

Reproducció i desenvolupament de la mallerenga blava
(*Cyanistes caeruleus*): conseqüències de la invasió de la
formiga argentina (*Linepithema humile*) en la xarxa tròfica
del bosc mediterrani

David Estany Tigerström

Dipòsit legal: Gi. 977-2014
<http://hdl.handle.net/10803/134599>



<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/deed.ca>

Aquesta obra està subjecta a una llicència Creative Commons Reconeixement-NoComercial

Esta obra está bajo una licencia Creative Commons Reconocimiento-NoComercial

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial licence



Universitat de Girona

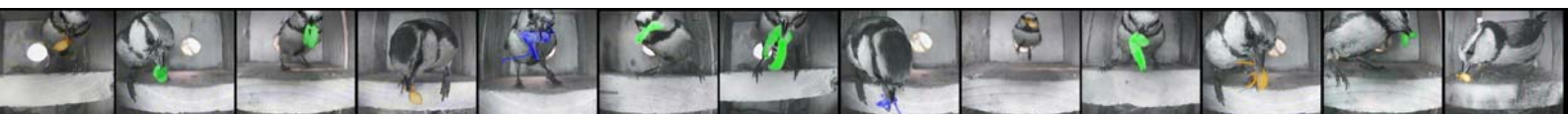
TESI DOCTORAL

Reproducció i desenvolupament de la mallerenga blava (*Cyanistes caeruleus*): conseqüències de la invasió de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en la xarxa tròfica del bosc mediterrani.



David Estany Tigerström

2013





Universitat de Girona

TESI DOCTORAL

Reproducció i desenvolupament de la mallerenga blava (*Cyanistes caeruleus*): conseqüències de la invasió de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en la xarxa tròfica del bosc mediterrani.

David Estany Tigerström
2013

PROGRAMA DE DOCTORAT EN CIÈNCIES EXPERIMENTALS I
SOSTENIBILITAT

Dirigida per:
Dr. Pere Pons Ferran i Dr Josep Maria Bas Lay

Memòria presentada per optar al títol de doctor per la Universitat de Girona



Universitat de Girona

El Dr. Pere Pons Ferran i el Dr. Josep Maria Bas Lay del Departament de Ciències Ambientals de la Universitat de Girona,

CERTIFIQUEN:

Que aquest treball, titulat "Reproducció i desenvolupament de la mallerenga blava (*Cyanistes caeruleus*): conseqüències de la invasió de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en la xarxa tròfica del bosc mediterrani", que presenta David Estany Tigerström per a l'obtenció del títol de doctor, ha estat realitzat sota la seva direcció.

Dr. Pere Pons Ferran
Professor Agregat
Departament de Ciències
Ambientals Universitat de Girona

Dr. Josep Maria Bas Lay
Professor Agregat
Departament de Ciències
Ambientals Universitat de Girona

Girona, 14 de maig del 2013

Dedicat:

*Especialment a l'Eva, el meu amor,
la meva companya total, i a en
Lluc, la peça que mancava; junts
podem fer esclatar un iceberg!*

*... i al meu pare, que no ho ha
arribat a veure.*

Agraïments

Arribats a aquí, amb el redactat llest i el procés de doctorat a punt de concloure, em resta agrair a tots aquells que m'han fet costat personal i professionalment en aquest llarg camí.

Han estat una peça fonamental del trencaclosques aquells que em són més propers, que han patit absències a causa de la feina i que sovint s'han interessat per mi i per com anava "tot". La família tota, especialment l'Eva i en Lluç, a qui a banda de dedicar-los aquest treball que els dec, els he d'agrair l'infinita paciència, comprensió i estima que m'han demostrat. No sé si us ho podré retornar mai. Menció especial en els agraïments es mereixen també la meva mare, germans, nebots i la resta de família propera (including Nick, who struggled to improve my English), i com no, el meu pare. I també el nucli dur, per descomptat, la Vane, la Balle, la Miu, en Marc, l'Abraham, la Isa, en Pi i la Lourdes, en Xevi, la Mònica, en Santanet i la Natàlia... també poden considerar aquesta tesi un xic seva. Un petonàs, dues abraçades i moltes gràcies!

A banda de la família i amics, ha estat essencial la feina dels co-directors de tesi que he tingut. Em considero molt afortunat d'haver anat a raure arran d'en Pere i en Pitu, incansables tutors, directors, companys de treball i també amics, al despatx i al camp, que m'han fet treballar, il·lusionar i que m'han engrescat a assaborir i aprofundir cada pas d'aquest petit projecte que hem dut a terme. Sempre hi han estat, quan els he necessitat i quan em pensava que no els necessitava, i sempre han trobat un moment per a mi i per a les meves cabòries. El mèrit és en gran part vostre. També ho és de la Judit R. qui va iniciar el camí amb l'estudi preliminar. En Miguelito (que encara ens queden mes de 18000 dies de llicència, company! Quina sort que he tingut de tenir-te a prop...), la Núria (perduda i retrobada, gràcies per tot!) i en Josep R. (t'ho agraeixo tot: els ànims, les xerrades, l'ajuda i la mallerenga!) es mereixen un agraïment a banda: han estat tant de temps al meu costat que, òbviament, això també és un xic seu. També vull agrair a tota la resta de col·legues de l'àrea, immillorables companys a qui ja tant enyoro de treballar al seu costat. Professors, companys de docència, com la Margarida, la Marta M., en Josep

Ll., l'Eulàlia. Doctorands doctorats com la Sandra M., en Xevi B, en Jordi, la Maria, la Sílvia A., la Sílvia V., la Gabi, la Malú i la Mireia. Doctorands per doctorar com la Ekaterini, la Dolors, en Roger, en Harold i la Verònica. Especialment vull encoratjar des d'aquí a l'Albert V., en Benito, en Kp, l'Ahmed i en Joan N. Com us entenc!

Un reconeixement apart es mereixen també en Xevi Q. i en Cris. En Xevi Q. em va fer veure que la porta era oberta i que era factible. En Cris em va acollir i ho a fer possible.

Agrair també a la resta d'habitants més o menys sedentaris i passavolants diversos del passadís, eix vertebrador del Departament de Ciències Ambientals, sobretot ecòlegs, botànics i fisiòlegs vegetals. Aquí segur que em deixo algú, i espero que no m'ho tingui en compte! Tots, amb qui amb més o menys assiduitat he compartit docències, estones, discussions, xerrades i el solet del migdia a la gespa: en Quim P., en Dani, la Laura, en Lluís Z., en Carles A., l'Emili, l' Stéphanie, en Jordi, l'Anna V., la Gemma, en Lluís B., en Quim C., la Sandra, a Noe, la Marga, en Joan A., la Bet, l'Irene, en Lorenzo, la Chloe, la Soizig, la Leslie, la Susanna, la Natàlia, la Berta, la Meri, la Juanita, la Marta D., en Sergi J., en Miquel i la Maria R. També estudiants col·laboradors a camp i al laboratori com la Maria Ll. (perdona l'errada!), l'Eva R. i en Xavier B., i gent de fora la facultat, com l'Oriol C., qui em va instruir en l'art de la manipulació i la mesura dels ocells en unes matinals hivernals a la Fageda d'en Jordà.

Com no, aquí no poden faltar ni aquells que m'han facilitat la logística i que ho han tingut tot sempre a punt, com la Gemma, Sílvia i l'Ester, ni les que m'han facilitat la paperassa tot aplanant el camí, com la Pilar, l'Ana i la Montse Vélez, ni els informàtics, en Pere i l'Albert, ni, es clar, aquelles que m'han tingut el cafè, el te o el somriure sempre a punt i només de veure'm, la Pepi, la Rosa i la Luci.

Moltes gràcies! No hagués estat el mateix sense tots vosaltres!

Publicacions derivades de la tesi doctoral

Aquesta tesi es presenta en format de compendi d'articles. Es ressenya els detalls de la situació editorial de cadascun d'ells i, si s'escau, la posició de les revistes indexades (factors d'impacte (FI) de les publicacions corresponents a l'any 2010) al *Science Citation Index* on s'han publicat.

1. Estany-Tigerström D, Bas JM and Pons P (2010) Does Argentine ant invasion affect prey availability for foliage-gleaning birds? *Biological Invasions* 12: 827-839.

FI: 3.474. Posició 32/130 (Q1) de la categoria *Ecology*.

2. Pons P, Bas JM and Estany-Tigerström D (2010) Coping with invasive alien species: the Argentine ant and the insectivorous bird assemblage of Mediterranean oak forests. *Biodiversity and Conservation* 19: 1711-1723.

FI: 2.146. Posició 55/130 (Q2) de la categoria *Ecology*.

3. Estany-Tigerström D, Bas JM, Clavero M and Pons P (2013) Is the blue tit falling into an ecological trap in Argentine ant invaded forests? *Biological Invasions* (publicat online; DOI 10.1007/s10530-013-0428-9)

FI: 3.474. Posició 32/130 (Q1) de la categoria *Ecology*.

4. Estany-Tigerström D, Bas JM and Pons P. Square meals for breeding blue tits under Argentine ant invasion. (en preparació)

ÍNDEX

Summary	17
Resumen	19
Resum	21
Introducció general	25
Estructura de la tesi	27
Bioinvasions: perturbació i impactes multidimensionals	27
La formiga argentina, bioinvasor d'èxit	30
Interaccions ocells-formigues	36
La mallerenga blava	38
Paranys ecològics	40
Objectius	42
Àrea d'estudi	43
Referències	45
Capítol 1. <i>Does Argentine ant invasion affect prey availability for foliage-gleaning birds?</i>	53
Capítol 2. <i>Coping with invasive alien species: the Argentine ant and the insectivorous bird assemblage of Mediterranean oak forests</i>	69
Capítol 3. <i>Is the blue tit falling into an ecological trap in Argentine ant invaded forests?</i>	85
Capítol 4. <i>Square meals for breeding blue tits under Argentine ant invasion</i>	103
Discussió general i conclusions	131
Discussió general	133
Conclusions	142

Summary

The Argentine ant (*Linepithema humile*) irruption into natural habitats usually produces severe impacts on native arthropods, and especially on ant communities. Impacts of Argentine ant invasion arise from different mechanisms, ranging from direct predation to exploitative or interference competition, and could be transmitted through the food webs to affect the insectivorous vertebrates. On the other hand, food availability plays a key role during breeding season and shapes the reproductive fitness of insectivorous birds such as the blue tit (*Cyanistes caeruleus*), a small forest passerine which feeds its young on a strictly insectivorous diet. This thesis evaluates whether the Argentine ant invasion disrupts the food web of the sclerophyllous Mediterranean forests affecting bird assemblage. Specifically, we studied if the invaded cork oak (*Quercus suber*) forests constitute an ecological trap for the blue tit, in which the blue tits' reproductive success gets hampered by the invasion effects on food availability. The study was conducted in the massifs of Les Gavarres and L'Ardenya (Catalonia, north-eastern Iberian Peninsula). Firstly, the invasion consequences on foliage arthropod communities of heathers (*Eric arborea*) and cork oaks were investigated, paying special attention to the effects on the arthropods included in the diet of insectivorous birds. The invasion effects turned out to be terrible for the native ants, which were almost entirely displaced from the invaded areas. In addition, the invasion altered the food supplies for the foliage gleaner's offspring, mainly responding to a reduction in the availability of caterpillars in cork oaks. We then examined the response of insectivorous birds to these changes, focusing both on the community level and on the reproductive ecology of blue tits. The comparison of the breeding bird populations in invaded and uninvaded areas by censusing birds in transects showed that the Argentine ant invasion does not greatly define the insectivorous bird assemblages, either in terms of the populations' size or of the community composition. Likewise, a detailed study of reproductive dynamics did not provide clear evidence about the reproductive fitness of the blue tit being affected by the alterations detected on the arthropod communities. The reproductive ecology of the blue tit in the Argentine ant invaded forests was

similar to that in uninvaded forests. Breeding blue tits reached equal reproductive success, in terms of productivity and fledgling quality, by feeding the offspring with similar diet composition and prey sizes via a comparable foraging effort. Thus, it is concluded that, at least as measured here, the magnitude of the consequences derived from the Argentine ant invasion on the foliage arthropod communities are below the critical threshold to influence the populations of insectivorous birds in a noticeable manner and to constitute an ecological trap for the blue tit.

Resumen

La irrupción de la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en hábitats naturales suele venir acompañada de impactos severos en las comunidades nativas de artrópodos, y especialmente en las de hormigas. Los impactos asociados a la invasión responden a diferentes mecanismos, que van desde la depredación a la interferencia o a la competencia explotativa, y pueden transmitirse a través de la red trófica y afectar negativamente a vertebrados insectívoros. Por otro lado, la disponibilidad de alimentos tiene un papel relevante durante la época de cría y determina en gran medida el éxito reproductivo de aves insectívoras como el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), un pequeño paseriforme forestal que alimenta a su nidada exclusivamente con artrópodos. En esta tesis se evalúa si la invasión de la hormiga argentina modifica la red trófica de los bosques esclerófilos mediterráneos y llega a afectar las comunidades de aves. Concretamente se estudia si los alcornoques invadidos pueden representar una trampa ecológica para el herrerillo, de forma que su eficacia biológica se vea comprometida por los efectos de la invasión sobre la disponibilidad de recursos. El estudio se ha desarrollado en los macizos de Les Gavarres y L'Ardenya (Cataluña, noreste de la península Ibérica). Primeramente se analizan los efectos de la invasión a nivel de la comunidad de artrópodos del follaje de brezos (*Erica arborea*) y alcornoques (*Quercus suber*), y específicamente en la disponibilidad de artrópodos constituyentes de la dieta de las aves insectívoras. Los impactos de la invasión resultan ser dramáticos para las hormigas nativas, a las que prácticamente elimina totalmente de las zonas invadidas. Además, la invasión altera la provisión de recursos alimentarios para las nidadas de los insectívoros de follaje, principalmente debido a la menor disponibilidad de orugas en alcornoques. A continuación se analiza si las aves insectívoras de las áreas invadidas son sensibles a dichos cambios, a nivel de comunidad y de la ecología reproductiva del herrerillo. La comparación, mediante censos en transectos, de las poblaciones reproductoras de pájaros en áreas invadidas y no invadidas muestra que la hormiga argentina no determina sobre manera las comunidades de aves insectívoras en los bosques estudiados, ni en términos de tamaño poblacional ni de composición.

De forma análoga, el estudio detallado de la dinámica reproductiva del herrerillo tampoco proporciona evidencias claras de que las alteraciones en la comunidad de artrópodos se manifiesten en términos de menor eficacia biológica del ave insectívora. La ecología reproductiva del herrerillo en áreas invadidas por la hormiga argentina es similar a la de las no invadidas: las parejas reproductoras no sólo alcanzan éxitos reproductivos equivalentes en términos de productividad y de calidad de los polluelos, sino que lo logran a base de surtirlos con dietas parecidas, en relación a la composición y al tamaño de las presas, y mediante un esfuerzo y dedicación comparables. Así, se concluye que, al menos para las condiciones de nuestro estudio, la magnitud de las consecuencias derivadas de la invasión de hormiga argentina detectadas en las comunidades de artrópodos de follaje están por debajo del umbral crítico capaz de condicionar sensiblemente las poblaciones de pájaros insectívoros y de constituir una trampa ecológica para el herrerillo.

