Girona.
- Beattie, A.J. (1982) Ants and gene dispersal in flowering plants. *Pollination and Evolution*. (ed. by J.A. Armstrong, J.M. Powell & A.J. Richards). Royal Botanic Gardens, Sydney.

- Beattie, A.J. (1983) Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderbande des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, **7**, 249-270.
- Beattie, A.J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Beattie, A.J., Turnbull, C.L., Knox, R.B. & Williams, E.G. (1984) Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. *American Journal of Botany*, **71**, 421-426.
- Blanck, A. (1949) La fourmi d'Argentine dans le sud-est de la France. *Phytoma*, **11**, 8-14.
- Blancafort, X. & Gómez, C. (2005) Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica* (in press).
- Bolger, D.T., Suarez, A.V., Crooks, K.R., Morrison, S.A. & Case, T.J. (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age and edge effects. *Ecological Applications*, **10**, 1230-1248.
- Bolòs, O. & Vigo, J. (1990) *Flora dels Països Catalans*. Ed. Barcino, Barcelona.
- Bond, W. & Slingsby, P. (1984) Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*, **65**, 1031-1037.
- Brew, C.R., O'Dowd, D.J. & Rae, I.D. (1989) Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, **80**, 490-497.
- Bristow, C.M. (1991) Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and Argentine ants. *Oecologia*, **87**, 514-521.
- Bueno, O.C. & Fowler, H.G. (1994) Exotic ants and native ant fauna of Brazilian hospitals. *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. (ed. by D.F. Williams), pp. 191-198. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Buys, B. (1990) Relationships between Argentine ants and honeybees in South Africa. *Applied myrmecology: a world perspective*. (ed. by R.K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno), pp. 519-524. Westview Press, Boulder, CO.
- Cammell, M.E., Way, M.J. & Paiva, M.R. (1996) Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Sociaux*, **43**, 37-46.
- Carney, S.E., Byerley, M.B. & Holway, D.A. (2003) Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. *Oecologia*, **135**, 576-582.
- Carpintero, S., Reyes-López, J. & Reyna, L.A. (2003) Impact of human dwellings on the distribution of the exotic Argentine ant: a case study in the Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation*, **115**, 279-289.

- Casellas, D. (2004) Tasa de expansion de la hormiga argentina, *Linepithema humile* (Mayr 1868), (Hymenoptera, Dolichoderine) en un área mediterránea. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **28**, 207-216.
- Christian, C.E. (2001) Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, **413**, 635-639.
- Cole, F.R., Medeiros, A.C., Loope, L.L. & Zuehlke, W.W. (1992) Effects of Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology*, **73**, 1313-1322.
- Coutinho, M.P. (1929) A « formiga argentina » *Iridomyrmex humilis*, Mayr “var. arrogans”, Santschi. *Bol. Min. Agric.*, Ano XI (**13-18**), 95-116.
- Crooks, J.A. (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, **97**, 153-166.
- Davidson, D.W. (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**, 484-490.
- Donnelly, D. & Giliomee, J.H. (1985) Community structure of epigeaic ants (Hymenoptera: Formicidae) in fynbos vegetation in the Jonkershoek Valley. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, **48**, 247-257.
- El-Hamalawi, Z.A. & Menge, J.A. (1996) The role of snails and ants in transmitting the avocado stem canker pathogen, *Phytophthora citricola*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **121**, 973-977.
- Espadaler, X. & Collingwood, C.A. (2000) Transferred ants in the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Formicidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, **17**, 257-263.
- Espadaler, X. & Gómez, C. (2003) The Argentine ant, *Linepithema humile*, in the Iberian Peninsula. *Sociobiology*, **42**, 187-192.
- Folch, R., Sierra, E. & Nuet, J. (1986) *La vegetació dels Països Catalans*. Institució Catalana d'Història Natural, nº 10. Ketres Editora.
- Font de Mora, R. (1923) Sobre la presencia de la hormiga argentina (*Iridomyrmex humilis*) en Valencia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **23**, 77-78.
- García Mercet, R. (1923) nota sense títol. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **23**, 14-15.
- Giraud, T., Pedersen, J.S. & Keller, L. (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **99**, 6075-6079.
- Gómez, C. (1995) Influencia de las hormigas en el proceso de dispersión de semillas (Mirmecocoria) del género *Euphorbia* L. en áreas de vegetación esclerófila del Mediterráneo Occidental. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Gómez, C. & Espadaler, X. (1997) Biogeografía dels gèneres de formigues dispersants de llavors. *Sessions Entomològiques ICHN-SCL*, **9**, 143-150.

