

## **Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia**

**Alejandro G. Farji-Brener**

*Lab. Ecotono, Depto de Ecología, CR UB-UNC, Unidad Postal U.N.C., (8400) Bariloche, Argentina.*

**Resumen.** *Acromyrmex lobicornis* es la hormiga cortadora de hojas que alcanza latitudes más australes, pero aún no ha sido detectada en la parte más húmeda de la Patagonia. El objetivo de este trabajo fue determinar las posibles vías de expansión de esta especie, analizando su presencia en la región y sus preferencias tróficas relativas por las especies más comunes del área. Se realizaron censos de hormigueros en diferentes ambientes y experiencias a campo de ofrecimiento de especies vegetales. *A. lobicornis* se encontró únicamente en estepas herbáceo-arbustivas, especialmente aquellas asociadas a las márgenes de ríos y a bordes de rutas. Las especies exóticas fueron las más preferidas por esta especie de hormiga, especialmente *Rosa eglanteria* y *Sarothamnus scoparius*, típicas de ambientes urbanos y modificados. Las especies de bosque no fueron preferidas pero tampoco rechazadas. Esto sugiere que las márgenes de los ríos y los bordes de las rutas podrían funcionar como corredores para una eventual dispersión de *A. lobicornis* hacia el N-O de la Patagonia, especialmente hacia los asentamientos urbanos.

**Abstract.** *Acromyrmex lobicornis* is the leaf-cutting ant species that reaches the southernmost latitudes, but it has not been observed in humid Patagonia. The goal of this work was to determine the possible expansion routes of this species by analyzing its presence in the region and its trophic preferences for the most common plant species of the area. Surveys of ant nests in different habitats and field "cafeteria" assays were performed. *A. lobicornis* was found exclusively in shrub steppes, specially those associated with river margins and road borders. Exotic plant species were preferred by this ant, specially *Rosa eglanteria* and *Sarothamnus scoparius*, typical of modified and urban habitats. Forest plant species were not strongly selected but were not rejected. I suggest that river margins and road borders could act as corridors for an eventual dispersal of *A. lobicornis* towards northwestern Patagonia, specially towards urban settlements.

### **Introducción**

"...No se ven en los Parques Nacionales de la Patagonia nidos de hormigas cuya existencia podría durar años, como por ejemplo los de *Atta* y *Acromyrmex*..." decía Kusnezov (1953: p.119) en su trabajo sobre las hormigas de los parques nacionales de la Patagonia. Eran otras épocas, cuando "...*Acromyrmex lobicornis* se encontraba en las proximidades de la Patagonia húmeda, sin penetrar aún en el valle del río Aluminé..." (Kusnezov 1951: p. 123). Actualmente, observaciones de campo indican que esta especie no sólo ya ingresó al valle del río Aluminé, sino que su rango geográfico podría estar ampliándose hacia el N-O. Así como en otros animales, la extensión de las áreas geográficas de las hormigas está determinada por una combinación de factores climáticos, edáficos y bióticos. Dado que *A. lobicornis* -la especie de hormiga cortadora que alcanza latitudes más australes- es característica de ambientes áridos, se podría suponer que las condiciones climáticas de la Patagonia húmeda podrían impedir su avance. Sin embargo, una forma morfológica casi idéntica (probablemente una subespecie), vive en Misiones con lluvias de 2000 mm anuales y ocupa alturas superiores a los 2000 m en Catamarca, revelando su buena capacidad para colonizar los ambientes más diversos (Kusnezov 1953, Bonetto 1959). Esto sugiere que las condiciones lúbricas y climáticas de la Patagonia húmeda no deberían considerarse - a priori- como un límite infranqueable para el avance de esta especie. Otro factor que podría funcionar como *barrera o corredor*

(sensu Rapoport 1975) para su eventual dispersión es el nivel de disponibilidad de forraje preferido. Como el resto de las especies de la tribu Attini, *A. lobicornis* corta hojas que son utilizadas para el cultivo de hongos, alimento de gran parte de la colonia. En las hormigas cortadoras la disponibilidad de vegetación palatable es una de las variables que determina la colonización exitosa de los ambientes (Fowler *et al.* 1986a y b). La existencia en la Patagonia de un incremento de la biomasa verde hacia el oeste podría, como en otras regiones (ver Jaffé 1986), aumentar las posibilidades de que *A. lobicornis* avance sobre dicho sector. Los efectos sobre la vegetación de un eventual ingreso de esta especie a la Patagonia húmeda podrían ser económica y ecológicamente importantes, ya que este área no posee cortadoras de hojas.

