Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

# Interacciones tróficas entre dos especies simpátricas de hormigas cortadoras y el ensamble de plantas en el Monte central

Nobua Behrmann, Beatriz E.

2014

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Nobua Behrmann, Beatriz E.. (2014). Interacciones tróficas entre dos especies simpátricas de hormigas cortadoras y el ensamble de plantas en el Monte central. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Nobua Behrmann, Beatriz E.. "Interacciones tróficas entre dos especies simpátricas de hormigas cortadoras y el ensamble de plantas en el Monte central". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

**Dirección:** Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

**Contacto:** digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

# Interacciones tróficas entre dos especies simpátricas de hormigas cortadoras y el ensamble de plantas en el Monte central

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el Área Ciencias Biológicas

BEATRIZ E. NOBUA BEHRMANN

Director de Tesis: JAVIER LOPEZ DE CASENAVE

Director Asistente: FERNANDO A. MILESI

Consejero de Estudios: RICARDO GÜRTLER

Lugar de trabajo: Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto, Departamento de Ecología, Genética y Evolución

*Buenos Aires, abril 2014*

# INTERACCIONES TRÓFICAS ENTRE DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DE HORMIGAS CORTADORAS Y EL ENSAMBLE DE PLANTAS EN EL MONTE CENTRAL


## Resumen

Aunque la disponibilidad de agua es considerada el principal factor que regula a las comunidades de plantas en los ecosistemas áridos, las interacciones con los herbívoros también pueden jugar un rol importante. En ecosistemas neotropicales, el gremio de los herbívoros se caracteriza por la ausencia de grandes ungulados y la presencia destacada de las hormigas cortadoras. Estas hormigas pueden interactuar de diversas maneras con la comunidad de plantas, generando cambios en su dinámica y composición. El objetivo de este trabajo fue analizar los efectos recíprocos entre las plantas y las hormigas cortadoras en el Monte central, y en particular las posibles consecuencias de la acción de las hormigas sobre la estructura y la dinámica de las comunidades de plantas. Para ello se estudiaron diferentes aspectos de la ecología trófica de *Acromyrmex lobicornis* y *Acromyrmex striatus*. Ambas especies forrajean activamente desde la primavera hasta el otoño, pero *A. lobicornis* es mayoritariamente nocturna y *A. striatus* es exclusivamente diurna. En general, *A. lobicornis* forrajea a temperaturas menores que *A. striatus* sin superponerse en sus temperaturas de forrajeo óptimo, lo cual podría deberse a que las especies tienen distintos rangos de tolerancia a la temperatura o a que presentan cierto grado de evitación. Ambas muestran una dieta generalista y oportunista, cosechando un alto porcentaje de las especies de plantas disponibles en su entorno. La composición de su dieta y su grado de selectividad depende principalmente de las variaciones estacionales e interanuales en la disponibilidad de los recursos. A nivel de colonia, *A. lobicornis* cosecha mucho más material vegetal que *A. striatus*, aunque esta diferencia no se observa a nivel poblacional ya que las colonias de *A. striatus* son mucho más abundantes. Cada especie llega a cosechar 70–72 Kg/ha·año, o, entre ambas, el ~20% de la productividad primaria en el área de estudio. Estas hormigas también cosechan una gran cantidad de frutos y pueden actuar como dispersoras de semillas. En el caso del arbusto *Condalia microphylla*, no solo depositan las semillas lejos de la planta madre y en micrositios favorables sino que, además, estas semillas dispersadas tienen mayor capacidad de germinación que las que no fueron manipuladas por las hormigas. Este estudio muestra que en estos ecosistemas desérticos las interacciones entre las hormigas cortadoras y las plantas son frecuentes e intensas, y pueden jugar un rol importante en la dinámica de las comunidades de plantas.



**Palabras clave:** ecología de comunidades, interacciones planta-animal, desiertos, herbivoría, dispersión de semillas, *Acromyrmex*, forrajeo, impacto

# INTERACTIONS AMONG TWO SYMPATRIC SPECIES OF LEAF-CUTTER ANT AND THE PLANT ASSEMBLAGE IN THE MONTE DESERT


## Abstract

Though water availability is considered the main factor regulating desert plant communities, interactions with herbivores may also play an important role in arid ecosystems. Herbivore's guild in the Neotropics is characterized by the absence of big ungulates, and the presence of leafcutter ants. These ants interact in diverse ways with the plant community, generating changes in its dynamics and composition. The goal of this work was to analyze the reciprocal effects among plants and leaf-cutter ants in the central portion of the Monte desert, and particularly the possible consequences of ants' activity on the structure and dynamics of desert plant communities. To do so, I studied different aspects of *Acromyrmex lobicornis* and *Acromyrmex striatus*' trophic ecology. Both ant species actively forage from spring to autumn, but *A. lobicornis* is mostly noctunal, while *A. striatus* is exclusively diurnal. In general, *A. lobicornis* forages at lower temperatures than *A.* striatus, and doesn't overlap in its optimal foraging temperatures, which might relate to differences in their thermal tolerance ranges or certain degree of avoidance to each other. Both species show a generalist and opportunist diet and harvest a high percentage of the available plants. Diet composition and degree of selectivity mostly depends on seasonal and inter-annual variations of resource availability. At the colony level, *A. lobicornis* harvests much more vegetation than *A. striatus*, though this difference can't be found at the population level because *A. striatus* colonies are more abundant. Each species can harvest 70–72 Kg/ha·year, or, among both of them, ~20% of primary productivity in the study area. These ants also harvest a large amount of fruits and can act as seed dispersers. In the case of the shrub *Condalia microphylla*, they not only move the seeds far away from the parental plant and towards favourable microsites, but also they cause the dispersed seeds to germinate more often and faster than the seeds that weren't manipulated by the ants. This study shows that in desert ecosystem interactions between leaf-cutter ants and plants are frequent and intense, and can play an important role in the dynamics of desert plant communities.



**Key words:** community ecology, animal-plant interactions, desert, herbivory, seed dispersion, *Acromyrmex*, foraging, impact

# AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis directores Javier Lopez de Casenave y Fernando Milesi, quienes estuvieron presentes desde el comienzo, guiándome y acompañándome en todas las etapas de este proceso. A Javier por brindarme su apoyo, su consejo y su plena confianza a lo largo de estos 6 años. A Fernando por estar siempre presente (incluso a la distancia) y por ser profesor, director, compañero y amigo todo al mismo tiempo.

Quiero agradecer también a mis compañeras académicas y de laboratorio: Carolina Guerra Navarro, Taty Sagario, Laura Andrade, Carolina Paris, María del Mar Beaumont, Vanina Elizalde, Bárbara Paván, Lucía Rodríguez Planes, Gabriela Pirk y Alejandra Ribichich por generar un hermoso ambiente de trabajo, por brindarme su amistad y por sus invaluables contribuciones no solo a esta tesis sino también a mi desarrollo como persona.

Durante las campañas a Ñacuñán, varias personas han colaborado directamente con el trabajo de campo haciéndolo más divertido y gratificante: Laura Andrade, Lucila Herbert y, especialmente Lucía Rodríguez Planes, quien estuvo presente cuando más lo necesitaba, brindándome su ayuda y su contención. Además, he tenido la suerte de compartir mis viajes de campo con Carolina, Taty, María del Mar, Laura, Agustín, Bárbara, Gilda, Víctor, Javier y Fernando, quienes hicieron de cada campaña un momento inolvidable. También quiero agradecerles a Virgilio, Juan, Don Blanco y los guardaparques de Ñacuñán por brindarme su ayuda solícita en más de una ocasión durante estos años de campañas al desierto.

Muchas otras personas han colaborado de diferentes maneras en la realización de esta tesis. Cecilia Carmarán y Alejandra Ribichich me asesoraron con los ensayos de germinación. Ingrid Parker y Bruce Lyon (y sus estudiantes) me incorporaron temporalmente en sus laboratorios durante mis estadías en Santa Cruz, asesorándome y estimulándome con mi trabajo. Además de mis directores, Gabriela Pirk, Rodrigo Pol y Alejandro Farji-Brener han revisado críticamente diferentes capítulos de esta tesis, realizando contribuciones de vital importancia.

Agradezco mis padres, Ilse y Oscar, y a mi hermano Martín por brindarme su cariño y apoyo incondicional en todas mis elecciones vocacionales y de vida. Por estar siempre presentes, alegrándose en los momentos buenos y dándome ánimos en los malos. A mis amigos, en especial a Eugenia, Hernán, Natalia, Nati, Luciana, María y Lucas, que me acompañaron desde los inicios de mi carrera y durante todo este proceso. Que pusieron orejas y hombros en repetidas ocasiones, y me cobijaron con su cariño e ingenio sin límites. Agradezco profundamente a Joe Sapp, por confiar siempre en mí. Por estimularme y alentarme a seguir avanzando siempre. Por sus contribuciones intelectuales a este trabajo y por brindarme su apoyo incondicional en este proyecto y en los que están por comenzar.

Finalmente, quiero agradecer el apoyo institucional de la Universidad de Buenos Aires y el financiamiento otorgado por el CONICET, la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad de Buenos Aires y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, que permitieron que este trabajo pudiera llevarse a cabo.

# ÍNDICE

**Resumen** ..... **iii**

**Abstract** ..... **v**

**Agradecimientos** ..... **vii**

**Índice** ..... **ix**

**Capítulo 1. Introducción general** ..... **1**
Las interacciones planta-herbívoro en los desiertos ..... 3
Las hormigas cortadoras de hojas ..... 4
Área de estudio ..... 7
*El desierto del Monte* ..... 7
*La Reserva de Ñacuñán* ..... 8
Estructura de la tesis ..... 13

**Capítulo 2. Patrones diarios y estacionales de actividad de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* y su relación con la temperatura** ..... **17**
Resumen ..... 17
Introducción ..... 19
Métodos ..... 21
Resultados ..... 22
Discusión ..... 27

**Capítulo 3. Dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central: selectividad y variaciones estacionales** ..... **33**
Resumen ..... 33
Introducción ..... 35
Métodos ..... 37
Resultados ..... 40
Discusión ..... 52

**Capítulo 4. Impacto de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* sobre la vegetación en el Monte central** ..... **59**
Resumen ..... 59
Introducción ..... 61
Métodos ..... 63
Resultados ..... 65
Discusión ..... 67

**Capítulo 5. El doble rol de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* como consumidoras y dispersoras de semillas** ..... **73**
Resumen ..... 73

Introducción ..... 75
Métodos ..... 77
*Tasa de remoción de frutos* ..... 77
*Distancia de dispersión de frutos* ..... 79
*Tasa de acumulación de semillas en los basureros* ..... 79
*Germinación de las semillas dispersadas* ..... 80
Resultados ..... 81
Discusión ..... 86

**Capítulo 6. Discusión general y conclusiones ..... 93**
Efectos de la disponibilidad de plantas sobre las hormigas cortadoras ..... 95
Efectos de las hormigas cortadoras sobre las plantas ..... 97

**Bibliografía ..... 103**

*"When we try to pick out anything by itself, we find it hitched to everything else in the Universe."* – John Muir

# CAPÍTULO 1

## Introducción general

**Las interacciones planta-herbívoro en los desiertos**

Los desiertos constituyen el hábitat terrestre más abundante del planeta, ocupando el 25–30% de su superficie (Whitford, 2002). Son ambientes rigurosos en donde la pérdida anual de agua por evapotranspiración supera a los ingresos por precipitaciones (Polis, 1991). Históricamente se los consideró sistemas simples en los cuales la disponibilidad de agua es el principal factor de regulación que controla directa o indirectamente el flujo de energía a lo largo de toda la trama trófica (Noy-Meir, 1973). Sin embargo, estudios más recientes muestran que los desiertos son en realidad sistemas relativamente complejos. La elevada diversidad de algunos taxa, la alta heterogeneidad espacial y temporal y la gran variedad de interacciones bióticas son algunos de los factores que promueven esta complejidad (Polis, 1991).

Uno de los paradigmas más usados para tratar de comprender cuáles son los factores que regulan la distribución, abundancia y diversidad de las especies en las comunidades es la dicotomía entre su control por procesos “desde abajo” (*bottom-up*) o por procesos “desde arriba” (*top-down*) (Hunter & Price, 1992; Power, 1992; Meserve et al., 2003). La regulación por procesos “desde abajo” implica que los productores se encuentran fuertemente limitados por los recursos disponibles (e.g., agua, nutrientes) y, a su vez, controlan a los consumidores. En cambio, los controles “desde arriba” implican que son los consumidores los que regulan a los productores. En líneas generales, el control “desde abajo” está causado principalmente por factores abióticos, mientras que el control “desde arriba” depende de interacciones bióticas (Meserve et al., 2003).

Como el agua es un factor limitante en los ecosistemas áridos donde las precipitaciones suelen ser escasas y poco predecibles (aunque algunos de ellos tienen una marcada estacionalidad), en general se los considera como sistemas regulados mayormente “desde abajo”. Como contraparte, suele considerarse que la importancia relativa del control “desde arriba” sobre la estructura y la dinámica de la comunidad de plantas es particularmente débil, ya que la producción primaria es consistentemente baja (Báez et al., 2006). Sin embargo, se ha demostrado que los consumidores pueden controlar la composición, productividad y diversidad de las comunidades desérticas mediante el consumo de las partes vegetativas y de las semillas (Brown & Heske, 1990; Kerley et

al., 1997; Curtin et al., 1999; Gutiérrez & Meserve, 2000). Estos patrones aparentemente contradictorios surgen como resultado de respuestas no lineales entre las precipitaciones, la producción primaria y los consumidores (Brown et al., 2001), que implicarían variaciones temporales en el predominio de los controles “desde abajo” y “desde arriba” sobre las interacciones tróficas y la estructura de las comunidades (Oksanen, 1988; Meserve et al., 2003; Báez et al., 2006).

Los estudios de las interacciones planta–herbívoro en los ecosistemas áridos se han focalizado principalmente en los mamíferos (Chew & Chew, 1970; McNaughton, 1985; Krausman & Leopold, 1988; Bertiller et al., 2009). Sin embargo, los insectos herbívoros son muy diversos en estos ambientes y pueden juegan un papel importante en el funcionamiento del ecosistema (MacKay, 1991; Bertiller et al., 2009; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2009). En los desiertos neotropicales es particularmente notoria la presencia de las hormigas cortadoras de hojas. Estas hormigas pueden afectar a las comunidades de plantas de varias maneras: mediante el consumo de las partes verdes (herbivoría), a través del movimiento de grandes cantidades de suelo desde zonas profundas hasta la superficie cuando construyen sus nidos y por el consumo y el movimiento de semillas (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Hölldobler & Wilson, 2011). Así, de manera directa o indirecta, estas hormigas modulan la disponibilidad de recursos para otros organismos, por lo que se las considera “ingenieras ecosistémicas” (Wirth et al., 2003).

## Las hormigas cortadoras de hojas

Las hormigas cortadoras de hojas pertenecen a la tribu Attini de la subfamilia Myrmicinae. Esta tribu está compuesta por 13 géneros y aproximadamente 230 especies distribuidas a lo largo de la Región Neotropical (México, América Central y América del Sur), con algunas pocas especies que se extienden hasta el sur de los Estados Unidos (Hölldobler & Wilson, 2011). Todas las especies dentro de esta tribu exhiben el hábito de cultivar y alimentarse de un hongo, generalmente perteneciente a la familia Lepiotaceae (Agaricales: Basidiomycota) (Hölldobler & Wilson, 2011). Las llamadas “Attini inferiores” comprenden ocho géneros, muy poco conspicuos, que no atacan directamente a las plantas y usan heces de insectos y material en descomposición como

sustrato para el hongo. Los restantes cinco géneros constituyen el grupo de las “Attini superiores”, representadas principalmente por dos géneros: *Atta* y *Acromyrmex*, las más comúnmente llamadas hormigas cortadoras.

Las hormigas cortadoras cosechan fragmentos de hojas, flores y frutos para nutrir los jardines de hongos que mantienen dentro de sus nidos (Beattie & Hughes, 2002). Todas las “Attini superiores” cultivan un grupo derivado de hongos de la tribu Leucocoprineae, incapaces de vida libre (Hölldobler & Wilson, 2011). En esta relación mutualista entre las hormigas y el hongo, las hormigas se benefician porque el hongo provee las enzimas que rompen el tejido vegetal, detoxifica algunos compuestos secundarios de las plantas y provee a las hormigas de algunos químicos esenciales (North et al., 1997). En retribución, el hongo es cultivado en un ambiente que es mantenido virtualmente libre de competidores y es provisto constantemente con sustrato apropiado (North et al., 1997). El micelio del hongo forma unas estructuras ricas en lípidos llamadas *gongylidia*, que son la única fuente de alimento de las larvas. El hongo también constituye el ~5% de la dieta de las obreras adultas, las cuales además se alimentan de savia (Littledyke & Cherrett, 1976).

Las interacciones entre las hormigas cortadoras y la vegetación pueden ser directas o indirectas. Dentro de las interacciones directas, la que más atención ha recibido es la utilización de las partes verdes de las plantas como recurso energético. Las hormigas cortadoras de hojas son consideradas los herbívoros dominantes del Neotrópico ya que consumen mucha más vegetación que cualquier otro grupo de animales de diversidad taxonómica comparable (Höldobler & Wilson, 1990). La actividad de herbivoría de las hormigas puede ejercer un fuerte control “desde arriba” sobre la vegetación al afectar la dinámica y la composición de la comunidad de plantas. Por ejemplo, las hormigas cortadoras del género *Atta* que habitan en las selvas tropicales reducen significativamente la densidad de renovales de algunas especies de árboles (Rao et al., 2001) y la defoliación masiva por parte de estas hormigas puede ocasionalmente matar árboles adultos (Rockwood, 1975). A su vez, en este tipo de interacción las especies de plantas palatables, ya sea individualmente o como grupo funcional, pueden ser consideradas como recursos clave cuyas fluctuaciones en abundancia podrían influir sobre sus consumidores, ejerciendo un control “desde abajo” sobre las hormigas (Vasconcelos & Cherrett, 1997; Farji-Brener, 2001; Peñaloza & Farji-Brener, 2003).

Las interacciones indirectas entre las hormigas cortadoras y las plantas incluyen el enriquecimiento del suelo a partir del material que descartan en sus basureros, en donde las hormigas modifican el ciclado de nutrientes y su transferencia hasta las capas superiores del suelo cuando construyen sus nidos (Wirth et al., 2003; Sternberg et al., 2007). Los basureros constituyen sitios ricos en carbono orgánico y nutrientes, con una mayor capacidad de retención de agua que el suelo adyacente (Farji-Brener & Ghermandi, 2000). Esto hace que las hormigas cortadoras sean potencialmente importantes en determinar los patrones de recolonización de plantas en los nidos abandonados o muertos. Estudios en la selva tropical de Brasil mostraron que las hormigas cortadoras pueden tener un efecto importante en la sucesión del bosque al alterar las propiedades físicas y químicas del suelo. Por ejemplo, el suelo asociado a los nidos de *Atta sexdens* tiene menor resistencia a la penetración y es más rico en $Ca^{++}$ y $Mg^{++}$, características que promueven un aumento en la biomasa de raíces y favorecen el crecimiento de las plántulas (Moutinho et al., 2003). En muchos casos, especialmente en aquellas especies que habitan en selvas tropicales, las hormigas clarean la vegetación que crece sobre y alrededor del nido. Esto hace que las áreas alrededor de los nidos tengan características físicas particulares, como una mayor apertura del dosel, mayor disponibilidad de luz y mayor temperatura que las zonas aledañas (Meyer et al., 2011). Estas diferencias en el microclima tienen un gran impacto sobre la germinación de semillas, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas (Corrêa et al., 2010).

Las hormigas cortadoras ocupan desde ecosistemas desérticos hasta selvas en la Región Neotropical. Algunas especies que habitan en las selvas tropicales han sido intensamente estudiadas y se ha comprobado el gran impacto que tienen al actuar como herbívoros y como cicladores de nutrientes (Wirth et al., 2003; Hölldobler & Wilson, 2011). Sin embargo, todavía no es claro hasta qué punto el rol ecológico que cumplen las hormigas cortadoras en la selva puede aplicarse a aquellas especies que habitan en los desiertos. Dadas las grandes diferencias entre estos dos tipos de ecosistemas en cuanto a los factores abióticos y las interacciones que los caracterizan, es probable que las hormigas cortadoras presenten efectos cualitativa y cuantitativamente diferentes sobre las comunidades de plantas de desierto.

## Área de estudio

*El desierto del Monte:*

La Provincia Biogeográfica del Monte comprende una franja que se extiende al este de la cordillera de los Andes desde la provincia de Salta (24º30'S) hacia el sur, ensanchándose hasta alcanzar la costa atlántica en la provincia de Chubut (44º20'S) (Figura 1.1). Ocupa más de 46 millones de hectáreas a lo largo de su gran extensión latitudinal (más de 2000 km). Limita al norte con la Puna y la Prepuna, al oeste con la cordillera de los Andes, al sur con la estepa patagónica y al este con el bosque seco del Chaco y el Espinal (Morello, 1958; Cabrera, 1976).

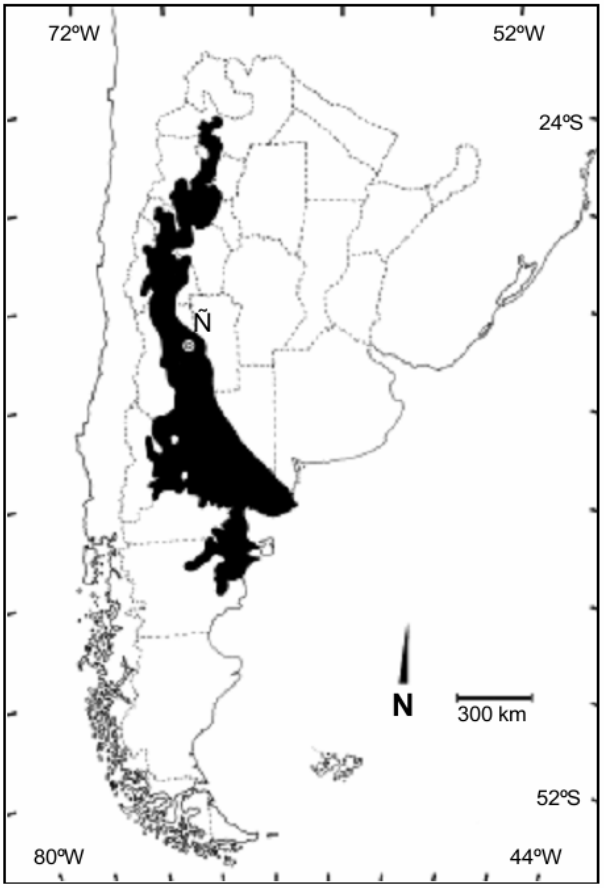


**Figura 1.1.** Provincia Biogeográfica del Monte (en color negro) y ubicación de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Ñ) en la provincia de Mendoza. Tomado de Lopez de Casenave (2001).

El desierto de Monte constituye una de las zonas más áridas de Argentina (Abraham et al., 2009). Su clima es cálido y seco, con alta variación térmica diaria y estacional. A pesar de su gran extensión latitudinal, la temperatura promedio anual solo varía entre 13.4 y 17.5 °C (Cabrera, 1976). La amplitud térmica anual (i.e., la diferencia entre la temperatura promedio del mes más cálido y del más frío del año) alcanza 17 ºC en la porción central de esta región (Labraga & Villalba, 2009).

Las lluvias son escasas y muy variables en toda la región, con un marcado gradiente este–oeste: las precipitaciones totales anuales varían entre 100 y 350 mm en la mayor parte del área, aunque en pocos lugares superan los 200 mm (Morello, 1958; Lopez de Casenave, 2001; Labraga & Villalba, 2009). La relación entre las precipitaciones y la evapotranspiración potencial varía entre 0.01 y 0.5, indicando un marcado déficit de agua en toda la región (Labraga & Villalba, 2009). La estación seca dura hasta un máximo de nueve meses y las lluvias están restringidas al verano, excepto en el sur donde tienden a distribuirse más regularmente a lo largo del año (Lopez de Casenave, 2001).

El tipo de vegetación predominante en el Monte es el matorral o estepa arbustiva en la que aparecen bosques abiertos de poca extensión localizados en áreas con provisión continua de agua (Morello, 1958; Cabrera & Willink, 1980). El tipo de estepa más extendido es el jarillal, dominado por los arbustos del género *Larrea* (jarillas). Secundariamente, aparecen cactáceas (en el norte) o árboles bajos y arbustos de porte mediano (Lopez de Casenave, 2001). La cobertura de herbáceas es espacialmente variable, dependiendo de la variabilidad en las precipitaciones y, actualmente, del impacto de la ganadería. Los bosques en el Monte son comunidades edáficas; los más comunes son los bosques de *Prosopis* spp. (algarrobos) o de *Salix humboldtiana* (sauce), de poca extensión (Morello, 1958), que se presentan en márgenes de ríos o en zonas de subsuelo húmedo con napa freática poco profunda (Cabrera, 1976).

*La Reserva de Ñacuñán*:

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (34º03’S, 67º54’O) se encuentra en la porción central del desierto del Monte, en la provincia de Mendoza (Figura 1.1). Tiene una superficie de 12800 ha y está atravesada por la ruta provincial 153 (Figura 1.2). Desde

1971, cuando se construyó el alambrado perimetral, no se ha registrado pastoreo, con la excepción de una pequeña área en su interior en donde se mantienen unos pocos caballos.

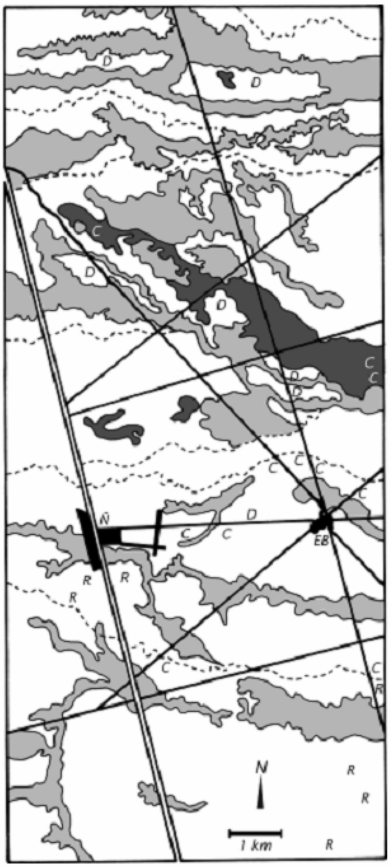


**Figura 1.2.** Reserva de la Biosfera de Ñacuñán. En blanco se muestra el algarrobal de *Prosopis flexuosa*, en gris claro el jarillal de *Larrea cuneifolia* y en gris oscuro el medanal. Los ambientes de poca extensión están señalados con letras (C: chañaral, D: jarillal de *Larrea divaricata*, R: retamal). Las líneas negras corresponden a los principales caminos de la reserva, las líneas discontinuas a los cauces temporarios y la doble línea corresponde a la ruta 153. Se indica la ubicación del pueblo de Ñacuñán (Ñ) y de la Estación Biológica (EB). Tomado de Lopez de Casenave 2001.

El clima es árido-semiárido, estacional, con veranos cálidos y relativamente húmedos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual es de 15.6 ºC, con registros de

máxima absoluta de 42.5 ºC y mínima absoluta de -13 ºC en el periodo 1972–1998 (Lopez de Casenave, 2001). La oscilación diaria de la temperatura es muy grande (promedio: 16.2 ºC), con importantes diferencias de temperatura entre micrositios con el suelo expuesto y bajo la sombra de la vegetación (Milesi, 2006). El régimen de lluvias presenta una marcada estacionalidad y gran variación interanual. El promedio de precipitaciones anuales en Ñacuñán es de 343.6 mm (periodo 1972–2005), un valor relativamente alto para el desierto del Monte. Más del 75% de las lluvias anuales cae en los meses de primavera y verano (262 mm, rango: 91–585 mm), lo que coincide con el periodo de mayores temperaturas y determina la temporada de crecimiento de las plantas (octubre–marzo). A pesar del importante aporte de agua que se produce durante esta estación, el balance hídrico es deficitario a lo largo de todo el año (i.e., la evapotranspiración siempre es mayor que las precipitaciones; Roig, 1971).

**Tabla 1.1.** Temperaturas promedio (± desvío estándar) y precipitaciones totales en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán en los años en los que se realizó este estudio y su respectivo promedio histórico. Los registros fueron obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva. Por falta de datos, el año 2008 solo incluye el período mayo–diciembre y el año 2011 no incluye el mes de junio.

| Año | Temperatura (ºC) | Precipitación (mm) |
|---|---|---|
| 2008 | 15.0 ± 6.5 | 139.9 |
| 2009 | 17.2 ± 6.7 | 225.0 |
| 2010 | 16.6 ± 7.5 | 170.4 |
| 2011 | 17.3 ± 6.4 | 250.0 |
| 2012 | 16.9 ± 6.8 | 368.9 |
| Promedio histórico | 15.6 ± 0.9 | 343.6 ± 111.9 |

Este estudio se realizó entre los años 2008 y 2012, período caracterizado por escasas precipitaciones durante los primeros cuatro años y cercanas al promedio histórico durante el último año (Tabla 1.1). Las precipitaciones mensuales variaron mucho entre años durante este período (Figura 1.3).

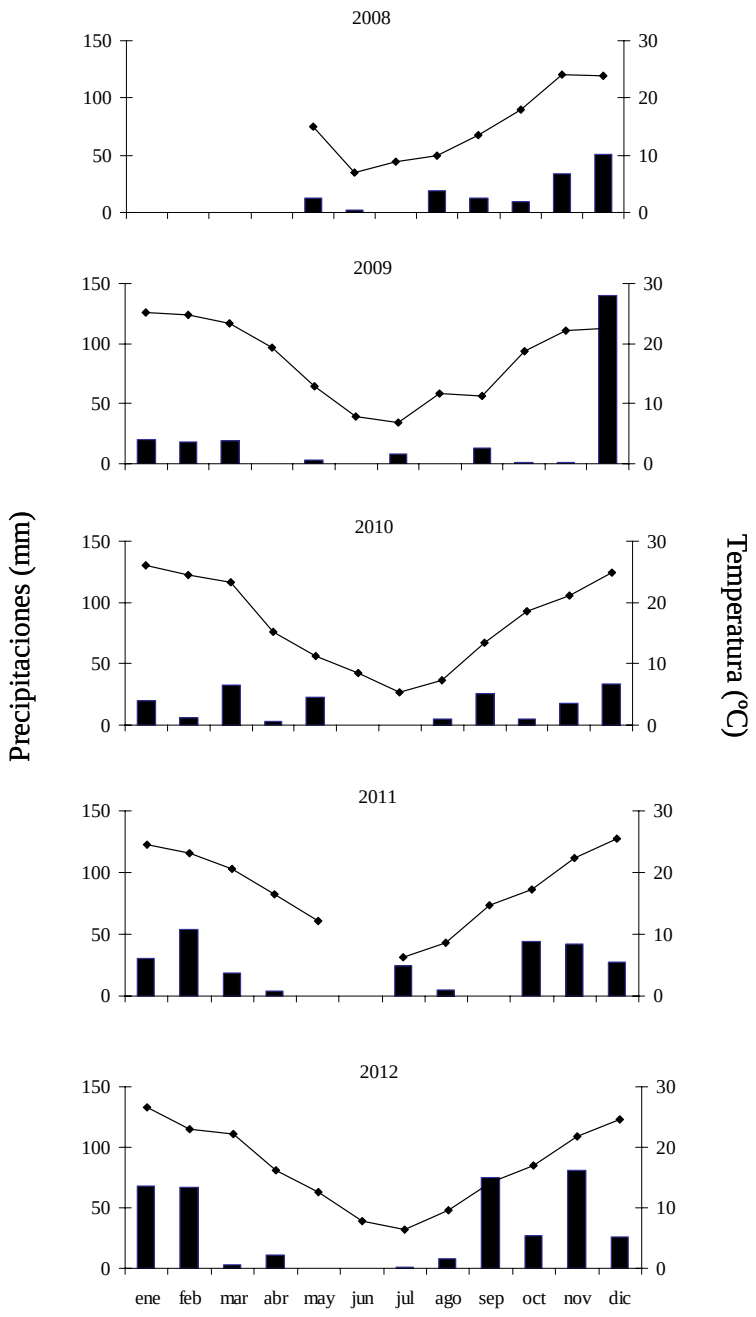


**Figura 1.3.** Precipitación mensual (barras negras) y temperatura promedio mensual (líneas negras) en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán entre 2008 y 2012. Los registros fueron obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva. Por falta de datos, el año 2008 solo incluye el período mayo-diciembre y el año 2011 no incluye el mes de junio.

Los tres ambientes más representativos de Ñacuñán son el bosque abierto de *Prosopis flexuosa* (algarrobal), el matorral de *Larrea cuneifolia* (jarillal) y la comunidad de los médanos (medanal) (Roig, 1971). El algarrobal es el ambiente predominante de la

reserva (Figura 1.2) y es en donde se llevó a cabo este trabajo. Allí, los árboles bajos (*Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans*) están dispersos en una matriz de arbustos altos, marcadamente dominada por *Larrea divaricata* (jarilla), que alcanza una cobertura de 11–32% (Marone, 1991). Otros arbustos de importancia son *Condalia microphylla*, *Capparis atamisquea* y *Atriplex lampa*. Puede distinguirse también un estrato subarbustivo, en el que se encuentran *Lycium* spp., *Mulguraea aspera* y *Acantholippia seriphioides*. En el estrato herbáceo predominan las gramíneas; su cobertura es de 25–50% (Marone, 1991). Se destacan *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita*, *Digitaria californica*, *Aristida* spp., *Setaria leucopila*, *Sporobolus cryptandrus* y *Jarava ichu*. Numerosas especies de dicotiledóneas contribuyen al estrato herbáceo (principalmente *Chenopodium papulosum*, *Phacelia artemisioides*, *Sphaeralcea miniata*, *Parthenium hysterophorus*, *Glandularia mendocina* y *Descurainia* spp.), aunque su presencia y cobertura —usualmente menor que la de las gramíneas— varían mucho entre años en respuesta a las precipitaciones (Lopez de Casenave, 2001).

