

Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas

L. Cagnolo¹, G. Valladares¹

(1) Imbiv-Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba. F.C.E.F. y N., Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 1611 (X5016GCA), Córdoba, Argentina

➤ Recibido el 15 de enero de 2011, aceptado el 17 de marzo de 2011.

Cagnolo, L., Valladares, G. (2011). Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas* 20(2-3):68-78.

La fragmentación de hábitats, mediada por los cambios en uso de la tierra, constituye una de las principales amenazas a la biodiversidad del planeta. En una comunidad, las especies se encuentran conectadas mediante relaciones tróficas que componen complejas redes de interacción. Debido a esto, los cambios en abundancia o pérdida de especies pueden tener efectos indirectos propagándose e incluso magnificándose a lo largo de las cadenas tróficas. Por lo tanto, entender la forma en que se pierden especies y el efecto de esta pérdida sobre la organización de la comunidad resultante son desafíos urgentes para los ecólogos. En este trabajo evaluamos la relación entre fragmentación de hábitat, extinciones y redes de interacción estudiando los cambios en la estructura de redes tróficas de plantas, insectos herbívoros y sus parasitoides en bosques del centro de Argentina. Encontramos que las redes son afectadas por una reducción en su tamaño, y aumentos de la intensidad relativa de interacción y la conectancia a medida que se reduce el área de bosque.

Palabras clave: extinción, fragmentación de hábitat, minadores de hoja, parasitoides, red de interacciones, red trófica

Cagnolo, L., Valladares, G. (2011). Habitat fragmentation and food web disassembly. *Ecosistemas* 20(2-3):68-78.

Habitat fragmentation, mediated by land use change, is one of the major threats to biodiversity. In a community, species are connected by trophic relationships that comprise complex networks of interaction. Because of this, changes in abundance or loss of species may have indirect effects that spread and even magnify along the food chain. Therefore, understanding how species are lost and how these losses affect community organization are urgent challenges for ecologists. We evaluated the relationship between fragmentation and network structure by studying the changes in the structure of food webs of plant, insect herbivores and their parasitoids in forests of central Argentina. We found that the networks were affected by a reduction in size, and increased in relative interaction intensity and connectance as the forest area was reduced.

Key words: extinction, food web, habitat fragmentation, interaction network, leaf miners, parasitoids

Introducción

El cambio en el uso humano de la tierra tiene como consecuencia la degradación, fragmentación y pérdida de hábitats silvestres (Santos y Tellería 2006). En paisajes fragmentados las especies encuentran reducido el hábitat disponible y las condiciones micro ambientales modificadas por los efectos borde (Murcia 1995). Estos factores tienen el potencial de afectar negativamente la demografía de los especialistas de hábitat que, al mismo tiempo y debido al aislamiento entre parches, tendrían menos posibilidades de ser "rescatados" por migrantes de poblaciones vecinas (Hanski 1999, Fahrig 2000). No es objetivo de este artículo describir los cambios ambientales desencadenados durante el proceso de fragmentación y sus efectos en las especies, sin embargo, asumimos que existe suficiente evidencia acerca de modificaciones en tamaños poblacionales y extinciones provocadas por este fenómeno (Fahrig 2003).

Sin embargo, pocos estudios de fragmentación del hábitat reconocen que las especies no se encuentran aisladas en los ecosistemas sino que constituyen un complejo entramado de interacciones. Esto es así debido a que, en mayor o menor medida, todas las especies dependen de otras para su supervivencia. En algunos casos las interacciones entre especies implican el intercambio de material genético para la reproducción (e.g. polinización), dispersión de propágulos (e.g. frugivoría), o simplemente transferencia de energía y nutrientes (interacciones tróficas). La idea de que las interacciones tienen un rol

importante en términos ecológicos y evolutivos motivó un creciente interés en el estudio de los efectos que tienen sobre ellas los disturbios y alteraciones ambientales. De acuerdo a esto, la evaluación de los efectos de cambios ambientales sobre una lista de especies aportaría poca información acerca de posibles consecuencias indirectas o en cascada.

Como mencionamos antes, las especies no están solas en los ecosistemas y las interacciones entre ellas raramente ocurren exclusivamente a pares, por lo tanto el enfoque de redes de interacción emerge como la herramienta más apropiada para estudiar la complejidad de la naturaleza. Las redes de interacciones ecológicas son representaciones gráficas que indican quién interactúa con quién en una comunidad (Bascompte 2007).

Estos gráficos, constituidos por nodos (especies, poblaciones o individuos) y líneas o vínculos (en nuestro caso, interacciones), tienen regularidades en su estructura que han llamado la atención de los investigadores en diversas áreas de la ciencia, desde la física, pasando por las ciencias sociales, hasta la biología (Strogatz 2001). En ecología, se han estudiado mayoritariamente redes tróficas ("quién come a quién") (Cohen et al. 2003), aunque en los últimos años han aparecido numerosos estudios reportando la estructura de redes de interacciones mutualistas (e.g. Jordano 1987, Dupont et al. 2006, Vázquez et al. 2009).