- Gómez, C. & Espadaler, X. (2000) Física i biologia de la dispersió de la lleteressa gran, *Euphorbia characias* L. (Euphorbiaceae). *Jornades sobre la Recerca en els Sistemes Naturals de Collserola: aplicacions a la gestió del Parc*, pp. 65-69.
- Gómez, C., Pons, P. & Bas, J.M. (2003) Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography*, **26**, 532-538.
- Gómez, K. & Espadaler, X. (2003) *La hormiga argentina – Estado del conocimiento e implicaciones de la invasión para las Islas Baleares*. Informe no publicat, Conselleria de Medi Ambient, Govern Balear, 88 p.
- Gorb, S.N. & Gorb, E.V. (1999). Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in Eastern Europe. *Oikos*, **84**, 110-118.
- Hee, J.J., Holway, D.A., Suarez, D.A. & Case, T.J. (1999) Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology*, **14**, 559-563.
- Heller, N.E. (2004) Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. *Insectes Sociaux*, **51**, 378-386.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The ants*. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts.
- Holway, D.A. (1998a) Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia*, **116**, 252-258.
- Holway, D.A. (1998b) Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, **115**, 206-212.
- Holway, D.A. (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, **80**, 238-251.
- Holway, D.A., Suarez, A.V. & Case, T.J. (1998) Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science (Washington DC)*, **283**, 949-952.
- Holway, D.A., Lach, L., Suarez, A.V., Tsutsui, N.D. & Case, T.J. (2002a) The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 181-233.
- Holway, D.A., Suarez, A. & Case, T.J. (2002b) Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with Argentine ants. *Ecology*, **83**, 1610-1619.
- Howe, H.F. & Westley, L.C. (1988) *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hughes, L. & Westoby, M. (1992) Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology*, **73**, 1300-1312.

- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, **105**, 405-412.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1997) Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology*, **11**, 1242-1248.
- Human, K.G., Weiss, S., Sandler, B. & Gordon, D.M. (1998) Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, **27**, 822-833.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1999) Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux*, **46**, 159-163.
- Huxel, G.R. (2000) The effect of the Argentine ant on the threatened valley elderberry longhorn beetle. *Biological Invasions*, **2**, 81-85.
- Ipinza-Regla, J., Figueroa, G. & Osorio, J. (1981) *Iridomyrmex humilis* "hormiga argentina" como vector de infecciones intrahospitalarias. I.- Estudio bacteriológico. *Folia Entomologica Mexicana*, **50**, 81-96.
- Ipinza-Regla, J., Figueroa, G. & Moreno, I. (1984) *Iridomyrmex humilis* (Formicidae) y su papel como posible vector de contaminación microbiana en industrias de alimentos. *Folia Entomologica Mexicana*, **62**, 111-124.
- Krieger, M.J.B. & Keller, L. (2000) Low polymorphism at 19 microsatellite loci in a French population of Argentine ants (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology*, **8**, 1075-1092.
- Krushelnycky, P.D., Loope, L.L. & Joe, S.M. (2004) Limiting spread of a unicolonial invasive insect and characterization of seasonal patterns of range expansion. *Biological Invasions*, **6**, 47-57.
- Laakkonen, J., Fisher, R. & Case, T.J. (2001) Effect of land cover, habitat fragmentation and ant colonies on the distribution and abundance of shrews in southern California. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 776-788.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710.
- Majer, J.D. (1994) Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*), with special reference to Western Australia. *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. (ed. by D.F. Williams), pp. 163-173. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Markin, G.P. (1970a) Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *Journal of Economic Entomology*, **63**, 740-744.
- Markin, G.P. (1970b) The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in southern California. *Annals of the Entomological Society of America*, **63**, 1238-1242.

- Martins, M.N. (1907) Une fourmi terrible envahissant l'Europe (*Iridomyrmex humilis* Mayr). *Brotéria*, **6**, 101-106.
- McGlynn, T.P. (1999) The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography*, **26**, 535-548.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 450-453.
- Midgley, J.J. & Bond, W.J. (1995) Relative attractiveness of seeds of myrmecochorous Australian and South African plants to ants, and the chemical basis of this attraction. *South African Journal of Botany*, **61**, 230-232.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M. & Carey, J.R. (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 316-320.
- Newell, W. & Barber, T.C. (1913) The Argentine ant. *USDA Bureau of Entomology Bulletin*, **122**, 1-98.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 18-24.
- Passera, L. (1994) Characteristics of tramp species. *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. (ed. by D.F. Williams), pp. 23-43. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Peakall, R., Handel, S.N. & Beattie, A.J. (1991) The evidence for, and importance of, ant pollination. *Ant-plant interactions*. (ed. by C.R. Huxley & D.F. Cutler), pp. 421-429. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53-65.
- Quilichini, A. & Debussche, M. (2001) Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (*Anchusa crispa* Viv., Boraginaceae). *Acta Oecologica*, **21**, 303-313.
- Roca, J. (2004) Efectes de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en la reproducció i condició física de la mallerenga blava (*Parus caeruleus*). Treball de recerca del DEA, Universitat de Girona, Girona.
- Roura-Pascual, N., Suarez, A.V., Gómez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A.L. & Peterson, A.T. (2004) Geographical potencial of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **271**, 2527-2535.
- Sala, O.E., Chapin, F.S. III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M.,

- Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Sanders, N.J., Barton, K.E. & Gordon, D.M. (2001) Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. *Oecologia*, **127**, 123-130.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Heller, N.E. & Gordon, D.M. (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **100**, 2474-2477.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M. (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience*, **2**, 267-275.
- Sernander, J.R. (1906) Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*, **41**, 1-410.
- Sockman, K.W. (1997) Variation in life-history traits and nest-site selection affects risk of nest predation in California gnatcatcher. *The Auk*, **114**, 324-332.
- Stiles, E.W. (1992) Animals as seed dispersers. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. by M. Fenner), pp. 87-104. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Suarez, A.V., Bolger, D.T. & Case, T.J. (1998) Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, **79**, 2041-2056.
- Suarez, A.V., Tsutsui, N.D., Holway, D.A. & Case, T.J. (1999) Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions*, **1**, 43-53.
- Suarez, A.V., Richmond, J.Q. & Case, T.J. (2000) Prey selection in horned lizards following the invasion of the Argentine ants in southern California. *Ecological Applications*, **10**, 711-725.
- Suarez, A.V., Holway, D.A. & Case, T.J. (2001) Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **98**, 1095-1100.
- Suarez, A.V. & Case, T.J. (2002) Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. *Ecological Applications*, **12**, 291-298.
- Torres-Contreras, H. (2001) Antecedentes biológicos de hormigas presentes en Chile publicados en revistas científicas nacionales y extranjeras durante el siglo XX. *Revista Chilena de Historia Natural*, **74**, 653-668.
- Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A. & Case, T.J. (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **97**, 5948-5953.

- Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A. & Case, T.J. (2001) Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology*, **10**, 2151-2161.
- van Schagen, J.J., Davis, P.R. & Widmer, M.A. (1993) Ant pests of Western Australia, with particular reference to the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. (ed. by D.F. Williams), pp. 174-180. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Vermeij, G.J. (1991) When biotas meet: understanding biotic inter-change. *Science*, **253**, 1099-1104.
- Visser, D., Wright, M.G. & Giliomee, J.H. (1996) The effect of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), on flower-visiting insects of *Protea nitida* Mill. (Proteaceae). *African Entomology*, **4**, 285-287.
- Vitousek, P.M. (1990) Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, **57**, 7-13.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468-478.
- Ward, P.S. (1987) Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia*, **55**, 1-16.
- Way, M.J., Cammell, M.E., Paiva, M.R. & Collingwood, C.A. (1997) Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, **44**, 415-433.
- Williams, D.F. (ed.) (1994) *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, **77**, 1661-1666.
- Willson, M.F. (1992) The ecology of seed dispersal. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. by M. Fenner), pp. 61-86. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Witt, A.B.R. & Giliomee, J.H. (2004) The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr), on the dispersal of *Phyllica pubescens* Aiton seeds in South Africa. *African Entomology*, **12**, 179-185.
- Witt, A.B.R., Geertsema, H. & Giliomee, J.H. (2004) The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), on the dispersal of the elaiosome-bearing seeds of six plant species. *African Entomology*, **12**, 223-230.

Discussió general i conclusions

1. Discussió general

L'impacte potser més notori de la invasió de la formiga argentina sobre la biota nativa és el desplaçament de les espècies de formigues natives. Aquest efecte, potser el més descrit de tots els que comporta la invasió (Donnelly & Giliomee 1985; Ward 1987; Majer 1994; Cammell *et al.* 1996; Human & Gordon 1996, 1997, 1999; Way *et al.* 1997; Suarez *et al.* 1998; Holway 1999; Gómez *et al.* 2003), ha estat observat també en el nostre cas. A les zones envaïdes de la nostra àrea d'estudi la dramàtica reducció de la riquesa específica és també un fet, tal com s'ha vist als **capítols 1, 4 i 5**. Aquest impacte de la invasió sobre la comunitat de formigues natives dependrà de la capacitat de les espècies natives de coexistir amb la formiga argentina. Així, en els diferents estudis realitzats en diferents àrees envaïdes del planeta el grau de desplaçament de les espècies de formigues natives no ha estat sempre el mateix. En el nostre cas, tot i la observació esporàdica d'obreres d'alguna espècie nativa, la reducció és dràstica, i la única espècie local que sembla realment capaç de romandre a les zones envaïdes i de coexistir amb la formiga argentina és la petita *Plagiolepis pygmaea* (Latreille) (**capítols 1, 4 i 5**). A més de la reducció del nombre d'espècies, la comunitat de formigues pateix una trista homogeneïtzació a les zones envaïdes, passant a ser totalment monopolitzada per les obreres de *L. humile* (**capítols 1, 4 i 5**).

El desplaçament de les espècies de formigues natives que provoca la invasió s'explica com a conseqüència de la dominància ecològica de la formiga argentina sobre les espècies natives. Aquesta resulta de la combinació de la seva dominància numèrica (la seva predominància en nombre, biomassa i/o freqüència d'ocurrència en la comunitat de formigues) i la seva dominància comportamental (superioritat en els encontres amb altres espècies competidores) (Davidson 1998). La monopolització de l'abundància de formigues que exerceix la formiga argentina a les zones envaïdes de la nostra àrea d'estudi (**capítols 1 i 4**) es pot considerar un reflex de la seva dominància numèrica en el front d'invasió. Per altra banda, la superioritat competitiva de *L. humile* s'esdevé quan, deslligant-se de la norma, resulta competitivament superior tant en l'explotació dels recursos (*exploitative competition*) com en l'exclusió de les espècies competidores per territorialitat o bé en els encontres (*interference competition*) (Holway 1999). Així, la intensa activitat de rastreig del sòl que exerceix la formiga argentina a les zones envaïdes (tal com s'ha vist al **capítol 4**), fruit de la seva dominància numèrica i de la frenètica cadència (també anomenat "tempo") d'activitat

individual de les obreres, és indicadora d'aquesta superioritat competitiva en l'explotació dels recursos.