Resum

La irrupció de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en hàbitats naturals sol venir acompanyada d'impactes severos en les comunitats d'artròpodes natives, i especialment en les de formigues. Aquests impactes associats a la invasió responen a mecanismes diversos, que van des de la predació directe a la interferència o la competència explotativa, i poden transmetre's a través de les xarxes tròfiques fins a afectar negativament vertebrats insectívors. Per altra banda, la disponibilitat d'aliment juga un paper clau durant l'època de cria i determina en bona mesura l'èxit reproductiu dels ocells insectívors com la mallerenga blava (*Cyanistes caeruleus*), un petit passeriforme forestal que alimenta la seva pollada exclusivament amb artròpodes. En aquesta tesi s'avalua si la invasió de formiga argentina modifica la xarxa tròfica dels boscos esclerofil·les mediterranis i arriba a afectar les comunitats d'ocells. Concretament s'estudia si les suredes envaïdes poden representar un parany ecològic per a la mallerenga blava, en el sentit que la seva eficàcia biològica es vegi compromesa pels efectes de la invasió sobre la disponibilitat de recursos. L'estudi s'ha realitzat als massissos de Les Gavarres i L'Ardenya (Catalunya, nord-est de la península Ibèrica). Primerament, s'analitzen els efectes de la invasió a nivell de la comunitat d'artròpodes del fullatge de brucs (*Erica arborea*) i alzines sureres (*Quercus suber*), i específicament en la disponibilitat d'artròpodes presents en la dieta dels ocells insectívors. Els impactes de la invasió resulten ser dramàtics per a les formigues natives, a les que elimina gairebé del tot de les zones envaïdes. A més, la invasió altera el proveïment de recursos alimentaris per a les pollades dels insectívors del fullatge, principalment a base de minvar la disponibilitat d'erugues en alzines sureres. De manera consegüent s'analitza si els ocells insectívors de les àrees envaïdes són sensibles a aquests canvis, a nivell del conjunt de la comunitat i en l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava. La comparació, mitjançant censos en transsectes, de les poblacions reproductores d'ocells en àrees envaïdes i no envaïdes ens mostra que la formiga argentina no sembla determinar en gran manera les comunitats d'ocells insectívors als boscos avaluats, ni en termes de grandària de les poblacions ni en termes de

composició. De manera anàloga, l'estudi detallat de la dinàmica reproductiva de la mallerenga blava tampoc proporciona evidències clares de què les alteracions de la comunitat artròpodes es manifestin en termes de menor eficàcia biològica per a l'ocell insectívor. L'ecologia reproductiva de la mallerenga blava en els boscos envaïts per la formiga argentina és similar a la dels no envaïts: les parelles reproductores no només assoleixen èxits reproductius equivalents en termes de productivitat i de qualitat dels polls volanders, sinó que ho fan a base de proveir-los amb dietes semblants, tant pel que fa a la composició com a la mida de les preses, i mitjançant un esforç i dedicació equiparables. Així, es conclou que, almenys en les condicions del nostre estudi, la magnitud de les conseqüències derivades de la invasió de formiga argentina detectades en les comunitats d'artròpodes del fullatge es troba per sota del llindar crític capaç de condicionar sensiblement les poblacions d'ocells insectívors i de constituir un parany ecològic per a la mallerenga blava.

Introducció general



Introducció general

Estructura de la tesi

La present memòria de tesi doctoral s'estructura en un resum, una introducció general, quatre capítols que contenen els resultats de la recerca portada a terme, una discussió general i unes conclusions. Els paràgrafs que segueixen contenen una revisió del coneixement actual sobre les invasions biològiques i els efectes de la formiga argentina (*Linepithema humile*, Mayr, 1866) com a bioinvasora, sobre les interaccions entre formigues i ocells, sobre l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava (*Cyanistes caeruleus* Linnaeus, 1758) i sobre el concepte de parany ecològic. Finalment es descriuen els objectius i l'àrea d'estudi.

Bioinvasions: pertorbació i impactes multidimensionals

Els ecosistemes són organitzacions ecològiques interconnectades i complexes. Elements constituents dels ecosistemes, les espècies, estableixen relacions multidimensionals que són fonamentals en l'estructura i funcionament del sistema (Begon *et al.* 2006). Petits canvis o pertorbacions en la xarxa fonamental d'un ecosistema causen tensions que han de ser absorbides per la totalitat del sistema, forçant els processos d'autoregulació que els permeten mantenir l'equilibri. L'expressió d'aquestes tensions pot arribar a afectar la seva resiliència i varia en funció de la maduresa del sistema, de la intensitat o amplitud de l'impacte, i també del tipus i fermesa de les relacions establertes entre les espècies presents (White & Pickett 1985).

Els impactes associats a les bioinvasions o invasions biològiques es poden considerar pertorbacions, doncs els bioinvasors, com a agents externs, exerceixen pressions a l'ecosistema que determinen heterogeneïtats i canvis, tant espacials com temporals, en la seva estructura i dinàmica de

funcionament. Són considerades com a bioinvasores les espècies introduïdes que s'estableixen en nous territoris, on proliferen, es dispersen i persisteixen en perjudici del medi ambient (Mack *et al.* 2000). Tot i que històricament les invasions biològiques han tingut poca visibilitat fora dels cercles altament especialitzats, exemples actuals de bioinvasors amb efectes devastadors com el cargol poma (*Pomacea insularum*), el musclo zebra (*Dreissena polymorpha*) o el mosquit tigre asiàtic (*Aedes albopictus*) han arribat a crear certa alarma social a casa nostra arran de l'evidència, per una banda, de les pèrdues econòmiques, perjudicis i/o molèsties que ocasionen, i, per l'altra, dels elevats costos derivats i de la gran dificultat en la implementació de processos de control i/o eradicació. A part d'aquests bioinvasors amb elevada repercussió mediàtica n'existeix un gruix gran, entre els que hi trobaríem la formiga argentina, que tot i que poden arribar a resultar socialment molestos, no generen grans pèrdues econòmiques. Tot i així tenen efectes que poden esdevenir devastadors per als hàbitats naturals on s'estableixen.

En general, els bioinvasors són font d'impactes negatius en les comunitats i en els ecosistemes on s'estableixen, causant la pèrdua d'espècies, i per tant de biodiversitat local o nativa, provocant la simplificació de les comunitats i la reorganització de xarxes tròfiques, i fins i tot canvis en processos ecològics fonamentals i en els règims de perturbacions (Chapin *et al.* 2000; Mack *et al.* 2000; Simberloff 1981). De fet, existeix gran consens en considerar les invasions biològiques com una de les principals causes d'extinció d'espècies natives en els últims segles (Didham *et al.* 2005; Invasive Species Specialist Group 2012). Així, els bioinvasors, juntament amb la pèrdua d'hàbitat i els canvis en els usos del sòl, estan considerats com una de les principals amenaces per a la biodiversitat i un dels actors destacats del canvi ambiental global relacionat amb l'activitat humana (Mooney & Hoobs 2000; Sandlund *et al.* 1999). Com a conseqüència directa del creixement de la població humana i del transport i comunicacions a nivell global, les taxes d'introducció d'espècies exòtiques s'han incrementat dramàticament al llarg de la segona meitat del segle XX (Ruiz & Carlton 2003; Vitousek *et al.* 1997). En coherència amb el reconeixement dels seus impactes a diferents nivells, des de finals del segle passat, la introducció d'espècies exòtiques ha estat matèria d'estudi científic de

gran transcendència i impacte, però també font de preocupació a nivell governamental. Al 1998 les espècies exòtiques invasores van passar a ser considerades com a assumpte emergent de rellevància ambiental a l'Estratègia de Biodiversitat Comunitària (European Commission 1998), en la que se les reconeixia com a causa potencial d'impactes irreversibles en components nadius de la biodiversitat i s'instava a prendre mesures per a prevenir els seus efectes nocius. Més recentment el Consell Europeu va reconèixer també la introducció d'espècies exòtiques invasores com a causant de perjudicis seriosos per a la salut i la economia (European Commission 2002). Sota els auspicis de la Convenció de Berna, el Consell Europeu (Council of Europe 2002) va elaborar i editar l'Estratègia Europea sobre Espècies Exòtiques Invasores, en la que es proposava als estats membres l'adopció de mesures destinades a controlar estrictament la introducció d'espècies no natives en hàbitats naturals, l'establiment de mitjans preventius i el desplegament de programes per al seu control. Al 2005 i finançat per la Comissió Europea, es va emprendre el projecte DAYSE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) destinat a proporcionar un inventari d'espècies exòtiques invasives que constituïssin una amenaça per als hàbitats europeus, destinat a servir de base per a la prevenció i control de les bioinvasores mitjançant l'avaluació dels riscos i impactes ambientals, econòmics, socials i a la salut. Així doncs, al llarg dels últims anys, s'ha fet evident que la informació transversal actualitzada relativa a l'estat de les bioinvasions i dels seus impactes a tots nivells, són bàsics alhora d'optimitzar els recursos destinats a implementar programes de control i prevenció. La tesi que aquí es presenta pretén aportar informació destinada a complementar el coneixement existent sobre els efectes de la invasió de la formiga argentina en hàbitats naturals mediterranis, avaluant el seu progrés i difusió en la xarxa tròfica i els impactes en vertebrats insectívors. La rellevància d'aquest treball de recerca rau en el fet que són pocs els estudis que han avaluat els impactes de la invasió de la formiga argentina en vertebrats. Així, fins a on arriba el nostre coneixement, aquest és el primer estudi que analitza el seu impacte en la productivitat o eficàcia biològica d'una au insectívora.

La formiga argentina, bioinvasor d'èxit

Els insectes es troben entre els bioinvasors més comuns. Més del 85% dels invertebrats reconeguts com a bioinvasors a Europa són insectes (DAISIE 2009) (Figura 1), i entre els 14 insectes inclosos en la llista de les 100 pitjors espècies invasores, 5 són formigues (Invasive Species Specialist Group 2012). Els impactes negatius que causen les formigues invasores en les comunitats ecològiques que envaeixen, les situa com a objectiu d'interès prioritari en els esforços conservacionistes (Holway *et al.* 2002a; McGlynn 1999). La formiga argentina, a banda de ser una de les espècies invasores més àmpliament distribuïdes, és una de les espècies de formigues invasores més reeixides i nocives (Invasive Species Specialist Group 2012; Passera 1994). Nativa de la conca del riu Paranà a Amèrica del Sud (Tsutsui *et al.* 2001; Wild 2004), la formiga argentina ha estat introduïda en àrees de clima de tipus mediterrani i subtropical de tot el món, bàsicament gràcies al creixement exponencial que ha patit el comerç internacional en els últims dos segles. Actualment es troba establerta en sis continents i en moltes illes oceàniques, inclosa la costa mediterrània de la península Ibèrica (Invasive Species Specialist Group 2012; Suarez *et al.* 2001). La seva dispersió en els nous territoris no es limita a hàbitats fortament pertorbats per l'home com poden ser terres d'aprofitament agrícola, entorns urbans o altres assentaments humans, on fàcilment esdevé plaga domèstica. La formiga argentina és també capaç de colonitzar amb èxit àrees naturals poc pertorbades com poden ser els boscos esclerofil·les mediterranis, els matollars del Fynbos de sud-africà o els boscos de ribera californians (Christian 2001; Gomez & Oliveras 2003; Gomez *et al.* 2003; Holway 1998b; Kennedy 1998; Ratsirarson *et al.* 2002; Suarez *et al.* 2001; Ward 1987). La taxa d'invasió i l'èxit en la dispersió estan regits bàsicament per factors abiòtics i per la disponibilitat d'hàbitat (DiGirolamo & Fox 2006; Holway 1998b; Holway *et al.* 2002b; Menke & Holway 2006; Roura-Pascual *et al.* 2004; Way *et al.* 1997).

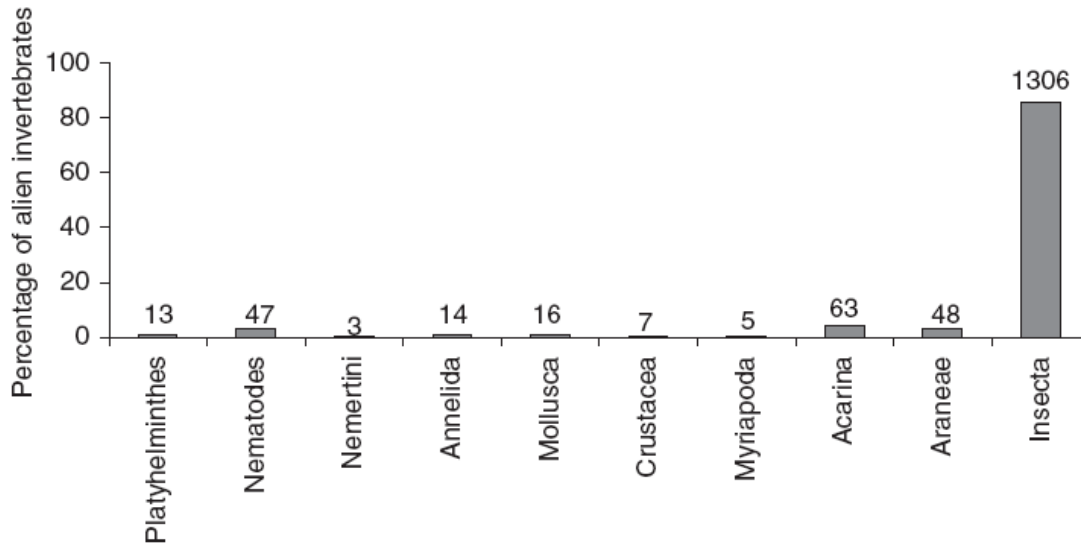


Figura 1. Importància relativa dels grups taxonòmics en les 1522 espècies d'invertebrats exòtics establertes a Europa. Els números de les barres es corresponen amb el nombre total d'espècies de cada grup. Extret del *Handbook of alien species in Europe* (DAISIE 2009).