Existen diversos índices que describen la estructura de redes de interacción (Bersier et al. 2002, Proulx et al. 2005). Si bien fueron originalmente utilizados para evaluar la estructura de las redes en situaciones particulares, en un número creciente de trabajos se reconoce su valor para investigar cambios en las comunidades biológicas que serían imperceptibles si analizáramos estadísticos como índices de diversidad y composición de especies (Tylianakis et al. 2010). A pesar de esto, el gran esfuerzo que implica registrar especies, tamaños poblacionales e interacciones en un gradiente o en sitios replicados previno el uso generalizado de esta aproximación para estudiar los efectos de la fragmentación del hábitat.

Existen escasos estudios empíricos que evalúan específicamente los efectos de la fragmentación sobre las comunidades biológicas aplicando los índices y estadísticos que describen la estructura de redes de interacción. Murakami et al. (2008) utilizaron índices cuantitativos (e.g. que incluyen información acerca del número e intensidad de las interacciones) para evaluar las diferencias en la estructura de redes de insectos herbívoros y sus parasitoides en parches de árboles implantados con diferente distancia de aislamiento. Su estudio demostró que las redes de parches aislados presentaban valores de conectividad menores que las redes de parches próximos (Murakami et al. 2008). Por otra parte, Sabatino et al. (2010) estudiaron las redes planta – polinizador en sierras de diferente área insertas en una matriz agrícola. Sus resultados indican que a medida que se incrementa el área de las sierras, el número de interacciones de la red aumenta dos veces más rápido que el número de especies (Sabatino et al. 2010). Recientemente, Kaartinen y Roslin (2011) compararon la estructura de redes tróficas de herbívoros y sus enemigos naturales en 82 robles individuales ubicados en diferente contexto de paisaje. Su estudio reveló que el aislamiento de los árboles focales redujo la riqueza y cambió la composición de especies, pero no afectó a la estructura de las redes. Estos tres estudios representan, a nuestro entender, los únicos publicados hasta el momento que evaluaron el efecto de variables asociadas a la fragmentación y pérdida de hábitats sobre redes de interacción (aislamiento en el caso de Murakami et al. (2008) y Kaartinen y Roslin (2011), y área de fragmento en el caso de Sabatino et al. (2010)). Si bien son estudios novedosos y constituyen un claro avance en el tema, no son representativos del grave problema ambiental provocado por la fragmentación y pérdida de hábitat en un paisaje continuo, natural y homogéneo.

En este artículo buscamos evaluar los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre las comunidades biológicas a través del estudio de las redes de interacciones entre especies. Para esto planteamos un marco conceptual indicando la forma en que las redes pueden ser afectadas por la fragmentación y degradación ambiental, y presentamos un estudio de caso en el que evaluamos las predicciones de dicho marco en un ambiente fragmentado del centro de Argentina.

Efectos de la fragmentación de hábitats sobre redes de interacción

En esta sección proponemos algunos escenarios posibles respecto a los efectos de la fragmentación, degradación o pérdida de hábitats sobre la estructura de una red de interacciones ecológicas hipotética (**Fig. 1A**). Nótese que estos escenarios no son mutuamente excluyentes, por lo que podrían ocurrir simultáneamente en el mismo sistema.

Erosión (**Fig. 1B**)

La rareza es una característica asociada a la vulnerabilidad de las especies ante eventos estocásticos, tanto ambientales como demográficos o genéticos (Henle et al. 2004). En un ambiente fragmentado, donde los tamaños poblacionales pueden ser pequeños y la posibilidad de "rescate" desde poblaciones vecinas se ve reducida, las especies raras tienen una mayor probabilidad de desaparecer junto a sus interacciones (Cagnolo et al. 2009). Al considerar las redes ecológicas, las especies raras usualmente tienen pocas interacciones débiles comparadas con el resto de las especies e interacciones de la red (Vázquez et al. 2007). Ante la extinción diferencial de estas especies, la red resultante conservará el núcleo central de especies comunes, con altas abundancias poblacionales e interacciones fuertes. El tamaño de la red (número de especies)

será menor, las abundancias e intensidades de interacción relativas promedio serán mayores, por lo tanto la distribución de intensidades de interacción será más equitativa.