Després de la invasió és probable que molts dels rols duts a terme per les formigues natives no siguin reemplaçats per la formiga argentina. En alguns casos aquest fet s'explicarà per diferències comportamentals o biològiques entre aquesta espècie i les natives desplaçades. En canvi, en altres casos pot ser a causa de diferències morfològiques que provoquin una inhabilitat funcional que impedeixi la realització de la tasca a les obreres de *L. humile*. Un exemple d'aquest tipus seria la reduïda amplada mandibular d'aquesta espècie, tal com es proposa al **capítol 5**. En conseqüència, donada la implicació de les formigues en múltiples processos ecològics, la manca de reemplaçament d'algunes de les funcions de les espècies natives desplaçades pot ocasionar greus alteracions en els ecosistemes envaïts. Bona part d'aquest treball s'ha centrat en analitzar l'impacte sobre un d'aquests processos, la dispersió de llavors efectuada per les formigues.

A la nostra àrea d'estudi el desplaçament de les espècies natives de formigues dispersants de llavors és total, i això implica que només la formiga argentina pot reemplaçar el paper que les formigues natives exercien sobre les llavors de plantes mirmecòcores abans de la invasió. Els treballs que avaluen l'impacte ecològic de la invasió de la formiga argentina sobre la dispersió de llavors i el posterior èxit reproductiu de les espècies mirmecòcores han anat proliferant des que Bond i Slingsby (1984) encetaren el camí i alertaren del seu efecte perniciosos sobre aquest procés. Posteriorment altres estudis amb objectius similars s'han anat realitzant en diferents àrees envaïdes del planeta (Christian 2001; Gómez *et al.* 2003; Carney *et al.* 2003; Witt & Giliomee 2004; Witt *et al.* 2004) i, tot i que els resultats obtinguts han estat variables, la majoria d'ells han acabat considerant negatiu l'efecte de *L. humile* sobre les plantes mirmecòcores estudiades. Aquesta tesi aporta nous resultats sobre aquest efecte i, en contrast amb la idea generalitzada, suggereix que l'impacte no és sempre tan negatiu (**capítols 1 i 2**).

El primer requisit per tal que es produeixi la mirmecocòria és que una formiga trobi la grana. A més, des del punt de vista de la llavor, és interessant la velocitat amb què ho faci, ja que mentre es trobi sobre la superfície del sòl la llavor difícilment podrà contribuir a la reproducció de la planta, i per contra romandrà exposada a ser consumida. Generalment, quant major sigui el temps de permanència de la llavor sobre el sòl menors seran les seves probabilitats d'acabar esdevenint una nova planta. En aquest sentit la invasió de la formiga argentina semblaria inicialment positiva per a les llavors ja que el temps emprat per les obreres de *L. humile* per a la detecció de les llavors és més curt que l'emprat per les formigues natives a les zones no envaïdes (**capítol 1**). Aquest fet es deu a la intensa activitat de rastreig del sòl que duen a terme les obreres de *L. humile* a les zones envaïdes, fruit de

l'elevat nombre d'obreres que contenen els seus nius i de l'elevat "tempo" d'activitat d'aquestes obreres (**capítol 4**).