L'ecologia, genètica i comportament de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en les àrees envaïdes la converteixen en una font potencial de greus disfuncions als hàbitats naturals on s'emplaça. La formiga argentina és una formiga omnívora que utilitza un ventall ampli de recursos alimentaris. Un cop ha envaït un hàbitat natural s'ha observat que la formiga argentina davalla a nivells inferiors de la xarxa tròfica. Així, passa d'una dieta amb un fort component carnívor en els territoris d'on l'espècie és originària, a una dieta més flexible en les àrees on ha estat introduïda (Tillberg *et al.* 2007). En aquestes darreres les obreres es nodreixen bàsicament de carbohidrats d'origen vegetal obtinguts principalment a través de l'explotació mutualística de la melassa produïda per àfids (Ordre Hemíptera) (Abril *et al.* 2007; Tillberg *et al.* 2007). Tot i això, en les àrees envaïdes, i com a resposta als requeriments tròfics reproductius, la formiga argentina consumeix també aliments rics en proteïna i depreda sobre gasteròpodes, aràcnids, colèmbols, hemípters, coleòpters, himenòpters i lepidòpters (Cole *et al.* 1992; Markin 1970; Newell & Barber 1913). La producció d'ous per part de la reina i el desenvolupament larvari depenen de l'aportació proteica (Hölldobler & Wilson 1990), fins al punt que la disponibilitat de proteïna pot arribar a condicionar decisions reproductives i

l'estructura de la colònia. Així, una disponibilitat elevada de proteïna permet incrementar la mida de la posta, alhora que pot arribar a condicionar la mida dels individus (Aron *et al.* 2001).

La formiga argentina treu profit de les seves característiques biològiques i ecològiques per a mantenir amb èxit una gran asimetria competitiva amb les formigues natives en les àrees envaïdes. El patró d'activitat virtualment continu al llarg de tot l'any supera l'estacionalitat en l'activitat de les formigues natives constituint un dels factors clau en el seu èxit invasor. Durant l'hivern, i gràcies a la seva major tolerància a les baixes temperatures, manté una activitat superior a la resta d'espècies competidores, i a l'estiu, contrastant amb l'activitat majoritàriament diürna, dependent de la temperatura, de les formigues natives es mantenen actives pràcticament les 24 hores del dia (Abril 2005; Casellas 2002).

La formiga argentina treu profit de les seves característiques biològiques i ecològiques per a mantenir amb èxit una gran asimetria competitiva amb les formigues natives en les àrees envaïdes. El reclutament en massa d'obreres i l'ús de microhàbitats diversos (arboris i epigeus), juntament amb un patró d'activitat intens en un rang de temperatures més ampli, són factors clau en el seu èxit invasor (Carpintero *et al.* 2007). A diferència de les formigues natives, a l'hivern la formiga argentina no entra en repòs hivernal, sinó en quiescència (Benois 1973). Així, durant l'hivern, i gràcies a la seva major tolerància a les baixes temperatures, manté una activitat superior a la resta d'espècies competidores, i a l'estiu contrastant amb l'activitat majoritàriament diürna, dependent de la temperatura, de les formigues natives, es manté activa pràcticament les 24 hores del dia (Abril 2005; Casellas 2002). L'absència de vol nupcial permet que la fecundació de les femelles tingui lloc dins del niu, maximitzant la protecció als mascles i femelles involucrades i evitant així la depredació de les reines. La poliginia és també una característica determinant que explica l'elevada producció d'obreres en els nius de formiga argentina. Tenint en compte que la mida del propàgul és un factor clau en l'establiment i dispersió de les espècies invasives, l'establiment de noves colònies es veu

afavorit també pels reduïts requeriments que condicionen la gemmació dels nius de formiga argentina (Hee *et al.* 2000).

Tot i que en l'àrea de distribució nativa la formiga argentina no és ni ecològicament dominant ni numèricament superior, la natura unicolonial de la seva organització social sembla ser un dels atributs clau que ha facilitat el seu èxit invasor. Aquest comportament social unicolonial és un patró organitzatiu comú a diferents espècies invasores de formiga (Chen & Nonacs 2000). L'estructura unicolonial, que es concreta en una supercolònia formada per múltiples nius interconnectats, entre els quals les obreres i reines es barregen lliurement (Giraud *et al.* 2002; Tsutsui & Suarez 2003; Tsutsui *et al.* 2000), i l'absència d'agressivitat intraespecífica que se'n deriva, permeten explicar la monopolització efectiva dels hàbitats envaïts per exclusió competitiva de les espècies natives de formiga (Pedersen *et al.* 2006; Tsutsui & Suarez 2003). Un cop anul·lada la territorialitat els individus de nius diferents es reconeixen com a integrants d'un mateix complex, la supercolònia, reduint les agressions intraespecífiques i permetent assolir major dominància interespecífica. Degut a que la densitat de nius es troba bàsicament restringida per l'agressivitat intraespecífica, l'organització en supercolònies els permet reduir el costos associats a la territorialitat, assolint major densitats de nius i d'obreres que faciliten la monopolització dels recursos existents (Holway 1998b; Oliveras *et al.* 2005). La formiga argentina és capaç de reclutar més individus que les espècies natives, de manera que sol desplaçar-les amb certa facilitat quan entren en conflicte directe per un determinat recurs (Human & Gordon 1996). Aquesta major capacitat de reclutament, juntament amb la major taxa d'activitat, proporciona una major potencialitat de reconeixement i exploració del terreny que facilita el descobrir i monopolitzar els recursos més ràpidament (Oliveras *et al.* 2005). Així, la desorganització de les comunitats originals de formigues en les àrees envaïdes sembla estar fomentada tant en la interferència com en l'exclusió competitiva, doncs la formiga argentina explora el territori a la recerca de recursos en períodes més llargs i mobilitzant un major nombre d'obreres que les formigues natives.

La desaparició de la gran majoria d'espècies de formigues natives en els territoris envaïts genera comunitats de formigues molt empobrides, amb un major caràcter aleatori en la seva composició i una agregació més feble, menys capaces de portar a terme els serveis ecològics propis del grup. Aquest fet, juntament amb els nombrosos efectes col·laterals indirectes que provoca a nivell de les comunitats d'invertebrats originals, genera greus perturbacions en els ecosistemes, fins al punt d'esdevenir un fenomen destructiu a nivell ecològic. Es té constància dels canvis que comporta la invasió de la formiga argentina en les comunitats d'artròpodes (impactes en la riquesa i abundància de diversos ordres d'artròpodes), així com en l'estructura tròfica de les comunitats d'invertebrats. La presència de la formiga argentina s'ha vist associada a reduccions en les poblacions de moltes espècies d'artròpodes, incloent a predadors, herbívors, pol·linitzadors o paràsits (Bolger *et al.* 2000; Cole *et al.* 1992; Harris 2002; Holway 1998a; Human & Gordon 1997; Sanders *et al.* 2003; Suarez *et al.* 1998), i fins i tot artròpodes capaços de esdevenir plaga forestal com l'eruga de la processonària (Way *et al.* 1999). La formiga argentina no únicament redueix la biodiversitat sinó que desorganitza ràpidament les comunitats i, com a resultat, distorsiona l'organització de la comunitat entre les espècies que persisteixen (Sanders *et al.* 2003). L'eliminació i desplaçament de determinats grups d'invertebrats pot generar efectes en cascada degut als rols crucials que molts invertebrats desenvolupen en processos claus dels ecosistemes.

La formiga argentina estableix també relacions de competència amb, alhora que depreda, un ampli ventall d'organismes diferents de les formigues, causant multiplicitat d'efectes directes i indirectes. És sabut que els efectes de la invasió no es limiten a les formigues i artròpodes epigeus (Human & Gordon 1997), sinó que també s'estenen a les comunitats d'invertebrats que prosperen lligades a les plantes, independentment dels estrats de vegetació que ocupen (Altfeld & Stiling 2006; Cammell *et al.* 1996; Carpintero *et al.* 2005; Lach 2007). A banda dels efectes negatius que provoca, sovint per interferència, en les comunitats d'artròpodes herbívors (Nygard & Sanders 2006), depreda sobre pràcticament la totalitat de taxons d'artròpodes, incloses les erugues dels lepidòpters (Abril *et al.* 2007; Bernays & Cornelius 1989; Cornelius & Bernays

1995; Montllor *et al.* 1991; Way *et al.* 1999). Els efectes nocius de la invasió, però, traspassen el nivell de població i de comunitat i arriben a afectar a processos ecològics fonamentals dels ecosistemes, com per exemple, les interaccions mutualístiques entre plantes i altres insectes. Pel fet d'obstruir mutualismes que les plantes estableixen amb pol·linitzadors i dispersants de llavors, les conseqüències de la invasió de la formiga argentina poden comportar canvis en la composició de les comunitats vegetals (Christian 2001). En els matollars sud-africans, mitjançant l'exclusió de les espècies natives de formigues mirmecòcores, la formiga argentina redueix la dispersió de llavors (Witt *et al.* 2004), arribant a posar en perill la viabilitat futura de diversos endemismes (Bond & Slingsby 1984). Així mateix, els efectes de la invasió s'estenen també a l'èxit reproductiu de components de la flora de la Conca Mediterrània, reduint significativament el banc de llavors i de fruits, com a conseqüència de la disminució en el nombre de visitants en inflorescències concorregudes per la formiga argentina (Blancafort & Gomez 2005). La reducció en el nombre de llavors segrestades cap a nius de formigues, així com en la distància de dispersió, i l'increment en el temps d'exposició de les llavors en la superfície del sòl, incrementa la vulnerabilitat a la predació de les llavors. Així, les dinàmiques mirmecòcores es veuen afectades per l'exclusió de les espècies natives dispersadores de llavors, i en conseqüència, també es veu reduït l'èxit reproductiu de les plantes afectades (Gomez & Oliveras 2003; Gomez *et al.* 2003).

Tot i que la major part d'estudis sobre els impactes originats per insectes invasors es centren en la biodiversitat nativa a nivell de població o comunitat (Kenis *et al.* 2009), existeixen també evidències, tot i que escasses, que els efectes nocius de la invasió de la formiga argentina traspassen l'àmbit de les comunitats d'artròpodes i arriben a estendre's als vertebrats. En aquest sentit, i concretament a Califòrnia, s'ha detectat una reducció en l'abundància de la musaranya *Notiosorex crawfordi* en hàbitats fragmentats envaïts per la formiga (Laakkonen *et al.* 2001), un desenvolupament juvenil inferior a l'esperat al llangardaix *Phrynosoma coronatum* consegüent a la desnaturalització de la comunitat de formigues nativa (Suarez & Case 2002; Suarez *et al.* 2000), així com la predació ocasional de pollades del xatrac *Sterna antillarum browni*

(Hooper-Bui *et al.* 2004) i dels passeriformes insectívors *Polioptila californica californica* (Sockman 1997) i *Vireo bellii pusillus* (Peterson *et al.* 2004).

Interaccions ocells-formigues

Formigues i ocells exemplifiquen la complexitat del ventall d'interaccions amb resultats diversos que poden mantenir grups taxonòmicament llunyans. A banda de la relació predador-presa que s'estableix en ocells com el colltort (*Jynx torquilla*), que s'alimenten en bona part de formigues, ocells i formigues mantenen un ampli catàleg d'interaccions explotatives i d'interferència. Formigues i ocells poden compartir niu (en el cas d'ocells que utilitzen cavitats per a niar) (Lambrechts *et al.* 2008), i en algun d'aquests casos la relació predador-presa es pot arribar a invertir, donant-se el cas de formigues que depreden polls (Haemig 1999). Els ocells que nien al terra són també altament vulnerables als atacs per part de formigues, doncs, durant el temps que dura la desclosa de l'ou, els polls humits i indefensos esdevenen suculentos preses per a formigues carnívores. Clars exemples d'aquesta interacció els proporciona la invasora formiga de foc (*Solenopsis invicta*) atacant polls, depredant ous tant intactes com en procés de desclosa i arribant a interferir en el comportament i a afectar l'eficàcia reproductiva del colí de Virgínia *Colinus virginianus* (Seymour 2007; Staller *et al.* 2005), o bé, a base de depredar els polls, provocant el fracàs de les pollades de *Vireo atricapillus* (Smith *et al.* 2004; Stake & Cimprich 2003). Són coneguts també els exemples de comensalisme per part espècies d'ocells que s'alimenten dels artròpodes epigeus que fugen de les corrues de formigues carnívores, les conegudes com a 'army ants', que recorren els sòls forestals neotropicals i africans formant denses columnes equiparables a tropes d'infanteria. També és conegut l'ús cosmètic o de manteniment del plomatge que fan molts passeriformes forestals de les formigues en l'anomenat 'anting', i que es podria equiparar a un "bany de formigues". Aquest consisteix en accions que van des de prendre exemplars de formiga amb el bec i utilitzar-los per a "pentinar" les plomes, fins a situar-se sobre formiguers per a ser literalment ruixats amb àcid fòrmic. Tot i que s'ha suggerit que aquest comportament

podria ser un mètode per a reduir els paràsits, fongs o bacteries que proliferen en el plomatge de les aus, no hi ha un cos de literatura científica sòlid que hi doni suport (Revis & Waller 2004).

Ocells insectívors i formigues competeixen sovint per recursos alimentaris comuns, arribant a afectar en gran manera les comunitats d'invertebrats de les que s'alimenten (2001). S'ha observat, però, que la intensitat dels seus efectes com a reguladors de les comunitats d'artròpodes depèn de les característiques del sistema predador-presa (Piñol *et al.* 2010). La interacció pot generar impactes en ambdós actors, de manera que els ocells poden, per exemple, alterar els mutualismes que s'estableixen entre formigues i àfids productors de melassa a base de depredar sobre uns i altres (Mooney & Mandal 2010), però també l'activitat de les formigues pot arribar a interferir l'ecologia alimentària, la selecció dels llocs on construir els nius, o l'èxit reproductiu d'alguns ocells. Així, mallerengues (*C. caeruleus*, *Parus major*, *P. ater*) i mastegatxos (*Ficedula hypoleuca*) eviten niar en arbres ocupats per formigues (Haemig 1999), tot i que tanmateix el mateix treball documenta també relacions de facilitació que resulten en una major supervivència de les pollades de nius instal·lats en arbres freqüentats per formigues. La presència de formigues pot causar impacte també en la qualitat de l'hàbitat de certes espècies d'ocells amb nínxols alimentaris molt concrets, com en el cas del raspinell pirinenc (*Certhia familiaris*) que s'alimenta d'artròpodes que caça en l'escorça d'arbres i que veu reduït el seu èxit reproductiu i la qualitat dels polls en territoris on prolifera *Formica rufa* (Aho *et al.* 1999). En aquesta línia, s'ha vist també que la presència de *Formica aquilonica* als arbres fa que la mallerenga carbonera (*Parus major*) hi redueixi tant la durada com el nombre de les visites a la recerca d'artròpodes, i que aquest efecte s'accentua quan l'activitat de les formigues augmenta (Haemig 1996). S'ha documentat, però, un efecte en la direcció oposada, exemplificat en els casos en que l'activitat de les formigues disminueix en arbres on hi niaven ocells (Haemig 1999). Altres exemples d'interferència de formigues en el comportament alimentari d'ocells els proporciona *Azteca instabilis*, en què la seva presència massiva en determinats arbres fa que es redueixi el temps que els ocells hi cerquen aliment (Philpott *et al.* 2005), o *Solenopsis invicta*, que a base de minvar l'abundància

d'invertebrats en els territoris reproductius és causant indirecte del declivi de les poblacions del botxí americà *Lanius ludovicianus* (Allen *et al.* 2001).