El objetivo de este trabajo es determinar las posibles vías de expansión de *A. lobicornis* hacia la Patagonia húmeda. Para ello analicé (1) su presencia o ausencia en los diferentes ambientes que existen en el oeste patagónico, (2) la existencia de una colonización diferencial en algún tipo de hábitat, mediante cuantificación de la densidad de nidos y (3) sus preferencias tróficas -en forma experimental-, sobre la vegetación típica del área Patagónica (especies de bosque vs. especies de estepa, nativas vs. exóticas), para determinar el papel que podrían cumplir en una eventual extensión de su rango geográfico.

## Materiales y Métodos

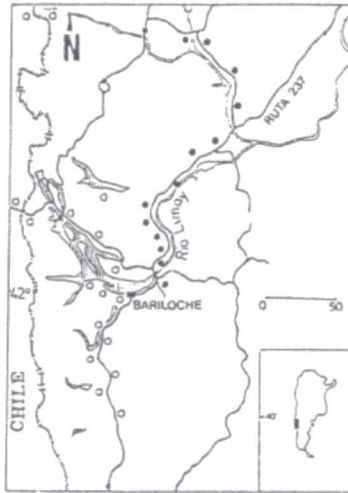
### *Presencia/ausencia*

Los censos de presencia/ausencia se realizaron abarcando una franja entre los 40° y los 42° S, desde el sur de la provincia de Neuquén hasta el Norte de la provincia de Río Negro (Figura 1). Este sector es el límite S-O de la distribución de las hormigas cortadoras en la Argentina (Farji Brener y Ruggiero 1994). En dicha área la precipitación promedio anual decrece abruptamente de Oeste a Este, con valores de 4000 mm/año en el lado Oeste de la Cordillera de Los Andes hasta alcanzar 200 mm anuales en la estepa. Esta variación en las precipitaciones determina el siguiente gradiente O-E en la fisonomía de la vegetación: (a) bosques siempreverdes dominados por *Nothofagus sp.*, (b) bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, (c) bosques densos de *A. chilensis*, con presencia de *Lomatia hirsuta* y *Maytenus boaria* y (d) estepa herbáceo-arbustiva dominada por pastos de *Stipa* y *Festuca spp.*, y arbustos espinosos (Dimitri 1962). En el área ecotonal entre el bosque y la estepa se encuentra la ciudad de Bariloche, zona caracterizada por una abundante vegetación exótica típica de ambientes modificados, entre las que se destacan *Rosa eglanteria* (mosqueta), y *Sarothamnus scoparius* (retama) (Rapoport 1993). La temperatura promedio anual también varía, desde los 2.4° C en las áreas altoandinas hasta los 8° C en la parte más árida, al Este de la Patagonia.

Para determinar los tipos de ambiente colonizados por las hormigas cortadoras, entre septiembre de 1991 y marzo de 1993 realicé 30 salidas en zonas ubicadas dentro de los Parques Nacionales Villarica (Chile), Puyehue (Chile), Lanín (Argentina) y Nahuel Huapi (Argentina). Las mismas fueron realizadas en las épocas de mayor actividad de estos insectos para facilitar su detección (sus nidos y senderos de forrajeo son muy conspicuos), y abarcaron desde sectores con selva Valdiviana hasta zonas de estepa herbáceo-arbustiva. En cada sitio visitado hice 5 “paseos al azar” de 15 minutos e/u, tanto en áreas naturales cercanas a rutas como en sectores no disturbados. Las observaciones abarcaron 5 metros a cada lado del recorrido, completando un área total de observación aproximada de 3000 m<sup>2</sup> por sitio. Al foral de los 75 minutos anotaba la presencia/ausencia de hormigas cortadoras, quedando de esta forma demarcados en el área de estudio ambientes con y sin cortadoras.