Un cop la formiga ha localitzat la llavor faran falta dos condicions més per tal que es dugui a terme el procés de dispersió d'aquesta. En primer lloc caldrà que la formiga resulti atreta per la llavor, i més concretament per l'eleosoma de la llavor. Així, tal com passa amb les espècies de formigues dispersants natives, la formiga argentina no es mostra igualment atreta per les diferents espècies de llavors estudiades (**capítol 1**), i això probablement respon a diferències composicionals dels eleosomes de les diferents llavors. Per altra banda, la formiga argentina presenta un comportament també variable davant les llavors d'una mateixa espècie, mostrant-se uns cops atreta i altres no per una mateixa grana. Aquest comportament és similar al descrit per a una espècie nativa, *Tapinoma nigerrimum* (Nylander), també de la subfamília Dolichoderinae (Gómez 1995). En segon lloc, un cop la formiga ha resultat atreta per la llavor, caldrà que sigui capaç d'endur-se-la fins al niu. Així, tot i haver-hi atracció, la formiga pot veure's limitada funcionalment per una mida i/o massa excessiva de la llavor i ser incapaç d'agafar-la i/o de transportar-la efectivament. Totes les nou espècies de llavors estudiades al **capítol 1** van ser, en algun moment i amb més o menys freqüència, transportades per la formiga argentina. No obstant això, i en algunes llavors més que en altres, bona part dels contactes en què *L. humile* mostrà interès per la llavor no acabaren amb el transport d'aquesta, sovint després de varis intents infructuosos. La massa de les llavors no sembla ser el factor responsable de la dificultat i dels intents de transport fallits en les espècies de granes estudiades al **capítol 1**, donada la capacitat de *L. humile* de transportar les granes més pesades de *Silybum marianum* (L.) Gaertn. (Compositae) (26.204 ± 0.228 mg, $n = 150$), *Acacia longifolia* (Andr.) (Papilionaceae) (15.742 ± 0.243 mg, $n = 100$), *Euphorbia margalidiana* Kuhbier & Lewej. (Euphorbiaceae) (15.460 ± 0.281 mg, $n = 100$) (Oliveras dades no publicades). En canvi, alguna limitació funcional relacionada amb les seves mandíbules, com ara la baixa capacitat d'obertura mandibular de *L. humile* (**capítol 5**) que impedisís a l'obra de trobar una part de la llavor prou estreta per poder agafar-la i endur-se-la, i/o fins i tot una menor potència de tancament de les mandíbules (en estar *L. humile* especialment adaptada per a l'aprofitament d'aliment líquid i potser menys per a agafar objectes sòlids (Markin 1970)), podrien ajudar a explicar la baixa probabilitat d'èxit en els transports. Així, la majoria de vegades el transport no s'aconseguia fins després de nombrosos contactes de la llavor amb diferents obreres de *L. humile* (**capítol 1**), i normalment després d'una estona durant la qual l'obra inspeccionava la llavor (segurament) intentant trobar un punt prou estret per poder-la agafar. Això es podria deure al fet que les llavors utilitzades en aquest estudi tenen totes elles una mida no excessivament gran en relació a les obreres de la formiga argentina, i probablement alguna part de la grana que es troba dins el rang d'obertura mandibular de *L. humile*, fet que permetria a algunes

obreres poder acabar agafant la grana i transportar-la al niu. Tot això fa que calgui un major nombre de contactes formiga-llavor fins a obtenir una resposta de transport a la zona envaïda. Tanmateix, el major nombre de contactes formiga-llavor per unitat de temps que té lloc a la zona envaïda fa que, al final, el nombre de transports efectuats sigui més elevat del que podríem esperar inicialment, essent fins i tot superior al de les zones no envaïdes per a algunes espècies de llavors (**capítol 1**).

El transport de la llavor per si mateix és un dels factors que ha estat proposat com a benefici de la dispersió, ja que el simple allunyament de la planta mare evitaria la competència negativa de les plàntules amb aquesta (Beattie 1985; Andersen 1988; Whitney 2002). Tot i que els transports efectuats per les formigues generalment assoleixen distàncies relativament curtes en comparació amb els transports duts a terme per altres grups animals, aquestes poden ser suficients per a oferir aquest benefici. A més, sembla que les distàncies de transport efectuades per les formigues estan relacionades amb la mida de la formiga (Ness *et al.* 2004). Aquest fet explicaria perquè els transports efectuats per la formiga argentina, en ser aquesta una espècie de mida força petita, eren generalment curts. No obstant això, aquests eren similars als transports efectuats per la principal espècie nativa dispersant de llavors que vam trobar a les zones no envaïdes, *Pheidole pallidula* (Nylander), en ser aquesta una formiga de mida molt similar a *L. humile* (**capítol 1**). Per altra banda, el destí final del transport tindrà una importància cabdal per a la llavor. En aquest sentit, la introducció al niu de la formiga transportadora és probablement el destí que ofereix més beneficis i més garanties d'èxit. Al **capítol 1** s'ha vist que els transports efectuats per les espècies de formigues natives solien ser eficients i majoritàriament acabaven amb la introducció de la llavor al niu. Per contra, en bona part dels transports efectuats per *L. humile* la llavor va ser abandonada durant el transport. Tanmateix, la observació del comportament de les obreres en aquests casos ens fa pensar que generalment no foren abandonaments deliberats, sinó que probablement responien a la dificultat amb què la formiga argentina realitzava els transports d'algunes de les llavors estudiades. Com ja hem comentat, la formiga argentina sovint mostrava dificultats per a trobar un punt per on poder agafar i arrossegar algunes de les llavors estudiades. Això feia que, si durant el transport la formiga deixava anar o li queia la llavor, en alguns casos aquesta no era capaç, tot i el seu interès, de trobar novament un punt per on poder-la agafar i transportar, i acabava abandonant la grana. En aquests casos, després de ser abandonada, la llavor retornava novament a la situació inicial sobre la superfície del sòl, per bé que en un lloc diferent a causa del transport rebut. Sortosament però, el procés de dispersió no acaba sempre aquí sinó que aquesta llavor podrà ser novament trobada i transportada per una altra obrera de *L. humile*, i això es podrà repetir reiteradament cada vegada que la llavor sigui abandonada sobre el sòl. D'aquesta manera s'augmenta la probabilitat que la llavor acabi essent introduïda a l'interior d'un niu de *L. humile*.

