

Tesis de Posgrado

Ecología geográfica de hormigas cortadoras de hija Atta y Acromyrmex : un estudio sobre sus patrones de distribución y sus actividades como generadoras de disturbios en diferentes ambientes

Farji Brener, Alejandro G.

1993

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

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:

Farji Brener, Alejandro G.. (1993). Ecología geográfica de hormigas cortadoras de hija Atta y Acromyrmex : un estudio sobre sus patrones de distribución y sus actividades como generadoras de disturbios en diferentes ambientes. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2552_FarjiBrener.pdf

Cita tipo Chicago:

Farji Brener, Alejandro G.. "Ecología geográfica de hormigas cortadoras de hija Atta y Acromyrmex : un estudio sobre sus patrones de distribución y sus actividades como generadoras de disturbios en diferentes ambientes". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1993.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2552_FarjiBrener.pdf

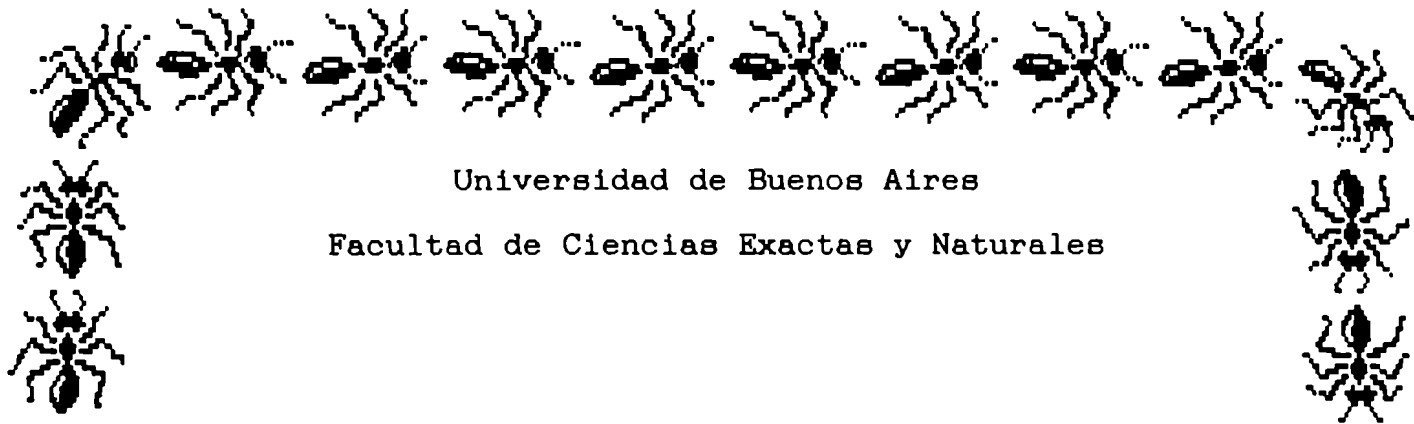
EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

ECOLOGIA GEOGRAFICA DE HORMIGAS
CORTADORAS DE HOJAS (*Atta* y *Acromyrmex*)

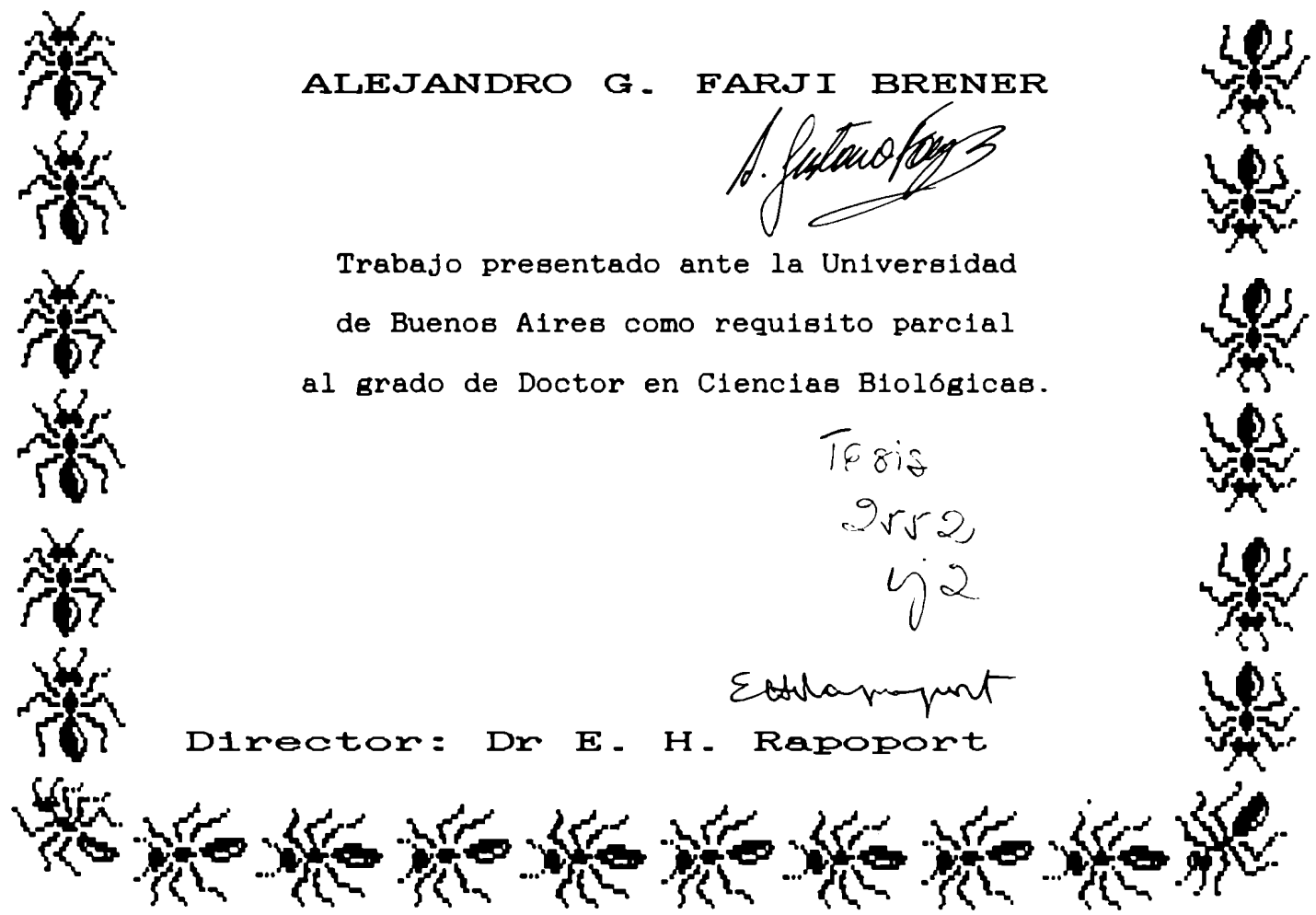
*Un estudio sobre sus patrones de
distribución y sus actividades como
generadoras de disturbios en diferentes
ambientes*

ALEJANDRO G. FARJI BRENER

Trabajo presentado ante la Universidad
de Buenos Aires como requisito parcial
al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Tesis
2552
42

Director: Dr E. H. Rapoport



INDICE

Agradecimientos

Dedicatoria

Resumen

1. INTRODUCCION

- 1.1. Algunos aspectos generales sobre la biología y ecología de las hormigas cortadoras de hojas....1
- 1.2. Disturbios y hormigas cortadoras.....5
- 1.3. Actividades de las hormigas cortadoras relacionadas con la generación de disturbios.
 - 1.3.1. Defoliación diferencial.....8
 - 1.3.2. Capacidad de modificar el medio físico....10
- 1.4. Algunos efectos sobre los patrones de vegetación.....15

2. OBJETIVOS GENERALES.....17

PRIMERA PARTE.

3. Patrones de distribución de *Atta* y *Acromyrmex*: riqueza de especies y variables que modelan la extensión de sus áreas geográficas en Argentina.

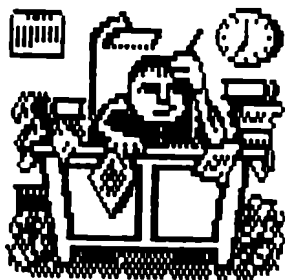
- 3.1. Introducción.....18
- 3.2. Objetivos.....21
- 3.3. Métodos
 - 3.3.1. América.....21
 - 3.3.2. Argentina.....22
- 3.4. Resultados.....25
- 3.5. Discusión
 - 3.5.1. Continente Americano: amplitudes latitudinales y patrones de riqueza de especies.....29

3.5.2. Argentina: variables que modelan los patrones de distribución y la expansión de sus rangos geográficos....	35
3.6. Conclusión.....	40
Tablas (4), Figuras (13) y Apéndices (2).....	s/n

SEGUNDA PARTE

4. Hormigas cortadoras como generadoras de disturbios en diferentes ambientes.	
4.1. Formación de "claros" por <i>Atta cephalotes</i> en una selva lluviosa tropical de Panamá: su relación con la estructura externa del nido y los patrones espaciales de forrajeo	
4.1.1. Introducción.....	42
4.1.2. Objetivos.....	45
4.1.3. Métodos.....	47
4.1.4. Resultados.....	49
4.1.5. Discusión.....	50
Tablas (4) y Figuras (8).....	s/n
4.2. Influencia de las actividades de <i>Atta laevigata</i> sobre la colonización de leñosas: el caso de <i>Tapirira velutinifolia</i> (Anacardiaceae) en una sabana estacional de Venezuela.	
4.2.1. Introducción.....	56
4.2.2. Objetivos.....	59
4.2.3. Métodos	
4.2.3.1. Vegetación y hormigueros.....	60
4.2.3.2. Muestras de suelo.....	62
4.2.4. Resultados.....	63
4.2.5. Discusión	
4.2.5.1. Dispersión de semillas: consecuencias sobre la dinámica del paisaje.....	65

4.2.5.2. Modificación del medio físico: consecuencias sobre la dinámica del paisaje.....	69
Tablas (6) y Figuras (5).....	s/n
4.3. Influencia de los hormigueros de <i>Acromyrmex</i> <i>lobicornis</i> sobre los patrones de vegetación en una estepa Patagónica.	
4.3.1. Introducción.....	75
4.3.2. Objetivos.....	77
4.3.3. Métodos.....	77
4.3.4. Resultados.....	79
4.3.5. Discusión.....	80
Tablas (3) y Figuras (5).....	s/n
4.4. Sumario y Conclusión.....	86
5. BIBLIOGRAFIA CITADA.....	91
6. Al Fin!.....	116



AGRADECIMIENTOS

Muchísimas personas e instituciones hicieron posibles tanto los trabajos de campo como la elaboración de la tesis. La investigación realizada en Panamá fue financiada por el Smithsonian Tropical Research Institute, el trabajo en Venezuela por la Red Latinoamericana de Botánica y el Consejo de Desarrollo Científico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes, y la investigación desarrollada en Bariloche financiado por el CONICET de Argentina. También recibí invaluable apoyo técnico del Smithsonian Tropical Research Institute en Panamá, del Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales y del Instituto de Investigaciones Agropecuarias en Venezuela; y de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) y el Centro Regional Universitario Bariloche (UNC), en Argentina.

El apoyo humano fue indispensable. Sin las sugerencias, ideas y críticas de W. Windsor, W. Eberhard y C. Sierra (Panamá), G. Sarmiento, J. F. Silva, M. Molinillo, D. Acevedo y E. Chacón (Venezuela), y de A. Ruggiero, L. Margutti y E. Rapoport (Argentina) me hubiera sido imposible realizar y escribir este trabajo. Particularmente, W. Eberhard, G. Sarmiento y J. Silva me enseñaron lo que significa poseer espíritu crítico; A. Ruggiero y E. Rapoport me empaparon de su macro-visión ecológica; L. Margutti y E. Rapoport me hicieron interesarme en la contienda entre especies nativas y exóticas; y Claudine Sierra, Marcelo Molinillo, Laura Margutti y Dimas Acevedo me demostraron lo hermoso y divertido que es trabajar con gente querida. Amaranta fue un generador de sentimiento, colaborando con su apoyo y comprensión durante toda la elaboración de esta tesis.

Y por último, le agradezco al Dr. E. Rapoport, que -aparte de apoyarme en todo y firmarme infinidad de papeles-, con su presencia y su trabajo me confirmó algo que venía sospechando: que el buen humor y la creatividad no están en dirección opuesta a la investigación, sino todo lo contrario.

A CURLY, POR ULTIMA VEZ (la tercera es la vencida)

"...En aquel momento comprendí cómo razonaba mi maestro. Comprendí que, cuando no tenía una respuesta, Guillermo imaginaba una multiplicidad de respuestas posibles, muy distintas unas de otras. Me quedé perplejo.

-Pero entonces -me atreví a comentar- aún estáis lejos de la solución...

-Estoy muy cerca, pero no sé de cuál.

-¿ O sea que no tenéis una única respuesta para vuestras preguntas?

-Si la tuviera, Adso, enseñaría teología en París.

-¿En París siempre tienen la respuesta verdadera?

-Nunca, pero están muy seguros de sus errores.

-¿Y vos? -dije con infantil impertinencia- ¿Nunca cometéis errores?

-A menudo -respondió-. Pero en lugar de concebir uno solo, imagino muchos, para no convertirme en esclavo de ninguno..."

Umberto Eco
"El Nombre de la Rosa"

RESUMEN

El objetivo general de este trabajo es estudiar dos aspectos de la ecología geográfica de las hormigas cortadoras de hojas: (1) describir los patrones de distribución en el continente americano e identificar las variables que determinan la extensión de sus áreas geográficas en la Argentina, y (2) analizar las actividades de las hormigas cortadoras como generadoras de disturbios en diferentes ambientes.

En el estudio de los patrones de distribución se utilizaron diversas fuentes bibliográficas y mapas con datos climáticos. Se realizó un análisis de regresión múltiple para identificar las variables ambientales que mejor explicaban la variación del número de especies en Argentina. Paralelamente, se elaboraron mapas "equiprobabilísticos" (Rapoport 1975) para identificar posibles barreras limitando la expansión de sus rangos geográficos. Los resultados obtenidos revelan que en América (a) los mayores niveles de riqueza continental se encuentran en el subtrópico de Sudamérica, y (b) la distribución del número de especies no se relaciona con la superficie territorial. El análisis de las especies en Argentina revela que (a) la variación geográfica de la riqueza disminuye a medida que aumentan la latitud y la longitud, (b) las variables que mejor explican la variación en las áreas geográficas de las especies son la precipitación promedio anual, el índice de variación intra-anual de la temperatura, la temperatura promedio del mes más frío, y las variaciones espaciales de la precipitación y de la temperatura ($R^2 = 0.97$, $P < .0001$), y (c) especies de hormigas

cortadoras con diferentes hábitos forrajeros poseen diferencias en la amplitud de sus áreas geográficas.

En el continente americano, la fauna empobrecida de América del Norte puede deberse a una mayor rigurosidad climática -ocasionado por un efecto de continentalidad-, y a su tardía unión con América del sur, probable lugar de origen de las hormigas cortadoras. Por otra parte, la ausencia de especies en Chile y en las costas pacíficas del Perú sugieren una evolución de este tipo de hormigas posterior al levantamiento de la Cordillera de Los Andes. En función de los patrones de riqueza encontrados se discute el "axioma" de una mayor biodiversidad tropical y sus implicancias para la conservación.

En Argentina, los patrones geográficos de las hormigas cortadoras reflejan una fuerte relación entre la distribución de grupos con hábitos forrajeros diferentes y los tipos de ambiente. Mientras cambios abruptos en los patrones de vegetación se ven acompañados por fuertes modificaciones en la composición de especies (Misiones hacia el sur-oeste para las cortadoras de dicotiledóneas), un empobrecimiento gradual en la estructura de la comunidad vegetal determina una pérdida gradual en las especies de *Attini* (por ej. Salta hacia el Sur). Por otra parte, la combinación de un incremento en la rigurosidad climática hacia la patagonia también implica una importante pérdida de especies.

Los datos obtenidos revelan la importancia de la interacción entre los procesos ecológicos, históricos y los atributos de las especies en determinar sus patrones de distribución.

Para evaluar las actividades de las hormigas cortadoras como generadoras de disturbios en diferentes ambientes se analizó (1) la formación de "claros" realizados por *Atta cephalotes* en una selva lluviosa de Panamá: su relación con la estructura externa del nido, el uso de senderos y los patrones espaciales de forrajeo; (2) facilitación por parte de *Atta laevigata* a la instalación de leñosas en una sabana estacional del Oeste de Venezuela: dispersión de semillas y modificación del nivel nutritivo del suelo; y (3) influencia de *Acromyrmex lobicornis* sobre la comunidad vegetal de una estepa patagónica: efecto de sus nidos en los patrones de vegetación.

En Panamá se localizaron 11 nidos adultos de *A. cephalotes*. A cada uno se le estimó la superficie de selva "clareada" por su construcción, la cantidad de material verde consumido, y mediante una experiencia de clausura la ubicación de los sectores con mayor tasa de exploración. Por otra parte, durante 7 días consecutivos se midió la ubicación de los senderos utilizados y los árboles atacados/abandonados.

Los nidos de *A. cephalotes* producen "claros" de entre 80-150 m² y poseen una tasa de consumo estimada entre 11 y 34 kilos de material seco por mes. El experimento de campo demuestra que la exploración de nuevos recursos para defoliar se realiza principalmente al final de los senderos ya instalados. Por otra parte, la rotación en el ciclo uso/abandono de los senderos y árboles atacados revela una gran dinamicidad en la ubicación del forrajeo, abarcando un gran territorio. Los patrones encontrados sugieren que, tanto por defoliación como por apertura de

senderos, las hormigas cortadoras generan disturbios en una amplia zona alrededor de sus hormigueros. Se discute las implicancias de la creación de "claros" y las probables consecuencias de los patrones espaciales de forrajeo sobre la estructura de la selva tropical.

Los estudios en Venezuela se ubicaron en una sabana-parque la cual se caracteriza por la existencia de agrupaciones arbóreas con y sin nidos de *Atta laevigata* inmersos en una matriz herbácea. Se puso a prueba la hipótesis de que *A. laevigata* facilitaba la colonización de la especie decidua *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) mediante la dispersión de sus semillas en lugares enriquecidos. Se midieron las propiedades nutritivas de los suelos de la sabana herbácea, bosque en galería cercano y agrupaciones arbóreas con y sin hormigueros. Se realizaron censos de semillas de *T. velutinifolia* en diversos sectores y se llevaron al laboratorio 100 semillas (50 peladas por las hormigas y 50 enteras) para someterlas a una experiencia de germinación.

La cantidad de individuos juveniles de *T. velutinifolia* fue mayor en las agrupaciones arbóreas con nidos, y la densidad de semillas mayor particularmente en las cercanías de las entradas. Las hormigas pelaban los frutos acarreado su pulpa y dejando intactas las semillas. La experiencia de laboratorio demostró que dicha actividad favorecía la germinación de las semillas de *T. velutinifolia*. Por otra parte, los suelos de las agrupaciones arbóreas con nidos se caracterizaron por poseer una mayor concentración de nutrientes que las agrupaciones sin nidos y la

sabana herbácea.

Los resultados obtenidos sugieren que la actividad de *Atta laevigata* favorecen la colonización de el árbol deciduo *T. velutinifolia* mediante la dispersión de sus semillas en micrositios enriquecidos. Por un lado, la "limpieza" del fruto disminuye el riesgo de ataque por patógenos, mientras que su dispersión en las cercanías del nido (dentro de las agrupaciones arbóreas) proporciona a las semillas micrositios enriquecidos para su instalación y protección contra el fuego. Se discuten los efectos de las hormigas cortadoras en la estructura de las sabanas herbáceas y sus implicancias como aceleradores de la dirección sucesional hacia un paisaje arbustivo.

El trabajo realizado en la Patagonia se realizó en una estepa herbáceo-arbustiva ubicada entre el Río Limay y la ruta 237, entre Bariloche y Confluencia. Con el objetivo de comparar la vegetación asociada a los nidos de *Acromyrmex lobicornis* con la natural del lugar, se efectuaron 9 censos de 4 m² C/u tomando el montículo de los nidos como ejes y 9 censos en áreas testigos. Cada cuadro poseía 400 subdivisiones en las cuales cada especie vegetal fue registrada. Por otro lado, en los 18 censos se extrajeron muestras de suelo superficial para realizar un estudio del banco de semillas.

Aparentemente los resultados no revelan grandes diferencias en cuanto a la composición florística entre la vegetación asociada a los nidos y las localizadas en las áreas testigo. Sin embargo, existen dos patrones interesantes: (a) el banco de semillas en los suelos cercanos a los nidos es más abundante, y

(b) la proporción de especies exóticas y nativas difiere entre la vegetación asociada a los hormigueros y las áreas testigo. Estos resultados poseen gran trascendencia debido a que en Argentina existe una mayor proporción de especies exóticas a mayores latitudes, y las regiones templadas poseen una muy baja cantidad de especies nativas buenas colonizadoras.

Se discuten la actividades de *A. lobicornis* con posibles influencias en los patrones de vegetación y las implicancias de un desbalance entre las especies nativas/exóticas en la Patagonia austral.

En conclusión, los estudios realizados en diferentes ambientes y con distintas especies sugieren que las hormigas cortadoras pueden ser consideradas como agentes generadores de disturbios, en el sentido de que modifican la disponibilidad de recursos. Las múltiples actividades de las hormigas cortadoras de hojas generan "heterogeneidad" en un ambiente "homogéneo" produciendo un efecto de "Gruyere negativo" al modificar la vegetación dominante y favorecer indirectamente cambios en la estructura de la comunidad vegetal. Desde este punto de vista, se analizan sus características más relevantes (frecuencia, intensidad, etc) y sus implicancias a nivel ecosistémico, particularmente en ambientes de suelos distróficos y alta densidad de hormigueros.

1. INTRODUCCION

1.1. Algunos aspectos generales sobre la biología y ecología de las hormigas cortadoras de hojas.

Mucho antes de que los seres humanos descubrieran la utilidad de la agricultura, las hormigas de la tribu **Attini** practicaban el cultivo de jardines de hongos. Este grupo -que comprende aproximadamente 190 especies agrupadas en 12 géneros (Weber 1972, 1982)-, se caracteriza por cultivar hongos que sirven como alimento para gran parte de la colonia, variando el substrato utilizado desde fragmentos de vegetales frescos hasta heces de insectos (Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990).

Existen varias hipótesis que intentan explicar el origen de esta relación mutualística. Forel (1902) propone que originalmente los hongos crecían sobre excremento de insectos excavadores de madera, donde las hormigas predecesoras a las actuales **Attini** nidificaban. Weber (1958, 1972) sugiere que las hormigas comenzaron a comer los hongos que crecían en sus propias heces, para luego complementar el substrato con otros excrementos, y, posteriormente, con material vegetal vivo. Garling (1979) considera que los hongos originalmente eran ectomicorrízicos, y que el contacto inicial ocurrió cuando hormigas detritívoras lo encontraron en sus nidos subterráneos asociados a raíces de plantas. La transferencia desde un substrato de raíces a uno de hojas frescas podría haber ocurrido tempranamente en la evolución de dicha relación.

La tribu **Attini** es endémica del continente Americano, y sus

miembros se ubican entre los paralelos 33°N y 44°S. Esta particular distribución responde a un desarrollo evolutivo en aislamiento geográfico del viejo mundo, posiblemente debido a que evolucionaron a posteriori de la separación del continente único (Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990). Su sitio de origen es causa de debate. Mientras Weber (1972, 1982) lo ubica en las selvas húmedas del norte de Sudamérica, Fowler (1982) sostiene que es más probable un origen en las sabanas subtropicales de Sudamérica.