### *Densidad*

Para determinar la densidad de las colonias trabajé en el único ambiente con presencia de *A. lobicornis* en el área, una estepa herbáceo-arbustiva ubicada al N-E de la ciudad de Bariloche, la cual es atravesada por el Río Limay y la ruta 237, que corre al Oeste de su curso en forma casi paralela (Figura 1). Las características del área determinaron que trabajara sobre la margen Oeste del Río Limay, permitiéndome dividir en forma natural al ambiente en tres sectores con distinta vegetación dominante, claramente influenciados por la cercanía de la ruta y/o el río. Estos sectores fueron denominados: (a) RÍO-RUTA: una franja de estepa entre la ruta y el Río Limay de ancho variable (10-100 m), caracterizada por un pequeño bosque en galería con algunas leñosas como *Salix sp.* y *Schinus sp.*, especies exóticas típicas de áreas



**Figura 1.** Mapa del área de estudio indicando los sitios de muestreo (círculos). Los círculos llenos indican presencia y los vacíos ausencia de la hormiga cortadora *A. lobicornis*.

**Figure 1.** Map of the study area with the sampled sites (circles). Filled circles indicate presence and empty circles indicate absence of the leaf-cutting ant *A. lobicornis*

modificadas como *Acaena* sp., *Rumex acetosella*, *Bromus tectorum*, *Verbascum thapsus*, *Carduus nutans* y *Marrubiurr vulgare*, y varias especies típicas de la estepa herbáceo-arbustiva como *Fabiana imbricata*, *Mulinun spinosum* y *Sopa speciosa* (ver Dimitri 1962), (b) RUTA-ESTEPA: una franja de estepa al borde de la ruta con un ancho aproximado de 50 m, caracterizada por las mismas especies que el sector anterior (con gran importancia de exóticas), pero sin la presencia de las especies del bosque en galena; y (c) ESTEPA: una gran área fuera de la influencia de la ruta (> 50 m de la misma), donde las especies exóticas declinan rápidamente en su abundancia y dominan *Stipa* sp. y *Festuca* sp.

En ocho lugares ubicados al azar, a lo largo de 70 km sobre la ruta 237 desde Bariloche hasta Confluencia, conté el número de hormigueros en un área de 20x50 m en cada uno de los 3 sectores anteriormente mencionados. De esta forma totalicé 24 cuadros, abarcando un área total tensada de 24000 m<sup>2</sup>. El número de nidos/100 m<sup>2</sup> entre los diferentes sectores fue comparado mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

#### Preferencias tróficas

Para determinar si la vegetación típica de bosque y/o de áreas urbanas podrían considerarse como eventuales *barreras o corredores* para la dispersión de *A. lobicornis* hacia la Patagonia húmeda, realicé un total de 30 experiencias de oferta alimenticia (tipo “pruebas de cafetería”) en 6 hormigueros elegidos al azar. Cada experiencia consistió en ofrecerle a las hormigas -al costado del sendero de forrajeo y a 1 m de la entrada del nido-, un “menú” compuesto de un par de discos de hojas de especies conocidas (de estepa *versus* de bosque, o nativas *versus* exóticas) junto a un control de alta aceptabilidad (hojuelas de cereal). La alta aceptabilidad de las hojuelas de cereal fueron verificadas en muestreos preliminares. Los discos de hojas fueron realizados utilizando una agujereadora de papel común, sin incluir las nervaduras principales en el caso que existiesen. Las “parejas” de hojas (combinaciones) eran realizadas en forma aleatoria, según el diseño anteriormente descrito (estepa vs bosque, nativas vs exóticas). Las hojas usadas eran obtenidas de al menos 3 individuos diferentes y de 3 ranas al azar por individuo el mismo día que realizaba cada serie de experiencias. De esta forma se pretendió minimizar el efecto de la variación química intraespecífica e intraindividual que el follaje posee sobre las preferencias de las hormigas cortadoras (Howard 1990, Nichols-Orians 1991). Las hormigas encontraban el “plato del día” y retiraban los discos llevándolos hacia su nido, los cuales eran instantáneamente repuestos con la misma especie acarreada durante un lapso de 20 minutos (para más detalles metodológicos ver Nichols-Orians 1991). Con estos datos construí el Índice de Aceptación Relativa:  $A_i = \frac{\# \text{discos removidos de la } sp. i}{\# \text{de hojuelas de cereal removidas en } 20'}$ , el cual varía entre 0 (mínima preferencia) y 1 (máxima preferencia).