Retracción (Fig. 1C)

La extinción de especies es un fenómeno drástico que usualmente es anticipado por una reducción en los tamaños poblacionales y, consecuentemente, en la intensidad de las interacciones. Ante esta circunstancia, las redes no mostrarán cambios en tamaño ni en la intensidad relativa de interacción, por lo tanto, el fenómeno podría pasar desapercibido si se evalúa con estadísticos cualitativos de redes (basados en número de especies e interacciones). Entonces, si la fragmentación del hábitat provoca reducciones en los tamaños poblacionales y en las intensidades de interacción, la red resultante tendrá similar tamaño e intensidad de interacciones relativa promedio que redes de sitios no fragmentados, pero mostrará una menor abundancia media de las especies y menor intensidad de interacción absoluta promedio.

Acortamiento (Fig. 1D)

Las especies en niveles tróficos altos son más susceptibles ante disturbios o fragmentación del hábitat que especies en niveles tróficos intermedios o productores (Solé y Montoya 2006). De acuerdo a esto, tanto la pérdida de especies como la reducción de los tamaños poblacionales son esperables para las especies en niveles tróficos superiores. Esto produciría un acortamiento en el largo de las cadenas tróficas y reducciones en la proporción de especies entre consumidores y recursos.

División (Fig. 1E)

La extinción local de algunas especies muy conectadas o la pérdida de interacciones puede provocar la fragmentación de las redes en grupos de especies desconectados o con pocas conexiones (Montoya et al. 2001). Estos grupos de especies interactuantes, desconectados o escasamente conectados con el resto de la red de interacciones son denominados "compartimentos" en el contexto de redes de interacción (Pimm y Lawton 1980). La compartimentalización de una red tendría como consecuencia el aislamiento de las dinámicas poblacionales de especies en distintos compartimentos (Melián y Bascompte 2002), lo que podría evitar el propagamiento de cascadas de extinción.

Cambios en conectividad (Fig. 1F)

La conectancia es la proporción de conexiones que realmente ocurren respecto al total posibles. Este parámetro ha sido propuesto como un indicador de la complejidad de una red y fue históricamente relacionado a la estabilidad de los ecosistemas (May 1972). Cuando un ambiente se fragmenta, no sólo pueden extinguirse especies sino que pueden incorporarse especies nuevas (Sumerville 2004). Estas especies, generalmente ruderales, tienen la capacidad de utilizar diferentes recursos lo que los convierte en generalistas. Tanto al reducirse el número de especies como al incorporarse generalistas, la conectancia de las redes tiende a aumentar (Jordano 1987, Murakami et al. 2008). En el primer caso debido a que al perderse una especie desaparecen sus interacciones reales pero también sus interacciones posibles, que son usualmente mucho más numerosas. En el segundo caso, el reemplazo de un especialista por un generalista tiene un balance neutro en lo que respecta al número de especies (y por lo tanto, posibles interacciones) pero necesariamente aumenta el número de interacciones realizadas.

Dado que una mayor conectancia protegería a las comunidades ante las coextinciones (Dunne et al. 2002), este proceso representa una retroalimentación negativa que podría prevenir la desaparición masiva de especies de ambientes fragmentados (extinciones > menor riqueza de especies > mayor conectancia de la red > mayor resistencia a extinciones secundarias > menos extinciones).

Por otra parte, si el tipo de interacción de la red no implica un alto grado de especialización sino que más bien las interacciones ocurren de acuerdo a la probabilidad de los individuos de distintas especies de encontrarse, es de esperar que en comunidades más diversas la conectividad sea mayor que en comunidades pobres (Murakami et al. 2008, Sabatino et al. 2010).

