

Efectos de la Fragmentación Sobre la Aborción y Depredación de Semillas en el Chaco Serrano¹

Natacha P. Chacoff²

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, CC 34, Yerba Buena, (4107), Tucumán, Argentina; E-mail: chacoff@arnet.com.ar

Juan M. Morales

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, CC 34, Yerba Buena, (4107), Tucumán, Argentina. University of Connecticut, Ecology and Evolutionary Biology, 75 North Eagleville Road, Storrs, CT 06269, Unit 3043, U.S.A.; E-mail: juan.morales@uconn.edu

y

Maria del P. Vaquera

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, CC 34, Yerba Buena, (4107), Tucumán, Argentina

RESUMEN

Las interacciones entre plantas e insectos pueden ser afectadas por la fragmentación de los hábitats. En este estudio, realizado en el Chaco Serrano de Argentina, investigamos los efectos de la fragmentación sobre la cantidad de semillas abortadas, depredadas y sanas de *Acacia aroma* y *Cercidium praecox*. Encontramos que los efectos de la fragmentación fueron diferentes en cada especie. A medida que se redujo el área del fragmento, aumentó el número de semillas abortadas en *A. aroma*, mientras que la depredación pre-dispersión disminuyó y la cantidad de semillas sanas aumentó en *C. praecox*. El aumento de semillas abortadas en los fragmentos pequeños no produjo un número menor de semillas sanas disponibles para la dispersión. En las dos especies, los niveles máximos de depredación por parte de brúquidos fueron cercanos al 35 por ciento, mientras que la aborción de semillas no superó el 7 por ciento. Debido a los altos niveles de daño y la especificidad de los brúquidos, los cambios producidos por la fragmentación pueden ser muy importantes para las poblaciones de estas dos especies. Los efectos de la fragmentación sobre la polinización y la depredación pre-dispersión de semillas de estas fabáceas pueden generar una mayor disponibilidad de semillas para su posterior dispersión en ambientes fragmentados.

ABSTRACT

Habitat fragmentation can have consequences on plant reproduction through several interactions with insects. We studied the effects of habitat fragmentation in the proportion of aborted, predated and undamaged seeds of *Acacia aroma* and *Cercidium praecox*. We performed this study in the Chaco Serrano of Argentina. We found that fragmentation effects differed between species. In small patches, the number of aborted seeds of *A. aroma* increased and the number of pre-dispersal predated seeds and undamaged seeds of *C. praecox* decreased and increased, respectively. However, higher numbers of aborted seeds in small patches did not lead to fewer available seeds for dispersion. For these species, seed predation by bruchids was about 35 percent and aborted seeds were around 7 percent. Because of the elevated levels of damage and the high specificity of bruchids, the changes caused by habitat fragmentation may be very important for the populations of these two species. Habitat fragmentation effects on pollination and pre-dispersal seed predation of these legumes may determine higher availability of seeds for dispersion in fragmented habitats.

Key words: biological interactions; Chaco; habitat fragmentation; seed predation.

LA TRANSFORMACIÓN DE LOS BOSQUES NATIVOS a otros tipos de sistemas reduce su área total afectando su distribución espacial. El resultado es un paisaje con parches aislados de distinto tamaño y forma, con transiciones abruptas entre tipos de hábitats (p.ej.

pastizal y bosque; Murcia 1995). La fragmentación de hábitats se considera una de las mayores amenazas a la biodiversidad y funcionamiento de muchos ecosistemas terrestres (Saunders *et al.* 1991, Harrison & Bruna 1999, Laurence *et al.* 2002). Sus efectos incluyen cambios en la composición y abundancia de especies y alteraciones en las interacciones planta-animal (Debinsky & Holt 2000).

Los efectos de la fragmentación de hábitats so-

¹ Received 30 December 2002; revision accepted 14 November 2003.

² Corresponding author.

bre las interacciones entre plantas e insectos han sido poco estudiados a pesar de que ocurren en muchas etapas del ciclo reproductivo de las plantas, por lo que pueden afectar el funcionamiento de los ecosistemas (Janzen 1974, Didham *et al.* 1996). Los insectos pueden ser depredadores de tallos, hojas, flores, frutos y semillas además de actuar como polinizadores y dispersores. Todos estos procesos pueden ser afectados por la fragmentación (*p. ej.* Kareiva 1987, Menges 1991, Didham *et al.* 1996, Bruña 1999, Benítez-Malvido 2001). Desde la perspectiva de las plantas, las interacciones pueden actuar en forma antagónica, por lo que los efectos netos sobre la reproducción de las plantas no son obvios (Cunningham 2000, Cascante *et al.* 2002).

