

## PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS (*Attini*, *Acromyrmex*) EN UN BOSQUE SUBTROPICAL SECO

### FORAGING PATTERNS IN TWO SYMPATRIC LEAF-CUTTING ANTS SPECIES (*Attini*, *Acromyrmex*) IN A SUBTROPICAL DRY FOREST

Alejandro G. Farji Brener\* y Jorge Protomastro\*\*

\* Dpto. Biología, FCE y N. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires (1428). Argentina.

\*\* CIELAT, Fac. de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida 5101. Venezuela (Dirección actual).

#### RESUMEN

Se estudiaron los patrones forrajeros de las dos especies más abundantes de hormigas cortadoras de hojas en un bosque subtropical seco del Chaco Argentino. Se realizaron tres muestreos estacionales durante 1986 en donde se midió la actividad forrajera y la composición de la dieta de las dos especies principales del área, *Acromyrmex striatus* y *Acromyrmex hispidus*. Paralelamente, se realizaron censos para determinar la abundancia de las leñosas en el bosque y se evaluó la oferta de sus tipos de hoja, flor y fruto para cada estación del año y en cada una de las especies vegetales. Sus defensas físicas y químicas fueron medidas. Los resultados obtenidos muestran que ambas especies de hormigas prefieren un número limitado de las especies del bosque, independientemente de su abundancia. *A. striatus* posee una estrategia más oportunista, cosechando de acuerdo a la abundancia de las especies elegidas, mientras que *A. hispidus* es más selectiva. Las defensas químicas y/o físicas aparecen como los principales modeladores de la dieta.

Ambas especies de hormigas muestran una segregación parcial tanto estacional como trófica. Mientras *A. striatus* se encuentra activa en tres de las cuatro estaciones del año (verano, primavera y otoño), *A. hispidus* posee actividad sólo en los verano y otoño. En verano, cuando *A. striatus* amplía su nicho trófico, *A. hispidus* solapa todas las especies vegetales de su dieta, segregando a nivel de recursos, especializándose en hojas jóvenes y frutos. Dado que este tipo de hormigas son los principales "herbívoros" en el Chaco Argentino, se discute el papel que poseen en el desarrollo de las defensas físico-químicas de las plantas.

*Palabras claves:* hormigas cortadoras, patrones forrajeros, bosque seco.

#### ABSTRACT

Foraging patterns of two leafcutting ant species were studied in a subtropical dry woodland of the Argentinean Chaco. Seasonal field data were obtained during 1986. Foraging activity and diet composition were studied in two of the most abundant leaf-cutting ants: *Acromyrmex striatus* and *Acromyrmex hispidus*. Plant abundance, items offer (leaf types, flower and fruit) and chemical/physical defenses were obtained in each wood species. The results show that both ant species have strong foraging preferences, harvesting a few woody species. *A. striatus* has a opportunistic strategie, harvesting in relation to the abundance of preferred plant species; *A. hispidus* is more selective. Preferences of workers are strong related to the chemical and physical plant defenses.

Both ant species shows partial seasonal and trophic segregation. *A. striatus* is active in three of the four seasons (summer, spring and autumn), whereas *A. hispidus* has foraging activity only in summer and autumn. In summer *A. striatus* shows a great diet diversity, whereas *A. striatus* selects young leaves and fruits. Since leaf-cutting ants are the more important herbivores in the dry Chaco, their role in the development of plant defenses is discussed.

*Key words:* leaf-cutting ants, foraging patterns, dry woodland.

## INTRODUCCION

Las hormigas cortadoras de hojas de la tribu Attini son consideradas como uno de los más importantes "herbívoros" generalistas de los trópicos y subtropicos (Cherret 1972, Hubbell *et al.* 1983, Howard 1987, Rockwood and Hubbell 1987). Este tipo de hormigas posee un importante efecto en la vegetación, pudiendo cortar y reunir algunos kilos de hojas por día. Con dicho material, la colonia cultiva hongos de los cuales se alimentan principalmente las larvas (Weber 1966), mientras que las obreras pueden ingerir savia directamente en el proceso de corte de la hoja (Littledyke and Cherret, 1976). En relación a sus patrones de forrajeo, éstos han sido objeto de varios estudios. Las principales conclusiones son, en primer lugar, que la abundancia del recurso no determina el forrajeo. En general una pequeña proporción de las especies existentes en el bosque es consumida, independientemente de su abundancia (Cherret 1968, 1972; Rockwood 1976, Hubbell *et al.* 1983). En segundo lugar, los recursos más cercanos no son necesariamente más intensamente forrajeados. La preferencia por una leñosa es independiente de su distancia al nido (Rockwood 1975, 1976, 1977). Pese a ello, recientes estudios demuestran que colonias de *Atta* forrajean más selectivamente a mayores distancias del hormiguero, verificándose algunas predicciones de forrajeo óptimo (Bowers and Porter 1981, Rockwood and Hubbell 1987). En tercer lugar, las hormigas cortadoras son selectivas. Existen grandes variaciones estacionales en cuanto al material forrajado, con una preferencia hacia hojas jóvenes y flores respecto a hojas maduras (Rockwood 1977). Recientes investigaciones demuestran que los compuestos secundarios de las hojas son una de las principales limitantes en las preferencias tróficas de las *Attini*, con un rol fundamental en el modelaje de su dieta (Hubbell *et al.* 1983, Hubbell *et al.* 1984, Howard 1987, Howard 1988). Otras variables limitantes son la protección por latex (Stradling 1978) y las defensas mecánicas (Waller 1982).

Pese a que las hormigas cortadoras de hojas muestran preferencias por un número determinado de especies vegetales, pocos estudios consideran la oferta de dichos recursos como medida comparativa con el fin de determinar sus estrategias forrajeras. En este trabajo se definirá selectividad u oportunismo en relación a la oferta del recurso colectado (ver Lechowicz 1982).

Por otro lado, la convivencia en simpatria es un marco simple para evaluar las características de las preferencias tróficas de una especie en relación a la otra. En el caso particular de la convivencia de especies

emparentadas, se espera que éstas difieran en alguna característica ecológica (Schoener 1986). Los patrones forrajeros de especies simpátricas deberían reflejar un compromiso entre las necesidades energéticas de las colonias y la partición de recursos limitantes con el fin de disminuir la competencia. Este tipo de estudio es particularmente interesante en el caso de los herbívoros, ya que existen antecedentes en éstos de falta de ajuste a un modelo de segregación (ver Lawton 1984).