Dentro de la tribu *Attini*, las hormigas conocidas como "cortadoras de hojas" se encuentran en dos de los doce géneros existentes: *Atta* con 24 especies y *Acromyrmex* con 15. Estas especies se caracterizan por un comportamiento trófico equivalente al de los consumidores primarios, cortando material vegetal fresco tales como hojas, flores y frutos. Estos son utilizados como fuente de savia para las obreras (Lyttledyke & Cherret 1976) y como substrato para el cultivo de hongos.

Debido al tipo de recurso atacado, las hormigas cortadoras de hojas son consideradas como las principales plagas para la agricultura y silvicultura en los trópicos y subtrópicos americanos (Weber 1982, Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990).

El impacto de este tipo de hormigas en plantas de importancia económica es descrita en numerosos documentos históricos. Belt (1874) relata que en Nicaragua las zonas para cultivar árboles frutales eran elegidas en función de la ausencia de las hormigas cortadoras, y abandonadas por los campesinos ante su ataque. Mariconi (1970) rescata elocuentes frases de los

primeros agricultores del Brasil: "...si no fuera por las hormigas cortadoras, Bahía sería una tierra de promesas.." (De Sousa 1587), "...O Brasil mata a las hormigas cortadoras o las hormigas cortadoras matan al Brasil.." (Saint Hilaire 1822).

Una gran variedad de especies maderables, cultivos y plantas comestibles son atacadas por estas hormigas, ocasionando pérdidas económicas de gran magnitud (ver Cherret 1986). Por ejemplo, las hormigas cortadoras son consideradas la peor plaga de las plantaciones de pinos y eucaliptos en Venezuela y en Brasil (Jaffé 1986, Vilela 1986). Solamente en el estado de San Pablo, durante 1972 se estimó una pérdida de 85 millones de dólares debido al ataque de 17,5 millones de eucaliptos y 3,5 millones de pinos (Amante 1972). En Paraguay, por ejemplo, Robinson (1979) considera que generan una pérdida anual de entre 6,3 y 7,9 millones de dólares.

Pese a su tremenda importancia económica -o quizás debido a ello-, el conocimiento de la biología y ecología básica de las hormigas cortadoras de hojas es relativamente escaso.

Casi todas las especies de *Atta* y *Acromyrmex* parecen poseer básicamente el mismo ciclo de vida. El número de individuos sexuadaos posee una gran variabilidad inter e intraespecífica, pudiendo un nido generar más de 5,000 reinas vírgenes (Fowler et al. 1986b). La fecundación se produce en los vuelos nupciales, eventos que ocurren una o varias veces al año. Una reina virgen puede ser fecundada por varios machos pudiendo obtener más de 300 millones de espermatozoides, los cuales serán utilizados durante sus 10 o más años de vida (Kerr 1962, Moser 1967). La mortalidad

es extremadamente alta durante los vuelos nupciales y en los primeros estadios de la colonia. Durante el apareamiento aéreo, los pájaros pueden devorar una gran cantidad de reinas (Fowler et al. 1986b). Las sobrevivientes bajan a tierra y realizan la primera excavación que dará lugar al futuro nido.

Una vez fundadas, las colonias sufren una alta tasa de mortalidad en sus primeras etapas de desarrollo. Por ejemplo, sobre un total de 13,000 nidos incipientes de *Atta capiguara* en Brasil solo 12 sobrevivieron tres meses después (Fowler et al. 1986b). Los porcentajes de supervivencia de las colonias recién instaladas varían entre 0 y 8% (Jacoby 1944, Autori 1941, 1950; Fowler et al. 1986b). La alta mortalidad de las reinas fundadoras se debe principalmente a la acción de otras colonias cercanas, sugiriendo un elevado nivel de competencia intraespecífica (Jutsum et al. 1979, Fowler et al. 1986b). El crecimiento del hormiguero es extremadamente lento durante el primer año, emergiendo las primeras obreras entre los 40-60 días posteriores a su fundación. Durante el segundo y tercer año, los nidos ya están en condiciones de generar machos y reinas vírgenes alados (Hölldobler & Wilson 1990). Las colonias que logran superar la crítica primera etapa poseen una alta probabilidad de supervivencia, pudiendo alcanzar hasta 20 años de edad. Los datos existentes sugieren un promedio de vida de 15,5 años para colonias de *Atta sexdens* (Autori 1950), 11 para *Acromyrmex octospinosus* (Weber 1976a), entre 10 y 15 para *Atta cephalotes* (Weber 1976b), 15 para *Atta vollenweideri* (Jonkman 1979), y 12 para *Atta capiguara* (Fowler (1984).

Las hormigas cortadoras de hojas poseen un alto grado de polimorfismo, más acentuado en la especie de *Atta* que en *Acromyrmex*. Su sistema de castas y división del trabajo es considerado el más complejo y filogenéticamente el más avanzado de todas las hormigas (Wilson 1980). Esta enorme variabilidad morfológica posee un gran valor adaptativo en relación con la manipulación del material vegetal fresco, que debe ser cortado, transportado, tratado enzimáticamente e incorporado al cultivo de hongos.

1. 2. Disturbios y hormigas cortadoras.

La enorme capacidad defoliadora de las hormigas cortadoras y su categoría de plaga han centrado la atención de la mayoría de los estudios realizados (ver Cherret & Cherret 1989). Sin embargo, dicha característica no es la única que posee influencia sobre el medio donde habitan. Muchas actividades de las hormigas cortadoras, indirectamente, pueden modificar la estructura de la comunidad vegetal y afectar la dinámica del paisaje.

Disturbio puede definirse como cualquier evento discreto que modifica la disponibilidad de recursos (*sensu* Pickett & White 1985). Ocurren frecuentemente en casi todos los biomas, y juegan un significativo papel en la estructura de los sistemas naturales (White 1979). Por ejemplo, los disturbios son considerados como la causa más importantes de heterogeneidad espacio-temporal en la estructura y dinámica de las comunidades, y un gran agente selectivo en la evolución de las historias de vida (Connell 1978,

Greig-Smith 1979, White 1979, Denslow 1980, Bazzaz 1983, Sousa 1984, Armesto & Pickett 1985). A nivel poblacional, los disturbios son importantes factores selectivos para parámetros tales como densidad, dispersión, tasa de crecimiento, tipo de estructura etaria, estrategia reproductiva, amplitud de nicho, y fecundidad (Bazzaz 1983). A nivel ecosistémico, sus efectos pueden modificar la producción primaria y secundaria, la acumulación de biomasa, los procesos energéticos y el ciclado de nutrientes en diversos tipos de ambientes (Bormman & Likens 1979, Boerner 1982, Mooney & Godron 1983, Sprugel 1985, Vitousek 1985).

En la última década, el papel de los disturbios en las comunidades naturales ha sido centro de atención (ver Sousa 1984). Muchas de estas investigaciones han quedado plasmadas en los libros *Disturbance and Ecosystems* (Mooney & Godron 1983) y *The Ecology of Natural Disturbances and Pacht Dynamics* (Pickett & White 1985), en donde aparece una buena síntesis de sus características y consecuencias a diferentes escalas, en distintos biomas y para diferentes taxones.

Pese a que los disturbios pueden ser causados tanto por agentes bióticos como abióticos y abarcar desde escasos metros hasta grandes extensiones, los distintos tipos de disturbios no han sido estudiados con igual énfasis por los investigadores (ver Sousa 1984). En términos generales, los causados por agentes físicos han recibido más atención que los producidos por agentes bióticos. Por ejemplo, los efectos del fuego en la organización de las comunidades vegetales ha sido muy estudiado en bosques de Norte América (Loucks 1970, Tande 1979), Europa, Africa,

Australia (Trabaud 1980, Mooney et al. 1981), Inglaterra (Henry & Swan 1974, Oliver 1981), en ambientes de sabana (San José & Fariñas 1983, Sarmiento 1984), y en los bosques andino-patagónicos (Veblen & Ashton 1978, Veblen 1985). En el otro extremo de la escala espacial, los claros generados por la caída y/o muerte de árboles ha monopolizado gran parte de la atención (Hartshorn 1978, Foster 1980, Brokaw 1985). Sin embargo, otros agentes generadores de disturbios, tales como predadores, herbívoros y patógenos pueden cumplir un papel trascendente en la estructura y dinámica de los sistemas naturales (Bazzaz 1983).

El impacto de los agentes biológicos es similar al de los agentes físicos, ya que también pueden modificar la disponibilidad de recursos claves tales como luz, agua y nutrientes (Sousa 1984). Por ejemplo, los insectos herbívoros pueden regular la disponibilidad y el ciclado de nutrientes, modificando la tasa y/o la dirección de la transferencia entre vegetación y materia muerta, acelerando los procesos sucesionales (Schowalter 1981). Por otra parte, disturbios causados por defoliación preferencial pueden influir en la estructura poblacional de la vegetación (Harper 1977, Mc Naughton 1979, Bazzaz 1983, Sala et al. 1986, Gibson 1988, Facelli et al. 1989).

Las hormigas cortadoras de hojas pueden considerarse un buen ejemplo de agentes biológicos productores de disturbios, ya que son capaces de modificar la estructura de la vegetación tanto por la construcción de sus nidos como por su alto grado de herbivoría selectiva.

1. 3. Actividades de las hormigas cortadoras relacionadas con la generación de disturbios.

1. 3. 1. Defoliación diferencial.

Las hormigas cortadoras son considerados como los defoliadores dominantes del Neotrópico, consumiendo más vegetación que otros grupos de animales herbívoros tales como mamíferos, homópteros y lepidópteros (Hölldobler & Wilson 1990)

Debido a su gran capacidad defoliadora, existen abundantes trabajos que documentan su impacto como consumidores de la vegetación. Lugo et al. (1973) colectaron datos de 12 estudios sobre hormigas del género *Atta*. Estas investigaciones cubren 3 especies, hormigueros de varios tamaños y observaciones desde 4 horas hasta 77 meses. Los resultados obtenidos estiman la cantidad -en peso seco- de hojas ingresadas al nido entre 13 g y 290 gramos por hora, con un promedio de 62 gramos. Considerando una densidad promedio de 1,7 nidos por ha., Cherret (1989) estima que las hormigas cortadoras ingresan a sus colonias la cantidad de 0,253 g/m²/día. En los cerrados del Brasil, las hormigas del género *Atta* consumen entre 1 y 2 toneladas anuales de material vegetal fresco por nido (Autori 1947, Amante 1967, Coutinho 1982). Fowler et al. (1986a) estiman el consumo anual -en peso seco- por hectárea para algunas especies de Brasil y Paraguay con resultados impactantes. Por ejemplo, *Atta capiguara* consume entre 34 y 7.700 kilos de material vegetal, *Atta vollenweideri* entre 90 y 924 kilos, y *Acromyrmex landolti* entre 84 y 8.775 kilos. Un solo nido de *Atta sexdens* con 77 meses de vida puede cortar alrededor de 5.892 kilogramos de vegetación (Weber 1966a).

Ante las enormes magnitudes de su consumo, tal como sostiene Thomas Belt (1874) en su clásico libro "The Naturalist in Nicaragua", ¿Que bosque o selva puede mantenerse en pie después de ser atacado por estos insectos?. ¿Cómo la vegetación no ha desaparecido de la tierra bajo sus mandíbulas ?.

Pese a que la primera impresión es que las especies de *Atta* y *Acromyrmex* cortan de manera indiscriminada diferentes tipos de plantas, los estudios realizados muestran que las hormigas cortadoras son fuertemente selectivas (Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990). En condiciones naturales la abundancia del recurso no determina su consumo. En general una pequeña proporción de especies elegidas son cosechadas en forma activa, independientemente de su abundancia (Cherret 1968b, 1972; Rockwood 1976). Durante 3 meses de estudio en Guayana, Cherret (1968b) observó que las obreras de *Atta cephalotes* atacaron solo 36 de las 72 especies vegetales que crecían en la vecindad de su nido. Otros estudios indican que entre el 49% y el 82% de las especies del área son defoliadas (Rockwood 1976).

Existen varios factores que modelan sus preferencias entre diferentes especies vegetales y distintas clases de hojas. Por un lado, las hormigas cortadoras prefieren hojas jóvenes y flores (Rockwood 1977), material vegetal con alto contenido de humedad (Bowers & Porter 1981) y elevados niveles de nitrógeno (Berish 1986). Por otro lado, la actividad defensiva de otro tipo de hormigas (*Azteca* y *Camponotus* spp.) puede impedir el forrajeo de las cortadoras a determinados tipos de plantas (Jutsum et al. 1981, Farji Brener et al. 1992).

Sin embargo, las defensas químicas y físicas de las plantas parecen ser la base de la selección para la conformación de su dieta (Hubbel & Wiemer 1983, Howard 1987, 1988, Nichols-Orians 1991). Compuestos secundarios tales como taninos, alcaloides y lípidos funcionan como repelentes, con efectos nocivos tanto en las hormigas adultas como en los hongos que cultivan (Barrer & Cherret 1972, Littleddyke & Cherret 1975, 1978; Hubbel & Wiemer 1983, Howard et al. 1988). Las defensas físicas se basan en la presencia de látex (Stradling 1978) y dureza en las hojas (Waller 1982, Nichols-Orians 1989).

Dado que no todas las especies de plantas son consumidas por igual, las consecuencias de la defoliación selectiva por parte de las hormigas cortadoras en los patrones de vegetación puede ser diverso: desde modificación de la estructura comunitaria por consumo diferencial, hasta la generación de "claros" (*gaps*) por su activa defoliación que son rápidamente colonizados por especies resistentes a su ataque (Cherret 1989).

1. 3. 2. Capacidad de modificar el medio físico.

Carlos Darwin (1882) fue uno de los primeros científicos en demostrar que los animales poseían un papel vital en la génesis y modificación del suelo. Pese a que su libro trata sobre la actividad de las lombrices, es sabido que las hormigas "compiten" con éstas en cuanto a capacidad de transformar suelos (Gotwald 1986). Esto es debido a la construcción de sus nidos subterráneos, con galerías y cámaras en donde habita permanentemente más del 80% de la colonia (Petal 1978).

Existen abundantes evidencias de que la construcción de hormigueros modifica las propiedades físicas y químicas del suelo, diferenciándolos de los suelos adyacentes (Bucher & Zuccardi 1967, Salem & Hole 1968, Czerwinsky et al. 1969, Rogers 1972, Rogers & Lavigne 1974, Woodell 1974, Haines 1975, 1978; Beattie & Culver 1977, 1981, 1982, 1983; King 1977a, Petal 1978, Alvarado et al. 1981, Buckley 1982, Bucher 1982, Mandel & Sorenson 1982, Culver & Beattie 1983, Levan & Stone 1983, Horvitz & Schemske 1986, Gotwald 1986, Laundré 1990). Las actividades que producen modificaciones sobre la vegetación son una serie de procesos asociados. La construcción de los nidos ocasiona cambios físico-químicos a los suelos, y esto se manifiesta en una aceleración del ciclado de nutrientes provocado por la incorporación de materia orgánica. Como consecuencia, los nidos de grandes extensiones se convierten en "islas" donde se desarrollan comunidades vegetales diferentes al ambiente adyacente (Jonkman 1976, 1978; Bucher 1982, Coutinho 1982, Fowler & Haines 1983).

Estas modificaciones producidas al suelo son especialmente evidentes en nidos de gran extensión y con un alto número de individuos. En este sentido, los nidos de hormigas cortadoras de hojas tienen características relevantes ya que sus colonias pueden poseer varios millones de individuos (Weber 1966b, Wilson 1986, Holldobler & Wilson 1990). Por otra parte, las dimensiones de los hormigueros de las cortadoras son notables, pudiendo poseer más de 20 metros de diámetro y ocupando hasta 250 m² de superficie para las especies de *Atta* (Cherret 1989).

Los cambios en la estructura del suelo son producidos principalmente por la construcción de túneles y galerías. El granulado y transporte de partículas de un horizonte a otro por las hormigas tiene como consecuencia un aumento en la porosidad de los perfiles, una disminución en la densidad del suelo, una modificación en la composición granulométrica, una mayor infiltración de agua, un mayor contenido de humedad y una regulación del pH y de la temperatura interna del nido (Petal 1978). En particular, las modificaciones físicas realizadas por las hormigas cortadoras de hojas al ambiente son notables. Por ejemplo, el suelo depositado en el exterior de un nido de *Atta sexdens* en Brasil puede cubrir un área de 100 m², con un volumen de 23 m³ y un peso de 40 toneladas (Autori 1947). Nidos de *Atta vollenweideri* en Tucumán (Argentina) poseen túmulos de 6 m de diámetro y 0.4 m de altura, indicando un desplazamiento aproximado de 30 toneladas de suelo. Esto sugiere una remoción anual de 1.1 tonelada por hectárea (Bucher y Zuccardi 1967, Bucher 1982). En Costa Rica, la superficie de una colonia de *Atta cephalotes* fue estimada en 60 m², desplazando para su construcción alrededor de 3 Toneladas del horizonte superior y perturbando al 85% de los horizontes involucrados. Este efecto queda evidente al transportar material desde los horizontes AB y B hacia la superficie, originando un nuevo horizonte A1 (Alvarado et al. 1981). La actividad de esta especie es considerada como la modificación más importante en la génesis y el desarrollo en los suelos de Costa Rica (Alvarado et al. 1981, Cherret 1989).

Por otra parte, la estructura del nido y sus túneles afectan el drenaje local y la ventilación (Gotwald 1986, Cherret 1989).

Evidentemente, los grandes movimientos de tierra indican la existencia de un alto número de cámaras subterráneas, algunas de ellas con abundante material orgánico en descomposición. En Brasil, un nido de *Atta sexdens* contenía 296 cavidades con basura orgánica a profundidades entre 1 y 6 metros. Por ejemplo, una de ellas poseía 1.2 m de diámetro, encontrándose a 1.25 m de profundidad (Autori 1942, 1947). Amante (1964, 1967) en sus estudios de los nidos de *Atta capiguara* en Brasil encontró una cavidad de 5 m de altura por 1.5 de diámetro, con más de 500 kilos de materia orgánica, en donde abundaban desechos vegetales y coleópteros vivos. En un nido de *Atta laevigata*, también en Brasil, se encontró un compartimento similar a 6.4 m de profundidad (Coutinho 1984).

Las modificaciones químicas están parcialmente relacionadas con las físicas. Generalmente, son consecuencia de la acumulación de materia orgánica en el nido y de los procesos de descomposición asociados (Petal 1978). Existen abundantes estudios que analizan la modificación que las hormigas realizan al suelo donde construyen sus nidos, enriqueciéndolo respecto de las áreas adyacentes. Los trabajos revisados en distintos tipos de hormigas no presentan una tendencia uniforme en relación a los nutrientes estudiados. Sin embargo, una acumulación de P, N, K aparece como general, independientemente de la especie y ambiente considerado (Salem & Hole 1968, Czerwinsky et al. 1969, Haines 1975, 1978; Petal 1978, Mandel & Sorenson 1982, Culver & Beattie 1983). En particular, este efecto modificador es mayor en las hormigas cortadoras de hojas, debido a la conjunción de varios factores: el gran tamaño de sus colonias, la dimensión de sus

nidos y su gran actividad acumuladora de material vegetal.

Las hormigas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* funcionan como concentradoras de materia orgánica, colectando abundante fragmentos vegetales de diverso tipo y depositándolos en lugares específicos. Estos sitios pueden ser cavidades subterráneas especiales, como en el caso de *Atta cephalotes* y *Atta vollenweideri* (Cherret 1989), o pueden ubicarse en las inmediaciones superficiales del nido, como en el caso de *Atta colombica* (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978). Por otra parte, en dichas cámaras también se acumulan otras sustancias orgánicas derivadas de los hongos cultivados, como así también cadáveres de hormigas y excreciones de la colonia (Weber 1982, Hölldobler & Wilson 1990). Estos restos sufren procesos de descomposición y remineralización, transformándose en verdaderos depósitos de humus.

Existen rigurosos estudios que demuestran un enriquecimiento del suelo en la cercanía de nidos de hormigas cortadoras de hojas. Hormigueros de *Atta colombica* en un bosque lluvioso de Panamá poseen mayores niveles de P, K y Ca que el suelo adyacente (Haines 1975). Por otra parte, las grandes concentraciones de raíces pequeñas en las cercanías de los nidos sugieren que las actividades de *Atta* se reflejan en un incremento del flujo de nutrientes hacia el bosque (Haines 1975). Un estudio detallado de Haines (1978) en Panamá aporta resultados categóricos. Fueron calculados los flujos anuales de 13 elementos en las hojas y partes de las plantas cosechadas por 21 nidos de *Atta colombica* en un bosque siempreverde estacional. Las áreas cercanas al hormiguero aparecen enriquecidas en P, K, Cu, Ca, Na y sulfuros

con niveles que superan al suelo adyacente entre el 50% y el 200%. Por otra parte, los flujos de nutrientes de los 13 elementos estudiados son hasta 38 veces mayor en los nidos que en áreas de bosque cercanas, y esto se expresa en un incremento del 400% en la densidad de raíces pequeñas en los primeros 20 cm del suelo. Evidentemente, esta concentración es producto de la transferencia de nutrientes minerales a horizontes más disponibles para las raíces de algunas plantas. Otro detallado estudio realizado por Lugo et al. (1973) calcula que la actividad defoliadora de las hormigas reduce la producción de un bosque tropical en Costa Rica en 1.76 Kal/m^2 , pero mediante el retorno de elementos ricos en P al suelo acelera la producción neta en 1.80 Kal/m^2 .

1.4. Algunos efectos sobre los patrones de vegetación

Como consecuencia de las modificaciones anteriormente analizadas, la vegetación relacionada con los hormigueros frecuentemente difiere de los lugares adyacentes en composición y abundancia relativa (Woodell 1974, Beattie & Culver 1977, 1981, King 1977a, b; Andersen 1982, Elmes & Wardlaw 1982, Culver & Beattie 1983, Horvitz & Schemske 1986). Esto es particularmente notable en los grandes nidos de las hormigas cortadoras de hojas (Bucher y Zuccardi 1967, Haines 1975, 1978, Jonkman 1976, 1978, Fowler 1977, Bucher 1982, Coutinho 1982, Fowler y Haines 1983).

En algunos casos, los grandes nidos modifican las características de las sucesiones vegetales produciendo heterogeneidad. En las praderas de las pampas argentinas la

distribución de los nidos de *Acromyrmex lundii* coincide con la disposición de manchones de vegetación (Weber 1966a). En el Chaco seco argentino los nidos de *Acromyrmex* producen claros en donde crecen hierbas que no se encuentran normalmente en el bosque (Farji Brener 1987). Por otro lado, en las pasturas del Chaco central y en las sabanas sudamericanas las plantas leñosas solo se desarrollan mayoritariamente sobre nidos de *Atta*. Cuando la actividad de las hormigas cesa y el nido es abandonado o muere, su superficie es rápidamente invadida por las especies leñosas dominantes (Bucher 1982). Un suceso similar ocurre en el Chaco paraguayo, donde los nidos de *Atta volenweideri* son considerados "nucleadores" de leñosas, facilitando la invasión de especies arbóreas/arbustivas a las pasturas y acelerando la dirección de la sucesión hacia un bosque seco (Jonkman 1976, 1978, Fowler y Haines 1983).