A nivell d'ecosistema, les interaccions entre ocells i formigues poden resultar en efectes importants en la xarxa tròfica i en la dinàmica reproductora de la vegetació (Mooney 2007). En aquesta línia es recull un nou exemple d'interferència que proporciona la presència de la formiga invasiva *Anoplolepis gracilipes* a les illes Christmas, a l'oceà Índic, on posa en perill una funció ecològica clau per a l'ecosistema com és la dispersió de llavors a base de interferir en la manipulació de fruits per part d'ocells frugívors endèmics (Davis *et al.* 2010). Així, els impactes causats per la invasió d'aquesta formiga s'estenen també a nivells superiors de la xarxa tròfica, arribant a alterar l'abundància i el comportament de diferents espècies d'ocells a resultes de modificar la disponibilitat de recursos i l'estructura de l'hàbitat (Davis *et al.* 2008).

La mallerenga blava

La mallerenga blava és un petit passeriforme forestal (longitud del cos: 11-12 cm; pes: 9-12 g) comú als boscos catalans i europeus, d'un plomatge vistós dominat pels tons blau-grisosos dorsals i els groc-verdoses pectorals (Svensson 1992). Prospera a latituds mitjanes del Paleàrtic Oriental, en una àmplia varietat d'hàbitats des de les regions mediterrànies a les boreals, en climes àrids fins a humits. Com a insectívor del fullatge s'alimenta d'insectes i aranyes (però també de llavors i fruits, i fins i tot nèctar en l'estació no reproductiva) que caça examinant activament branquetes i fulles en posicions acrobàtiques, bàsicament a les parts més externes de les capçades (Cramp & Perrins 1998; Fitzpatrick 1994; Hagemeyer & Blair 1997).

Fa la posta entre principis d'abril i finals de maig (depenent de la latitud) en nius que construeix amb branques, molsa, pèls, plomes i fulles en cavitats d'origen divers, tant naturals com les que es troben en troncs d'arbres o parets de roca,

com artificials. El seu caràcter troglodita fa que ocupi fàcilment les caixes-niu amb diàmetre d'obertura d'entrada superiors als 27 mm. Les femelles ponen un ou diari, i coven la posta de 12 a 15 dies, començant a fer-ho des de 3 dies abans de completar la posta a 1 dia després. Normalment, els dos membres de la parella tenen cura de la pollada durant el període de 16 a 20 dies en què els polls romanen al niu, així com durant els 10 a 15 dies que s'allarga el període de cura parental dels volanders (Cramp & Perrins 1998; Oliosó 2004). La mida de posta mitjana en suredes catalanes és de 6.5 ous (Gil-Delgado *et al.* 1992).

La mallerenga blava sol caçar artròpodes a les parts altes de les capçades tant d'arbres com d'arbusts, normalment als extrems finals de les branques, en branquillons, gemmes o fulles. Tot i que les alçades en les que cerca recurs varien segons l'hàbitat i l'estació de l'any només baixa a terra en busca d'aliment a l'hivern. Malgrat que complementa la dieta amb preses alternatives, centra l'alimentació de la pollada en les erugues de lepidòpters (Cramp & Perrins 1998; Naef-Daenzer *et al.* 2000; Nour *et al.* 1998; Perrins 1991; Torok & Toth 1999; Zandt 1997). Com a au estrictament insectívora durant l'època reproductiva, s'espera que sigui altament sensible a la disponibilitat d'artròpodes. Degut a que la quantitat i qualitat de les preses determinen l'èxit en la recerca de preses i el flux d'energia cap als polls (Naef-Daenzer & Keller 1999), les parelles de mallerenga blava optimitzen l'eficiència en la cerca de preses i en triar l'inici de la reproducció. D'aquesta forma maximitzen el desenvolupament de la pollada, i per tant el seu propi èxit reproductiu. Així, a banda d'ajustar el moment oportú per a reproduir-se fent-lo coincidir amb el pic de màxima disponibilitat d'erugues (Blondel *et al.* 1992; Dias & Blondel 1996; Dias *et al.* 1994; Naef-Daenzer & Keller 1999; Tremblay *et al.* 2003), les parelles reproductores milloren el rendiment establint-se en hàbitats de qualitat superior, incrementant la selectivitat de les preses (Grieco 2001, 2002) o bé reduint el temps dedicat a la recerca de preses i la distància dels vols destinats a obtenir-les (Naef-Daenzer & Keller 1999; Stauss *et al.* 2005; Tremblay *et al.* 2005).

Les condicions ambientals, i especialment la disponibilitat de recursos alimentaris, experimentades durant el creixement dels polls de mallerenga

blava afecten trets fenotípics plàstics crucials per als volanders, com són la condició física i la mida, asimetria i massa corporals (Biard *et al.* 2005; Gebhardt-Henrich & Vannoordwijk 1991; Grieco 2003; Merila *et al.* 1999; Raberg *et al.* 2005; Simon *et al.* 2005). Diversos estudis han demostrat que la corpulència dels polls, tant si és mesurada en base a la mida com a la massa, i la condició física estan correlacionades positivament amb la supervivència tant de polls (Merila & Wiggins 1995) com de volanders (Lens *et al.* 2002; Merila *et al.* 1999; Raberg *et al.* 2005). La qualitat del hàbitat també condiciona l'èxit reproductiu, doncs quan les condicions ambientals són les òptimes les femelles fan postes més grans i aconsegueixen tirar endavant pollades més nombroses i en millor condició física (Dhondt *et al.* 1992; Dias & Blondel 1996; Lambrechts *et al.* 2004; Massa *et al.* 2004; Naef-Daenzer & Keller 1999; Nilsson & Svensson 1993). A més, la disponibilitat d'aliment en el període posterior a l'eclosió pot pal·liar l'enorme influència que té la qualitat de l'ou en el desenvolupament del poll (Styrsky *et al.* 2000).

Potencialment, la mallerenga blava és un model excel·lent per a avaluar la transmissió dels efectes de la invasió de formiga argentina en la xarxa tròfica dels boscos mediterranis, doncs és una espècie freqüent als boscos mediterranis, d'alimentació bàsicament insectívora, de biologia àmpliament documentada i coneguda, i que nia fàcilment en caixes-niu.

Paranys ecològics

Els organismes cauen en un parany ecològic quan seleccionen habitats reproductius de baixa qualitat després que canvis en les condicions ambientals els hi associïn característiques informatives que coevolutivament s'han vinculat a hàbitats òptims. En aquesta situació, la selecció de l'hàbitat realitzada en base a la informació de l'entorn disponible no es correspon amb el retorn positiu esperat. Així, la desconexió entre la informació relativa a la qualitat d'un hàbitat i el seu rendiment real desencadena la situació de parany ecològic, en la que els individus acaben atrapats en un hàbitat reproductiu de baixa

qualitat que no els arriba a satisfer les expectatives relatives a la productivitat o a la supervivència (Dwernychuk & Boag 1972; Gates & Gysel 1978; Robertson & Hutto 2006). La majoria de paranys ecològics s'han detectat en hàbitats modificats pels humans, ja sigui de manera directa o indirecta (per exemple, a través de la invasió d'espècies exòtiques). Les espècies invasores, degut a la seva capacitat de provocar canvis en els atributs naturals dels hàbitat envaïts, es troben entre els candidats a generar paranys ecològics a les espècies natives (e.g. Cattau *et al.* 2010; Nordby *et al.* 2009; Ortega *et al.* 2006; Rodewald 2012).

Els ocells insectívors han de decidir sobre la idoneïtat d'un hàbitat reproductiu molt abans que els serveis ambientals requerits estiguin plenament disponibles (en aquest cas la disponibilitat d'aliment). Diversos estudis demostren que avaluen els hàbitats reproductius en base a l'anàlisi de l'estructura i fenologia de la vegetació, i utilitzen aquesta informació per a anticipar la futura disponibilitat de recursos per a la pollada (Bourgault *et al.* 2010; Marshall & Cooper 2004; Smith & Shugart 1987). Així doncs, qualsevol canvi que desvinculi les característiques de la vegetació i de la disponibilitat d'invertebrats en l'episodi reproductiu pot constituir un parany ecològic per als ocells insectívors.

Robertson i Hutto (2006) defineixen els tres criteris necessaris que cal complir per a que un hàbitat candidat a constituir un parany ecològic pugui ser considerat com a tal: (1) l'hàbitat "parany" ha de ser tant o més atractiu que la resta d'hàbitats disponibles, de manera que la preferència dels individus per a aquest hàbitat pugui ser com a mínim igual a la que puguin tenir per a la resta; (2) l'hàbitat candidat a constituir un parany ecològic ha de diferir de la resta en alguna mesura d'idoneïtat; i (3) la productivitat o eficàcia biològica dels individus establerts en l'hàbitat "parany" ha de ser menor a l'aconseguida en d'altres hàbitat disponibles. Donat que la invasió de la formiga argentina no comporta canvis, almenys a curt termini, ni en l'estructura ni en la fenologia de la vegetació, l'aparència de les àrees envaïdes no difereix de les poblades per formigues natives. Així doncs, quan les mallerengues escullen l'hàbitat reproductiu no poden anticipar possibles canvis en la comunitat d'artròpodes

conseqüents a la invasió i, en principi, s'haurien d'establir en el territori disponible independentment de la invasió, acomplint el primer dels criteris requerits. Una reducció o canvi dràstic en el la disponibilitat d'artròpodes en les àrees envaïdes respecte les no envaïdes satisfaria el segon dels criteris, donat que l'accessibilitat als recursos alimentaris és un factor determinant de l'èxit reproductiu de la mallerenga blava, i per tant un tret definitori de la idoneïtat de l'hàbitat. Finalment, per a demostrar que la invasió de la formiga argentina origina un parany ecològic per a la mallerenga blava caldrà confirmar que la hipotètica reducció en la disponibilitat d'aliment en les zones envaïdes es tradueix en una menor eficàcia biològica.

Objectius

L'objectiu principal que es planteja en aquesta tesi és determinar si els impactes de la invasió de la formiga argentina progressen a través de la xarxa tròfica del boscos esclerofil·les mediterranis fins arribar a afectar els nivells superiors. Coneixent els nombrosos casos documentats de conseqüències negatives d'aquesta formiga invasora en les comunitats natives d'artròpodes, el primer dels objectius parcials marcats ha estat analitzar si la invasió de la formiga argentina en els boscos estudiats arriba a afectar la disponibilitat d'artròpodes per als ocells insectívors que els exploten. A partir d'aquí, pretenem examinar els efectes de la invasió a dos nivells: primer, avaluant si la presència de la formiga argentina i els canvis associats a la invasió modifiquen la comunitat d'ocells insectívors; i segon, centrant-nos en la mallerenga blava com a model d'estudi, valorant si els efectes a nivell de la comunitat d'artròpodes es traslladen amunt en la xarxa tròfica arribant a establir els fonaments per a que la invasió de la formiga argentina constitueixi un parany ecològic per a aquest insectívor del fullatge. Per a assolir el primer d'aquests objectius hem comparat, mitjançant censos, les comunitats d'ocells de zones envaïdes i no envaïdes. Hem intentat assolir el segon dels objectius mitjançant una aproximació a l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava multidimensional en la que s'han combinat estudis observacionals i

experimentals. Així, hem comparat l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava en zones envaïdes i no envaïdes tant en termes de productivitat i de condició física dels polls volanders com en termes d'aprovisionament dels polls. Cadascun dels quatre capítols que componen la tesi respon a un dels objectius parcials delimitats.

Àrea d'estudi

El treball de camp d'aquesta tesi s'ha desenvolupat a les comarques del Baix Empordà i Gironès, al nord-est de la Serralada Litoral, a cavall dels massissos de Les Gavarres i L'Ardenya-Cadiretes (coordenades UTM: 0449294, 4628376), als municipis de Castell-Platja d'Aro, Llagostera, Sant Feliu de Guíxols i Santa Cristina d'Aro. A la zona d'estudi, el riu Ridaura, juntament amb els seus diversos afluent d'aigua temporals secundaris, actua d'eix vertebrador d'un paisatge geològic dominat bàsicament per granits del període Hercinià (Paleozoic) en diferents graus d'erosió. Hi prospera una vegetació escleròfila de característiques típicament mediterrànies, adaptada als condicionants ecològics i climàtics de la regió. Es tracta bàsicament de boscos secundaris esclarissats d'alzina surera (*Quercus suber*), la qual apareix sovint acompanyada per alzines (*Quercus ilex*) i pins (*Pinus pinea*, *Pinus pinaster* i *Pinus halepensis*). Presenten un dens estrat arbustiu dominat per brolles d'estepes i de brucs, on proliferen, entre altres, el bruc boal (*Erica arborea*), el bruc d'escombres (*Erica scoparia*), la bruguerola (*Calluna vulgaris*), el cirerer d'arboç (*Arbutus unedo*), el càdec (*Juniperus oxycedrus*), el marfull (*Viburnum tinus*), l'aladern (*Rhamnus alaternus*), l'aladern de fulla estreta (*Phyllirea angustifolia*), l'arítjol (*Smilax aspera*), el llentiscle (*Pistacia lentiscus*), l'estepa negra (*Cistus monspeliensis*), l'estepa borrera (*Cistus salvifolius*), la gatosa (*Ulex parviflorus*), l'argelaga negra (*Calicotome spinosa*), la ginesta de Montpeller (*Genista monspessulana*), la ginesta de sureda (*G. triflora*), la ginesta linifòlia (*G. linifolia*), la gódua catalana (*Sarothamnus arboreus*) i la ginesta (*Spartium junceum*).

L'inici de la història de la formiga argentina a l'àrea d'estudi reula fins al final del segle XIX quan probablement hi va ser involuntàriament introduïda a través del comerç marítim. El primer registre es remunta al la dècada dels 1940 a Sant Feliu de Guíxols (Roura-Pascual *et al.* 2009). Actualment prolifera no només en àrees urbanitzades i/o fortament pertorbades per l'acció de l'home, sinó que també ha envaït amb èxit àrees naturals com són els boscos i brolles aquí estudiades. Per a dur a terme la recerca es van escollir 4 zones d'estudi en suredes on la formiga argentina era l'espècie de formiga dominant i coexistia amb poques espècies natives (*Plagiolepis pygmaea*, *Temnothorax recedens* i *Temnothorax racovitzai*) en baixa densitat (Gomez *et al.* 2003), i 4 més en zones dominades per espècies de formigues autòctones, on la formiga argentina hi era totalment absent (Figura 2).