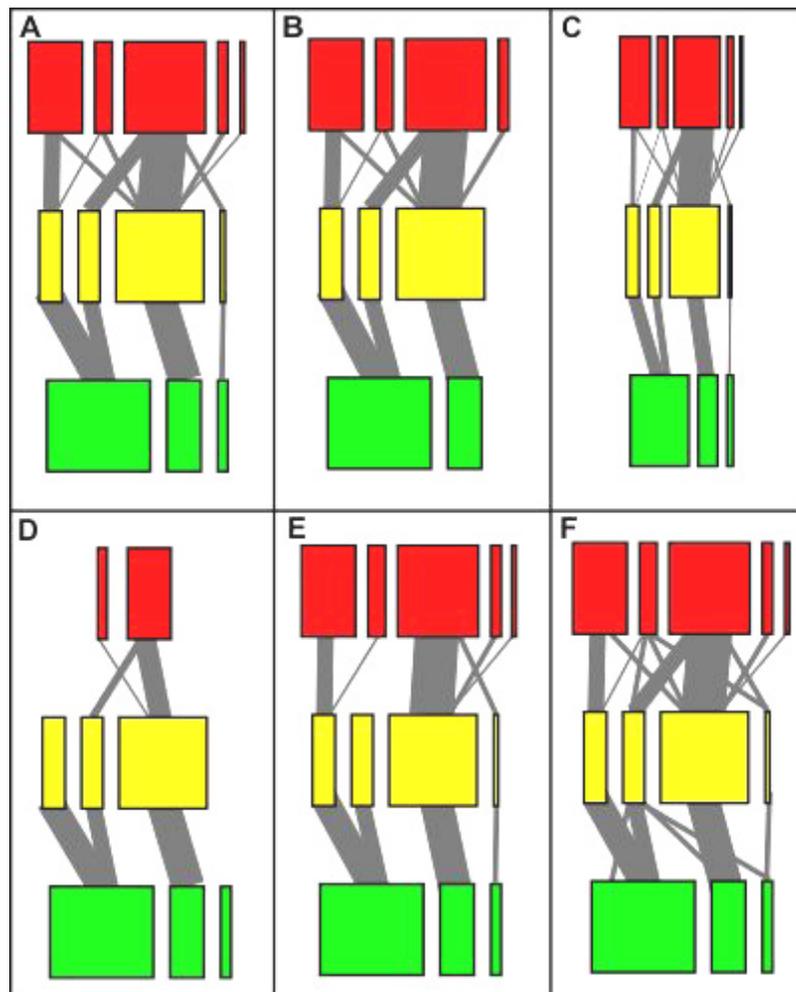


Figura 1. Escenarios hipotéticos de los efectos de la fragmentación, pérdida o degradación de hábitats sobre una red de interacciones tróficas de tres niveles. **A)** Red original. **B)** Erosión. **C)** Retracción. **D)** Acortamiento. **E)** División. **F)** Cambios en conectividad. Los rectángulos representan a las especies, el ancho de los mismos representa la abundancia de cada especie; las líneas grises representan a las interacciones, el ancho de las mismas representa la intensidad de la interacción; los colores representan los niveles tróficos (verde: productores, amarillo: herbívoros, rojo: consumidores secundarios).

Materiales y métodos

En el centro de Argentina, el avance de la frontera agrícola impulsado por cambios en los regímenes de lluvia y aumento en el precio de las materias primas (Grau et al. 2005), ha convertido al bosque chaqueño en un archipiélago de fragmentos remanentes insertos en una matriz de cultivos (**Fig. 2A**). Estas “islas” de hábitat silvestre presentan distintos tamaños, distribución espacial, formas y distancias de aislamiento. En este sistema, seleccionamos tres bosques continuos (>1000ha) y 16 fragmentos comprendiendo un rango de tamaño entre 0.13ha y 129ha, manteniendo lo más constante posibles el grado de aislamiento, uso, regímenes de disturbio, etc. (**Fig. 2B**).

Para cada uno de los 19 sitios, construimos redes tróficas de plantas, insectos minadores de hoja y sus parasitoides. Para esto, colectamos todas las hojas minadas que encontrábamos sobre transectos de 50m, manteniendo el esfuerzo muestral y el área total muestreada constante entre sitios (para detalles de la metodología ver Cagnolo et al. 2009). El sistema planta-minador-parasitoide es ideal para este tipo de estudios dado que permite establecer las interacciones planta-herbívoro a través de la identificación de marcas específicas de cada especie de minador sobre las plantas, y registrar las interacciones minador-parasitoide a partir de la cría de larvas para la obtención de insectos adultos (**Fig. 2C**).



Figura 2. Imágenes del sistema estudiado: (A) foto satelital del área de estudio, (B) remanente de bosque chaqueño inserto en matriz agrícola, y (C) larvas de minador de hojas.

Para cada una de las redes calculamos los siguientes estadísticos:

Tamaño: número total de nodos (en este caso especies) en una red.

Intensidad de interacción: la manera de cuantificar la intensidad de las interacciones varía entre diferentes “escuelas” de ecólogos. Existen estudios que la interpretan como flujos de biomasa o nutrientes, efectos per cápita de una especie sobre otra, frecuencia de registro de interacciones, preferencia de una especie por otra, etc. (Berlow et al. 2004). En este estudio utilizamos el número de insectos registrados en cada interacción como medida de la intensidad absoluta de interacción, y la proporción en el total de cada sitio como intensidad relativa de interacción.

Equidad de interacciones (EI): existen distintos estadísticos que cuantifican esta variable teniendo en cuenta tanto el número como intensidad de las interacciones. En este caso utilizamos uno propuesto por Tylianakis et al. (2007), calculado de la siguiente manera:

$$EI = \frac{\sum p_i \log_2(p_i)}{\log_2(N)}$$

Donde p_i es la proporción de intensidad de interacción i respecto del total de interacciones de cada sitio (N).

Proporción entre especies de consumidores y recursos: dado que las redes estudiadas son tritróficas (compuesta por tres niveles tróficos definidos) y pueden ser descompuestas en dos redes bitróficas (sub red de herbivoría y sub red de parasitoidismo), calculamos la proporción entre especies de consumidores y recursos como el promedio de ambas sub redes (proporción entre herbívoros y plantas en la sub red de herbivoría y proporción entre parasitoides y herbívoros en la sub red de parasitoidismo).