Muchas especies disminuyen la producción de frutos por flor y la producción de semillas por fruto cuando disminuye el tamaño del fragmento (*p. ej.* Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994a, Renner 1998, Steffan-Dewenter & Tscharnkte 1999). A medida que disminuye el tamaño del fragmento se producen cambios en el ensamble de polinizadores (Powell & Powell 1987, Aizen & Feinsinger 1994b). Aizen & Feinsinger (1994b) mostraron que, en el Chaco Serrano de Argentina, la abundancia y diversidad de insectos polinizadores nativos disminuye en los fragmentos pequeños mientras aumenta la abundancia relativa de *Apis mellifera*, un polinizador exótico. Las abejas tienden a concentrar su forrajeo en parches pequeños de flores (Seeley 1985, Roubik 1989). Aizen & Feinsinger (2002) proponen que el comportamiento de *A. mellifera* aumentaría los niveles de endogamia, causando un incremento en la aborción de tubos polínicos y de semillas abortadas en los fragmentos más pequeños.

La fragmentación del hábitat también puede afectar a las poblaciones de insectos depredadores de semillas. En ambientes fragmentados se reportaron disminuciones en la diversidad y abundancia de especies de coleópteros (Didham *et al.* 1998), mientras que algunas especies responden más a los efectos de borde (Didham 1997, Golden & Crist 2000, Davies *et al.* 2001). Por otro lado, los depredadores especialistas pueden verse más afectados por la disponibilidad del recurso, por su capacidad de dispersión y por la habilidad de usar la matriz que rodea a los fragmentos (Halme & Niemelä 1993, Golden & Crist 1999, McIntyre & Wiens 1999, Davies *et al.* 2000). Estas alteraciones en las poblaciones de coleópteros pueden afectar las interacciones en las que éstos participan como, por ejemplo, en la depredación y descomposición

(Klein 1989, Cunningham 2000, Wright & Duber 2001).

Los brúquidos (Coleóptera) constituyen un grupo importante de depredadores de semillas, generalmente son especie-específicos, particularmente en fabáceas (Center & Johnson 1974, Janzen 1980, Terán 1990, Aizen 1991). Sus larvas depredan las semillas antes y después de la dispersión (Janzen 1980). Se podría esperar que las poblaciones de brúquidos en ambientes fragmentados disminuyan debido a los efectos de la fragmentación, alterando los niveles de depredación de las semillas. La depredación de las semillas afecta el número y la calidad de semillas con las que cuenta la planta para su éxito en la regeneración (Louda 1982, Chambers & MacMahon 1994). Los objetivos de este trabajo fueron determinar los efectos de la fragmentación sobre la cantidad de semillas abortadas, depredadas antes de su dispersión y sanas. Para ello, seleccionamos *Acacia aroma* y *Cercidium praecox* (Fabaceae). Este estudio fue realizado en el Chaco Serrano de Argentina, en los mismos sitios en que Aizen & Feinsinger (1994 a, b) reportaron una disminución de insectos polinizadores, niveles de polinización y de producción de frutos de estas dos especies de fabáceas en ambientes fragmentados con respecto al bosque continuo.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.—Corresponde a la provincia fitogeográfica chaqueña de Argentina (Cabrera 1976). El clima es continental, cálido subtropical. La temperatura media anual es de 18–23°C y la precipitación media anual es de 400–500 mm; la época más lluviosa es el verano (Vervoort *et al.* 1981). La vegetación característica es un bosque xerófilo que incluye especies espinosas, herbáceas, pequeños árboles, algunas cactáceas, muchos arbustos espinosos y epífitas xerofíticas. Las especies arbóreas predominantes pertenecen a la familia de las fabáceas, entre ellas, los quebrachales (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), así como arbustos (*Acacia aroma*, *Acacia praecox*, *Prosopis alba* y *Cercidium praecox*) (Digilio & Legname 1966, Burkart *et al.* 1999). En los últimos 40 años, la presión del sobrepastoreo, los fuegos y el incremento de las áreas destinadas a cultivos han originado un mosaico de fragmentos de bosque inmersos en áreas destinadas a la agricultura y ganadería (Adámoli *et al.* 1990).