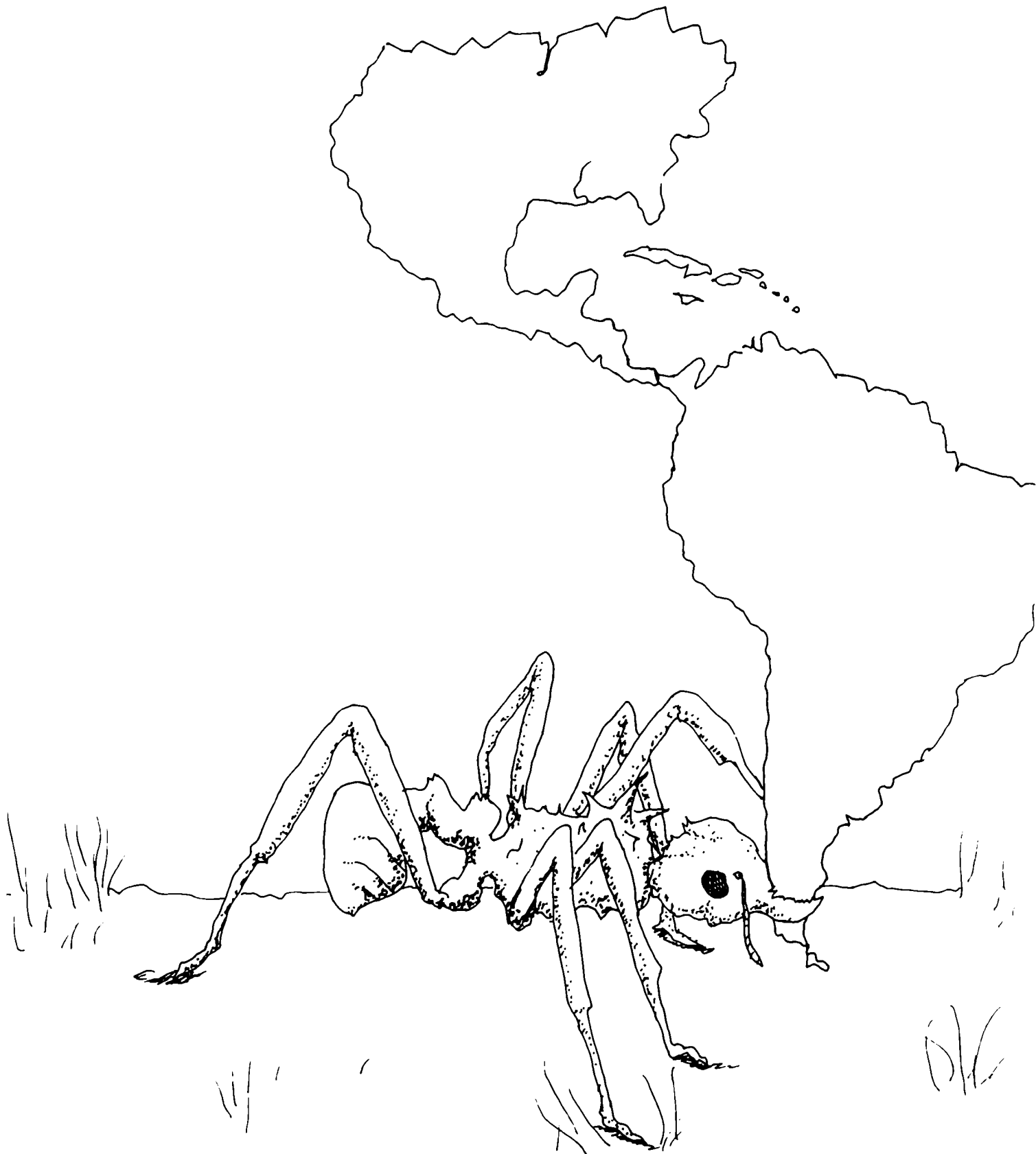
Los antecedentes bibliográficos revisados sugieren que las actividades de las hormigas cortadoras pueden ser consideradas "disturbios", ya que modifican la disponibilidad de recursos (*sensu* Picket & White 1985). La mayoría de estas modificaciones al ambiente están relacionadas con la complejidad estructural y la dinámica de los hormigueros. Tanto los mecanismos involucrados en su construcción y mantenimiento, como los procesos desarrollados en íntima conexión con su extensa estructura externa e interna, poseen importantes efectos ecológicos sobre los ambientes en donde se desarrollan (Weber 1982, Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990).

2. OBJETIVOS GENERALES.

El objetivo general de esta tesis será estudiar dos aspectos de la ecología geográfica de las hormigas cortadoras de hojas:

(1) describir los patrones de distribución de *Atta* y *Acromyrmex* en el continente americano e identificar las variables ambientales que determinan la extensión de sus áreas en la República Argentina, y (2) analizar las actividades de las hormigas cortadoras como generadoras de disturbios y sus efectos en tres tipos diferentes de ambientes, (a) "Claros" realizados por la actividad de *Atta cephalotes* en una selva lluviosa tropical de Panamá: su relación con la estructura externa del nido, el uso de los caminos y los patrones espaciales de búsqueda y explotación de los recursos; (b) facilitación por parte de *Atta laevigata* a la instalación de leñosas en una sabana estacional de Venezuela: dispersión de semillas y modificación del nivel nutritivo del suelo; y (c) influencia de *Acromyrmex lobicornis* sobre la comunidad vegetal en una estepa herbáceo-arbustiva de la Patagonia Argentina: efecto de sus nidos en los patrones de vegetación.

**PRIMERA PARTE: Patrones de distribución de
Atta y *Acromyrmex***



3. PATRONES DE DISTRIBUCION DE *Atta* y *Acromyrmex*: RIQUEZA DE ESPECIES EN AMERICA Y VARIABLES QUE MODELAN LA EXTENSION DE SUS AREAS GEOGRAFICAS EN ARGENTINA.

3.1. Introducción

La tribu Attini se localiza exclusivamente en el continente Americano e islas del Caribe (Weber 1982, Cherret 1989). Wilson (1971) y Hölldobler & Wilson (1990) señalan la posibilidad que esta particular distribución sea un producto de su exclusión competitiva y posterior remplazo de los trópicos del Viejo Mundo por las termes cultivadoras de hongos (Macrotermitae), que no poseen presencia en los trópicos americanos. Sin embargo, los mismos autores ponen de manifiesto que ambos tipos de insectos utilizan de hecho recursos diferentes para cultivar sus hongos. Mientras que las termitas utilizan material vegetal muerto, las hormigas cortadoras cosechan tejido vegetal vivo. En consecuencia, la exclusiva presencia de las Attini en América parece ser resultado de su evolución en isolación geográfica del Viejo Mundo, con una radiación adaptativa al final del período terciario, posterior a la separación del continente único y al levantamiento de la cordillera de Los Andes (Weber 1982, Fowler 1983, Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990).

El sitio de origen de las Attini es materia de debate. Weber (1972, 1982) considera que este tipo de hormigas se desarrollaron en las partes bajas y húmedas de los trópicos de Sudamérica, probablemente en la cuenca del Amazonas. Desde este punto de

vista, el hábito de cortar vegetación dicotiledónea precedería al de cosechar monocotiledóneas. Sin embargo, Fowler (1982) considera que el origen de las hormigas cortadoras fue en las sabanas subtropicales de Sudamérica, y por lo tanto la condición de cosechar monocotiledóneas debería considerarse más primitiva.

Las especies pertenecientes a los géneros *Atta* y *Acromyrmex* poseen una distribución excepcionalmente extensa. De un probable origen en los trópicos o subtrópicos de Sud América, las hormigas cortadoras han extendido sus áreas hasta la provincia de Chubut, Argentina (44°S) en el sur, y hasta California, USA (33°N) en el norte (Weber 1982, Cherret 1989). La extensión de sus áreas geográficas también ha sido en altura: al menos tres especies de *Acromyrmex* han sido localizadas hasta los 3,000 mts en Argentina, Colombia, Ecuador y Bolivia; mientras que algunas especies de *Atta* han sido encontradas hasta los 2,000 mts en Colombia y México (Weber 1982). Esta gran distribución refleja claramente la capacidad de las hormigas cortadoras de ocupar un amplio rango de habitats (Hölldobler & Wilson 1990). Pese a esto, pocos estudios han descrito la variación latitudinal de su riqueza. La mayoría de los trabajos sobre el tema han elaborado solo una descripción general de los patrones a escala continental, mediante un listado de las especies localizadas en los diferentes países (Weber 1982, Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990). Los escasos trabajos que analizan la variación latitudinal en el número de especies revelan altos niveles de riqueza entre los paralelos 20° y 30° de Sudamérica, ya sea para las hormigas en general (Kusnezov 1957), o para las especies de *Atta* y *Acromyrmex* en particular (Fowler 1983).

Pese a esta valiosa información preliminar, los patrones de variación latitudinal en la riqueza de las hormigas cortadoras no se ha actualizado en los últimos 10 años, ni se han realizado estudios cuantitativos que analicen si dichas tendencias se relacionan con ciertas características del ambiente.

Existen variables que determinan la capacidad del habitat para sustentar cierto número de especies ("capacity rules" *sensu* Brown 1981). Por ejemplo, la disponibilidad de forraje, la topografía y algunas características climáticas pueden ser potenciales predictores de la cantidad de especies presentes.

La variación de las áreas geográficas de las especies depende tanto de la disponibilidad espacio-temporal de los recursos como de sus atributos biológicos (Brown 1981). En consecuencia, la riqueza de una área dada será el reflejo de cómo las hormigas cortadoras utilizan los recursos disponibles.

Argentina ofrece una muy buena posibilidad para estudiar en detalle los patrones geográficos de las hormigas cortadoras e identificar los factores ambientales que mejor determinan su variación, debido a que: (a) posee una gran extensión latitudinal con una amplia variedad de biomas, relieves y climas; (b) el actual conocimiento de la distribución de especies es adecuado para el propósito del estudio, y (c) representa el límite sur de distribución de las Attini, haciendo más factible la identificación de regiones con y sin hormigas cortadoras.

3.2. Objetivos

El objetivo de esta parte será, (1) describir la variación latitudinal en el número de especies de *Atta* y *Acromyrmex* a nivel continental, y (2) identificar los factores ambientales que mejor determinan los patrones geográficos en la riqueza de especies de *Atta* y *Acromyrmex* en Argentina. Adicionalmente, se analizarán las probables barreras en la Argentina que limitan la expansión de sus rangos geográficos.

3.3. Métodos

3.3.1. América

Con el objetivo de describir los patrones latitudinales en la riqueza de *Atta* y *Acromyrmex*, se sintetizó en un mapa base la información existente sobre el número de especies cada 10° de latitud. Para tal fin se utilizaron diversas fuentes: (i) mapas de distribución existentes (Bonetto 1959, Goncalves 1960, Weber 1966b, 1969 y Fowler et al. 1986a), (ii) listas de especies o claves taxonómicas con datos de distribuciones geográficas (Kuznezov 1978, Weber 1982, Fowler et al. 1986a y b, Cherret 1989, Hölldobler & Wilson 1990), (iii) los dos más completos resúmenes de trabajos sobre hormigas cortadoras existentes. En Cherret & Cherret (1989) "*A Bibliography of the Leaf-Cutting Ants..*" aparece un listado de todos los trabajos publicados hasta 1975 sobre los géneros *Atta* y *Acromyrmex* (1020 artículos). Este resumen incluye referencias sobre las distribuciones

geográficas de todas las especies. En Buckley (1982) *A World Bibliography of a Ant-Plant Interaction..*” figuran todos los trabajos realizados hasta 1980 inclusive, y (iv) para completar la información, se revisaron todos los trabajos publicados sobre hormigas cortadoras en las principales revistas de ecología entre 1982-1992 (más de 100 artículos). En cada artículos se recabó la información de la especie estudiada y su ubicación geográfica (Apéndice 3.1).

3.3.2. Argentina.

La información de la distribución de especies fue compilada de Kusnezov (1978) para las 14 especies de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* presentes en Argentina. El trabajo de Kusnezov (1978) *Hormigas Argentinas: claves para su identificación*” fue considerada la fuente básica más apropiada para extraer la información disponible del grupo estudiado, con detalles de distribución geográfica a nivel intraprovincial. Adicionalmente, los mapas de distribución existentes en Daguerre (1945), Bonetto (1959), Weber 1966b, 1969 y Fowler et al. 1986a) fueron usados como referencias biogeográficas. Con los datos recopilados, se dibujó la distribución geográfica de cada especie en un mapa de Argentina continental previamente reticulado en una grilla de 311 cuadrados de 10,000 km² c/u (Apéndice 3.2). Las especies no mencionadas en la clave de Kusnezov (1978) y/o con status taxonómico o información geográfica difusa no fueron consideradas. Consecuentemente, seis especies del género *Acromyrmex* con aparente distribución en la Argentina según las

listas de Weber (1982), Cherret (1989) y Hölldobler & Wilson (1990) fueron excluidas del análisis. Esas especies fueron *A. crassipinus* (Forel), *A. gallardoi* Santschi, *A. mesopotamicus* Gallardo, *A. pulvereus* Santschi, *A. subterraneus* (Forel) y *A. sylvestrii* Emery.

Cada celda (N = 311) fue caracterizada por la presencia/ausencia de las especies de hormigas cortadoras consideradas (n=14), y la riqueza por celda fue estimada simplemente por el número de especies presente. Con dicha información se elaboró un mapa de isoriqueza (isograms *sensu* Simpson 1964)

Cada cuadrado fue caracterizado por las variables ambientales consideradas como probables determinantes de la variación geográfica en la riqueza de especies. A cada una de las 311 celdas le fue asignando un valor de altitud, temperatura y precipitación. Los valores de altitud promedio fueron obtenidos del mapa exp. 96777/69 publicado por el Instituto Geográfico Militar Argentino. La variación altitudinal en cada celda fue estimada como la diferencia entre los valores mínimos y máximos. Los valores de temperatura y precipitación promedios fueron obtenidos para cada celda de los mapas publicados por Hoffman (1975). La variación espacial de la temperatura y de la precipitación fueron estimadas mediante la diferencia entre los valores máximos y mínimos de cada celda. También se caracterizó a cada cuadrado por la temperatura promedio de julio (invierno), y por un índice de "variación intra-anual de la temperatura", estimado como la diferencia entre la temperatura de verano

(enero) e invierno (julio) dividido por el promedio anual. El número de unidades vegetacionales (denominado número de biomas) fue obtenido de los mapas realizados por Hueck (1978).

Con el objetivo de identificar las variables ambientales que mejor explicaban la variación en el número de especies, se realizó un análisis de regresión múltiple (Stepwise múltiple regression, ver Kleinbaun & Kupper 1978). Solo las celdas con presencia de hormigas fueron consideradas. Las variables discretas (número de especies y de biomas) fueron transformadas mediante raíz cuadrada (Gilbert 1973), mientras que el resto de las variables utilizando logaritmo (Aitchison 1986).

De acuerdo a las consideraciones de Cherret (1986), Fowler et al. (1986a) y observaciones de campo, cada una de las 14 especies de hormiga fueron clasificadas en tres grupos basados en el tipo de vegetación forrajada: (a) cortadoras de monocotiledóneas, (b) cortadoras de dicotiledóneas y (c) cortadoras de mono/dicotiledóneas. Con el objetivo de determinar diferencias en sus rangos geográficos debido a los hábitos alimentarios, se compararon las extensiones ocupadas por cada grupo. Se utilizó la técnica de "mapas equiprobabilísticos" (*sensu* Rapoport 1975, 1982) para identificar posibles barreras limitando la expansión de estas especies. De acuerdo con el método propuesto por Rapoport (1975, 1982), las mapas equiprobabilísticos fueron elaborados considerando la riqueza de especies en un punto central arbitrario como el 100%. El método propuesto calcula el porcentaje perdido de este 100% en el resto de las celdas del mapa grillado, obteniendo una medida de la

"pérdida de especies" desde dicho punto "central" hacia el resto del país. Los cuadrados con igual probabilidad se unen mediante "curvas de nivel", produciendo "mapas equiprobabilísticos". La presencia de barreras es indicado por el amontonamiento de islolíneas, que representa una rápida pérdida de similitud faunística (para más detalle ver Rapoport 1975, 1982). En este trabajo se localizaron arbitrariamente dos "puntos centrales" para evaluar posibles barreras partiendo desde diferentes habitats: (1) el bosque abierto chaqueño al este de la Provincia de Salta, y (2) la selva siempreverde subtropical localizada en la Provincia de Misiones. También se calculó la "resistencia ambiental" (*sensu* Rapoport 1975, 1982) para cada nivel de probabilidad. El método se basa en medir el área cubierta por cada una de las curvas equiprobabilísticas, calculando la resistencia ambiental como $R_i = 1 - (a_i/a_t)$. donde R_i es la resistencia ambiental correspondiente a la línea probabilística i , a_i es el área cubierta por la i línea equiprobabilística, y a_t es el área del país. La resistencia ambiental puede tomar valores entre 0 (máxima expansión) y 1 (máxima resistencia).

3.4. Resultados

El mayor nivel de riqueza se encuentra en los subtrópicos de Sudamérica con un máximo entre los 20° y 30° S, franja que posee un total de 24 especies (18 de *Acromyrmex* y 6 de *Atta*). Lo sigue en importancia el cinturón existente entre los 10° y 20° S, con un total de 20 especies (13 de *Acromyrmex* y 7 de *Atta*) (Fig. 3.1 y Tabla 3.1). La distribución de la riqueza no se relaciona

directamente con la superficie territorial. Las franjas latitudinales entre 20-40° S y 30-40° N poseen una mayor y menor, respectivamente, cantidad de especies que la esperada suponiendo una distribución proporcional a su superficie (Tabla 3.2). Consecuentemente, no existe una relación significativa entre el tamaño del país y el número de especies de hormigas cortadoras ($r= 0.44$, $n=19$, $P>.05$, Figura 3.2). La presencia relativa de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* varía en los diferentes hemisferios. Mientras que en el hemisferio norte la proporción de *Atta* aumenta al acercarse al ecuador (hasta el paralelo 10), en el sur su presencia relativa disminuye al aumentar la latitud. Dado que es una proporción, *Acromyrmex* se comporta de manera inversa (Figura 3.3).

En Argentina, las dos tendencias generales en la variación geográfica de la riqueza muestran que el número de especies por celda disminuye a medida que la latitud y la longitud se incrementan. Las pérdidas más importantes de especies se localizan en (a) el sur de la Provincia de Misiones, (b) al este de la Cordillera de Los Andes, y (c) al norte de la Provincia de Buenos Aires. Los isogramas muestran un "plateau" en la región de La Pampa y un decrecimiento gradual en el número de especies por celda hasta los 44°S, donde solo se encuentra *Acromyrmex lobicornis* (Fig. 3.4).

Se examinaron las tendencias de la riqueza a través de transectas colocadas en sentido norte-sur y este-oeste a dos latitudes diferentes (Fig. 3.4). El número de especies a lo largo de la transecta norte-sur mostró un fuerte decrecimiento hacia el

sur, especialmente para las hormigas cortadoras de dicotiledóneas (Fig. 3.5). Considerando las provincias biogeográficas definidas por Cabrera y Willink (1980) (Fig. 3.6), los máximos niveles de riqueza fueron observados en la Provincia Chaqueña. Pese a que las dos transectas este-oeste mostraron diferencias en los valores de riqueza debido a efectos latitudinales (Fig. 3.7), ambas reflejaron la influencia de la Cordillera de Los Andes mediante una rápida disminución en la riqueza hacia el oeste.

Cinco variables ambientales fueron seleccionadas como las más explicativas de la variación en el número de especies (análisis de regresión múltiple, $R^2 = 0.97$, $P < .001$). Las más significativas fueron la precipitación promedio anual y el índice de variación intra-anual de temperatura. La temperatura mínima promedio de julio (invierno) fue también seleccionada significativamente por el modelo, mostrando el máximo valor de pendiente. Los índices de variación espacial de temperatura y de precipitación también tuvieron coeficientes significativos. El número de biomas, la altitud promedio y la variación espacial de la altitud fueron descartados por el modelo final (Tabla 3.3). Los cuadrados con ausencia de hormigas cortadoras fueron caracterizados principalmente por una gran variación climática y altos valores de altitud, mientras que las celdas con presencia de especies fueron climáticamente más homogéneas, con elevados niveles de precipitación y altas temperaturas de invierno (Tabla 3.4).

El tamaño de las áreas de las hormigas cortadoras mostraron diferencias significativas entre los grupos con hábitos

forrajeros diferentes (prueba de Kruskal-Wallis= 7.9, $P < .02$). Las hormigas cortadoras de mono/dicotiledóneas se caracterizaron por poseer áreas de distribución más extensas ($181 \pm 21 \text{ MM}^2$, $1 \text{ MM}^2 = 10,000 \text{ km}^2$). Las especies cortadoras de monocotiledóneas y las cortadoras de dicotiledóneas presentaron áreas intermedias ($95 \pm 29 \text{ MM}^2$) y reducidas ($50 \pm 37 \text{ MM}^2$) respectivamente (Fig. 3.8).

Los mapas equiprobabilísticos de las hormigas cortadoras de dicotiledóneas mostraron patrones diferentes de pérdida de especies hacia el sur/este, en función de la ubicación de los puntos considerados hipotéticos centros de expansión (Fig. 3.9a y b). Los valores de resistencia ambiental fueron más elevados al considerar la Provincia de Misiones como centro de expansión (Fig. 3.10, prueba de signos, $P < .05$).

Debido al bajo número de especies cortadoras de monocotiledóneas y dico/monocotiledóneas en Argentina, la elaboración de los respectivos mapas equiprobabilísticos no fue considerado informativo. Sin embargo, la extensión de sus áreas geográficas de pueden apreciarse en el Apéndice 3.2. Mediante la simple observación de sus distribuciones no se identifican barreras para las especies cortadoras de mono/dicotiledóneas hasta los 44°S , mientras que las áreas de las cortadoras de monocotiledóneas llegan hasta el norte de las provincias de Buenos Aires y La Pampa.

3.5. Discusión

Las áreas geográficas de las especies son las sombras chinescas producidas por los taxones sobre la pantalla terrestre: es el medir, pesar y estudiar el comportamiento de fantasmas."

E. H. Rapoport (1975)

3.5.1. Continente Americano: amplitudes latitudinales y patrones de riqueza de especies

La mayoría de las especies de *Atta* y *Acromyrmex* poseen una extensión latitudinal de 20°, con una menor cantidad ocupando pocas extensiones y un número mínimo abarcando gran cantidad de paralelos (Fig. 3.11). Esta distribución de las amplitudes latitudinales sigue el modelo de Levins (1969), que postula una distribución unimodal como producto de la variación estocástica de las tasas de inmigración e extinción en el tiempo. Pese a que variaciones en dichos procesos pueden generar otro tipo de patrones (ver Collins & Glenn 1991), una distribución unimodal es considerado un producto típico de los análisis a gran escala. Este patrón de amplitudes latitudinales podría estar determinado por una interacción entre las extensiones de los biomas más favorables y las historias evolutivas del continente y/o de las especies involucradas, ambas características analizadas más adelante.

La extensión latitudinal más abundante (20°) se encuentra principalmente en las zonas de máxima riqueza (Fig. 3.12 y 3.13), sugiriendo un alto grado de "empaquetamiento" de especies, y por ende, una intensa competencia inter e intraespecífica que podría derivar en una segregación espacial o trófica (Fowler et al 1986b).

Apoyando esta hipótesis, la presencia relativa de *Atta* y *Acromyrmex* posee una tendencia inversa en cada hemisferio (Fig. 3.3), que podría ser reflejo de una segregación geográfica-latitudinal por competencia inter-genérica. Esto es posible, ya que existen antecedentes de correlaciones negativas entre colonias de *Atta* y *Acromyrmex* (Fowler 1983b, Fowler et al. 1986b). Sin embargo, las tendencias observadas pueden estar estrechamente influenciadas por factores histórico-evolutivos, entre los cuales habría que tener en cuenta: (a) las probables diferencias latitudinales en sus sitios de origen y diversificación, (b) la época de radiación adaptativa de las especies evolutivamente más modernas y (c) la época del establecimiento del istmo que permitió una comunicación permanente entre los continentes americanos.

La actual gran diversidad en los subtrópicos de Sudamérica y la pobre representación en los subtrópicos del hemisferio norte (Tabla 3.2) es probablemente producto de factores históricos y ecológicos. Durante los períodos de cambios climáticos y vegetacionales ocurridos en el Pleistoceno, la cuenca del Amazonas se mantuvo relativamente estable, favoreciendo diversos procesos de especiación. Por un lado, estos "refugios de bosque" fueron suficientes para conservar y permitir la evolución de las especies de Attini consumidoras de dicotiledóneas. Paralelamente, los extensos márgenes herbáceos de estas "islas forestales" proveyeron una buena oportunidad para la evolución de las especies consumidoras de hierbas, como por ejemplo todas las

pertenecientes al subgénero *Acromyrmex Moellerius* (Weber 1982).