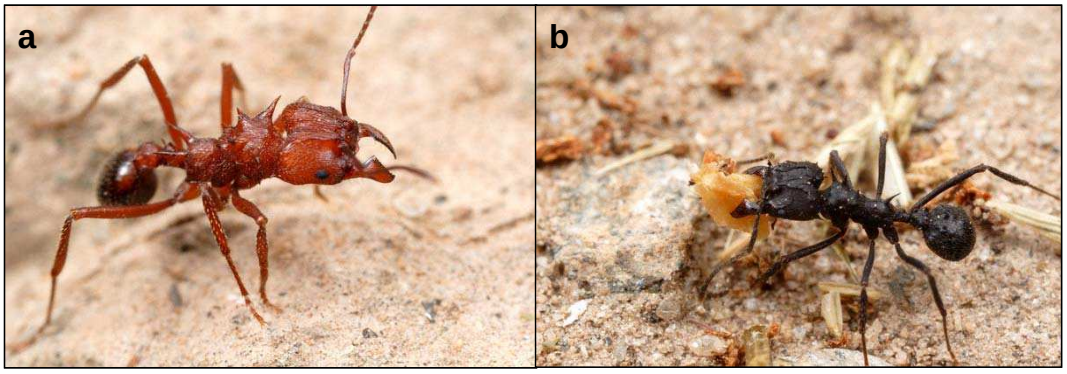


**Figura 1.4.** *Acromyrmex striatus* (a) y *Acromyrmex lobicornis* (b), las dos especies de hormigas cortadoras de hojas que habitan en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Fotos: Alex Wild.

Las dos especies de hormigas cortadoras que habitan en la Reserva de Ñacuñán son *Acromyrmex lobicornis* (Emery) y *Acromyrmex striatus* (Roger) (Claver & Fowler, 1993; Figura 1.4). Ambas tienen una distribución relativamente amplia, desde el sur de Brasil y Bolivia hasta el centro-sur de Argentina (Farji-Brener & Ruggiero, 1994). La distribución de *A. striatus* está más restringida a las zonas templadas, mientras que *A. lobicornis* aparece también en los ambientes más fríos de la Patagonia (Farji-Brener &

Ruggiero, 1994). Los nidos de *A. lobicornis* son más bien superficiales (Bollazzi et al., 2008), con basureros externos grandes y conspicuos (Farji-Brener, 2000) y usualmente con un domo externo hecho de palitos que minimiza la variabilidad climática ambiental (Farji-Brener et al., 2003). En cambio, los nidos de *A. striatus* son profundos (~ 80 cm) y sin domo (Bollazzi et al., 2008), con basureros externos (bastante menos conspicuos que los de *A. lobicornis*) y generalmente ubicados en sitios abiertos, sin vegetación. Ambas especies son consideradas dañinas para los cultivos y plantaciones (Gonçalves, 1961; Pilati et al, 1997; Lopes, 2005). Sin embargo, en algunos sitios pueden cumplir un importante papel ecológico: por ejemplo, en la estepa patagónica los nidos de *A. lobicornis* resultan sitios enriquecidos en nutrientes, lo cual favorece el mantenimiento de especies de plantas poco frecuentes (Farji-Brener & Ghermandi, 2000).

**Estructura de la tesis**

El objetivo general de este trabajo de tesis es analizar los efectos recíprocos entre las plantas y las hormigas cortadoras en el Monte central, en particular las posibles consecuencias de la acción de las hormigas sobre la estructura y la dinámica de las comunidades de plantas.

La herbivoría por parte de las hormigas cortadoras podría verse afectada por las propiedades nutricionales de las distintas especies de plantas, así como por las variaciones espaciales y temporales de su disponibilidad. A su vez, la actividad de las hormigas podría generar cambios en la cobertura de las especies y en la composición de las comunidades de plantas. La importancia relativa de estos efectos “desde arriba” y “desde abajo” puede variar estacionalmente e interanualmente en función de los cambios en las variables ambientales. Además, al incluir en su dieta también frutos y semillas de algunas plantas, estas hormigas podrían estar cumpliendo un doble rol como predadoras y dispersoras, influyendo de manera compleja sobre su dinámica poblacional (Rico-Gray & Oliveira, 2007).

Los patrones de actividad de las hormigas están relacionados con variables físicas (e.g., sus rangos de tolerancia a la temperatura y la humedad) y con variables biológicas (e.g., la abundancia de alimento, la predación o la interacción con otras especies) (Hölldobler & Wilson, 1990). Los niveles diarios y estacionales de actividad determinan la

intensidad del forrajeo que cada especie de hormiga tiene en un área determinada y, por lo tanto, su impacto sobre las plantas. Como los niveles de herbivoría de las hormigas cortadoras no son constantes a lo largo del día y del año, es necesario estudiar las fluctuaciones temporales en esta interacción para (1) entender más precisamente cómo esa variación puede afectar a las plantas y (2) estimar apropiadamente el impacto por unidad de tiempo integrando esas variaciones. El capítulo 2 de esta tesis tiene como objetivo estudiar los patrones diarios y estacionales de forrajeo de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus*, y los factores que los regulan. Para ello se medirán los niveles de actividad forrajera de ambas especies a lo largo del día y del año, y se estudiará cómo se relacionan sus patrones de actividad con la temperatura del suelo.

El impacto de las hormigas cortadoras sobre las plantas puede variar también en función del grado de selectividad que presenten. Las especies selectivas, al consumir algunas plantas en mayor proporción de la que éstas se encuentran en el ambiente, producen un impacto mayor sobre ellas, produciendo cambios cualitativos y cuantitativos sobre la comunidad de plantas. Para evaluar la selectividad de la dieta de una especie es necesario comparar lo que consume con la disponibilidad de los distintos recursos en el ambiente. Pero la dieta, a su vez, puede variar estacionalmente en respuesta a los cambios en la disponibilidad y calidad de los recursos, entre otros factores, por lo que es importante tener en cuenta la variabilidad temporal a esa escala. El objetivo del capítulo 3 es estudiar la dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* y evaluar su grado de selectividad y sus fluctuaciones estacionales. Para ello se estimarán simultáneamente la dieta de cada una de ellas y la disponibilidad relativa de plantas en el ambiente a lo largo del año.

El impacto potencial de las hormigas cortadoras sobre la vegetación es muy alto (Wirth et al. 2003). Evaluar el impacto de estos herbívoros clave sobre la vegetación es un paso importante para dilucidar la importancia del control “desde arriba” sobre la estructura de las poblaciones y comunidades de plantas en los ecosistemas desérticos neotropicales. El capítulo 4 tiene como objetivo evaluar el impacto potencial de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* a nivel de colonia y a nivel poblacional sobre la vegetación, teniendo en cuenta la influencia de la estacionalidad sobre la actividad de las hormigas. Para ello, se estimará la cantidad de biomasa vegetal que cosecha cada colonia a lo largo

del año y se estimará el porcentaje de la productividad primaria que estas especies consumen anualmente a nivel de colonia y poblacional.

Si bien gran parte de los estudios sobre hormigas cortadoras hacen énfasis en su rol como herbívoros, parte de la actividad forrajera de estas hormigas puede tener un efecto positivo sobre las plantas cuando, en lugar de cortar hojas y brotes, remueven semillas y frutos del suelo. En esos casos, las hormigas pueden cumplir un doble rol como predadoras y como dispersoras de semillas (Rico-Gray & Oliveira, 2007). En este tipo de interacción las hormigas podrían ejercer un control "desde arriba" sobre el patrón espacial de reclutamiento y la dinámica poblacional de las plantas. La efectividad de cada especie como dispersora puede variar en función de las diferencias en el comportamiento de forrajeo. El objetivo del capítulo 5 es caracterizar el rol dual de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* como consumidoras y como dispersoras de semillas. Para ello se estudiarán distintos aspectos de la interacción hormiga–semilla a lo largo del tiempo, cuantificando (1) la tasa relativa de remoción de frutos de *Condalia microphylla* por parte de las hormigas cortadoras y otros predadores, (2) la proporción de frutos abandonados por estas hormigas y el tipo de micrositio en el que quedan depositados, (3) la tasa de acumulación de semillas descartadas en los basureros y (4) el efecto de la manipulación de las semillas por parte de las hormigas sobre su capacidad de germinación.

Finalmente, en el capítulo 6 se resumirán e integrarán los principales resultados obtenidos a lo largo del trabajo, así como sus implicancias conforme al marco conceptual presentado.

# CAPÍTULO 2

## Patrones diarios y estacionales de actividad de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* y su relación con la temperatura

**Resumen**

Los niveles diarios y estacionales de actividad forrajera determinan la intensidad de forrajeo que cada especie de hormiga tiene en un área determinada y, por lo tanto, su impacto. Los patrones de actividad de las colonias pueden estar regulados por factores físicos, como sus rangos de tolerancia a la temperatura y a la humedad, o bióticos, como la interacción con otras especies. En este capítulo se estudiaron los patrones diarios y estacionales de actividad de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central, sus fluctuaciones temporales y el rol que podrían tener la temperatura en regular esos patrones. Para ello, en cada estación se midieron los niveles de actividad de colonias de ambas especies durante todo el día, así como la temperatura del suelo. Se encontró que la temperatura es una buena predictora de los patrones de forrajeo de ambas especies. Las colonias de *A. lobicornis* forrajean a temperaturas más bajas (10–35°C) que las de *A. striatus* (27–45°C). En consecuencia, durante los meses más calurosos *A. lobicornis* se encuentra activa durante la noche y *A. striatus* durante el día. En otoño, cuando las temperaturas del suelo son más bajas, ambas especies muestran actividad externa diurna. Estos resultados sugieren que las diferencias en sus rangos de tolerancia estarían favoreciendo la coexistencia de estas dos especies con similares características de historia de vida. Sin embargo, la escasa superposición encontrada en los horarios y temperaturas de forrajeo de estas especies simpátricas también sugieren que la competencia por interferencia podría ser un factor que está contribuyendo (o ha contribuido en el pasado) a modelar sus patrones de actividad.

## Introducción

Una de las vías más importantes por las cuales las hormigas cortadoras pueden influir sobre la estructura, composición y dinámica de las comunidades de plantas es mediante el consumo de la biomasa verde. En conjunto, estas hormigas llegan a remover tanta cantidad de biomasa vegetal que son consideradas los herbívoros más importantes del Neotrópico (Hölldobler & Wilson, 1990). Suelen forrajear en forma grupal, formando largos senderos (hasta >100 m de longitud, dependiendo de la especie) por los cuales transportan los fragmentos desde las plantas (Wirth et al., 2003). La cantidad de material vegetal que una colonia puede cosechar por día depende del número de obreras que se encuentran forrajeando en cada momento del día, así como del número de horas diarias que una colonia forrajea activamente (i.e., sus patrones diarios de actividad) (Wirth et al., 2003). Además, la actividad forrajera de las colonias puede variar a lo largo del año como respuesta a cambios estacionales tanto en las variables climáticas como en el estado fenológico de la vegetación (Wirth et al., 2003). Para poder estimar la biomasa anual removida y para entender cómo afecta a las plantas la herbivoría por parte de las hormigas cortadoras es necesario estudiar las fluctuaciones temporales de esta interacción y los factores que pueden estar regulando los patrones diarios y estacionales de actividad.

Los niveles de actividad de la colonia están regulados tanto por factores físicos como bióticos. Las principales variables físicas que afectan a los niveles de actividad de las hormigas son la temperatura (Gamboa, 1976; Porter & Tschinckel, 1987; Cerdá & Retana, 1994; Cros et al., 1997; Vogt et al., 2003; Pol & Lopez de Casenave, 2004; Azcárate et al., 2007), la humedad (Whitford & Ettershank, 1975; Feener & Lighton, 1991; Kaspari, 1993; Lighton et al., 1994; Kaspari & Weiser, 2000) y las precipitaciones (Wirth et al., 2003). Entre los factores bióticos se encuentran las interacciones con especies competidoras (Fellers, 1987; Cerdá et al., 1998; Sanders & Gordon, 2000), la disponibilidad de alimento (Crist & MacMahon, 1991; 1992; Steinberger et al., 1992; Sanders & Gordon, 2002) y la presencia de predadores (Gentry, 1974; MacKay, 1982; Mehlhop & Scott, 1983) y parasitoides (Orr, 1992; Bragança et al., 1998). Estos factores no son mutuamente excluyentes y pueden interactuar unos con otros, dando origen a patrones relativamente complejos de actividad forrajera.

La temperatura toma particular relevancia para los organismos que habitan los desiertos, ya que esos sistemas se caracterizan por tener amplias variaciones térmicas diarias y estacionales. Las hormigas que habitan en desiertos suelen tener claras preferencias para forrajear en función de la temperatura del suelo (e.g., Vogt et al., 2003; Pol & Lopez de Casenave, 2004; Bucy & Breed, 2006; Azcárate et al., 2007). La mayoría de las especies de hormigas cortadoras habitan ecosistemas tropicales en los que la temperatura es relativamente constante a lo largo del año y la estacionalidad suele estar dada por una época seca y otra lluviosa. Por lo tanto, los patrones de actividad de las especies tropicales (como *Atta cephalotes*, *Atta laevigata* y *Atta colombica*) están más afectados por el régimen de precipitaciones y la disponibilidad de los recursos (e.g., Lewis et al., 1974; Rockwood, 1975; Farji-Brener, 1993). Por el contrario, la actividad de las especies de hormigas cortadoras que habitan en ecosistemas desérticos (como *Acromyrmex versicolor* y *Atta mexicana*) suele responder mayormente los cambios en la temperatura (Gamboa, 1976; Mintzer, 1979).

Las interacciones agresivas entre especies simpátricas con similares requerimientos alimenticios también pueden definir sus patrones de actividad. La partición temporal del nicho fue propuesta como un mecanismo para evitar las interacciones agresivas entre especies de hormigas potencialmente competidoras (Savolainen & Vepsalainen, 1988; Cerdá et al., 1997). En esos casos, las interacciones competitivas (pasadas o presentes) determinan los horarios y rangos de temperaturas a las que cada especie forrajea: las especies dominantes suelen forrajear a temperaturas más moderadas, mientras que las especies subordinadas quedan relegadas a temperaturas más extremas (e.g., Cerdá et al. 1997; 1998; Bestelmeyer 2000; Retana & Cerdá 2000; Albert et al. 2005; Albrecht & Gotelli 2001; Cerdá 2001; Thomas & Holway 2005).

El objetivo de este capítulo es estudiar los patrones diarios y estacionales de forrajeo de dos especies de hormigas cortadoras (*Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus*) que coexisten en la porción central del desierto del Monte, así como entender los factores que los regulan. En particular, se abordan las siguientes preguntas: (1) ¿cómo varían los niveles de actividad de estas especies, tanto diaria como estacionalmente? y (2) ¿es la temperatura un factor determinante de sus patrones de actividad?

**Métodos**

Se estimaron estacionalmente los niveles de actividad en 9–11 colonias de *Acromyrmex lobicornis* y de *A. striatus* durante dos años (desde agosto 2008 hasta mayo 2010). Los muestreos de verano se realizaron durante el mes de febrero, los de otoño en mayo, los de invierno en agosto y los de primavera en noviembre. El diseño de muestreo original consistía en visitar a las mismas colonias en cada estación de manera de poder seguir sus tendencias estacionales individuales. Sin embargo, muchas de las colonias cesaron su actividad o mudaron su nido entre visitas; en esos casos se incluyeron nuevas colonias para mantener un número similar (~10) de colonias muestreadas por estación.

En cada muestreo estacional se midió la actividad de forrajeo de las colonias a intervalos de dos horas durante todo un día. En cada oportunidad se contó el número de obreras que ingresaban al nido llevando carga durante cinco minutos y se registró la presencia de obreras realizando tareas de mantenimiento del nido (i.e., transportando partículas de suelo o de deshechos fuera del nido). En todos los casos se midió, además, la temperatura superficial del suelo adyacente a la entrada del nido con un termómetro digital (rango: -50–150 ºC, precisión: ±1 ºC) soterrado unos pocos milímetros debajo de la superficie para evitar el calentamiento de la termocupla por la incidencia directa del sol.

Para estudiar la relación entre la actividad de forrajeo y la temperatura del suelo se usaron dos aproximaciones complementarias: primero se estudió la influencia de la temperatura sobre el estado de la colonia (i.e., cuándo las obreras de la colonia están forrajeando activamente y cuándo no) y luego su influencia sobre los niveles de actividad en las colonias activas (i.e., el número de obreras que se encuentran forrajeando). Para estudiar la relación entre la temperatura del suelo y la activación de las colonias se consideraron dos posibles estados para las colonias: activa (con obreras entrando al nido llevando carga) o inactiva (sin obreras entrando al nido con carga durante al menos 10 minutos). Se usó una regresión logística para modelar la activación de las colonias en función de la temperatura. El modelo incluyó como efectos fijos a la temperatura (en su forma lineal y cuadrática) y la estación del año y, como factores aleatorios, a la identidad de la colonia y la ocasión de muestreo. Los parámetros del modelo se estimaron con el método de máxima verosimilitud, minimizando la función de pérdida (*loss function*) y el número de variables incluidas. La significancia del

modelo y de los efectos fijos fue puesta a prueba mediante pruebas de $\chi^2$ secuenciales, asociadas a la diferencia entre la función de pérdida del modelo examinado y la del modelo previo (más complejo). En caso de no encontrar diferencias significativas entre modelos ($p > 0.05$) se optó por el modelo más simple. Una vez encontrado el modelo más parsimonioso para explicar los datos, se estimó su bondad de ajuste mediante el valor de $R^2$ que compara el valor de verosimilitud del modelo de interés con el de un modelo nulo que no incluye a ninguno de los efectos fijos ni aleatorios (Kramer 2005). Los análisis fueron llevados a cabo usando la función *glmer* (incluida en el paquete *lme4*) del programa estadístico R (R Development Core Team, 2012; Bates et al., 2013).

Para estudiar la relación entre los niveles de actividad y la temperatura se tuvo en cuenta el número de obreras que regresaban al nido con carga cuando las colonias estaban activas. El bajo número de datos de esta índole por colonia individual no permitió hacer un modelo que considerara a cada colonia como un factor aleatorio, por lo que se decidió agregarlos y estudiar la relación solo a nivel poblacional. Como las colonias medidas diferían en su tamaño (y por ende en el número de obreras forrajeras presentes en ellas), se relativizaron los niveles de actividad dividiéndolos por el valor de máxima actividad detectada para la colonia. De esta manera se obtuvieron niveles de actividad comparables entre colonias que variaban entre 0 (sin actividad) y 1 (máxima actividad). Se agruparon las mediciones correspondientes a todas las colonias estudiadas en cada estación, se estimó el promedio de los valores de actividad relativa medidos en cada intervalo de temperatura de 5°C y los patrones poblacionales en cada estación se analizaron gráficamente.

**Resultados**

Las dos especies mostraron patrones estacionales de actividad marcadamente consistentes entre años y diferentes entre sí. Las colonias de *Acromyrmex lobicornis* forrajearon activamente casi todo el año desde la primavera hasta el otoño, mostrando también actividad externa durante el invierno, aunque muy escasa (Figura 2.1). Las colonias de *A. striatus* se encontraron activas principalmente durante la primavera y el verano, tuvieron menor actividad en otoño y no mostraron actividad de forrajeo durante el invierno (Figura 2.1).

En primavera–verano *A. lobicornis* forrajeó mayormente por la noche, comenzando al atardecer y durante unas 16 h hasta la mañana siguiente (Figura 2.1). En otoño–invierno, en cambio, su actividad de forrajeo fue exclusivamente diurna, concentrándose en las horas de más calor (Figura 2.1). La intensidad de forrajeo fue máxima durante el verano (hasta 150 obreras con carga en un lapso de 5 minutos), menor durante la primavera y el otoño (hasta 80 obreras/5 min) y muy baja durante el invierno (menos de

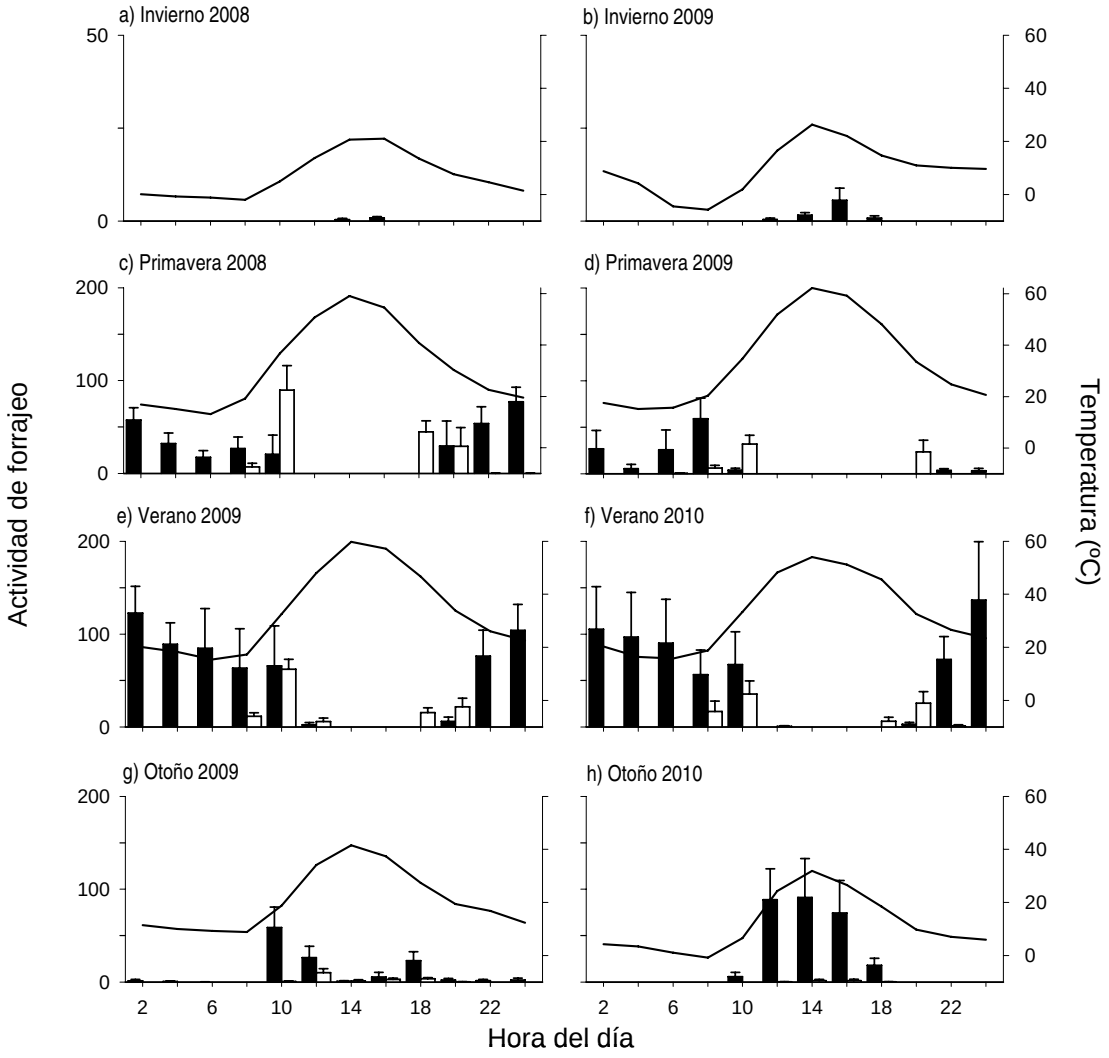


**Figura 2.1.** Niveles promedio (+ EE) de actividad de forrajeo (medida como el número de obreras que regresan al nido con carga durante cinco minutos) de las colonias de *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) a lo largo del día en invierno (a, b), primavera (c, d), verano (e, f) y otoño (g, h) en el Monte central. También se muestra la temperatura promedio del suelo a lo largo del día (línea negra). Nótese que la escala del eje de actividad varía entre estaciones.

10 obreras/5 min). La actividad forrajera de *A. striatus*, en cambio, fue siempre diurna, aunque varió su patrón entre estaciones. En primavera–verano presentó un patrón bimodal, forrajeando 4–6 h durante la mañana y 4 h durante la tarde, evitando las horas de más calor del mediodía, y en otoño mostró un patrón unimodal con actividad continua de 10:00 a 18:00 (Figura 2.1). Las colonias de *A. striatus* forrajearon con mayor intensidad durante la primavera (hasta 90 obreras/5 min), en verano la intensidad fue un poco menor (<60 obreras/5 min), disminuyendo marcadamente en otoño, cuando los niveles de actividad nunca superaron las 10 obreras/5 min (Figura 2.1).

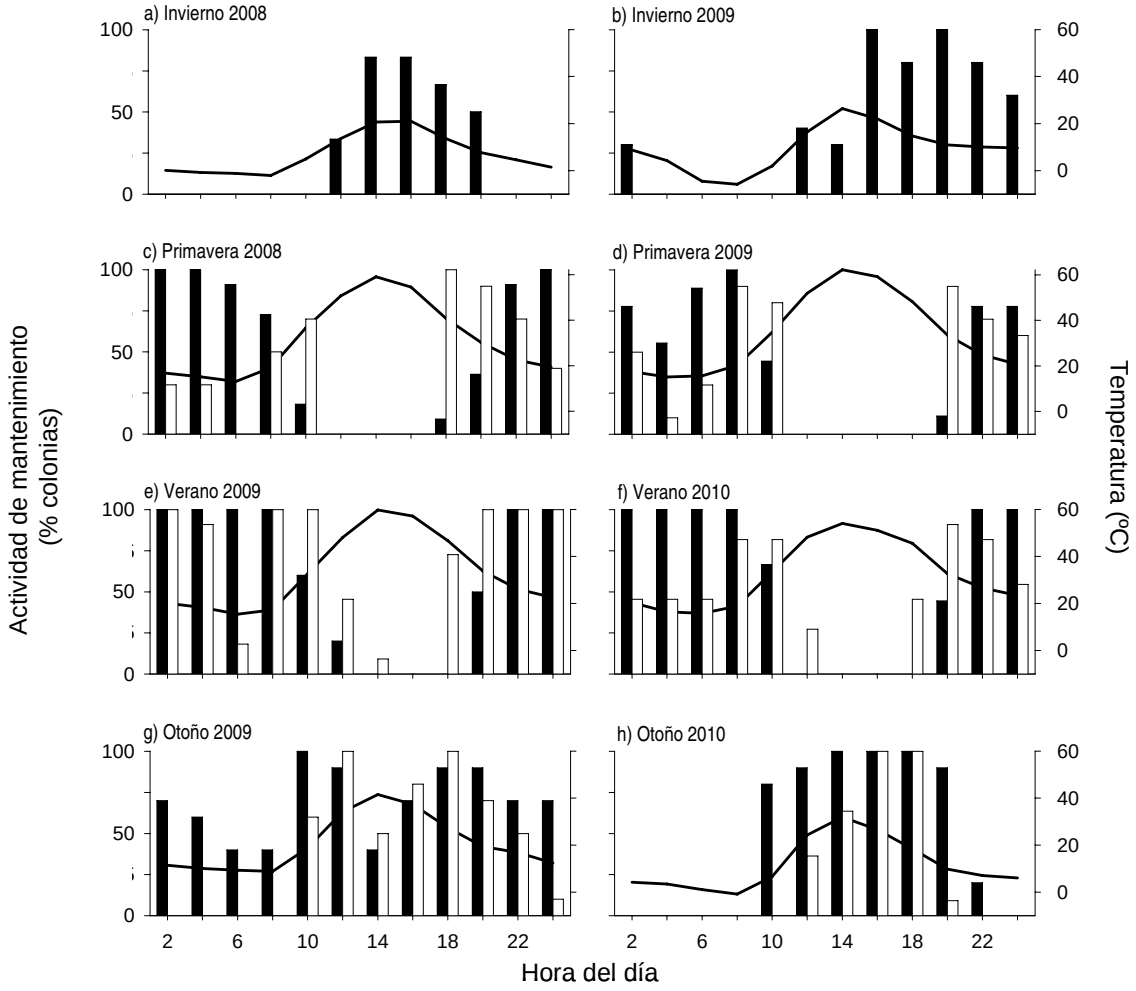


**Figura 2.2.** Porcentaje de colonias de *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) que realizan actividad de mantenimiento en los nidos a lo largo del día en invierno (a, b), primavera (c, d), verano (e, f) y otoño (g, h) en el Monte central. También se muestra la temperatura promedio del suelo a lo largo del día (línea negra).

Los patrones diarios y estacionales de actividad de mantenimiento del nido en ambas especies fueron, en términos generales, similares a los de la actividad de forrajeo, aunque abarcando rangos de horarios mayores (comenzando más temprano y terminando más tarde; Figura 2.2). En las colonias de *A. lobicornis* el patrón de actividad de mantenimiento fue principalmente nocturno en primavera–verano y diurno en invierno, mientras que durante el otoño podían encontrarse obreras realizando tareas de mantenimiento a lo largo de todo el día. Las colonias de *A. striatus* no mostraron actividad de mantenimiento durante el invierno. En primavera-verano la actividad de mantenimiento se extendió mayormente durante la noche, cuando ya no había obreras forrajeando, pero en otoño estuvo concentrada a las horas de mayor temperatura (Figura 2.2).

Al estudiar la relación entre el estado de la colonia (i.e., forrajeando o no forrajeando) y la temperatura del suelo, el modelo que presentó mejor ajuste fue, para ambas especies, el que incluye como factores fijos a la estación del año, la temperatura (en su forma lineal y cuadrática) y la interacción entre la estación y la temperatura. En ambos casos, no se encontraron diferencias significativas entre la bondad de ajuste del modelo más completo (que incluye además la interacción entre la estación y la temperatura elevada al cuadrado) y el modelo elegido (*A. lobicornis*: $\chi^2_2 = 4.02$, $p = 0.133$; *A. striatus*: $\chi^2_2 = 1.37$, $p = 0.505$), pero sí entre el modelo elegido y el modelo siguiente más simple, sin las interacciones (*A. lobicornis*: $\chi^2_2 = 42.96$, $p < 0.001$; *A. striatus*: $\chi^2_2 = 9.24$, $p = 0.009$). La bondad de ajuste del modelo de regresión elegido para *A. lobicornis* fue algo mayor que la del de *A. striatus* ($R^2 = 0.49$ y 0.34, respectivamente). Los resultados del análisis muestran que si bien ambas especies superponen parte de sus rangos de temperatura de forrajeo, en general las colonias de *A. striatus* forrajean a temperaturas mayores que las de *A. lobicornis* (Figura 2.3). La temperatura de forrajeo de *A. striatus* tiende a mantenerse relativamente constante a lo largo del año, con una alta probabilidad de activación (>75%) entre los 27–45 °C, mientras que las colonias de *A. lobicornis* se encuentran activas preferentemente entre los 10–30 °C en primavera–verano y entre los 20–35 °C durante el otoño (Figura 2.3).

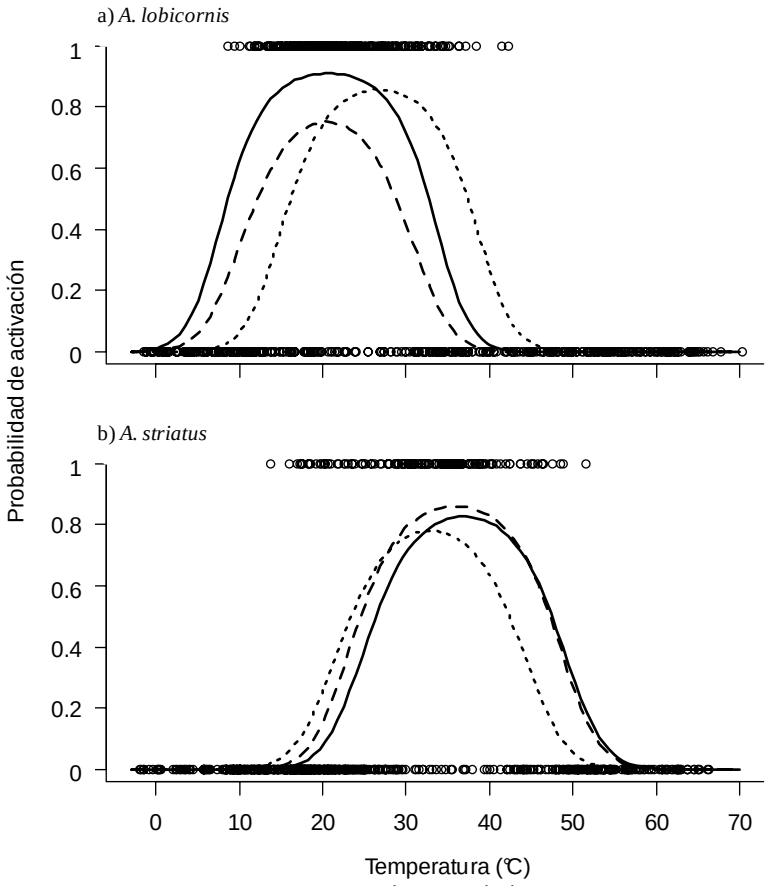


**Figura 2.3.** Probabilidad de activación de las colonias de *Acromyrmex lobicornis* (a) y *A. striatus* (b) en función de la temperatura del suelo durante el verano (línea llena), la primavera (línea partida) y el otoño (línea punteada) en el Monte central. Los círculos muestran los valores observados a partir de los cuales se realizó el análisis.