Compartimentalización: compartimentos o módulos en una red son grupos de nodos que tienen más interacciones dentro del grupo que fuera de este (Guimerà et al. 2007). En ecología, han sido reportados compartimentos en redes de interacciones mutualistas y antagonistas, usualmente asociados a la filogenia de las especies (Prado y Lewinsohn 2004, Rezende et al. 2009, Cagnolo et al. 2011). En este artículo utilizamos el programa Netcarto para identificar y cuantificar compartimentos, y calcular el índice de modularidad (m) que varía entre 0 para redes no compartimentalizadas y 1 para redes con máxima compartimentalización (Guimerà et al. 2007).

Conectancia (C): es la proporción de interacciones realizadas (o registradas en el campo) del total posible. El número de interacciones posibles depende de la cantidad de especies en la red, y su cálculo varía según el tipo de interacciones con que se trate. En redes bipartitas (e.g. planta-polinizador u hospedador-parásito) donde hay dos grupos claramente definidos y no son posibles las interacciones entre especies de un mismo grupo (e.g. parásito-parásito), se calcula como la multiplicación del número de especies en cada uno de los grupos (Jordano 1987). En redes tróficas clásicas donde todas las interacciones son posibles resulta del cuadrado del total de especies en la red (Martinez 1992). En el caso de este estudio se calculó de la siguiente manera:

$$C = \frac{\frac{I_{herb}}{S_{pls} * S_{min}} + \frac{I_{par}}{S_{min} * S_{par}}}{2}$$

donde I_{herb} son el número de interacciones realizadas en las subredes de herbivoría, I_{par} las interacciones realizadas en la sub red de parasitoidismo, S_{pls} el número de especies de plantas, S_{min} el número de especies de minadores de hoja y S_{par} el número de especies de parasitoides.

Densidad de interacciones: este estadístico indica el número medio de interacciones por especie y resulta de dividir el número de interacciones registradas entre distintas especies por el número total de especies (Cohen 1989). En este trabajo lo calculamos, al igual que los índices anteriores, como el valor medio de las sub redes de herbivoría y parasitoidismo.

Una vez calculados los índices, evaluamos el efecto del tamaño de hábitat sobre la estructura de las redes mediante regresión lineal simple utilizando el área de bosque como variable independiente y los estadísticos de redes como variables dependientes. Considerando que las hipótesis múltiples sobre un mismo grupo de datos podrían incrementar la posibilidad de cometer Error Tipo I, aplicamos la corrección de Holm-Bonferroni (Holm 1979) a los valores de α .

Resultados

Las redes tróficas de plantas, herbívoros y parasitoides fueron afectadas por reducciones en el tamaño del hábitat. La consecuencia más dramática es la reducción en el tamaño de las mismas ($R^2= 0.56$, $b= 0.05$, $p<0.001$) (**Fig. 3A**). Esto, sumado al incremento observado en las intensidades medias relativas de interacción ($R^2= 0.41$, $b= -0.001$, $p= 0.003$) (**Fig. 3B**), es evidencia a favor del escenario de “Erosión” propuesto en este artículo. Sin embargo, esto no alcanzó a afectar la equidad en la distribución de las intensidades de interacción ($p= 0.31$) (**Fig. 3C**).

El escenario de “Retracción” predice que las redes tendrán especies e interacciones con menores abundancias e intensidades absolutas, sin afectar el tamaño, ni la intensidad relativa de interacciones de la red. Los resultados mencionados anteriormente sumados a la ausencia de relación entre el área de remanente de bosque y los valores absolutos de intensidad de interacción ($p= 0.85$) (**Fig. 3D**) y abundancia de las especies ($p= 0.86$) (**Fig. 3E**), permiten descartar este escenario para el caso estudiado.

La proporción entre especies de consumidores y recursos disminuyó a medida que se redujo el área de remanentes de bosque ($R^2= 0.46$, $b= 0.11$, $p= 0.001$) (**Fig. 3F**). Si bien no evaluamos cambios en el largo de las cadenas tróficas, al tratarse de una red con tres niveles claramente establecidos, es esperable que al disminuir el número de especies en el tercer nivel, se reduzca el largo promedio de las cadenas de la red. Este resultado apoya las predicciones del escenario de “Acortamiento” propuesto en este artículo, y estaría basado en el efecto diferenciado de la fragmentación del bosque sobre los parasitoides especialistas (Cagnolo et al. 2009).

Si bien todas las redes estudiadas mostraron ser compartimentalizadas (Cagnolo et al. 2011), no encontramos evidencia a favor del escenario de “División” de las redes debido a la reducción en el tamaño de los hábitats, tanto para el grado de compartimentalización ($p= 0.19$) (**Fig. 3G**) como para el número de compartimentos encontrados ($p= 0.24$) (**Fig. 3H**).