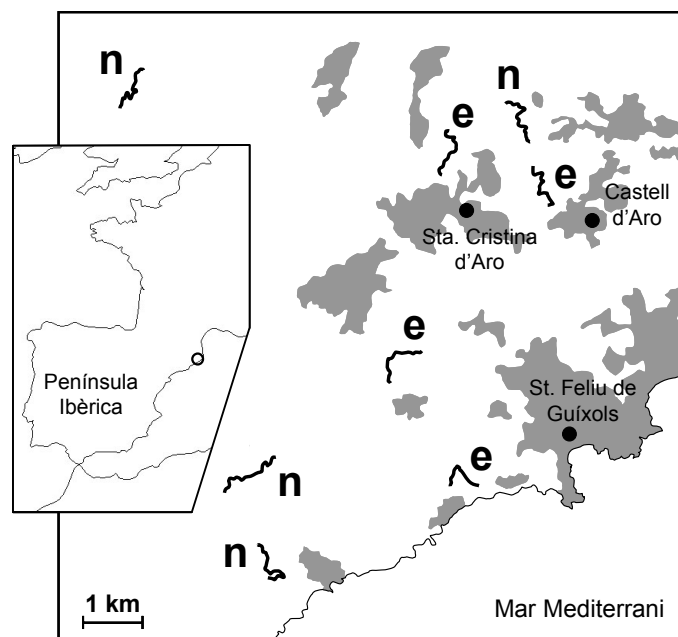


Figura 2. Localització de l'àrea d'estudi a la Península Ibèrica (requadre) i dels transectes: **e** transectes en zones envaïdes per la formiga argentina; **n** transectes en zones no envaïdes; les **àrees ombrejades** corresponen a les zones urbanitzades.

Es va fer un esforç especial en escollir zones amb clima, substrat, vegetació i altitud similars, i que fossin geogràficament properes, de manera que l'únic factor diferenciador rellevant fos la presència de la formiga invasora. Sempre que va ser possible es van intercalar zones d'estudi envaïdes i no envaïdes en

l'hàbitat disponible, amb la intenció d'evitar la pseudoreplicació espacial. A cadascuna de les zones d'estudi es va definir un transecte d'aproximadament 1500 m de llargada i allunyat un mínim de 150 m del front d'invasió (límit marcat per la presència de la formiga argentina, entre la zona envaïda i la no envaïda) per a assegurar-nos que la cerca de preses per a l'aprovisionament dels polls de mallerenga blava (Naef-Daenzer 2000) tenia lloc exclusivament en àrees envaïdes o exclusivament en àrees no envaïdes. A cada transecte es van instal·lar 25 caixes niu de fusta adequades per a la nidificació de la mallerenga blava, separades uns 50 m entre elles i penjades de branques a alçades d'entre 2 i 4 m (Figura 3).



Figura 3. Exemple de caixa niu model GACO 2000 (Baucells *et al.* 2003) utilitzada en el present estudi (diàmetre d'obertura d'entrada: 27 mm; dimensions interiors: alçada 240 mm, amplada: 90mm, fons: 150 mm). Especialment dissenyada per a la reproducció d'ocells insectívors de mida petita, dificulta l'accés de depredadors alhora que permet i facilita el seguiment del cicle reproductiu de les parelles que l'utilitzen.

Referències

- Abril S (2005) Ecologia alimentària de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en ecosistemes naturals: Activitat d'extracció de melassa de Quercus suber i dieta sòlida, Departament de Ciències Ambientals, Universitat de Girona, Girona
- Abril S, Oliveras J & Gomez C (2007) Foraging activity and dietary spectrum of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in invaded natural areas of the northeast Iberian Peninsula. *Environmental Entomology* 36: 1166-1173

- Aho T, Kuitunen M, Suhonen J, Jantti A & Hakkari T (1999) Reproductive success of Eurasian Treecreepers, *Certhia familiaris*, lower in territories with wood ants. *Ecology* 80: 998-1007
- Altfeld L & Stiling P (2006) Argentine ants strongly affect some but not all common insects on *Baccharis halimifolia*. *Environmental Entomology* 35: 31-36
- Allen CR, Lutz RS, Lockley T, Phillips SA & Demarais S (2001) The non-indigenous ant, *Solenopsis invicta*, reduces loggerhead shrike and native insect abundance. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* 18: 249-259
- Aron S, Keller L & Passera L (2001) Role of resource availability on sex, caste and reproductive allocation ratios in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Animal Ecology* 70: 831-839
- Baucells J, Camprodon J, Cerdeira J & Vila P (2003) Guia de las cajas nido y comedores para aves y otros vertebrados. Lynx Edicions, Barcelona, 271 pp
- Begon M, Townsend CR & Harper JL (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, 738 pp
- Benois A (1973) Influence of Ecological Factors on Annual Cycle and Seasonal Activity of Argentine Ant, *Iridomyrmex-Humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) from French Riviera. *Insectes Sociaux* 20: 267-295
- Bernays EA & Cornelius ML (1989) Generalist Caterpillar Prey Are More Palatable Than Specialists for the Generalist Predator *Iridomyrmex humilis*. *Oecologia* 79: 427-430
- Biard C, Surai PF & Moller AP (2005) Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144: 32-44
- Blancafort X & Gomez C (2005) Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 28: 49-55
- Blondel J, Dias PC, Maistre M & Perret P (1992) Do harlequin mediterranean environments function as source sink for blue tits (*Parus caeruleus* L.)? *Landscape Ecology* 6: 213-219
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA & Case TJ (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10: 1230-1248
- Bond W & Slingsby P (1984) Collapse of an ant-plant mutualism - the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* 65: 1031-1037
- Bourgault P, Thomas D, Perret P & Blondel J (2010) Spring vegetation phenology is a robust predictor of breeding date across broad landscapes: a multi-site approach using the Corsican blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162: 885-892
- Cammell ME, Way MJ & Paiva MR (1996) Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Sociaux* 43: 37-46
- Carpintero S, Retana J, Cerda X, Reyes-Lopez J & De Reyna LA (2007) Exploitative strategies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and native ant species in a southern Spanish pine forest. *Environmental Entomology* 36: 1100-1111
- Carpintero S, Reyes-Lopez J & De Reyna LA (2005) Impact of Argentine ants (*Linepithema humile*) on an arboreal ant community in Donana National Park, Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 151-163
- Casellas D (2002) Ratio d'expansió de la formiga argentina (*Linepithema humile*, Mayr) en una àrea mediterrània., Departament de Ciències Ambientals, Universitat de Girona, Girona
- Cattau CE, Martin J & Kitchens WM (2010) Effects of an exotic prey species on a native specialist: Example of the snail kite. *Biological Conservation* 143: 513-520
- Cole FR, Medeiros AC, Loope LL & Zuehlke WW (1992) Effects of the Argentine Ant on Arthropod Fauna of Hawaiian High-Elevation Shrubland. *Ecology* 73: 1313-1322

- Cornelius ML & Bernays EA (1995) The Effect of Plant Chemistry on the Acceptability of Caterpillar Prey to the Argentine Ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 8: 579-593
- Council of Europe (2002) European strategy on invasive alien species. Council of Europe Publishing, Strasbourg
- Cramp S & Perrins CM (1998) The complete birds of the western palearctic. CD-ROM v. 1.0. Oxford University Press, Oxford
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC & Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242
- Chen JSC & Nonacs P (2000) Nestmate recognition and intraspecific aggression based on environmental cues in Argentine ants (Hymenoptera : formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 1333-1337
- Christian CE (2001) Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635-639
- DAISIE (2009) Handbook of alien species in Europe. Springer Science + Business Media B.V.
- Davis NE, O'Dowd DJ, Green PT & Mac Nally R (2008) Effects of an Alien Ant Invasion on Abundance, Behavior, and Reproductive Success of Endemic Island Birds. *Conservation Biology* 22: 1165-1176
- Davis NE, O'Dowd DJ, Mac Nally R & Green PT (2010) Invasive ants disrupt frugivory by endemic island birds. *Biology Letters* 6: 85-88
- Dhondt AA, Kempenaers B & Adriaensen F (1992) Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 61: 643-648
- Dias PC & Blondel J (1996) Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis* 138: 644-649
- Dias PC, Meunier F, Beltra S & Cartanson M (1994) Blue Tits in Mediterranean Habitat Mosaics. *Ardea* 82: 363-372
- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchison MA, Ewers RM & Gemmill NJ (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* 20: 470-474
- DiGirolamo LA & Fox LR (2006) The influence of abiotic factors and temporal variation on local invasion patterns of the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Biological Invasions* 8: 125-135
- Dwernychuk LW & Boag DA (1972) Ducks nesting in association with gulls - Ecological trap. *Canadian Journal of Zoology* 50: 559-&
- European Commission (1998) A European biodiversity strategy. COM, 42.
- European Commission (2002) Thematic report on alien invasive species. Second report of the European Community to the Conference of the Parties of the Convention on Biological Diversity. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg
- Fitzpatrick S (1994) Nectar-Feeding by Suburban Blue-Tits - Contribution to the Diet in Spring. *Bird Study* 41: 136-145
- Gates JE & Gysel LW (1978) Avian Nest Dispersion and Fledging Success in Field-Forest Ecotones. *Ecology* 59: 871-883
- Gebhardt-Henrich SG & Vannoordwijk AJ (1991) Nestling Growth in the Great Tit .1. Heritability Estimates under Different Environmental-Conditions. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 341-362
- Gil-Delgado JA, Lopez G & Barba E (1992) Breeding ecology of the Blue tit *Parus caeruleus* in eastern Spain - a comparison with other localities with special reference to Corsica. *Ornis Scandinavica* 23: 444-450

- Giraud T, Pedersen JS & Keller L (2002) Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 6075-6079
- Gomez C & Oliveras J (2003) Can the Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) replace native ants in myrmecochory? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 24: 47-53
- Gomez C, Pons P & Bas JM (2003) Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography* 26: 532-538
- Grieco F (2001) Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in blue tits, *Parus caeruleus*. *Animal Behaviour* 62: 107-116
- Grieco F (2002) How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 33: 331-341
- Grieco F (2003) Greater food availability reduces tarsus asymmetry in nestling blue tits. *Condor* 105: 599-603
- Haemig PD (1996) Interference from ants alters foraging ecology of great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 25-29
- Haemig PD (1999) Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest. *Ecology Letters* 2: 178-184
- Hagemeijer WJM & Blair MJ (1997) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance*. T & A D Poyser, London
- Halaj J & Wise DH (2001) Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? *American Naturalist* 157: 262-281
- Harris RJ (2002) Potential impact of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in New Zealand and options for its control. *SCIENCE FOR CONSERVATION*
- Hee JJ, Holway DA, Suarez AV & Case TJ (2000) Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology* 14: 559-563
- Holway DA (1998a) Effect of Argentina ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* 116: 252-258
- Holway DA (1998b) Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* 115: 206-212
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND & Case TJ (2002a) The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233
- Holway DA, Suarez AV & Case TJ (2002b) Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: A test with argentine ants. *Ecology* 83: 1610-1619
- Hölldobler B & Wilson EO (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge
- Hooper-Bui LM, Rust MK & Reiersen DA (2004) Predation of the endangered California Least Tern, *Sterna antillarum browni* by the southern fire ant, *Solenopsis xyloni* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 43: 401-418
- Human KG & Gordon DM (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105: 405-412
- Human KG & Gordon DM (1997) Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology* 11: 1242-1248
- Invasive Species Specialist Group (2012) *Global Invasive Species Database*. <http://www.issg.org>. on 18th July 2012
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Pere C, Cock M, Settele J, Augustin S & Lopez-Vaamonde C (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions* 11: 21-45

- Kennedy TA (1998) Patterns of an invasion by Argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. *American Midland Naturalist* 140: 343-350
- Laakkonen J, Fisher RN & Case TJ (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
- Lach L (2007) A mutualism with a native membracid facilitates pollinator displacement by Argentine ants. *Ecology* 88: 1994-2004
- Lambrechts MM, Caro S, Charmantier A, Gross N, Galan MJ, Perret P, Cartan-Son M, Dias PC, Blondel J & Thomas DW (2004) Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: a multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. *Oecologia* 141: 555-561
- Lambrechts MM, Schatz B & Bourgault P (2008) Interactions between ants and breeding Paridae in two distinct Corsican oak habitats. *Folia Zoologica* 57: 264-268
- Lens L, Van Dongen S & Matthysen E (2002) Fluctuating asymmetry as an early warning system in the critically endangered Taita thrush. *Conservation Biology* 16: 479-487
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M & Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710
- Markin GP (1970) Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *Journal of Economical Entomology*: 740-744
- Marshall MR & Cooper RJ (2004) Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology* 85: 432-445
- Massa B, Lo Valvo F, Margagliotta B & Lo Valvo M (2004) Adaptive plasticity of blue tits (*Parus caeruleus*) and great tits (*Parus major*) breeding in natural and semi-natural insular habitats. *Italian Journal of Zoology* 71: 209-217
- McGlynn TP (1999) The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26: 535-548
- Menke SB & Holway DA (2006) Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. *Journal of Animal Ecology* 75: 368-376
- Merila J, Przybylo R & Sheldon BC (1999) Genetic variation and natural selection on blue tit body condition in different environments. *Genetical Research* 73: 165-176
- Merila J & Wiggins DA (1995) Offspring number and quality in the blue tit: A quantitative genetic approach. *Journal of Zoology* 237: 615-623
- Montllor CB, Bernays EA & Cornelius ML (1991) Responses of 2 Hymenopteran Predators to Surface-Chemistry of Their Prey - Significance for an Alkaloid-Sequestering Caterpillar. *Journal of Chemical Ecology* 17: 391-399
- Mooney HA & Hoobs RJ (2000) *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, 457 pp
- Mooney KA (2007) Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology* 88: 2005-2014
- Mooney KA & Mandal K (2010) Competition hierarchies among ants and predation by birds jointly determine the strength of multi-species ant-aphid mutualisms. *Oikos* 119: 874-882
- Naef-Daenzer B (2000) Patch time allocation and patch sampling by foraging great and blue tits. *Animal Behaviour* 59: 989-999
- Naef-Daenzer B & Keller LF (1999) The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68: 708-718
- Naef-Daenzer L, Naef-Daenzer B & Nager RG (2000) Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology* 31: 206-214