La temperatura, además de ser una buena predictora del momento en que las colonias se encuentran activas, también parece influir en la intensidad del forrajeo. La relación entre los niveles de actividad de las colonias de *A. striatus* y la temperatura muestra un patrón en forma acampanada, consistente a lo largo del año, con niveles máximos de actividad alrededor de los 30–40°C (Figura 2.4). Las colonias de *A. lobicornis* también muestran un patrón de forma acampanada, pero con una moda menos marcada y variable entre estaciones: alrededor de los 15–25°C durante la primavera y el verano y entre los 25–35°C en otoño (Figura 2.4).

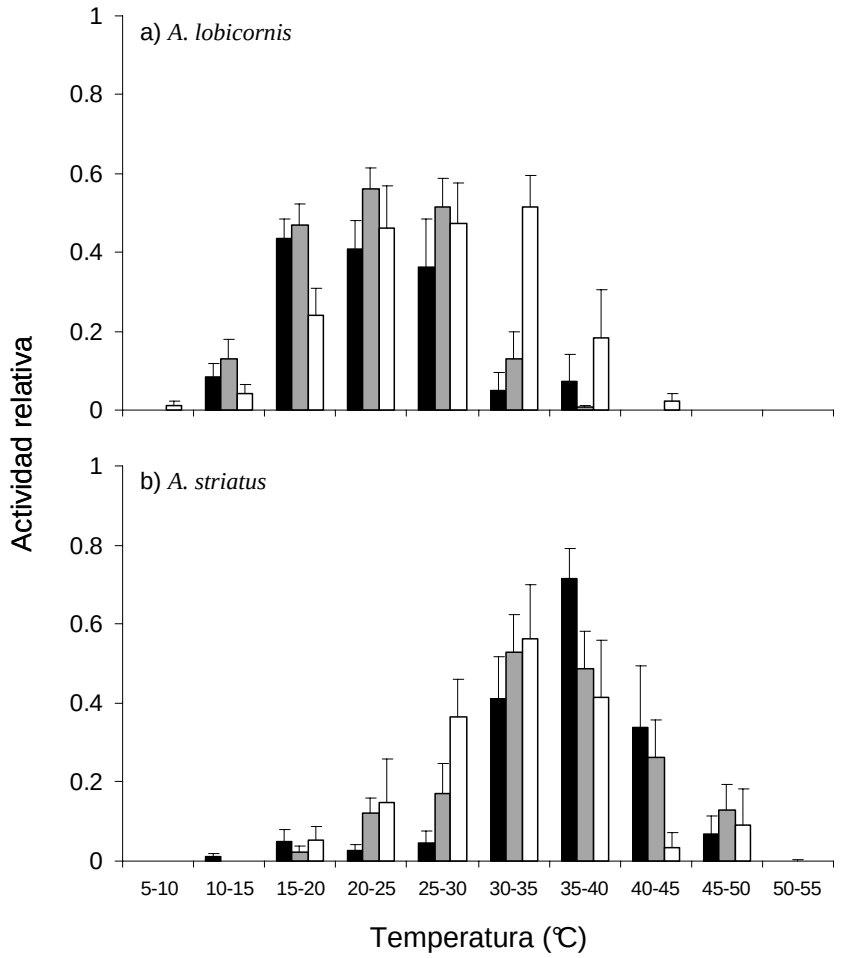


**Figura 2.4.** Niveles de actividad relativa promedio (+ EE) registrados en las colonias de *Acromyrmex lobicornis* (a) y *A. striatus* (b) a diferentes intervalos de temperatura del suelo en primavera (barras negras), verano (barras grises) y otoño (barras blancas) en el Monte central.

## Discusión

Los patrones de actividad que muestran las diferentes especies de hormigas cortadoras de los géneros *Acromyrmex* y *Atta* son muy variados. Algunas especies forrajean exclusivamente durante el día (e.g., *Atta colombica*; Herz et al., 2007), mientras que otras son principalmente nocturnas (e.g., *Acromyrmex versicolor*, *Atta mexicana*, *Atta cephalotes*; Gamboa, 1976; Mintzer, 1979; Wetterer, 1990). Además, en muchos casos, estos patrones pueden variar a lo largo del año en respuesta a cambios en la temperatura

(Gamboa, 1976; Mintzer 1979), las precipitaciones (Rockwood, 1975) y la disponibilidad de recursos (De Vasconcelos 1990), entre otros factores. En el Monte central, las colonias de *Acromyrmex lobicornis* forrajean a temperaturas menores que las de *A. striatus*, dando como consecuencia una baja superposición en sus patrones diarios de actividad durante los meses de más calor. En primavera–verano *A. lobicornis* es principalmente nocturna y *A. striatus* es exclusivamente diurna, mientras que durante el otoño ambas especies forrajean durante el día.

Los patrones diarios y estacionales de actividad de las dos especies estudiadas están asociados a los cambios de la temperatura del suelo. En otoño, cuando las temperaturas son más bajas, *A. lobicornis* cambia su actividad de nocturna a diurna. Por su parte, *A. striatus* cambia su patrón de bimodal en primavera–verano, con un pico de actividad durante la mañana y otro por la tarde, a unimodal en otoño, con un único pico de actividad durante el mediodía. Estos cambios estacionales en los patrones de actividad son un tipo de respuesta comportamental que les permite a las hormigas explotar más eficientemente sus rangos de temperatura preferidos. Dado que son animales ectotermos, con un tamaño corporal muy pequeño, son particularmente vulnerables a la pérdida de calor al salir a forrajear fuera de sus nidos. Por lo tanto, en las estaciones más frías las hormigas solo pueden forrajear durante el mediodía, cuando las temperaturas son más elevadas. Para algunas, incluso, los mediodías invernales pueden no ser lo suficientemente cálidos para mantener actividad externa significativa (e.g., *A. striatus* en Ñacuñán). En contraste, durante las estaciones más cálidas en latitudes medias y bajas la temperatura del suelo al mediodía aumenta considerablemente hasta que eventualmente pasa a ser demasiado alta. Algunas especies presentan adaptaciones fisiológicas que les permiten soportar el calor extremo, como la presencia de altos niveles de proteínas de shock térmico, baja transpiración cuticular y baja tasa metabólica (Wehner et al., 1992; Gehring & Wehner, 1995). Otras presentan adaptaciones comportamentales, como hacer pausas frecuentes en refugios térmicos (Marsh, 1985; Wehner et al., 1992; Cerdá & Retana, 2000), levantar el abdomen para proteger a los órganos vitales (que se encuentran en el gáster) de las altas temperaturas del suelo (Cerdá & Retana, 2000; Cerdá, 2001) o ajustar los patrones de actividad externa de las colonias (Cerdá 2001). Esta última estrategia implica que las obreras dejen de forrajear y se refugien dentro del nido durante las horas de mayor calor, dando como resultado distintos tipos de patrones temporales según las preferencias térmicas de

cada especie. Por ejemplo, las especies que forrajean a temperaturas moderadas cambian su actividad de diurna a vespertina o nocturna en los meses más cálidos (e.g., Whitford & Ettershank 1975; Gamboa 1976; Brown et al. 1979; Mintzer, 1979, Mehlhop & Scott 1983), mientras que las especies que forrajean a temperaturas relativamente altas cesan su actividad durante el mediodía estival, dando lugar a patrones de forrajeo bimodales (e.g., Pol & Lopez de Casenave 2004; Cerdá & Retana, 1994; Bucy & Breed 2006). Los patrones de forrajeo observados en *A. lobicornis* y *A. striatus* sugieren fuertemente que estas especies presentan adaptaciones comportamentales que les permiten evitar las temperaturas poco propicias para forrajear, que en este ambiente pueden resultan extremas tanto por exceso como por defecto.

La temperatura del suelo es buena predictora de la actividad de forrajeo para *A. lobicornis* y *A. striatus*. Si bien se encontró una leve variación entre estaciones, cada especie muestra un rango de temperaturas específico y bien definido dentro del cual la probabilidad de que sus colonias se encuentren activas es alta. Dado que las variaciones térmicas son relativamente predecibles en este sistema, estos resultados se corresponden bien con los patrones diarios y estacionales de actividad observados. La temperatura, además de regular el momento en que las colonias están activas, también parece influir sobre la intensidad de su actividad. Este tipo de relación entre la actividad y la temperatura ha sido reportada previamente para otras especies de hormigas de desierto pertenecientes a los géneros *Pogonomyrmex* y *Messor* (Pol & Lopez de Casenave, 2004; Azcárate et al., 2007). Además, en este trabajo se encontró que para las dos especies estudiadas existe un rango estrecho de temperaturas dentro del cual sus niveles de actividad son máximos. El rango de temperaturas óptimo para *A. lobicornis* (15–35 °C) es más amplio que el de *A. striatus* (30–40 °C). Esto da indicios de una mayor plasticidad térmica y, por ende, mayor capacidad de adaptarse a cambios en el ambiente, lo cual podría explicar, en parte, la capacidad de *A. lobicornis* para expandirse más allá del límite sur de su distribución en las últimas décadas (Farji-Brener, 1996).

Los rangos de tolerancia térmica de cada especie no solo afectan a los ritmos de actividad, sino que también pueden determinar la ubicación de los nidos. En muchas especies, las características del sitio en donde se encuentra el nido determinan la probabilidad de supervivencia de la colonia. Por ejemplo, las reinas de *Acromyrmex*

*versicolor* en el desierto de Sonora usualmente eligen sitios bajo la cobertura de árboles altos para fundar su colonia, donde la temperatura del suelo es propicia para su supervivencia durante la primera etapa de desarrollo de la colonia, ya que en áreas más abiertas las temperaturas son más extremas y pueden producir la muerte de la reina (Rissing et al., 1986). Los sitios de nidificación y las características de los nidos de las especies estudiadas en este trabajo se corresponden con las preferencias térmicas descriptas. *Acromyrmex lobicornis* prefiere temperaturas moderadas y sus nidos suelen encontrarse debajo de algún árbol o arbusto, con sus caminos de forrajeo mayormente a la sombra. En algunos casos los nidos presentan una estructura en forma de domo, formada por palitos y material vegetal seco, que sobresale del nivel del suelo y que les brinda cierta amortiguación térmica para las actividades internas (Farji-Brener, 2000; Bollazzi & Roces, 2010). En cambio, *A. striatus*, que prefiere temperaturas más altas, suele tener nidos sin domo y ubicados en sitios abiertos sin cobertura de vegetación, donde la temperatura del suelo alcanza valores más altos.

La temperatura a la cual cada especie forrajea, además de depender de sus preferencias térmicas, puede estar modulada por factores externos relacionados a los rangos de temperatura usados por otros organismos con los que interactúa o evita interactuar (e.g., presas, predadores, competidores). Como resultado de la partición temporal del nicho entre especies competidoras, las especies dominantes forrajearían a temperaturas más moderadas, mientras que las especies subordinadas lo harían a temperaturas más extremas, cercanas a sus límites de tolerancia (Cerdá et al., 1997; 2013). Esto podría corresponderse con los patrones de forrajeo encontrados para las especies estudiadas si se interpreta a *A. lobicornis* como la especie dominante y a *A. striatus* como la subordinada. *Acromyrmex lobicornis* posee algunas características típicas de especies dominantes, como colonias grandes y forrajeo en masa que le facilita la monopolización de los recursos frente a las relativamente modestas colonias de *A. striatus* (Beaumont Fantozzi et al., datos no publicados). Existe cierto grado de segregación térmica y temporal entre estas dos especies, ya que durante la primavera y el verano, cuando ambas muestran mayor actividad de forrajeo, sus patrones se superponen poco (unas 6–8 h por día) y las temperaturas en las que los niveles de actividad son máximos también difieren entre ellas. Sin embargo, la dominancia comportamental no es la única interpretación posible para este tipo de patrones. La segregación podría estar dada también por características fisiológicas propias de cada especie (i.e., sus rangos de

tolerancia térmica) o ser consecuencia de interacciones competitivas que hayan ocurrido en el pasado entre ambas. Para discernir entre estas posibles explicaciones deberían estudiarse los rangos de tolerancia térmica de estas hormigas en laboratorio, lo cual permitiría determinar si las temperaturas que cada especie elige para forrajear en el Monte central están dadas por una adaptación fisiológica (i.e., no toleran temperaturas mayores o menores) o por adaptaciones comportamentales (i.e., toleran un rango amplio de temperaturas, pero usan un rango más acotado para evitar las interacciones agresivas). Estudios comparativos acerca de los patrones de forrajeo de estas dos especies en simpatría y alopatría también aportarían evidencias para distinguir si la baja superposición encontrada en este trabajo se debe a una adaptación fisiológica o a un mecanismo comportamental de evitamiento.

# CAPÍTULO 3

## Dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central: selectividad y variaciones estacionales

**Resumen**

Las preferencias alimentarias de los herbívoros resultan un fuerte modulador de las comunidades de plantas, y las hormigas cortadoras de hojas no son la excepción. Normalmente las especies consumidas en mayor proporción de la que se encuentran en el ambiente sufren un mayor impacto poblacional que aquellas que no son seleccionadas. El impacto de las hormigas cortadoras sobre las plantas puede variar según el grado de selectividad que presenten. En este trabajo se estudió y comparó la dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central, donde ambas conviven en simpatría. Además se estimó el grado de selectividad en la dieta de estas especies y sus variaciones estacionales. Tanto *A. lobicornis* como *A. striatus* pueden ser consideradas generalistas, ya que cosechan un alto porcentaje de las estructuras vegetativas y reproductivas de las especies disponibles en el ambiente. La mayor parte de su dieta estuvo compuesta principalmente por hojas de especies leñosas en verano y otoño, y por flores de *Prosopis flexuosa* y *Larrea divaricata* en primavera. El grado de selectividad en su dieta fue variable entre estaciones y años dependiendo en gran parte de las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos. En general, las colonias de *A. striatus* mostraron una selectividad moderada durante todo el año mientras que las de *A. lobicornis* se comportaron de forma muy selectiva durante el verano y claramente oportunista durante el otoño. Por lo tanto, el impacto de *A. lobicornis* sobre la composición de la comunidad de plantas sería mayor durante el verano, mientras que el impacto de *A. striatus* sería relativamente constante y moderado a lo largo de todo año.

## Introducción

Todos los herbívoros –aún los muy generalistas– muestran preferencias por el consumo de algunas especies o grupos de especies de plantas (Wirth et al., 2008) y ese consumo preferencial puede alterar diversos parámetros comunitarios (e.g., Vasconcelos & Cherrett, 1997). En especial, las preferencias de los herbívoros dominantes tienen un fuerte impacto sobre las comunidades de plantas. En las sabanas africanas, por ejemplo, la herbivoría por parte de los mamíferos ungulados produce una fuerte disminución en la biomasa de plantas e impide el rebrote de varias especies (Muthoni et al., 2014); en los bosques de Japón, los ciervos (*Cervus nippon*) generan cambios importantes en la composición de la comunidad de plantas, impidiendo la regeneración de algunos árboles y favoreciendo la proliferación de las especies tolerantes a la herbivoría (Suzuki et al., 2013); y en los pastizales de Argentina y Uruguay, la herbivoría por parte del ganado doméstico genera cambios importantes en la riqueza y diversidad de especies de plantas (Lezama et al., 2014).

En los ecosistemas de la Región Neotropical, las hormigas cortadoras de hojas son los herbívoros nativos dominantes (Hölldobler & Wilson, 2011). Estas hormigas colectan fragmentos de material vegetal y lo llevan hasta sus nidos en donde los usan para nutrir los jardines de hongos, que son la principal fuente de alimento de las larvas (las obreras forrajeras consumen savia de las hojas que cortan; Littledyke & Cherrett, 1976). Por lo tanto, aunque no se alimentan directamente de la vegetación, en términos ecológicos juegan el papel de herbívoros: el material acarreado por las forrajeras es el equivalente de su dieta. El consumo intensivo de plantas por las hormigas cortadoras puede producir cambios en la composición de la vegetación como ocurre con los grandes herbívoros. Por ejemplo, *Atta sexdens* y *Atta cephalotes* generan cambios en la comunidad de plantas de las islas del lago Guri (Venezuela) al reducir significativamente la densidad de renovales de las especies preferidas (Rao et al., 2001), mientras que la herbivoría selectiva por parte de *Atta laevigata* produce cambios en la composición de especies de árboles en la Amazonia central (Vasconcelos & Cherret, 1997).

En general, las hormigas cortadoras de hojas cosechan un amplio rango de especies de plantas, aunque en muchos casos la dieta está dominada por unas pocas especies altamente preferidas (Rockwood, 1976; Rockwood & Hubbell, 1987; De Vasconcelos, 1990; Wirth et al., 2003; Falcão et al., 2010). El grado de palatabilidad de las plantas para las hormigas está dado por diferentes factores, como la dureza de sus hojas (Nichols-Orians & Schultz, 1990), el contenido de nutrientes (Berish, 1986; Howard, 1988; Nichols-Orians, 1991a; 1991b; Mundim et al., 2009), la presencia y cantidad de compuestos secundarios (Hubbell et al., 1984; Howard, 1987; 1988; Nichols-Orians & Schultz, 1990; Pelotto & Del Pero de Martínez, 2002) y la presencia de látex en las hojas (Stradling, 1978). A su vez, la fenología de la vegetación, las variaciones estacionales en la composición de la comunidad de plantas y la oferta relativa de diferentes especies también pueden influir sobre la dieta de estas hormigas (Nichols-Orians & Schultz, 1990). Se ha mostrado que las hormigas cortadoras varían la composición de la dieta y su grado de selectividad en respuesta a los cambios estacionales en la oferta de recursos (e.g., Rockwood, 1975; Franzel & Farji-Brener, 2000). Estos cambios en el tipo de comportamiento de alimentación son consistentes con algunas de las predicciones de los modelos clásicos de selección de dieta dentro del marco de la teoría de forrajeo óptimo (Stephens & Krebs 1986), según los cuales las hormigas deberían aumentar la amplitud de su dieta cuando la abundancia de los recursos preferidos es más escasa. Esta sería una de las maneras en que las plantas podrían estar ejerciendo un tipo de control “desde abajo” sobre las hormigas al regular su comportamiento de alimentación.

*Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* coexisten en los algarrobales del Monte central. Ambas especies suelen ser caracterizadas como generalistas que consumen tanto plantas monocotiledóneas como dicotiledóneas (Bucher & Montenegro, 1974; Pilati et al., 1997; Claver, 2000; Armani & Quirán, 2007). Estudios previos sobre las preferencias de estas hormigas en otras regiones sugieren que *A. lobicornis* es más selectiva que *A. striatus.* En la región patagónica, al sur del Monte, *A. lobicornis* muestra niveles de selectividad relativamente altos durante el verano y más bajos en primavera (Franzel & Farji-Brener, 2000). Por su parte, las colonias de *A. striatus* en la región chaqueña, al norte del Monte, consumen un conjunto limitado de especies, pero lo hacen de manera oportunista, en función de su disponibilidad (Farji-Brener & Protomastro, 1992). En este capítulo se estudió la dieta de *A. lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central, donde

son simpátricas, así como la relación entre sus niveles de selectividad y los cambios estacionales en la fenología y disponibilidad de las distintas especies de plantas. En particular, se abordaron los siguientes objetivos: (1) describir y comparar la composición de la dieta de *A. lobicornis* y *A. striatus*, (2) estudiar las variaciones temporales en la abundancia de las plantas y su efecto sobre la composición de la dieta, y (3) determinar el grado de oportunismo y selectividad de estas dos especies bajo una misma oferta de recursos.

**Métodos**

La composición de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* se estudió estacionalmente entre noviembre de 2008 y mayo de 2010 durante la primavera (noviembre), el verano (febrero) y el otoño (mayo). No se realizaron muestreos en invierno, ya que la actividad externa de ambas especies es muy escasa o nula (ver Capítulo 2). En cada ocasión de muestreo se utilizaron 10 colonias adultas de *A. lobicornis* y 10 de *A. striatus* (aunque en otoño de 2010 solo las colonias de *A. lobicornis* mostraron actividad externa). Si bien la intención fue muestrear en las mismas colonias a lo largo de todo el estudio, muchas de ellas cesaron su actividad o mudaron su nido entre visitas sucesivas, por lo que fueron reemplazadas para mantener el número de 10 colonias muestreadas por estación.

En los dos senderos de forrajeo más transitados de cada colonia se colectó con pinzas todo el material que las obreras acarreaban al nido durante 5 minutos en los horarios de máxima actividad. Cuando solo había un sendero de forrajeo activo, se colectó durante 10 minutos sobre ese sendero. Cada colonia fue muestreada en 3–5 oportunidades por estación, en días diferentes. El material fue guardado en sobres de papel para su posterior análisis en el laboratorio bajo lupa binocular. Los ítems acarreados por las hormigas fueron clasificados por tipo de estructura entre hojas y brotes, flores, frutos y semillas, palitos, u otros y luego identificados a nivel de especie o género, según fuera posible, con la ayuda de bibliografía especializada (Roig, 1971) y una colección de referencia de las plantas del sitio de estudio. Se calculó el porcentaje que el número de ítems de cada especie de planta y de cada tipo de ítem representaban del total de material recolectado por colonia y luego se calcularon los valores promedio entre las 10 colonias de cada especie en cada estación. Para cada especie de hormiga se estimó la

riqueza promedio (promedio del número de especies de plantas acarreadas por cada colonia) y la diversidad promedio de especies acarreadas por estación mediante el índice de Shannon-Wiener. La riqueza y la diversidad de la dieta de ambas especies por estación se compararon mediante pruebas de t. Puesto que el número de ítems colectados difirió entre colonias, antes de las comparaciones de riqueza específica y diversidad se utilizó una técnica de rarefacción (Simberloff 1972) usando el programa EcoSim Versión 7.0 (Gotelli y Entsminger 2001). De esta forma, la riqueza y la diversidad de especies estimada para cada colonia se basó en el mismo número de ítems (que correspondió al de la colonia con menor número de ítems para cada análisis).

La superposición de la dieta entre ambas especies se estimó con el índice de Pianka (Pianka, 1973) en base a la composición del material acarreado en cada estación. Así, la superposición entre las dos especies de hormigas *i* y *j* ($O_{ij}$) se estimó según:

$$Oij = \frac{\sum_{k-1}^{n} p_{ik}\, p_{jk}}{\sqrt{\sum_{k-1}^{n} (p_{ik}^2)\,(p_{jk}^2)}}$$

donde $p_{ik}$ y $p_{jk}$ representan la proporción de la especie de planta *k* en la dieta de la especie de hormiga *i* y *j*, respectivamente. Para comprobar si los valores de superposición encontrados diferían de lo esperado por azar se los comparó con un modelo nulo en el cual los mismos porcentajes de las diferentes especies de plantas cosechadas fueron reasignados al azar entre las dos especies de hormigas, manteniendo la amplitud de nicho en cada iteración (algoritmo de aleatorización RA3 del programa estadístico EcoSim; Gotelli & Entsminger, 2001). Para cada caso se realizaron 1000 simulaciones.

Simultáneamente, en cada estación se midió la disponibilidad de las diferentes especies de plantas alrededor de cada una de las colonias muestreadas. Para ello se estimó su área de influencia como un círculo con centro en la entrada principal del nido y radio igual a la longitud del sendero de forrajeo más largo encontrado en esa estación para esa colonia. La longitud del sendero más largo se comparó entre especies para cada ocasión de muestreo mediante una prueba de t, aplicando la corrección de Satterthwaite para varianzas no homogéneas en los casos en que fue necesario. Dentro de cada área de influencia se dispusieron al azar cinco transectas paralelas de 10 m de largo y se midió,

cada 50 cm (i.e., en 100 puntos por colonia por estación), el número de veces que una varilla vertical era interceptada por cada especie de planta. El porcentaje de toques por especie en cada transecta se usó como medida de la biomasa disponible, ya que tiene en cuenta, además de la cobertura horizontal de cada especie, la altura y densidad del follaje de cada planta. Solo se tuvieron en cuenta los toques que correspondían a hojas, flores o frutos (i.e., no se incluyeron dentro de las estimaciones los toques correspondientes a troncos, ramas o plantas muertas). Además, en cada ocasión de muestreo se tomó nota del estado fenológico de las plantas presentes (i.e., con hojas verdes, con flores o con frutos). La disponibilidad de plantas para cada colonia se estimó como el promedio del porcentaje de toques en las cinco transectas. Para caracterizar la disponibilidad de plantas para cada especie de hormiga se calculó el promedio de la disponibilidad estimada en las 10 colonias, así como la riqueza y diversidad promedio. Se usaron pruebas de t para comparar entre especies de hormigas los valores de riqueza y diversidad de la vegetación disponible en cada ocasión de muestreo.

El grado de asociación entre el porcentaje de cada especie de planta en la dieta de las hormigas y en el ambiente en cada estación fue analizado usando el coeficiente de concordancia y sus intervalos de confianza del 95% (Zar, 1996). El coeficiente de concordancia toma valores entre -1 y 1. Un valor de 1 indica que las hormigas cosechan las especies de plantas en la misma proporción en que se encuentran en el ambiente y, por ende, tienen una dieta oportunista. En cambio, cuanto más se alejan de 1 los valores significa que un mayor número de especies son consumidas en mayor o menor proporción de la que se encuentran en el ambiente, indicando que las hormigas tienen un mayor grado de selectividad.

Para estudiar en detalle cuáles son las plantas consumidas en forma selectiva en cada ocasión de muestreo se calculó el índice de selectividad $S_i$ para cada especie de planta (modificado de Azcárate et al., 2005):

$$S_i = (a_i - r_i)/ N_i$$

donde $a_i$ es el número de colonias en las que la contribución relativa de la especie $i$ fue mayor en la dieta que en la disponibilidad, $r_i$ es el número de colonias en las que la contribución relativa de la especie $i$ fue mayor en la disponibilidad que en la dieta y $N_i$

es el número total de colonias en las cuales hay información acerca de la especie *i* (presente en la dieta o disponible en el ambiente). El índice $S_i$ toma valores entre -1 y 1. Un valor de 1 implica que la especie ocurrió siempre en mayor proporción en la dieta que en la disponibilidad (i.e., selección positiva), mientras que un valor de -1 indica que la especie ocurrió siempre en menor proporción en la dieta que en la disponibilidad (i.e., selección negativa). Valores cercanos a 0 indican falta de selectividad. Para determinar la selectividad en forma conservadora, se consideró selección positiva o negativa solo cuando $S_i > 0.7$ y $S_i < -0.7$, respectivamente, y solo se calculó el índice de selectividad de una especie cuando $N_i \geq 3$.

## Resultados

La composición de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* varió estacionalmente en cuanto a los tipos de ítem acarreados, repitiendo ambas una misma tendencia los dos años (Figura 3.1). Durante la primavera las hormigas acarrearon principalmente flores, junto con algunas hojas y brotes, mientras que en verano y otoño la mayor parte de la dieta estuvo compuesta por hojas y brotes, acompañados, en menor medida, por frutos y semillas (Figura 3.1). Los frutos y semillas representaron el 10–20% del material acarreado por ambas especies durante el verano y el otoño, y fueron particularmente abundantes en la dieta de *A. lobicornis* durante el otoño de 2010, alcanzando casi el 30% del total de ítems acarreados. Los ítems correspondientes a las categorías palitos y otros (principalmente heces de orugas y de vertebrados y algunos exoesqueletos de insectos) estuvieron poco representados a lo largo de todo el año.

La riqueza de especies acarreadas fue máxima durante el verano y mínima durante la primavera (Figura 3.2a). En general, *A. lobicornis* y *A. striatus* usaron un número similar de especies en todas las ocasiones de muestreo, excepto en la primavera de 2009, cuando la primera incorporó un número significativamente mayor de especies a

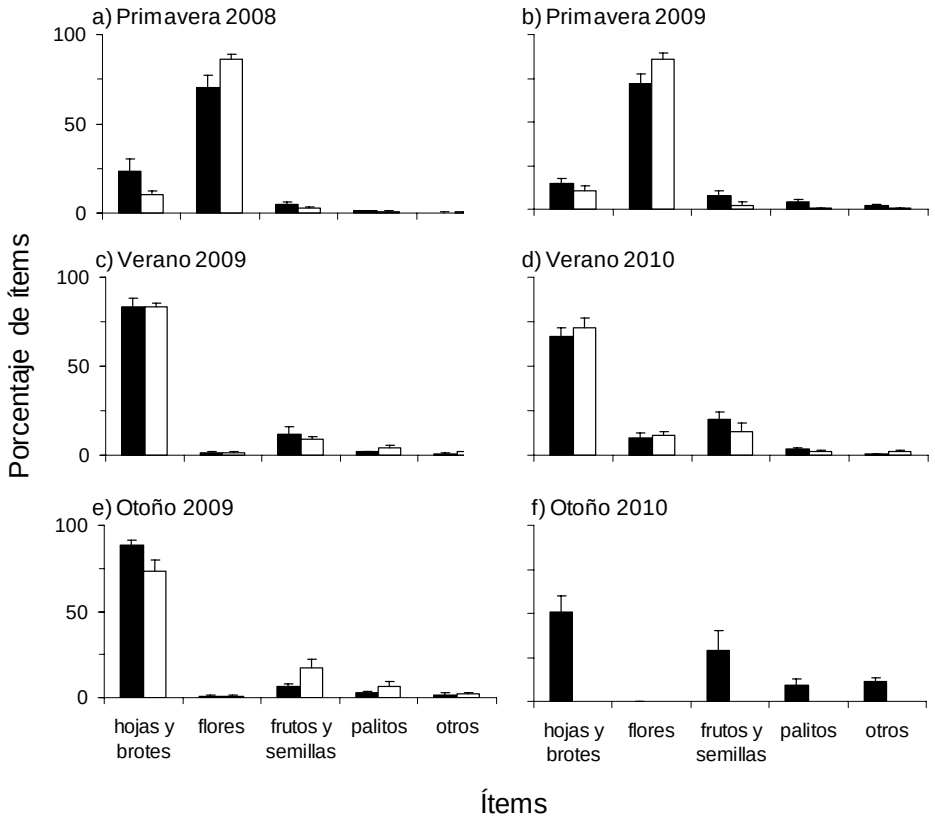


**Figura 3.1.** Porcentaje promedio (+ EE) de los diferentes tipos de ítems acarreados por *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) en primavera (a, b), verano (c, d) y otoño (e, f) en el Monte central. En otoño de 2010 *A. striatus* no mostró actividad de forrajeo.

su dieta (Figura 3.2a). La diversidad en la dieta siguió un patrón similar al de la riqueza a lo largo del año, sin diferencias significativas entre especies de hormigas (Figura 3.2b). El número de especies de plantas acarreadas por colonia fue 2–10, representando el 50–100% de las especies disponibles en cada estación. Sin embargo, más del 80% del material acarreado estuvo representado por solo 2–6 especies en cada estación (Tablas 3.1 y 3.2).

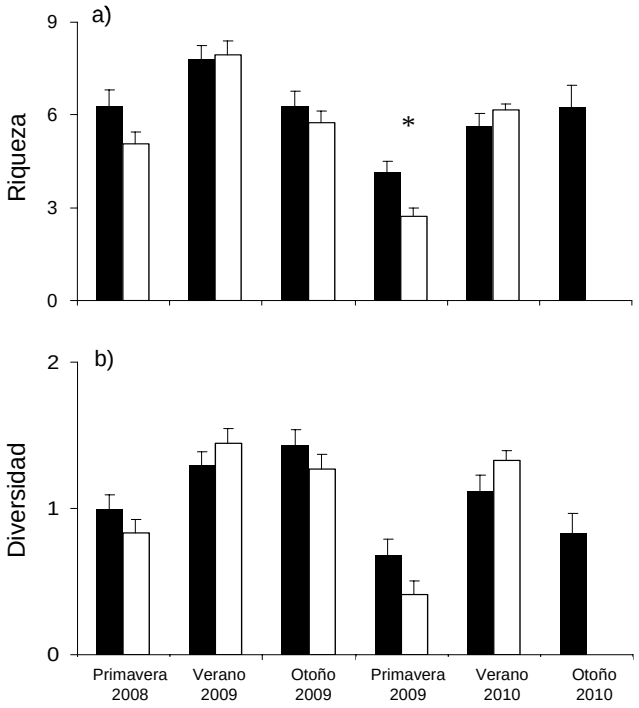


**Figura 3.2.** Riqueza de especies (a) y diversidad (b) promedio (+ EE) del material acarreado por *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) en las distintas estaciones del año en el Monte central. *: $p < 0.05$ (prueba de t).