Elegimos estudiar *Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn. y *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav.) Burkart & Carter, dos fabáceas abundantes en el

TABLA 1. Características de los sitios de estudio. Cada sitio consiste en un fragmento chico, uno grande y el bosque continuo.

Sitios de muestreo	Fragmentos chicos (ha)	Fragmentos grandes (ha)	Año de deforestación	Matriz
India Muerta (IM)	0.8	3.8	1985	Pasturas
Comedor Sur (CS)	0.5	2.2	1960	Pasturas
Comedor Norte (CN)	0.6	3.2	1982	Maíz
Vipos (VP)	0.7	20.5	1968	Maíz

Chaco Serrano. Estas dos especies están presentes en casi todos los fragmentos remanentes de bosque. En la provincia de Tucumán, *A. aroma* florece de septiembre a octubre, fructifica desde noviembre, manteniendo sus vainas indehiscentes hasta julio. *Cercidium praecox* florece desde fines de septiembre a octubre, fructifica de noviembre a marzo y sus vainas son dehiscentes (Digilio & Legname 1966).

SITIOS DE MUESTREO Y DISEÑO EXPERIMENTAL.—Los sitios de muestreo se ubicaron en áreas de Chaco Serrano, en la cuenca Tapia-Trancas (26°50'S, 65°20'W) y fueron los mismos utilizados por Aizen & Feinsinger en 1994 (a, b). Los fragmentos están separados del bosque continuo por, al menos, 800 m y la matriz que los rodea corresponde a plantaciones de maíz y zonas destinadas al pastoreo (Tabla 1). Consideramos tres tipos de unidades de hábitat: bosque continuo, fragmento grande (>2 ha—< 21 ha) y fragmento chico (<1 ha), que replicamos en cuatro sitios (India Muerta, Comedor Sur, Comedor Norte y Vipos; total 12 unidades muestrales). En cada unidad muestral, seleccionamos al azar un máximo de cinco plantas de cada especie. Como no encontramos cinco plantas de cada especie en todos los fragmentos, en algunos casos el número de individuos seleccionado fue menor (Apéndice). Recolectamos de 50 a 100 vainas por árbol/por especie, de las que tomamos una submuestra al azar de 30 vainas. Las vainas fueron recolectadas directamente de los árboles, previo a la dispersión de semillas. Los muestreos de *A. aroma* fueron en marzo y los de *C. praecox* en diciembre de 1997.

Para cada fruto (vaina) determinamos el número de semillas abortadas, depredadas y sanas. Consideramos como semillas depredadas a las que presentaban larvas en su interior o signos de haber sido depredadas (orificios de salida). Las semillas abortadas son fácilmente distinguibles, su tamaño es mucho menor al de las semillas sanas. La cantidad de semillas sanas fue estimada a partir de la diferencia entre al número de semillas totales y la suma de las semillas depredadas más las abortadas.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.—El efecto del tamaño del fragmento en las variables de proporciones de semillas abortadas, depredadas y sanas fue analizado usando modelos lineales mixtos generalizados. Las proporciones tienen una distribución binomial que se alejan de la distribución normal (Sokal & Rohlf 1995). Para realizar los análisis usamos el macro GLIMMIX (disponible en <http://www.sas.com/techsup/downloads>), que utiliza iterativamente el procedimiento MIXED (SAS Institute 1999, procedimiento MIXED). Los modelos lineales mixtos generalizados representan una extensión de los modelos lineales mixtos, pero con las propiedades deseadas de relajamiento del supuesto de normalidad y, a la vez, permiten la distinción entre efectos fijos y aleatorios (Littell *et al.* 1996). Seleccionamos el modelo ajustando la función logística que minimiza los desvíos del modelo en distribuciones binomiales (Littell *et al.* 1996). Para estimar los grados de libertad, usamos el método de aproximación de Satterthwaite, utilizado cuando los modelos no son completamente balanceados, como en este caso (Littell *et al.* 2002).