Por otro lado, la aridez y las bajas temperaturas generadas por los cambios climáticos pleistocénicos permitieron la expansión hacia zonas extra tropicales de las especies mejor adaptadas a climas más rigurosos. Por ejemplo, la amplia distribución de *Acromyrmex* puede adjudicársele a su mayor adaptabilidad, lo cual explica la mayoritaria presencia de las especies de este género en las regiones templadas del hemisferio sur (Tabla 3.2). La fauna del sector subtropical/templado de América podría considerarse como una extensión directa de la fauna de América tropical, donde en algunos casos los procesos de especiación se vieron favorecidos por situaciones de isolación geográfica (Weber 1982).

Debido a que no necesariamente la zona con mayor riqueza representa el centro de origen (ver Humpries & Parenti 1986), los resultados no aportan nuevas evidencias a la hipótesis existentes. Sin embargo, sea en la selvas de la cuenca amazónica (Weber 1972, 1982) o en las sabanas subtropicales (Fowler 1982), su origen sudamericano y la relativa "modernidad" del grupo podrían explicar parte de sus actuales elevados niveles de riqueza en el hemisferio sur comparándolo con la parte norte. Adicionalmente, los bajos valores de especies de hormigas cortadoras en América del norte y la escasa similitud faunística entre hemisferios (Tabla 3.1) pueden deberse a la tardía conexión entre los continentes americanos. Es muy probable que Sudamérica haya sido un isla continental durante el período terciario (Marshall et al. 1977), y solamente cuando la conexión

con Norteamérica quedó establecida las Attini tuvieron la posibilidad de expandirse hacia el otro hemisferio. Existen antecedentes de que la estabilidad del istmo Centroamericano ha sido discontinuo en el tiempo, dificultando la migración de las hormigas cortadoras (Weber 1982).

También existen factores ecológicos que condicionan la existencia de una fauna empobrecida en Norteamérica. Por un lado, la mayor riqueza existente en el subtrópico de Sudamérica puede ser simplemente un reflejo de su mayor diversidad de habitats y formaciones vegetales naturales (Cherret 1989). Por otro lado, el territorio en el hemisferio norte entre los 30-40° es 3 veces más extenso que en la franja 30-40° en el hemisferio sur. Esto implica una mayor rigurosidad climática y variación de la temperatura, ambas variables negativamente relacionadas con la riqueza de las hormigas cortadoras. Adicionalmente, la geomorfología volcánica y montañosa centroamericana es muy probable que dificulte la expansión de las hormigas cortadoras desde el sur del continente.

De las 36 especies de hormigas cortadoras que existen en Sudamérica, solo 5 logran atravesar el ecuador por América central, ocupando territorio de ambos hemisferios (Fig. 3.12 y 3.13). *Acromyrmex octospinosus* se distribuye desde Perú hasta México, *Acromyrmex coronatus* desde Bolivia hasta Costa Rica, *Atta cephalotes* desde Brasil hasta México, *Atta colombica* desde Colombia hasta Costa Rica y *Atta sexdens* desde Argentina hasta Costa Rica. Todas son cortadoras de dicotiledóneas, sugiriendo que las selvas lluviosas de Colombia y Panamá en el norte tropical de Sudamérica pueden ser consideradas barreras

geográficas para las especies cortadoras de monocotiledóneas con origen sudamericano, impidiendo su expansión hacia América del Norte. Este cordón de selvas tropicales es bastante denso, y hasta la carretera trans-americana se ve interrumpida por las selvas del Darién entre Colombia y Panamá (fatigosa observación personal). Dado que la expansión de las áreas geográficas en las hormigas cortadoras es un proceso dinámico (Weber 1982), los patrones analizados nos permiten predecir las especies con mayores probabilidades de adentrarse desde el norte de Sudamérica hacia América central. Considerando su ubicación geográfica, los límites de su distribución (10°N, Fig. 3.12 y 3.13) y su condición de cortar dicotiledóneas, mi atención se focalizaría en *Acromyrmex histrix* y *Atta laevigata*, aceptando apuestas.

Los altos valores de riqueza localizados en los subtrópicos sudamericanos para las Attini parecen reflejar la gran diversidad actual de formaciones vegetales en dicha área, comparándola con la cuenca tropical del Amazonas (Cherret 1989). Independientemente del debate sobre dónde se originaron las hormigas cortadoras, sus tendencias biogeográficas en el continente americano confirman la idea de que los trópicos no son necesariamente los "terratenientes" de la diversidad biológica. Es claro que el número de especies de *Atta* y *Acromyrmex* aumenta hacia los subtrópicos de Sudamérica, contrariamente a los patrones encontrados para otros animales (ver Fischer 1960, Simpson 1964, Pianka 1966, Wilson 1974).

En los últimos 20 años se ha dado especial énfasis a la idea de una mayor biodiversidad tropical. Esta tendencia ha sido

avalada principalmente por los patrones encontrados en los vertebrados, posiblemente debido a que la mayoría de los biogeógrafos son especialistas en mamíferos y pájaros. Sin embargo, los vertebrados como grupo representan menos que el 5% de las especies del planeta, y los mamíferos y pájaros juntos menos del 1%. En consecuencia, los resultados obtenidos analizando solamente la megafauna revelan una minúscula parte de las tendencias geográficas en la variación de la riqueza, produciendo generalizaciones posiblemente viciadas.

En términos reales y siendo estrictos, hablar de biodiversidad es casi equivalente a hablar de artrópodos, ya que el número de especies este grupo supera ampliamente a cualquier otro conocido (Platnick 1991). Pese a la escasa información disponible respecto de la variación latitudinal en la riqueza de artrópodos, varias especies pertenecientes a este grupo poseen su máxima diversidad en regiones extratropicales. Esto incluye a himenopteros parasitoides (Hespenheide 1978, Morrison et al. 1979), arañas (Platnick 1991), áfidos (Dixon et al. 1987), y diversas especies de moscas, coleópteros y abejas (ver Gaston 1991).

Este trabajo revela que, para *Atta* y *Acromyrmex*, tanto la ubicación de la mayoría de sus especies endémicas (Fig. 3.12 y 3.13), como sus valores máximos de riqueza en están localizados en la provincia Chaqueña. Estas evidencias apoyan la idea de Mares (1992), sugiriendo que para el propósito de conservar la biodiversidad, los bosques secos pueden ser en muchos casos más importantes que los bosques lluviosos tropicales como reservorios de especies.

3.5.2. Argentina: variables que modelan sus patrones de distribución y la expansión de sus rangos geográficos

Numerosas hipótesis han sido desarrolladas para intentar explicar los patrones geográficos de la diversidad de especies (ver las revisiones de Pianka 1966 y Brown 1988). De todas ellas, productividad, estabilidad climática, favorabilidad y heterogeneidad de hábitat aparecen asociadas con los patrones de riqueza de las hormigas cortadoras en Argentina.

El incremento en el número de especies está asociado con un aumento en la precipitación anual promedio. Esta variable se relaciona con la productividad primaria, que a su vez determina la disponibilidad de forraje disponible para las hormigas cortadoras. Estos resultados son similares a los obtenidos por Davidson (1977) para las hormigas granívoras en regiones áridas de Norte América, en donde los valores de riqueza están determinados por la productividad del hábitat.

La significativa contribución de los índices de climáticos de variación espacial en el número de especies, sugiere que la heterogeneidad de hábitat influye en distribución de la riqueza de hormigas cortadoras. Es bien conocido que los componentes espaciales del ambiente, en general, incrementan el número de nichos favoreciendo la coexistencia de especies (Pianka 1966, Levin 1976, Brown 1988). Por ejemplo, la complejidad estructural de los subtrópicos de Sudamérica podría determinar gran parte de

la riqueza observada en dicha zona (Cherret 1989). En Argentina, el máximo valor en la riqueza de especies se encuentra en el Chaco subtropical, que está caracterizado por un mosaico de fisonomías leñosas y herbáceas (Cabrera & Willink 1980, Bucher 1982). Este patrón vegetacional mixto provee una gran gama de formas diferentes de plantas para forrajear, y una amplia variedad de micrositios para la nidificación de las hormigas cortadoras. La reducción de esta complejidad estructural de habitats hacia el sur de Argentina (Espinal, Pampa, Patagonia) podría favorecer una pérdida de especies en dicha dirección (Fig. 3.4 y 3.5).

Los gradientes longitudinales revelan que la Cordillera de Los Andes funciona como una importante barrera para la distribución de las hormigas cortadoras de hojas. Probablemente, esto se debe a razones históricas y ecológicas. La ausencia de especies de Attini en Chile y en las costas del Perú apoyan la hipótesis de una evolución posterior a la formación de los Andes (Weber 1982, Fowler 1983). Por otro lado, las altas altitudes están caracterizadas por un fuerte decrecimiento en sus temperaturas mínimas de invierno y un incremento en su variación intra-anual de temperatura, ambas variables negativamente asociadas con la riqueza de especies (Tabla 3.3). Las hormigas en general, y las cortadoras de hojas en particular poseen una muy baja actividad por debajo de los 20°C, y generalmente están inactivas a temperaturas inferiores de los 10°C y ausentes a alturas superiores a los 2,500 mts (Kusnezov 1957, Weber 1982, Hölldobler & Wilson 1990). Existen abundantes evidencias de que

las actividades forrajeras de especies de *Atta* y *Acromyrmex* están limitadas por tanto por la temperatura ambiental como por la del sendero que utilizan. Muchas especies, como por ejemplo *Atta sexdens*, *Atta cephalotes*, *Atta mexicana*, *Acromyrmex versicolor*, *Acromyrmex striatus* y *Acromyrmex hispidus* forrajejan únicamente entre los 10° y 30°C de temperatura (Moser 1967, Cherret 1968a, Gamboa 1976, Fowler & Robinson 1979a, Mintzer 1979, Farji Brener 1987).

Las hormigas son extremadamente termofílicas, y esta característica se refleja en su biogeografía (Hölldobler & Wilson 1990). De hecho, las áreas con ausencia de hormigas cortadoras en Argentina están caracterizadas por inviernos rigurosos y grandes variaciones intra-anales de temperatura, como por ejemplo las zonas Andinas y Patagónicas (Tabla 3.4).

Los patrones geográficos de las hormigas cortadoras reflejan una fuerte relación entre la distribución de grupos con hábitos forrajeros diferentes y los tipos de ambiente. El grupo de hormigas cortadoras de dicotiledóneas muestra una rápida pérdida de especies cuando la selva subtropical de la Provincia de Misiones es abruptamente remplazada por la sabana de la Provincia de Corrientes, y cuando ésta a su vez es reemplazada por las llanuras pampeanas (Fig. 3.9b). Sin embargo, *Acromyrmex ambiguus* deja su ambigüedad de lado para resolver el problema de la baja disponibilidad de recursos. Esta especie "sigue" la distribución de los bosques en galería y otros tipos de vegetación dicotiledónea cercana a las márgenes del Río de La Plata, llegando hasta los 41°S (ver Apéndice 3.2).

En Argentina existe un reemplazo gradual de la vegetación leñosa por plantas de tipo herbáceo desde la Provincia de Salta hacia el sur. El límite sur-este de la vasta región Chaqueña es el "Espinal" (Fig. 3.6), considerado como un "cinturón de transición" y caracterizado como un bosque empobrecido del sector chaqueño. Hacia el sur-oeste, el Chaco es gradualmente reemplazado por el "Monte", también con una vegetación empobrecida respecto a la chaqueña (Cabrera & Willink 1980, Bucher 1982). Las diferencias entre un cambio vegetacional abrupto desde Misiones y uno gradual desde Salta hacia el sur del país, implica diferencias en los valores de resistencia ambiental para las hormigas cortadoras de dicotiledóneas (Fig. 3.10).

Las cortadoras de mono/dicotiledóneas son el grupo más ampliamente distribuido (Fig. 3.8), y aparentemente el reemplazo de la vegetación leñosa por la herbácea no funciona como una barrera para la extensión de sus áreas. Únicamente la Cordillera de Los Andes al oeste y las más rigurosas regiones de la Patagonia al sur limitan la distribución geográfica de estas especies.

La selva subtropical de la Provincia de Misiones representa una importante barrera para la expansión de dos de las tres especies cortadoras de monocotiledóneas, como así la zona andina al oeste (Apéndice 3.2). Aparentemente, no existen otras barreras que limiten su distribución hasta el norte de la Provincia de Buenos Aires y La Pampa. El motivo que detiene la expansión de sus áreas e impide que estas especies accedan a las llanuras pampeanas o patagónicas no es claro, al menos considerando los

factores analizados en este trabajo.

En capítulos anteriores ya se ha discutido sobre el posible origen amazónico o subtropical de las Attini (Fowler 1982, Weber 1982). Cualquiera sea el caso, el análisis de los actuales patrones de distribución sugiere una más probable expansión hacia Argentina desde el bosque abierto del Chaco que desde la selva lluviosa subtropical de Misiones. Sin embargo esta hipótesis es solo especulativa, debido a que asume un punto de vista dispersalista actualmente controversial (ver Humpries & Parenti 1986).

Es conocido que los factores ecológicos tienden a limitar a cada grupo a un rango restringido de biomas, e inhiben su expansión hacia otras regiones con diferentes características ambientales (Brown 1988). Sin embargo, cambios en el medio pueden ser seguidos por modificaciones en la riqueza, composición y rangos geográficos de las especies. Existen antecedentes de cambios en la distribución de las Attini al modificar la proporción existente entre las plantas leñosas y herbáceas por clareo, deforestación o quema (Cherret 1968b, 1981). Los incendios intencionales de ciertas pasturas en ambientes de sabana favorecen el establecimiento de colonias de hormigas cortadoras de monocotiledóneas (Fowler et al. 1986a). En Panamá, por ejemplo, el efecto de los cambios vegetacionales al arribar los conquistadores modificaron la distribución de las especies de *Atta*, incrementando la presencia de *A. sexdens* al expandirse las pasturas, y la de *A. colombica* al aumentar las zonas con bosques

secundarios (Weber 1969, 1982).

3.6. Conclusión

Los patrones de riqueza conjuntamente con la forma y el tamaño de los rangos geográficos, dependen tanto de las características climáticas/vegetacionales del ambiente como de los atributos biológicos de los diferentes grupos de hormigas cortadoras. Mas aún, la distribución presente de las especies de *Atta* y *Acromyrmex* es el resultado de la interacción entre procesos ecológicos e históricos. Los eventos geográficos pasados han determinado "el campo de juego" donde las especies se enfrentan en el "campeonato evolutivo". Las limitaciones filogenéticas determinan las "posibilidades de cada jugador", y las restricciones ecológicas determinan las "reglas del juego". Si el origen de las Attini ocurrió en el Mioceno (Hölldobler & Wilson 1990), el "campo de juego" quedó establecido al menos por tres importantes eventos: (a) la separación de Gondwana lo limitó al continente americano, (b) el levantamiento de Los Andes lo limitó al este de la Cordillera, y (c) posiblemente los efectos pasados de una tendencia progresiva de aridez y frío en la Patagonia restringió a gran parte de la zona austral del continente (ver Pascual 1984).

Por otro lado, la filogenia implica diferencias morfológicas que, por ejemplo, son evidentes en los distintos grupos forrajeros ("posibilidades de cada jugador"). Las hormigas

cortadoras de monocotiledóneas poseen cabezas y mandíbulas más pequeñas que las hormigas cortadoras de dicotiledóneas, y estas características morfológicas determinan, en parte, su capacidad para colonizar diferentes habitats (Weber 1972, 1982, Fowler et al. 1986a, Cherret 1989).

Las características ecológicas ("reglas del juego") muestran claras consecuencias para las hormigas cortadoras en Argentina: la combinación de un incremento en la rigurosidad climática y un empobrecimiento en la estructura vegetacional hacia el sur implica una importante pérdida de especies. Sin embargo, la forma de este decrecimiento y el tamaño de los rangos geográficos dependen de los hábitos forrajeros de cada grupo, mostrando la importancia de la interacción entre los procesos ecológicos, históricos y los atributos de las especies en determinar sus patrones de distribución.

Tabla 3.1: Especies de hormigas cortadoras por franjas latitudinales registradas en cada hemisferio. Género *Atta*.

	Hemisferio Sur	Hemisferio Norte	Similitud (J)
Paralelos			
0-10	<i>A. sexdens</i>	<i>A. sexdens</i>	0.50
	<i>A. cephalotes</i>	<i>A. cephalotes</i>	
	<i>A. laevigata</i>	<i>A. laevigata</i>	
	<i>A. opacipeps</i>		
	<i>A. robusta</i>		
		<i>A. colombica</i>	

10-20	<i>A. sexdens</i>		0.09
	<i>A. cephalotes</i>	<i>A. cephalotes</i>	
	<i>A. laevigata</i>		
	<i>A. opacipeps</i>		
	<i>A. goiana</i>		
	<i>A. robusta</i>		
	<i>A. silvai</i>		
		<i>A. colombica</i>	
		<i>A. mexicana</i>	
		<i>A. texana</i>	

20-30	<i>A. saltensis</i>		0.00
	<i>A. sexdens</i>		
	<i>A. vollenweideri</i>		
	<i>A. laevigata</i>		
	<i>A. bisphaerica</i>		
	<i>A. capiguara</i>		
		<i>A. insularis</i>	
		<i>A. mexicana</i>	
		<i>A. texana</i>	

30-40	<i>A. saltensis</i>		0.00
	<i>A. sexdens</i>		
	<i>A. vollenweideri</i>		
		<i>A. mexicana</i>	
		<i>A. texana</i>	

(J) Índice de similitud de Jacard= $a/a+b+c$

Donde (a, b, y c número de spp.)

a= presencia, presencia

b= presencia, ausencia

c= ausencia, presencia

Cont. Tabla 3.1: idem para las especies del género *Acromyrmex*.

	Hemisferio Sur	Hemisferio Norte	Similitud (J)
Paralelos			
0-10	<i>Ac. coronatus</i> <i>Ac. landolti</i> <i>Ac. rugosus</i> <i>Ac. subterraneus</i> <i>Ac. hystrix</i> <i>Ac. niger</i> <i>Ac. nobilis</i> <i>Ac. octospinosus</i>	<i>Ac. coronatus</i> <i>Ac. landolti</i> <i>Ac. hystrix</i> <i>Ac. octospinosus</i>	0.50
10-20	<i>Ac. coronatus</i> <i>Ac. hispidus</i> <i>Ac. landolti</i> <i>Ac. laticeps</i> <i>Ac. lundii</i> <i>Ac. rugosus</i> <i>Ac. subterraneus</i> <i>Ac. disciger</i> <i>Ac. hystrix</i> <i>Ac. niger</i> <i>Ac. nobilis</i> <i>Ac. octospinosus</i> <i>Ac. diazi</i>	<i>Ac. octospinosus</i>	0.08
20-30	<i>Ac. ambiguus</i> <i>Ac. aspersus</i> <i>Ac. coronatus</i> <i>Ac. crassipinus</i> <i>Ac. heyeri</i> <i>Ac. hispidus</i> <i>Ac. landolti</i> <i>Ac. laticeps</i> <i>Ac. lobicornis</i> <i>Ac. lundii</i> <i>Ac. mesopotamus</i> <i>Ac. pulvereus</i> <i>Ac. rugosus</i> <i>Ac. striatus</i> <i>Ac. subterraneus</i> <i>Ac. sylvestrii</i> <i>Ac. disciger</i> <i>Ac. niger</i>	<i>Ac. versicolor</i>	0.00
30-40	<i>Ac. ambiguus</i> <i>Ac. aspersus</i> <i>Ac. gallardoii</i> <i>Ac. heyeri</i> <i>Ac. landolti</i> <i>Ac. laticeps</i> <i>Ac. lobicornis</i> <i>Ac. lundii</i> <i>Ac. striatus</i> <i>Ac. sylvestrii</i>	<i>Ac. versicolor</i>	0.00
40-50	<i>Ac. lobicornis</i>		0.00

Tabla 3.2: Distribución continental de la riqueza de especies de hormigas cortadoras en relación con la superficie de cada franja latitudinal.

Franja	Número de spp.	IAT (%)	Frec. esperada	X ²	Relación
40-30°N	3	90	18	12.5**	Menor
30-20°N	4	30	6	0.7	NS
20-10°N	5	15	3	1.3	NS
10-0° N	8	50	10	0.4	NS
0-10°S	13	100	20	2.5	NS
10-20°S	20	80	16	1.6	NS
20-30°S	24	50	10	19.6**	Mayor
30-40°S	13	30	6	8.2**	Mayor
40-50°S	1	15	3	1.3	NS
Totales	92		92	48.1**	

Las frecuencias esperadas fueron calculadas según la extensión del área continental en cada franja latitudinal, utilizando un índice de ajuste territorial (IAT) que consideró como el 100% a la franja con más territorio de América (0-10°S).

Tabla 3.3. Análisis de regresión múltiple para la riqueza de especies de hormigas cortadoras de hojas en Argentina.

Variables ambientales	Coefficiente	F	t	P
Precipitación promedio anual	0.49	78.9	8.9	.0001
Variación espacial de la precipitación	0.15	23.1	4.8	.0001
Temperatura promedio de Julio (invierno)	0.70	19.6	4.4	.0001
Variación intra-anual de la temperatura	-0.56	49.7	-7.1	.0001
Variación espacial de la temperatura	0.21	7.8	2.8	.0056

Análisis de la varianza					
	Σ cuadrados	DF	cuadrado medio	F-radio	P
Modelo	1190.04	5	238.01	1619.31	.0001
Error	30.87	210	0.15		

Tabla 3.4. Valores de las variables ambientales (promedio \pm DS) para las celdas con ausencia/presencia de hormigas cortadoras en Argentina.