El mayor porcentaje de ítems acarreados por ambas especies correspondió a árboles y arbustos, mientras que el estrato herbáceo estuvo poco representado en su dieta (Tablas 3.1 y 3.2). Durante la primavera, la dieta estuvo compuesta principalmente (70–90%) por flores de *Prosopis flexuosa* y *Larrea divaricata* (Tablas 3.1 y 3.2). En verano incorporaron un número mayor de especies a su dieta, pero aún así más del 50% de la dieta de *A. lobicornis* estuvo compuesta por hojas de *Mulguraea aspera* (Tabla 3.1), y tanto en verano como en otoño aproximadamente un 85% del material acarreado por *A. striatus* correspondió a hojas y frutos de *Condalia microphylla*, *L. divaricata*, *Lycium* spp. y *P. flexuosa* (Tabla 3.2). Si bien la composición del material acarreado por *A. lobicornis* durante el otoño fue más variable entre años, el patrón de dependencia de

especies leñosas se mantuvo: en 2009 el 75% de su dieta estuvo compuesta por *Acantholippia seriphioides*, *L. divaricata*, *Lycium* spp. y *M. aspera*, mientras que en 2010 el 83% de su dieta estuvo compuesta por hojas y frutos de *P. flexuosa* y *L. divaricata* (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Especies de plantas en la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestran los valores promedio y el EE (entre paréntesis). Se indica el tipo de estructura colectada de cada especie (H: hoja, Fl: flor, Fr: fruto o semilla).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 | Otoño 2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Árboles | | | | | | |
| *Geoffroea decorticans* (H, Fl) | 0.2 (0.1) | 4.9 (1.7) | 1.6 (0.5) | 7.5 (3.2) | 4.0 (1.0) | 3.4 (1.3) |
| *Prosopis flexuosa* (H, Fl, Fr) | 38.4 (7.2) | 50.6 (10.0) | 4.8 (2.9) | 8.2 (2.8) | 2.1 (1.7) | 30.5 (11.3) |
| **Total** | **38.6** | **55.5** | **6.3** | **15.7** | **6.1** | **33.9** |
| Arbustos y subarbustos | | | | | | |
| *Acantholippia seriphioides* (H, Fl, Fr) | 1.5 (1.0) | - | 10.0 (3.7) | 0.4 (0.1) | 16.6 (5.4) | 0.08 (0.05) |
| *Atriplex lampa* (H, Fl) | 0.02 (0.02) | 0.7 (0.7) | 0.03 (0.02) | 0.2 (0.1) | - | 0.07 (0.05) |
| *Capparis atamisquea* (H, Fl, Fr) | 0.04 (0.03) | 1.2 (0.7) | 0.1 (0.1) | 0.3 (0.2) | 1.4 (1.1) | 0.4 (0.2) |
| *Condalia microphylla* (H, Fl, Fr) | 4.8 (3.1) | 2.5 (1.6) | 1.4 (0.6) | 1.6 (1.0) | 4.3 (2.4) | 4.2 (2.1) |
| *Ephedra triandra* (H,Fl) | 0.05 (0.05) | 0.01 (0.01) | 0.4 (0.3) | 1.0 (0.7) | 0.03 (0.03) | 0.05 (0.05) |
| *Larrea cuneifolia* (H) | - | 0.2 (0.2) | - | - | - | - |
| *Larrea divaricata* (H, Fl, Fr) | 34.2 (8.4) | 35.3 (11.8) | 9.5 (2.5) | 12.1 (2.7) | 28.8 (7.2) | 53.5 (9.8) |
| *Lycium* spp. (H, Fl, Fr) | 1.5 (0.6) | 0.7 (0.3) | 13.0 (3.4) | 5.8 (1.9) | 10.2 (3.3) | 0.9 (0.4) |
| *Mulguraea aspera* (H, Fl, Fr) | 6.3 (2.3) | 0.2 (0.1) | 51.4 (6.6) | 57.8 (7.3) | 18.7 (4.9) | 3.6 (1.3) |
| *Ximenia americana* (H, Fl, Fr) | 6.4 (6.4) | 0.1 (0.1) | 0.01 (0.01) | - | - | - |
| **Total** | **54.8** | **40.9** | **85.8** | **79.2** | **80.0** | **62.8** |
| Cactáceas | | | | | | |
| *Echinopsis leucantha* (H,Fl) | - | - | - | - | - | 2.1 (1.9) |
| **Total** | **-** | **-** | **-** | **-** | **-** | **2.1** |
| Herbáceas | | | | | | |
| *Chenopodium papulosum* (H,Fr) | 2.2 (1.4) | - | - | - | - | - |
| *Conyza* spp. (H, Fl, Fr) | - | 0.2 (0.1) | 0.1 (0.04) | - | 0.2 (0.1) | - |
| *Glandularia mendocina* (H, Fl, Fr) | 0.9 (0.9) | - | 0.4 (0.3) | 0.02 (0.01) | - | - |
| *Lappula redowskii* (Fr) | - | - | 0.02 (0.02) | - | - | - |
| *Parthenium hysterophorus* (H, Fl, Fr) | 1.6 (1.5) | 0.05 (0.05) | 0.1 (0.1) | 0.08 (0.07) | 0.4 (0.2) | - |
| *Phacelia artemisioides* (Fr) | - | 0.05 (0.05) | 0.01 (0.01) | - | - | - |
| *Trixis cacalioides* (H) | - | - | - | - | - | 0.01 (0.01) |
| Gramíneas (H, Fr) | 1.1 (0.6) | 1.3 (0.6) | 6.1 (2.0) | 3.5 (1.1) | 10.3 (2.9) | 0.9 (0.3) |
| **Total** | **5.8** | **1.6** | **6.7** | **3.6** | **10.9** | **0.9** |
| No identificados | 0.6 (0.2) | 2.1 (0.7) | 1.0 (0.4) | 0.6 (0.2) | 2.9 (1.4) | 0.14 (0.08) |
| Total de ítems analizados | 4314 | 4203 | 6806 | 7456 | 4043 | 3664 |

**Tabla 3.2.** Especies de plantas en la dieta de *Acromyrmex striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestran los valores promedio y el EE (entre paréntesis). Se indica el tipo de estructura colectada de cada especie (H: hoja, Fl: flor, Fr: fruto o semilla).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 |
|---|---|---|---|---|---|
| Árboles | | | | | |
| *Geoffroea decorticans* (H, Fl) | 4.2 (3.8) | 0.4 (0.3) | 6.7 (2.6) | 9.5 (0.3) | 3.3 (0.8) |
| *Prosopis flexuosa* (H, Fl, Fr) | 43.5 (8.9) | 86.3 (3.9) | 16.8 (4.2) | 24.3 (7.0) | 22.5 (6.3) |
| **Total** | **47.7** | **86.7** | **23.5** | **33.8** | **25.8** |
| Arbustos y subarbustos | | | | | |
| *Acantholippia seriphioides* (H, Fl, Fr) | 0.2 (0.1) | - | 0.8 (0.4) | 0.5 (0.3) | 0.3 (0.3) |
| *Atriplex lampa* (H, Fl) | 0.9 (0.8) | 0.05 (0.05) | 0.2 (0.2) | - | 0.6 (0.6) |
| *Capparis atamisquea* (H, Fl, Fr) | 0.03 (0.03) | 0.2 (0.2) | 0.2 (0.1) | 0.6 (0.5) | 0.7 (0.6) |
| *Condalia microphylla* (H, Fl, Fr) | 1.3 (0.8) | 6.0 (3.1) | 23.6 (8.4) | 12.1 (5.7) | 25.0 (9.1) |
| *Ephedra triandra* (H, Fl, Fr) | 0.06 (0.06) | 0.2 (0.2) | 0.9 (0.4) | 2.5 (1.6) | 0.3 (0.3) |
| *Larrea cuneifolia* (H) | - | - | - | - | - |
| *Larrea divaricata* (H, Fl, Fr) | 45.1 (7.8) | 5.0 (2.5) | 18.2 (4.4) | 17.3 (5.0) | 17.8 (4.5) |
| *Lycium* spp. (H, Fl, Fr) | 2.4 (0.9) | 1.4 (0.6) | 23.2 (4.6) | 23.1 (8.5) | 23.2 (6.8) |
| *Mulguraea aspera* (H, Fl, Fr) | 1.4 (0.8) | - | 7.1 (3.1) | 8.1 (2.5) | 1.7 (1.1) |
| **Total** | **51.4** | **12.8** | **74.2** | **64.2** | **69.6** |
| Herbáceas | | | | | |
| *Baccharis* spp. (Fr) | - | - | 0.03 (0.03) | - | - |
| *Chenopodium papulosum* (Fr) | 0.03 (0.03) | - | - | - | - |
| *Conyza* spp. (Fr) | - | - | 0.2 (0.2) | - | - |
| *Glandularia mendocina* (H) | - | - | 0.2 (0.2) | 0.1 (0.1) | - |
| *Parthenium hysterophorus* (H, Fr) | 0.3 (0.1) | - | 0.05(0.05) | - | 0.7 (0.6) |
| *Sphaeralcea miniata* (Fr) | 0.03 (0.03) | - | - | - | 0.2 (0.2) |
| Gramíneas (H, Fr) | 0.2 (0.1) | - | 1.2 (0.2) | 1.5 (0.4) | 2.3 (0.9) |
| **Total** | **0.6** | **-** | **1.6** | **1.6** | **3.2** |
| No identificados | 0.3 (0.1) | 0.6 (0.2) | 0.6 (0.1) | 0.4 (0.3) | 1.3 (0.6) |
| Total de ítems analizados | 3417 | 1139 | 2572 | 2342 | 596 |

Si bien la superposición en la dieta de ambas especies fue variable a lo largo del año, con valores más bajos en otoño y verano que en primavera, no se encontraron evidencias de segregación en sus dietas en ninguna estación, e incluso en primavera se superpusieron más de lo esperado por azar (Tabla 3.3).

**Tabla 3.3.** Superposición de nicho según el índice de Pianka ($O_P$) basado en la composición de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestra también el valor de *p* que representa la probabilidad de observar, por azar, un valor de superposición de nicho igual o mayor que el registrado.

| | $O_P$ | *p* |
|---|---|---|
| Primavera 2008 | 0.99 | **0.001** |
| 2009 | 0.85 | **0.009** |
| Verano 2009 | 0.41 | 0.253 |
| 2010 | 0.44 | 0.243 |
| Otoño 2009 | 0.53 | 0.296 |

En general, las colonias de *A. striatus* mostraron senderos de forrajeo más cortos que las de *A. lobicornis*, aunque solo se encontraron diferencias significativas en dos ocasiones de muestreo (Figura 3.3). La composición de especies en sus áreas de influencia fue similar, sin diferencias significativas en cuanto a su riqueza ni a su diversidad (todas las comparaciones mediante pruebas de t mostraron valores de $p > 0.05$; Figura 3.4). Las especies más abundantes a lo largo de todo el año fueron *P. flexuosa* y *L. divaricata*, que en conjunto representaron el 40–60 % de los recursos disponibles (Tablas 3.4 y 3.5). Dentro del estrato herbáceo las gramíneas (principalmente *Trichloris crinita*, *Jarava ichu* y *Aristida mendocina*) fueron mucho más abundantes que las dicotiledóneas, cuya composición fue muy variable entre estaciones y años. La composición y abundancia de las especies más representativas se mantuvo relativamente constante a lo largo del período estudiado, excepto durante la primavera de 2009, cuando la riqueza de especies disponibles fue más baja y la abundancia de biomasa verde disponible perteneciente a *Lycium* spp., *Mulguraea aspera* y *Geoffroea decorticans* disminuyó notablemente debido a que la mayoría de los individuos no presentaban hojas.

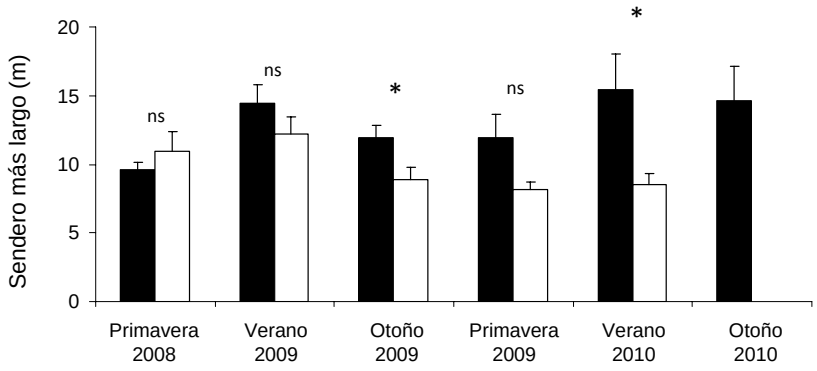


**Figura 3.3.** Longitud promedio (+ EE) del sendero de forrajeo más largo de las colonias activas de *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) en las distintas estaciones del año en el Monte central. *: $p < 0.05$, ns: no significativo (prueba de t).

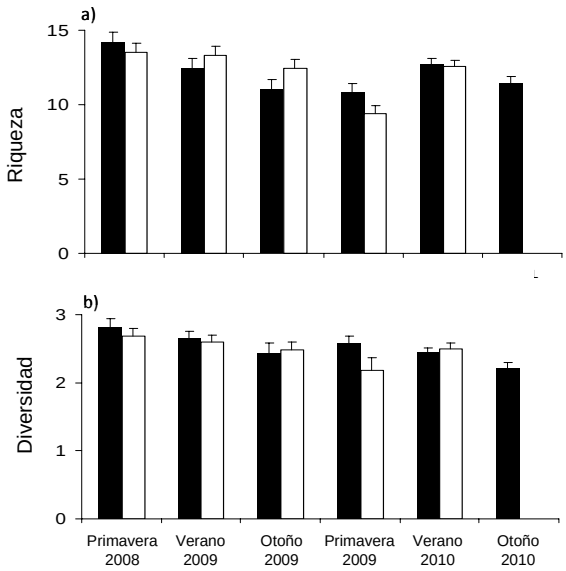


**Figura 3.4.** Riqueza de especies (a) y diversidad (b) promedio (+ EE) de las plantas disponibles en el área de influencia de las colonias activas de *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) en las distintas estaciones del año en el Monte central.

**Tabla 3.4.** Disponibilidad relativa de las especies de plantas presentes en el área de influencia de las colonias de *Acromyrmex lobicornis* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestran los valores promedio y el EE (entre paréntesis).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 | Otoño 2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Árboles | | | | | | |
| *Geoffroea decorticans* | 2.4 (1.1) | 0.3 (0.2) | 1.2 (0.6) | 5.1 (1.5) | 1.6 (0.9) | 1.2 (0.8) |
| *Prosopis flexuosa* | 17.6 (4.5) | 14.1 (4.2) | 17.7 (2.3) | 17.0 (4.3) | 9.2 (3.8) | 21.9 (5.0) |
| **Total** | **20.0** | **14.4** | **18.9** | **22.1** | **10.8** | **23.1** |
| Arbustos y subarbustos | | | | | | |
| *Acantholippia seriphioides* | 5.2 (1.1) | 5.8 (1.7) | 4.6 (1.5) | 2.2 (0.8) | 5.8 (2.3) | 4.3 (1.5) |
| *Atriplex lampa* | - | 0.08 (0.06) | 0.07 (0.07) | 0.3 (0.3) | 0.05 (0.05) | 0.7 (0.5) |
| *Capparis atamisquea* | 3.6 (1.8) | 10.2 (3.2) | 4.4 (3.1) | 3.6 (1.6) | 4.5 (2.1) | 6.1 (3.4) |
| *Condalia microphylla* | 0.9 (0.7) | 0.5 (0.5) | 0.8 (0.5) | - | - | 0.3 (0.2) |
| *Ephedra triandra* | 0.13 (0.07) | 0.3 (0.2) | 0.2 (0.1) | 0.1 (0.08) | 0.2 (0.2) | 0.3 (0.2) |
| *Larrea cuneifolia* | - | - | - | - | - | 0.2 (0.2) |
| *Larrea divaricata* | 31.4 (2.1) | 40.8 (5.7) | 29.5 (4.0) | 42.5 (3.6) | 38.1 (5.0) | 41.0 (4.7) |
| *Lycium* spp. | 6.8 (1.3) | 1.5 (0.6) | 8.9 (2.8) | 7.2 (1.5) | 14.1 (2.4) | 5.0 (1.5) |
| *Mulguraea aspera* | 8.7 (1.4) | 0.5 (0.2) | 4.3 (1.2) | 7.8 (1.7) | 6.8 (1.5) | 5.8 (1.3) |
| *Ximenia americana* | - | - | 0.1 (0.1) | - | - | 0.04 (0.04) |
| **Total** | **56.7** | **59.6** | **52.8** | **63.7** | **69.6** | **63.7** |
| Cactáceas | | | | | | |
| *Echinopsis leucantha* | - | - | 0.08 (0.04) | - | - | - |
| **Total** | **-** | **-** | **0.08** | **-** | **-** | **-** |
| Herbáceas dicotiledóneas | | | | | | |
| *Bidens subalternans* | - | - | - | 0.02 (0.02) | - | - |
| *Bougainvillea spinosa* | - | - | - | - | - | 0.05 (0.05) |
| *Chenopodium papulosum* | 0.1 (0.1) | - | - | - | - | - |
| *Conyza* spp. | 0.3 (0.2) | 0.04 (0.04) | 0.06 (0.05) | 0.01 (0.01) | - | - |
| *Descurainia* sp. | 0.03 (0.03) | - | - | - | - | - |
| *Fabiana peckii* | 0.01 (0.01) | - | 0.6 (0.4) | - | 0.5 (0.4) | - |
| *Glandularia mendocina* | 0.4 (0.3) | - | - | - | 0.02 (0.02) | 0.2 (0.1) |
| *Lappula redowskii* | - | - | 4.5 (4.5) | - | - | - |
| *Parthenium hysterophorus* | 2.2 (0.6) | 0.2 (0.1) | 0.5 (0.4) | 0.4 (0.1) | - | 0.2 (0.1) |
| *Sphaeralcea miniata* | 0.06 (0.06) | - | - | - | - | - |
| *Trixis cacalioides* | - | - | - | 0.2 (0.1) | - | - |
| *Tweedia brunonis* | - | - | 1.5 (1.5) | 0.6 (0.6) | - | - |
| **Total** | **3.1** | **0.24** | **7.2** | **1.2** | **0.52** | **0.45** |
| Gramíneas | | | | | | |
| *Aristida mendocina* | 3.7 (0.9) | 3.3 (1.4) | 2.8 (1.1) | 2.3 (0.7) | 4.7 (2.7) | 2.7 (2.0) |
| *Digitaria californica* | 1.2 (0.5) | 0.6 (0.4) | 0.2 (0.1) | 0.9 (0.3) | 0.4 (0.2) | 1.0 (0.6) |
| *Eragrostis lehmanniana* | - | - | - | 0.07 (0.07) | - | 0.2 (0.2) |
| *Jarava ichu* | 5.9 (1.7) | 9.8 (1.8) | 10.4 (2.0) | 0.6 (0.4) | 4.9 (1.5) | 1.5 (0.5) |
| *Leptochloa dubia* | - | - | 0.07 (0.05) | - | - | - |
| *Neobouteloua lophostachya* | - | - | 0.6 (0.4) | - | 0.2 (0.2) | - |
| *Pappophorum* spp. | 0.8 (0.3) | 0.8 (0.6) | 0.4 (0.3) | 1.1 (0.7) | 0.7 (0.4) | 0.9 (0.6) |
| *Setaria leucopila* | 2.5 (0.8) | 1.3 (0.6) | 2.2 (0.8) | 1.3 (0.3) | 2.3 (1.3) | 1.0 (0.4) |
| *Trichloris crinita* | 5.3 (2.7) | 8.6 (2.4) | 4.6 (1.4) | 5.7 (2.0) | 5.6 (2.1) | 4.2 (1.3) |
| Otras gramíneas | 0.8 (0.4) | 1.4 (0.9) | 0.4 (0.3) | 1.1 (0.3) | 0.3 (0.1) | 1.2 (0.5) |
| **Total** | **20.2** | **25.8** | **21.7** | **13.1** | **19.1** | **12.8** |

**Tabla 3.5.** Disponibilidad relativa de las especies de plantas presentes en el área de influencia de las colonias de *Acromyrmex striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestran los valores promedio y el EE (entre paréntesis).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 |
|---|---|---|---|---|---|
| Árboles | | | | | |
| *Geoffroea decorticans* | 1.9 (0.8) | 0.1 (0.1) | 1.0 (0.5) | 2.7 (0.8) | 2.4 (0.9) |
| *Prosopis flexuosa* | 24.9 (7.0) | 10.7 (3.8) | 22.3 (6.1) | 28.6 (5.9) | 19.9 (5.1) |
| **Total** | **26.8** | **10.8** | **23.3** | **31.3** | **22.3** |
| Arbustos y subarbustos | | | | | |
| *Acantholippia seriphioides* | 3.0 (1.3) | 2.7 (0.8) | 2.1 (1.0) | 1.8 (0.5) | 2.8 (0.8) |
| *Atriplex lampa* | - | 1.0 (0.6) | 1.5 (1.0) | 0.3 (0.2) | 0.5 (0.3) |
| *Capparis atamisquea* | 5.6 (2.8) | 8.2 (2.9) | 3.6 (2.1) | 4.4 (2.1) | 2.0 (1.3) |
| *Condalia microphylla* | 2.7 (1.3) | 3.3 (2.5) | 2.9 (1.4) | 1.6 (0.9) | 1.1 (0.7) |
| *Ephedra triandra* | 0.06 (0.06) | 0.5 (0.3) | 0.9 (0.4) | 0.6 (0.3) | 0.5 (0.4) |
| *Larrea cuneifolia* | - | - | - | - | 0.2 (0.2) |
| *Larrea divaricata* | 21.2 (3.8) | 45.5 (6.9) | 29.7 (6.2) | 30.2 (4.9) | 36.8 (5.4) |
| *Lycium* spp. | 12.3 (2.5) | 0.6 (0.3) | 5.0 (0.9) | 8.6 (1.4) | 12.3 (2.9) |
| *Mulguraea aspera* | 6.9 (1.2) | 0.08 (0.07) | 6.8 (1.8) | 6.5 (1.4) | 7.8 (1.8) |
| *Ximenia americana* | - | - | 0.1 (0.1) | - | - |
| **Total** | **51.7** | **61.4** | **51.7** | **53.4** | **63.7** |
| Herbáceas dicotiledóneas | | | | | |
| *Chenopodium papulosum* | 0.1 (0.1) | - | - | - | - |
| *Conyza* spp. | 0.05 (0.03) | - | 0.1 (0.1) | - | - |
| *Descurainia* sp. | 0.09 (0.09) | - | - | - | - |
| *Fabiana peckii* | - | - | - | - | 0.2 (0.2) |
| *Glandularia mendocina* | 0.05 (0.05) | - | - | - | - |
| *Grindelia pulchella* | 0.2 (0.2) | - | 0.6 (0.6) | - | - |
| *Heliotropium mendocinum* | - | - | - | 0.02 (0.02) | - |
| *Lappula redowskii* | - | - | 2.0 (2.0) | - | - |
| *Parthenium hysterophorus* | 2.1 (0.5) | - | 0.7 (0.6) | 0.4 (0.2) | 0.2 (0.2) |
| *Sphaeralcea miniata* | - | - | - | 0.01 (0.01) | - |
| *Tweedia brunonis* | 0.03 (0.03) | - | 0.1 (0.1) | 0.02 (0.02) | - |
| *Trixis cacalioides* | - | - | - | - | 0.02 (0.02) |
| **Total** | **2.7** | **0.5** | **4.5** | **1.0** | **0.9** |
| Gramíneas | | | | | |
| *Aristida mendocina* | 3.9 (1.4) | 6.1 (2.0) | 3.1 (0.7) | 7.1 (2.3) | 2.8 (0.8) |
| *Cottea pappophoroides* | - | - | - | 0.03 (0.03) | - |
| *Digitaria californica* | 0.3 (0.1) | 1.1 (0.8) | 0.1 (0.1) | 0.4 (0.2) | 0.5 (0.2) |
| *Eragrostis lehmanniana* | 0.01 (0.01) | - | - | - | - |
| *Jarava ichu* | 6.8 (2.3) | 10.3 (3.0) | 6.9 (1.6) | 0.8 (0.3) | 3.0 (1.2) |
| *Leptochloa dubia* | - | - | 0.03 (0.03) | - | - |
| *Neobouteloua lophostachya* | - | 0.03 (0.03) | 4.0 (3.5) | - | - |
| *Pappophorum* spp. | 0.4 (0.3) | 1.0 (0.6) | 1.1 (0.4) | 1.1 (0.8) | 0.6 (0.3) |
| *Setaria leucopila* | 2.6 (1.0) | 2.1 (1.0) | 2.0 (0.5) | 0.3 (0.1) | 2.2 (0.9) |
| *Trichloris crinita* | 4.4 (1.4) | 5.9 (1.5) | 3.8 (1.3) | 3.4 (1.1) | 3.9 (1.0) |
| Otras gramíneas | 0.3 (0.1) | 0.7 (0.3) | 0.2 (0.1) | 1.0 (0.2) | 0.2 (0.1) |
| **Total** | **18.8** | **27.2** | **21.2** | **14.1** | **13.2** |

El grado de selectividad en la dieta de *A. lobicornis* y *A. striatus* fue variable entre estaciones y años. Durante el otoño se encontró una fuerte asociación entre el porcentaje de las distintas especies de plantas en la dieta de *A. lobicornis* y su abundancia en el ambiente, indicando una dieta oportunista (Figura 3.5). Esta relación fue más débil durante la primavera y prácticamente nula durante el verano, cuando los coeficientes de concordancia fueron particularmente bajos (Figura 3.5). Además, el porcentaje de la dieta cosechado selectivamente fue notablemente mayor durante el verano, mostrando que se torna más selectiva en esta estación (Tabla 3.6).

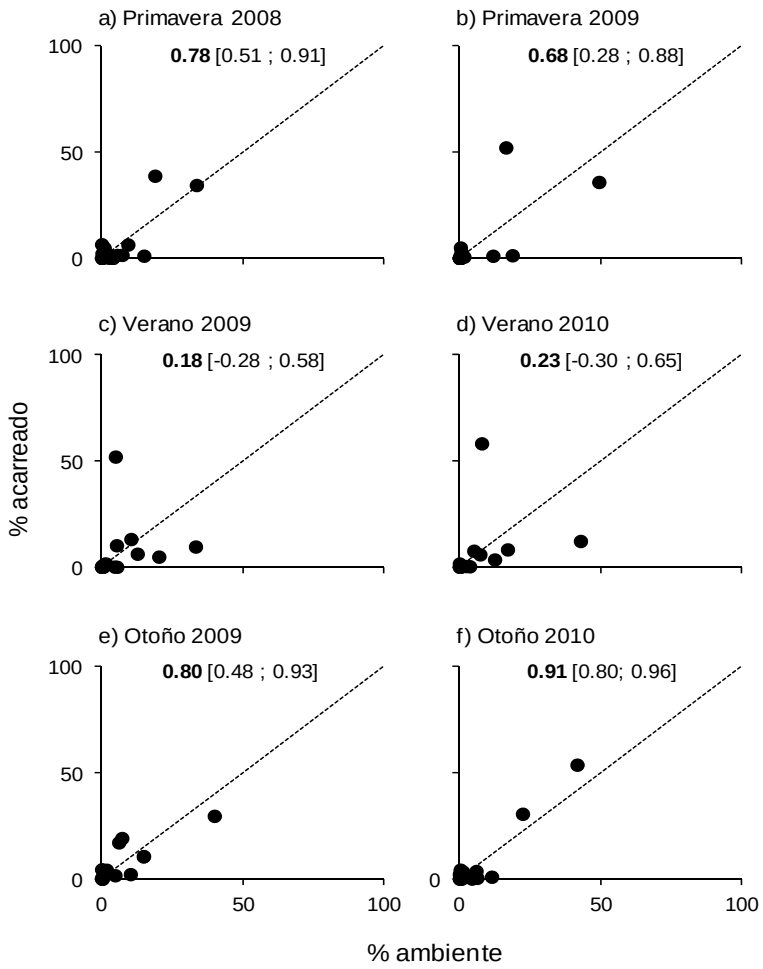


**Figura 3.5.** Porcentaje promedio de cada especie de planta en la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en función de su disponibilidad promedio en el ambiente en primavera (a, b), verano (c, d) y otoño (e, f) en el Monte central. Las líneas discontinuas representan las curvas con pendiente 1. Para cada ocasión de muestreo se muestra además el valor del coeficiente de concordancia y los límites de su intervalo de confianza del 95%.

**Tabla 3.6.** Selectividad de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Solo se muestran valores del índice cuando el número de colonias en donde había información acerca de la especie de planta (ya sea en la dieta o en el ambiente) fue ≥ 3. Se muestra también el porcentaje de la dieta seleccionado positivamente (porcentaje del total cosechado que corresponde a las especies con un índice de selectividad entre 0.7 y 1).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 | Otoño 2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Condalia microphylla* | 0.5 | **1** | 0.4 | **1** | **1** | **0.7** |
| *Chenopodium papulosum* | **1** | | | | | |
| *Mulguraea aspera* | -0.5 | 0 | **1** | **0.8** | 0.6 | -0.6 |
| *Atriplex lampa* | | | 0.3 | 0.3 | | -0.3 |
| *Conyza* spp. | **-1** | **1** | 0.2 | | **1** | |
| *Glandularia mendocina* | 0 | | | | | |
| *Geoffroea decorticans* | **-1** | **0.8** | 0.2 | 0.2 | 0.3 | 0.6 |
| *Trixis cacalioides* | | | | -0.3 | | |
| *Parthenium hysterophorus* | **-0.8** | | 0 | -0.5 | **1** | **-1** |
| *Ephedra triandra* | **-1** | -0.3 | 0 | **0.7** | | -0.5 |
| *Lycium* spp. | **-0.8** | -0.1 | 0.4 | 0 | -0.4 | -0.6 |
| *Prosopis flexuosa* | 0.4 | 0.6 | -0.6 | -0.3 | -0.4 | 0.4 |
| *Acantholippia seriphioides* | -0.6 | **-1** | 0 | -0.6 | **0.8** | **-1** |
| *Larrea divaricata* | 0.3 | 0 | **-1** | **-1** | -0.4 | 0.4 |
| *Capparis atamisquea* | -0.6 | -0.6 | -0.6 | -0.1 | -0.3 | **-0.7** |
| Gramíneas | **-1** | **-1** | -0.6 | -0.6 | 0 | **-1** |
| % seleccionado positivamente | 2 | 3 | 51 | 60 | 21 | 4 |

Para *A. striatus*, la relación entre el porcentaje de las distintas especies de plantas en su dieta y la disponibilidad en el ambiente fue relativamente débil durante el verano y el otoño, indicando cierto grado de selectividad en estas estaciones (Figura 3.6). Los dos muestreos correspondientes a la primavera (2008 y 2009) mostraron resultados totalmente opuestos, siendo el coeficiente de concordancia particularmente bajo en 2009, indicando un mayor grado de selectividad en esa ocasión, y más cercano a 1 en 2008, indicando una dieta más oportunista (Figura 3.6).

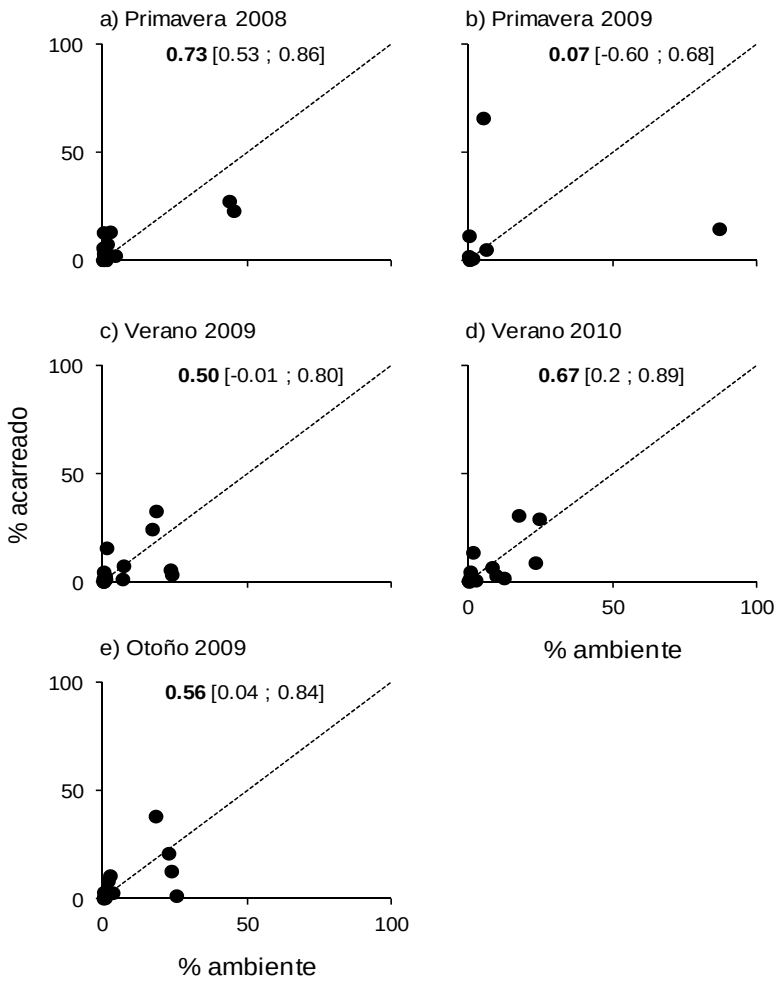


**Figura 3.6** Porcentaje promedio de cada especie de planta en la dieta de *Acromyrmex striatus* en función de su disponibilidad promedio en el ambiente en primavera (a, b), verano (c, d) y otoño (e) en el Monte central. Las líneas discontinuas representan las curvas con pendiente 1. Para cada ocasión de muestreo se muestra además el valor del coeficiente de concordancia y los límites de su intervalo de confianza del 95%.

El grado de aceptación o rechazo hacia cada una de las diferentes especies de plantas fue muy variable entre estaciones y años. Ambas mostraron selectividad (positiva o negativa) por 3–6 especies de plantas en todas las ocasiones de muestreo, incluso cuando su dieta parecía ser más bien oportunista (e.g., *A. lobicornis* en otoño). Aunque algunas plantas fueron usualmente seleccionadas (e.g., *C. microphylla*) o evitadas (e.g., *Capparis atamisquea* y gramíneas), ninguna lo fue consistentemente a lo largo de todo el año (Tablas 3.6 y 3.7). Incluso varias especies fueron seleccionadas en algunas

ocasiones y evitadas en otras, como por ejemplo *Parthenium hysterophorus* y *Ephedra triandra* en la dieta de *A. lobicornis* y *Lycium* spp. en la dieta de *A. striatus* (Tablas 3.6 y 3.7).