El tamaño del parche fue considerado como efecto fijo en todos los análisis, y ajustamos regresiones lineales para cada variable de las semillas (ya que no es posible estimar el tamaño del bosque continuo, utilizamos categorías de tamaños a las que asignamos índices lineales de regresión; Littell *et al.* 2002); también realizamos contrastes ortogonales entre los tamaños de los parches. Los sitios, las plantas y las interacciones fueron considerados factores aleatorios. Para ajustar el modelo, algunos parámetros de covarianza (interacciones) fueron descartados, ya que no disminuyeron significativamente los residuos del modelo (Littell *et al.* 1996).

Para evaluar los efectos generales de la fragmentación sobre las semillas y comparar nuestros resultados con los obtenidos por Aizen y Feinsinger (1994a), calculamos un porcentaje de cambio desde los fragmentos al bosque continuo. Éste se definió como la diferencia entre el promedio de las proporciones de los fragmentos (chicos y grandes) con el bosque continuo, dividido en la proporción del

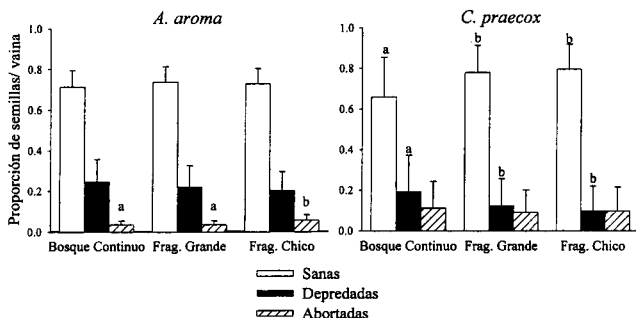


FIGURA 1. Proporción de semillas abortadas, depredadas y sanas de *A. aroma* y *C. praecox* en los distintos tratamientos (Bosque Continuo—Fragmento Grande—Fragmento Chico). Diferencias entre tratamientos están resaltadas con distintas letras.

bosque continuo expresada en porcentaje. Un valor negativo indica una disminución de la variable con respecto al bosque continuo, mientras que un valor positivo indica aumentos (Aizen & Feinsinger 1994a).

RESULTADOS

En *A. aroma* la proporción de semillas abortadas tendió a aumentar a medida que disminuyó el tamaño de parche ($F_{1,33.4} = 3.36 P < 0.10$; $Y = 0.042 - 0.014x$; Fig. 1). Los fragmentos chicos presentaron un 50 por ciento más de semillas abortadas que los grandes y el bosque continuo ($F_{1,31.1} = 4.73 P < 0.05$; Fig. 1). En promedio, el nivel de depredación de semillas en las vainas fue del 23.7 por ciento. La depredación fue un 14 por ciento menor en los fragmentos pequeños comparado con el bosque continuo y las tendencias se mantuvieron en tres de los cuatro sitios (Apéndice); sin embargo, estas diferencias no fueron significativas. La proporción de semillas sanas aumentó en los fragmentos pequeños, en un promedio de 20 por ciento, en tres de los cuatro sitios, aunque para los tamaños de fragmentos estas diferencias no fueron significativas debido a la gran variación entre sitios (Apéndice).

En *C. praecox* la proporción de semillas abortadas no presentó cambios significativos con la disminución del área del parche (Fig. 1), quizás debido a la alta variación entre los sitios. Sin embargo, la tendencia general fue una disminución del número de semillas abortadas en los parches más pequeños (Fig. 1; Apéndice). Estas vainas presen-

taron en promedio un 17.6 por ciento de depredación. La proporción de semillas depredadas tendió a aumentar cuando se redujo el tamaño de los parches ($F_{1,8.77} = 5.10 P < 0.10$; $Y = 0.133 + 0.76x$; Fig. 1). La depredación de semillas disminuyó en los fragmentos menores con respecto al bosque continuo en un 52 por ciento ($F_{1,7.1} = 6.08 P < 0.05$). El resultado neto de estos dos procesos fue que, a medida que disminuyó el tamaño de parche, la proporción de semillas sanas aumentó en un 20 por ciento ($F_{1,8.74} = 5.87 P < 0.05$; $Y = 0.785 - 0.08x$; Fig. 1).

Los porcentajes de cambio entre el bosque continuo y los fragmentos muestran, para las dos especies, aumentos en la proporción de semillas sanas en los fragmentos (*A. aroma* 2.1% y *C. praecox* 20.6%; Fig. 2) y una disminución de la proporción de semillas depredadas (*A. aroma* -9.6% y *C. praecox* -42.7%). En el caso de las semillas abortadas estas especies mostraron tendencias opuestas de cambio, aumentando en los fragmentos las semillas abortadas de *A. aroma* (24%) y disminuyendo las de *C. praecox* (-22.4%) (Fig. 2).