Finalmente, encontramos evidencias a favor del escenario denominado “Cambios en conectividad”. Esto es así debido a que, si bien la densidad de interacciones no varió en relación a cambios en área de bosque ($p>0.008$) (**Fig. 3I**), la conectancia de las redes aumentó a medida que se redujo el tamaño de los hábitats remanentes ($R^2= 0.33$, $b= -0.006$, $p<0.007$) (**Fig. 3J**).

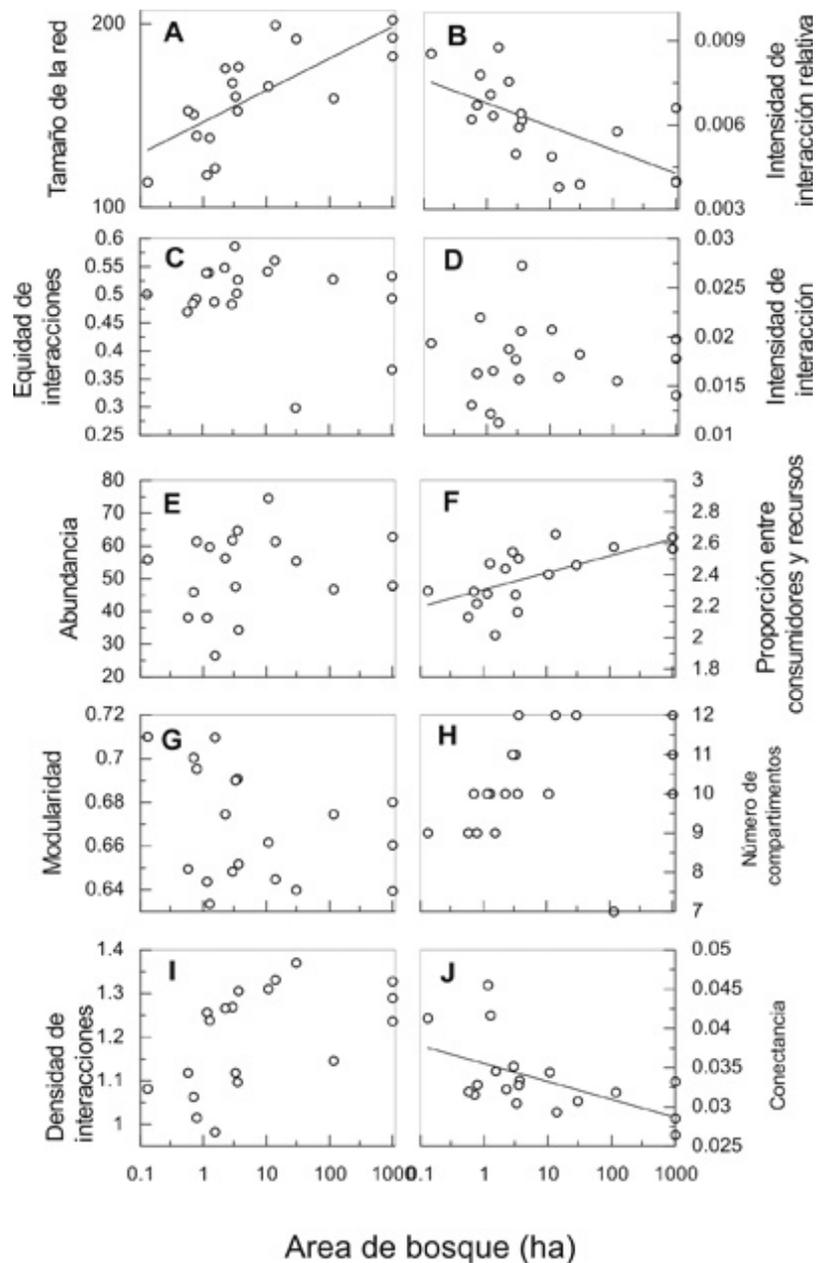


Figura 3. (A) Relación entre el área de remanente de bosque y tamaño, (B) intensidad media relativa de interacción, (C) equidad de interacciones, (D) intensidad media absoluta de interacción, (E) abundancia media de las especies, (F) proporción entre consumidores y recursos, (G) índice de compartimentalización, (H) número de compartimentos, (I) densidad de interacciones y (J) conectancia.

Discusión

Las redes de plantas, herbívoros y parasitoides del bosque Chaqueño argentino respondieron a la reducción en el tamaño del hábitat través de la pérdida de especies raras (Cagnolo et al. 2006), con interacciones débiles, ubicadas preferentemente en lo alto de las cadenas tróficas (Cagnolo et al. 2009). Esto produjo redes de menor tamaño, con un “núcleo duro” de especies e interacciones que permanece sin alteraciones ante reducciones de más del 99% en el área de bosque. Consecuentemente, las redes de fragmentos de menor tamaño presentan interacciones relativamente más fuertes, preferentemente entre el primer (plantas) y segundo (minadores de hoja) nivel trófico (Fig. 4).