**Tabla 3.7.** Selectividad de la dieta de *Acromyrmex striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Solo se muestran valores del índice cuando el número de colonias en donde había información acerca de la especie de planta (ya sea en la dieta o en el ambiente) fue ≥ 3. Se muestra también el porcentaje el porcentaje de la dieta seleccionado positivamente (porcentaje del total cosechado que corresponde a las especies con un índice de selectividad entre 0.7 y 1).

| | Primavera 2008 | Primavera 2009 | Verano 2009 | Verano 2010 | Otoño 2009 |
|---|---|---|---|---|---|
| *Condalia microphylla* | -0.6 | **0.7** | **0.8** | **1** | **1** |
| *Prosopis flexuosa* | 0.4 | **1** | 0.2 | 0 | 0.4 |
| *Geoffroea decorticans* | -0.3 | 0.3 | 0.6 | **0.8** | 0 |
| *Lycium* spp. | **-0.8** | 0.6 | **1** | 0.2 | 0.2 |
| *Baccharis* spp. | | | -0.3 | | |
| *Conyza* spp. | **-1** | | -0.5 | | |
| *Larrea divaricata* | 0.6 | **-1** | -0.6 | -0.4 | -0.6 |
| *Ephedra triandra* | | -0.5 | -0.1 | -0.1 | -0.3 |
| *Capparis atamisquea* | **-0.7** | **-1** | -0.1 | -0.6 | -0.3 |
| *Parthenium hysterophorus* | **-1** | | -0.5 | **-1** | |
| *Atriplex lampa* | | **-1** | **-1** | | -0.3 |
| *Mulguraea aspera* | **-0.8** | | -0.4 | 0 | **-0.8** |
| *Acantholippia seriphioides* | **-1** | **-1** | -0.5 | **-0.8** | **-1** |
| Gramíneas | **-1** | **-1** | **-1** | **-1** | **-0.8** |
| % seleccionado positivamente | 0 | 86 | 53 | 22 | 25 |

## Discusión

Tanto *Acromyrmex lobicornis* como *A. striatus* pueden ser consideradas herbívoras generalistas en este ambiente, ya que cosechan un alto porcentaje de las especies disponibles en el ambiente (*A. lobicornis*: 76–94%; *A. striatus*: 67–83%). Su dieta estuvo compuesta principalmente por material verde de especies leñosas, aunque la composición del material acarreado y su grado de selectividad fue variable entre estaciones, siguiendo los cambios en la fenología y la disponibilidad de las plantas.

La composición del material acarreado coincidió con la fenología de algunas de las plantas. Durante la primavera, las especies más cosechadas fueron leñosas que producen gran cantidad de flores, como *Prosopis flexuosa* y *Larrea divaricata*. En verano y otoño

forrajearon principalmente hojas y algunos frutos, e incluyeron otras especies como *Condalia microphylla*, *Lycium* spp., *Mulguraea aspera* y *Acantholippia seriphioides*. La mayoría de las especies utilizadas fueron árboles y arbustos, mientras que las herbáceas (gramíneas y dicotiledóneas) estuvieron poco representadas en la dieta. Este resultado coincide con lo reportado previamente para *A. lobicornis* en el Monte central (Claver, 2000), pero difiere de lo encontrado para ambas especies en otras regiones. En el noroeste de la Patagonia la dieta de *A. lobicornis* está compuesta principalmente por herbáceas (Franzel & Farji-Brener, 2000), en la Región Chaqueña Serrana las colonias de *A. lobicornis* y *A. striatus* cosechan una alta proporción de gramíneas (hasta el 35 y 75% de sus dietas, respectivamente, durante la primavera temprana; Bucher & Montenegro, 1974) y al sur de La Pampa la mayor parte de la dieta de *A. lobicornis* está compuesta por dicotiledóneas anuales (Pilati et al., 1997) y la de *A. striatus* principalmente por monocotiledóneas (Armani & Quirán, 2007). Estas diferencias en la composición de la dieta de *A. lobicornis* y *A. striatus* a lo largo de su distribución son indicios de que poseen una dieta plástica y pueden adaptarse fácilmente a vivir en hábitats con diferente composición de la comunidad de plantas y, por lo tanto, diferente oferta de recursos.

La alta dependencia de especies leñosas que se observa en la dieta de estas hormigas es una estrategia de alimentación ventajosa para el ambiente en que viven. La gran variación interanual en las lluvias del Monte central hace que la cobertura de las herbáceas dicotiledóneas sea impredecible (Lopez de Casenave, 2001). En cambio, las plantas leñosas, como pueden infiltrar sus raíces y obtener agua directamente de las napas freáticas más superficiales (Villagra, 2000), dependen menos de las precipitaciones y están disponibles de manera más constante y predecible. Por lo tanto, la plasticidad de *A. lobicornis* y *A. striatus* les permite adoptar una dieta compuesta preferentemente por herbáceas en gran parte de su distribución (Bucher & Montenegro, 1974; Pilati et al., 1997; Franzel & Farji-Brener, 2000) y tener una dieta focalizada en especies leñosas en el Monte central, en donde las herbáceas son un recurso menos estable.

A pesar de tener una dieta amplia, más del 80% del material acarreado en cada estación estuvo representado por solo 1–6 especies de las 10–15 disponibles alrededor de los nidos. Este mismo comportamiento ha sido observado en estas y otras especies de los

géneros *Acromyrmex* y *Atta*, tanto en ambientes tropicales (Cherrett, 1968; Rockwood, 1976; De Vasconcelos, 1990; Vasconcelos, 1997; Wirth et al., 2003) como templados (Farji-Brener & Protomastro, 1992; Pilati et al., 1997), sugiriendo que las hormigas cortadoras pueden consumir una amplia variedad de recursos pero sus colonias suelen concentrar sus esfuerzos sobre unas pocas especies en cada momento. Por un lado, la dieta amplia es una característica típica de los grandes herbívoros, que generalmente se alimentan de recursos de baja calidad y tienen que enfrentarse al problema de seleccionar una dieta balanceada y, a la vez, evitar las plantas con alta concentración de toxinas (Westoby, 1974; Belovsky, 1984). Por otro lado, la concentración local del consumo sobre unas pocas especies podría explicarse porque consumen en función de la disponibilidad (y las especies más consumidas son, precisamente, las más abundantes) o bien porque tienen preferencias por algunas especies (y consumen mayor cantidad de esas especies preferidas, al menos mientras están disponibles). Varios estudios han demostrado que las hormigas cortadoras seleccionan las especies y estructuras que cosechan, tratando de maximizar la cantidad de nutrientes y evitar la presencia de toxinas (e.g., Hubbell et al., 1984; Howard, 1988; Nichols-Orians & Schultz, 1990). En el Monte central, *A. lobicornis* y *A. striatus* mostraron claras preferencias en cuanto al tipo de estructura forrajeada. Durante la primavera, cuando la mayoría de las plantas florecen, el 70–85% del material acarreado fueron flores, las cuales suelen ser muy atractivas para las hormigas debido a su alto contenido de humedad y baja concentración de compuestos secundarios (Rockwood, 1975). Además, ambas especies mostraron selectividad positiva o negativa por varias especies de plantas en todas las ocasiones de muestreo, aunque ninguna especie fue consistentemente rechazada o elegida a lo largo de todo el año. Esto estaría indicando que las preferencias de las hormigas varían (e.g., distintos requerimientos en distintas estaciones) o, mucho más probable, que su selección es fuertemente dependiente del contexto, es decir que la probabilidad de que una especie sea seleccionada positiva o negativamente dependerá de la calidad y cantidad de las otras especies que se encuentren disponibles en ese momento.

Las variaciones estacionales en el comportamiento de forrajeo de *A. lobicornis* fueron consistentes en los dos ciclos anuales muestreados. En otoño su dieta fue muy amplia y claramente oportunista incorporando a las especies más abundantes en el ambiente y con las especies seleccionadas positivamente representando un porcentaje muy bajo del

material cosechado. En verano, en cambio, se comportó de manera más selectiva y más del 50% del material acarreado estuvo representado por las especies seleccionadas positivamente (especialmente *M. aspera*). Si bien la disponibilidad de las distintas especies de plantas no parece mostrar grandes variaciones a lo largo del año, su alternancia entre un comportamiento selectivo en verano y oportunista en otoño puede deberse a cambios en la calidad y la fenología de las plantas. Se ha comprobado que la palatabilidad de las hojas de algunas plantas puede variar a lo largo del tiempo, afectando su palatabilidad para las hormigas y, por lo tanto, su inclusión en la dieta (Hubbell et al., 1984; Howard, 1987; 1988). Por ejemplo, las obreras de *Atta cephalotes* prefieren las hojas maduras de *Inga edulis* a las hojas jóvenes cuando se las ofrece experimentalmente, ya que éstas contienen más nutrientes y menor concentración de compuestos secundarios (Nichols-Orians & Schultz, 1990). Si *A. lobicornis* ajustara su consumo a los cambios en la palatabilidad relativa de las plantas a lo largo del año, esto podría explicar las diferencias estacionales de la selectividad en su dieta.

El forrajeo de *A. striatus* parece ser más sensible a las variaciones interanuales en la disponibilidad de los recursos, con una estrategia mixta que presenta unas pocas preferencias claras y una gran parte de la dieta constituida por las especies más abundantes en el ambiente. Las diferencias más marcadas entre años se observaron al comparar las primavera de 2008 y 2009, cuando las precipitaciones fueron notablemente contrastantes. Durante la primavera de 2008, las precipitaciones acumuladas fueron similares a otros años (43.8 mm entre octubre y noviembre; Capítulo 1) y la dieta de *A. striatus* estuvo compuesta principalmente por flores de *P. flexuosa* y *L. divaricata*, pero en 2009, cuando la falta de precipitaciones (1.4 mm en dos meses) ocasionó que la mayoría de las especies no rebrotaran ni florecieran, se concentró en las flores de *P. flexuosa*, las únicas que eran aún muy abundantes en el ambiente. En verano y otoño la amplitud de la dieta de *A. striatus* fue moderada y el porcentaje representado por especies positivamente seleccionadas varió entre el 22 y el 58%. Nuevamente, la mayor parte de la dieta estuvo constituida por las tres especies leñosas más abundantes (*L. divaricata*, *P. flexuosa*, *Lycium* spp.) y una cuarta (*C. microphylla*), poco abundante y consistentemente seleccionada. *Acromyrmex striatus* muestra una estrategia con cierto grado de selectividad por algunas estructuras y especies (e.g., flores, *C. microphylla*) pero compone el resto de su dieta de manera oportunista. Un comportamiento similar ha

sido observado en el norte de su distribución, donde presenta una estrategia predominantemente oportunista (Farji-Brener & Protomastro, 1992).

Este estudio muestra que estas hormigas cortadoras colectan las especies de plantas más favorables para el cultivo del hongo cuando éstas se encuentran disponibles y complementan su dieta con otros recursos cuando aquellas escasean. Otras especies de hormigas cortadoras también muestran este comportamiento. Por ejemplo, la dieta de *Atta colombica* y *A. cephalotes* en la selva de Costa Rica está constituida principalmente por flores y brotes durante la estación seca, cuando están disponibles; las hojas maduras, en cambio, aunque están disponibles durante todo el año solo son incorporadas a la dieta en la estación lluviosa, cuando las flores son escasas (Rockwood, 1975). Las especies estudiadas cambian su comportamiento de alimentación de oportunistas a selectivas en respuesta a los cambios estacionales en la disponibilidad y la calidad de los recursos. Este comportamiento es particularmente ventajoso para especies que viven en ambientes muy variables como los desiertos, en donde tanto la presencia de algunas especies (e.g., las herbáceas anuales) como la fenología de otras (e.g., las especies perennes) dependen de las precipitaciones, que suelen ser escasas y muy variables (Robertson et al., 2010). Por lo tanto, presentar una dieta plástica y basada principalmente en los recursos más estables o predecibles (e.g., las leñosas) permitiría a *A. lobicornis* y *A. striatus* ajustarse rápidamente a los cambios frecuentes en la disponibilidad y diversidad de recursos.

En este trabajo, el estudio simultáneo de la dinámica temporal de la dieta y de la abundancia y composición de los recursos permitió determinar la importancia de los efectos de los recursos sobre los consumidores. Pero las variaciones estacionales e interanuales en el comportamiento de alimentación de *A. lobicornis* y *A. striatus* también pueden influir sobre el impacto que estas hormigas tienen sobre las plantas. En aquellas estaciones en las que presentan un comportamiento predominantemente oportunista, su impacto sería más moderado, ya que consumirían los recursos en función de su abundancia. En las estaciones en las que muestran una selectividad marcada, su actividad de forrajeo podría afectar la estructura y composición de la comunidad de plantas, especialmente cuando incluyen en su dieta a las estructuras reproductivas (i.e., flores y frutos). Sin embargo, si las hormigas solo muestran preferencias por algunas categorías de recurso cuando éstas son más abundantes en el

ambiente, entonces el impacto no sería tan intenso. Estudios detallados acerca de las preferencias estacionales de estas hormigas permitirían determinar con mayor precisión su efecto sobre la composición y dinámica de la comunidad de plantas en el Monte central.

# CAPÍTULO 4

## Impacto de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* sobre la vegetación en el Monte central

**Resumen**

Si bien en los ecosistemas áridos la disponibilidad de agua es considerada el principal factor que regula a la vegetación, la herbivoría también juega un papel importante en modelar estas comunidades. Para entender la importancia relativa de estos factores es necesario primero cuantificar el impacto generado por los herbívoros. Algunos autores han propuesto que el impacto de la herbivoría en la región Neotropical sería limitado debido a la ausencia de los grandes herbívoros. Sin embargo, estos ecosistemas cuentan con la presencia de las hormigas cortadoras de hojas como herbívoros dominantes. En este trabajo se estimaron las tasas de herbivoría de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central, tanto a escala de colonia como poblacional. Se registraron los patrones diarios y estacionales de actividad de estas especies, se tomaron muestras del material acarreado para estimar la biomasa cosechada y se midió la densidad de colonias en el área de estudio. Se encontró que a nivel de colonia *A. lobicornis* presenta una tasa de herbivoría cuatro veces mayor que *A. striatus*. Sin embargo, estas diferencias no se observan a nivel poblacional, ya que las colonias de *A. striatus* son cuatro veces más abundantes. Así, ambas contribuyen de manera similar a la pérdida de biomasa por herbivoría, cosechando unos 70–72 kg/ha·año, lo cual representa ~20% de la producción anual de biomasa en el área de estudio. Los resultados sugieren que en el Monte central la herbivoría por hormigas es particularmente intensa y podría jugar un rol importante en la dinámica de las comunidades de plantas.

## Introducción

En los ecosistemas áridos, las condiciones ambientales (particularmente la disponibilidad de agua) suelen ser propuestas como el principal factor que regula a la vegetación (Noy-Meir, 1973). Sin embargo, las interacciones bióticas también pueden jugar un papel importante en modelar la composición, estructura y función de la comunidad de plantas (Holmgren et al., 2006; Bertiller et al., 2009). Dado que los mamíferos ungulados y otros grandes herbívoros son particularmente escasos en el Neotrópico, algunos autores han propuesto que el impacto de la herbivoría en esta región sería limitado (Tanentzap & Coomes, 2012). No obstante, los gremios de herbívoros en los ecosistemas naturales de América del Sur cuentan con la presencia de las hormigas cortadoras de hojas (Bucher, 1987; McNaughton et al., 1993), que son consideradas como los herbívoros dominantes, tanto numéricamente como en términos de la biomasa de material vegetal que consumen (Höldobler & Wilson, 1990; Wirth et al., 2003). En algunas áreas, incluso, se las considera el competidor más importante del ganado doméstico (Robinson & Fowler, 1982; Fowler & Saes, 1986). De esta manera, evaluar el impacto de estos herbívoros es un paso importante para ponderar la importancia relativa de los distintos factores que afectan a las poblaciones de plantas y la estructura de sus comunidades en los ecosistemas áridos neotropicales.

La cantidad de biomasa que las hormigas cortadoras cosechan ha sido estimada por varios autores en diferentes tipos de ecosistemas (e.g., Lugo et al., 1973; Haines, 1978; Robinson & Fowler, 1982; Blanton & Ewel, 1985). Sin embargo, la mayoría de estos estudios abarcaron un período corto de tiempo (entre un día y unos pocos meses) y, por lo tanto, se corre el riesgo de sobreestimar o subestimar el consumo al extrapolar esos resultados, especialmente para aquellos ambientes que presentan variaciones estacionales marcadas. Además, como la actividad y las tasas de herbivoría de las hormigas pueden variar estacionalmente, su impacto será mayor sobre las plantas que se encuentran presentes (o que presentan estadíos más vulnerables, como brotes o plántulas) en los momentos del año en que su actividad es más alta. Por lo tanto, para obtener estimaciones confiables del impacto de las hormigas cortadoras es necesario realizar estudios de más largo plazo, que al menos tengan en cuenta la heterogeneidad temporal de las tasas de herbivoría y de la fenología de las plantas.

El impacto total de la herbivoría por hormigas cortadoras sobre las plantas está relacionado con los niveles de actividad de cada colonia y con la densidad de colonias. La capacidad de consumo de una colonia depende principalmente de características tales como su tamaño, la eficiencia de forrajeo y la tasa metabólica de las hormigas y del hongo que cultivan. Por lo tanto, las colonias más grandes, con mayores requerimientos energéticos, generan un impacto mayor sobre las plantas que las rodean. Como para cada especie el tamaño de las colonias adultas es relativamente constante (Beckers et al., 1989; Höldobler & Wilson, 1990), estas diferencias son más notables al comparar entre especies con diferente tamaño de colonia. Por su parte, la densidad de colonias depende más de las características particulares del ambiente (e.g., disponibilidad de recursos, presencia de especies competidoras, presencia de disturbios) y puede ser diferente para la misma especie en ambientes distintos. Los estudios a nivel de colonia y a nivel poblacional deben complementarse de manera de lograr una mejor caracterización del rol presente y potencial de las hormigas cortadoras como herbívoros clave en los ecosistemas que habitan. Los estudios a nivel de colonia facilitan la comparación del consumo de estas hormigas con otras especies de herbívoros, independientemente de su abundancia. Los estudios a nivel poblacional permiten estimar el impacto total sobre el ambiente y calcular el porcentaje de la biomasa de plantas que es consumida por las hormigas, así como ponderar el impacto potencial de medidas de manejo para la conservación y el uso de la tierra por el hombre.

En este capítulo se estudió el consumo de biomasa vegetal por parte de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el algarrobal del Monte central. Estas dos especies presentan marcadas variaciones estacionales en su actividad de forrajeo (ver Capítulo 2) y en la composición de su dieta (Capítulo 3), lo cual debería reflejarse en su capacidad de consumo a lo largo del año. El objetivo del trabajo es evaluar el impacto a nivel de colonia y a nivel poblacional de estas dos especies sobre la vegetación, teniendo en cuenta particularmente las variaciones estacionales. En particular, se abordaron las siguientes preguntas: (1) ¿cuánta biomasa vegetal cosecha una colonia de estas especies?, (2) ¿cuál es la densidad de colonias?, (3) ¿cuál es el impacto de estas hormigas a nivel poblacional?, y (4) ¿cómo varía el impacto a lo largo del año?

**Métodos**

Desde agosto de 2008 hasta mayo de 2010 se evaluó el nivel de actividad de forrajeo de 9–11 colonias de *Acromyrmex lobicornis* y de *A. striatus* durante el invierno (agosto), la primavera (noviembre), el verano (febrero) y el otoño (mayo). A lo largo de todo un día, en cada colonia se contó cada dos horas el número de obreras que ingresaban al nido llevando carga durante 10 minutos (ver Capítulo 2 para más detalles). Se construyeron curvas de cosecha diaria usando esos valores de actividad a lo largo del día y se calculó el área bajo la curva para estimar el número de fragmentos que ingresan diariamente a cada nido (cosecha total). Para cada ocasión de muestreo se comparó la cosecha total diaria de ambas especies. Como el número de réplicas (colonias) no fue siempre constante (i.e., los datos eran desbalanceados), las comparaciones se hicieron mediante Modelos Lineales Generales, ajustados usando el método de máxima verosimilitud. En todos los casos se transformó la variable respuesta (cosecha total diaria) usando la función logaritmo para ajustarla a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. En el caso de los datos correspondientes al verano de 2010, se modeló la varianza de ambas especies como heterogéneas (esto es equivalente a una prueba de t con varianzas heterogéneas, pero menos sensible al desbalanceo de los datos).

Se colectaron muestras del material acarreado por 10 colonias de cada especie en cada ocasión de muestreo para evaluar cuantitativamente la cosecha de estas hormigas en términos de biomasa vegetal. En cada ocasión (excepto durante invierno, cuando la actividad de las hormigas fue muy escasa o nula) se colectaron, a lo largo de los dos senderos de forrajeo más transitados, todos los ítems que las obreras acarreaban hasta el nido durante 10 minutos en el horario de mayor actividad. Las muestras fueron secadas en estufa a 70 °C durante 72 h. Luego se contó el número de fragmentos que componían cada muestra y se calculó el porcentaje de fragmentos en cada una de las siguientes categorías: (1) material no vegetal (insectos y heces de vertebrados), (2) material vegetal leñoso (palitos y partes leñosas de frutos) y (3) material vegetal no leñoso (hojas, flores y frutos carnosos). Los fragmentos de material vegetal no leñoso fueron pesados y se calculó el peso promedio de un fragmento dividiendo el peso de la muestra por el número de fragmentos que la componían. Se comparó el peso de los fragmentos acarreados por ambas especies en cada una de las ocasiones de muestreo mediante Modelos Lineales Generales, usando el método de máxima verosimilitud. En el caso de los datos correspondientes a la primavera y el otoño de 2009 se transformó la variable

respuesta usando la función raíz cuadrada para ajustarla a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

El consumo diario de las hormigas en cada ocasión de muestreo *i* ($C_i$) se estimó en función del peso promedio de los fragmentos de material vegetal no leñoso que acarreaban mediante la siguiente fórmula:

$$C_i = N_i * p_i * M_i$$

donde $N_i$ es el número promedio de fragmentos acarreados por colonia durante la ocasión de muestreo *i*, $p_i$ es la proporción de fragmentos de material vegetal no leñoso, y $M_i$ es el peso seco promedio de un fragmento de material vegetal no leñoso cosechado durante la ocasión de muestreo *i*. Para estimar los consumos mensuales se consideró que todos los meses tienen la misma duración (30,42 días) y para estimar los consumos anuales se consideró que cada estación dura 3 meses.

En enero de 2009 se estimó la densidad de colonias de ambas especies en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán. Se dispusieron seis transectas paralelas de 500 m de largo y 5 m de ancho, separadas al menos 50 m entre sí. Cada transecta se recorrió dos veces durante las horas diurnas en las que la actividad de cada especie de hormiga era alta (desde el amanecer hasta las 10:00 para *A. lobicornis* y de 10:00 a 11:30 o de 18:00 a 20:00 para *A. striatus*; ver Capítulo 2) buscando nidos o signos de su presencia (e.g., basureros, senderos de forrajeo, hormigas). Se contaron todos los nidos activos cuya entrada principal estuviera dentro de las transectas. Cuando dos nidos se encontraban muy cercanos entre sí se realizaron pruebas de agresión para distinguir si pertenecían a la misma colonia: se colocaron juntas en una caja de Petri una obrera de cada nido y se observó su comportamiento durante cinco minutos, considerando que los nidos pertenecían a colonias distintas cuando se observaban comportamientos agresivos entre las obreras. La densidad promedio de colonias se calculó a partir de los valores obtenidos para cada especie en las seis transectas y se comparó entre especies mediante una prueba de t. A partir de las estimaciones del consumo por colonia y los valores de abundancia de colonias de cada especie se estimó su impacto a nivel poblacional, suponiendo a la densidad de colonias constante durante todo el periodo de estudio.

## Resultados

El acarreo de fragmentos por parte de las hormigas cortadoras fue intenso desde la primavera hasta el otoño, mientras que en invierno fue prácticamente despreciable, ya que la actividad externa de estas hormigas fue escasa o nula. Las colonias de *Acromyrmex lobicornis* mostraron un pico bien marcado durante el verano (llegando a cosechar más de 15000 fragmentos por día), mientras que las de *A. striatus* mantuvieron una tasa de cosecha más modesta (no más de 4000 fragmentos diarios) y un poco más alta durante la primavera y el verano, pero sin un pico definido (Figura 4.1). Las colonias de *A. lobicornis* cosecharon más cantidad de fragmentos por día que las de *A. striatus*, aunque no se encontraron diferencias significativas durante la primavera (Figura 4.1).

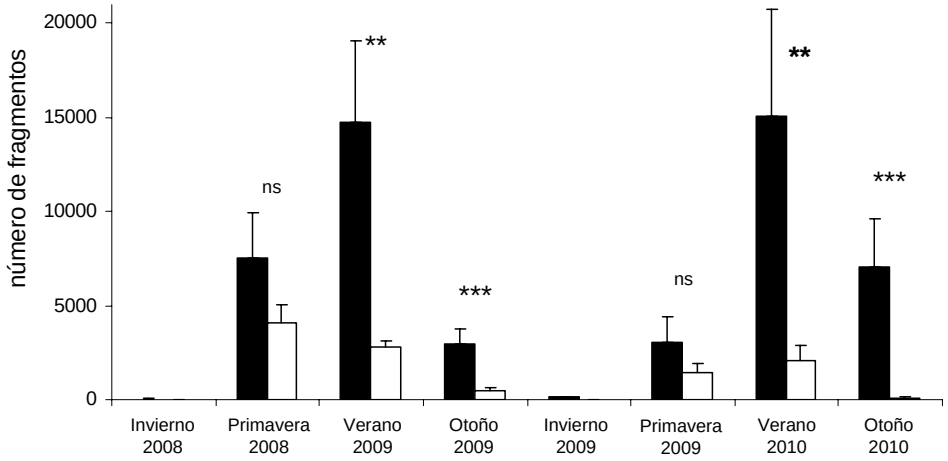


**Figura 4.1.** Número promedio (+ EE) de fragmentos acarreados diariamente por colonia para *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas) en las distintas estaciones del año en el Monte central. **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; ns: $p > 0.05$ (Modelos Lineales Generales).

La mayor parte del material cosechado por ambas especies fue material vegetal no leñoso (hojas, flores y frutos carnosos; Figura 4.2). Sin embargo, en otoño hasta un 20% de los fragmentos correspondieron a material vegetal leñoso y material no vegetal. En la mayoría de las ocasiones de muestreo el peso promedio por fragmento de material vegetal no leñoso no difirió entre especies ($p > 0.05$ en todos los casos), excepto durante el verano de 2009 cuando los ítems acarreados por *A. lobicornis* fueron significativamente más livianos ($F_{18,1} = 11.9$; $p = 0.002$; Tabla 4.1).

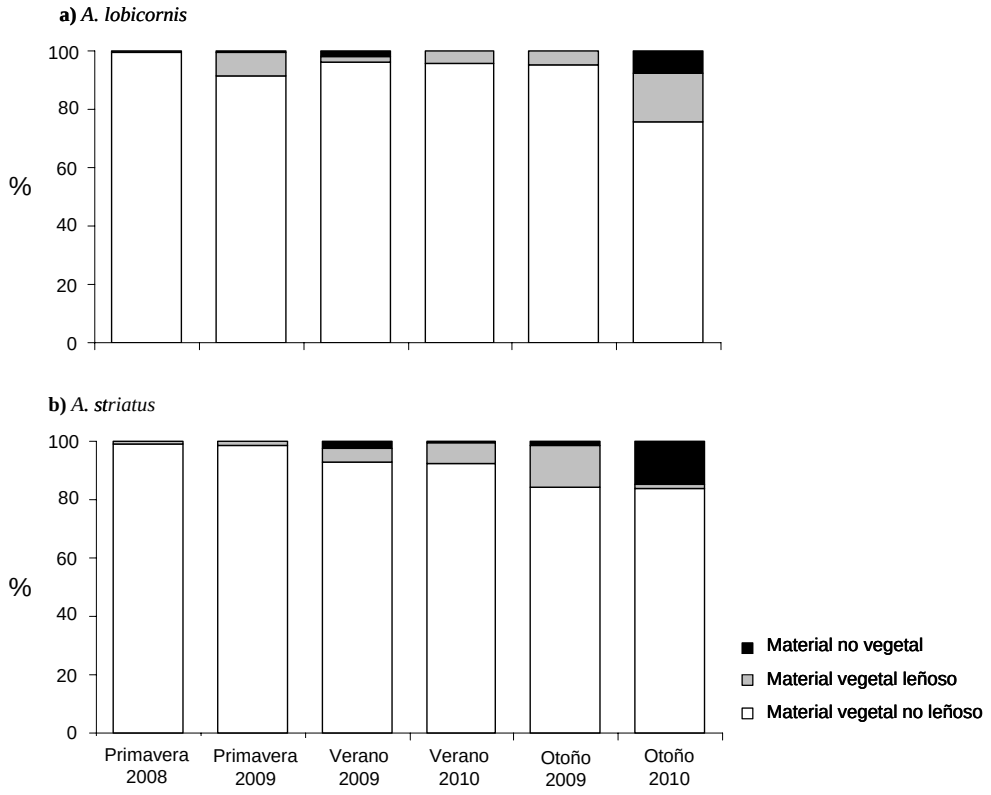


**Figura 4.2.** Porcentaje de la biomasa seca del material cosechado en las distintas estaciones del año por *Acromyrmex lobicornis* (a) y *A. striatus* (b) que corresponde a material no vegetal (insectos y heces de vertebrados), material vegetal leñoso (palitos y partes leñosas de frutos) y material vegetal no leñoso (hojas, flores y frutos carnosos).

**Tabla 4.1.** Peso promedio (± DE) de los fragmentos de material vegetal no leñoso acarreados por *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central.

| | *A. lobicornis* | *A. striatus* |
|---|---|---|
| Invierno 2008 | 1.07 ± 0.23[(a)] | - |
| 2009 | 1.07 ± 0.23[(a)] | - |
| Primavera 2008 | 1.14 ± 0.14 | 1.09 ± 0.13 |
| 2009 | 1.15 ± 0.19 | 0.86 ± 0.06 |
| Verano 2009 | 0.65 ± 0.15 | 1.42 ± 0.16 |
| 2010 | 1.13 ± 0.14 | 1.35 ± 0.19 |
| Otoño 2009 | 1.15 ± 0.22 | 1.51 ± 0.41 |
| 2010 | 1.32 ± 0.17 | 1.27 ± 0.16 |

[(a)] Valores no estimados por falta de datos. En estos casos se usó el promedio del peso seco obtenido en las otras ocasiones de muestreo.

El consumo diario por colonia de *A. lobicornis* fue muy bajo durante el invierno, moderado durante la primavera y el otoño y máximo durante el verano, cuando llegan a cosechar más de 16 g diarios (Tabla 4.2). Las colonias de *A. striatus* mostraron un mayor consumo durante la primavera y el verano que en el otoño, pero siempre con valores menores a los de *A. lobicornis* (Tabla 4.2). En consecuencia, la cosecha anual estimada por colonia fue notablemente menor para *A. striatus* que para *A. lobicornis* (Tabla 4.2). La densidad promedio (± DE) de colonias de *A. striatus* en el área de estudio fue casi cuatro veces mayor que la de *A. lobicornis* (121 ± 21 y 33 ± 8 colonias/ha, respectivamente; $T_{1,10} = -9.72$; $p < 0.0001$). Al considerar la densidad de colonias y la cosecha por colonia, la estimación del impacto anual de cada especie fue similar: alrededor de unos 70 kg/ha·año (peso seco) de material removido (Tabla 4.2).

**Tabla 4.2.** Consumo diario de biomasa vegetal (peso seco) a nivel de colonia (g/colonia·día) y a nivel poblacional (g/ha·día) de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en las distintas estaciones del año en el Monte central. Se muestra también la estimación del consumo anual de ambas especies a nivel de colonia (kg/colonia·año) y a nivel poblacional (kg/ha·año).

| | Consumo por colonia | | Consumo poblacional | |
|---|---|---|---|---|
| | *A. lobicornis* | *A. striatus* | *A. lobicornis* | *A. striatus* |
| Invierno 2008 | 0.03 | - | 0.99 | - |
| 2009 | 0.12 | - | 3.96 | - |
| Primavera 2008 | 8.52 | 4.45 | 281.16 | 538.45 |
| 2009 | 3.22 | 1.25 | 106.26 | 151.25 |
| Verano 2009 | 9.25 | 3.70 | 305.25 | 447.70 |
| 2010 | 16.25 | 2.62 | 536.25 | 317.02 |
| Otoño 2009 | 3.20 | 0.58 | 105.60 | 70.18 |
| 2010 | 7.08 | 0.09 | 233.64 | 10.89 |
| Consumo anual | 2.18 | 0.58 | 71.81 | 70.07 |

## Discusión

La marcada estacionalidad del desierto del Monte incluye importantes cambios en la temperatura a lo largo del año (Lopez de Casenave, 2001). Las hormigas responden a estos cambios modificando sus patrones diarios de forrajeo, concentrando su actividad en los horarios en los que la temperatura ambiente es tolerable (ver Capítulo 2). Las

colonias de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* mantuvieron tasas de herbivoría relativamente altas desde la primavera hasta el otoño, mientras que en el invierno el consumo fue casi nulo. La heterogeneidad temporal diaria y estacional observada en las tasas de cosecha de estas especies confirma la importancia de realizar un seguimiento completo de la actividad de las colonias a lo largo de todo el año para cuantificar correctamente su impacto sobre la vegetación. Incluso así, las variaciones diarias en las condiciones ambientales dentro de una misma estación (e.g., días más cálidos o más fríos, más o menos húmedos, nublados o lluviosos) también podrían introducir sesgos a la estimación de las tasas de cosecha. En este trabajo se midió la actividad de las hormigas siempre en días soleados (típicos del clima de la región) y las extrapolaciones se hicieron bajo el supuesto de que todos los días dentro de una estación son similares. Si bien la mayor variabilidad en los niveles de actividad ocurre entre estaciones, la aproximación utilizada en este estudio podría resultar en una leve subestimación o sobreestimación del consumo en aquellos años en que prevalezcan días particularmente favorables (cálidos en primavera y otoño, nublados en verano) o desfavorables (fríos, lluviosos), respectivamente, para el forrajeo de las hormigas.