Variables ambientales	Celdas sin hormigas	Celdas con hormigas
Altitud promedio	1528 \pm 1264	605 \pm 792
Rango de altitud	2235 \pm 1739	904 \pm 1277
Número de biomas	2.0 \pm 1.0	2.1 \pm 1.0
Precipitación anual promedio	430 \pm 400	697 \pm 396
Variación espacial de la precipitación	365 \pm 680	123 \pm 723
Variación espacial de la temperatura	5.6 \pm 5.3	2.3 \pm 3.7
Temperatura promedio de Julio (invierno)	-1.9 \pm 4.5	7.7 \pm 4.3
Variación intra-anual de la temperatura	4.0 \pm 4.4	1.1 \pm 0.5

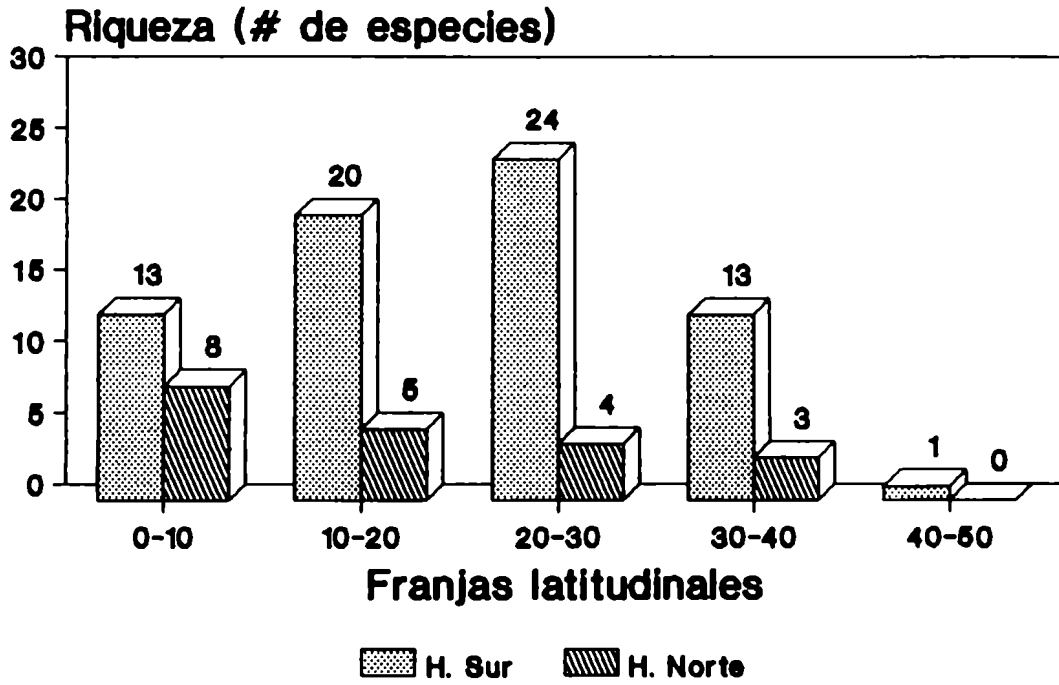


Fig. 3.1. Distribucion continental del numero de especies de *Atta* y *Acromyrmex*

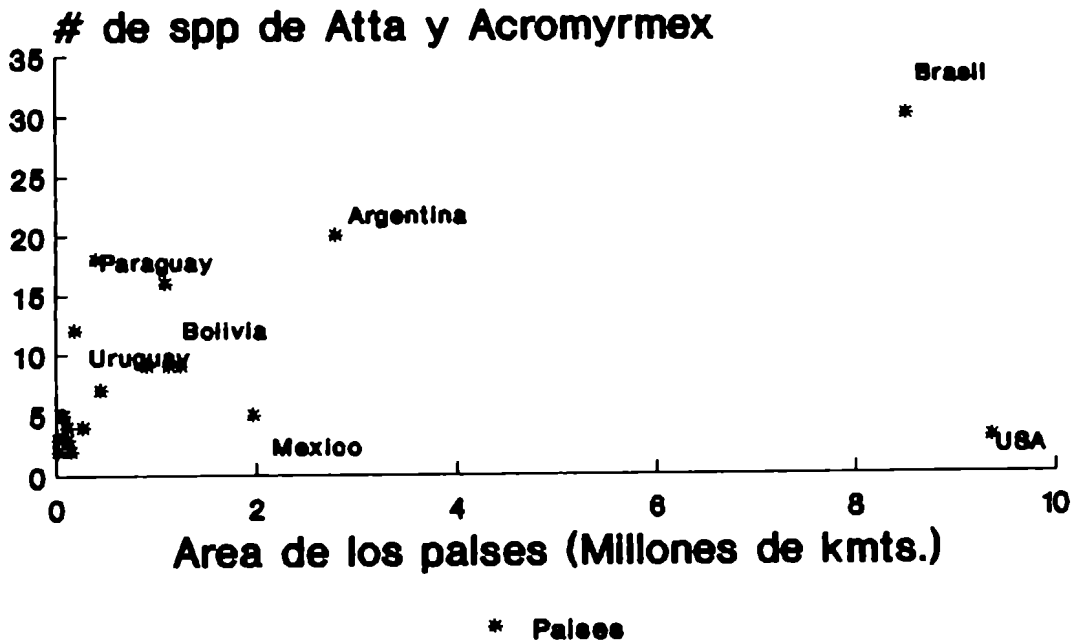


Fig. 3.2. La superficie de los paises no se correlaciona con la cantidad de spp de hormigas cortadoras, $r = .44$, $P > .05$

franjas latitudinales

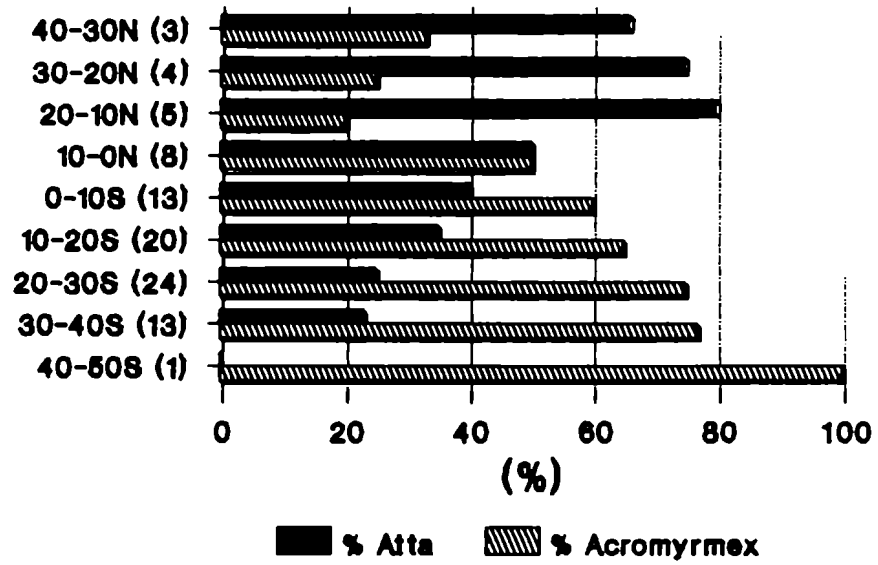


Fig. 3.3. Proporción de las spp de *Atta* y *Acromyrmex* considerando al total de cada franja latitudinal como el 100%

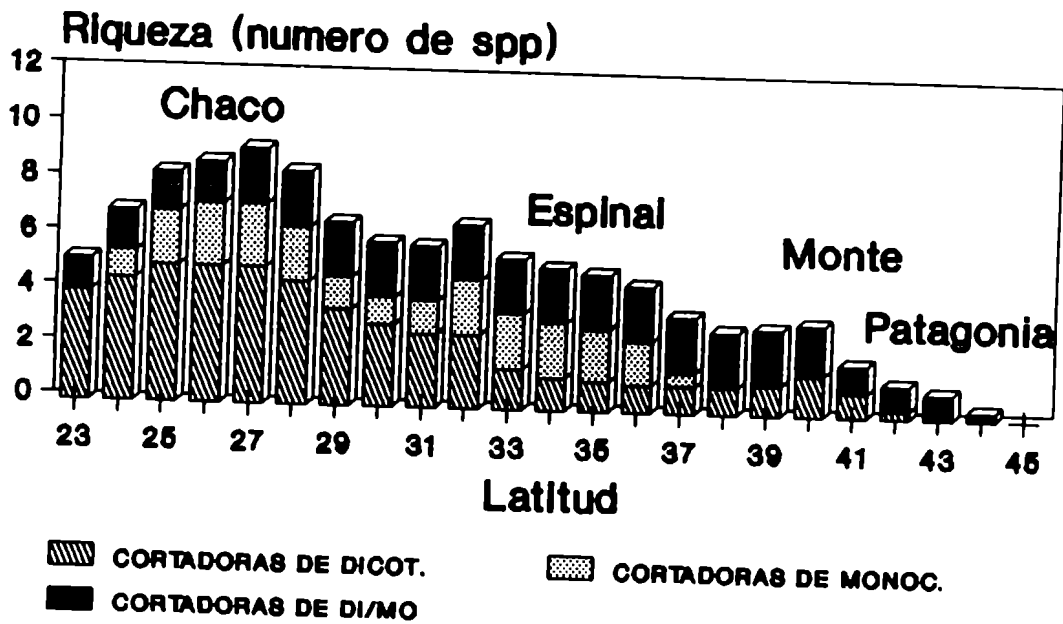


Fig. 3.5. Riqueza de hormigas cortadoras en Argentina a lo largo de la transecta Norte-Sur (explicación en el texto)

Fig. 3.4. Mapa de isorriqueza que muestra las tendencias generales en la variación del número de especies de *Atta* y *Acxromyrmex*. Se indica la ubicación de la transecta Norte-Sur (A-A') y las Este-Oeste (B-B' y C-C').

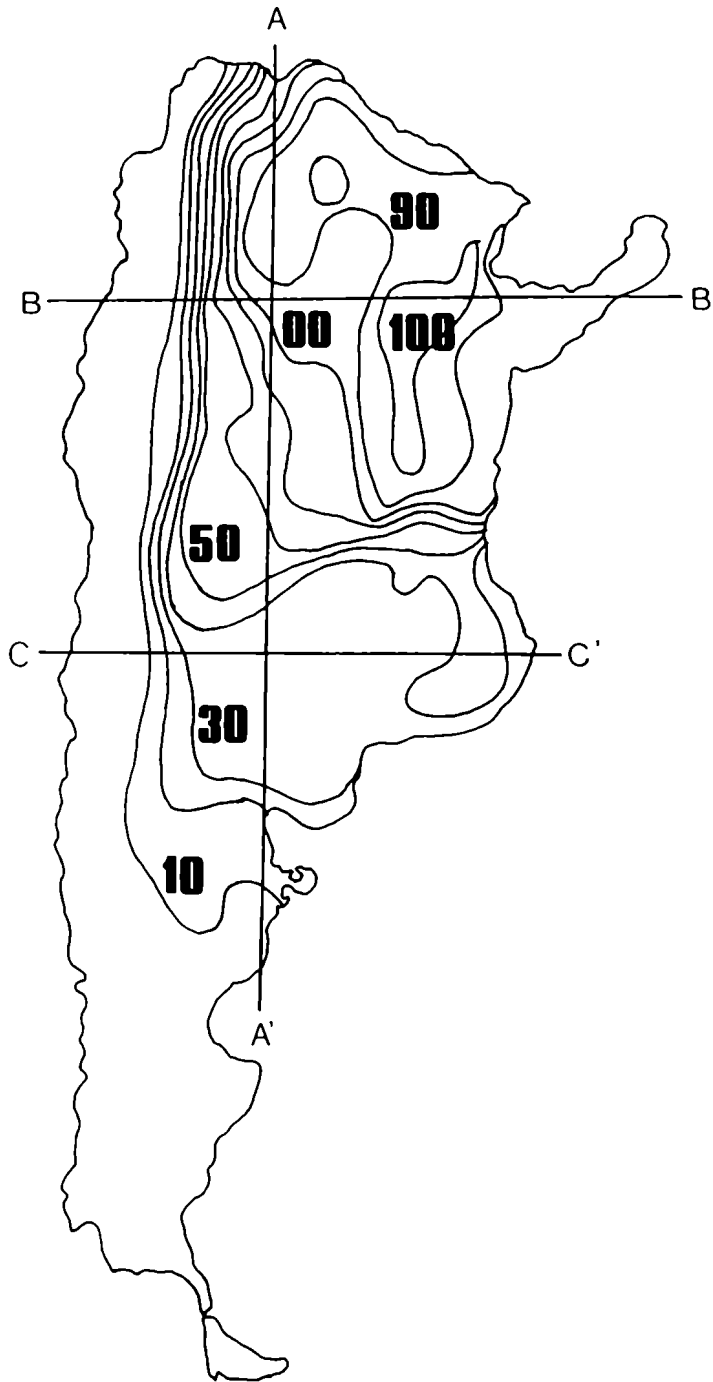


Fig. 3.6. Provincias biogeográficas de Argentina según mapa de Cabrera & Willink (1980).



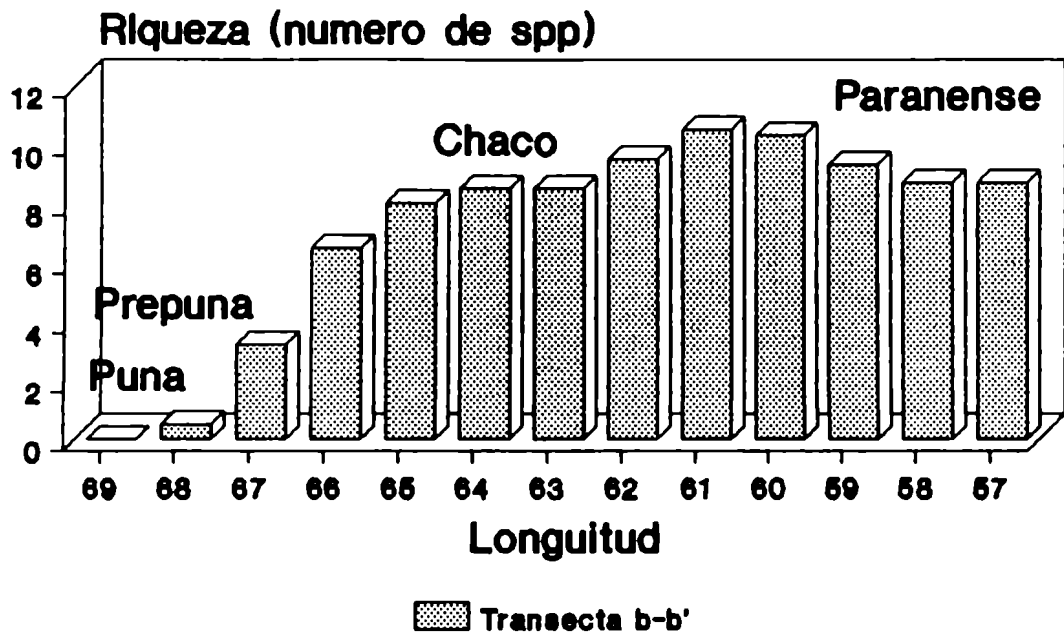
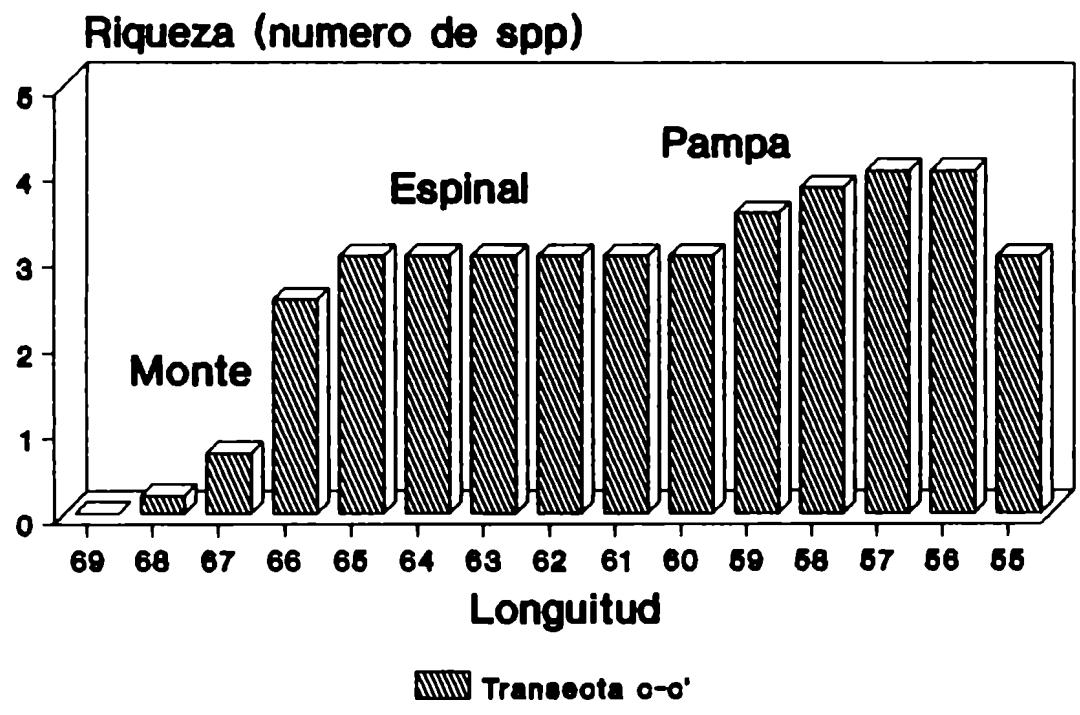


Fig. 3.7. Riqueza de hormigas oortadoras en Argentina a lo largo de las transecta Oeste-Este. (explicacion en el texto)



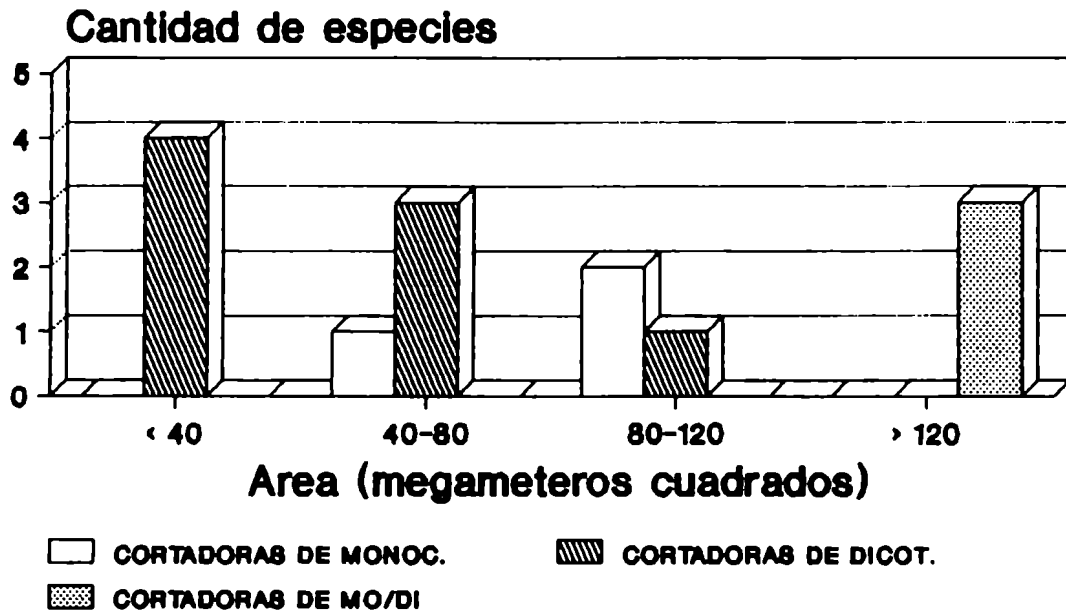


Fig. 3.8. Distribucion de frecuencias de las areas ocupadas por spp de hormigas con diferentes habitos forrajeros. $P < 0.02$

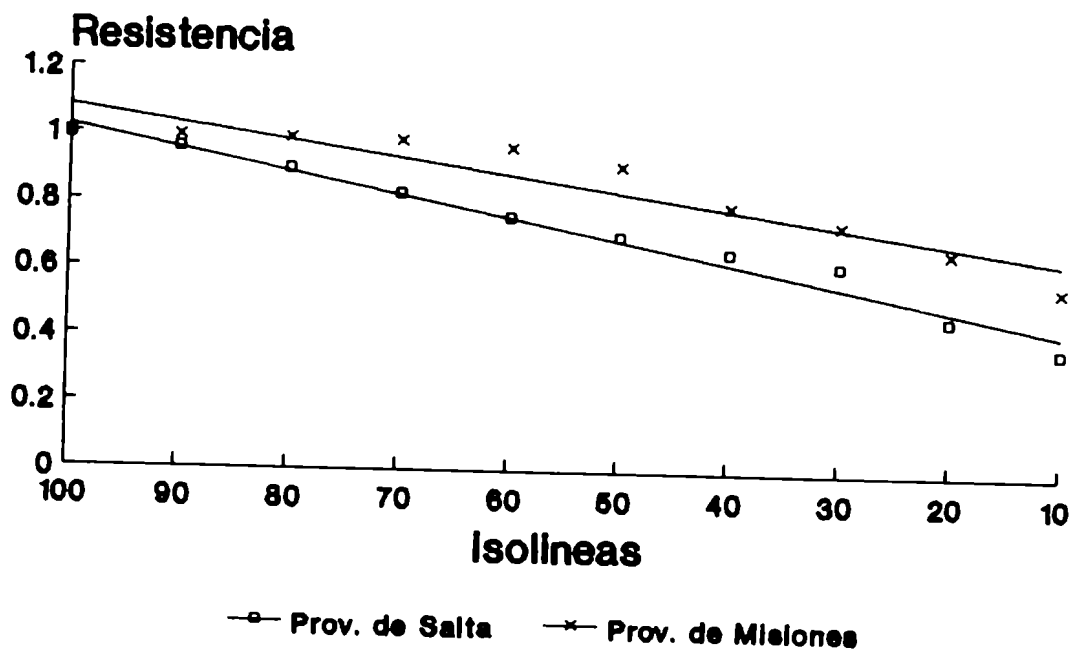
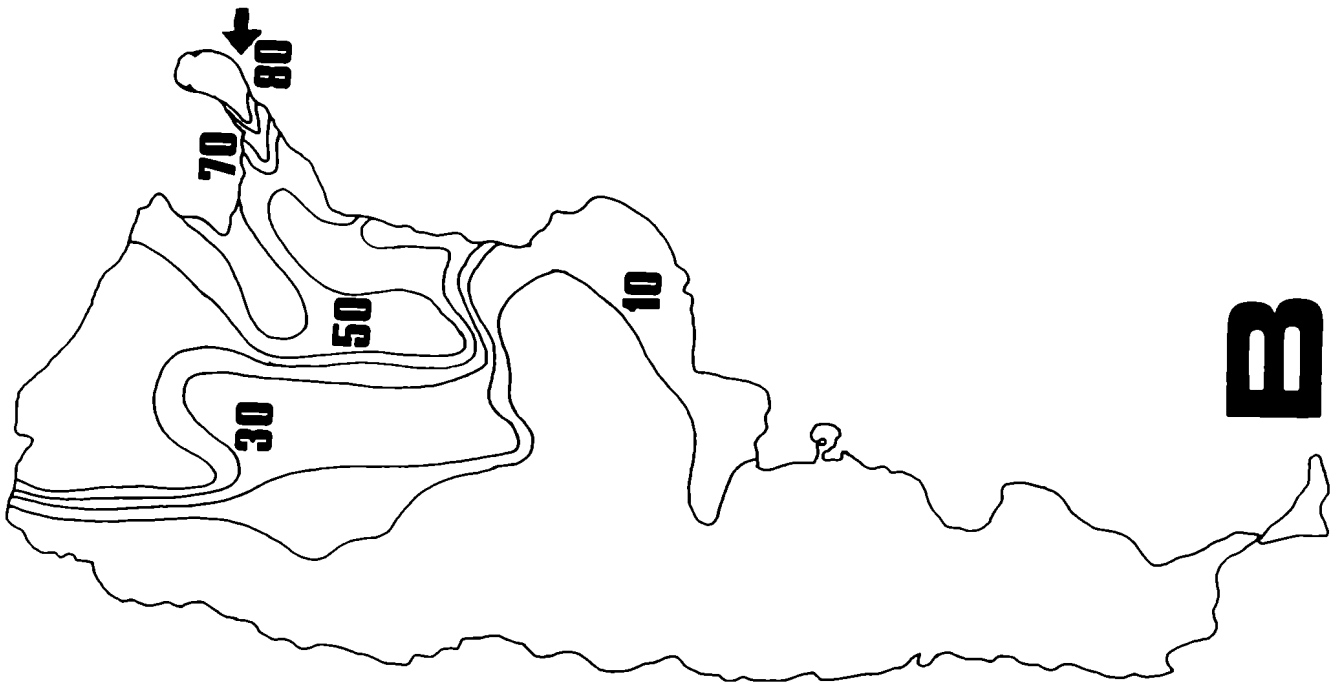
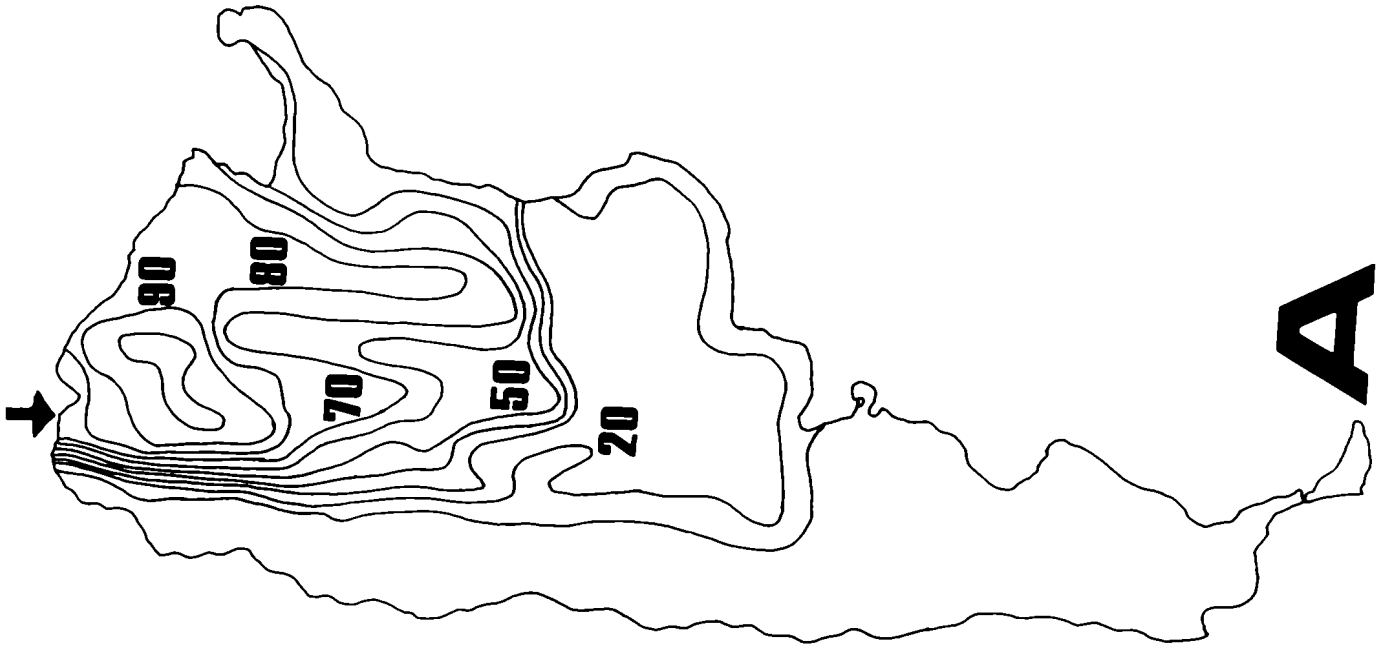


Fig. 3.10. Valores de resistencia ambiental para las spp cortadoras de diotiledoneas desde Salta y Misiones

Figs. 3.9a y b. Mapas equiprobabilísticos de las especies cortadoras de dicotiledóneas mostrando la pérdida de similitud faunística desde (A) bosque abierto de la Provincia de Salta y (B) selva lluviosa subtropical de la Provincia de Misiones.