Tanmateix, com més durí aquest procés, i per tant més temps resti la llavor sobre el sòl, major probabilitat tindrà aquesta de ser trobada i depredada per algun animal granívor. En aquest sentit però, cal dir que la pressió dels vertebrats granívors sobre les espècies de llavors estudiades i a la nostra àrea d'estudi és relativament baixa (**capítols 1 i 3**) en comparació amb altres zones del planeta (veure introducció al **capítol 3**), fet que dóna un cert marge de temps a les formigues dispersants per a la localització i el transport de les granes al niu. En definitiva però, l'elevat nombre d'abandonaments en els transports efectuats per *L. humile* fa que, tot i el similar nivell global de transports de llavors observat a les dues zones (**capítol 1**), el nombre total de granes finalment introduït al niu sigui probablement inferior a les zones envaïdes per a la majoria d'espècies estudiades. No obstant això, per a algunes de les espècies de llavors tractades (ex. *Genista triflora* i *Galactites tomentosa*) el nivell de dispersió efectuat per *L. humile* podria arribar a ser similar al que trobaríem a les zones no envaïdes (**capítol 1**).

Els resultats obtinguts en aquest treball subratllen la dificultat a l'hora de generalitzar sobre l'efecte de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de llavors de plantes mirmecòcores. Així, en contrast amb la idea generalitzada d'un efecte negatiu de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de llavors de plantes mirmecòcores, fruit dels resultats obtinguts pels escassos estudis realitzats al respecte (Bond & Slingsby 1984; Christian 2001; Quilichini & Debussche 2001; Carney *et al.* 2003; Gómez *et al.* 2003), en aquesta tesi s'ha vist que l'efecte és variable, i que probablement depèn de les característiques de les llavors. En primer lloc, el resultat dependrà de característiques composicionals de la pròpia llavor que determinaran el seu grau d'atractivitat per a la formiga argentina, i en segon lloc, de característiques físiques i morfològiques que determinaran la capacitat de les obreres de la formiga argentina per a agafar i transportar la llavor.

L'alteració del procés de dispersió de llavors pot tenir conseqüències sobre l'èxit reproductiu de les plantes. Tanmateix, són pocs els estudis en què, a més d'avaluar l'efecte de la invasió de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de les granes, s'ha anat més enllà avaluant també les conseqüències sobre la reproducció de l'espècie vegetal. Només els estudis de Bond i Slingsby (1984) i de Christian (2001), ambdós realitzats al fynbos Sud-africà, ho havien fet fins ara. Així, en el primer d'ells el pobre paper de *L. humile* en la dispersió de llavors de *Mimetes cucullatus*, una espècie de proteàcia mirmecòcora, es traduïa en un menor reclutament de plàntules en comparació amb les zones no envaïdes i en una distribució de les plàntules agregada sota la planta mare on restaven sotmeses a la competència amb aquesta. Al segon treball, tot i el paper nul de *L. humile* com a dispersant de llavors de diferents espècies mirmecòcores, la permanència d'algunes espècies de formigues dispersants natives permetia un manteniment de la dispersió, limitat però a les

llavors de mida petita. En conseqüència, el reclutament de plàntules a les zones envaïdes es mantenia per a les espècies que presentaven llavors petites, però no per a les espècies de llavors grans les quals patien una dràstica reducció del reclutament. En aquest treball s'han avaluat/estudiat les conseqüències de l'alteració del procés de dispersió de llavors d'*Euphorbia characias* (**capítol 1**) sobre el seu posterior èxit reproductiu (**capítol 2**). En zones envaïdes per *L. humile* es va observar una menor producció de llavors en les plantes d'aquesta espècie, probablement degut a un efecte negatiu de la invasió sobre el procés de pol·linització de *E. characias*, tal com indica l'estudi de Blancafort i Gómez (2005). No obstant això, aquest fet quedava després compensat per una major emergència de plàntules a les zones envaïdes, de tal manera que al final el reclutament era similar en zones envaïdes i no envaïdes (**capítol 2**). Per altra banda, no s'observaren diferències ni en el patró ni en l'escala de distribució espacial de les plàntules entre les dues zones (**capítol 2**). Aquest fet s'explicaria per la similitud observada entre les distàncies de transport efectuades per *L. humile* i les efectuades per *Pheidole pallidula*, la principal espècie dispersant de llavors de les zones no envaïdes (**capítol 1**). Pel que fa a la supervivència de les plàntules a llarg termini, aquesta tampoc va ser diferent entre les dues zones (**capítol 2**). Per tant, des del punt de vista de *E. characias*, els nostres resultats suggereixen una equivalència funcional de *L. humile* en substitució de les formigues natives. Tanmateix, aquest resultat no és generalitzable a la resta d'espècies mirmecòcores ja que, tal com s'ha comentat anteriorment, *L. humile* no dispersa de la mateixa manera totes les espècies de llavors.