Las experiencias se realizaron en los 6 nidos en orden aleatorio, entre octubre de 1993 y abril de 1994. Las especies utilizadas (ver leyenda de la Figura 2) fueron seleccionadas por ser las más abundantes de los ambientes anteriormente descritos. En el caso de la estepa, no se utilizaron especies muy comunes como *Stipa* sp o *Festuca* sp, ya que éstas no son consumidas por *A. lobicornis* (Farji Brener, sin publicar).

Los niveles de aceptación relativa entre especies de estepa vs bosque, y exóticas vs nativas fueron analizados para verificar normalidad (Wilk-Shapiro entre 0.80-0.95 en todas las variables) y comparados en cada caso mediante una prueba de t pareada. Los datos del conjunto de todas las especies fueron analizados mediante un ANOVA de una vía y una prueba de Tukey a posteriori, para determinar grupos homogéneos de especies vegetales preferidas.

## Resultados

La única especie de hormiga cortadora encontrada fue *Acromyrmex lobicornis* Emery. No encontré hormigueros de *A. lobicornis* en ambientes de bosque ni en áreas urbanas. Todos estaban localizados en estepas de tipo herbáceo-arbustivas, principalmente aquellas asociadas a las rutas y a las márgenes de ríos (Figura 1). En dichos ambientes, la cantidad de nidos/ 100 m<sup>2</sup> = (media±SD) fue significativamente diferente entre sectores, notablemente más alta en los sectores RÍO-RUTA (4±2.6) y RUTA-ESTEPA (3±2.4) que en el sector sin influencia del río ni de la ruta denominado ESTEPA (0.4±0.5), (KW=9.6, P < 0.01, n=8 en cada caso).

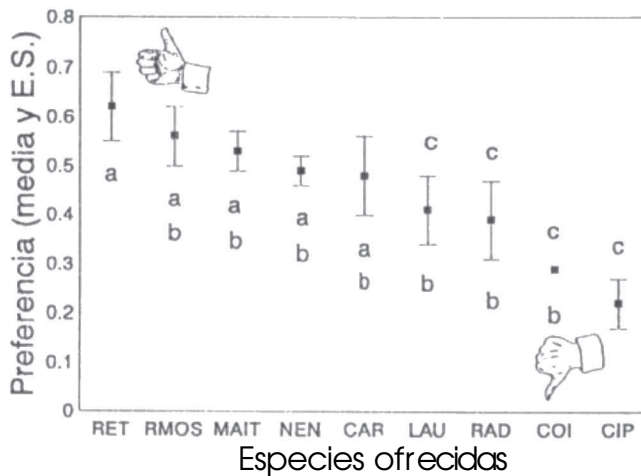
Las experiencias de oferta alimenticia revelaron que *A. lobicornis* prefirió forrajear sobre las especies exóticas en relación a las nativas (0.56±0.04 vs. 0.41 ±0.04 respectivamente, P< 0.007, t=2.96, n=25) y a las especies típicas de estepa en relación a las de bosque (0.48±0.05 vs. 0.27±0.05, P<0.0002, t=5.5, n=12) ( $A_i$  promedio±S.E.). Las especies menos preferidas ( $A_i \cong 0.3$ ) fueron todas de bosque, mientras que las más aceptadas ( $A_i = 0.6$ ) fueron *R. eglanteria* (mosqueta) y *S. scoparius* (retama), especies exóticas típicas de áreas urbanas y modificadas (Figura 2).