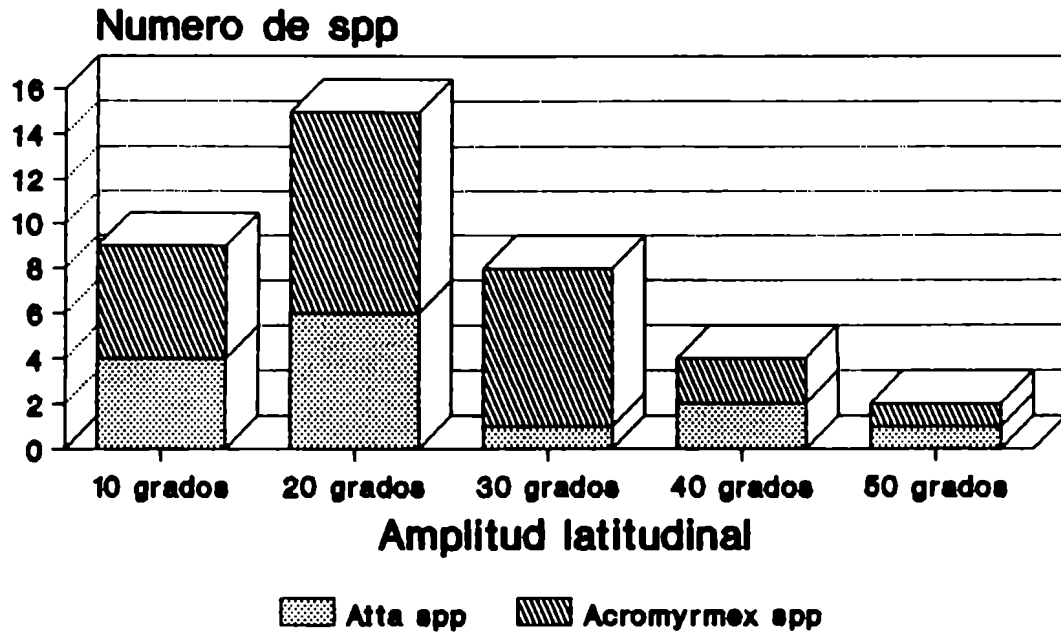
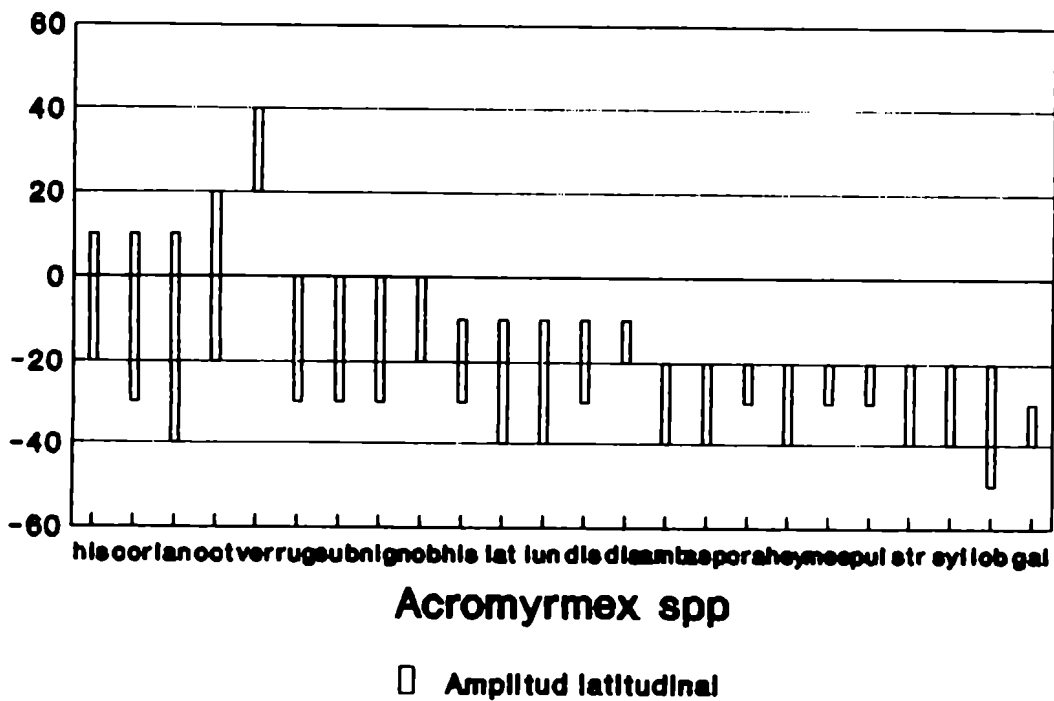
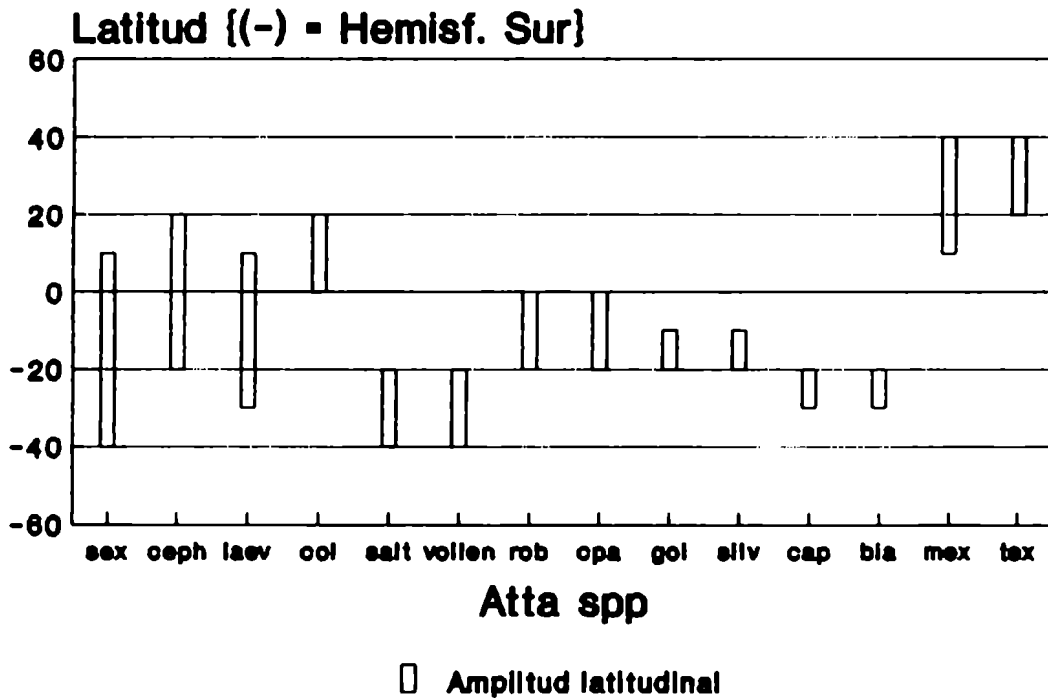


Fig. 3.11. Numero de spp de hormigas cortadoras con diferentes amplitudes latitudinales

Fig. 3.12 y 3.13. Amplitudes latitudinales y ubicación de las especies de *Atta* y *Acromyrmex*. Las pertenecientes al género *Atta* son, de izquierda a derecha: *sexdens*, *cephalotes*, *laevigata*, *colombica*, *vollenweideri*, *robusta*, *opaciceps*, *goiana*, *silvii*, *capiguara*, *biasphaerica*, *mexicana* y *texana*. Las pertenecientes al género *Acromyrmex* son, de izquierda a derecha: *hispidus*, *coronatus*, *landolti*, *octospinosus*, *versicolor*, *rugosus*, *subterraneus*, *niger*, *nobilis*, *hystrix*, *laticeps*, *lundii*, *disciger*, *diazi*, *ambiguus*, *aspersus*, *crassipinus*, *heyeri*, *mesopotamicus*, *pulvereus*, *striatus*, *sylvestrii*, *lobicornis* y *gallardoi*.



Apéndice 3.1. Ubicación continental de las especies de *Atta* y *Acromyrmex* con sus respectivas referencias.

Especie	lugar	cita
<i>Atta sexdens</i>	Panama (80°W, 8°25´N)	Weber 1969
	C. Rica, costa pacifica	Weber 1969
	Colombia 6°6´N 73°38´W	Weber 1969
	SudAmerica mapa	Weber 1966
	Timehri, Guyana	Wilson 1980
	Brasil, Sao Pablo	Fowler 1986, cita
	Brasil, Bahia	Fowler 1986, cita
	Paraguay	Fowler 1986, cita
	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978
	Panama	Weber 1966
	Brasil, Minas Gerais	Nogueira 1983
	Brasil, Minas Gerais	Vilela 1986
	Vzla., sureste	Jaffe 1986
	Brasil, Manaus 2°19S, 60°4W	Vasconcelos
	Paraguay	Fowler 1980
	Brasil, Manaus 2°25S, 59°50W	Vasconcelos 1988
	Paraguay	Fowler 1979
<i>Atta colombica</i>	Panama (80°W, 8°25´N)	Weber 1969
	Costa Rica	Weber 1969
	Colombia 8°N Golfo de Uraba	Weber 1969
	Colombia, Dep. Antioquia	Shepperd 1982
	Panama	Haines 1975
	CRica, Pen Osa 8°42´N, 83°29´W	Lugo 1973
	Panama, Gamboa 9°9´N, 79°44´W	Haines 1978
	C. Rica, Guancaste, Sta Rosa	Rockwood 1973
	C. Rica, Guancaste, Sta Rosa	Rockwood 1977
	Panama city	Howard 1990
	Panama, BCI	Bowers 1981
	SudAm hasta Misiones	Kusnezov 1978
<i>Atta texana</i>	Lousiana, USA	Moser 1986
	Texas, USA	Waller 1986
	Texas & Lousiana	Moser 1983
	ver la dist. en este paper	
	Mexico, noreste	Moser 1983
	Mexico, Veracruz	Moser 1983
Texas, Austin, USA	Waller 1982	
<i>Atta mexicana</i>	Arizona (sur), USA	Mintzer 1980
	Mexico	Mintzer 1980
<i>Atta volenweideri</i>	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978
	Chaco, Argentina	Bucher 1982
	Argentina Norte	Jonkman 1978, 76
	Paraguay Oeste	Jonkman 1978, 76
	Brasil sur	Fowler 1986
	Parguay, bajo Chaco	Fowler 1982
	Paraguay, Chaco	Fowler 1979
	Sureste de Brasil	Kusnezov 1978
	Uruguay	Kusnezov 1978
	Paraguay, Chaco	Kusnezov 1978
	Bolivia, Chaco	Kusnezov 1978
Arg hast Chaco y ERios	Kusnezov 1978	

Atta cephalotes	Panama (80°W, 8°25'N)	Weber 1969
	Costa Rica	Weber 1969
	Colombia 6°40'N 76°10'W	Weber 1969
	Colombia 4°26'N 75°14'W	Weber 1969
	Trinidad 62°1'W;10°4'N	JM Cherret 1969
	SudAmerica mapa	Weber 1966
	C. Rica 10°26'N;83°59'W	Nic-Orians 1991
	C.Rica, La Selva	Wilson 1980
	Trinidad 10°44'N;61°27'W	Jutsum etal 1981
	CRica,LSelva&Puntarenas	Rudolph 1986
	CRica,StaRosa,Guanacaste	Hubbel etal 1980
	America, mapa	Weber 1966
	Trinidad	Weber 1966
	Barbados	Weber 1966
	CRica,StaRosa	Hubbel 1983
	Trinidad	Cherret 1983
	CRica,Turrialba 9°45'N,83°40'W	Alvarado 1981
	CRica,StaRosa,Gcaste.	Roberts 1986
	Guatemala	Fowler 1986,cita
	Brasil,Bahia	Fowler 1986,cita
	Surinam	Kermarrec1986,cita
	Guyana	Cherret 1968
	Vzla-Brasil borde	Jaffe 1989
	Vzla,Alto Siapa,Amazonas	Jaffe 1989
	Brasil, Maraca	Jaffe 1989
	Vzla,GranSabana	Jaffe 1989
	Vzla,La Culebra,Amazonas	Jaffe 1989
	Vzla,AltoOrinoco,Amzonas	Jaffe 1989
	CRica,Guanacaste,StaRosa	Rockwood 1973
	Trinidad	Jutsum 1979
	CRica,Guanacaste,StaRosa	Howard 1988
	Trinidad	Barrer 1972
	Panama,BCI	Hodgson 1955
	Trinidad central	Lewis etal 1974
	Guyana	Cherret 1968
	CRica,Guanacaste,StaRosa	Rockwood 1977
Guyana	Cherret 1972	
CRica,Cartago 9°53'N,83°40'W	Chantal 1985	
CRica,Turrialba	Berish 1986	
Colombia,Meta 4°31'N,71°45'W	Mullenax 1979	
Brasil,Manaus 2°25'S,59°50'W	Vasconcelos 1988	
Atta laevigata	SudAmerica mapa	Weber 1966
	Llanos de Venezuela	A.Cedeno 1989
	Llanos Barinas, Vzla.	Farji 1992
	Llanos Colombianos	Hurt-Zapata1975
	Brasil, MinasGerais	Nogueira 1983
	Guyanas, mapa	Fowler 1986
	Paraguay,Caaguazu	Fowler 1983
	Trinidad	Fowler 1986,cita
	Brasil,Sao Pablo	Fowler 1986,cita
	Vzla,Sureste	Jaffe 1986
	Vzla, Monagas	Naccarata 1983
Atta bisphaerica	Paraguay, este de Asunc	Fowler 1982,cita
	Paraguay este y Chaco	Fowler 1979
Atta bisphaerica	Brasil,MinasGerais	Nogueira 1983
	Brasil, SaoPablo	Fowler 1986
Atta capiguara	Paraguay,Caaguazu	Fowler 1983
	Brasil,Sao Pablo	Fowler 1986
	Paraguay, este de Asunc	Fowler 1982
	Paraguay este-Chaco	Fowler 1979

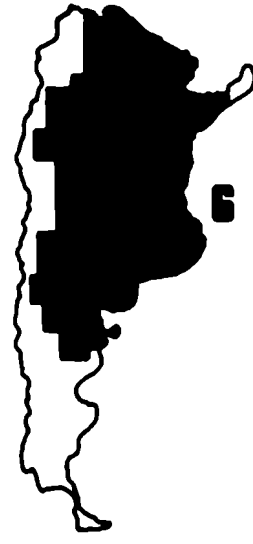
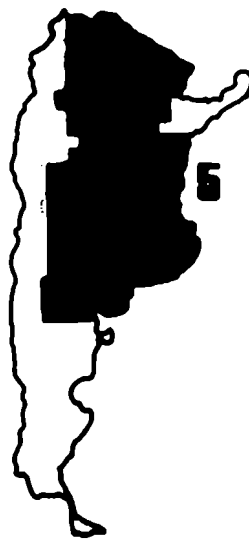
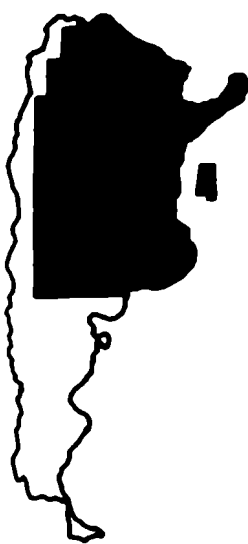
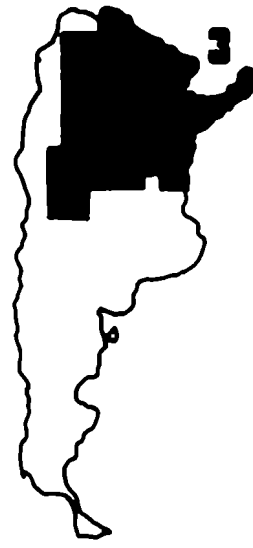
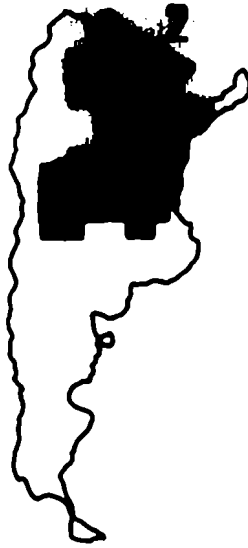
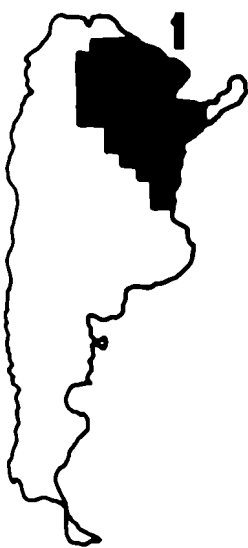
<i>Atta opaciceps</i>	Brasil noreste Brasil, Ceara Brasil, Bahia	Fowler 1986, cita Fowler 1986, cita Fowler 1986, cita
<i>Atta insularis</i>	Cuba 22°50'N 83°W	Pintera 1981
<i>Atta saltensis</i>	Chaco paraguayo Arg Oeste Chaco, Salta Tucuman, Catamarca Rioja, SE San Juan y NE Mendoza	Fowler 1979 Kusnezov 1978 idem

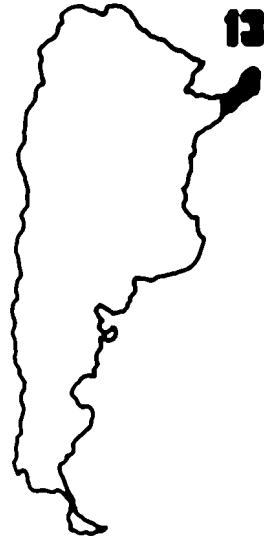
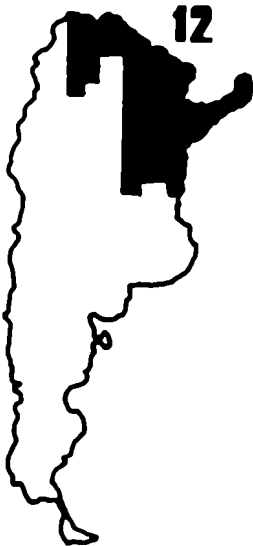
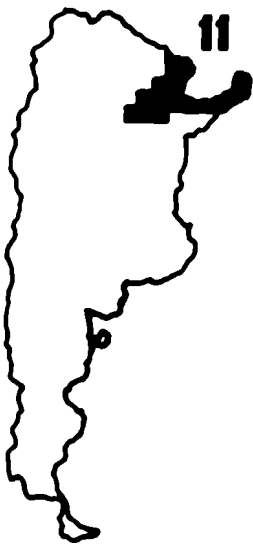
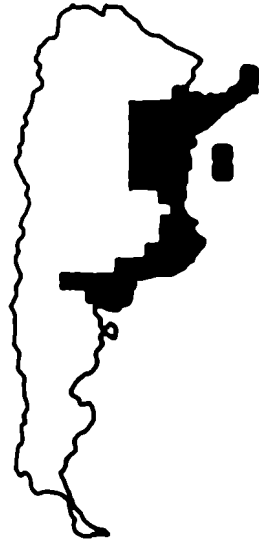
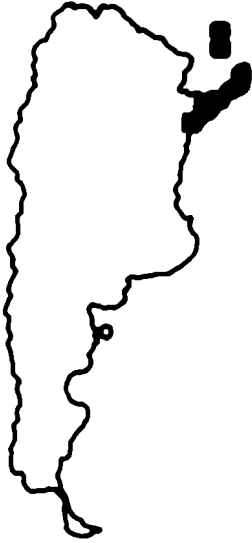
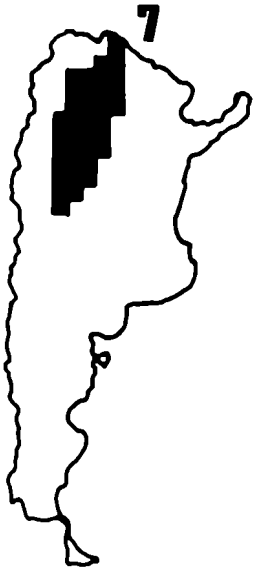
Especie	lugar	cita	
<i>Acrom. landolti</i>	Llanos W Vzla	Navarro & Jaffe 1985	
	Estado Monagas	Navarro & Jaffe 1985	
	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978	
	Llanos Vzla	Weber 1966	
	Paraguay, Caaguazu	Fowler 1983	
	Peru	Cherret 1986	
	Guyana	Fowler 1986, cita	
	Paraguay	Fowler 1986, cita	
	Brasil, Sao Pablo	Fowler 1986, cita	
	Vzla, Llanos	Fowler 1986, cita	
	Guyana	Fowler 1986, cita	
	Peru	Fowler 1986, cita	
	Ceara	Fowler 1986, cita	
	Brasil, Sao Pablo	Fowler 1986, cita	
	Brasil, Bahia	Fowler 1986, cita	
	Paraguay	Fowler 1986, cita	
	Argent, Mendoza?	Fowler 1986, cita	
	Vzla, sureste	Jaffe 1986	
	Vzla, Oeste, Zulia?	Rubio 1977 citado	
	Paraguay, Asuncion	Fowler 1977	
	Paraguay, Asuncion	Fowler 1982	
	Paraguay, Asunc Este	Fowler 1982	
	Paraguay	Fowler 1979	
	Uruguay	Holldobler & Wilson 1990	
	<i>Ac. coronatus</i>	Brasil, Sao Pablo	Fowler 1986, cita
		Brasil, Amazonas	Fowler 1986, cita
		Paraguay este	Fowler 1979
Argent (ver cita)		Kusnezov 1978	
Brasil, Paraguay		Kusnezov 1978	
Mexico, Peru, Ecuad		Kusnezov 1978	
Bolivia		Kusnezov 1978	
Hasta C. Rica	Holldobler & Wilso		
<i>Ac octospinosus</i>	C. Rica, LaSelva	Rudolph 1986	
	Trinidad	Weber 1966	
	Trinidad	Cherret 1983	
	Trinidad	Fowler 1986, cita	
	Guadalupe	Therrien et al. 1986	
Trinidad	Jutsum 1979		