El objetivo de este trabajo es caracterizar el patrón de forrajeo de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas, identificar las principales variables que los modelan y, determinar el grado en el cual estas especies se superponen trófica y temporalmente. Para ello se formularán las siguientes preguntas: (1) ¿Son sus patrones forrajeros selectivos u oportunistas?; (2) ¿Cuáles son las principales variables que modelan la dieta de estas hormigas?; (3) ¿Ajustan estas poblaciones de hormigas a un modelo de segregación?. Dado su convivencia en estrecha simpatía, deberá existir una mayor partición de recursos en las variables tiempo y alimento (Schoener 1986), sin embargo muchos herbívoros realizan un ajustado balance entre toxinas, nutrientes y disponibilidad (Rosenthal y Janzen 1979), mediante lo cual el modelo de segregación competitiva puede verse modificado (Lawton 1984).

## MATERIALES Y METODOS

Este trabajo se desarrolló en la Reserva Forestal de "El Copo", en el Chaco seco Argentino (25°55'S, 62°05'W). Las temperaturas medias mensuales varían entre 15°C en Julio (invierno) y 28°C en Enero (verano), con máximas absolutas de 45°C en verano y mínimas absolutas de -5°C en invierno. Las precipitaciones descargan anualmente 700 mm promedio de una marcada estacionalidad; el período húmedo abarca de octubre a marzo (primavera, verano e inicios del otoño) en el cual caen el 80% de las lluvias, mientras que el período seco abarca el resto del otoño y el invierno.

El muestreo se desarrolló en un bosque secundario (Tabla 1) que había sufrido tala selectiva alrededor del año 1950, sin posteriores modificaciones.

### Hormigas cortadoras de hojas

Se realizaron tres muestreos estacionales en los meses de Abril de 1986 (otoño), Septiembre de 1986 (primavera) y fines de marzo de 1987 (verano). En

PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS

invierno este tipo de hormigas no presenta actividad. Cada período de muestreo consistió de cuatro días. En el primer viaje se numeraron todos los hormigueros encontrados en los alrededores de una senda de 1,5 km de largo, identificándose las especies de hormigas más importantes del área. Estas fueron *Acromyrmex striatus* (dominante, con 23 nidos) y *Acromyrmex hispidus* (marginal, con 12 nidos). Las diferencias en la arquitectura externa de las colonias facilitó el reconocimiento en el campo y el trabajo posterior. *A. hispidus* posee nidos con una abertura en forma casi lineal, similar a un largo “canal” en el suelo, mientras que los de *A. striatus* muestran las típicas aberturas circulares con montículos asociados.

En todas las estaciones, los nidos de cada especie fueron muestreados al azar durante 10 minutos por hora diurna. Se midió actividad/inactividad forrajera y, en caso de existir actividad se tomó muestra de toda la carga ingresada por las hormigas al nido en ese lapso. Pese a que muchas hormigas cortadoras poseen actividad nocturna (Rockwood 1975, 1976, 1977), estas especies no evidenciaron dicho patrón en el período en estudio. El material transportado por las hormigas fue tomado mediante una pinza fina, siguiendo el “Método Robin Hood”, logrando un mínimo de interferencia en sus actividades de colecta. Esta metodología fue utilizada en diversos estudios, y es ampliamente aceptada (Cherret 1968, 1972, Rockwood 1975, 1976). En el laboratorio las muestras fueron

secadas durante 24 horas, determinadas taxonómicamente hasta nivel de especie vegetal, y pesadas con un error menor a 0,1 mg en una balanza Mettler. La conformación de la dieta para *A. striatus* y *A. hispidus* se realizó en términos de frecuencia relativa a partir del peso seco de las plantas consumidas, considerando los recursos vegetales hoja seca (HS), hoja verde (HV), hoja joven (HJ), flor (FL) y fruto (FR) de cada especie vegetal del bosque. Para cada recurso de cada especie vegetal se calculó su valor medio y su desviación (n = 8). Con dichos promedios se conformó la dieta de un “hormiguero medio” de cada especie de hormiga cortadora para cada estación.

La amplitud de dieta se calculó mediante la fórmula  $B = 1/\sum Pi^2$ , donde Pi es la frecuencia de los recursos utilizados, y la superposición mediante el índice de Feinsinger (1981)  $PS = \sum (\text{mínimo } p.q)$ , siendo p y q las proporciones de cada recurso común en la dieta.

Especies vegetales

La abundancia de las especies leñosas fue medida en siete censos de 225 m<sup>2</sup> mediante cuadros de 15 x 15 metros, ubicados al azar a lo largo de la misma senda en la cual la actividad de las hormigas era tomada. En cada cuadro se midió área basal, considerando el DAM (diámetro a la altura del machete) para los arbustos, y

Tabla 1: Areas basales de las especies leñosas del bosque secundario, tomadas de 7 censos de 225 m<sup>2</sup>

ESPECIES	m <sup>2</sup> /Ha	(%)
<b>Arboreas</b>		
(ZM) <i>Zizyphus mistol</i>	6,10	26,8
(AQB) <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	4,41	19,4
(SL) <i>Schinopsis lorentzii</i> “quebracho colorado”	2,24	9,8
<b>Arbustivas</b>		
(CR) <i>Capparis retusa</i>	2,51	11,02
(APr) <i>Acacia praecox</i>	2,06	9,84
(CP) <i>Celtis pallida</i>	1,35	5,93
(AChP) <i>Achatocarpus praecox</i>	1,28	5,62
(BP) <i>Bougainvillea praecox</i>	1,28	5,62
(CAT) <i>Capparis atamisquea</i>	0,38	1,67
(SF) <i>Schinus fasciculatus</i>	0,30	1,32
(CC) <i>Castella coccinea</i>	0,23	1,01
(JR) <i>Jodina rhombifolia</i>	0,17	0,75
(MD) <i>Mimosa detinensis</i>	0,16	0,70
(CS) <i>Capparis salicifolia</i>	0,14	0,61
(AF) <i>Acacia furcatispina</i>	0,09	0,04
(MS) <i>Maytenus spinosa</i>	0,04	0,02
(CT) <i>Capparis teewdiana</i>	0,03	0,01

el DAP (diámetro a la altura del pecho) para los árboles (Tabla 1). Para medir la oferta de recursos se realizó, en 10 ejemplares de cada especie vegetal, una estimación semi-cuantitativa (<5%, 5-25%, >25%) de los recursos hoja seca, hoja verde, hoja joven, flor y fruto en cada estación. Con los valores obtenidos se construyó un índice fenológico  $I = \sum P_i \cdot Q_i / n$ . 62,5, donde  $P_i$  = valor medio del intervalo,  $Q_i$  = frecuencia de cada intervalo y  $n$  = número de ejemplares considerados. Los índices fenológicos de cada especie fueron multiplicados por su valor de abundancia y relativizados, con el fin de obtener una estimación más representativa de la oferta.