Fins aquí s'ha vist que el desplaçament de les espècies de formigues dispersants de llavors pot afectar la dinàmica de dispersió de les espècies de llavors mirmecòcores. Per altra banda, la invasió també comporta la desaparició de les espècies de formigues granívores (**capítols 1, 4 i 5**). Aquest fet pot alterar també la dinàmica de les granes, però en aquest cas no només les espècies mirmecòcores sinó també les no mirmecòcores. Així, al **capítol 3** s'ha vist que a les zones envaïdes es produeix una menor recol·lecció de llavors de tres espècies no mirmecòcores presents a l'àrea d'estudi. Això probablement implicarà una menor pèrdua de llavors consumides per les formigues, la qual cosa suposaria un efecte beneficiós de la invasió. Per altra banda, la possibilitat de que espècies de formigues granívores puguin actuar involuntàriament com a dispersants de granes (Rissing 1986; Levey & Byrne 1993; Detrain & Tasse 2000) es perdria en les zones envaïdes, per la qual cosa la invasió podria resultar també negativa. Per tant, el pes relatiu que suposin els dos processos oposats de consum i de dispersió per a una espècie de llavor determinarà que aquesta espècie resulti positivament o negativament afectada per la invasió.

2. Conclusions

1. La invasió de la formiga argentina provoca una dràstica reducció de la riquesa de la comunitat de formigues i un total desplaçament de les espècies natives de formigues dispersants de llavors. Aquest fet fa que només la formiga argentina pugui substituir el paper com a dispersant de llavors que tenien les espècies natives presents abans de la invasió.
2. La formiga argentina és numèricament dominant a les zones envaïdes de la nostra àrea d'estudi. Aquesta dominància és explicada per una alta monopolització de l'abundància i de la biomassa de formigues exercida per *L. humile* a les zones envaïdes.
3. L'activitat de *L. humile* es veu influenciada per les condicions ambientals de temperatura i humitat. Així, la superioritat competitiva de la formiga argentina davant les formigues natives és aparentment variable a causa de la marcada estacionalitat de les condicions ambientals de les àrees de clima mediterrani. Aquest fet pot donar lloc a variacions estacionals de la seva taxa d'expansió.
4. La formiga argentina duu a terme una intensa activitat de rastreig del sòl a les zones envaïdes. Això és fruit d'una alta densitat d'obreres i de l'elevat "tempo" d'activitat d'aquestes obreres. Aquest fet li permet una ràpida localització i una intensa explotació dels recursos.
5. *L. humile* realitza dispersions efectives d'algunes espècies de llavors mirmecòcores, transportant-les i introduint-les al niu. Aquest és el primer estudi on es documenta aquest fet.
6. L'efecte general de la formiga argentina sobre el procés de dispersió de llavors no és igual per a totes les espècies mirmecòcores. Aquest dependrà, en primer lloc, del grau d'atracció que presenti la llavor per a ella, i en segon lloc, de la seva capacitat per a agafar i transportar la llavor de forma eficient. En aquest sentit, les espècies de llavors estudiades en aquest treball presenten diferents graus d'atractivitat i també diferents dificultats per al seu transport, i això fa que siguin diferentment dispersades.
7. La variabilitat pel que fa a l'efecte de *L. humile* sobre el procés de dispersió de diferents espècies de llavors farà que les conseqüències finals sobre l'èxit reproductiu de les

plantes siguin també variables, podent ser negatives, equivalents o positives per a cada espècie individualment en comparació amb la situació prèvia a la invasió. L'alteració de l'èxit reproductiu de les plantes, tant per un benefici com per un perjudici sobre les espècies individualment, podria comportar canvis a nivell de tota la comunitat vegetal, i això podria tenir una sèrie de conseqüències en cadena arribant a afectar el conjunt de l'ecosistema.

8. El similar reclutament, distribució espacial i supervivència de plàntules de *E. characias* a les zones no envaïdes i a les zones envaïdes suggereix una equivalència funcional de *L. humile* en substitució del paper de les espècies de formigues natives desplaçades.
9. El desplaçament de les espècies de formigues granívores després de la invasió resulta en una reducció del nombre de llavors no mirmecòcores agafades per formigues a les zones envaïdes. Aquest fet pot conduir a un gir de les forces oposades de depredació i de dispersió de les llavors que s'esdevenia fruit de la interacció amb aquestes formigues. Així, la invasió comportaria una positiva disminució de la pèrdua de llavors consumides per espècies de formigues granívores, però també una negativa pèrdua de la possible dispersió de llavors efectuada per aquestes espècies.
10. L'amplada d'obertura mandibular de les formigues és una característica que es correlaciona amb la mida corporal en les espècies trobades a les zones estudiades. En aquest sentit, la reduïda mida de les obreres de *L. humile* es tradueix en una baixa capacitat d'obertura mandibular. Aquesta característica pot actuar com a impediment funcional en la manipulació i podria explicar la manca de reemplaçament d'algunes funcions desenvolupades per les formigues natives. Les tasques dutes a terme per les espècies natives de mida superior a *L. humile* seran probablement les menys substituïdes després de la invasió. Aquesta inhabilitat funcional pot ser generalitzable a altres casos de formigues invasores després del desplaçament de les espècies natives.