DISCUSIÓN

Los efectos de la fragmentación sobre las interacciones que ocurren a nivel de las semillas podrían influir sobre el éxito reproductivo de *A. aroma* y *C. praecox* en el Chaco Serrano. Las especies mostraron tendencias opuestas en relación con la proporción de semillas abortadas, pero en ambas especies las tendencias fueron disminuciones de la cantidad de semillas depredadas y aumentos de la

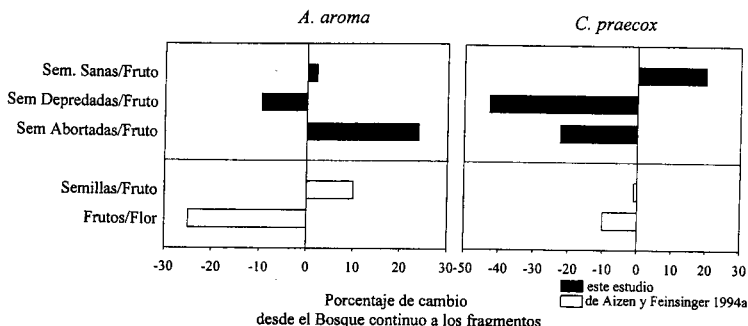


FIGURA 2. Porcentaje de cambio desde el bosque continuo a los fragmentos, en *A. aroma* y en *C. praecox*. Para las semillas abortadas, depredadas y sanas (en gris) y también Frutos/Flor y Semillas/Fruto del estudio de Aizen y Feinsinger 1994a (en blanco). Valores positivos indican aumentos de los fragmentos con respecto al bosque continuo y valores negativos indican disminuciones hacia los fragmentos.

cantidad de semillas sanas a medida que disminuyó el tamaño de parche.

FRAGMENTACIÓN Y CONSECUENCIAS DE LA POLINIZACIÓN.—La mayor proporción de semillas abortadas de *A. aroma* en ambientes fragmentados puede depender de cambios en la estructura genética (Hall *et al.* 1996, Young *et al.* 1996), cambios microclimáticos (Kapos 1989, Saunders *et al.* 1991) y de alteraciones en la polinización. Aizen & Feinsinger (1994a) encontraron que esta especie disminuye la producción de frutos por inflorescencia y aumenta la producción de semillas por fruto en ambientes fragmentados. Este incremento de la producción de semillas podría, a su vez, aumentar la competencia por los recursos dentro de las vainas, causando aumentos de semillas abortadas. En *C. praecox* la cantidad de semillas abortadas no mostró aumentos con la fragmentación. Para esta especie, Aizen & Feinsinger (1994a) reportaron un aumento de polinizadores exóticos y de tubos polínicos abortados a medida que disminuía el tamaño de parche, pero hubo grandes variaciones en la producción de semillas entre los fragmentos, entre los sitios, entre las plantas y entre los años.

FRAGMENTACIÓN Y DEPREDACIÓN DE SEMILLAS.—En cuanto a los niveles de depredación pre-dispersión, en *A. aroma* no se encontró una relación clara con la disminución del tamaño de parche. Las vainas de *A. aroma* poseen en promedio 7.4 semillas por vaina (Aizen 1991) y una sola larva puede depredar más de una semilla (N. Chacoff, obs. pers.). De-

bido a que las vainas de esta especie fueron recolectadas al final del período de fructificación, no sabemos si la fragmentación afecta las poblaciones de esta especie de brúquido, ya que solo se contaron las semillas depredadas y no la cantidad de larvas. Desde el punto de vista del éxito reproductivo de la planta, la depredación acumulada es importante, ya que determina el número de semillas sanas con las que cuenta la planta antes de su dispersión.