## Discusión

Suponiendo que las diferentes densidades de los hormigueros reflejan una preferencia de *A. lobicornis* por establecerse en determinados hábitats, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que existen dos posibles corredores para que esta especie expanda su rango geográfico hacia el N-O de la Patagonia: las márgenes de los ríos y los bordes de las rutas.

Los bosques en galería ubicados en las márgenes del río Limay ofrecen a las cortadoras una frondosa vegetación, la cual resalta en un ambiente cuya oferta forrajera es relativamente escasa. La alta densidad en el sector cercano al río puede deberse a la alta preferencia de *A. lobicornis* por *Salix humboldtiana* (observación de campo), un árbol que en ese área solo crece en las márgenes del río Limay. Una mayor oferta de forraje podría incrementar el nivel de supervivencia (Jaffé 1986, Lapointe et al. 1993), con lo cual aumentaría la producción de individuos sexuados y, por ende, la tasa de colonización (ver Deslippe y Savolainen 1994). Dado que la influencia del bosque en galería tiene un ancho limitado, la dispersión de *A. lobicornis* se vería favorecida a lo largo del río, pudiendo éste funcionar como un corredor hacia el N-O de la Patagonia.

Es conocido que las áreas geográficas de las hormigas cortadoras se incrementan con las modificaciones del hábitat realizadas por el hombre (Cherrett 1968, 1989; Jaffé y Vilela 1989, Vasconcelos 19X1). Por ejemplo, *Acromyrmex landolti* coloniza rápidamente los bosques que son cortados para sembrar forraje e introducir ganado (Fowler y Robinson 1997, Lapointe et al. 1993). En este estudio, la alta densidad de *A. lobicornis* en los bordes de ruta sugiere que los disturbios que acompañan a la construcción y mantenimiento de los caminos favorecen, de alguna forma, la instalación y el desarrollo de los hormigueros. Existen antecedentes de que los bordes de rutas puedan funcionar como corredores para la dispersión de algunas hormigas (DeMers 1993), inclusive para las cortadoras de hojas (Nogueira y Martino 1983). Existen al menos dos hipótesis, no excluyentes, que podrían explicar la mayor abundancia de *A.*



**Figura 2.** Índices de preferencia ( $A_i \pm ES$ ) de las especies de plantas ofrecidas a la hormiga cortadora de hojas *A. lobicornis* en las experiencias de ofrecimiento alimenticio (nombre científico, origen, ambiente). RET=retama (*Sarothamnus scoparius*, exótica, áreas disturbadas), RMOS=Rosa mosqueta (*Rosa eglanteria*, exótica, áreas disturbadas), MAIT=maitén (*Maytenus boaria*, nativa, bosque), NEN=neneo (*Mulinum spinosum*, nativa, estepa), CAR=cardo (*Carduus nutans*, exótica, estepa), LAU=Laura (*Schinus palagonicus*, nativa, bosque), RAD=Radal (*Lomatia hirsuta*, nativa, bosque), COI=Coihue (*Nothofagus dombeyi*, nativa, bosque), CIP=Ciprés (*Austrocedrus chilensis*, nativa, bosque). Letras diferentes implican diferencias significativas entre las preferencias relativas de las diferentes especies (ver texto).

**Figure 2.** Preference index ( $A_i \pm SE$ ) of the plant species offer to the leaf-cutting ant *A. lobicornis* in the "pickup" assay. Different letters mean significant differences between the relative preference of the species.