### Defensas químicas y mecánicas

Los taninos fueron cuantificados mediante proanthocianidinas según el método de Swain y Hillis (1959). Los resultados se expresan en mg/g de muestra equivalente de extracto de *Schinopsis lorentzii* ("quebracho colorado") comercial. Se cuantificaron fenoles según el método de Kritzman y Chet (1980), en base al colorante de Folin. Los resultados se expresan en mg/g de muestra equivalente de ácido tánico. Los alcaloides se extrajeron en base a una modificación del procedimiento de Culvenor y Fitzgerald (1963), obteniéndose una valoración semicuantitativa comparando los precipitados con cinco reactivos (Lawler y Staylor 1969, Luning 1967). Para cuantificar presencia de saponinas se utilizó una modificación al test de Gibbs (1974). Los signos (+) y (++) significan presencia y abundancia respectivamente. Para glucósidos cianogénicos se utilizó el test de Gibbs (1974), tomándose como especie patrón a *Ximenia americana*.

Todos los resultados de los análisis químicos son promedios de tres réplicas tomadas durante el muestreo primavera-verano de 1986, y los procedimientos detallados se describen en Protomastro (1988). La dureza se calculó mediante una prensa para perforar hojas similar a la de Feeny (1970), tomándose 10 medidas para cada especie en los estadios foliares analizados.

### RESULTADOS

Con el objetivo de caracterizar las tendencias generales de los patrones forrajeros en ambas especies, se compararon por estación, los porcentajes de hoja seca (HS), hoja verde (HV), hoja joven (HJ), flor (FL) y fruto

(FR) colectados por las hormigas sin distinción de especie vegetal (Figura 1). *A. striatus* mostró un consumo diferencial en todas las estaciones (primavera  $X^2 = 8,9 P < ,05$ , verano  $X^2 = 17,9 P < ,01$ , otoño  $X^2 = 11,6 P < ,0,5$ ; prueba de Friedman (Siegel 1974), a causa de una abundante presencia en su dieta de hoja seca en verano y otoño, y de hoja seca, hoja joven y flor en primavera. *A. hispidus* no mostró consumo diferencial de dichos recursos en ninguna estación (otoño  $X^2 = 5,1 P > ,20$ , verano  $X^2 = 2,3 P > ,50$ ; prueba de Friedman Siegel 1974).

Se calculó la dieta "media" para cada especie de hormiga en cada estación y sus valores de amplitud de nicho trófico (Figs. 2 y 3), y con el objetivo de determinar sus estrategias forrajeras se comparó la proporción de los items de cada especie vegetal en sus dietas versus sus valores de oferta mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Sokal and Rohlf 1979). Estos resultados se observan en las Fig. 4 y 5 para *A. striatus* y *A. hispidus*.

Para determinar los factores modeladores de los patrones forrajeros, se analizaron los valores de abundancia de las especies leñosas del bosque (Tabla 1), y los valores de las defensas químicas y mecánicas de sus hojas (Tabla 2). Se efectuaron correlaciones, por especie de hormiga y por estación, entre los valores de defensas de los items consumidos y su proporción en la dieta (Tabla 3). Para efectuar las correlaciones fueron consideradas las especies vegetales con niveles mayores de 5% de abundancia, y los valores de dureza, fenoles, y taninos de hoja joven y madura fueron considerados separadamente.

Las especies de hormigas presentan una actividad forrajera diferencial a lo largo del año (Fig. 6). Mientras *A. striatus* mantiene un nivel semejante durante las estaciones, *A. hispidus* posee una actividad mayor en otoño ( $X^2 = 4,36 P < ,05$ ). Comparando sus actividades en cada estación, la proporción de mediciones con nidos activos en primavera y verano es mayor en *A. striatus* ( $X^2 = 7,03 P < ,01$  en verano, en primavera *A. hispidus* no posee actividad), mientras que en otoño la proporción de hormigueros activos en ambas especies no difiere significativamente.

En cuanto a sus comportamientos tróficos, ambas especies de hormigas poseen valores de superposición que varían de acuerdo a la estación del año (Tabla 4). En términos generales, *A. striatus* presenta una estrategia mayoritariamente oportunista, mientras que *A. hispidus* es más selectiva ( $X^2 = 4,99 P < ,05$ , Tabla 5).

PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS

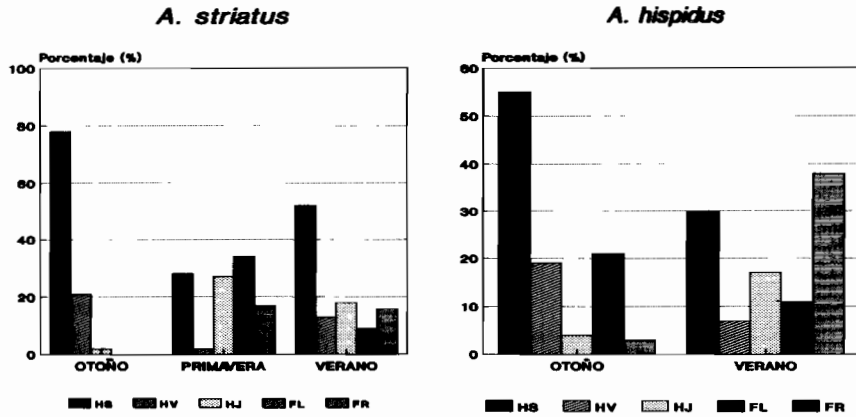


Figura 1: Clases de hoja (HS = seca, HV = verde y HJ = joven), Flor (FL) y fruto (FR) –sin distinción de especies vegetales– que componen los patrones forrajeros en ambas especies de hormigas.