En fragmentos pequeños disminuyó la cantidad de semillas depredadas en *C. praecox*. Numerosos estudios reportan disminuciones de las poblaciones de coleópteros a medida que disminuye el área de bosque (Didham *et al.* 1998, Golden & Crist 1999, Barbosa & Marquet 2002), así como disminuciones en la depredación (Cunningham 2000, Cascante *et al.* 2002). Estudios recientes sobre comunidades de coleópteros muestran que las especies raras, aisladas y las depredadoras son las más susceptibles a la fragmentación (Davies *et al.* 2000), y que los efectos de borde pueden ser importantes en la ocurrencia y abundancia de coleópteros, así como la naturaleza de la matriz, ya que ésta puede actuar como un hábitat alternativo para algunas especies (Davies *et al.* 2001).

Debido a la estrecha relación entre los brúquidos y las fabáceas y a los altos niveles de daño que causan (Center & Johnson 1974, Green & Palm-bald 1975, Mitchell 1977, Janzen 1980, Takakura 2002), alteraciones en la abundancia de coleópteros pueden tener grandes efectos sobre la demografía de las especies que son depredadas (Wright & Du-

ber 2001). Las fabáceas con vainas indehiscentes, como las de *C. praecox*, donde cada larva depreda una sola semilla, serían las especies más afectadas por cambios en las poblaciones de brúquidos.

FRAGMENTACIÓN Y ÉXITO REPRODUCTIVO.—En ambientes fragmentados, estas dos especies mantuvieron más semillas sanas y potencialmente viables que en el bosque continuo, por lo que contarían con más semillas para la dispersión y el reclutamiento. En un estudio reciente realizado en Costa Rica, Cascante *et al.* (2002) encontraron que en las semillas de la fabacea *Samanea saman*, la depredación por brúquidos es mayor en el bosque continuo que en árboles aislados, pero en las poblaciones aisladas las semillas tuvieron una menor posibilidad de germinar y sus plántulas un menor vigor que las semillas provenientes del bosque continuo.

A pesar de que en *A. aroma* las semillas abortadas aumentaron con la fragmentación, la magnitud de este cambio es baja con respecto a los niveles de depredación, dado que los porcentajes de semillas abortadas por fruto son en promedio de 4 por ciento, mientras que los brúquidos depredaron en promedio el 23 por ciento de las semillas de los frutos. En el caso de *C. praecox*, tanto las semillas abortadas como la depredación disminuyen, por lo que, en este caso, la cantidad de semillas sanas también aumenta.

En cuanto a las etapas posteriores, como la germinación y el establecimiento de semillas, desconocemos la calidad de semillas y la disponibilidad de dispersores y otros depredadores en estos ambientes fragmentados. Otros estudios sobre depredación post dispersión y dispersión de semillas

(*p.ej.* Guariguata *et al.* 2002) destacan una mayor depredación de semillas por parte de roedores en ambientes fragmentados.

Existen numerosos estudios sobre los efectos de la fragmentación a niveles poblacionales y demográficos (Andrén 1994, Menges 1991, Bruna 1999, 2002) que muestran la importancia de factores abióticos sobre el éxito reproductivo de las plantas, pero existen muy pocos estudios sobre las interacciones bióticas entre plantas e insectos, como son la polinización y la depredación pre-dispersión de semillas que afectan el éxito reproductivo de las especies en ambientes fragmentados.

En este trabajo, encontramos que los efectos de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de estas especies dependen de la suma de las intensidades y direcciones de las interacciones planta-animal. Por un lado disminuyen los niveles de polinización, pero por otro disminuye la depredación de las semillas. La mayor disponibilidad de semillas sanas para la dispersión en ambientes fragmentados también podría tener implicaciones en el reclutamiento de estas especies, con cambios en su distribución espacial y, consecuentemente, cambios en la composición florística de los parches.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. Aizen por sus comentarios y estímulo constante. A. C. Monmany, H. R. Grau, R. Aragón, L. Malizia, M. Rouges, J. Benítez-Malvido y un revisor anónimo contribuyeron a mejorar el trabajo y/o manuscrito. Agradecemos también a quienes colaboraron en el campo. Este estudio fue parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones (CONICET).