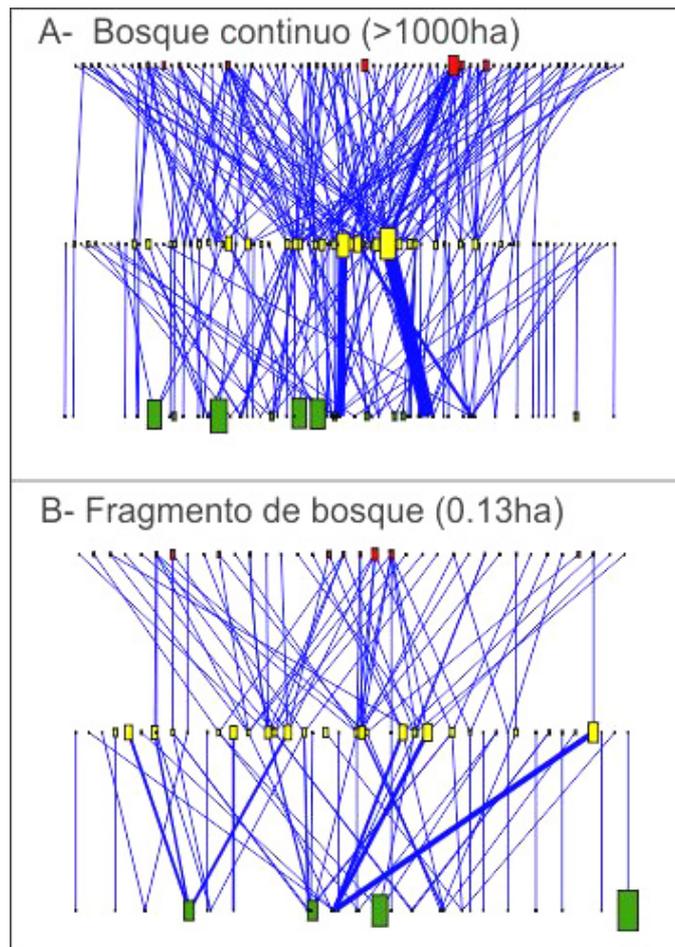


Figura 4. Redes tróficas de plantas (verde), minadores de hoja (amarillo) y parasitoides (rojo), (A) correspondientes a un bosque continuo y (B) un fragmento de bosque del bosque chaqueño del centro de Argentina. El tamaño de los rectángulos refleja la abundancia de las especies y el ancho de las líneas azules refleja la intensidad de interacción. Gráficos realizados con Pajek (<http://pajek.imfm.si/doku.php>).

Los resultados de este estudio no coinciden con trabajos anteriores (Murakami et al. 2008, Sabatino et al. 2010) en el sentido de que no encontramos una mayor conectividad en las comunidades de remanentes de bosque más grandes, con mayor diversidad de especies. Por el contrario, la conectancia de las redes de plantas, minadores de hoja y sus parasitoides se relacionó de forma negativa con el área de bosque. La alta especificidad observada en las interacciones entre insectos endófitos y sus hospedadores podría explicar estas diferencias ya que limitaría las posibilidades de interacción entre especies (Cagnolo et al. 2011).

¿Por qué importan estos resultados? Estudios previos sugieren que la posición de las especies en la red sería determinante para su vulnerabilidad a la extinción, específicamente encontramos que las especies con pocas interacciones, en lo alto de cadenas tróficas se pierden más rápidamente ante la reducción en tamaño del hábitat (Cagnolo et al. 2009). Entonces, si la estructura de redes es responsable de la dualidad entre fragilidad y robustez observada en redes de interacciones (Montoya et al. 2001, Estrada 2007), el incremento en la conectancia observado en las comunidades de los fragmentos de bosque chaqueño de menor tamaño podría disminuir la propensión a perder más especies (Dunne et al. 2002). Esto podría explicar que cambios en más del 99% de tamaño de hábitat se traduzcan en pérdidas de sólo el 50% de las especies en el sitio de menor área (**Fig. 2B**).

No obstante, la pérdida de especies raras, especialistas y con interacciones débiles podría tener efectos muy negativos, más allá de lo que sus abundancias sugieren. Por ejemplo, estudios previos indican que las interacciones débiles tienen un rol fundamental en la estabilidad de los ecosistemas ya que amortiguarían las oscilaciones en las dinámicas poblacionales de consumidores y recursos (McCann et al. 1998). Más aún y si bien la relación entre biodiversidad y funcionamiento continua siendo debatida por los ecólogos, la diversidad de consumidores (especialmente afectada por la pérdida de bosque) podría ser la causa de la reducción en las tasas de herbivoría y parasitismo asociadas a la pérdida de hábitat en el bosque chaqueño (Valladares et al. 2006).