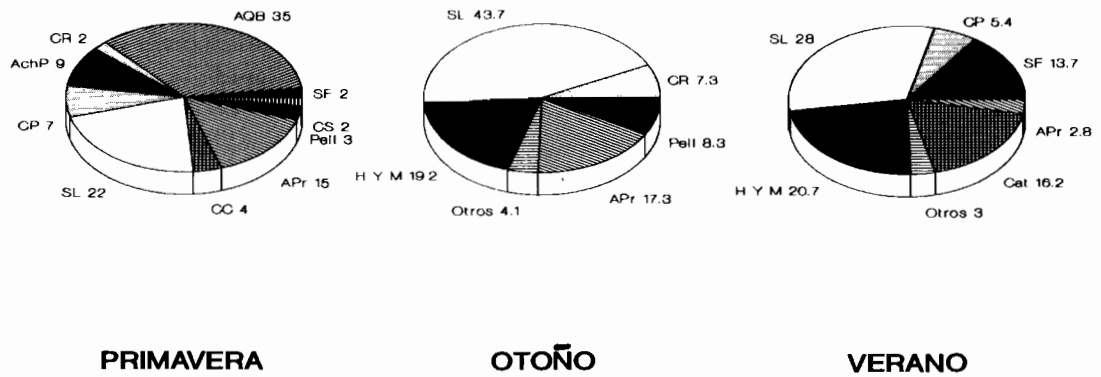


Figura 2: Composición de la dieta de *A. hispidus*, por estación. Cada especie vegetal está expresada como porcentaje promedio. La amplitud fue calculada mediante el índice  $B = 1/\sum P_i^2$  y tanto en verano como en otoño es de 3,70. Los nombres completos de las especies vegetales se encuentran en la Tabla 1.

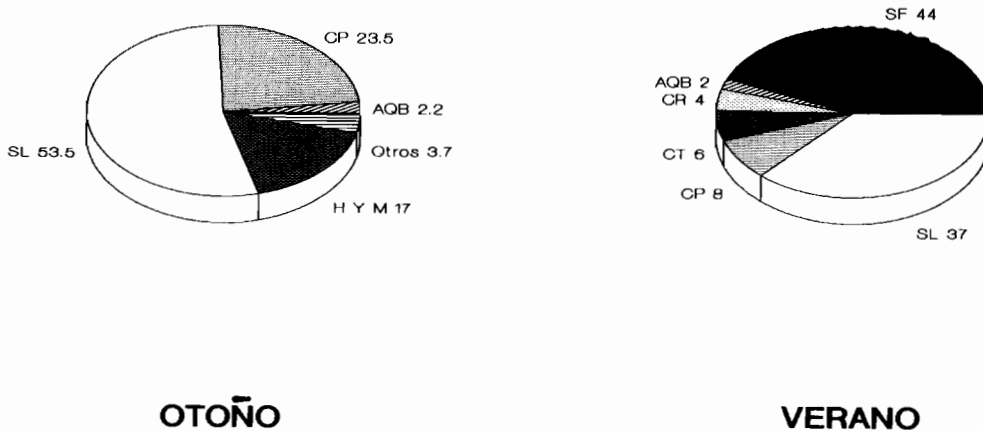


Figura 3: Composición de la dieta de *A. striatus* por estación. Las amplitudes son 6,32 en el verano, 396 en otoño y 5,12 en primavera.

## DISCUSION

### Composición de la dieta y patrones forrajeros

Ambas especies de hormigas componen sus dietas estacionales mayoritariamente de pocas especies vegetales preferidas (Figs. 2 y 3). En términos generales, con dos o tres especies logran más del 75% de la composición de sus dietas. Sin embargo, sus estrategias forrajeras difieren. *Acromyrmex striatus*—la más abundante—, posee una tendencia a acompañar la oferta preponderante en cada estación a lo largo del año (Tabla 5). Esta caracterización coincide con la realizada por Bucher y Montenegro (1976) para la misma especie de hormiga.

Esta estrategia oportunista no se contrapone con la observación de que existen pocas especies vegetales elegidas por *A. striatus*, sino que evidencia dos escalas de análisis diferentes: por un lado, del conjunto de especies del bosque algunas son preferidas o no de acuerdo a características que serán analizadas más adelante, pero que aparecen independientes de su abundancia; y de este subconjunto de especies preferidas la recolección aparece ligada a los valores de oferta, sugiriendo una estrategia de forrajeo en base a la disponibilidad encontrada en el campo (oportunistamente).

Pese a la existencia de una mínima cantidad de especies vegetales “preferidas”, *Acromyrmex hispidus* muestra una tendencia forrajera diferente, sin un seguimiento estacional de la oferta (Tabla 5). La proporción de recursos cosechados es mayor que la oferta de los mismos en el campo, lo que sugiere una estrategia más selectiva. Esta selección está particularmente dirigida a hojas jóvenes y frutos (Tabla 4), reconocidos por su alto valor energético y menor concentración de compuestos secundarios, óptimos para el cultivo de hongos (Rockwood 1975, 1976, 1977).

No existe una relación general entre la abundancia del recurso y la proporción en la dieta para ninguna de las dos especies de hormigas (Tabla 3). Existen especies vegetales en el bosque con gran abundancia que no son cosechadas en ninguna época del año (por ejemplo *Zyzygypus mistol*). Estos resultados para especies de *Acromyrmex* son coherentes con patrones anteriormente encontrados en especies de *Atta* (Cherret 1972, Rockwood 1975, 1976, 1977, Rockwood y Hubbel, 1987).

Es evidente que otros factores están modelando la

disponibilidad real para las cortadoras. Existen abundantes evidencias de que los compuestos secundarios son importantes limitantes para el forrajeo en las hormigas cortadoras de hojas (Hubbel *et al.* 1983, 1984; Howard 1987, 1988).