*lobicornis* en los bordes de las rutas. Por un lado, puede existir una selección de hábitat modelada por variables microambientales (luz, suelo, arquitectura del área). Algunos trabajos mencionan que las hormigas son selectivas en relación al tipo de suelo en donde realizan sus nidos (Johnson 1992, DeMers 1993) y que éstos afectan sus tasas de natalidad y mortalidad (Perfecto y Vandermeer 1993). Adicionalmente, las reinas fundadoras pueden seleccionar visualmente desde el aire y preferir áreas abiertas para anidar (Cherrett 1968, Vasconcelos 1990).

Por otro lado, el tipo y la oferta de la vegetación existente en un área pueden determinar el éxito de la ocupación de un hábitat. En el área patagónica, las modificaciones sobre la estepa ocasionadas por la construcción y el mantenimiento regular de las rutas favorece una gran representación de vegetación exótica, la cual es típica de ambientes disturbados y casi no existe en la estepa propiamente dicha (Rapoport 1993). Estas especies (por ejemplo, *Bromus tectorum*, *Erodium cicutariurn*, *Carduus nutans*) son muy preferidas por *A. lobicornis* para conformar su dieta, sobre las cuales forrajea de manera selectiva (Farji

Brener y Franzel, sin publicar). Dicha preferencia podría deberse a que estas especies exóticas: (a) son, en términos generales, ruderales o pioneras por lo cual teóricamente invierten menos en defensas contra herbivoría en relación a otras actividades como reproducción y crecimiento (Coley *et al.* 1985), y (b) poseen una historia evolutiva menos prolongada en común con las Attini (endémicas del Nuevo Mundo) que las especies nativas. Este menor tiempo bajo la presión selectiva del forrajeo de las cortadoras podría reflejarse en niveles de defensas menos eficientes contra estos insectos. Cualquiera sea la causa, los resultados de este trabajo sugieren que, en la región N-O de la Patagonia, una alta representación de especies exóticas aumenta la probabilidad de que *A. lobicornis* colonice dichos ambientes. Y como en la estepa estas especies exóticas se encuentran en los bordes de los caminos, las hormigas cortadoras podrían utilizar las rutas como tales para su eventual dispersión.

Suponiendo que la distribución de los organismos puede predecirse conociendo la distribución de los recursos que utilizan (*Ideal Free Distribution*, ver una revisión crítica de esta hipótesis en Kennedy y Gray, 1993) los resultados de las preferencias de *A. lobicornis* hacia determinadas clases de especies vegetales aportan información valiosa sobre la dirección de su eventual expansión. Las experiencias de aceptabilidad revelan que dos especies exóticas típicas de ambientes modificados, *R. eglanteria* (mosqueta) y *S. scoparius* (retama), son las que poseen los mayores niveles de aceptación. Estas preferencias tróficas

incrementan las posibilidades “expansivas de *A. lobicornis* hacia áreas urbanas cercanas (por ejemplo Bariloche, de donde se encuentran sólo a 15 km), donde este tipo de vegetación es muy abundante. En otras ciudades de Argentina, esta especie de hormiga cortadora ha mostrado buenas evidencias de adaptabilidad a las condiciones de vida urbana (sinantropismo), a partir de las posibilidades que le ofrecen jardines, huertas, plazas y calles (Kusnezov 1951, 1953, Bonetto 1959). Por otra parte, los niveles de preferencia obtenidos para las especies de bosque revelan que pese a no ser muy preferidas, éstas especies no son rechazadas, sugiriendo que la disponibilidad de forraje no actuaría como una *barrera* biótica ante la eventual dispersión de *A. lobicornis* hacia la parte más húmeda de la Patagonia.