Referències

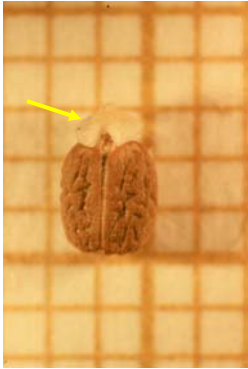
- Andersen, A.N. (1988) Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia*, **75**, 507-511.
- Beattie, A.J. (1985) *The evolutionary ecology of ant – plant mutualisms*. Cambridge University Press, New York.

- Blancafort, X. & Gómez, C. (2005) Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica* (in press).
- Bond, W. & Slingsby, P. (1984) Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*, **65**, 1031-1037.
- Cammell, M.E., Way, M.J. & Paiva, M.R. (1996) Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Sociaux*, **43**, 37-46.
- Carney, S.E., Byerley, M.B. & Holway, D.A. (2003) Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. *Oecologia*, **135**, 576-582.
- Christian, C.E. (2001) Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, **413**, 635-639.
- Davidson, D.W. (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**, 484-490.
- Detrain, C. and Tasse, O. (2000) Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus*: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften*, **87**, 373-376.
- Donnelly, D. & Giliomee, J.H. (1985) Community structure of epigaic ants (Hymenoptera: Formicidae) in fynbos vegetation in the Jonkershoek Valley. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, **48**, 247-257.
- Gómez, C. (1995) Influencia de las hormigas en el proceso de dispersión de semillas (Mirmecocoria) del género *Euphorbia* L. en áreas de vegetación esclerófila del Mediterráneo Occidental. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Gómez, C., Pons, P. & Bas, J.M. (2003) Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography*, **26**, 532-538.
- Holway, D.A. (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, **80**, 238-251.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, **105**, 405-412.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1997) Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology*, **11**, 1242-1248.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. (1999) Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux*, **46**, 159-163.

- Levey, D.J. and Byrne, M.M. (1993) Complex ant – plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, **74**, 1802-1812.
- Majer, J.D. (1994) Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*), with special reference to Western Australia. *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. (ed. by D.F. Williams), pp. 163-173. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Markin, G.P. (1970) Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Sociaux*, **17**, 127-158.
- Ness, J.H., Bronstein, J.L., Andersen, A.N. & Holland, J.N. (2004) Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. *Ecology*, **85**, 1244-1250.
- Quilichini, A. & Debussche, M. (2001) Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (*Anchusa crispa* Viv., Boraginaceae). *Acta Oecologica*, **21**, 303-313.
- Rissing, S.W. (1986) Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia*, **68**, 231-234.
- Suarez, A.V., Bolger, D.T. & Case, T.J. (1998) Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, **79**, 2041-2056.
- Ward, P.S. (1987) Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia*, **55**, 1-16.
- Way, M.J., Cammell, M.E., Paiva, M.R. & Collingwood, C.A. (1997) Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, **44**, 415-433.
- Whitney, K.D. (2002) Dispersal for distance? *Acacia ligulata* seeds and meat ants *Iridomyrmex viridiaeneus*. *Austral Ecology*, **27**, 589-595.
- Witt, A.B.R. & Giliomee, J.H. (2004) The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr), on the dispersal of *Phyllica pubescens* Aiton seeds in South Africa. *African Entomology*, **12**, 179-185.
- Witt, A.B.R., Geertsema, H. & Giliomee, J.H. (2004) The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), on the dispersal of the elaiosome-bearing seeds of six plant species. *African Entomology*, **12**, 223-230.

Apèndix

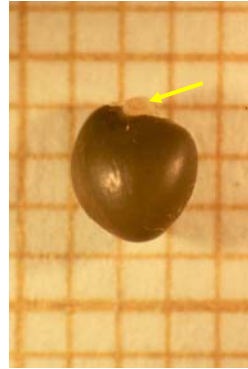
Fig. 1. Llavors de les nou espècies mirmecòcores utilitzades en l'estudi. Les fletxes assenyalen els eleosomes. (Els quadrats del fons mesuren 1 x 1 mm de costat).



Euphorbia biumbellata



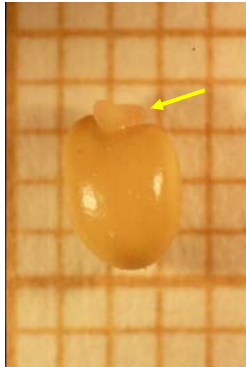
Euphorbia characias



Genista linifolia



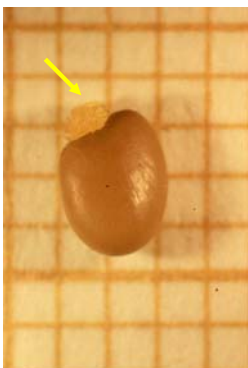
Genista monspessulana



Genista triflora



Sarothamnus arboreus



Ulex parviflorus



Cirsium vulgare



Galactites tomentosa

Fig. II. Llavors de les tres espècies no mirmecòcores utilitzades en l'estudi. (Els quadrats del fons mesuren 1 × 1 mm de costat).



Calicotome spinosa



Spartium junceum



Psoralea bituminosa

Fig. III. Imatges on es poden veure diferents plàntules de *Euphorbia characias* en diferents estadis de creixement.