En nuestro caso, los compuestos secundarios analizados aparentan poseer gran importancia en algunas de las leñosas. *Zyzygypus mistol* posee una gran abundancia en el bosque (26,8%) y ausencia total en las dietas de ambas hormigas cortadoras. Posiblemente sus altos valores de taninos y fenoles, sumado a su contenido de saponinas (Tabla 2) puedan explicar su ausencia en la dieta de las hormigas. El valor adaptativo de las preferencias a determinadas especies de plantas es un resultado del modelaje de la selección natural, y se manifiesta como un rechazo a los compuestos secundarios que pueden ser nocivos para los hongos de los cuales se alimentan (Rockwood 1976).

La Tabla 3 muestra como no existe en nuestro caso una respuesta gradual a la concentración de los compuestos secundarios estudiados, e inclusive aparecen correlaciones positivas difíciles de explicar. Pese a la gran importancia de los compuestos secundarios como “barreras químicas”, tanto espacial como temporalmente existen grandes variaciones intraespecíficas en la química de las plantas (Howard 1990). Lamentablemente, en este estudio las mediciones de defensas químicas fueron puntuales (muestreo de primavera-verano), y no poseemos datos de posibles variaciones estacionales de los compuestos estudiados. Por lo tanto, las conclusiones en este aspecto deben considerarse como preliminares. De existir variaciones a lo largo del año en la concentración de las defensas de las plantas, estos cambios podrían explicar algunas de las conductas forrajeras anteriormente expuestas. Las *Attini* tienden a la búsqueda de alimentos con menores concentraciones tóxicas (Howard 1987, 1988), porque es importante que no sobrecarguen la capacidad desintoxicadora de su hongo mutualista con compuestos energéticamente costosos para metabolizar. Por otro lado, existen evidencias de que diferentes especies de hormigas poseen diferentes especies de hongos asociados, con lo cual la respuesta a las defensas químicas no deben esperarse idénticas en todos los casos.

En consecuencia, resultados contradictorios entre palatabilidad y contenido de taninos y fenoles ilustran lo difícil de estudiar el papel de las defensas químicas en las interacciones planta-herbívoro (Howard 1990).

En cuanto a las defensas de tipo físico, la dureza (Waller 1982, Howard 1987, Nichols and Schultz 1989), los tricomas (Howard 1988) y la existencia de latex (Stradling 1978), aparecen como los principales

PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS

Tabla 2: Defensas químicas y físicas de las especies leñosas del bosque. Los nombres completos de las especies figuran en la Tabla 1.

Especie	Dureza		Taninos (mg/g)	Fenoles (mg/g)	Saponinas	Alcaloides
	HV	HJ				
SL	383	188	0	182	-	-
AQb	1399	262	0	17,8	-	++
ZM	340	124	138	22,8	++	—
CAt	425	198	11,4	3	—	—
CR	653	279	0	9,6	+	—
CS	625	282	0	65,	+	—
CT	296	114	0	7,6	+	+
AchP	364	202	22,2	27,1	++	—
MS	624	133	409,5	121	++	++
JR	957	914	217,5	43	—	++
CP	290	191	0	7,1	—	—
AF	119	100	65,3	37,2	++	—
CC	451	202	0	138,6	—	—
APr	404	147	1055,7	93,5	+	++
BPr	352	158	4,1	40,2	++	—
SF	232	184	51,6	328,4	—	—

Valoraciones semicuantitativas: (-) ausencia, (+) presencia y (++) abundancia. Todos los resultados de los análisis químicos fueron realizados en 1986, durante el muestreo primavera-verano para hojas jóvenes y son productos de tres réplicas.

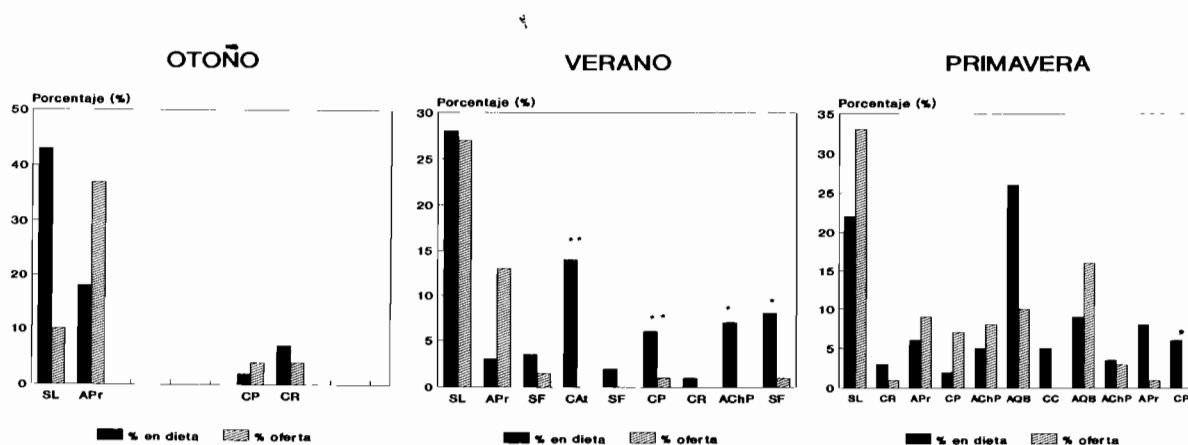


Figura 4: Estrategias forrajeras de *A. striatus* por estación. Los valores de oferta de cada recurso son comparados con sus valores en la dieta mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, (Sokal and Rholf 1979). \* = P<, 05 y \*\* = P<, 01.