LITERATURA CITADA

- ADAMOLI, J., E. SENHAUSER, J. M. ACERO, AND A. RESCIA. 1990. Stress and disturbance: Vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.* 17: 491-500.
- AIZEN, M. A. 1991. Predación de semillas de *Acacia aroma* por el brúchido *Pseudopachymerina grata* en función de la posición de las semillas y el número de semillas por vaina. *Ecol. Austral* 1: 17-23.
- , AND P. FEINSINGER. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- , AND ———. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecol. Appl.* 4: 378-392.
- , AND ———. 2002. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. In G.A. Bradshaw, y H.A. Mooney (Eds). *How landscapes change: Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*, pp. 111-129. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- BARBOSA, O., AND P. A. MARQUET. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 2001. Regeneration in tropical rain forest fragments. In R. O. Bierregaard, T. E. Lovejoy, and R. Mesquita (Eds.). *Lessons from Amazonia: Ecology and conservation of a fragmented forest*, pp. 136-145. Yale University Press. New Haven, Connecticut.
- BRUNA, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.

- . 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235–243.
- BURKART, R., N. O. BARBARO, R. O. SANCHEZ, AND D. A. GÓMEZ. 1999. Eco-regiones de la Argentina. APN. Programa de Desarrollo Institucional Ambiental. 17–20.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas, ACME, Buenos Aires, Argentina.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. J. LOBO, AND E. A. FUCHS. 2002. Effects of dry tropical fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Cons. Biol.* 16: 137–147.
- CENTER, T. D., AND C. D. JOHNSON. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their host. *Ecology* 55: 1096–1103.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Cons. Biol.* 14: 758–768.
- CHAMBERS, J. C., AND J. A. MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implication for natural managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263–292.
- DAVIES, K. F., B. A. MELBOURNE, AND C. R. MARGULES. 2001. Effects of within-and between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology* 82: 1830–1846.
- , C. R. MARGULES, AND J. E. LAWRENCE. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81: 1450–1461.
- DEBINSKY, D. M., AND R. D. HOLT. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Cons. Biol.* 14: 342–355.
- DIDHAM, R. K. 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In A. D. Watt, N. E. Stork & M. D. Hunter (Eds). *Forest and insects*, pp. 303–320. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- , J. GHAZOUL, N. E. STORK, AND A. J. DAVIS. 1996. Insects in fragmented forest: A functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 11: 255–260.
- , P. M. HAMMOND, J. H. LAWTON, P. EGLETON, AND N. E. STORK. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecol. Monogr.* 68: 295–323.
- DIGLIO, A. P. L., AND P. R. LEGNAME. 1966. Los árboles indígenas de la provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* XV. FML-UNT, Tucumán, Argentina.
- GOLDEN, D. M., AND T. O. CRIST. 1999. Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia* 118: 371–380.
- , AND ———. 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90: 525–538.
- GREEN, T. W., AND I. G. PALMBALD. 1975. Effects of insects seed predators on *Astragalus ciliaris* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae). *Ecology* 56: 1435–1440.
- GUARIGUATA, M. R., H. ARIAS-LE CLAIRE, AND G. JONES. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405–415.
- HALL, P., S. WALKER, AND K. BAWA. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Cons. Biol.* 10: 757–768.
- HALME, E., AND J. NIEMELA. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Ann. Zool. Fennici* 30: 17–30.
- HARRISON, S., AND E. BRUNA. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography* 22: 225–232.
- JANZEN, D. H. 1974. The deflowering of Central America. *Nat. Histo. Magaz.* 83: 48–53.
- . 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecology* 68: 929–952.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Cons. Biol.* 2: 359–366.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 5: 173–185.
- KAREIVA, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator prey interactions. *Nature* 326: 388–390.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle community in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715–1725.
- LAURENCE, W. F. T. E. LOVEJOY, H. L. VASCONCELOS, E. M. BRUNA, R. K. DIDHAM, P. C. STOUFFER, C. GASCON, R. O. BIERREGAARD, S. G. LAURENCE, AND E. SAMPAIO. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Cons. Biol.* 16: 605–618.
- LITTELL, R. C., G. A. MILLIKEN, W. W. STROUP, AND R. WOLFINGER. 1996. SAS system for mixed models. SAS Institute Inc, Cary, North Carolina.
- , W. W. STROUP, AND R. J. FREUND. 2002. SAS for linear models. Fourth edition. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- LOUDA, S. M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* 52: 25–41.
- MCINTYRE, N. E., AND J. A. WIENS. 1999. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with dark beetles. *Ecology* 80: 2261–2270.
- MENGES, E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Cons. Biol.* 5: 158–164.
- MITCHELL, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by Palo Verde. *Ecology* 58: 644–651.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58–62.
- POWELL, A. H., AND G. V. N. POWELL. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176–179.