Las variaciones estacionales en el consumo de las hormigas cortadoras pueden tener un efecto importante sobre la composición de la comunidad de plantas, en particular teniendo en cuenta que tanto la disponibilidad de plantas como el grado de selectividad de las hormigas también varían a lo largo del año (ver Capítulo 3). Por ejemplo, cuando la estación de mayor intensidad de forrajeo se corresponde con la de mayor selectividad, el impacto relativo sobre las especies preferidas es máximo. En el Monte central *A. lobicornis* tiene una selectividad muy marcada hacia *Mulguraea aspera* durante el verano (ver Capítulo 3). Esta selectividad, sumada a tasas de herbivoría particularmente altas durante esta estación, implican un impacto mucho mayor sobre esta especie que sobre el resto de la comunidad. Las colonias de *A. striatus*, por su parte, muestran un consumo selectivo de *Condalia microphylla* tanto en verano como en otoño (Capítulo 3). Sin embargo, el impacto que tienen sobre esta especie de planta es más marcado en el verano, cuando sus niveles de selectividad y sus tasas de consumo son más altos.

Las colonias de *A. lobicornis* presentan una tasa de cosecha anual cuatro veces más alta que las de *A. striatus*. Esto no se debe a una diferencia en la capacidad de transporte de sus obreras ya que, en general, el peso promedio de los fragmentos acarreados fue

similar entre especies, sino al número de fragmentos que puede cosechar cada colonia por día. Los nidos de *A. lobicornis* suelen ser más grandes (Quirán & Pilati, 1998) y populosos que los de *A .striatus* y, además, se encuentran activos durante un número mayor de horas al día (ver Capítulo 2). En general, los valores de cosecha anual de las colonias de *A. lobicornis* y *A. striatus* (2.2 y 0.6 kg/nido·año, respectivamente) se encuentran dentro del rango reportado para las especies de este género que habitan ambientes áridos y semiáridos, aunque son bastante más bajos que los reportados para las especies tropicales y subtropicales del género *Atta* (Tabla 4.3). Estas diferencias están asociadas al tamaño de sus colonias: aún con cierta variabilidad entre especies, las colonias de las especies del género *Atta* están formadas por $10^5$–$10^7$ obreras, dos o tres órdenes de magnitud más que las de *Acromyrmex* ($10^3$–$10^4$ obreras; Beckers et al., 1989).

Aunque *A. lobicornis* muestra mayores niveles de herbivoría por colonia, estas diferencias no se observan a nivel poblacional porque la densidad de colonias de *A. striatus* en el área de estudio es cuatro veces mayor que la de *A. lobicornis*. Por lo tanto, ambas especies contribuyen de manera similar a la pérdida de biomasa por herbivoría en el Monte central, cosechando cada una unos 70–72 kg/ha·año. Estos valores son similares a los encontrados en los pastizales de La Pampa para *A. lobicornis* (Pilati et al., 1997), pero son mucho mayores que los reportados para *A. striatus* en los pastizales pampeanos (Armani & Quiran, 2007), probablemente debido a que la densidad de nidos de *A. striatus* es mucho menor allí (4.32 nidos/ha; Armani & Quiran, 2007) que en el Monte central (121 nidos/ha). Estos resultados muestran que especies que presentan una baja tasa de herbivoría por colonia (como *A. striatus*) pueden generar un impacto considerable cuando se encuentra en densidades altas. Algo similar ocurre con *Acromyrmex landolti*, cuyas colonias tienen tasas de herbivoría relativamente bajas (0.9 kg/año·colonia) pero que pueden llegar a consumir más de 4700 kg/ha·año en sitios perturbados en donde la densidad de colonias es alta (Robinson & Fowler, 1982; Tabla 4.3). Numerosos estudios han documentado que la densidad de colonias de hormigas cortadoras aumenta en las zonas perturbadas (Jaffe & Vilela, 1989; Wirth et al., 2007), específicamente en sitios en donde la estructura de la vegetación fue transformada, como pasturas (Fowler, 1983), plantaciones (Oliveira et al., 1998), bosques de estadios sucesionales tempranos (Vasconcelos & Cherrett, 1995) y bordes de bosques (Wirth et al., 2007). Esto se correspondería con el estatus de plaga que se les suele dar a estas

hormigas, ya que las perturbaciones que causa el hombre al llevar a cabo sus actividades agropecuarias podrían estar actuando además como magnificadores del impacto que éstas tienen sobre las plantas.

**Tabla 4.3.** Cosecha anual por colonia (kg/colonia·año) y por hectárea (kg/ha·año) de diferentes especies de hormigas cortadoras en distintos ambientes. Para cada una se muestra la duración del estudio y la cantidad de colonias estudiadas (N). El símbolo de interrogación indica falta de información en las referencias citadas.

| Especie | Cosecha por colonia | Cosecha por hectárea | Duración del estudio | N | Ambiente | Referencia |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Acromyrmex landolti* | 0.9 | 4770 | 1 año | 3 | pastizal perturbado | Robinson & Fowler, 1982 |
| | 1.5 | - | 3 meses | ? | ? | Fowler & Robinson, 1975 * |
| | 2.2 | - | 1 día | ? | ? | Cherret et al., 1974 * |
| *Acromyrmex lobicornis* | 8.5 | 65 | 1 año | 4 | pastizal semiárido | Pilati et al., 1997 |
| | **2.2** | **72** | **2 años** | **10** | **bosque abierto árido** | **este estudio** |
| *Acromyrmex octospinosus* | 0.9 | - | ? | ? | ? | Weber, 1977 * |
| *Acromyrmex striatus* | 0.1 | 0.6 | 8 días | 4 | pastizal semiárido | Armani & Quiran, 2007 |
| | **0.6** | **70** | **2 años** | **10** | **bosque abierto árido** | **este estudio** |
| *Atta capiguara* | 196.0 | 835 | 1 año | 4 | pastizal perturbado | Robinson & Fowler, 1982 |
| *Atta cephalotes* | 259.2 | - | 2 meses | ? | ? | Harris, 1969 * |
| | 207.4 | - | 1 día | ? | ? | Markham, 1966 * |
| | 42.4 | - | 70 días | ? | ? | Cherret, 1972 * |
| | - | 403 | 5 meses | 3-4 | bosque lluvioso tropical | Blanton & Ewel, 1985 |
| | 939.6 | - | 4 meses | ? | ? | Gara, 1970 * |
| | 55.7 | - | 2 meses | 1 | ? | Parsons, 1968 * |
| *Atta colombica* | - | 134 | 16 meses | 50 | bosque lluvioso tropical | Wirth et al., 2003 |
| | 266.0 | 132 | 15 meses | 50 | bosque lluvioso tropical | Herz et al., 2007 |
| | 416.0 | 297 | 50 horas | 1 | bosque lluvioso tropical | Lugo et al., 1973 |
| | - | 370 | 1 año | 1 | bosque lluvioso tropical | Wirth et al., 1997 |
| | 130.0 | 98 | 4 meses | 9 | bosque lluvioso tropical | Haines, 1978 |
| *Atta laevigata* | 51-500 | 826 | 4 meses | 8 | sabana tropical | Costa et al., 2008 |
| *Atta sexdens* | 0.5 | - | 1 mes | 8 | colonia de laboratorio | Sousa-Souto et al., 2007 |
| | 738.0 | - | ? | ? | ? | Amante, 1967 * |
| | 39.9 | - | 210 días | ? | ? | Vasconcelos, 1987 * |
| | 22.2 | - | 330 días | ? | ? | Schoereder, 1985 * |
| *Atta vollenweideri* | 201-217 | 87-911 | 1 día | 1 | sabana abierta | Robinson & Fowler, 1982 |

* según Fowler et al., 1990.

Para estimar el impacto de un herbívoro sobre la vegetación es necesario estimar cuánto representa la cantidad de material vegetal que consume sobre el total disponible o producido (Wirth et al., 2003). La productividad forrajera del Monte ha sido estimada

en 956 kg/ha·año (Guevara et al, 1997) y la fitomasa total promedio (± EE) producida anualmente en la Reserva de Ñacuñán alcanza los 791 ± 104 kg/ha·año (estimado a partir de datos reportados por Braun et al., 1979). Teniendo en cuenta estos valores se puede estimar que *A. lobicornis* y *A. striatus* pueden cosechar, en conjunto, el 18% de la biomasa vegetal producida anualmente en el sitio de estudio. Valores similares han sido estimados para hormigas cortadoras de otras regiones áridas de América del Sur: en el Cerrado brasileño, las hormigas del género *Atta* consumen el 13–17% de la biomasa foliar producida anualmente (Costa et al., 2008). Estas tasas de herbivoría son hasta siete veces mayores que las reportadas para las especies del género *Atta* que habitan en las selvas tropicales (1.6–2.5%; Haines, 1978; Wirth et al., 2003), mucho más productivas. Esto sugiere que la herbivoría por parte de las hormigas cortadoras tiene un impacto mucho más fuerte sobre la vegetación en los ecosistemas áridos que en los tropicales.

En general, los valores de herbivoría totales más altos fueron consistentemente observados en los ecosistemas africanos. Allí, las áreas protegidas pueden albergar unas 20 especies de grandes mamíferos herbívoros (McNaughton et al., 1993) que, en conjunto, llegan a consumir el 66% de la producción aérea (aunque puede variar entre el 17 y el 95%; McNaughton, 1985). La ausencia de grandes herbívoros en la Región Neotropical ha llevado a pensar que el impacto por herbivoría es limitado (Tanentzap & Coomes, 2012). Sin embargo, en el Monte central *A. lobicornis* y *A. striatus* consumen entre ambas alrededor del 20% de la biomasa producida, lo cual es sorprendentemente alto si se considera que es la contribución de solo dos especies al impacto total por herbivoría que sufre el sistema. El impacto del gremio de herbívoros en el Neotrópico, entonces, no sería limitado, sino que resulta comparable en magnitud al de otras regiones del mundo, aunque proviene de la acción de un grupo taxonómico distinto.

A pesar de presentar un consumo comparable en magnitud al de los grandes herbívoros, las particularidades de la historia natural de las hormigas hacen que puedan producir un impacto diferente en otros aspectos. Por ejemplo, en su grado de contribución a la heterogeneidad espacial en la composición de la comunidad de plantas y en el patrón temporal de consumo. Por un lado, una de las características más notables en la que difieren de los grandes herbívoros es que su forrajeo está, en el corto plazo, estrechamente asociado al sitio de nidificación (las hormigas son forrajeadoras de sitio

central, con un impacto restringido a los alrededores del nido). En aquellos sistemas en los que la densidad de colonias no es muy alta, el impacto de la herbivoría por hormigas podría generar un patrón de parches, dejando áreas con impacto escaso o nulo lejos de las colonias. Si bien las hormigas pueden eventualmente mudar de lugar sus colonias, los nuevos nidos suelen encontrarse solo unos metros alejados del sitio original (Nickele et al., 2012; van Gils & Vanderwoude, 2012). Por otro lado, en los ecosistemas en donde los principales herbívoros son las hormigas las plantas sufren la presión de herbivoría prácticamente durante todo el año (con una merma durante los meses más fríos en regiones con marcada estacionalidad, cuando las plantas también tienen su crecimiento limitado), mientras que muchos grandes herbívoros realizan migraciones anuales en búsqueda de mejores pasturas (Frank et al., 1998), lo cual permite que en los ecosistemas en los cuales son los herbívoros más importantes las plantas acumulen biomasa durante los períodos en los que están ausentes. Es probable entonces que los ecosistemas áridos dominados por hormigas cortadoras presenten una mayor heterogeneidad espacial (a la escala de decenas de metros) y una menor heterogeneidad temporal (entre estaciones del año) en la composición de la comunidad de plantas que aquellos dominados por grandes herbívoros. Una forma de comparar los efectos de ambos grupos de herbívoros sobre la dinámica y la estructura de las comunidades de plantas sería estudiar los patrones de heterogeneidad de la vegetación en ambientes neotropicales naturales (dominados por hormigas cortadoras) y en aquellos usados para ganadería (i.e., dominados por grandes herbívoros exóticos), en particular si su manejo incluye periodos de rotación que simulen sus patrones de movimiento o migración naturales.

# CAPÍTULO 5

## El doble rol de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* como consumidoras y dispersoras de semillas

**Resumen**

Las hormigas cortadoras suelen acarrear frutos de manera oportunista. El objetivo de este trabajo fue estudiar el rol de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* como consumidoras y dispersoras de los frutos del arbusto *Condalia microphylla* en el Monte central. Se estimó la tasa relativa de remoción posdispersiva de frutos por hormigas y otros taxa en cuatro micrositios: bajo la planta, cerca de los senderos de forrajeo, en la boca del nido y en micrositios control. Además, se estimó la distancia promedio de dispersión de los frutos, la tasa de acumulación de semillas descartadas alrededor de los nidos y la capacidad de germinación de las semillas descartadas por las hormigas. Las colonias de *A. lobicornis* y *A. striatus* mostraron altas tasas de remoción (30–200 frutos/día), mientras que la remoción por otros taxa fue insignificante. Algunos frutos fueron abandonados en los senderos de forrajeo y otros fueron llevados al nido, en donde las hormigas removieron la pulpa y descartaron las semillas en los basureros. En ambos casos, las semillas fueron depositadas generalmente en micrositios favorables (basureros o sitios bajo cobertura de leñosas) y alejados de la planta madre. Las semillas acarreadas por *A. lobicornis* lograron una distancia de dispersión significativamente mayor que las acarreadas por *A. striatus*. Al remover la pulpa carnosa, las hormigas aumentaron la capacidad de germinación de las semillas, favoreciendo el reclutamiento de *C. microphylla* en los alrededores de sus nidos. Ambas especies mostraron ser importantes consumidoras de frutos de *C. microphylla*, y a la vez, contribuir a la dispersión efectiva de sus semillas.

## Introducción

La dispersión de semillas por animales es una interacción frecuente en la naturaleza que involucra diversos taxa, incluidas las hormigas (Chambers & MacMahon, 1994; Lambert & Chapman, 2005). En particular, los estudios de dispersión de semillas por hormigas se han centrado en el fenómeno de la mirmecocoria *sensu stricto*, esto es, la dispersión de semillas que presentan una estructura rica en lípidos y nutrientes llamada elaiosoma, que atrae a las hormigas (Hughes & Westoby, 1992; Giladi, 2006; Pfeiffer et al., 2010; Chlumsky et al., 2012). Las hormigas transportan las semillas con elaiosoma hasta el nido, en donde lo usan para alimentar a sus larvas (Fischer et al., 2005). Las semillas son luego descartadas intactas en los basureros (internos o externos), junto con otros deshechos (Rico-Gray & Oliveira, 2007). En esta interacción ambos integrantes reciben un beneficio: las hormigas obtienen alimento y las plantas dispersan sus semillas (Beattie, 1985).

Los beneficios de la dispersión para las plantas son variados. Al no estar las semillas debajo de la planta se reduce la probabilidad de que los consumidores que responden positivamente a su densidad las encuentren (Heithaus, 1981; Boulay et. al., 2007, 2009). Esta *hipótesis de escape de predadores* (Beattie, 1985) fue apoyada por varios estudios en diferentes especies de hormigas y plantas mirmecócoras (Giladi, 2006). Además, al quedar las semillas lejos de la planta se reduce la competencia entre las plántulas y la planta (Pudlo et al., 1980; Chlumsky et al., 2012). Si la probabilidad de reclutamiento de las plántulas es directamente proporcional a la distancia de dispersión, entonces el transporte de semillas por hormigas a lo largo de distancias significativas puede ser una ventaja adaptativa (*hipótesis de la distancia*; Beattie, 1985). Por último, y en especial para plantas que requieren condiciones particulares para germinar y establecerse, la dispersión asegura que al menos algunas de las semillas lleguen a micrositios favorables como los alrededores de los nidos de las hormigas, ricos en nutrientes (*hipótesis de dispersión dirigida*; Hanzawa et al., 1988; Wenny, 2001). Además de las ventajas de la dispersión *per se* (i.e., el movimiento lejos de la planta madre), la manipulación de frutos y semillas por parte de las hormigas podría tener otras consecuencias positivas para las plantas. Por ejemplo, al remover la pulpa carnosa de los frutos, las hormigas impedirían la colonización por hongos, ya que los frutos intactos son especialmente susceptibles al ataque de patógenos que podrían matar a la semilla (Ohkawara & Akino,

2005). En esos casos, se esperaría que semillas que hayan sido procesadas por hormigas tengan mayor probabilidad de supervivencia y germinación.

Las hormigas no solo dispersan semillas con elaiosoma. En los últimos años se han descubierto interacciones que involucran hormigas y frutos sin adaptaciones especiales para la dispersión por hormigas (i.e., no mirmecócoros). Muchas hormigas remueven frutos que suelen ser primariamente dispersados por aves o mamíferos (Passos & Oliveira, 2002, 2003; Christianini & Oliveira, 2009, 2010), especialmente aquellos que caen bajo la planta como consecuencia de la manipulación por parte de las aves (Christianini et al., 2007). Al ser dispersados secundariamente por hormigas, estos frutos tendrían los mismos beneficios que los que reciben los de las plantas verdaderamente mirmecócoras.

Si bien gran parte de los estudios sobre hormigas cortadoras de hojas hacen énfasis en su rol como herbívoros, parte de la actividad forrajera de estas hormigas puede tener un efecto positivo sobre las plantas cuando, en lugar de cortar hojas y brotes, remueven semillas y frutos. Estas hormigas acarrean de manera oportunista los frutos de varias especies de plantas, en especial aquellos que presentan una pulpa rica en hidratos de carbono (Pizo & Oliveira, 2001). Varios estudios han mostrado que las hormigas cortadoras actúan como buenas dispersoras de semillas; por ejemplo, *Atta laevigata* favorece el establecimiento de *Tapiria veluntifolia* (Farji-Brener & Silva, 1996) y *Atta colombica* dispersa las semillas de *Miconia argentea* (Dalling & Wirth, 1998). Sin embargo, también se han registrado casos en los que las hormigas parten las semillas y las usan como sustrato para el hongo, actuando como predadoras (Nascimento & Proctor, 1996). Una parte del material acarreado por estas hormigas suele perderse o ser accidentalmente abandonado en los senderos de forrajeo (Lugo et al., 1973) y esta puede ser una importante vía de dispersión para las semillas de algunas plantas (Arnan et al., 2010; Milesi & Lopez de Casenave, 2004). Los frutos que llegan hasta el nido son procesados por las obreras, quienes remueven la pulpa carnosa y descartan la semilla en el basurero, que suele ser rico en nutrientes (Rico-Gray & Oliveira, 2007). En estos casos, las hormigas cortadoras podrían estar cumpliendo un doble rol como predadoras y como dispersoras efectivas de semillas (Dalling & Wirth, 1998; Levey & Byrne, 1993; Rico-Gray & Oliveira, 2007).

En el Monte central, las hormigas cortadoras *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* con frecuencia acarrean los frutos de un arbusto no-mirmecócoro: el piquillín, *Condalia microphylla* (Rhamnaceae) (ver Capítulo 3). Sus frutos son drupas elipsoideas de 7–9 mm de largo, con un endocarpo leñoso que contiene una o dos semillas, rodeado de un mesocarpo carnoso y dulce (Peláez et al., 1996). Éstos son consumidos por un amplio rango de organismos, incluyendo aves, mamíferos y hormigas (Peláez et al, 1996; Giannoni et al., 2001; Abraham de Noir et al., 2002). El objetivo de este trabajo es caracterizar la relación entre *A. lobicornis* y *A. striatus* y los frutos de *C. microphylla* para evaluar su rol como consumidoras y dispersoras de semillas en el Monte central. En particular, se abordaron las siguientes preguntas: (1) ¿cuál es la tasa relativa de remoción de frutos de *C. microphylla* por parte de las hormigas cortadoras y de otros consumidores?, (2) ¿cuál es el destino de los frutos acarreados por estas hormigas?, (3) ¿cuál es la tasa de acumulación de semillas de *C. microphylla* descartadas en los basureros?, y (4) ¿cómo afectan las hormigas cortadoras la capacidad de germinación de las semillas? El estudio del aporte relativo de las hormigas cortadoras al consumo y a la dispersión de las semillas de *C. microphylla* permitirá evaluar el impacto neto de estas hormigas sobre la dinámica poblacional de esta especie de planta en particular y, en general, su aporte a la regeneración y mantenimiento de las comunidades de plantas en zonas áridas.

## Métodos

### *Tasa de remoción de frutos*

Durante febrero de 2012 se estudió el patrón de remoción de frutos de *Condalia microphylla* por parte de las hormigas cortadoras y otros consumidores (aves y mamíferos). Se ofrecieron 10 frutos de *C. microphylla* en estaciones experimentales en dos condiciones: con exclusión de vertebrados (cubiertas con una red metálica de 15×15×5 cm, con un tamaño de malla de 1.5 cm) y sin exclusión (Figura 5.1). Se eligieron al azar 12 colonias de *Acromyrmex lobicornis* y 12 de *A. striatus* que tuvieran un sendero de forrajeo activo en dirección a una planta de *C. microphylla* y en el cual las forrajeras estuvieran acarreando sus frutos. En cada una se colocaron las estaciones experimentales en cuatro micrositios: (1) en la base de la planta, (2) al costado del sendero de forrajeo, (3) en las cercanías de la boca del nido y (4) en un sitio alejado al

menos 10 m de la planta y de los senderos (control). Todas las estaciones experimentales fueron colocadas a las 6:00 y luego revisadas cada dos horas durante todo un día. En cada revisión se contó el número de frutos remanentes y se repusieron los frutos consumidos. También se registró la presencia e identidad de otras especies de hormigas que estuvieran removiendo los frutos. Se estimó la tasa diaria de remoción de frutos por hormigas (condición con clausura) y por hormigas y otros predadores (condición sin clausura) en cada micrositio para cada especie de hormiga cortadora.

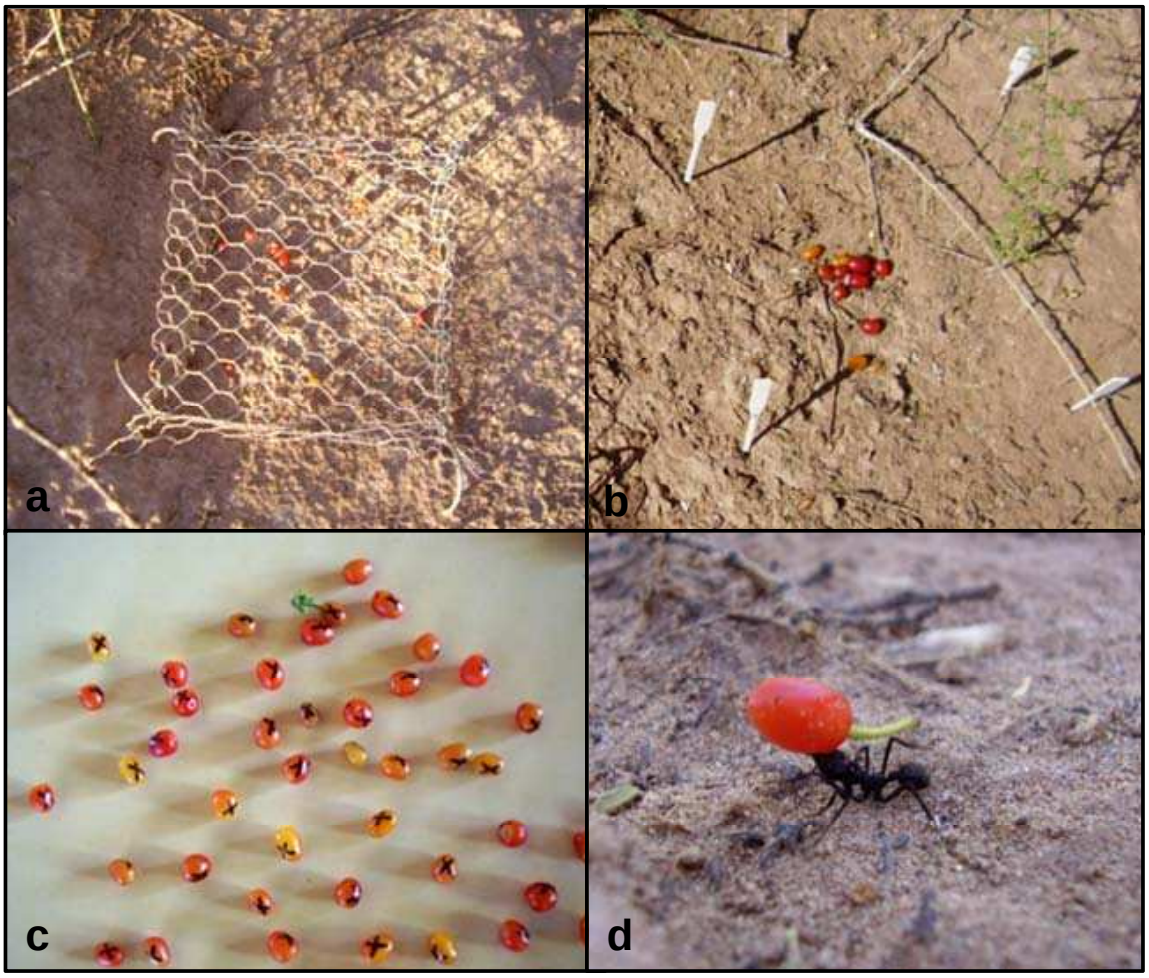


**Figura 5.1.** Frutos de *Condalia microphylla* ofrecidos en las condiciones (a) con y (b) sin exclusión de vertebrados, usados para estimar la tasa de remoción por parte de las hormigas y otros consumidores. (c) Frutos marcados, usados para estimar la distancia de dispersión. (d) Obrera de *Acromyrmex lobicornis* acarreando un fruto de *C. microphylla*.

La variable respuesta (tasa diaria de remoción de frutos de *C. microphylla*) fue transformada con la función raíz cuadrada para aproximarla a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza y analizada mediante un ANOVA de parcela dividida (*split-plot*) de tres vías (Doncaster & Davey, 2007). Se consideraron tres factores fijos: especie de hormiga (*A. lobicornis*, *A. striatus*), micrositio de oferta de frutos (planta, camino, nido, control) y presencia de clausura (si, no), y un factor aleatorio: colonia (como factor anidado en especie).

*Distancia de dispersión de frutos*

Durante febrero de 2012 se estudió la distancia de dispersión de los frutos de *C. microphylla* en 13 colonias de *A. lobicornis* y 11 de *A. striatus* que se encontraban acarreando frutos activamente. Se cosecharon frutos maduros y se les hizo una marca con un marcador de tinta indeleble (Figura 5.1). Se colocaron 30 o 40 frutos marcados bajo el dosel de cada planta, protegidos por una red metálica que impedía su remoción por vertebrados. Al cabo de 12 h se registró el número de frutos removidos y el número de frutos que se encontraban abandonados en los senderos de forrajeo. Se midió la distancia de cada fruto abandonado a la planta y la distancia del nido a la planta. Además, se registró el tipo de micrositio en que se encontraba cada uno de los frutos abandonados: suelo desnudo, bajo cobertura de herbáceas, de árboles o de arbustos. El lugar en el que se encontraba cada fruto se marcó con una pequeña estaca y se registró si permanecía en el lugar al cabo de 36 y 48 h, estimando el número de frutos remanentes. Con esos datos se estimó el porcentaje de frutos acarreados por las hormigas que fueron abandonados en los senderos de forrajeo al cabo de 12, 36 y 48 h.

La distancia a la que ambas especies de hormigas dispersan los frutos se comparó mediante un Modelo Lineal General Mixto, en el que se tuvo en cuenta la especie (*A. lobicornis*, *A. striatus*) como factor fijo y la colonia como factor aleatorio. La variable respuesta (distancia de dispersión) fue transformada con la función raíz cuadrada para ajustarla a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

*Tasa de acumulación de semillas en los basureros*

En febrero de 2012 se eligieron 10 colonias de *A. lobicornis* y *A. striatus* que estuvieran acarreando frutos de *C. microphylla*. Para cada una se estableció un área de 1 m de radio alrededor de la entrada principal del nido, la cual incluía todo o casi todo el basurero. En

esta área se colectaron todas las semillas de *C. microphylla* que se encontraban sobre la superficie del suelo (i.e., no enterradas). Todas las colonias se revisaron nuevamente al cabo de 5 días, colectando nuevamente las semillas acumuladas en ese período, para estimar la tasa de acumulación de semillas en los basureros. A fines de abril (una vez terminada la temporada de fructificación) se volvieron a colectar las semillas acumuladas. La suma de las tres colectas de cada colonia se usó para obtener una estimación de la cantidad de semillas descartadas a lo largo de toda la temporada de fructificación. La tasa diaria de descarte de semillas en los basureros y el número total de semillas descartadas por ambas especies en toda la temporada se compararon mediante un Modelo Lineal General, usando el método de máxima verosimilitud. Para ajustar a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, ambas variables fueron previamente transformadas con la función raíz cuadrada. Al analizar las diferencias en la tasa diaria de semillas descartadas se modeló la varianza de ambas especies como heterogéneas (esto es equivalente a una prueba de *t* con varianzas heterogéneas).

*Germinación de las semillas dispersadas*

La capacidad de germinación de las semillas de *C. microphylla* descartadas por las hormigas en los basureros fue estudiada en el laboratorio. Se usaron 50 semillas pertenecientes a cada una de las siguientes categorías: (1) semillas descartadas por *A. lobicornis*, (2) semillas descartadas por *A. striatus*, (3) frutos enteros maduros colectados directamente de las plantas, y (4) frutos maduros colectados de las plantas cuya pulpa fue removida manualmente. Las semillas y frutos de cada tratamiento fueron bañados en un fungicida comercial (CKC Flow systemic: Thiram 15% - Carbendazim 15%) y separadas en 10 grupos de 5 semillas cada uno. Cada grupo de 5 semillas fue colocado en una caja de Petri con papel absorbente y regado con 2 ml de agua estéril. Las 40 cajas de Petri fueron distribuidas al azar en tres bandejas plásticas, mantenidas en condiciones controladas de luz y temperatura (12 h luz: 12 h oscuridad; 24 ºC) y regadas con agua estéril en caso de ser necesario. Todas las cajas fueron revisadas cada 5–9 días, registrando el número de semillas que habían germinado en cada una. Las cajas se revisaron durante 102 días (luego de los 88 días no hubo más germinación). Las proporciones de semillas germinadas en las cuatro categorías fueron comparadas mediante un Modelo Lineal Generalizado, usando la función de enlace *logit* y considerando a cada caja de Petri como una réplica y a las categorías como factor fijo.

Para llevar a cabo este análisis se usó la función *glm* (paquete lme4) del programa estadístico R (R Development Core Team, 2012; Bates et al., 2013).

## Resultados

La tasa de remoción de frutos fue variable entre los micrositios de oferta dependiendo de la especie de hormiga (Figura 5.2). La interacción entre los tres factores fijos (micrositio, clausura y especie) no resultó significativa ($F_{3,66}$ = 1.06, $p$ = 0.373), al igual que la interacción entre clausura y micrositio ($F_{3,66}$ = 0.15, $p$ = 0.931). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de frutos removidos con o sin

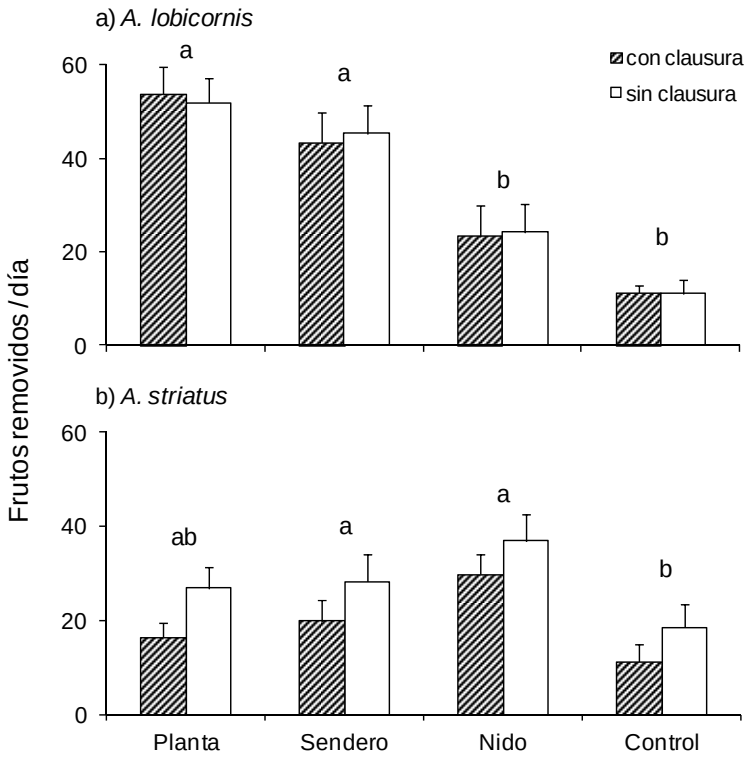


**Figura 5.2.** Número promedio (+EE) de frutos de *Condalia microphylla* removidos por día en distintos micrositios (bajo la planta, al costado del sendero de forrajeo, cerca de la entrada del nido o en un sitio control) en estaciones experimentales con exclusión de vertebrados (barras grises) y sin exclusión (barras blancas) asociados a colonias de *Acromyrmex lobicornis* (a) y *A. striatus* (b) en el Monte central. Letras distintas indican diferencias significativas entre micrositios para una misma especie (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

exclusión de vertebrados ($F_{1,22}$ = 3.88, $p$ = 0.061). Como la interacción entre los factores especie y micrositio resultó significativa ($F_{3,66}$ = 14.78, $p$ < 0.001), se evaluaron las diferencias en la remoción entre los distintos micrositios para cada especie mediante un análisis de efectos simples. Los patrones de remoción de frutos por cada especie fueron distintos: mientras *Acromyrmex lobicornis* removió más bajo la planta y en los senderos de forrajeo que cerca del nido, *A. striatus* no mostró diferencias en las tasas de remoción cerca del nido, en los senderos o bajo la planta (Figura 5.2). Al comparar el total de frutos removidos por ambas especies (sumando todos los micrositios y usando cada colonia como réplica) no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($t_{22}$ = 1.84, $p$ = 0.080).