- Newell W & Barber TC (1913) The Argentine ant. U.S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology Bulletin.: 1-98
- Nilsson JA & Svensson E (1993) The Frequency and Timing of Laying Gaps. *Ornis Scandinavica* 24: 122-126
- Nordby JC, Cohen AN & Beissinger SR (2009) Effects of a habitat-altering invader on nesting sparrows: An ecological trap? *Biological Invasions* 11: 565-575
- Nour N, Currie D, Matthysen E, Van Damme R & Dhondt AA (1998) Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* 114: 522-530
- Nygaard JP & Sanders NJ (2006) The Impacts of the Invasive Argentine Ant and Native Ant Species on the Insect Community on Willow (*Salix lasiolepis*).
- Olioso G (2004) Les mésanges. Description, répartition, habitat, moeurs, observation. Delachaux et Niestlé, Paris
- Oliveras J, Bas JM, Casellas D & Gomez C (2005) Numerical dominance of the Argentine ant vs native ants and consequences on soil resource searching in Mediterranean cork-oak forests (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 45: 643-658
- Ortega YK, McKelvey KS & Six DL (2006) Invasion of an exotic forb impacts reproductive success and site fidelity of a migratory songbird. *Oecologia* 149: 340-351
- Passera L (1994) Characteristics of tramp species. *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. D. F. Williams. Boulder, CO. 332 p., Westview Press: 23-43, 332 pp
- Pedersen JS, Krieger MJB, Vogel V, Giraud T and Keller L (2006) Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. *Evolution* 60: 782-791
- Perrins CM (1991) Tits and their caterpillar food-supply. *Ibis* 133: 49-54
- Peterson BL, Kus BE & Deutschman DH (2004) Determining nest predators of the Least Bell's Vireo through point counts, tracking stations, and video photography. *Journal of Field Ornithology* 75: 89-95
- Philpott SM, Greenberg R & Bichier P (2005) The influence of ants on the foraging behavior of birds in an agroforest. *Biotropica* 37: 468-471
- Piñol J, Espadaler X, Canellas N, Martinez-Vilalta J, Barrientos JA & Sol D (2010) Ant versus bird exclusion effects on the arthropod assemblage of an organic citrus grove. *Ecological Entomology* 35: 367-376
- Raberg L, Stjernman M & Nilsson JA (2005) Sex and environmental sensitivity in blue tit nestlings. *Oecologia* 145: 496-503
- Ratsirarson H, Robertson HG, Picker MD & van Noort S (2002) Indigenous forests versus exotic eucalypt and pine plantations: a comparison of leaf-litter invertebrate communities. *African Entomology* 10: 93-99
- Revis HC & Waller DA (2004) Bactericidal and fungicidal activity of ant chemicals on feather parasites: An evaluation of anting behavior as a method of self-medication in songbirds. *Auk* 121: 1262-1268
- Robertson BA & Hutto RL (2006) A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87: 1075-1085
- Rodewald AD (2012) Spreading messages about invasives. *Diversity and Distributions* 18: 97-99
- Roura-Pascual N, Bas JM, Thuiller W, Hui C, Krug RM & Brotons L (2009) From introduction to equilibrium: reconstructing the invasive pathways of the Argentine ant in a Mediterranean region. *Global Change Biology* 15: 2101-2115
- Roura-Pascual N, Suarez AV, Gomez C, Pons P, Touyama Y, Wild AL & Peterson AT (2004) Geographical potential 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: 2527-2534
- Ruiz GM & Carlton JT (2003) Invasion vectors: a conceptual framework for management. In: Ruiz GM & Carlton JT (eds) Invasive species. Vectors and management strategies, pp 459-498, Island Press, Washington
- Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE & Gordon DM (2003) Community disassembly by an invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100: 2474-2477
- Sandlund OT, Schei PJ & Viken A (1999) Invasive species and biodiversity management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, 431 pp
- Seymour MA (2007) Effect of red imported fire ant (*Solenopsis invicta* Buren) on the nesting success of the northern bobwhite (*Colinus virginianus* L.), Department of Entomology, Louisiana State University, Baton Rouge, 142 pp
- Simberloff D (1981) Community effects of introduced species. In: Nitecki MH (ed) Biotic crises in ecological and evolutionary time, pp 53-81, Academic Press, New York
- Simon A, Thomas DW, Bourgault P, Blondel J, Perret P & Lambrechts MM (2005) Between-population differences in nestling size and hematocrit level in blue tits (*Parus caeruleus*): a cross-fostering test for genetic and environmental effects. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 83: 694-701
- Smith JE, Taylor SJ, Whelan CJ, Denight ML & Stake MM (2004) Behavioral interactions between fire ants and vertebrate nest predators at two black-capped Vireo nests. Wilson Bulletin 116: 163-166
- Smith TM & Shugart HH (1987) Territory size variation in the ovenbird - the role of habitat structure. Ecology 68: 695-704
- Sockman KW (1997) Variation in life-history traits and nest-site selection affects risk of nest predation in the California Gnatcatcher. Auk 114: 324-332
- Stake MM & Cimprich DA (2003) Using video to monitor predation at Black-capped Vireo nests. Condor 105: 348-357
- Staller EL, Palmer WE, Carroll JP, Thornton RP & Sisson DC (2005) Identifying predators at northern bobwhite nests. Journal of Wildlife Management 69: 124-132
- Stauss MJ, Burkhardt JF & Tomiuk J (2005) Foraging flight distances as a measure of parental effort in blue tits *Parus caeruleus* differ with environmental conditions. Journal of Avian Biology 36: 47-56
- Styrsky JD, Dobbs RC & Thompson CF (2000) Food-supplementation does not override the effect of egg mass on fitness-related traits of nestling house wrens. Journal of Animal Ecology 69: 690-702
- Suarez AV, Bolger DT & Case TJ (1998) Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. Ecology 79: 2041-2056
- Suarez AV & Case TJ (2002) Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: Ant invasions and horned lizards. Ecological Applications 12: 291-298
- Suarez AV, Holway DA & Case TJ (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 United States of America 98: 1095-1100
- Suarez AV, Richmond JQ & Case TJ (2000) Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in southern California. Ecological Applications 10: 711-725
- Svensson L (1992) Identification Guide to European Passerines. Lars Svensson, Stockholm
- Tillberg CV, Holway DA, LeBrun EG & Suarez AV (2007) Trophic ecology of invasive Argentine ants in their native and introduced ranges. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 20856-20861

- Torok J & Toth L (1999) Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment. *Journal of Animal Ecology* 68: 338-345
- Tremblay I, Thomas D, Blondel J, Perret P & Lambrechts MM (2005) The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147: 17-24
- Tremblay I, Thomas DW, Lambrechts MM, Blondel J & Perret P (2003) Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84: 3033-3043
- Tsutsui ND & Suarez AV (2003) The colony structure and population biology of invasive ants. *Conservation Biology* 17: 48-58
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA & Case TJ (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 5948-5953
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA & Case TJ (2001) Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology* 10: 2151-2161
- Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Rejmanek M & Westbrooks R (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16
- Ward PS (1987) Distribution of the Introduced Argentine Ant (*Iridomyrmex-Humilis*) in Natural Habitats of the Lower Sacramento Valley and Its Effects on the Indigenous Ant Fauna. *Hilgardia* 55: 1-16
- Way MJ, Cammell ME, Paiva MR & Collingwood CA (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
- Way MJ, Paiva MR & Cammell ME (1999) Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. *Agricultural & Forest Entomology* 27-31
- White PS & Pickett STA (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett STA, White PS, editors. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp 3-13, Academic Press, New York
- Wild AL (2004) Taxonomy and distribution of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera : Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 97: 1204-1215
- Witt ABR, Geertsema H & Giliomee JH (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
- Zandt HS (1997) Water content of prey of nestling blue tits in a Corsican habitat. *Netherlands Journal of Zoology* 47: 125-131

Capítol 1

Foliage-gleaning birds and food supplies in Argentine ant invaded forests

Does Argentine ant invasion affect prey availability for foliage-gleaning birds?

D. Estany-Tigerström, J. M. Bas & P. Pons

Biological Invasions (2010), 12: 827-839.



Estany-Tigerström D, Bas JM and Pons P. "Does Argentine ant invasion affect prey availability for foliage-gleaning birds?". *Biological invasions*. Vol. 12, Issue 4 (April 2010) : 827-839

<http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9504-6>

<http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10530-009-9504-6>

Received: 28 January 2009

Accepted: 19 June 2009

Published online: 5 July 2009

Abstract

Food availability during the breeding season plays a critical role in reproductive success of insectivorous birds. Given that the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) is known to alter arthropod communities, we predicted that its invasion may affect the availability of food resources for coexisting foliage-gleaning birds. With this aim we studied, for 3 years, foliage arthropods occurring on cork oaks (*Quercus suber*) and tree heaths (*Erica arborea*) in invaded and non-invaded secondary forests of the northeastern Iberian Peninsula. Our results show that Argentine ants interact with arboreal foliage arthropods in a different manner than the native ants they displace do. The invasive ant impacted the arthropod community by reducing order diversity and ant species richness and by causing extirpation of most native ant species. Arthropod availability for foliage gleaners' nestlings diminished in invaded cork oaks, mainly responding to the abundance and biomass depletion of caterpillars. Results suggest that the reproduction of canopy-foraging foliage-gleaning species that mostly rely on caterpillars to feed their young could be compromised by the Argentine ant invasion. Thus, the Argentine ant could be promoting bottom-up effects in the trophic web through its effects on the availability of arthropod preys for insectivorous birds.

Keywords

Biological invasion; *Erica arborea*; Foliage arthropods; Insectivorous birds; *Linepithema humile*; *Quercus suber*

Capítol 2

Insectivorous forest birds and the Argentine ant invasion

Coping with invasive alien species: the Argentine ant and the insectivorous bird assemblage of Mediterranean oak forests

P. Pons, J. M. Bas & D. Estany-Tigerström

Biodiversity and Conservation (2010), 19: 1711-1723.



Pons P, Bas JM and Estany-Tigerström D. "Coping with invasive alien species: the Argentine ant and the insectivorous bird assemblage of Mediterranean oak forests". *Biodiversity and Conservation*. Vol. 19, Issue 6 (June 2010) : 1711-1723

<http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9799-8>

<http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10531-010-9799-8>

Received: 13 July 2009

Accepted: 13 February 2010

Published online: 4 March 2010

Abstract

Cork oak forests invaded by the Argentine ant *Linepithema humile* have a lower abundance and biomass of arthropod prey for birds than uninvaded forests. We studied whether the biomass of breeding insectivorous birds was also lower in invaded areas. We explored this and other possible effects of the ant invasion on the bird community by censusing birds in transects located in four invaded and four uninvaded forest sites in Catalonia (NE Spain) for 3 years. Redundancy analysis showed only slight differences in the community composition between forests. Two insectivorous species, *Luscinia megarhynchos* and *Fringilla coelebs*, tended to be less abundant in invaded areas although two others, *Phylloscopus bonelli* and *Sylvia melanocephala*, showed the opposite trend. Overall, the differences in prey biomass between invaded and uninvaded areas did not entail a biomass shift in the guild of insectivorous birds, regardless of whether they were shrub or canopy foragers. The main role of the habitat structure in determining bird densities and food resources being non-limiting in the studied forests are two possible non-exclusive explanations for this inconsistency. At today's levels, the Argentine ant invasion does not appear to have greatly determined the insectivorous bird assemblage of the forests evaluated

Keywords

Ant-bird interactions; Biological invasions; Bird biomass; Vegetation structure; Linear mixed models; *Linepithema humile*; Sclerophyllous forests; Multivariate analyses; Prey biomass

Capítol 3

Blue tit reproduction and the Argentine ant

Is the blue tit falling into an ecological trap in Argentine ant invaded forests?

D. Estany-Tigerström, J. M. Bas, Miguel Clavero & P. Pons

Biological Invasions (Published online, DOI 10.1007/s10530-013-0428-9)



Estany-Tigerström D, Bas JM, Clavero M and Pons P. "Is the blue tit falling into an ecological trap in Argentine ant invaded forests?". *Biological Invasions*. Vol. 15, Issue 9 (September 2013) : 2013-2027

<http://dx.doi.org/10.1007/s10530-013-0428-9>

<http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10530-013-0428-9>

Received: 20 September 2012

Accepted: 2 February 2013

Published online: 12 February 2013

Abstract

Because insectivorous birds must evaluate resources for reproduction before settling into a breeding habitat, they can fall into an ecological trap if informative cues about habitat suitability become dissociated from their actual yield. Given their potential to affect ecological networks, invasive ant species are potential candidates for triggering such ecological traps. We combined observational and experimental approaches to examine whether the variation in food supply for nestlings resulting from the invasion of the Argentine ant, *Linepithema humile*, had any influence on the breeding ecology of the blue tit, *Cyanistes caeruleus*, an insectivorous foliage-gleaner. We investigated the effects of the ant invasion on breeding performance (nesting success, clutch size, brood size and breeding success) and offspring quality (body size and condition, developmental stability and plumage colour) in replicated Mediterranean forest areas over a period of 3 years. There was no evidence that the reduction in caterpillar availability resulting from the invasion had a concurrent negative effect on the blue tit's ability to successfully rear nestlings in optimal conditions, at least as measured here. Although the raw figures suggest an increased level of nutritional stress in blue tits breeding in invaded forests, the data analyses showed no significant alterations in terms of productivity or offspring fitness. The reproductive performance of the blue tit has been shown to be remarkably resilient to the Argentine ant-mediated food shortage, either because the prey reduction following the invasion did not reach a critical threshold or because of compensatory activity by the progenitors. We cannot conclusively reject an ecological trap triggered by the ant invasion on blue tits, since neither fledgling recruitment nor the prospective survival of parents were assessed. Even though we could not confirm short-term consequences of the Argentine ant invasion on blue tit reproductive fitness, the long-term bottom-up effects of the invasion remain unknown and should not be ruled out.

Keywords

Ant-bird interactions; Biological invasions; Cross-fostering; Fledgling quality; Generalized linear mixed models

Capítol 4

Feeding blue tit nestlings in Argentine ant invaded territories

Square meals for breeding blue tits under Argentine ant invasion

D. Estany-Tigerström, J. M. Bas & P. Pons



Estany-Tigerström D, Bas JM and Pons P. "Square meals for breeding blue tits under Argentine ant invasion". (2013). In preparation

Abstract

We compared the parental prey provisioning and the development of blue tit (*Cyanistes caeruleus*) nestlings in Argentine ant (*Linepithema humile*) invaded and uninvaded Mediterranean cork oak forests in two consecutive breeding seasons (2006-2007) by means of video recording at nest boxes. The rationale of the study is that the alteration by the invasive ant of invertebrate assemblages, which constitute the prey source for blue tit nestlings, would result in changes in nestlings' provisioning and further poor breeding performance.

Nestlings in invaded and uninvaded areas were fed with a homogenous menu mainly consisting of caterpillars and spiders, and complemented by alternative prey items such as non-Lepidoptera larvae and orthopterans. The greater the proportion of biomass of caterpillars in diet, the heavier the nestlings fledged. Nevertheless, even proportions of caterpillars were provided to nestlings in invaded and uninvaded areas. In addition, and despite minor differences detected in the proportion of alternative prey items, a comparable nestlings' trophic niche breadth was stated in spite of the Argentine ant presence. The average biomass of prey brought to nestlings was also found to be unaffected by the invasion. Moreover, we did not observe differential intensive use of any specific prey size in invaded areas respect to uninvaded ones. Blue tits breeding in invaded and uninvaded areas provisioned their young at comparable rates, mostly carrying single prey items per flight and expending equivalent time searching for prey. Furthermore, the positive correlation detected between foraging effort and biomass reward was found to be irrespective of the invasion.

Since blue tit pairs in invaded and uninvaded areas raised fledglings of comparable quality and finally achieved equivalent breeding performance, and that nestlings were fed with similar prey sizes and menu composition, at equal provisioning rates and through a homogenous foraging effort, we can fairly conclude that the Argentine ant mediated impacts on the invertebrate communities detected in our study areas are below the critical threshold required to trigger consequences on blue tit reproduction, and thus that no supplemental cost of reproduction should be associated to the invasion.