Pero, ¿son las posibles vías de expansión analizadas en este estudio los verdaderos estímulos para la dispersión de *A. lobicornis* o sólo proporcionan un *corredor* viable que puede o no ser aprovechado en determinadas circunstancias? ¿Cuáles son los factores ambientales que podrían estimular o dificultar la dispersión de esta especie de hormiga?. El río Limay ya existía cuando Kusnezov (1951, 1953) no encontró rastros de esta especie, pero la ruta pavimentada no. Es posible que las modificaciones realizadas al ambiente por la construcción de estas rutas hayan facilitado la extensión de *A. lobicornis*. En algunos casos las hormigas utilizan los bordes de las rutas como *corredores* cuando su dispersión es estimulada por cambios en los factores climáticos a nivel regional. Por ejemplo, las grandes sequías en 1988 y 1989 en el Oeste de USA aparentemente fueron el estímulo para la expansión de la hormiga granívora *Pogonomyrmex occidentales*, la cual extendió su distribución colonizando bordes de rutas existentes (DeMers 1993). Sin embargo, en el área de estudio no hay una clara tendencia en cuanto a cambios climáticos durante los últimos 50 años que pudieran asociarse con la eventual extensión de *A. lobicornis*.

Por otra parte, para las hormigas los accidentes geomorfológicos no significan necesariamente un límite para la expansión de sus áreas geográficas (salvo las grandes alturas, ver Farji Brener y Ruggiero 1994). Su dispersión es mediante individuos alados, reinas fundadoras que en el caso de las cortadoras pueden recorrer distancias de hasta 11 kilómetros (Fowler *et al.* 1986b). Esto implica, al menos potencialmente, una gran capacidad de dispersión ya que *A. lobicornis* produce individuos alados al menos una vez al año (Bonetto 1959). Otros factores climáticos del área, como las temperaturas y precipitación promedio anual, se encuentran dentro de los límites tolerables para las hormigas cortadoras (Farji Brener y Ruggiero 1994), al menos en los sectores ecotonales de la Patagonia húmeda. Sin embargo, sería interesante analizar el papel de la frecuencia e intensidad del viento en el área de estudio (el 75 % de las veces sopla desde el N o N-O con una velocidad de entre 40 y 50 km/h), ya que podría estar limitando, o al menos retardando, el avance de esta especie hacia el N-O de la Patagonia.

Debido a la ausencia de información cuantificable sobre su presencia en el área anterior a este estudio, es difícil *afirmar* que *A. lobicornis* se encuentra actualmente en expansión. Sin embargo, Kusnezov (1951, 1953) en su detallado estudio sobre las hormigas de la Patagonia, menciona explícitamente su ausencia en sectores que actualmente poseen altas densidades de esta especie. Este hecho sugiere que, o Kusnezov no encontró hormigas cortadoras en el área pese a que éstas existían en aquellas épocas, o que *A. lobicornis* ha ido extendiendo su rango geográfico en los últimos 40 años, opción que considero más probable. Algunos atributos de esta especie (una gran capacidad de adaptarse a diferentes ambientes, consumo de mono y dicotiledóneas, gran plasticidad en la conformación de su dieta y alta tasa reproductiva, ver Bonetto 1959, Kusnezov 1951, 1978, Jaffé 1986) sumado a la posible ausencia de enemigos naturales, hace factible caracterizarla como una muy buena colonizadora (ver Williams 1994). Este trabajo, al describir su ubicación preferencial en determinados hábitats y determinar sus potenciales preferencias tróficas, brinda la primera información básica sobre sus posibles vías de expansión hacia el N-O de la Patagonia. Sin embargo, tanto las posibles ampliaciones de su rango geográfico como las rutas de expansión aquí discutidas deben considerarse con cautela, ya que las asociaciones encontradas en este estudio no son necesariamente causales, y podrían existir otras hipótesis alternativas que expliquen la eventual dispersión de *A. lobicornis*.

**Agradecimientos.** Los comentarios de Patricia Folgarait me ayudaron a mejorar este trabajo, el cual fue realizado mediante un subsidio de la Fundación Antorchas y el apoyo técnico de la Universidad Nacional del Comahue.