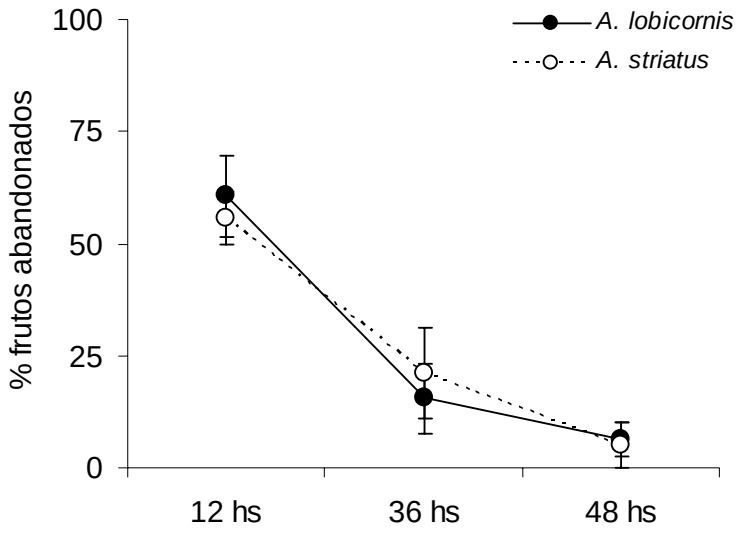


**Figura 5.3.** Porcentaje de frutos de *Condalia microphylla* removidos que fueron abandonados en los senderos de forrajeo por *Acromyrmex lobicornis* (círculos vacíos) y *A. striatus* (círculos llenos) al cabo de 12, 36 y 48 h en el Monte central.

Además de por *A. lobicornis* y *A. striatus*, las estaciones experimentales fueron visitados por al menos otras dos especies de hormigas: *Pheidole bergi* y *Crematogaster* sp. Solo se observó a la primera removiendo algunos frutos enteros; la segunda podía eventualmente acarrear pequeños trozos de pulpa. En todos los casos, las estaciones experimentales fueron dominadas por *A. lobicornis* o *A. striatus*.

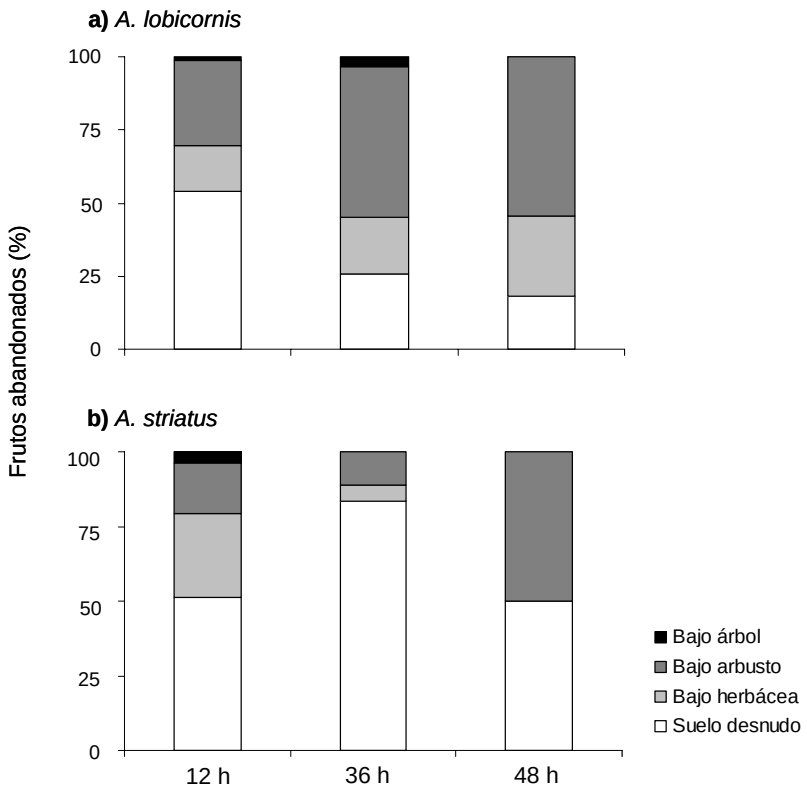


**Figura 5.4.** Porcentaje de los frutos abandonados por (a) *Acromyrmex lobicornis* y (b) *A. striatus* que se encontraban en distintos tipos de micrositio al cabo de 12, 36 y 48 h en el Monte central.

El 60% de los frutos removidos por ambas especies fue abandonado en los senderos de forrajeo al cabo de 12 h (Figura 5.3). A las 48 h solo el 5% se encontraba todavía en los senderos. El tipo de micrositio en el que se encontraron los frutos abandonados fue variable. De los frutos abandonados por *A. lobicornis* que permanecieron en el mismo sitio al cabo de 48 h, el 75% estaban bajo la cobertura de un arbusto o una planta herbácea, mientras que solo la mitad de los frutos abandonados por *A. striatus* se encontraban bajo cobertura (Figura 5.4). Los frutos acarreados por *A. lobicornis* fueron trasladados aproximadamente el doble de la distancia que los acarreados por *A. striatus*, teniendo en cuenta tanto los frutos abandonados en los senderos de forrajeo ($F_{1,22}$ = 5.36, $p$ = 0.030) como los que fueron llevados hasta el nido ($F_{1,22}$ = 8.81, $p$ = 0.007) (Figura 5.5).

La tasa diaria de descarte de semillas de *Condalia microphylla* en los basureros fue muy variable entre colonias y no difirió significativamente entre especies ($F_{1,18}$ = 0.33, $p$ =

0.574; Figura 5.6a). A lo largo de toda la temporada de fructificación se acumularon en los basureros, en promedio, entre 900 y 1100 semillas por colonia, sin diferencias significativas entre especies ($F_{1,18} = 0.61$, $p = 0.446$; Figura 5.6b).

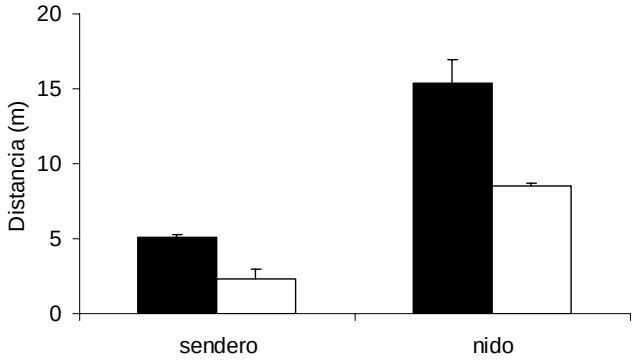


**Figura 5.5.** Distancia promedio (+EE) entre los frutos de *Condalia microphylla* y la planta madre cuando éstos fueron abandonados en los senderos de forrajeo y cuando fueron llevados hasta el nido por *Acromyrmex lobicornis* (barras negras) y *A. striatus* (barras blancas).

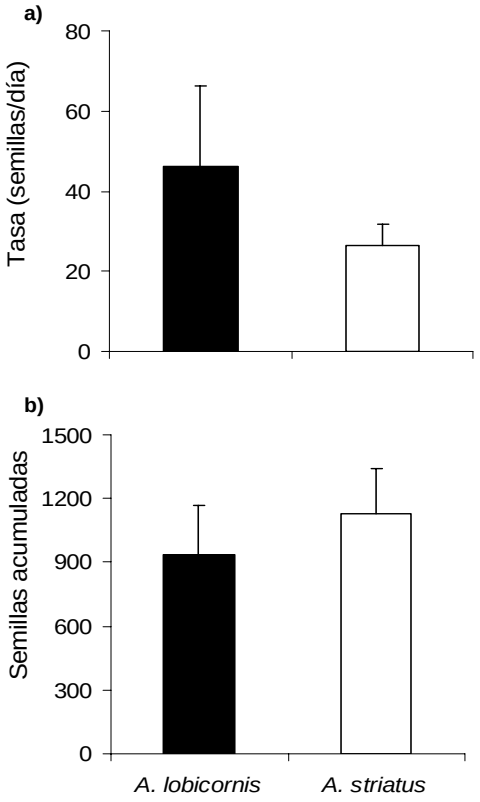


**Figura 5.6** Tasa diaria promedio (+EE) de descarte de semillas de *Condalia microphylla* (a) y número promedio de (+EE) de semillas acumuladas a lo largo de toda la temporada de fructificación (b) en los basureros de las colonias de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el Monte central.

La mayoría de las semillas germinaron durante los primeros 60 días y no hubo más germinación después de los 88 días. Las semillas que fueron descartadas por las obreras de *A. lobicornis* y de *A. striatus* no difirieron en su capacidad de germinación al final del experimento con respecto a aquellas a las que se les removió manualmente la pulpa, pero todas ellas tuvieron mayor capacidad de germinación que los frutos enteros (devianza residual = 49.41; gl = 3,36; $p$ = 0.006; Figura 5.7). Las semillas que fueron procesadas por las hormigas comenzaron a germinar antes y a una tasa mayor que aquellas con la pulpa removida manualmente y que los frutos enteros (Figura 5.8).

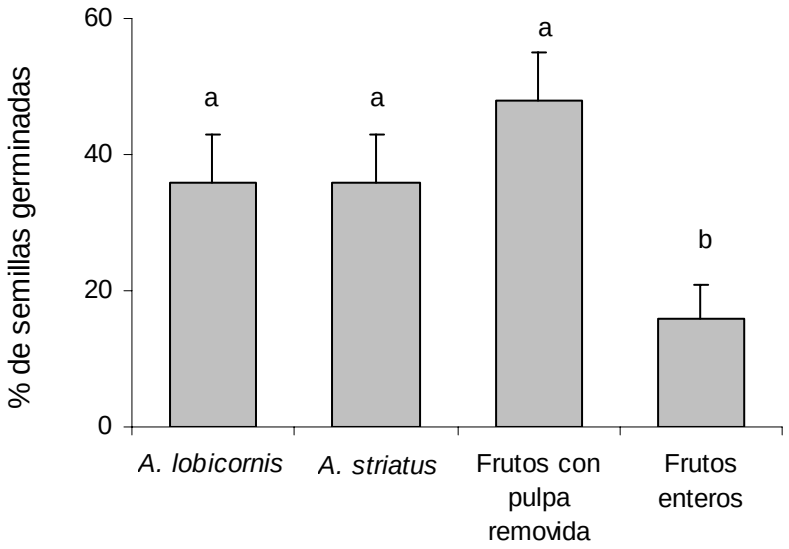


**Figura 5.7.** Porcentaje promedio (+ EE) de semillas de *Condalia microphylla* germinadas al cabo de 102 días provenientes de basureros de *Acromyrmex lobicornis*, de basureros de *A. striatus*, de frutos con la pulpa removida manualmente y de frutos enteros. Letras distintas indican diferencias significativas (DMS Fischer, $\alpha$ = 0.05).

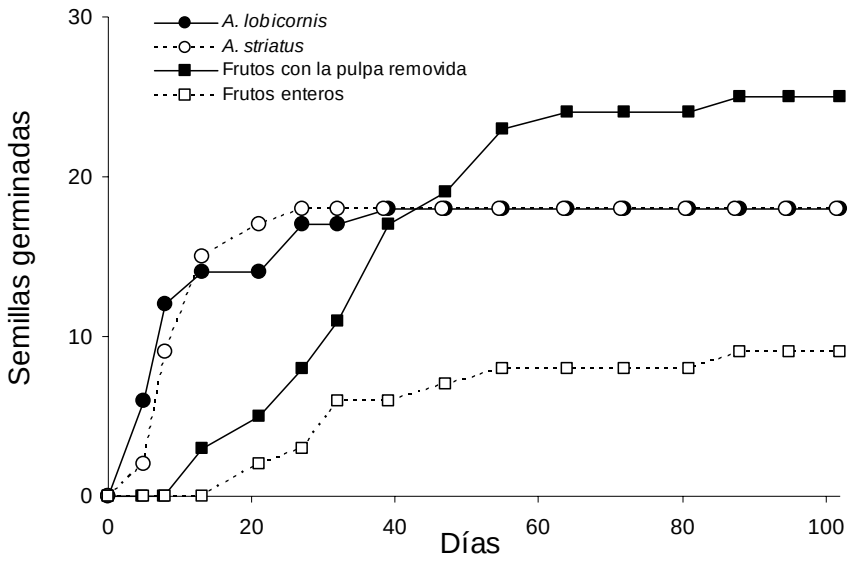


**Figura 5.8.** Número acumulado de semillas de *Condalia microphylla* germinadas a lo largo del tiempo provenientes de basureros de *Acromyrmex lobicornis*, de basureros de *A. striatus*, de frutos con la pulpa removida manualmente y de frutos enteros.

## Discusión

Tanto *Acromyrmex lobicornis* como *A. striatus* acarrearon una gran cantidad de frutos de *Condalia microphylla* cuando estos fueron ofrecidos debajo de la planta. Esta remoción rápida por parte de las hormigas cortadoras apoya, en principio, su rol como dispersoras bajo la hipótesis de escape a predadores (Manzaneda et al., 2005). No se observó que los vertebrados tuvieran una tasa de predación alta sobre los frutos que se encontraban en el suelo, al menos en el corto plazo. Las diferencias en la remoción de frutos entre las estaciones experimentales con y sin exclusión de vertebrados no fueron significativas. Esto no significa que no haya otros animales que consuman los frutos de esta planta, sino que probablemente los vertebrados que se alimentan de los frutos de *C. microphylla* lo hacen en su etapa pre-dispersiva, cuando todavía se encuentran sobre la planta. El caso más notorio es el consumo por aves residentes y migrantes durante su época reproductiva (Lopez de Casenave et al., 2008).

Las diferencias entre las dos especies en el patrón espacial de remoción de frutos se asocian a ciertas características particulares de sus estrategias de forrajeo. *Acromyrmex*

*lobicornis* presenta forrajeo columnar, con senderos bien definidos, concentrando la mayor parte de la búsqueda y recolección en la porción final del sendero. En cambio, *A. striatus* forma senderos de forrajeo más laxos y la búsqueda de material es más individual y distribuido a lo largo de todo el sendero. Esto explicaría por qué *A. lobicornis* removió más frutos bajo la planta (donde terminaban sus caminos de forrajeo) que cerca del nido, mientras que *A. striatus* no mostró diferencias en la remoción cerca del nido, en los senderos y bajo la planta. Estas diferencias podrían influir en su efectividad relativa como dispersoras de semillas. *Acromyrmex lobicornis* parece ser un agente dispersor más efectivo para los frutos que caen debajo de la planta madre. En cambio, *A. striatus* podría jugar un rol más importante en la redistribución de las semillas una vez que fueron dispersadas primariamente por otros agentes (e.g., al acarrear los frutos abandonados por *A. lobicornis* en los senderos de forrajeo y llevarlos hasta sus nidos; ver más abajo), en especial en este ambiente en el que sus colonias son cuatro veces más abundantes que las de *A. lobicornis* (ver Capítulo 4).

Los resultados encontrados en este trabajo, resumidos en la Figura 5.9, sugieren fuertemente que tanto *A. lobicornis* como *A. striatus* tendrían un rol más preponderante como dispersoras que como consumidoras de los frutos de *C. microphylla*. De los frutos removidos diariamente bajo la planta, alrededor del 60% son abandonados en los senderos de forrajeo durante las primeras 12 h. Sin embargo, al cabo de 48 h solo el 5% de los frutos permanece en los senderos. Dado que la tasa de remoción por parte de otros consumidores a lo largo de los senderos de forrajeo es baja, es probable que la mayoría de esos frutos sean reencontrados más tarde por las mismas hormigas y transportados hasta el nido. Este comportamiento ha sido observado repetidamente para ambas especies durante el muestreo, y particularmente se ha registrado a las obreras de *A. striatus* recogiendo los frutos abandonados en los caminos de *A. lobicornis* y llevándolos hasta sus nidos. El 40% restante de los frutos removidos presumiblemente es acarreado directamente hasta el nido. Una vez allí, las hormigas remueven la pulpa carnosa y descartan las semillas. Cada colonia de *A. lobicornis* y *A. striatus* descarta diariamente alrededor de 45 y 25 semillas intactas, respectivamente. Esos valores son similares al número estimado de frutos que pueden remover diariamente bajo la planta. Esto es una evidencia adicional de que una gran cantidad de los frutos primariamente abandonados en los senderos son, efectivamente, reencontrados más tarde y llevados al nido. Además, el número de frutos que ingresan al nido también aumenta si la colonia

tiene varios senderos de forrajeo que llegan a más de una planta de *C. microphylla* y si las hormigas recogen los frutos abandonados en los senderos de forrajeo de colonias vecinas. En conjunto, los resultados indican que las semillas de la gran mayoría de los frutos acarreados por *A. lobicornis* y *A. striatus* no son consumidas dentro del nido, sino que son descartadas intactas, por lo que estas especies cumplirían un rol más importante como dispersoras que como consumidoras de *C. microphylla*.

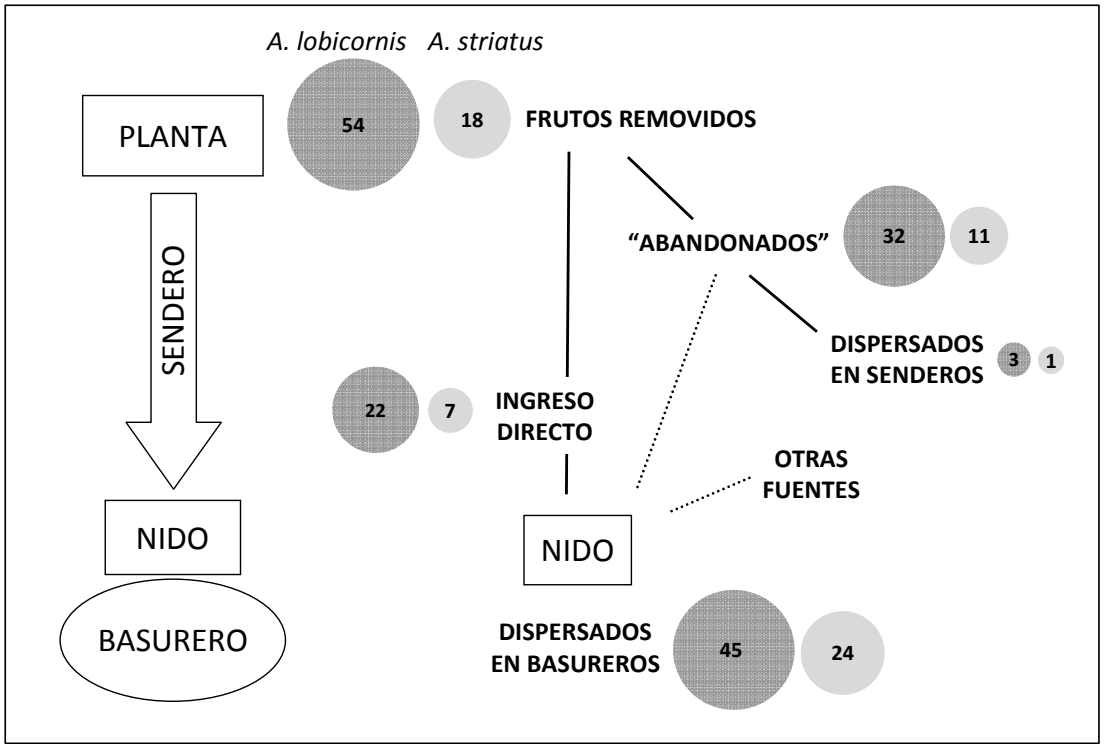


**Figura 5.9.** Esquema conceptual y resumen de los principales resultados encontrados acerca del destino de los frutos de *Condalia microphylla* que son removidos por las hormigas cortadoras en el Monte central. Los círculos representan el número de frutos que son removidos, abandonados y dispersados diariamente por *Acromyrmex lobicornis* (gris oscuro) y *A. striatus* (gris claro).

Ambas especies serían buenas dispersoras bajo la hipótesis de la distancia, pero los frutos acarreados por *A. lobicornis* llegan en promedio más lejos de la planta madre que los acarreados por *A. striatus*. En general, las distancias de dispersión generadas por las hormigas no son particularmente grandes (e.g., Ness & Bressmer, 2005; Christianini & Oliveira, 2009; Arnan et al., 2010; Barroso et al., 2013) y dependen del tamaño relativo del fruto con respecto al de la hormiga. Los frutos pequeños (< 0.10 g) pueden ser

transportados hasta 100 m por las hormigas cortadoras del género *Atta* (Leal & Oliveira, 1998; Wirth et al., 2003), pero los de tamaño mediano y grande son consumidos en el lugar o transportadas unos pocos metros (Rico-Gray & Oliveira, 2007). En el Monte central *A. lobicornis* y *A. striatus* dispersan las semillas de *C. microphylla* hasta un máximo de 30 y 15 m, respectivamente, cuando las llevan hasta sus nidos. Los frutos abandonados en los senderos alcanzan inicialmente distancias de dispersión menores que los que llegan directamente al nido, aunque, como se mencionó anteriormente, en la mayoría de los casos los frutos abandonados en los caminos terminan siendo dispersados secundariamente hasta el nido. Como es común que las obreras de *A. striatus* recojan los frutos abandonados por *A. lobicornis* y debido a que la búsqueda de alimento está distribuida en el espacio de manera más homogénea en esta especie, las distancias de dispersión podrían ser mayores cuando ambas especies de hormigas se encuentran presentes en los alrededores de las plantas.

Al evaluar la idoneidad de un agente como dispersor es importante tener en cuenta el tipo de micrositio al que llegan las semillas dispersadas, el cual puede tener gran influencia sobre la probabilidad de germinación y supervivencia de las plántulas. En las regiones áridas y semiáridas, el establecimiento y desarrollo de las plántulas puede verse facilitado por las plantas adultas debido a que provocan un descenso en las tasas potenciales de evaporación o un aumento de la disponibilidad de nutrientes (i.e., un efecto nodriza; Bruno et al., 2003; Schöb et al., 2013). Al menos el 50% de los frutos abandonados al costado de los senderos de *A. lobicornis* y *A. striatus* quedan bajo la cobertura de arbustos. Esto implica que las hormigas cortadoras no solo estarían transportando a las semillas lejos de la influencia de la planta madre, sino que además las llevarían hasta sitios presuntamente adecuados para su germinación y desarrollo. Muchas de las semillas que son transportadas hasta el nido son luego descartadas en los basureros. Varios autores han observado a las hormigas cortadoras descartando semillas intactas de varias especies en sus basureros (Dalling & Wirth, 1998; Leal & Oliveira, 1998, 2000; Milesi & Lopez de Casenave, 2004), algunas generando una densidad de semillas viables hasta siete veces mayor en los alrededores del nido que en el suelo adyacente (Farji-Brener & Medina, 2000). Las obreras de *A. lobicornis* y *A. striatus* descartan en sus basureros alrededor de 1000 semillas de *C. microphylla* por colonia a lo largo de la temporada de fructificación. Los basureros también son micrositios favorables, ya que tienen una mayor capacidad de retener el agua y un mayor contenido

de nutrientes que el suelo adyacente (Farji-Brener & Ghermandi, 2000). Así, los basureros, además de favorecer la germinación, pueden influir sobre el posterior desarrollo y supervivencia de las plantas. En la Patagonia, por ejemplo, las plantas individuales de *Cardus nutans* que crecen sobre los basureros de *A. lobicornis* aumentan sus defensas físicas y sufren menor herbivoría que las que crecen en las cercanías de las colonias (Farji-Brener, 2007).

Además del beneficio dado por el movimiento de las semillas lejos de la planta madre, estas hormigas remueven la pulpa carnosa antes de descartarlas en los basureros. Este comportamiento puede aumentar en un 35–95% el éxito de germinación de diferentes especies (Farji-Brener & Silva, 1996; Leal & Oliveira, 1998; Passos & Oliveira, 2002, 2003; Christianini et al., 2007). Las semillas que son manipuladas por *A. lobicornis* y *A. striatus* germinan más y más rápido que las que no lo son, demostrando que las semillas que llegan al nido reciben un beneficio extra de parte de las hormigas. Se ha comprobado que, al remover la pulpa, las hormigas previenen la infestación de las semillas por hongos (Pizo & Oliveira, 1998; Pizo et al., 2005), favoreciendo su supervivencia. Pero aún cuando la proliferación de hongos está parcialmente controlada (como en el ensayo experimental realizado en este trabajo), la manipulación de los frutos de *C. microphylla* favorece su germinación, probablemente por la eliminación de barreras o sustancias inhibitorias presentes en el mesocarpo y el exocarpo (Baskin & Baskin, 1998). De esta manera, las hormigas no solo contribuyen a modificar la disposición espacial del banco de semillas mediante su transporte, sino que además favorecen activamente el reclutamiento de plántulas cerca de sus nidos.

En resumen, las hormigas cortadoras, tradicionalmente consideradas plagas, pueden tener un efecto positivo sobre algunas plantas al comportarse como buenas dispersoras de sus semillas en este y en otros ecosistemas (Farji-Brener & Silva, 1996; Leal & Oliveira, 1998; Wirth et al., 2003). Las semillas de *C. microphylla* que son dispersadas y manipuladas por estas hormigas obtienen tres beneficios evidentes: son transportadas lejos de la planta madre, llegan a sitios propicios para su establecimiento y aumentan su probabilidad de germinar. Otros estudios han demostrado que *A. lobicornis* y *A. striatus* también dispersan las semillas de otras plantas no-mirmecócoras que habitan las regiones áridas de Argentina, como *Schinus fasciculatus* en el Chaco y *Prosopis flexuosa* en el Monte central (Varela & Perera, 2003; Milesi & Lopez de Casenave,

2004). Esto sugiere que si bien las hormigas cortadoras generan una alta presión de herbivoría (ver Capítulo 4), también pueden jugar un rol importante en la regeneración y mantenimiento de las comunidades de plantas. Son necesarios más estudios que evalúen el efecto de la composición del sustrato en los basureros y la presencia de las hormigas sobre el establecimiento y la supervivencia de las plantas que crecen allí para poder entender el efecto neto de estas hormigas sobre la dinámica de las poblaciones de plantas.

# CAPÍTULO 6

## Discusión general y conclusiones

A lo largo de esta tesis se estudiaron los efectos recíprocos entre dos especies de hormigas cortadoras y las plantas en el Monte central, mediados por interacciones tróficas, como la herbivoría y la frugivoría, y por la dispersión de semillas. Los resultados encontrados muestran que tanto *Acromyrmex lobicornis* como *A. striatus* cumplen un rol importante como herbívoras y dispersoras de semillas, modificando la disponibilidad de recursos para otros organismos y, por lo tanto, reforzando la idea de que estas hormigas pueden estar cumpliendo una función de ingenieras ecosistémicas en los ambientes en los que habitan.

En este capítulo final se discuten los resultados obtenidos en el marco de los efectos recíprocos entre hormigas y plantas, diferenciando entre los que la disponibilidad de plantas tiene sobre las hormigas (efectos "desde abajo") y el impacto de la actividad de las hormigas sobre las plantas (efectos "desde arriba").

**Efectos de la disponibilidad de plantas sobre las hormigas cortadoras**

Las fluctuaciones anuales y estacionales en la disponibilidad de los recursos afectaron tanto la dieta como los niveles de selectividad de *Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* (Capítulo 3). En general, las hormigas cosecharon algunas especies o estructuras en forma selectiva cuando éstas se encontraban presentes en grandes cantidades y complementaron su dieta de manera oportunista cuando los recursos preferidos escaseaban. Durante la primavera, aunque había una gran cantidad de hojas disponibles, más del 70% de la dieta de estas hormigas estuvo constituida por flores. En cambio, durante el verano y el otoño, cuando las flores escasearon, las hormigas cosecharon principalmente hojas y algunos frutos. El mismo tipo de cambio estacional en la dieta ya fue reportado para *Atta colombica* y *A. cephalotes* en la selva tropical (Rockwood, 1975). Este comportamiento coincide con una de las predicciones de los modelos clásicos de selección de dieta óptima, según los cuales los individuos consumen en forma selectiva los recursos preferidos cuando estos se encuentran presentes en el ambiente y complementan su dieta con otros recursos cuando los preferidos escasean (Schoener, 1971, Stephens & Krebs, 1986). Las flores, en este caso, constituirían un

recurso de alta calidad para las hormigas, ya que presentan un alto contenido de humedad y una baja concentración de compuestos secundarios (Rockwood, 1975).

Durante todo el año, la mayor parte de la dieta de *A. lobicornis* y *A. striatus* estuvo constituida por fragmentos de plantas leñosas, algunas de ellas fuertemente seleccionadas al menos en algunas estaciones (e.g., *Condalia microphylla* y *Mulguraea aspera*). Sin embargo, estudios de la dieta de estas especies en otras regiones muestran que, en general, cosechan principalmente plantas herbáceas (Bucher & Montenegro, 1974; Pilati et al. 1997; Franzel & Farji-Brener, 2000). Estas diferencias son prueba de la gran plasticidad que estas especies poseen en sus hábitos alimenticios. En el Monte central, alimentarse principalmente de leñosas puede ser una estrategia ventajosa, ya que son un recurso abundante y predecible. Las herbáceas, al depender más de las precipitaciones, presentan una cobertura muy variable interanualmente, mientras que las leñosas, que toman el agua directamente de las napas freáticas superiores, constituyen un recurso relativamente estable.

Los niveles de selectividad general de estas hormigas también fueron variables entre estaciones y años, correspondiéndose con los cambios en la disponibilidad de plantas (Capítulo 3). El grado de selectividad en la dieta de *A. lobicornis* fue más variable estacionalmente, siendo muy selectiva durante el verano y muy poco selectiva en otoño. En cambio, *A. striatus* mantuvo valores intermedios de selectividad y respondió más notablemente a los cambios interanuales en la disponibilidad de los recursos. El grado de selectividad por las especies individuales de plantas también fue variable entre estaciones y años. Muy pocas especies fueron consistentemente seleccionadas o rechazadas, e incluso algunas especies fueron seleccionadas positivamente en una ocasión de muestreo y negativamente en otra. Esto podría deberse a factores relacionados con las plantas (e.g., que su palatabilidad cambie con el tiempo) o con las preferencias de las hormigas (e.g., que sus preferencias varíen estacionalmente o sean dependientes del contexto). Algunas especies de plantas cambian su grado de palatabilidad a lo largo del año, por ejemplo aquellas en las cuales las hojas jóvenes tienen mayor concentración de compuestos secundarios que las maduras (Moreira et al., 2012). Para saber si esto ocurre en el Monte central es necesario estudiar las variaciones estacionales en la composición química de las plantas más consumidas y el efecto sobre su palatabilidad para las hormigas (e.g., mediante pruebas de elección entre hojas

jóvenes y maduras de una misma especie de planta). La preferencia de las hormigas por las distintas especies de planta puede variar en función de las necesidades de la colonia o puede ser dependiente del contexto (i.e., la probabilidad de que una especie sea seleccionada o rechazada depende de la calidad y cantidad de las otras especies disponibles en ese momento). Se necesitan estudios detallados acerca de las preferencias de estas hormigas (e.g., mediante experimentos de cafetería, ofreciendo distintas combinaciones de especies de plantas en distintas estaciones) para poder determinar si sus preferencias innatas son variables estacionalmente (presumiblemente en respuesta a distintos requerimientos de la colonia) o dependientes del contexto (y, en consecuencia, responden a las variaciones estacionales en la disponibilidad relativa de los recursos). Ambos mecanismos (los relacionados con las plantas y los relacionados con las preferencias de las hormigas) podrían estar actuando al mismo tiempo, generando una mayor complejidad en los patrones de selección de estas hormigas y disminuyendo la capacidad de predecir la dieta y su impacto ante cambios naturales o antrópicos en los niveles de los distintos recursos.

**Efectos de las hormigas sobre las plantas**

Si bien ha sido propuesto que en el Neotrópico los efectos de los herbívoros sobre las plantas serían limitados debido a la ausencia de grandes mamíferos ungulados (Tanentzap & Coomes, 2012), en este trabajo se muestra que en el Monte central *Acromyrmex lobicornis* y *A.striatus* tienen una tasa de consumo comparable a la de los grandes herbívoros de otros ecosistemas áridos del mundo (Capítulo 4). Las colonias de *A. lobicornis* presentan tasas de herbivoría anuales mucho mayores que las de *A. striatus*, lo cual probablemente se deba a la diferencia en el tamaño relativo de sus colonias. Sin embargo, estas diferencias no se observan a nivel poblacional porque la densidad de colonias de *A. striatus* en el área de estudio es cuatro veces mayor que la de *A. lobicornis*. Cada una de estas especies llega a cosechar alrededor de 70 kg/ha·año, lo cual representa aproximadamente un 20% de la biomasa producida anualmente en el área de estudio. El impacto del gremio de herbívoros en el Neotrópico no parece limitado, sino que resulta de la acción de un grupo taxonómico distinto.

Los efectos de la herbivoría por parte de *A. lobicornis* y *A. striatus* no son constantes a lo largo del año, ya que sus niveles de actividad varían entre estaciones, principalmente como respuesta a los cambios en la temperatura del suelo (Capítulo 2). Ambas especies presentaron los máximos niveles de actividad en los meses más cálidos de primavera y verano. Las colonias de *A. lobicornis* forrajearon activamente también en otoño, pero mostraron una muy escasa actividad externa durante el invierno. En cambio, las colonias de *A. striatus* tuvieron menor actividad en otoño y no mostraron signos de actividad de forrajeo durante el invierno. Como consecuencia, los efectos que las hormigas tienen sobre las plantas, dados por el consumo de sus partes verdes, son más intensos durante la primavera-verano que durante el resto del año.