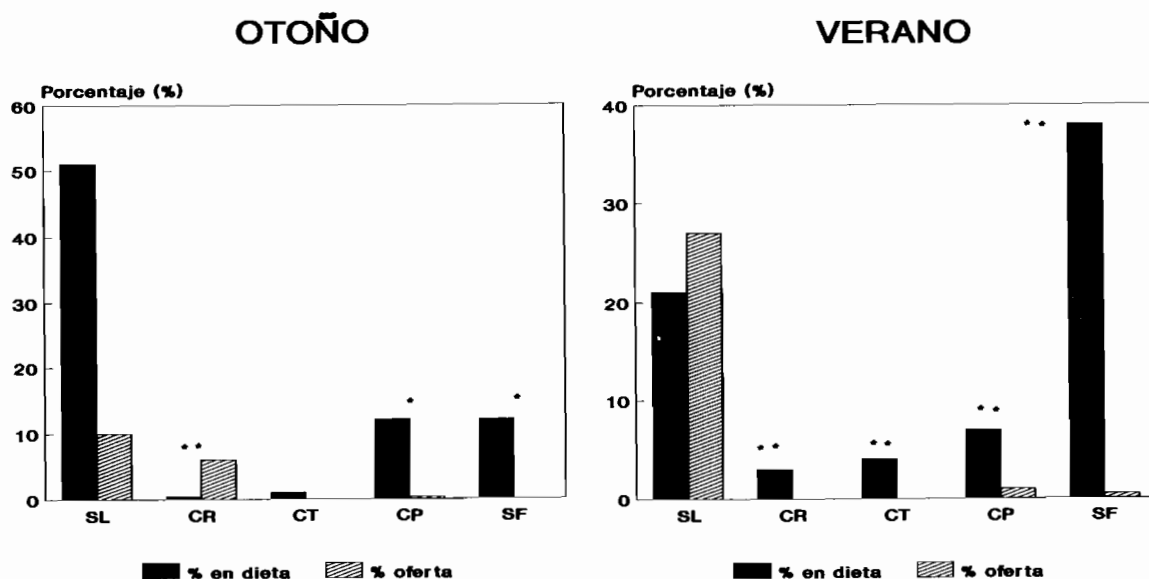


Figura 5: Estrategias forrajeras para *A. hispidus* por estación.

Tabla 3: Coeficientes de correlación entre los valores de abundancia y defensa de cada especie vegetal con su proporción en la dieta de *A. striatus* y *A. hispidus*. \*= $P < 0,05$  y \*\*= $P < 0,01$ .

Especies	DIETA		
	Verano (n=12)	Otoño (c=8)	Primavera (n=11)
<i>A. striatus</i>			
Dureza	-0,14	-0,19	-0,27
Fenoles	0,62*	0,78*	0,27
Taninos	0,18	0,22	0,54
Abundancia (n=18)	0,01	0,15	0,48*
<i>A. hispidus</i> <sup>a</sup>			
Dureza	-0,10	-0,17	
Fenoles	0,68*	0,80**	
Taninos	0,18	0,13	
Abundancia (n=18)	-0,02	0,13	

<sup>a</sup> El número de ejemplares analizados fue 11 en verano y 8 en otoño.



## PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS

limitantes. En nuestro caso, la dureza de la hoja es una barrera importante para prevenir el corte. *Aspidosperma quebracho-blanco* posee uno de los valores de dureza más altos en su hoja madura y no es cosechada por las hormigas. Sin embargo, sus hojas jóvenes con una dureza 5,3 veces menor son seleccionadas, cortadas y consumidas en cantidades importantes (Tabla 2).

Los factores anteriormente enunciados son, evidentemente, modeladores por exclusión de la dieta en las hormigas cortadoras, pero no explican las causas de la preferencia de una determinada especie vegetal entre muchas aptas para el consumo. La cantidad de nitrógeno en la hoja aparece como un factor relacionado con la selectividad (Berish 1986), y en términos generales, el valor nutricional del material cosechado (Rockwood 1975, 1976). Esta clase de hormigas realizan distinciones muy sutiles en la elección de sus recursos (Hubbell *et al.* 1984, Howard 1990). Las plantas preferidas por las hormigas cortadoras de hojas representan un compromiso entre maximizar la calidad nutricional de las hojas y minimizar la concentración de los compuestos secundarios nocivos para los hongos que cultivan (Howard 1988).

### Variables de segregación

En las comunidades de hormigas los principales factores que determinan su distribución y abundancia

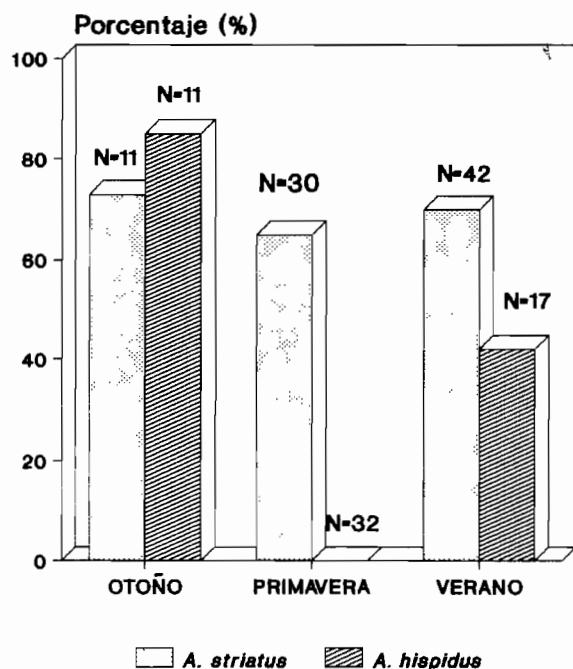


Figura 6: Proporción de nidos activos en ambas especies de hormigas durante el año. N = número de muestreos.

son la distribución y abundancia de otras especies de hormigas (Sudd and Franks 1987). Los principales determinantes ecológicos de sus estrategias de forrajeo son la distribución de los recursos en espacio, tiempo y cantidad, la depredación y la competencia con otras especies simpátricas (Traniello 1989).

En este marco de análisis, la variación estacional en las actividades forrajeras revelan que existe una segregación parcial a lo largo del año. *A. striatus* posee actividad durante primavera, verano y otoño, mientras que *A. hispidus* no tiene actividad forrajera en primavera (Fig. 6). Pese a que la estacionalidad en el forrajeo en algunas especies de hormigas puede deberse a competencia interespecífica, la inactividad de *A. hispidus* concuerda con la finalización del período seco. De acuerdo a Kuznezov (1978) esta especie de hormiga cortadora es frecuente en la selva subtropical húmeda, lo que probablemente podría revelar poca resistencia a períodos secos prolongados, justificando así su inactividad en esa época del año.

Los patrones de forrajeo en hormigas muchas veces son la consecuencia de una minimización de la competencia (Traniello 1989). Considerando sólo las épocas en las cuales *A. striatus* y *A. hispidus* poseen actividad conjunta, se observa una segregación trófica de diferentes características en otoño y en verano. En otoño existe una separación tanto en las especies vegetales atacadas, como en los tipos de hoja, flor o fruto de una misma especie, con una superposición trófica de los recursos limitantes menor del 1% (Tabla 4). En verano la situación es diferente: *A. striatus* segrega casi el 40% de su dieta debido a una preferencia diferencial de especies vegetales, mientras que *A. hispidus* comparte todas las especies de plantas elegidas.