Keywords

ant-bird interactions; biological invasions; foraging ecology; fledgling quality; provisioning rules; feeding nestlings; generalized linear mixed models

Discussió general i conclusions



Discussió general

La present tesi doctoral ha explorat principalment la hipòtesi segons la qual els efectes negatius derivats de la invasió de la formiga argentina en la comunitat d'artròpodes es transmetrien a través de la xarxa tròfica del bosc mediterrani fins a impactar sobre els vertebrats insectívors. A partir dels resultats recollits en el treball que aquí es presenta no es pot demostrar de manera conclusiva aquesta hipòtesi. Per tant, no podem afirmar amb les dades obtingudes que la invasió de la formiga argentina condicioni de manera significativa a la reproducció de la mallerenga blava en els hàbitats estudiats, fins arribar a esdevenir un parany ecològic.

En relació a la selecció i ús del territori amb finalitats reproductives, Robertson i Hutto (2006) defineixen tres criteris necessaris per a considerar que un hàbitat constitueix un parany ecològic: (1) potencialitat aparent de l'hàbitat: l'hàbitat "parany" resulta igual o més atractiu que la resta; (2) adequació de l'hàbitat: existeixen diferències relatives a la idoneïtat de l'hàbitat en relació al fet reproductiu; i (3) rendiment de l'hàbitat: en l'hàbitat "parany" s'obtenen mesures de productivitat o eficàcia biològica menors que en d'altres hàbitat disponibles. Donada la importància de la idea de parany ecològic en el desenvolupament d'aquesta tesi, la present Discussió es centrarà en els tres criteris esmentats com a marc d'anàlisi de la reproducció de la mallerenga blava en boscos envaïts per la formiga argentina.

Potencialitat aparent de l'hàbitat reproductiu

La potencialitat aparent dels hàbitats envaïts per la formiga argentina en relació a l'establiment de parelles reproductores d'ocells insectívors, i en concret per al cas de la mallerenga blava, no es veu, en principi, disminuïda per la presència de la formiga invasora.

L'estructura i la fenologia de la vegetació tenen un paper preponderant en el judici que els ocells insectívors fan dels hàbitats en relació al seu potencial de proveïment de recursos necessaris per al desenvolupament òptim de les pollades (Bourgault *et al.* 2010; Marshall & Cooper 2004; Smith & Shugart 1987). Malgrat que s'han detectat alteracions relacionades amb la invasió de formiga argentina relatives tant als processos de pol·linització d'algunes plantes (Blancafort & Gomez 2005, 2006; Visser *et al.* 1996) com als de dispersió de llavors (Carney *et al.* 2003; Gomez *et al.* 2003b; Oliveras *et al.* 2005, 2007), cal pensar que, almenys a curt termini, la invasió no afecta ni l'aparença ni l'estructura de la coberta vegetal en les àrees envaïdes estudiades. Tal i com es desprèn de les dades i anàlisis presentats en el Capítol 2 en que es comparen els volums de vegetació entre àrees envaïdes i no envaïdes, les diferències entre la coberta arbòria i arbustiva és mínima (figura 3 del capítol 2). Es van detectar únicament petites diferències relatives al volum de vegetació dels estrats intermedis, destacant l'homogeneïtat de les zones comparades tant a nivell dels estrats superiors de les capçades com pel que fa al volum global de vegetació. Cal afegir també que, el volum de les sureres (la principal espècie arbòria, amb diferència, a les zones estudiades) en àrees envaïdes i no envaïdes és equivalent. Així, tenint en compte que la mallerenga blava tendeix a cercar els invertebrats de què s'alimenta i que proporciona a la pollada en les parts altes de capçades (Cramp & Perrins 1998), l'estructura de l'estrat arbori de les zones envaïdes difereix poc del de les no envaïdes i, per tant, resulten igual d'atractives per a establir-s'hi i reproduir-s'hi. Aquesta similitud en la potencialitat aparent dels hàbitats es desprèn també de la uniformitat en el percentatge d'ocupació de les caixes niu disponibles en àrees envaïdes i no envaïdes (taula 1 del capítol 3), i tenint en compte que la densitat de nius està limitada també per la densitat d'arbres i la disponibilitat de cavitats (Pulido & Diaz 1997). Així, d'aquests percentatges d'ocupació similars se'n pot arribar a deduir que les zones envaïdes resulten com a mínim igual d'atractives que les no envaïdes per a la reproducció de la mallerenga blava, és a dir, que ofereixen recursos estructurals equivalents. Per altra banda, l'estudi comparatiu de la grandària de les poblacions de mallerenga blava que exploten àrees envaïdes i no envaïdes (figura 4 del capítol 2) apunten també en el mateix sentit, doncs en

els tres anys de monitoratge tampoc es van detectar diferències significatives en la l'abundància de mallerenga blava entre les àrees estudiades.

Adequació de l'hàbitat reproductiu

L'anàlisi dels efectes de la invasió de la formiga argentina a nivell de la comunitat d'artròpodes (capítol 1) suggereix que existeixen diferències relatives pel que fa a l'adequació de l'hàbitat de les àrees envaïdes en relació a la disponibilitat de recursos tròfics per a la reproducció dels insectívors del fullatge i concretament per a la mallerenga blava.

La invasió de la formiga argentina té efectes deleteris sobre la comunitat d'artròpodes del fullatge. Aquests impactes són inequívocs a nivell de la comunitat de formigues que es desenvolupa sobre la coberta arbustiva i arbòria. A base d'extirpar quasi totalment la majoria d'espècies de formiga autòctones a les zones envaïdes, la formiga argentina provoca una pèrdua dràstica tant de riquesa específica com de diversitat en la comunitat de formigues dels boscos estudiats i en capgira la seva estructura organitzativa. A les zones envaïdes desapareixen completament tant espècies competitivament dominants com *Crematogaster scutellaris* o *Lasius ssp.* com també espècies subordinades com *Camponotus lateralis*, *Camponotus piceus* i *Camponotus cruentatus* (Gomez *et al.* 2003a). De les 16 espècies de formiga detectades en branques de bruc i surera a les zones no envaïdes, i a banda d'individus aïllats de *Camponotus truncatus*, *Lasius spp.*, només la diminuta *Plagiolepis pygmaea* va ser detectada en nombres consistents en àrees envaïdes (tot i que inferiors als detectats a les zones control) (taula2 del capítol 1). Malgrat que aquesta pèrdua de riquesa comporta una pèrdua funcional associada, els resultats obtinguts suggereixen que al nivell taxonòmic utilitzat, la formiga argentina substitueix les espècies de formigues autòctones sense que aquest fet comporti canvis extraordinaris en la composició de grans grups de les comunitats d'artròpodes del fullatge. Així, les formigues van ser el grup dominant a les sureres i les aranyes als brucs en ambdues àrees. Malgrat que la diversitat

registrada fou menor en les zones envaïdes, les mostres d'àrees envaïdes i no envaïdes no contenien abundàncies i biomasses d'artròpodes significativament diferents.

En relació als artròpodes d'interès per als ocells insectívors del fullatge més comuns a les àrees estudiades, cal destacar que van ser més abundants i van representar una major biomassa en les sureres que en els brucs. Pel que fa als artròpodes inclosos en la dieta del poll, malgrat que la seva abundància va resultar ser globalment uniforme entre les àrees envaïdes i les control, es va posar de manifest l'efecte desigual de la invasió en sureres i en brucs, de manera que se'n va detectar una reducció a les sureres envaïdes però no als brucs (figura 4 del capítol 1). Els efectes de la invasió sobre els ordres d'artròpodes clau en la dieta dels polls de mallerenga blava també va resultar ser dependent del substrat mostrejat: es va detectar una reducció en la disponibilitat d'erugues (tant en abundància com en biomassa) en les sureres, però no en els brucs, d'àrees envaïdes respecte de les zones control, mentre que per les aranyes la tendència fou inversa i van resultar ser més abundants en els brucs envaïts, però no en les sureres (figura 3 del capítol 1). La distribució heterogènia dels hemípters, majoritàriament àfids, en brucs i sureres d'àrees envaïdes i no envaïdes juntament amb la tendència manifesta de la formiga argentina a establir relacions mutualístiques amb àfids productors de melassa (Bartlett 1961) ens ajuda a explicar bona part dels efectes de la invasió detectats a nivell dels grups de preses clau per al proveïment dels polls de mallerenga blava. Diversos estudis apunten que les relacions mutualístiques que la formiga argentina estableix amb àfids productors de melassa són responsables de la reducció del parasitisme i la depredació que pateixen aquests hemípters (Bartlett 1961; Barzman & Daane 2001), i del major creixement poblacional que experimenten sota la protecció de les formigues (Addison & Samways 2000). Paral·lelament, i de manera secundària al manteniment d'aquests mutualismes, és freqüent que la comunitat d'artròpodes concurrent, tant herbívors com depredadors, en resulti negativament afectada (Styrsky & Eubanks 2007). Així, i a banda que s'ha documentat la depredació, per exemple, sobre larves de lepidòpter (Montllor *et al.* 1991), existeixen evidències que la formiga argentina presenta un 'comportament possessiu'

(Brian 1955) molt accentuat que resulta en una defensa agressiva envers la resta d'espècies d'artròpodes que posen en risc en seu proveïment de melassa (Abril 2005; Grover *et al.* 2008). D'aquesta manera, i a base d'agredir per a foragitar els artròpodes que perceben com a perillosos per a l'explotació de les seves fonts de sucre, la formiga argentina pot arribar a condicionar la distribució dels artròpodes amb els que coexisteix. Això és cert malgrat que en les àrees estudiades només el 6% de les obreres aporten preses sòlides al niu (Abril *et al.* 2007)), i que es consideri que aquesta font de proteïna sigui bàsicament d'origen carronyaire fora de les seves àrees de distribució nativa (Abril *et al.* 2007; Benois 1973; Markin 1970). Tot i això, la seva capacitat d'excloure artròpodes del fullatge probablement no es restringeix als enemics directes dels àfids i, per exemple, defoliadors de cos tou i no quitinitzat són particularment susceptibles a ser atacats per la formiga argentina (Newell & Barber 1913). En el mostreig d'artròpodes del fullatge realitzat, i de manera coherent amb el major abundància de formiga argentina detectada en sureres respecte brucs i amb la tendència a establir relacions mutualismes amb àfids, es va detectar que les sureres allotjaven una població d'hemípters major que els brucs, però mentre que per a les sureres l'abundància (i la biomassa) d'hemípters van tendir a ser superior en les àrees envaïdes per als brucs es va observar la tendència inversa (figura 3 del capítol 1). És així com la distribució desigual dels hemípters en brucs i sureres d'àrees envaïdes podria estar relacionada amb les diferències detectades a nivell d'erugues i aranyes: com a conseqüència d'un major nombre d'obrereres freqüentant les sureres envaïdes augmenta la probabilitat de que es produeixin topades antagonistes amb artròpodes externs a la interacció formiga-àfid. Així com el major nombre d'obrereres explotant poblacions d'àfids en sureres en zones envaïdes podria explicar la menor presència d'erugues, el menor nombre de formigues en brucs en podria incrementar les oportunitats per a depredadors com les aranyes. De fet, les interaccions documentades entre aranyes i la formiga argentina comprenen resultats aparentment contradictoris que inclouen des de la competència (Heimpel *et al.* 1997) a l'aportació d'aranyes com a presa sòlida als nius de la formiga argentina (Abril *et al.* 2007), però també l'augment en l'abundància d'aranyes en àrees envaïdes (Bolger *et al.* 2000; Touyama *et al.* 2008).

Així doncs, la menor disponibilitat d'erugues en sureres d'àrees envaïdes fa intuir un escenari reproductiu en principi desavantatjós per a la reproducció de la mallerenga blava, insectívor del fullatge de capçada que alimenta els polls principalment amb erugues (e.g. Cowie & Hinsley 1988; Torok 1986). Cal dir, però, que en el cas que les mallerengues d'àrees envaïdes explotessin un hàbitat no preferent com poden ser els brucs, la invasió de formiga argentina els podria resultar en part també beneficiosa, doncs podrien treure profit de la major presència d'aranyes en els brucs envaïts. Les aranyes, presents en petites proporcions en la dieta dels polls de mallerenga blava (e.g. Royama 1970), són cabdals des d'un punt de vista qualitatiu, doncs són font de nutrients poc freqüents i limitants com la taurina, aminoàcid que contenen en altes concentracions i que resulta essencial en les primeres fases del desenvolupament dels polls de mallerenga blava (Arnold *et al.* 2007; Ramsay & Houston 2003).

Rendiment de l'hàbitat reproductiu

Les mesures relatives al rendiment de l'hàbitat en relació l'eficàcia biològica estimades en base a la productivitat, la condició física dels polls volanders i les característiques de l'estratègia d'aprovisionament dels polls al niu no fan pensar que la variació en el proveïment d'aliment atribuïda a la invasió de formiga argentina comprometi l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava.

Malgrat l'alteració en la distribució i l'abundància de les erugues detectada en les àrees envaïdes per la formiga argentina, la comparació entre parelles reproduint-se en àrees envaïdes i no envaïdes no va revelar diferències significatives ni pel que fa al rendiment ni a la fenologia reproductiva avaluades en termes de dates d'inici, mida o viabilitat de les postes, nombre o supervivència dels polls, o homogeneïtat de les pollades respecte la mida o pes dels volanders (taula 1 capítol 3). A més a més, en àrees envaïdes i no envaïdes els volanders varen assolir mida, condició física (estimada tant en base al pes dels volanders com en base a la puresa del groc de les plomes del

pit), estabilitat en el desenvolupament i immunocompetència equivalents (taula 2 capítol 3). Aquesta equivalència en el rendiment reproductiu de les mallerengues concorda, per exemple, amb els que presenten Marshall i col·laboradors (2002) en un estudi en el que avaluen les conseqüències de la disminució en la provisió d'erugues per al petit passeriforme forestal viri d'ull vermell (*Vireo olivaceus*), i en el que conclouen que l'escassetat d'erugues no arriba a condicionar-ne l'ecologia reproductiva. Diversos autors han observat que les mallerengues blaves que es reproduïxen en condicions subòptimes són capaces de superar-les a base d'incorporar canvis en la dieta dels polls (Blondel *et al.* 1991; Garcia-Navas & Sanz 2011), de compensar la menor disponibilitat de preses mitjançant un sobreesforç en l'aprovisionament (Tremblay *et al.* 2005) o d'incorporar canvis en la tàctica d'aprovisionament relacionats amb l'elecció del substrat a on cerquen l'aliment (Allen & Harper 2000; Illera & Atienza 1995). Aquestes estratègies, però, poden comprometre tant l'eficàcia reproductiva dels progenitors (a base de condicionar el creixement dels polls) com la seva pròpia supervivència. Per una banda, la incorporació en la dieta de preses substituïdes de qualitat inferior amb la finalitat de satisfer les necessitats energètiques del poll pot no proveir-los dels nutrients necessaris per a un òptim desenvolupament, limitant així la manifestació de trets claus lligats a l'eficàcia biològica en la vida adulta com pot ser la immunocompetència (Saks *et al.* 2003). Per altra banda, la supervivència dels progenitors es pot veure afectada per la major despesa energètica que comporta una major dedicació al proveïment de la pollada (Nur 1984; Tinbergen *et al.* 1985), a banda que l'ús d'hàbitats més exposats pot augmentar també el risc de ser depredats (Schneider 1984; Slotow & Paxinos 1997).