- RENNER, S. S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. *In* Newbery, D. M., H. H. T. Prins, and N. D. Brown (Eds). *Dynamics of tropical communities*, pp. 339-360. Blackwell Science, London.
- ROUBIK, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- SAS. 1999. *Sas/Stat User's guide*. Version 8. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, AND C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Cons. Biol.* 5: 18-32.
- SEELEY, T. D. 1985. *Honeybee ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3th edn. Freeman, New York.
- STEFFAN-DEWENTER, I., AND T. TSCHKARNTKE. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- TAKAKURA, K. 2002. The seed specialist seed predator *Bruchidus dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Funct. Ecol.* 16: 252-257.
- TERÁN, A. L. 1990. Observaciones sobre Bruchidae del noroeste Argentino VII. *Pseudopachymerina spinipes* (ER.) y *P. grata* N. sp. (Coleoptera). *Coleop. Bull.* 44: 25-28.
- VERVOOST, F., P. R. LEGNAME, Y A. GRAU. 1981. Excursión botánica a Hualinchay, Tacanas y Gonzalo. XVIII Jornadas Argentinas de Botánica. S. M. de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- WRIGHT, S. J., AND H. C. DUBER. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.
- YOUNG, A., T. BOYLE, AND T. BROWN. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11: 413-418.
-

APPÉNDICE. Media (\bar{x}), error estándar (ES) y número de plantas (N) consideradas en los tres tratamientos en cada sitio, para las semillas de *Acacia aroma* y *Cercidium praecox*, abortadas, depredadas y sanas. Sitios: Comedor Norte (CN), Comedor Sur (CS), India Muerta (IM) y Vipos (VP).

Sitio	Bosque Continuo		Fragmento Grande		Fragmento Chico	
	\bar{x} (ES)	N	\bar{x} (ES)	N	\bar{x} (ES)	N
A. <i>aroma</i>						
Abortadas						
CN	0.05 (0.008)	5	0.04 (0.010)	5	0.08 (0.013)	4
CS	0.04 (0.009)	5	0.02 (0.011)	5	0.05 (0.014)	3
IM	0.02 (0.008)	4	0.04 (0.007)	5	0.05 (0.011)	3
VP	0.03 (0.013)	1	0.05 (0.007)	4	0.07 (0.011)	3
Depredadas						
CN	0.26 (0.023)	5	0.29 (0.026)	3	0.21 (0.023)	4
CS	0.16 (0.020)	5	0.12 (0.035)	1	0.32 (0.031)	3
IM	0.33 (0.024)	4	0.21 (0.021)	5	0.17 (0.021)	3
VP	0.43 (0.051)	1	0.26 (0.029)	4	0.17 (0.018)	3
Sanas						
CN	0.69 (0.024)	5	0.67 (0.028)	3	0.71 (0.025)	4
CS	0.80 (0.022)	5	0.86 (0.036)	1	0.63 (0.031)	5
IM	0.65 (0.025)	4	0.76 (0.022)	5	0.79 (0.023)	5
VP	0.54 (0.050)	1	0.69 (0.029)	4	0.76 (0.021)	5
C. <i>praecox</i>						
Abortadas						
CN	0.10 (0.022)	5	0.07 (0.019)	5	—	0
CS	0.05 (0.016)	5	0.05 (0.015)	5	0.06 (0.017)	5
IM	0.15 (0.025)	5	0.28 (0.044)	3	0.06 (0.038)	1
VP	0.22 (0.031)	5	0.07 (0.020)	5	0.16 (0.028)	5
Depredadas						
CN	0.26 (0.034)	5	0.09 (0.022)	5	—	0
CS	0.08 (0.020)	5	0.10 (0.023)	5	0.05 (0.015)	5
IM	0.34 (0.037)	5	0.34 (0.047)	3	0.10 (0.050)	1
VP	0.24 (0.033)	5	0.16 (0.028)	5	0.18 (0.030)	5
Sanas						
CN	0.64 (0.037)	5	0.84 (0.028)	5	—	0
CS	0.87 (0.024)	5	0.85 (0.026)	5	0.89 (0.022)	5
IM	0.50 (0.038)	5	0.38 (0.048)	3	0.84 (0.060)	1
VP	0.54 (0.038)	5	0.77 (0.032)	5	0.67 (0.037)	5