Ac. crassipinus	Paraguay Paraguay este	Fowler 1986,cita Fowler 1979
Ac. hystrix	Brasil, Amazonas	Fowler 1986,cita
Ac. muticonodis	Brasil, Sao Pablo	Fowler 1986,cita
Ac. ambiguus	Paraguay Argent(ver cita) Uruguay, Brasil merid	Fowler 1979 Kusnezov 1978 idem
Ac. disciger	Paraguay este	Fowler 1979
Ac. hispidus	Paraguay este Argentina Brasil merid Paraguay, Bolivia	Fowler 1979 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. striatus	Paraguay, Chaco Argentina Uruguay Paraguay oeste Bolivia	Fowler 1979 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. fracticornis	Paraguay Argentina	Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. balzani	Paraguay Brasil Uruguay Argentina Bolivia Llanos Orient Guyanas Venezuela	Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. aspersus	Argentina Brasil, Paraguay Bolivia, Colombia	Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. versicolor	Arizona, USA Tempe, Arizona, USA	Mintzer 1980 Gamboa 1975
Ac rugosus	Paraguay, Asuncion Paraguay, Caaguazu Paraguay, este Asunc Paraguay este Argent(ver cita) Brasil, Paraguay Colombia	Fowler 1978 Fowler 1983 Fowler 1982,cita Fowler 1979 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978
Ac. heyeri	Paraguay, Asuncion Paraguay Uruguay Brasil meridional Argentina	Fowler 1978 Fowler 1979 Kusnezov 1978 Kusnezov 1978 idem

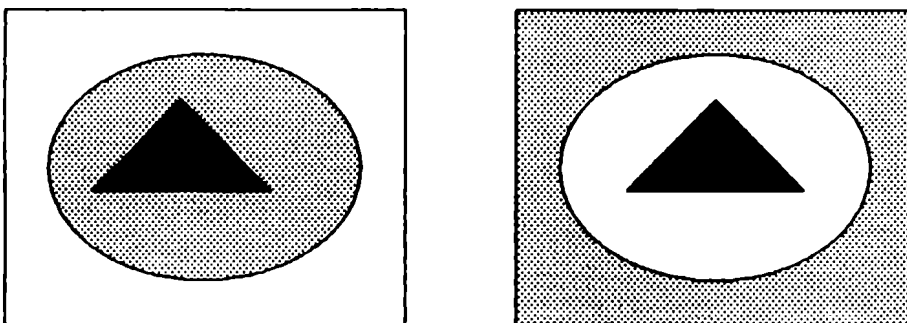
Ac. lundii	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978
	Uruguay, Pampas	Weber 1966
	BsAs, Argentina	Weber 1966
	Paraguay	Fowler 1979
	Argentina	Kusnezov 1978
	Uruguay, Paraguay	Kusnezov 1978
Ac. crassispinus	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978
	Paraguay, Asuncion	Fowler 1978
	Paraguay este	Fowler 1979
	Arg(Misiones)	Kusnezov 1978
	Brasil, Bolivia	Kusnezov 1978
	Uruguay, Paraguay	Kusnezov 1978
Ac. subterraneus	Paraguay	Fowler 1986
	Paraguay este	Fowler 1979
Ac. lobicornis	C.dePatagones, Arg	Weber 1966
	Argent, Mendoza?	Fowler 1986, cita
	Paraguay este	Fowler 1979
	Argent, Rio Negro	Farji Brener (obs.)
	Uruguay, Paraguay	Kusnezov 1978
	Bolivia, Brasil	Kusnezov 1978
Argent(ver cita)	Kusnezov 1978	

Apéndice 3.2. Rangos geográficos de las 14 especies de hormigas cortadoras que habitan Argentina. 1 = *Atta vollenweideri* (M), 2 = *Acromyrmex heyeri* (M), 3 *Acromyrmex landolti* (M), 4 *Acromyrmex striatus* (MD), 5 *Acromyrmex lundii* (MD), 6 *Acromyrmex lobicornis* (MD), 7 = *Atta saltensis* (D), 8 *Atta sexdens* (D), 9 *Acromyrmex ambiguus* (D), 10 *Acromyrmex aspersus* (D), 11 = *Acromyrmex coronatus* (D), 12 *Acromyrmex hispidus* (D), 13 = *Acromyrmex laticeps* (D), y 14 *Acromyrmex rugosus* (D).





**SEGUNDA PARTE: Hormigas cortadoras de hojas
como generadoras de disturbios en diferentes
ambientes**



*Hormigueros generando heterogeneidad
o la hipótesis del "Gruyere Negativo"*

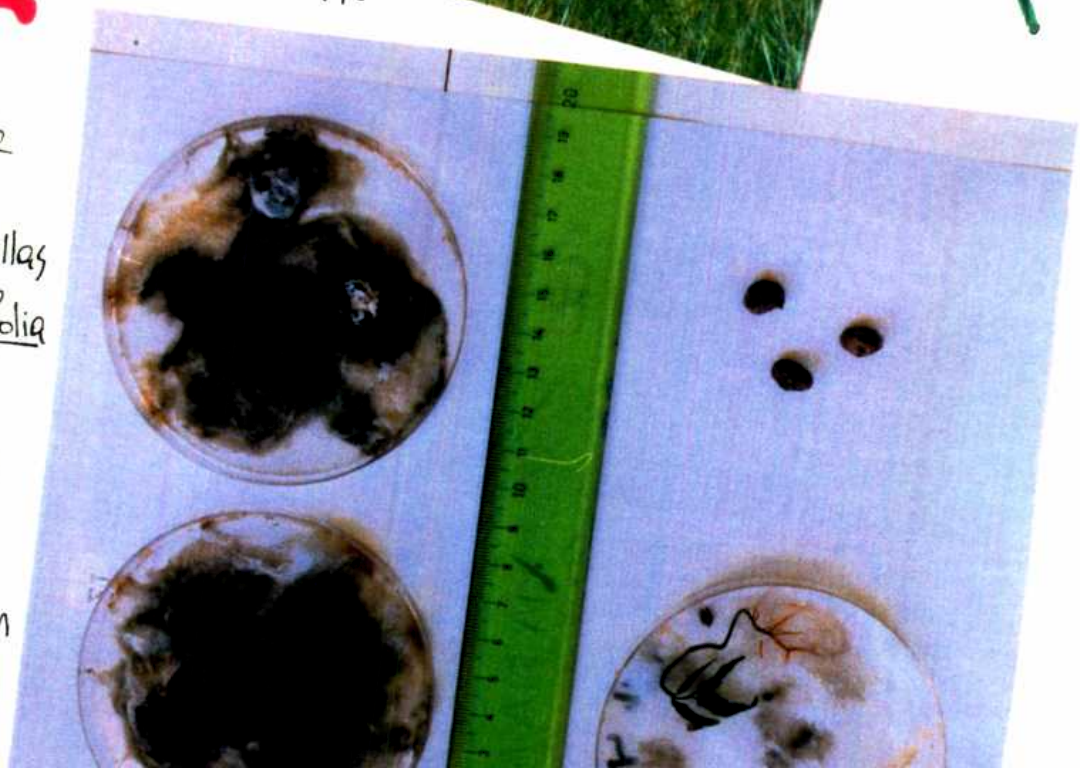
FOTO 0: Efecto de "clareo" ocasionado por un hormiguero de Atta cephalotes en una selva lluviosa tropical de Panamá.



FOTO 1: Agrupaciones arbóreas asociadas a nidos de Atta laevigata en una sabana-parque de Venezuela.



FOTO 2: Experiencia de laboratorio. Después de 24 horas las semillas de pirica velutinifolia "por las que se germinan" enteras han sido atacadas por termitas.



4. HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS COMO GENERADORAS DE DISTURBIOS EN DIFERENTES AMBIENTES.

4.1. Formación de "claros" por *Atta cephalotes* en una selva lluviosa tropical de Panamá: su relación con la estructura externa del nido y los patrones espaciales de forrajeo.

4.1.1. Introducción

Los disturbios son reconocidos como los principales agentes que modifican la heterogeneidad espacio-temporal en las selvas tropicales, afectando la abundancia y composición relativa de las especies existentes (Denslow 1985). Debido a su importancia, muchos autores consideran la selva tropical como un mosaico de parches generados por disturbios (ver Brokaw 1985). Sus principales efectos son alterar la cantidad y/o calidad de los recursos para el crecimiento de las plantas, modificando la disponibilidad de agua, luz y nutrientes (Canham & Marks 1985). Uno de los disturbios mas comunes en la selva es la generación de claros por caída de árboles, en donde el cambio mas conspicuo es un aumento de la duración, intensidad y variación en la calidad de la luz. Esto a su vez genera altos niveles de evaporación del suelo, un aumento en la temperatura y mayores fluctuaciones microclimáticas (Brokaw 1985).

La defoliación también puede operar como un caso especial de formación de parches por disturbios (Denslow 1985). Si la herbivoría causa una mortalidad diferencial en la vegetación, la reducción de la dominancia de las especies localmente más

abundantes genera espacios disponibles para otras especies de la comunidad. Por ejemplo, la alta diversidad de la selva lluviosa tropical es atribuida en parte a la predación diferencial de semillas e individuos juveniles por insectos (Janzen 1970, Connell 1971).

Ambos tipos de disturbios -la generación de claros y la defoliación selectiva- se encuentran ampliamente representados en las actividades de las hormigas cortadoras de hojas.

Por un lado, la construcción y mantenimiento de los nidos de *Atta* producen una zona "limpia" de vegetación en sus alrededores -similar a los claros causados por la caída de los árboles-, que pueden abarcar una superficie de hasta 250 m² (Cherret 1989). Paralelamente, su extenso y múltiple sistema de senderos de forrajeo, de hasta 100 metros de largo por 15 cm de ancho, amplían el área disturbada generando micro-claros (Fowler 1977, Cherret 1989).

Por otro lado, las hormigas cortadoras de hojas poseen una gran capacidad defoliadora, atacando una amplia gama de especies vegetales preferidas (ver introducción). Su consumo es realmente notable en la selva tropical, disminuyendo un 17% el nivel de producción de hojas (Cherret 1989). Su importancia como consumidores primarios queda claro al considerar que todos los herbívoros en la selva de El Verde, Puerto Rico (donde no hay hormigas cortadoras), consumen solo un 7% (Odum 1970, Cherret 1989). En Panamá, por ejemplo, las colonias de *Atta* causan más del 80% del daño foliar en las selvas lluviosas (Wint 1982).

Pocos trabajos han analizado la relación entre la dinámica externa del nido y los patrones de defoliación. Sin embargo, esta relación podría poseer gran influencia en la ubicación e intensidad de los disturbios generados por las hormigas cortadoras en la selva tropical.

El análisis de las estrategias areales de forrajeo comprende el estudio del diseño espacio-temporal del territorio en explotación (Hölldobler & Lumsden 1980). Las colonias de hormigas cortadoras de hojas poseen características que hacen muy interesante dicho análisis. Sus nidos son sésiles, pueden vivir hasta 20 años y poseen un sistema de senderos bien definidos ("trails") los cuales son utilizados como vía de tránsito hacia y desde los parches en explotación. Estos caminos permanecen libres de obstáculos gracias a la labor de las hormigas, que mantienen una constante tarea de "limpieza" durante su uso. Su extensión pueden llegar hasta 125 metros y permanecer visibles durante largos períodos (Gamboa 1975, Fowler et al. 1986b). Su funcionalidad es diversa. Por una lado, los senderos son caracterizados principalmente como un sistema para explotar recursos predecibles (Carroll & Janzen 1973). Sin embargo, también pueden ser considerados marcas territoriales de tipo físico en donde existe reclutamiento químico, cuya presencia previene y protege el área de forrajeo de posibles competidores (Jaffé & Howse 1979, Fowler & Stiles 1980, Traniello 1989). Por estas razones, los senderos son los signos más significativos de la actividad de una colonia, especialmente en las especies del género *Atta* (Fowler 1978, Fowler & Robinson 1979, Weber 1982).

Una particular característica es su utilización discontinua en el tiempo. Muchas veces un camino es dejado de transitar y/o nuevas rutas son abiertas en lapsos muy breves sin razón aparente. Esto se debe a que las hormigas cortadoras suelen abandonar el árbol atacado antes de defoliarlo completamente (Cherret 1968a, Rockwood 1977). Fowler & Stiles (1980) postulan que las hormigas cortadoras optimizan su forrajeo siguiendo la ubicación de los parches más palatables. Como la posición de dichos parches cambia espacial y temporalmente, esto se manifiesta en defoliaciones parciales y en el uso/abandono de los senderos. Los resultados obtenidos por Howard (1990) apoyan esta hipótesis, demostrando que existe una gran variación intraespecífica en la calidad del material vegetal, tanto entre individuos como en diferentes hojas dentro de una misma planta.

Sin embargo, pese a que estas investigaciones explican las causas de la rotación en el uso/abandono de los caminos, el estudio de su dinámica y posibles consecuencias sobre el ambiente son escasos. Por ejemplo, la disposición de los senderos podría determinar parcialmente el descubrimiento y recolección de los recursos (ver Fowler & Stiles 1980, Sheperd 1982). En consecuencia, podrían existir áreas con más posibilidades de ser explotadas, condicionando la forma y ubicación de zonas disturbadas.

4.1.2. Objetivos

En este capítulo solo se analizarán las características de las actividades consideradas generadoras de disturbios, sin

profundizar sobre sus efectos en la estructura de la vegetación. Por un lado se cuantificará las modificaciones generadas por los nidos de *Atta cephalotes* y su actividad defoliadora. Por otro lado se analizarán los patrones espaciales de forrajeo, enmarcados en un contexto de integración del comportamiento individual con un nivel más complejo de tipo colonial. Para ello, se trabajó en un plano descriptivo y otro predictivo, formulándose las siguientes preguntas:

¿Qué cantidad de material vegetal fresco consume *Atta cephalotes* y cuál es la superficie "clareada" debido a la construcción de sus grandes nidos?

¿Cómo se distribuyen en el espacio y el tiempo los disturbios generados por estas actividades?

Para intentar responder estas preguntas, se plantearon los siguientes objetivos (1) estimar el impacto defoliador y la superficie "clareada" por los hormigueros de *Atta cephalotes*, y (2) determinar la relación existente entre la arquitectura externa del nido y los patrones espaciales de forrajeo.

Se puso a prueba la hipótesis de que las zonas de búsqueda y explotación de nuevos recursos están condicionadas por la disposición de los senderos de forrajeo y la ubicación de los árboles atacados. De ser esta hipótesis correcta, se espera encontrar una mayor cantidad de hormigas explorando asociadas a los senderos en las cercanías de los parches en explotación.

Por otra parte, se analizó la dinamicidad temporal de dicho proceso, estudiando la disposición de los senderos y la rotación en su utilización.

4.1.3. Métodos

Los muestreos fueron realizados durante los meses de agosto, septiembre y octubre de 1989. Se localizaron 11 nidos de *Atta cephalotes*, 7 en la isla de Barro Colorado y 4 en el Parque Nacional "Soberanía", en Gamboa, Panamá. El clima es estacional, con un período húmedo desde abril a noviembre y uno seco que abarca desde diciembre a marzo. La zona está caracterizada como selva tropical decidua y siempreverde estacional, con una antigüedad de entre 75 y 200 años (ver Leight et al. 1982). A cada colonia se le estimó la superficie de selva clareada mediante la fórmula $A = \pi \cdot r^2$, considerando al nido como el eje de un sistema polar de coordenadas (ver Hölldobler & Lumsden 1980). Con el objetivo de cuantificar el impacto a la vegetación, en 6 nidos elegidos al azar se midieron en sus 3 senderos más transitados la cantidad de hormigas cargadas ingresando al hormiguero por minuto. En cada sendero se realizaron 10 muestreos en diferentes horas diurnas, totalizando 180 mediciones. Con el objetivo de analizar la relación entre la disposición de los senderos y los patrones espaciales de búsqueda se realizó el siguiente experimento de campo. En cada nido se seleccionaron los senderos de mayor actividad forrajera y se siguió su dirección hasta localizar el árbol atacado. Se realizaron censos de "hormigas exploradoras" a 30 cm y 150 cm paralelos al sendero en 3 posiciones diferentes: cerca del árbol atacado, a mitad de camino entre el árbol y el nido, y cerca del hormiguero. Los censos se efectuaron registrando la cantidad de hormigas explorando dentro de un cuadro de 20 x 40 cm. Posteriormente, se

procedió a la clausura del árbol atacado mediante una banda untada en grasa de Litio. Luego de unas horas -cuando el impedimento de forrajear generaba un aumento en la búsqueda de nuevos recursos-, se realizaron nuevamente los censos de exploradoras. Cada nido fue considerado como su propia réplica (antes versus después de la clausura, $n=11$). Cuando las hormigas se encontraban en actitud de búsqueda, se procedió a medir sus movimientos angulares. Se eligieron al azar entre 4-8 hormigas por nido y se las siguió en su recorrido marcando su ubicación cada 5 segundos mediante un banderín numerado. Los individuos que mostraron signos de perturbación fueron anulados del análisis. Luego las marcas fueron unidas por un hilo y medido cada ángulo respecto de su trayectoria anterior.

Con el objetivo de analizar la disposición espacio-temporal de los árboles atacados y los ritmos de uso/abandono de caminos, fueron seguidos los patrones espaciales de forrajeo en un nido adulto de *Atta cephalotes* durante 7 días consecutivos. En cada día fueron mapeados (a) cantidad, distancia y orientación (ángulo respecto el norte) de cada árbol atacado y/o abandonado, y (b) cantidad, longitud y orientación de los senderos nuevos y abandonados.

La cantidad de hormigas explorando en los diferentes sectores del sendero fueron compradas mediante una prueba de χ^2 , y la cantidad de exploradoras antes y después de la clausura mediante una prueba de Wilcoxon (Sokal & Rohlf 1981). Los datos angulares (movimiento de exploradoras, disposición de árboles atacados y uso/abandono de senderos) fueron analizados mediante estadística circular (ver Cain 1989, Batschelet 1981).

4.1.4. Resultados

Atta cephalotes poseen un gran efecto defoliador sobre la vegetación de la zona donde se encuentran, ya sea generando "claros" de entre 50 y 150 m² en el área circundante al nido, como por su gran nivel de forrajeo (Tabla 4.1.1). Por otra parte, la exploración de nuevos recursos se realiza principalmente en las cercanías del parche (árbol) que está siendo atacado, ya sea a 30 cm ($X^2=68.7$, $P <.001$) o a 150 cm paralelo al sendero ($X^2=55$, $P <.001$) (Fig. 4.1.1a y b). Esto fue ratificado por la experiencia de clausura, en donde la cantidad promedio de exploradoras aumentó significativamente solo al final de los senderos, tanto a 30 cm ($Z = 3.1$, $P <.002$) como a 150 cm ($Z = 2.7$, $P <.007$, prueba de Wilcoxon) (Figura 4.1.2).

Las obreras exploradoras mostraron en cada nido analizado un claro patrón de movimiento angular, con una dirección preferencial hacia adelante respecto de su posición anterior (Tabla 4.1.2). Considerando los vectores angulares de cada nido como buenos indicadores del movimiento de búsqueda, las hormigas de la especie *Atta cephalotes* exploran preferencialmente en un ángulo promedio de 3.7° ($r = 0.99$) respecto de su dirección anterior, con una desviación angular de 8° (prueba de Rayleigh, $P <.001$, Batschelet 1981) (Fig. 4.1.3).

Apoyando la hipótesis de la importancia de los senderos como determinantes espaciales del forrajeo, las plantas atacadas muestran una disposición angular agrupada respecto de los caminos utilizados (Fig. 4.1.4 y 4.1.5). La ubicación de los senderos no

puede diferenciarse de una distribución angular regular (azarosa), cubriendo la mayor proporción de área (Prueba de Rayleigh $P > .55$, Fig. 5). Tampoco puede diferenciarse de una distribución azarosa (regular) la ubicación angular de los árboles abandonados con 1, 2, 3 y 4 días consecutivos de ataque (Prueba de Rayleigh, $P > .25$, Fig. 4.1.6). Los datos de las plantas atacadas y abandonadas en detalle puede apreciarse en la Tabla 4.1.3.

4.1.5. Discusión

Los resultados obtenidos sugieren que la ubicación y arquitectura externa del nido juegan un importante papel en la ubicación de los disturbios generados por *A. cephalotes*. Las características sedentarias de las colonias condicionan a que sus procesos sean una combinación de estaticidad y dinamicidad, logrando una movilidad en el tiempo que no pueden realizar en el espacio. Por un lado, el crecimiento del hormiguero implica un aumento focalizado del efecto de "limpieza" en la vegetación circundante. Por otro lado, la rotación de los procesos puntuales de clareo por utilización de senderos y defoliación diferencial mantienen y amplían dichos efectos sobre su área de forrajeo. Como sus actividades rotan alrededor del nido, generan una zona disturbada cuya ubicación es estática espacialmente pero su grado de modificación dinámico temporalmente. Estas características lo diferencian de otros procesos generadores de disturbios (por ejemplo, caída de árboles), donde su localización es también

focalizada, pero su dinamicidad depende más de la asincronía temporal inter-disturbio que de un dinamismo intra-disturbio.

Los nidos de las hormigas cortadoras, especialmente en especies de *Atta*, son estructuras de dimensiones formidables cuya construcción y mantenimiento genera un gran área disturbada (Alvarado et al. 1981, Bucher 1982). Aparte de los efectos indirectos por incrementar el nivel nutritivo del suelo (a discutir en otro capítulo), la construcción del hormiguero modifica la estructura de la comunidad vegetal principalmente mediante tres procesos: (a) las obreras cortan la vegetación cercana a las entradas del hormiguero hasta defoliarlas completamente, (b) la construcción de sus cámaras subterráneas destruyen el sistema radicular de las plantas cercanas, y (c) la acumulación de tierra en el exterior debido a sus excavaciones puede cubrir a determinadas especies vegetales ocasionando su muerte y/o modificar su morfología (Bucher & Zuccardi 1967, Coutinho 1982).

En las selvas tropicales de Panamá, *Atta cephalotes* produce un efecto de "clareo" alrededor de sus nidos que ocasiona la mortalidad de gran parte de la vegetación en un área entre 50 y 150 m² (Tabla 4.1.1). La magnitud de esta superficie está dentro de los valores considerados mínimos para que la invasión de especies pioneras posea éxito (ver Brokaw 1985). Esto permite a la vegetación colonizar el "claro" mediante especies resistentes a la defoliación durante la vida activa de la colonia, o por medio de individuos con menos defensas cuando el nido es abandonado o muere. Estos "clareos" podrían ser importantes, ya

que estudios experimentales y observaciones de campo muestran que diferencias de microhabitat dentro y entre claros determinan la germinación y establecimiento de algunas especies en las selvas tropicales (Werner 1979, Groos & Werner 1982, Vazquez-Yanes & Smith 1982, Putz 1983, Collins et al. 1985). Por ejemplo, la zona circundante a los nidos de *Atta colombica* en Panamá se caracterizan por poseer un patrón de vegetación diferente al resto de la selva (Haines 1975).