De manera anàloga a l'avaluació dels efectes de la invasió de formiga argentina en el creixement i condició dels polls, l'estudi de la dieta i de les característiques de l'aprovisionament dels polls tampoc proporciona evidències clares de què els costos potencials de les alteracions detectades a nivell de la comunitat artròpodes es manifestin en el cicle reproductiu de la mallerenga blava. Els polls d'àrees envaïdes i no envaïdes són alimentats amb un menú de composició equivalent (bàsicament erugues i aranyes, i complementat per preses alternatives com poden ser ortòpters i larves altres que erugues) i

constituït per preses de mida similar (taula 1 i figura 1 del capítol 4). A més, l'estudi tampoc evidencia diferències ni pel que fa a la complexitat del nínxol tròfic dels polls en cap de les dues dimensions analitzades (amplitud dels ventalls de tipus i mides de preses seleccionades) ni pel que fa a la dedicació a l'aprovisionament. Independentment de la presència de la formiga invasora, les parelles reproductores de mallerenga blava dediquen un esforç (estimat a través del temps de cerca i del ritme d'aprovisionament) plenament equiparable a proveir els polls amb una varietat equivalent de tipus de preses i de diversitat de mides comparable (taula 2 del capítol 4).

Així doncs, i a la llum de les dades presentades, si bé l'acompliment dels dos primers requeriments exposats per Robertson i Hutto (2006) sembla versemblant, cal concloure que la uniformitat entre els estimadors relacionats amb l'eficàcia biològica (rendiment i fenologia reproductiva equiparable, i estratègia global d'aprovisionament dels polls equivalent tant pel que fa a la dieta com a la despesa energètica) no donen suport a la tesi que la invasió de formiga argentina constitueixi una trampa ecològica per a la mallerenga blava, doncs no arriba a condicionar l'eficàcia biològica de les parelles reproductores. Existeixen diverses raons, mútuament compatibles, que permeten explicar el desacoblament entre la idoneïtat i el rendiment reproductiu de l'hàbitat: primer, un únic mostreig d'artròpodes puntual no replicat al llarg de la temporada reproductora de la mallerenga blava pot ser un indicador limitat de la disponibilitat real d'artròpodes; paral·lelament, l'absència d'evidències de la repercussió de les alteracions a nivell de la comunitat artròpodes en els components descriptius del cicle reproductiu de la mallerenga es podria deure a l'existència d'altres factors limitants més restrictius que la pròpia disponibilitat de recursos alimentaris. Donada l'elevada ocupació des del primer any d'instal·lació de les caixes niu, una possible limitació podria ser la disponibilitat de cavitats naturals adequades per a nidificar. En aquest sentit, per exemple, Pulido i Diaz (1997) assenyalen que en el període immediatament anterior a la temporada reproductiva, l'abundància i la distribució espacial de les poblacions de mallerenga blava és independent de la disponibilitat d'aliment i en canvi està condicionada per la densitat d'arbres i la disponibilitat de forats per a nidificar. Si així fos, ens trobaríem amb recursos alimentaris superabundants, de manera

que la disponibilitat efectiva de preses en àrees envaïdes seria comparable a les no envaïdes i es trobaria per sobre els requeriments de la comunitat d'ocells insectívors. Així, els efectes deleteris de la invasió en la comunitat d'artròpodes caurien dins el rang de la pròpia variabilitat natural de l'hàbitat estudiat i es trobarien per sota el llindar crític capaç de provocar minves en el rendiment reproductiu i/o afectar la fenologia reproductiva de la mallerenga blava. Aquesta hipòtesi explicaria també el perquè la dieta de les mallerengues no reflexa la disponibilitat estimada en el mostreig d'artròpodes i no incorpora, per exemple, la major disponibilitat relativa d'aranyes detectada en els brucs d'àrees envaïdes, tot i que el pic de presència d'aranyes en la dieta té lloc bàsicament en la primeres etapes del desenvolupament (Cowie & Hinsley 1988). La selecció de preses coincident entre àrees envaïdes i no envaïdes resulta coherent amb la uniformitat dels paràmetres estimadors de la condició física, reforçant la idea que existeixen altres restriccions, a banda de la disponibilitat d'aliment, que condicionen la reproducció de la mallerenga blava a les àrees d'estudi.

En el present estudi no hem pogut demostrar l'existència d'una resposta a nivell d'efectivitat biològica a les variacions en la disponibilitat de les vitualles determinants per als polls de mallerenga blava. Per tant no hi ha evidència d'una translació dels impactes de la invasió de formiga argentina a través de la xarxa tròfica del bosc esclerofil·le mediterrani. Tot i així, no es pot menystenir la capacitat que té la formiga argentina de condicionar diferents nivells organitzatius dels ecosistemes que envaeix (Holway *et al.* 2002). Malgrat que en condicions normals la disponibilitat de recursos alimentaris dels boscos estudiats podria estar per sobre els requeriments de les comunitats d'insectívors, l'efecte deleteri de la invasió podria veure's multiplicat a base de generar sinèrgies amb els efectes derivats de primaveres extremadament seques o plujoses, compromentent tant el normal desenvolupament com els cicles reproductius dels insectívors forestals mediterranis. L'impacte de la invasió, a més, podria ser superior en taxons que mantenen una interacció més íntima amb la formiga argentina, com per exemple musaranyes, i determinats rèptils, amfibis o ocells que desenvolupen majoritàriament la seva activitat a nivell del sòl forestal, on la formiga argentina construeix els seus nius. Això

podria explicar, per exemple, la menor abundància d'ocells que basen parcialment la seva alimentació en les formigues detectada en les àrees estudiades com podria ser el cas del rossinyol (*Luscinia megrhynchos*) (figura 4 del capítol 2).

Conclusions

1. La invasió de la formiga argentina és un potent agent modelador de les comunitats de formigues natives dels hàbitats estudiats; provoca la pràctica desaparició d'espècies natives, amb l'excepció de poques espècies que adopten rols secundaris en les comunitats.
2. La pèrdua funcional associada a la disminució de la riquesa de formícids no va acompanyada de canvis extraordinaris en l'estructura de les comunitats d'artròpodes del fullatge. L'estructura bàsica de les comunitats d'artròpodes no formícids en sureres i brucs es manté: les formigues continuen essent el grup dominant a les sureres i les aranyes als brucs.
3. Malgrat que la diversitat d'artròpodes fou menor en les zones envaïdes, les mostres d'àrees envaïdes i no envaïdes no contenien, globalment, abundàncies i biomasses significativament diferents.
4. L'impacte en els artròpodes inclosos en la dieta del poll de mallerenga blava varia en funció del taxó i del substrat. En boscos envaïts es detecta una reducció en la disponibilitat d'erugues només en les sureres, però no en els brucs. Per les aranyes la tendència és inversa i resulten més abundants en els brucs envaïts, però no en les sureres.
5. La presència de la formiga argentina al territori no condiona en gran manera la composició de la comunitat d'ocells insectívors, i sembla ser rellevant només per a determinades espècies que inclouen formigues en la seva dieta. Només el rossinyol i el pinsà tendeixen a ser menys abundants

en àrees envaïdes per la formiga argentina. No es van detectar diferències consistents per a la població de mallerenga blava.

6. Els efectes consegüents a la invasió de formiga argentina no semblen comprometre l'ecologia reproductiva de la mallerenga blava. Les similituds entre àrees envaïdes i no envaïdes respecte la productivitat, la condició física dels polls volanders i pel que fa a les característiques d'aprovisionament dels polls al niu no fa pensar que les suredes envaïdes estudiades constitueixin un parany ecològic per a la mallerenga blava.

7. Els efectes de la invasió de formiga argentina no reverberen en nivells superiors de la xarxa tròfica del bosc mediterrani, almenys en les condicions del nostre estudi. El fet que la mallerenga blava no pateixi costos reproductius associats a la invasió juntament amb la homogeneïtat detectada a nivell de les comunitats d'ocells insectívors podrien indicar que les alteracions detectades a nivell de la disponibilitat d'artròpodes en zones envaïdes estarien dins la pròpia variabilitat natural de l'hàbitat estudiat.

Referències

- Abril S (2005) Ecologia alimentària de la formiga argentina (*Linepithema humile*) en ecosistemes naturals: Activitat d'extracció de melassa de *Quercus suber* i dieta sòlida, Departament de Ciències Ambientals, Universitat de Girona, Girona
- Abril S, Oliveras J & Gomez C (2007) Foraging activity and dietary spectrum of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in invaded natural areas of the northeast Iberian Peninsula. *Environmental Entomology* 36: 1166-1173
- Addison P & Samways MJ (2000) A survey of ants (Hymenoptera: Formicidae) that forage in vineyards in the Western Cape Province, South Africa. *African Entomology* 8: 251-260
- Allen AJ & Harper DGC (2000) Foraging Blue Tits *Parus caeruleus* may trade-off calorific value of food items and distance from cover. *Bird Study* 47: 232-234
- Arnold KE, Ramsay SL, Donaldson C & Adam A (2007) Parental prey selection affects risk-taking behaviour and spatial learning in avian offspring. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 2563-2569
- Bartlett BR (1961) The influence of ants upon parasites predators, and scale insects. *Annals of the Entomological Society of America* 54: 543-551
- Barzman MS & Daane KM (2001) Host-handling behaviours in parasitoids of the black scale: a case for ant-mediated evolution. *Journal of Animal Ecology* 70: 237-247

- Benois A (1973) Influence of Ecological Factors on Annual Cycle and Seasonal Activity of Argentine Ant, *Iridomyrmex-Humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) from French Riviera. *Insectes Sociaux* 20: 267-295
- Blancafort X & Gomez C (2005) Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 28: 49-55
- Blancafort X & Gomez C (2006) Downfall of pollen carriage by ants after Argentine ant invasion in two Mediterranean Euphorbia species. *Vie Et Milieu-Life and Environment* 56: 243-246
- Blondel J, Dervieux A, Maistre M & Perret P (1991) Feeding ecology and life-history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88: 9-14
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA & Case TJ (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10: 1230-1248
- Bourgault P, Thomas D, Perret P & Blondel J (2010) Spring vegetation phenology is a robust predictor of breeding date across broad landscapes: a multi-site approach using the Corsican blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162: 885-892
- Brian MV (1955) Food Collection by a Scottish Ant Community. *Journal of Animal Ecology* 24: 336-351
- Carney SE, Byerley MB & Holway DA (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
- Cowie RJ & Hinsley SA (1988) Feeding Ecology of Great Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Parus caeruleus*), Breeding in Suburban Gardens. *Journal of Animal Ecology* 57: 611-626
- Cramp S & Perrins CM (1998) The complete birds of the western palearctic. CD-ROM v. 1.0. Oxford University Press, Oxford
- Garcia-Navas V & Sanz JJ (2011) The importance of a main dish: nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia* 165: 639-649
- Gomez C, Casellas D, Oliveras J & Bas JM (2003a) Structure of ground-foraging ant assemblages in relation to land-use change in the northwestern Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation* 12: 2135-2146
- Gomez C, Pons P & Bas JM (2003b) Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography* 26: 532-538
- Grover CD, Dayton KC, Menke SB & Holway DA (2008) Effects of aphids on foliar foraging by Argentine ants and the resulting effects on other arthropods. *Ecological Entomology* 33: 101-106
- Heimpel GE, Rosenheim JA & Mangel M (1997) Predation on adult Aphytis parasitoids in the field. *Oecologia* 110: 346-352
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND and Case TJ (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233
- Illera JC & Atienza JC (1995) Foraging shifts by the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in relation to arthropod availability in a mixed woodland during the spring-summer period. *Ardeola* 42: 39-48
- Markin GP (1970) Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *Journal of Economical Entomology*: 740-744
- Marshall MR & Cooper RJ (2004) Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology* 85: 432-445
- Marshall MR, Cooper RJ, DeCecco JA, Strazanac J & Butler L (2002) Effects of experimentally reduced prey abundance on the breeding ecology of the Red-eyed Vireo. *Ecological Applications* 12: 261-280

- Montllor CB, Bernays EA & Cornelius ML (1991) Responses of 2 Hymenopteran Predators to Surface-Chemistry of Their Prey - Significance for an Alkaloid-Sequestering Caterpillar. *Journal of Chemical Ecology* 17: 391-399
- Newell W & Barber TC (1913) The Argentine ant. U.S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology Bulletin.: 1-98
- Nur N (1984) The consequences of brood size for breeding blue tits .1. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53: 479-496
- Oliveras J, Bas JM & Gomez C (2005) Long-term consequences of the alteration of the seed dispersal process of *Euphorbia characias* due to the Argentine ant invasion. *Ecography* 28: 662-672
- Oliveras J, Bas JM & Gomez C (2007) A shift in seed harvesting by ants following Argentine ant invasion. *Vie Et Milieu-Life and Environment* 57: 79-85
- Pulido FJ & Diaz M (1997) Linking individual foraging behavior and population spatial distribution in patchy environments: a field example with Mediterranean blue tits. *Oecologia* 111: 434-442
- Ramsay SL & Houston DC (2003) Amino acid composition of some woodland arthropods and its implications for breeding tits and other passerines. *Ibis* 145: 227-232
- Robertson BA & Hutto RL (2006) A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87: 1075-1085
- Royama T (1970) Factors Governing Hunting Behaviour and Selection of Food by Great Tit (*Parus major* L). *Journal of Animal Ecology* 39: 619-&
- Saks L, Ots I & Horak P (2003) Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia* 134: 301-307
- Schneider KJ (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in White-Thorated Sparrow flocks. *Ecology* 65: 1820-1827
- Slotow R & Paxinos E (1997) Intraspecific competition influences food return-predation risk trade-off by White-crowned Sparrows. *Condor* 99: 642-650
- Smith TM & Shugart HH (1987) Territory size variation in the ovenbird - the role of habitat structure. *Ecology* 68: 695-704
- Styrsky JD & Eubanks MD (2007) Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 151-164
- Tinbergen JM, Vanbalen JH & Vaneck HM (1985) Density dependent survival in an isolated Great Tit population - Kluuyers data reanalysed. *Ardea* 73: 38-48
- Torok J (1986) Food Segregation in three Hole-Nesting Bird Species During the Breeding-Season. *Ardea* 74: 129-136
- Touyama Y, Ihara Y & Ito F (2008) Argentine ant infestation affects the abundance of the native myrmecophilic jumping spider *Siler cupreus* Simon in Japan. *Insectes Sociaux* 55: 144-146
- Tremblay I, Thomas D, Blondel J, Perret P & Lambrechts MM (2005) The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147: 17-24
- Visser D, Wright MG & Giliomee JH (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