Los resultados muestran como *A. hispidus* tiende a especializarse en pocos items dentro de algunas de las especies superpuestas (nicho incluido), concentrando sus esfuerzos forrajeros mediante una estrategia selectiva hacia frutos de *Schinus fasciculatus* y hojas jóvenes de *Capparis retusa* y *Capparis tweediana* (Tabla 4). La amplitud en verano del nicho trófico de *A. striatus* podría estar modelando la especialización observada en el forrajeo de *A. hispidus*, tal como aparece resumido en la Fig. 7.

Pese a que la partición de recursos sugiere la predominancia de la competencia por explotación (Schoener 1986), un análisis crítico de la competencia interespecífica requeriría de experiencias de exclusión. Estrictamente, en nuestro trabajo no se puede comprobar el rol de la competencia pese a que los resultados muestran una tendencia a la segregación

**Tabla 4:** Lista de recursos/especie vegetal compartidos por las hormigas en ambas estaciones. Los valores superiores en cada tabla son porcentajes de los recursos en la dieta de *A. striatus* y los inferiores de *A. hispidus*. Se calculó la superposición de dieta según el índice de Feinsiger  $PS = \Sigma$  mínimo p.q (ver texto). HS: hoja seca, HV: verde, HJ: joven, FL: flor, y FR: fruto.

Recursos Especie	Otoño					Recursos Especie	Verano				
	HS	HV	HJ	FL	FR		HS	HV	HJ	FL	FR
SL	43,7					SL	24,8	0,7			2,6
	53,0	0,5					26,1	5,6			
CR	7,3					CR			0,6		
	0,5								3,1		
CP	1,3					CP			5,4		
		1	2	20,5					7,3		
APr	17,3					AQb			1,1	1,1	
				2,2				1,3			
						SF	3,2	1,5			8,9
											37,8
						CT			0,9		
									5,4		
Superposición (PS) = 0,42						Superposición (PS) = 0,44					
= 0,05 (a)						= 0,17 (a)					

(a) Considerando sólo los recursos limitantes (eliminando SL).

SL = *Schinopsis lorentzii* ("quebracho colorado"), CT = *Capparis twediana*, AQb = *Aspidosperma quebracho-blanco*, CR = *Capparis retusa*, CP = *Celtis pallida*, CF = *Schinus fasciculatus* y APr = *Acacia praecox*.

**Tabla 5:** Estrategias forrajeras (OP = oportunista y Sel = selectiva) de las dos especies de hormigas para cada estación y para cada recurso consumido en el bosque. O = otoño, P = primavera y V = verano.

Especie	Estrategias de <i>A. striatus</i>				Especie	Estrategias de <i>A. hispidus</i>			
	Recurso	O	P	V		Recurso	O	V	
SL	HS	Op	Op	Op	SL	HS	Op	Op	
APr	HS	Op		Op	CP	HJ	Sel	Sel	
	HJ		Op			FR	Op		
CR	FR		Op		CR	HJ		Sel	
	HS	Op			CT	HJ		Sel	
	HJ		Op	Op		HV	Op		
CP	HS	Op			SF	FR		Sel	
	HJ		Op	Sel					
	FR		Sel						
AChP	HJ		Sel	Op					
	FL		Op						
AQB	HJ		Op						
SF	HS			Op					
	HJ			Op					
	FR			Sel					
CC	FL		Op						
CAT	HS			Sel					

Las estrategias son analizadas mediante comparación de los valores de oferta en el bosque contra los valores en la dieta (ver texto). Los nombres completos de las especies vegetales aparecen en la Tabla 1. HS: hojas secas, HV: hoja verde, HJ: hoja joven, FR: fruto y FL: flor.

## PATRONES FORRAJEROS DE DOS ESPECIES SIMPATRICAS DE HORMIGAS

tanto temporal como trófica, ya que diferencias interespecíficas en el uso de recursos pueden explicarse también por otros procesos (Underwood 1986).

Por otra parte, es importante destacar el papel que juegan estas hormigas en los bosques secos subtropicales. En el Chaco, las cortadoras de hojas son consideradas como los principales "herbívoros" (Bucher, 1982), y sus efectos actúan como una fuerza modeladora importante con consecuencias a nivel de funcionamiento y estructura del bosque. En este trabajo, los resultados obtenidos son un ejemplo de la fuerte selectividad de las cortadoras hacia hojas jóvenes y frutos; y esto podría tener implicancias en relación tanto a

escape espacial y temporal de algunas especies leñosas, como así también en la evolución de sus defensas químicas y físicas.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos las críticas de dos revisores anónimos que mejoraron notablemente la versión final del manuscrito. La escritura de este trabajo se realizó durante la estadia de Alejandro G. Farji Brener en Venezuela, financiada por la Red Latinoamericana de Botánica.