Al igual que sucede con otras especies de hormigas de desierto (e.g., Pol & Lopez de Casenave, 2004; Azcárate et al., 2007), la temperatura del suelo no solo determina el momento en que las colonias están activas sino también sus niveles de actividad. Las colonias de *A. lobicornis* y *A. striatus* se encuentran activas a diferentes rangos de temperatura, con sus picos de actividad máxima bien diferenciados: 15–35 °C para *A. lobicornis* y 30–40 °C para *A. striatus* (Capítulo 2). Esta segregación temporal y térmica es más evidente durante los meses más cálidos, cuando los niveles de actividad de ambas especies son máximos. Así, en primavera-verano *A. lobicornis* suele forrajear por las noches, cuando las temperaturas son más bajas, mientras que *A. striatus* se encuentra activa durante el día, a temperaturas mayores. Las diferencias observadas en los patrones de forrajeo podrían deberse a que las especies tienen distintos rangos de tolerancia a la temperatura o a que presentan un comportamiento de evitación, como ocurre en las comunidades de hormigas de la región mediterránea (Cerdá et al., 1997; Solida et al., 2011). Una forma de distinguir entre ambas explicaciones sería estudiar la plasticidad térmica de la actividad de forrajeo y los rangos fisiológicos de tolerancia térmica en colonias controladas de laboratorio. De esta manera, se podría discernir si los patrones complementarios de actividad observados a campo en estas dos especies se deben a limitaciones fisiológicas o son adaptaciones comportamentales para evitar las interacciones agresivas entre ellas. Dado que la temperatura también afecta los niveles de actividad de *A. lobicornis* y *A. striatus*, la combinación de este trabajo con estudios de sus características fisiológicas también permitiría predecir la respuesta de estas hormigas al aumento de la temperatura global previsto para las próximas décadas y

determinar cómo se verán afectadas sus tasas de herbivoría y, consecuentemente, su impacto potencial como herbívoros en este y otros ambientes en los que habitan.

Los efectos de la herbivoría por parte de las hormigas cortadoras pueden depender de los cambios estacionales en sus comportamientos de alimentación. En este trabajo se encontró que ambas especies muestran cierto grado de selectividad en su dieta, pero que ésta varía entre estaciones y años (Capítulo 3). Cuando presentan un comportamiento predominantemente oportunista (e.g., durante el otoño) su impacto sería más moderado, ya que consumirían los recursos en función de su abundancia (i.e., abandonando los recursos escasos). En cambio, en aquellas estaciones en las que muestran una selectividad marcada, su actividad de forrajeo podría producir cambios relativos importantes en la composición de la comunidad de plantas. Por ejemplo, *A. lobicornis* selecciona positivamente a *Condalia microphylla* y *Mulguraea aspera* cuando su nivel de actividad es mayor (en el verano), generando una presión de herbivoría importante sobre estas especies. Como las hormigas cortadoras son forrajeadoras de sitio central, su actividad se encuentra restringida a las áreas de influencia del nido, que abarcan unos 10–15 m de radio alrededor de la entrada (Capítulo 3). Por lo tanto, las plantas que se encuentran dentro de esta área sufren tasas de herbivoría mayores que el resto, lo cual puede afectar su desempeño y supervivencia, especialmente para aquellas especies que son seleccionadas positivamente por las hormigas.

Los efectos de las hormigas cortadoras sobre las plantas no siempre son negativos. Durante su actividad de forrajeo también cosechan frutos y pueden jugar un rol importante como dispersoras de semillas, incluso para aquellas plantas que no presentan adaptaciones especiales para ser dispersadas por hormigas (Rico-Gray & Oliveira 2007). Si bien las hormigas cortadoras pueden actuar como dispersoras de semillas (e.g., Farji-Brener & Silva, 1996; Dalling & Wirth, 1998), también se han registrado casos en los que parten las semillas y las usan como sustrato para el hongo, actuando como predadoras (Nascimento & Proctor, 1996). Tanto *A. lobicornis* como *A. striatus* cosechan una gran cantidad de frutos del arbusto no-mirmecócoro *C. microphylla* y actúan preferentemente como dispersoras de sus semillas (Capítulo 5). Algunos de los frutos son dispersados secundariamente cuando quedan accidentalmente abandonados en los senderos de forrajeo y otros son llevados hasta el nido en donde las hormigas remueven la pulpa carnosa y descartan las semillas en los basureros. Así, gracias a su

interacción con las hormigas, las semillas de *C. microphylla* se alejan hasta 15 m de la planta madre y alcanzan sitios favorables para su desarrollo (e.g., micrositios bajo cobertura de leñosas o basureros de los nidos de las hormigas).

Además de los beneficios dados por la dispersión *per se*, la manipulación de las semillas por parte de las hormigas puede aumentar su probabilidad de germinación. En este trabajo se encontró que las semillas procesadas por *A. lobicornis* y *A. striatus* germinan en mayor proporción y más rápido que las que no lo son (Capítulo 5). Esto, sumado al hecho de que los basureros de los nidos de las hormigas cortadoras son sitios particularmente ricos en nutrientes y con mayor capacidad de retención de agua, estaría favoreciendo el reclutamiento de las plantas en los alrededores del nido. Existen evidencias de que pueden tener el mismo efecto sobre otras especies leñosas en esta región, como el algarrobo *Prosopis flexuosa* (Milesi & Lopez de Casenave, 2004), influyendo sobre los patrones espaciales de reclutamiento de las plantas. Sin embargo, las plantas que crecen en los alrededores del nido también podrían sufrir una mayor presión de herbivoría por parte de las mismas hormigas. Estudios previos en la región patagónica no han encontrado diferencias en los niveles de compensación ante la herbivoría de algunas especies de herbáceas que crecen cerca y lejos de los basureros de *A. lobicornis* (Pirk & Farji-Brener, 2013), pero no se conoce cómo responderían las plantas leñosas, con diferentes adaptaciones fisiológicas e historias de vida. Nuevos estudios que involucren, entre otras cosas, experimentos de trasplante de plántulas en sitios cerca y lejos de los basureros, con y sin exclusión de hormigas cortadoras, permitirían evaluar los costos y beneficios para estas plantas de crecer en sitios enriquecidos en nutrientes pero posiblemente con mayor riesgo de defoliación por herbivoría. Esto permitiría predecir mejor el efecto total que la presencia de las hormigas cortadoras puede tener sobre el patrón espacial de reclutamiento de especies leñosas en el Monte central.

*"El primero de la estirpe está amarrado a un árbol y al último se lo están comiendo las hormigas"* – Gabriel García Márquez. Cien Años de Soledad

# BIBLIOGRAFÍA


Abraham de Noir, F., Bravo, S. & Abdala, R. (2002) Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho*, 9: 140–150.

Abraham, E., del Valle, H.F., Roig, F., Torres, L., Ares, J.O., Coronato, F. & Godagnone, R. (2009) Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 73: 144–153.

Albrecht, M. & Gotelli, N.J. (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134–141.

Albert, M.J., Escudero, A. & Iriondo, J.M. (2005) Assessing ant seed predation in threatened plants: a case study. *Acta Oecologica*, 28: 213–220.

Amante, E. (1967) Prejuizos causados pela formiga saúva em plantações de *Eucalyptus* e *Pinus* no Estado de São Paulo. *Silvicultura de São Paulo*, 6: 355–363.

Armani, A. & Quirán, E. (2007) Evaluación cualitativa y cuantitativa de la oferta y cosecha de biomasa herbácea por *Acromyrmex striatus* Roger (Hymenoptera: Formicidae) en la provincia de La Pampa, Argentina. *Gayana*, 71: 203–206.

Arnan, X., Rodrigo, A., Molowny-Horas, R. & Retana, J. (2010) Ant-mediated expansion of an obligate seeder species during the first years after fire. *Plant biology*, 12: 842–852.

Azcárate, F., Arqueros, L., Sánchez, A.M. & Peco, B. (2005) Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology*, 19: 273–283.

Azcárate, F.M., Kovacs, E. & Peco, B. (2007) Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. *Journal of Insect Behavior*, 20: 315–329.

Báez, S., Collins, S. L., Lightfoot, D. & Koontz, T.L. (2006) Bottom-up regulation of plant community structure in an aridland ecosystem. *Ecology*, 87: 2746–2754.

Barroso, Á., Amor, F., Cerdá, X. & Boulay, R.R. (2013) Dispersal of non-myrmecochorous plants by a “keystone disperser” ant in a Mediterranean habitat reveals asymmetric interdependence. *Insectes Sociaux*, 60: 75–86.

Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego. 666 pp.

Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2013) *lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes*. R package version 0.999999-2.

Beattie, A.J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge. 175 pp.

Beattie, A.J. & Hughes, L. (2002) Ant-plant interactions. En Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Malden.

Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J.L. & Pasteels, J.M. (1989) Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96: 239–256.

Belovsky, G.E. (1984). Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *American Naturalist*, 124: 97–115.

Berish, C. (1986) Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *American Midland Naturalist*, 115: 268–276.

Bertiller, M., Marone, L., Baldi, R. & Ares, J.O. (2009) Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 73: 212–221.

Bestelmeyer, B.T. (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 998–1009.

Blanton, C.M. & Ewel, J. J. (1985) Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*, 66: 861–869.

Bollazzi, M. & Roces, F. (2010) The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant, *Acromyrmex heyeri*. *Journal of Insect Science*, 10(137): 17 pp.

Bollazzi, M., Kronenbitter, J. & Roces, F. (2008) Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia*, 158: 165–175.

Boulay, R., Carro, F., Soriguer, R.C. & Cerdá, X. (2007) Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 2515–2522.

Boulay, R., Carro, F., Soriguer, R. C. & Cerdá, X. (2009). Small-scale indirect effects determine the outcome of a tripartite plant-disperser-granivore interaction. *Oecologia*, 161: 529–37.

Braganca, M.A.L., Tonhasca Jr., A. & Della Lucia, T.M.C. (1998) Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89: 305–311.

Braun, R.H., Candia, R.J., Leiva, R., Páez, M.N., Stasi, C.R. & Wuilloud, C.F. (1979) Productividad primaria neta del algarrobal de Ñacuñán (Mendoza). *Deserta*, 5: 7–43.

Brown, J. & Heske, E. (1990) Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 250: 1705–1707.

Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 201–227.

Brown, J.H., Whitham, T.G., Morgan Ernest, S.K. & Gehring, C.A. (2001) Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, 293: 643–650.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 119–125.

Bucher, E.H. (1987) Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 265–273.

Bucher, E. H. & Montenegro, R. (1974) Hábitos forrajeros de cuatro hormigas simpátridas del género *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecología*, 2: 47–53.

Bucy, A.M. & Breed, M.D. (2006) Thermoregulatory trade-offs result from vegetation removal by a harvester ant. *Ecological Entomology*, 31: 423–429.

Cabrera, A.L. (1976) Regiones Fitogeográficas argentinas. En: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo II. Fascículo I. Acme, Buenos Aires.

Cabrera, A. & Willink, A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Segunda edición. OEA, Washinton D.C.

Cerdá, X. (2001) Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etología*, 27: 15–27.

Cerdá, X, Arnan, X. & Retana, J (2013) Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News*, 18: 131–147.

Cerdá, X. & Retana, J. (1994) Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants *Messor bouvieri* (Bond.) and *Messor capitatus* (Latr.) (Hym., Formicidae) from Spain. *Journal of Applied Entomology*, 117: 268–277.

Cerdá, X. & Retana, J. (2000) Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos*, 89 :155–163.

Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, 66: 363–374.

Cerdá, X., Retana, J. & Manzaneda, A. (1998) The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 117: 404–412.

Chambers, J.C. & MacMahon, J.A. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 263–292.

Cherrett, J. M. (1968) The Foraging Behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Animal Ecology*, 37: 387–403.

Cherret, J.M. (1972) Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 41: 647–660.

Cherrett, J.M., Pollard, V.G. & Turner, J.A. (1974) Preliminary observations on *Acromyrmex landolti* (For.) and *Atta laevigata* (Fr. Smith) as pasture pests in Guyana. *Tropical Agriculture*, 51: 69–74.

Chew, R.M. & Chew, A.E. (1970). Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecological Monographs*, 40: 1–21.

Chlumsky, J., Koutecky, P., Jilkova, V. & Stech, M. (2012) Roles of species-preferential seed dispersal by ants and endozoochory in *Melampyrum* (Orobanchaceae). *Journal of Plant Ecology*, 6: 232–239.

Christianini, A.V. & Oliveira, P.S. (2009) The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia*, 160: 735–745.

Christianini, A.V. & Oliveira, P.S. (2010) Birds and ants provide complementary seed dispersal in a Neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 98: 573–582.

Christianini, A.V., Mayhé-Nunes, A.J., & Oliveira, P.S. (2007) The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a Neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 343–351.

Claver, S. & Fowler, H.G. (1993) The ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) of the Ñacuñán Biosphere Reserve. *Naturalia*, 18: 189–193.

Claver, S. (2000) *Ecología de* Acromyrmex lobicornis *(E.) (Hymenoptera: Formicidae) en la reserva de Biosfera de Ñacuñán, Provincia Biogeográfica del Monte, preferencia de hábitat, abundancia de colonias, uso de los recursos y patrones de actividad*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Corrêa, M.M., Silva, P.S.D., Wirth, R., Tabarelli, M. & Leal, I.R. (2010) How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*, 162: 103–115.

Costa, A.N., Vasconcelos, H.L., Vieira-Neto, E.H.M. & Bruna, E.M. (2008) Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science*, 19: 849–854.

Crist, T.O. & MacMahon, J.A. (1991) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environmental Entomology*, 20: 265–275.

Crist, T.O. & MacMahon, J.A. (1992). Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology*, 73: 1768–1779.

Cros, S., Cerdá, X. & Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, 4: 269–278.

Curtin, C.G., Kelt, D.A., Frey, T.C. & Brown, J.H. (1999) On the role of small mammals in mediating climatically driven vegetation change. *Ecology Letters*, 2:309–317.

Dalling, J.W. & Wirth, R. (1998) Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 705–710.

Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H.M. (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology*, 38: 159–164.

De Vasconcelos, H.L. (1990) Foraging activity of two species of leafcutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 37: 131–145.

Doncaster, C.P. & Davey, A.J.H. (2007) *Analysis of variance and covariance: how to choose and construct models for the life sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.

Falcão, P.F., Pinto, S.R.R. Wirth, R. & Leal, I.R. (2010) Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. *Bulletin of Entomological Research*, 101: 305–311.

Farji-Brener, A.G. (1993) Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. *Revista de Biología Tropical*, 41: 897–899.

Farji-Brener, A.G. (1996) Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral*, 6: 144–150.

Farji-Brener, A.G. (2000). Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35: 131–138.

Farji-Brener, A.G. (2001) Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos*, 92: 169–177.

Farji-Brener, A.G. (2007) How plants may benefit from their consumers: leaf-cutting ants indirectly improve anti-herbivore defenses in *Carduus nutans* L. *Plant Ecology*, 193: 31–38.

Farji-Brener, A.G. & Ghermandi, L. (2000) Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 11: 120–126.

Farji-Brener, A.G. & Medina, C.A. (2000) The Importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica*, 32: 120–126.

Farji-Brener, A.G. & Protomastro, J. (1992) Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, *Acromyrmex*) en un bosque subtropical seco. *Ecotrópicos*, 5: 32–43.

Farji-Brener, A.G. & Ruggiero, A. (1994) Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography*, 21: 391–399.

Farji-Brener, A.G., & Silva, J.F. (1996) Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the estabishment success of *Tapirira veluntinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 163–168.

Farji-Brener, A.G., de Torres Curth, M.I., Casanovas, P.V. & Naim, P.N. (2003) Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales. *Ecología Austral*, 13: 183–194.

Feener Jr., D.H. & Lighton, J.R.B. (1991) Is foraging in the desert ant, *Messor pergandei* (Hymenoptera: Formiceidae), limited by water? *Ecological Entomology*, 16: 183–191.

Fellers, J.H (1987) Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68: 1466–1478.

Fischer, R.C., Ölzant, S.M., Wanek, W. & Mayer, V. (2005) The fate of *Corydalis cava* elaiosomes within an ant colony of *Myrmica rubra*: elaiosomes are preferentially fed to larvae. *Insectes Sociaux*, 52: 55–62.

Fowler, H.G. (1983) Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini*). Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 18: 121–138.

Fowler, H.G. & Robinson, S.W. (1975) Estimaciones acerca de la acción de *Acromyrmex landolti* Forel (Hymenoptera: Formicidae) sobre el pastoreo y la ganadería en el Paraguay. *Revista de la Sociedad Científica de Paraguay*, 15: 64–71.

Fowler, H.G. & Saes, N.B. (1986) Dependence of the activity of grazing cattle on foraging grass-cutting ants (*Atta* spp.) in the southern Neotropics. *Journal of Applied Entomology*, 101: 154–158.

Fowler, H.G., Forti, L.C. & Di Romagnano, L.F.T. (1990) Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. En Vander Meer, R.K., Jaffe, K. & Cedeno, A. (Eds.), *Applied myrmecology: a world perspective*. Westview Press, Boulder.

Frank, D., McNaughton, S. & Tracy, B. (1998) The ecology of the earth's grazing ecosystems. *BioScience*, 48: 513–521.

Franzel, C. & Farji-Brener, A.G. (2000) ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 10: 159–168.

Gamboa, G.J. (1976) Effects of temperature on the surface activity of the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande)(Hymenoptera: Formicidae). *American Midland Naturalist*, 95: 485–491.

Gara, R.I. (1970*) Report of forest entomology consultant* (UNDP project 80). IICA, Turrialba, Costa Rica, 34p.

Gehring, W.J. & Wehner, R. (1995) Heat shock protein synthesis and thermotolerance in *Cataglyphis*, an ant from the Sahara desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 2994–2998.

Gentry, J.B. (1974) Response to predation by colonies of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 55: 1328–1338.

Giannoni, S. M., Dacar, M., Taraborelli, P. & Borghi, C.E. (2001) Seed hoarding by rodents of the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 26: 259–263.

Giladi, I. (2006) Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos*, 112, 481–492.

Gonçalves, C. (1961) O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, 4: 113–180.

Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001) *EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0*. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.

Guevara, J., Cavagnaro, J., Estevez, O.R., Le Houérou, H.N., & Stasi, C.R. (1997) Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 35: 575–600.

Gutiérrez, J. R. & Meserve, P.L. (2000) Density and biomass responses of ephemeral plants to experimental exclusions of small mammals and their vertebrate predators in the Chilean semiarid zone. *Journal of Arid Environments*, 45: 173–181.

Haines, B. (1978) Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10: 270–277.

Hanzawa, F., Beattie, A. & Culver, D. (1988) Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. *American Naturalist*, 131: 1–13.

Harris, L.D. (1969) A consideration of the nutrient “sumping” activities of leaf-cutter ants in the New World tropics. Reporte en Advanced Population Biology, Julio–Agosto, Organization for Tropical Studies, San Jose, Costa Rica.

Heithaus, E.R. (1981) Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology*, 62: 136–145.

Herz, H., Beyschlag, W. & Hölldobler, B. (2007) Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica*, 39: 482–488.

Höldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge. 732 pp.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (2011) *The leafcutter ants: civilization by instinct*. W. W. Norton & Company, Nueva York. 160 pp.

Holmgren, M., López, B.C., Gutiérrez, J.R. & Squeo, F.A. (2006) Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. *Global Change Biology*, 12: 2263–2271.

Howard, J.J. (1987) Leafcutting ant 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.

Hubbell, S.P., Howard, J.J. & Wiemer, D.F. (1984) Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65: 1067–1076.

Hughes, L. & Westoby, M. (1992) Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology*, 73: 1300–1312.

Hunter, M.D. & Price, P.W. (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73: 724–732.

Jaffe, K. & Vilela, E. (1989) On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, 21: 234–236.

Kaspari, M. (1993) Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96: 500–507.

Kaspari, M. & Weiser, M.D. (2000) Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest. *Biotropica*, 32: 703–711.

Kerley, G.I.H., Whitford, W.G. & Kay, F.R. (1997) Mechanisms for the keystone status of kangaroo rats: graminivory rather than granivory? *Oecologia*, 111: 422–428.

Kramer, M. (2005) R2 statistics for mixed models. *Proceedings of the Conference on Applied Statistics in Agriculture*, 17: 148–160

Krausman, P. & Leopold, B. (1988) Influence of large herbivores on Chihuahuan Desert vegetation. *Southwestern Naturalist*, 33: 107–110.

Labraga, J.C. & Villalba, R. (2009) Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments*, 73: 154–163.

Lambert, J. E. & Chapman, C.A. (2005) The fate of primate-dispersed seeds: deposition pattern, dispersal distance and implications for conservation. En Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. & Vander Wall S.B. (Eds.), *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing, Cambridge.

Leal, I.R. & Oliveira, P.S. (1998) Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica*, 30: 170–178.

Leal, I.R. & Oliveira, P.S. (2000) Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux*, 47: 376–382.

Levey, D.J. & Byrne, M. (1993) Complex ant-plant interactions: rain-forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, 74: 1802–1812.

Lewis, T., Pollard, G. V. & Dibley, G.C. (1974) Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology*, 43: 143–153.

Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E.J. & Paruelo, J.M. (2014) Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25: 8–21.

Lighton, J.R.B., Quinlan, M.C. & Feener Jr, D.H. (1994) Is bigger better? Water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*. *Physiological Entomology*, 19: 325–334.

Littledyke, M. & Cherrett, I. (1976) Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bulletin of Entomological Research*, 66: 205–217.

Lopes, B. (2005). Recursos vegetais usados por *Acromyrmex striatus* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae) em restinga da Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 372–382.

Lopez de Casenave, J. (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Lopez de Casenave, J., Cueto, V.R. & Marone, L. (2008) Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology*, 9: 78–90.

Lugo, A., Farnworth, E., Pool, D., Jerez, P. & Kaufman, G. (1973) The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical west forest. *Ecology*, 54: 1292–1301.

MacKay, W.P. (1982) The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 53: 406–411.

MacKay, W.P. (1991) The role of ants and termites in desert communities. En Polis, G.A. (Ed.), *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson.

Manzaneda, A.J., Fedriani, J.M. & Rey, P.J. (2005) Adaptive advantages of myrmecochory: the predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. *Ecography*, 28: 583–592.

Markham, C.P. (1966) The surface activity, Behavior and energy influx rhythms of leaf-cutting ants *Acromyrmex* sp. and *Atta cephalotes*. Reporte en Tropical Biology: an ecological approach, Febrero–Marzo, 1966, Organization for Tropical Studies, San Jose, Costa Rica.

Marone, L. (1991) Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte. *Ecología Austral*, 1: 77–86.

Marsh, A.C. (1985) Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Insectes Sociaux*, 32: 286–296.

McNaughton, S. (1985) Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological monographs*, 55: 260–294.

McNaughton, S.J., Sala, O.E. & Oesterheld, M. (1993) Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. En Goldblatt, P. (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.

Mehlhop, P. & Scott, N.J. (1983) Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology*, 8: 69–85.

Meserve, P.L., Kelt, D.A., Milstead, W.B. & Gutiérrez, J.R. (2003) Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience*, 53: 633–646.

Milesi, F.A. (2006) *Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Milesi, F.A. & Lopez de Casenave, J. (2004) Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology*, 29: 558–567.

Mintzer, A. (1979) Foraging activity of the mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a sonoran desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 26: 364–372.

Meyer, S.T., Leal, I.R., Tabarelli, M. & Wirth, R. (2011) Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology*, 36: 14–24.

Moreira, X., Zas, R. & Sampedro, L. (2012). Differential allocation of constitutive and induced chemical defenses in pine tree juveniles: a test of the optimal defense theory. *PloS One*, 7: e34006.

Morello, J. (1958) La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, 2: 1–155.

Moutinho, P., Nepstad, D. & Davidson, E. (2003) Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, 84: 1265–1276.

Mundim, F.M., Costa, A.N. & Vasconcelos, H.L. (2009) Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130: 47–54.

Muthoni, F.K., Groen, T.A., Skidmore, A.K. & van Oel, P. (2014) Ungulate herbivory overrides rainfall impacts on herbaceous regrowth and residual biomass in a key resource area. *Journal of Arid Environments*, 100: 9–10.

Nascimento, M.T. & Proctor, J. (1996) Seed attack by beetles and leaf-cutter ants on *Peltogyne gracilipes* Ducke (Caesalpiniaceae) on Maraca Island, Brazilian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 723–727.

Ness, J.H. & Bressmer, K. (2005) Abiotic influences on the behaviour of rodents, ants, and plants affect an ant-seed mutualism. *Ecoscience*, 12: 76–81.

Nichols-orians, C. (1991a) Condensed tannins, attine ants, and the performance of a symbiotic fungus. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 1177–1195.

Nichols-Orians, C.M. (1991b) The effects of light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. *Oecologia*, 86: 552–560.

Nichols-Orians, C.M. & Schultz, J.C. (1990) Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants. *Ecological Entomology*, 15: 311–320.

Nickele, M.A., Pie, M.R. & Filho, W.R. (2012) Emigration of a colony of the leaf-cutting ant *Acromyrmex heyeri* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56: 385–386.

North, R., Jackson, C. & Howse, P. (1997) Evolutionary aspects of ant-fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1: 386–389.

Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 25–51.

Ohkawara, K. & Akino, T. (2005) Seed cleaning behavior by tropical ants and its anti-fungal effect. *Journal of Ethology*, 23: 93–98.

Oksanen, L. (1988) Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain Darwinian struggle for existence? *American Naturalist*, 131: 424–444.

Oliveira, M.A., Della-Lucia, T.M. & Anjos, N. (1998) Occurrence and nest density of leaf-cutting ants under eucalypt plantations in southern Bahia. *Revista Brasileira de Entomologia*, 42: 17–21.

Orr, M.R (1992). Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae*). Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 395–402.

Parsons, L.R (1968) Aspects of leaf-cutter behavior: *Acromyrmex octospinosus* and *Atta cephalotes*. Reporte en Tropical Biology: an ecological approach, Julio–Agosto 1968, Organization for Tropical Studies, San Jose, Costa Rica.

Passos, L. & Oliveira, P.S. (2002) Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. *Journal of Ecology*, 90: 517–528.

Passos, L. & Oliveira, P.S. (2003) Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 261–270.

Peláez, D.V., Bóo, R.M. & Elia, O.R. (1996) The germination and seedling survival of *Condalia microphylla* Cav. in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 32: 173–179.

Pelotto, J.P. & Del Pero de Martinez, M. (2002) Chemical defenses in the tree *Ziziphus mistol* against the leaf-cutting ant *Acromyrmex striatus*. *Ecología Austral*, 12: 11–18.

Peñaloza, C. & Farji-Brener, A.G. (2003) The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 603–605.

Pfeiffer, M., Huttenlocher, H. & Ayasse, M. (2010) Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Functional Ecology*, 24: 545–555.

Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53–74.

Pilati, A., Quirán, E.M. & Estelrich, H.D. (1997) Actividad forrajera de *Acromyrmex lobicornis* Emery (Hymenoptera: Formicidae) en un pastizal natural semiárido de la provincia de La Pampa (Argentina). *Ecología Austral*, 7: 49–56.

Pirk, G.I. & Farji-Brener, A.G. (2013) Can the nutrient-rich soil patches created by leaf-cutting ants favor plant compensation for foliar damage? A test of the compensatory continuum hypothesis. *Plant Ecology*, 214: 1059–1070.

Pizo, M.A. & Oliveira, P. (1998) Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous Neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany*, 85: 669–674.

Pizo, M.A., & Oliveira, P.S. (2001). Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecology*, 157: 37–52.

Pizo, M.A., Passes, L., & Oliveira, P.S. (2005) Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in brazilian atlantic forests. En Pierre-Michel Forget et al (Eds.) *Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment*. CABI Publishing, Wallingford.

Pol, R. & Lopez de Casenave, J. (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *Journal of Insect Behavior*, 17: 647–661.

Polis, G.A. (1991) Desert communities: an overview of patterns and processes. En Polis, G.A. (Ed.), *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson.

Porter, S.D. & Tschinckel, W.R. (1987) Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season. *Environmental Entomology*, 16: 802–808.

Power, M. (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73: 733–746.

Pudlo, R.J., Beattie, A.J. & Culver, D.C. (1980) Population consequences of changes in an ant-seed mutualism in *Sanguinaria canadensis*. *Oecologia*, 146: 32–37.

Quirán, E.M. & Pilati, A. (1998) Estructura de los hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) en un sitio natural semiárido de La Pampa, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 57: 45–48.

Rao, M., Terborgh, J. & Nuñez, P. (2001) Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology*, 15: 624–633.

R Development Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Retana, J. & Cerdá, X. (2000) Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123: 436–444.

Rico-Gray, V. & Oliveira, P.S. (2007) *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 331 pp.

Rissing, S.W., Johnson, R.A. & Pollock, G.B. (1986) Natal nest distribution and pleometrosis in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor* (Pergande)(Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 93: 177–186.

Robertson, T.R., Zak, J.C. & Tissue, D.T. (2010) Precipitation magnitude and timing differentially affect species richness and plant density in the sotol grassland of the Chihuahuan Desert. *Oecologia*, 162: 185–197.

Robinson, S.W. & Fowler, H.G. (1982) Foraging and pest potential of Paraguayan grass-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) to the cattle industry. *Zeitschrift fuer angewandte Entomologie*, 93: 42–54.

Rockwood, L.L. (1975) The effects of seasonality on 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. & Hubbell, S.P. (1987) Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, 74: 55–61.

Roig, F.A. (1971) Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta*, 1: 21–239.

Sanders, N. J. & Gordon, D.M. (2000) The effects of interspecific interactions on resource use and behavior in a desert ant. *Oecologia*, 125: 436–443.

Sanders, N. J. & Gordon, D. M. (2002) Resources and the flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. *Insectes Sociaux*, 49: 371–379.

Savolainen, R. & Vepsalainen, K. (1988) A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135–155.

Schöb, C., Armas, C. & Pugnaire, F.I. (2013) Direct and indirect interactions co-determine species composition in nurse plant systems. *Oikos*, 122: 1371–1379.

Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369–404.

Schoereder, J.H. (1985) *Aspectos ecologicos da saúva no cerrado*. Tesis de magistratura, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Simberloff, D.S. (1972) Properties ofthe rarefaction diversity measurement. *American Naturalist*, 106: 414–418.

Solida, L., Celant, A., Luiselli, L., Grasso, D.A., Mori, A. & Fanfani, A. (2011) Competition for foraging resources and coexistence of two syntopic species of *Messor* harvester ants in Mediterranean grassland. *Ecological Entomology*, 36: 409–416.

Sousa-Souto, L. Braga Bueno Guerra, M., Schoereder, J.H., Gonçalves Reynaud Schaefer, M. & da Silva, W.L. (2007) Determinação do fator de conversão em colônias de *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) e sua relação com a qualidade do material vegetal cortado. *Revista Árvore*, 31: 163–166.

Steinberger, Y., Leschner, H. & Shmida, A. (1992) Activity pattern of harvester ants (*Messor* spp .) in the Negev desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 23: 169–176.

Sternberg, L.S.L., Pinzon, M.C., Moreira, G.Z., Moutinho, P., Rojas, E.I. & Herre, E.A. (2007) Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 315–321.

Stradling, D.J. (1978) The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 47: 173–188.

Stephens, D.W. & Krebs, J. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton. 247 pp.

Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K., Asada, M. & Kikvidze, Z. (2013) Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos*, 122: 104–110.

Tanentzap, A.J. & Coomes, D.A. (2012) Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews*, 87: 72–94.

Thomas, M.L. & Holway, D.A. (2005) Condition-specific competition between invasive argentine ants and australian *Iridomyrmex*. *Journal of Animal Ecology*, 74: 532–542.

van Gils, H.A.J.A. & Vanderwoude, C. (2012) Leafcutter ant (*Atta sexdens*) (Hymenoptera: Formicidae) nest distribution responds to canopy removal and changes in micro-climate in the southern Colombian Amazon. *Florida Entomologist*, 95:914–921.

Varela, R. & Perera, T. (2003) Dispersal of *Schinus fasciculatus* seeds by the leaf-cutting ant *Acromyrmex striatus* in a shrubland of the dry Chaco, Argentina. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 91–94.

Vasconcelos, H.L. (1987) *Actividade forrageira, distribução e fundação de colônias de saúvas (*Atta *spp.) em floresta da Amazônia Central.* Tesis de magistratura. INPA, Manaus.

Vasconcelos, H.L. (1997) Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia*, 112: 370–378.

Vasconcelos, H.L. & Cherrett, J.M. (1995) Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 107–113.

Vasconcelos, H.L. & Cherrett, J.M. (1997) Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 357–370.

Villagra, P.E. (2000) Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Multequina*, 9:35–51.

Vogt, J.T., Smith, W., Grantham, R.A. & Wright, R.E. (2003) Effects of temperature and season on foraging activity of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Oklahoma. *Environmental Entomology*, 32: 447–451.

Weber, N.A. (1977) A 10-year colony of *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 79: 284–292.

Wehner, R., Marsh, A.C. & Wehner, S. (1992) Desert ants on a thermal tightrope. *Nature*, 357: 586–587.

Wenny, D.G. (2001) Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 51–74.

Wetterer, J.K. (1990) Diel changes in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, 15: 97–104.

Westoby, M. (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist*, 108: 290–304.

Whitford, W.G. & Ettershank, G. (1975) Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environmental Entomology*, 4: 689–696.

Whitford, W. G. (2002) *Ecology of desert systems*. Academic Press, Londres. 343 pp.

Wirth, R., Beyschlag, W., Ryelt, R.J. & Hölldobler, B. (1997) Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 741–757.

Wirth, R., Herz, R., Ryel, R.J., Beyschlag, W. & Hölldobler, B. (2003) *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the tropical rainforest of Panama*, Springer Verlag, Berlin. 230 pp.

Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I.R. & Tabarelli, M. (2008) Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany*, 69: 423-448.

Wirth, R., Meyer, S.T., Almeida, W.R., Araújo, M.V., Barbosa, V.S. & Leal, I.R. (2007) Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 501–505.

Zar, J.H. (1996) *Biostatistical Analysis*, Tercera edición. Prentice Hall, Upper Saddle River. 944 pp.