## Bibliografía

- Bonetto, A. A. 1959. Las hormigas cortadoras de la provincia de Santa Fé (*Anta* y *Acromyrme*-Y). Ministerio de Agricultura y Ganadería, Dirección General de Recursos Naturales, Santa Fé.
- Coley, P.D., J. P. Briant y F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Cherrett, I. M. 1968. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci. Trop. Region* 12:295-310.
- Cherrett, J. M. 1989. Leaf-cutting ants, 473-488. En Lieth, H. y M. Werger (Eds.), *Ecosystems of the World 14b, Tropical rain Forest Ecosystem*. Elsevier, N.Y.
- DeMers, M. 1993. Roadside ditches as corridors for range expansion of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentales* Cresson). *Landscape Ecology* 8:93-102.
- Deslippe, R. y R. Savolainen. 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *J. of Anim. Ecol.* 6:756-764.
- Dimitri, M. J. 1962. La Flora Andino-Patagónica. Tomo IX, Anales de Parques Nacionales. Secretaría de Agricultura y Ganadería de la Nación, Dirección Nacional de P.N., Buenos Aires.
- Farji Brener, A. G. y A. Ruggiero. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* & *Acromyrme*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *J. Biog.* 21: 391-399.
- Fowler, H.G. y S. Robinson. 1977. Foraging and grass selection by the grass-cutting ant *Acromyrme landolti* in habitats of introduced forage grasses in Paraguay. *Bull. Ent. Res.* 67:659-66.
- Fowler H.G., L.C. Forti, V. Da Silva y N. B. Saes. 1986a. Economics of grass-cutting ants, 18-35. En Logfren, S. y R.K. Vander Meer (Eds.), *Fire and leaf-Cutting Ants: Biology and Management*, Westview Press, Colorado.
- Fowler H.G., L.C. Forti, V. Da Silva y N. B. Saes. 1986b. Population dynamics of leaf-cutting ants, 123-145. En Logfren, S. y R.K. Vander Meer (Eds.), *Fire and leaf-Cutting Ants: Biology and Management*, Westview Press, Colorado.
- Howard, J. J. 1990. Infidelity of leaf cutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? *Oecologia* 82:394-401.
- Jaffé, K. 1986. Control of *Atta* and *Acromyrme* species in Pine tree plantations in the Venezuelan Llanos, 409-416. En Logfren, S. y R.K. Vander Meer (Eds.), *Fire and leaf-Cutting Ants: Biology and Management*, Westview Press, Colorado.
- Jaffé, K. y E. Vilela. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forests. *Biotropica* 21:234-236.
- Johnson, R. A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124
- Kennedy, M. y R. D. Gray. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments in the Ideal Free Distribution. *Oikos* 68:158-166.
- Kusnezov, N. 1951. Algunos datos sobre la dispersión geográfica de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la República Argentina. *Anales de la Soc. Científica Argentina*, Tomo CLIII. Univ. Nac. de Tucumán e Inst. M. Lillo.
- Kusnezov, N. 1953. Las hormigas en los parques nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados. *Anales del Museo Nahuel Huapi*, Tomo 111, Ministerio de Agricultura y ganadería de la Nación, P.N., Bs.As.
- Lapointe, S.L., M. S. Serrano y A. Villegas. 1993. Colonization of two tropical forage grasses by *Acromyrme landolti* in eastern Colombia. *Florida Entomologist* 76:359-365.
- Nichols-Orians, C.M. 1991. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf cutter ant. *Ecology* 72:1609-1623.
- Nogueira, S. B. y M. Martino. 1983. Leaf-cutting ants (*Atta sp.*) damage and distribution along brazilian roads, 181-186. En Jaisson, P. (Ed.). *Social Insects in the Tropics*. Univ. París-Nord.
- Perfecto, I. y J. Vandenneer. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25:316-321.
- Rapoport, E. H. 1975. Areografía: estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México D. F.
- Rapoport, E. H. 1993. The process of plant colonization in small settlements and large cities, 190-207. En M. McDonnell y S. Pickett (Eds). *Humans as Components of Ecosystems*. Springer-Verlag, N.Y.
- Vasconcelos, H. L. 1990. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 6:249-252.
- Williams, D. F. 1994. *Exotic Ants. Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder, Colorado.

Recibido: Noviembre 24, 1995

Aceptado: Noviembre 30, 1996