### ESTRATEGIAS DE FORRAJEO DE *A. striatus* y *A. hispidus*: VARIACION ESTACIONAL DE SUS NICHOS TROFICOS

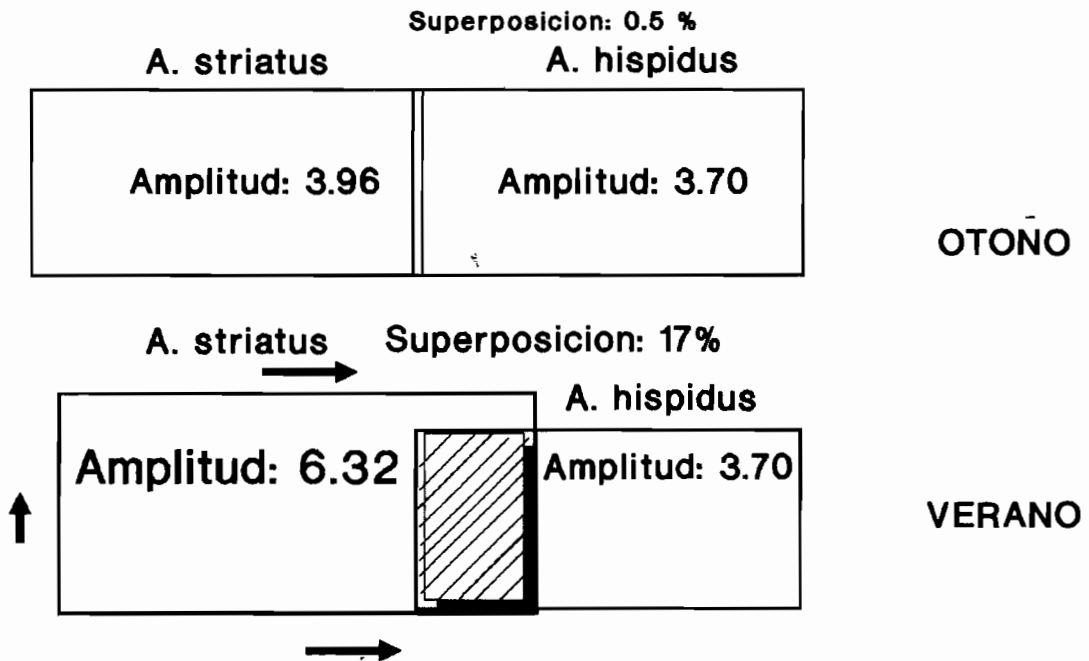


Figura 7: Variaciones estacionales en las estrategias forrajeras de ambas hormigas. En otoño casi no comparten especies vegetales en la dieta, existiendo mínima superposición. En verano, cuando *A. striatus* aumenta su nicho trófico ante una mayor oferta, *A. hispidus* se especializa en hojas jóvenes y frutos de unas pocas especies (nicho incluido).

LITERATURA CITADA

- Berish, C.W. 1986. Leaf-cutting ant (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *American Midland Naturalist* 115: 268-275.
- Bowers, M., and S. Porter. 1981. Effect of foraging distance on water content of substrate by *Atta columbica* *Ecology* 62: 273-275.
- Bucher, E.H., y R. Montenegro. 1974. Hábitos forrajeros de cuatro hormigas simpátricas del género *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecología (Asociación Argentina de Ecología)* 2: 47-53.
- Bucher, E.H. 1982. Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets, p. 48-79 *In:* B.J. Huntley and B.H. Walker (eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, New York.
- Cherret, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae). Foraging patterns and plants species attacked in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37: 387-403.
- Cherret, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae) in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 41: 647-660.
- Culvenor, C.C., and J. S. Fitzgerald. 1963. A field method for alkaloid screening of plants. *Journal of Pharmacological Sciences* 52: 303-304.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 593-603.
- Feinsinger, P., G. Spears and R.W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27-32.
- Gibbs, R.D. 1974. *Chemotaxonomy of flowering plants*. McGill Queen's Univ. Press. Montreal & London.
- Howard, J.J. 1987. Leafcutting and diet selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* 68: 503-515.
- Howard, J.J. 1988. Leafcutting and diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69: 250-260.
- Howard, J.J. 1990. Infidelity of leafcutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? *Oecologia (Berlin)* 82: 394-401.
- Hubbell, S.P., D.F. Wiemer and A. Adejare. 1983. An antifungal terpenoid defends a neotropical tree (*Hymenaea*) against attack by fungus-growing ants (*Atta*). *Oecologia (Berlin)* 60: 321-327.
- Hubbell, S.P., J.J. Howard and D. Wiemer. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology* 65: 1067-1076.
- Kritzman, G., and I. Chet. 1980. The role of phenols in the pathogenicity of *Botrytis allii*. *Phytoparasitica* 8: 27-37.
- Kuznezov, N. 1978. Hormigas Argentinas: clave para su identificación. *Miscelánea Tucumán* 61.
- Lawler, L., and M. Staylor. 1969. The distribution of alkaloids in new south wales and queensland *Orchidaceae*. *Phytochemistry* 8: 1959-1962.
- Lawton, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. *In:* D. Simberloff and D.R. Strong (eds.), *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press, New York.
- Lechowicz, M. J. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia (Berlin)* 52: 22-30.
- Lunning, B. 1967. Studies on *Orchidaceae* alkaloids-IV. *Phytochemistry* 6: 857-861.
- Littleddyke, M., and J. M. Cherret. 1976. Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bulletin Entomological Research* 66: 205-217.
- Nichols-Orian, C., and J. Schultz. 1989. Leaf-toughness affects leaf harvesting by the leaf cutter ant *Atta cephalotes* (L.). *Biotropica* 21: 80-83.
- Protomastro, J.J. 1988. Fenología y mecanismos de interacción un bosque de quebracho colorado, blanco y mistol. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Rockwood, L.L. 1975. The effects of seasonality of foraging in two species of leaf cutting ants *Atta* in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica* 7: 176-193.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf cutting ants *Atta*. *Ecology* 57: 48-61.
- Rockwood, L.L. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rica leaf cutting ants. *Journal of New York Entomological Society* 85: 222-233.
- Rockwood, L.L., and S.P. Hubbell. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia (Berlin)* 74: 55-61.
- Rosenthal, G.A., and D.H. Janzen. 1979. *Herbivores: Their Interaction With Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Schoener, T.W. 1986. Resource partitioning, p. 91-126. *In:* J. Kikkawa and J.D. Anderson (eds), *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications. California.
- Siegel, S. 1974. *Estadística No Paramétrica*. Editorial Trillas, México.
- Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. 1979. *Biometría*. Ediciones Blume, España.
- Stradling, D.J. 1978. The influence of size of foraging in the ant *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 47: 173-188.
- Swain, T., and W.E. Hillis. 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. *Journal Science of Food Agricol* 10: 63-68.
- Sudd, J.H., and N.R. Franks. 1987. *The Behavioural Ecology of Ants*. Chapman and Hall, New York.
- Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomological*. 34: 191-210.
- Underwood, T. 1986. The analysis of competition by field experiments, p. 240-268. *In:* J. Kikkawa and D. Anderson (eds.), *Ecology: Pattern and Process*, Blackwell Scientific Publications. California.
- Weber, N.A. 1966. The fungus-growing ants. *Science* 153: 587-604.
- Waller, D.A. 1982. Leaf-cutting ants avoided plants: defences against *Atta texana* attack. *Oecologia (Berlin)* 52: 400-403.