Nuestros resultados aportan información acerca del modo en que una comunidad interactiva, con fuerte dependencia entre las especies, se desensambla ante un evento de deforestación con consecuente pérdida y fragmentación de hábitats silvestres. El estudio de redes de interacción permitió elucidar como varía la estructura de redes ante disturbios que ocasionan extinciones, pero también comprender que esta estructura tiene características que afectan la posibilidad de que estas extinciones ocurran. Si bien esta afirmación requiere una evaluación formal, es claro que existe una influencia recíproca entre extinciones y estructura de redes de interacción que podría ser determinante en la respuesta de los ecosistemas ante disturbios.

Agradecimientos

Agradecemos a Daniel García, Mariano Devoto y un revisor anónimo por la lectura crítica y sugerencias a este manuscrito. Este trabajo ha sido financiado por National Geographic Society, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina, Agencia Nacional de Promoción de Ciencia y Tecnología, Secretaría de Ciencia y Técnica - Universidad Nacional de Córdoba y Agencia Córdoba Ciencia. Los autores son investigadores miembros del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina.

Referencias

- Bascompte, J. 2007. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8:485-490.
- Berlow, E.L., Neutel, A.M., Cohen, J.E., De Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J.W., Jansen, V.A.A., Jones, J.I., Kokkoris, G.D., Logofet, D.O., McKane, A.J., Montoya, J.M., Petchey, O.L. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73:585-598.
- Bersier, L.F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83:2394-2407.
- Cagnolo, L., Cabido, M., Valladares, G. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132:510-519.
- Cagnolo, L., Salvo, A., Valladares, G. 2011. Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology* 80:342-351.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M., Zak, M.R. 2009. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conservation Biology* 23:1167-1175.
- Cohen, J.E. 1989. Food webs and community structure. En: Levin, S.A. (ed.), *Perspectives in ecological theory*, pp. 181-202, Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Cohen, J.E., Jonsson, T., Carpenter, S.R. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National academy of Sciences USA* 100:1781-1786.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567.
- Dupont, Y.L., Hansen, D., Olesen J. 2006. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26:301-310.
- Estrada, E. 2007. Food webs robustness to biodiversity loss: The roles of connectance, expansibility and degree distribution. *Journal of Theoretical Biology* 244:296-307.
- Fahrig, L. 2000. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications* 12:346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Grau, R.H., Aide, M.T., Gasparri, N.I. 2005. Globalization and soybean expansion into semiarid ecosystems of Argentina. *Ambio* 34:265-266.

- Guimerà, R., Sales-Pardo, M., Nunes Amaral, L. 2007. Module identification in bipartite and directed networks. *Physical Review E* 76: 036102.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Henle, K., Davies, K., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65-70.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657-677.
- Kaartinen, R., Roslin, T. 2011. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology* 80:622-631.
- Martinez, N.D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* 139:1208-1218.
- May, R. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238:413-414.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794-798.
- Melián, C., Bascompte, J. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters* 5:705-708.
- Montoya, J.M., Solé, R.V., Rodríguez, M.A. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 10:2. Disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=369>
- Murakami, M., Hirao, T., Kasei, A. 2008. Effects of habitat configuration on host-parasitoid food web structure. *Ecological Research* 23:1039-1049.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology* 49:879-898.
- Prado, P.I., Lewinsohn, T.M. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73:1168-1178.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E., Phillips, P.C. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20:345-353.
- Rezende, E.L., Albert, E., Fortuna, M.A., Bascompte, J. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters* 12:779-788.
- Sabatino, M., Maceira, N., Aizen, M.A. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecology* 20:1491-1497.
- Santos, T., Tellería, J.L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 2:3-12. Disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=423>
- Solé, R.V., Montoya, J.M. 2006. Habitat fragmentation and biodiversity collapse in ecological networks. En: Pascual, M., Dunne, J.A. (eds.), *Ecological Networks: Linking structure to dynamics in food webs*, pp. 105-323, Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Strogatz, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410:268-276.
- Sumerville, K.S. 2004. Do smaller forest fragments contain greater abundance of lepidopteran crop and forage consumers? *Environmental Entomology* 33:234-241.

- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* 445:202-205.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, O., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological conservation* 143:2270-2279.
- Valladares, G., Salvo, A., Cagnolo, L. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology* 20:212-217.
- Vázquez, D.P., Melián, C., Williams, N.M., Blüthgen, N., Krasnov, R., Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116:1120-1127.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P., Cagnolo, L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. *Ecology* 90:2039-2046.