Considerando a la defoliación selectiva como un agente productor de disturbios, es interesante analizar los niveles de consumo que posee *Atta cephalotes*. En ambientes tropicales, *Atta laevigata* posee una relación entre el peso seco (g.) del material consumido y el número de hormigas cargadas de $y = 0.01 * x^{0.93}$ ($F = 92.7$ $P < .001$, $R^2 = .94$) (Farji Brener, inédito). Utilizando esta ecuación para *A. cephalotes*, obtenemos que 100 hormigas cargadas equivalen a 1 gramo de vegetación consumida (en peso seco). Los resultados expresados en la Tabla 4.1.1 sugieren un consumo para *A. cephalotes* -tomando un promedio de 10 horas de defoliación diarias-, entre 11-34 kilos mensuales, valores que pese a estar seguramente subestimados se encuentran dentro del rango cosechado en otras especies de *Atta* (Fowler et al. 1986a). Estos niveles de herbivoría ayudan a comprender la muerte de los árboles que sufren defoliación repetida (Rockwood 1975. Leston 1978). Este proceso es particularmente importante, dado que una mortalidad diferencial puede aumentar la diversidad generando espacios disponibles para otras especies de la comunidad, ya sea por exclusión competitiva (Paine 1966, Janzen 1970) o incrementando

la heterogeneidad ambiental y por ende la partición de recursos (Denslow 1980, Tilman 1982).

Los esfuerzos defoliadores no son iguales en todo el territorio de forrajeo. Los senderos juegan un papel determinante en la localización y explotación de los futuros parches en *Atta cephalotes*, mostrando una tendencia semejante a la encontrada por Sheperd (1982) para *Atta colombica*. La exploración ocurre en estrecha relación con la disposición de los senderos, y es centralizada en las cercanías de los parches en explotación (Figs. 4.1.4 y 4.1.5). Los patrones de búsqueda por parte de las hormigas en dichas zonas sugieren una estrategia óptima de exploración. Por un lado, un movimiento hacia adelante respecto de su dirección anterior disminuye la probabilidad de investigar un área recientemente explorada (Pyke 1977, 1978, Zimmerman 1979). Por otro lado, ángulos menores de giro poseen mayor eficiencia que ángulos más amplios en los procesos individuales de descubrimiento, aunque dicho costo puede reducirse en grandes "redes" de hormigas (Adler & Gordon 1992). La optimización del movimiento individual de búsqueda en áreas espacialmente localizadas determina la ubicación de zonas con mayor posibilidad de ser defoliadas. Consecuentemente, esto condiciona áreas con mayor posibilidad de ser disturbadas ya sea por consumo diferencial o aperturas de senderos hacia los recursos descubiertos. La dinamicidad temporal de este proceso implica modificaciones en la geometría de los territorios de forrajeo y cambios en la dirección y uso de los senderos. Dado que éstos se mantienen aunque no sean temporariamente transitados (Gamboa

1975), a medida que la colonia aumenta de tamaño la cantidad y desarrollo de los caminos se incrementa (Fowler 1978) generando mayores modificaciones al medio debido a un aumento en la densidad del territorio clareado. Esto puede observarse en *Atta cephalotes*, donde la disposición de los caminos cubren angularmente la mayor parte del territorio alrededor del nido (Fig. 4.1.4). Esta disposición se repite en otras especies de *Atta*, lo que podría estar indicando un patrón general (Tabla 4.1.4).

Por otra parte, la rotación en el uso/abandono de los caminos revela una gran dinamicidad en la ubicación de los esfuerzos defoliadores. La orientación angular de los árboles abandonados no se diferencia significativamente de una distribución regular, mostrando que la actividad forrajera cubre temporalmente gran parte del territorio (Tabla 4.1.3 y Fig. 4.1.6). Debido a que el muestreo fue realizado solo durante 7 días consecutivos, es probable que en un lapso más prolongado la presencia de hormigas en el área de forrajeo sea aún mayor. Un efecto visible de la rotación en el uso de los senderos y la ubicación de los árboles atacados es un cubrimiento general del área, abarcando temporalmente un territorio más extenso (Fig. 4.1.7). Dado que tanto los nidos de hormigas como las plantas atacadas son sésiles, la ventaja de dominar una amplia área de forrajeo es obvia, en el sentido de maximizar el patrón defoliador minimizando la competencia mediante territorialidad (Traniello 1989). Paralelamente, los senderos permanentes podrían actuar como una especie de "memoria física" de la colonia,

mostrando la ubicación espacial de los parches que serán palatables en alguna época del año. La variación temporal en su uso probablemente acompaña a la variación en la calidad de los recursos (Fowler & Stiles 1980). De esta forma los senderos permanentes que aparentemente no son usados por un tiempo, serán utilizados en alguna época del año. Este patrón de aparente estaticidad espacial y dinamismo temporal está asociado con la permanente búsqueda de nuevos recursos, y podría poseer importantes consecuencias relacionadas con la generación de claros en la selva.

Los resultados de este trabajo sugieren que el "clareo" de las áreas centrales del nido y la relación de los senderos con los procesos de búsqueda y defoliación están determinando zonas con diferentes niveles y tipos de disturbios (Fig 4.1.8). Dado que el primer efecto es fijo y el segundo dinámico en el tiempo, el resultado involucra una amplia zona con posibilidad de ser modificada. Si incorporamos la superficie delimitada por los árboles atacados, el territorio de las hormigas cortadoras puede abarcar desde un mínimo de 507 m² hasta un máximo de 10600 m² para diferentes especies de *Atta* (Fowler et al. 1986b). Estas magnitudes confirman la importancia de las hormigas cortadoras como modificadoras del ambiente, enfatizando la necesidad de futuros estudios sobre los efectos que cada uno de los procesos aquí analizados posee sobre la comunidad vegetal de las selvas tropicales.

Tabla 4.1.1. Superficie clareada (estimada) y capacidad defoliadora (hormigas cargadas/minuto) para 11 colonias de *Atta cephalotes* en una selva lluviosa tropical de Panamá.

Nido	Superficie	Rutas	Hormigas cargadas	N
1	80 m ²	1a	91 ± 11	10
		1b	120 ± 15	10
		1c	71 ± 10	10
2	80 m ²	2a	55 ± 7	10
		2b	21 ± 5	10
		2c	106 ± 15	10
3	80 m ²	no fue medida la tasa de forrajeo		
4	150 m ²	3a	178 ± 39	10
		3b	121 ± 15	10
		3c	204 ± 27	10
5	80 m ²	no fue medida la tasa de forrajeo		
6	80 m ²	no fue medida la tasa de forrajeo		
7	80 m ²	no fue medida la tasa de forrajeo		
8	50 m ²	8a	91 ± 13	10
		8b	26 ± 6	10
		8c	63 ± 8	10
9	80 m ²	no fue medida la tasa de forrajeo		
10	100 m ²	10a	133 ± 15	10
		10b	160 ± 14	10
		10c	267 ± 47	10
11	100 m ²	11a	124 ± 11	10
		11b	121 ± 19	10
		11c	36 ± 6	10

Los muestreos corresponden a la cantidad de hormigas cargadas ingresando al nido por minuto. Fueron seleccionados los 3 senderos más transitados por nido. Los valores de tabla son promedios ± DS. La superficie de cada hormiguero fue estimada considerando al área clareada como circular ($A = \pi \cdot r^2$)

Tabla 4.1.2. Las hormigas exploran preferencialmente hacia adelante respecto de su dirección anterior. Vectores angulares promedios (ϕ) con su longitud (r) y significación estadística. Cada vector fue calculado a partir de la sumatoria de las medidas angulares tomadas a las hormigas de cada nido (ver explicación en el texto). N= número de hormigas, n= número de ángulos.

Nido	N	n	r	ϕ
1	6	86	0.47	14°***
2	6	78	0.35	13°***
3	4	62	0.41	358°***
4	8	77	0.35	5°***
5	5	89	0.36	340°***
6	4	89	0.18	1°*
7	4	45	0.20	25°
8	8	78	0.34	5°**
9	4	87	0.23	355°**
10	6	88	0.30	15°***
11	7	57	0.28	7°*
Total	62	836		

(***)= $P < .001$, (**)= $P < .01$ y (*)= $P < .05$ (prueba de Rayleigh, ver *Circular Statistics in Biology*, Batschelet 1981)

Tabla 4.1.3.. Cantidad de árboles recién atacados (izquierda) y recién abandonados (derecha) por día y por sendero en una selva tropical de Panamá. Más del 45% del total fueron abandonados antes de su completa defoliación. Datos obtenidos de un nido adulto de *Atta cephalotes*.

Día	Sendero								Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1	8/0	0/0	4/0	2/0	0/0	0/0	1/0	0/0	15/0
2	4/1	1/0	3/0	0/1	2/0	0/0	0/0	0/0	10/2
3	0/2	3/0	1/2	0/0	0/0	1/0	0/0	1/0	6/4
4	1/2	2/2	3/2	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	7/6
5	0/2	2/2	1/3	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/7
6	3/0	2/1	5/0	0/0	0/2	0/1	0/0	1/1	11/5
Total	16/7	10/5	17/7	2/1	2/2	1/1	2/0	2/1	----- 52/24

Tabla 4.1.4. Distribución angular de los senderos de forrajeo en algunas especies de hormigas cortadoras.

Fuente	Lugo et al. 1973	Gamboa 1975	Cherret 1968
Spp	<i>A. colombica</i>	<i>Ac. versicolor</i>	<i>A. cephalotes</i>
N	5	4	4
(ϕ)	75°	76°	147°
r	0.4	0.2	0.3
(Da)	63°	74°	66°
P	0.47	0.86<P<0.89	0.55<P<0.58

Los datos fueron obtenidos de mapas de nidos publicados en los trabajos citados. En todos los casos no se puede rechazar una distribución regular de los senderos en el territorio de forrajeo (prueba de Rayleigh, Batschelet 1981). N= cantidad de senderos, (ϕ) ángulo promedio y Da= desviación angular.

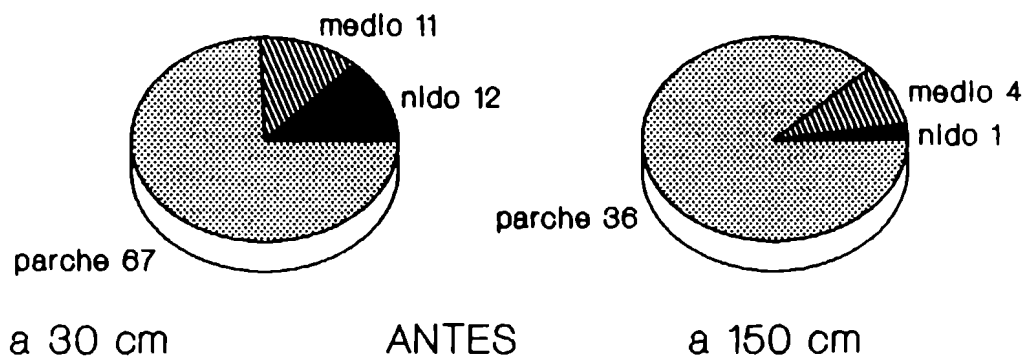
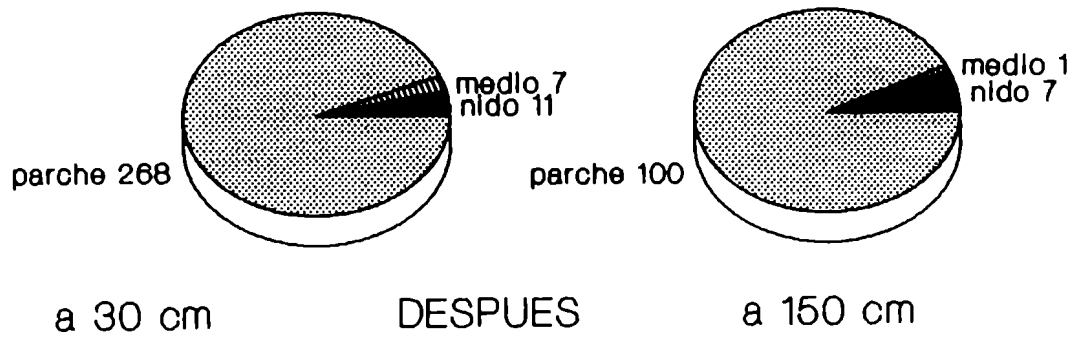


Fig. 4.1.1a y b: Cantidad de hormigas explorando antes y después de la clausura lo largo del sendero.



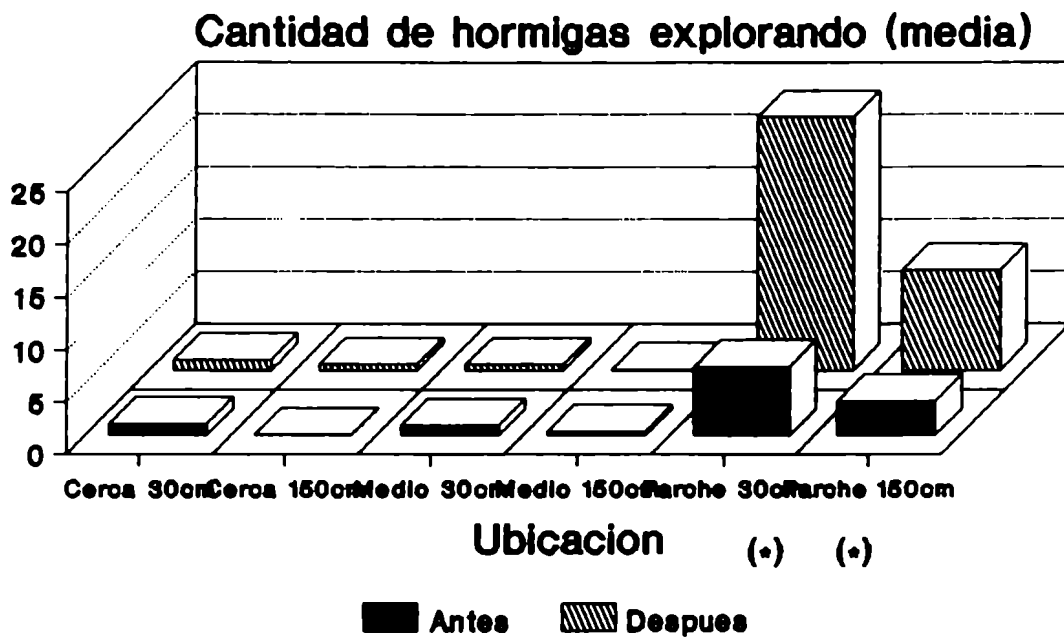


Fig.4.1.2: Numero de hormigas explorando antes y despues de la clausura del arbol atacado (N=11) (*) P <.002, (Wilcoxon)

Cada punto representa el promedio del movimiento angular respecto de su direccion anterior para las hormigas de cada nido

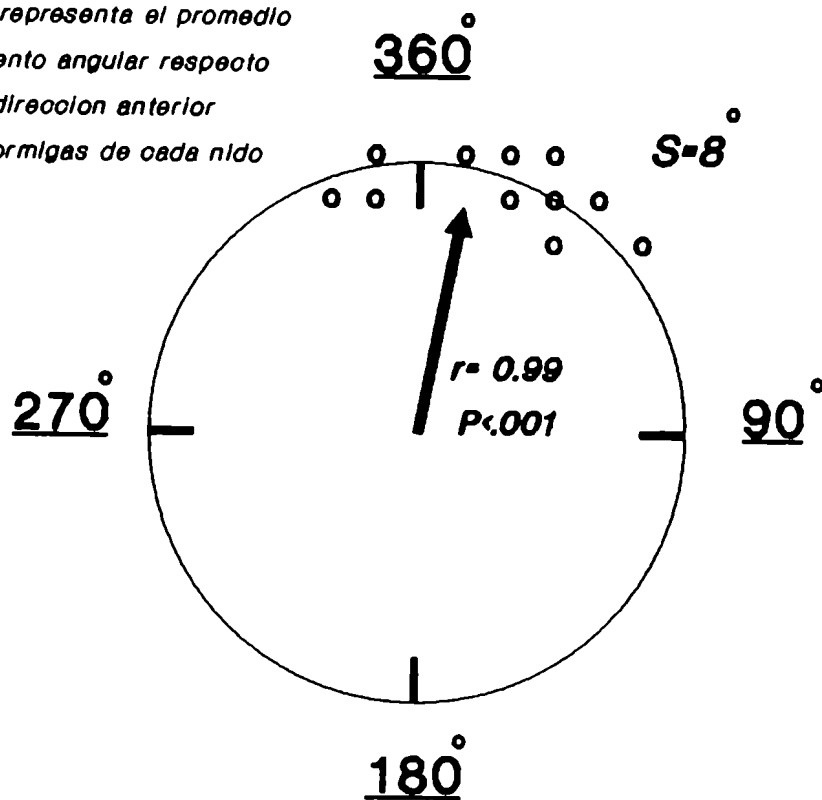
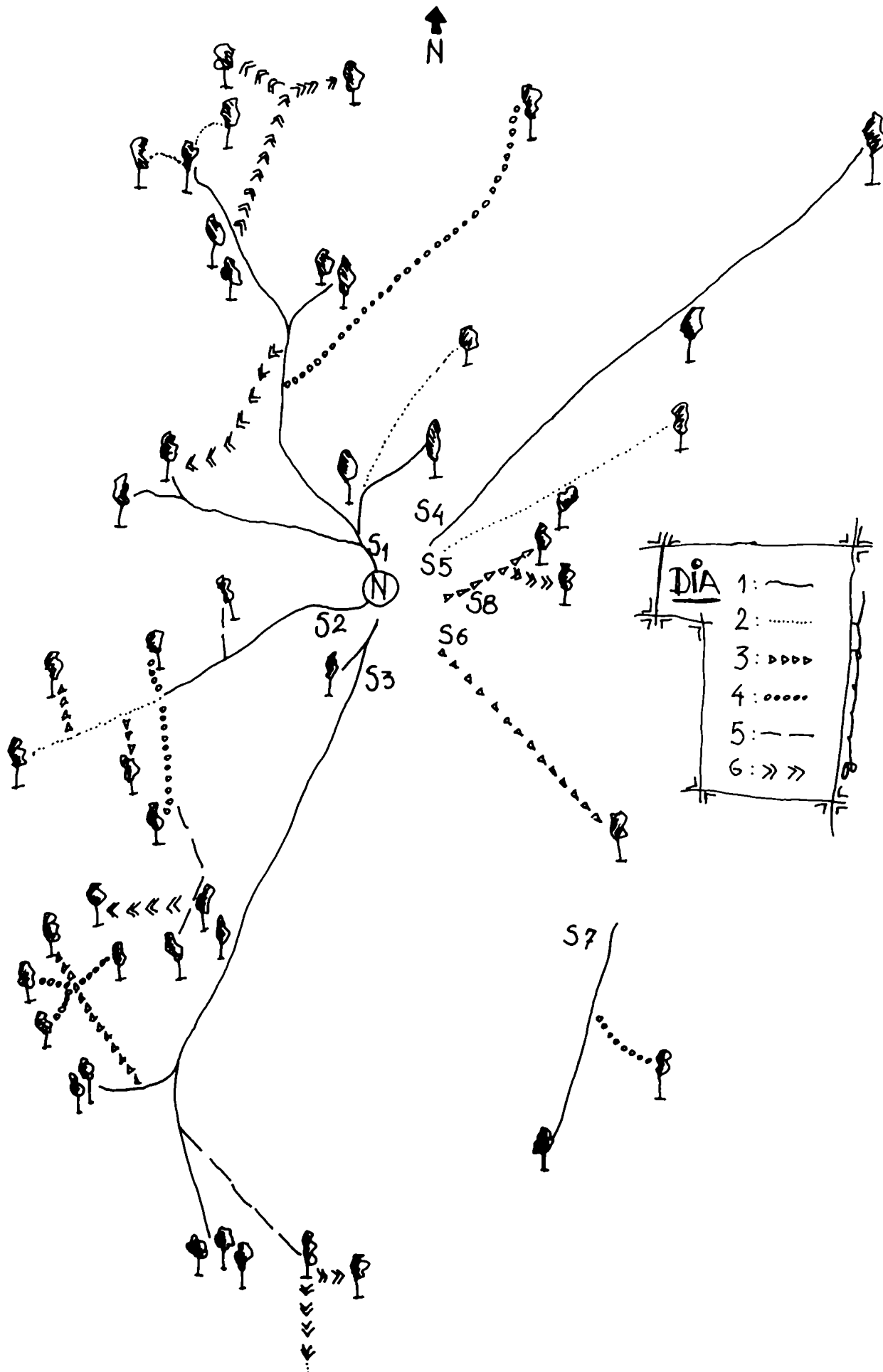


Fig. 4.1.3: Orientaolon de hormigas exploradoras

Fig. 4.1.4.. Esquema de un nido adulto de *Atta cephalotes* y su actividad forrajera en una selva tropical ubicada en la isla de Barro Colorado, Panamá. Cada tipología de línea significa un sendero cuyo día de inauguración se indica.



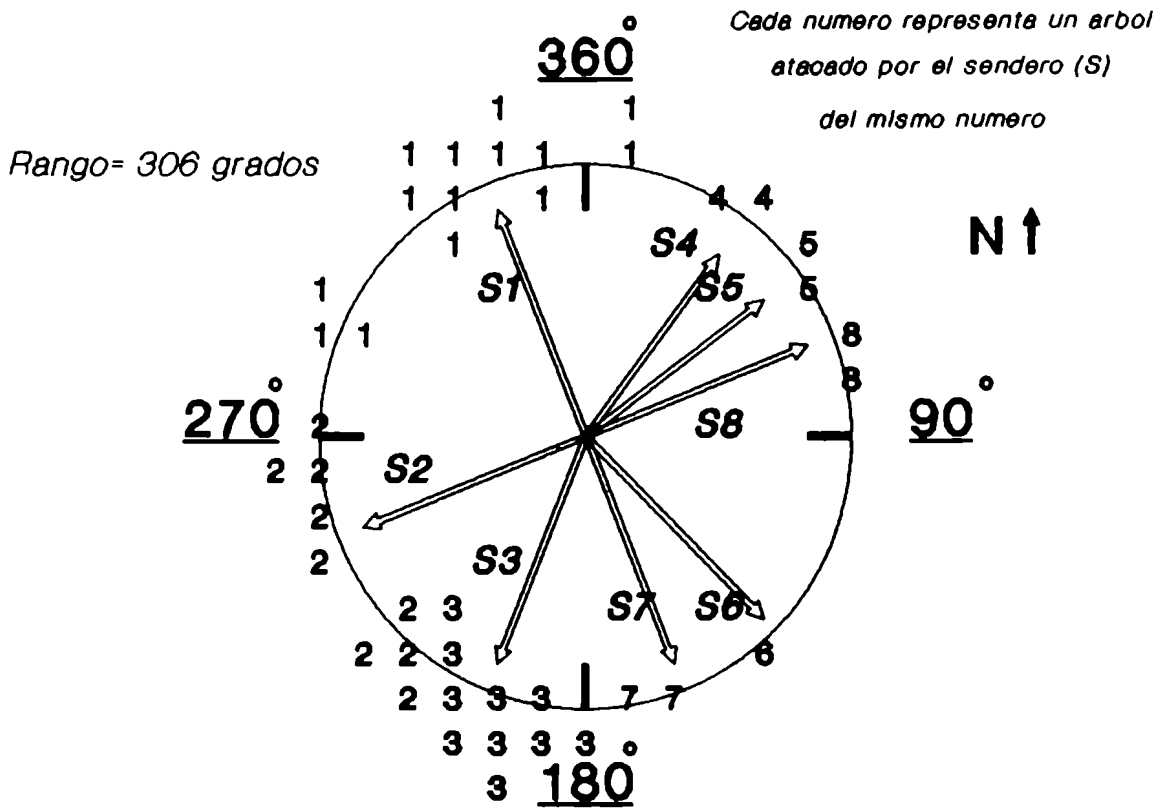


Fig. 4.1.5: Distribucion ang. de arboles atacados

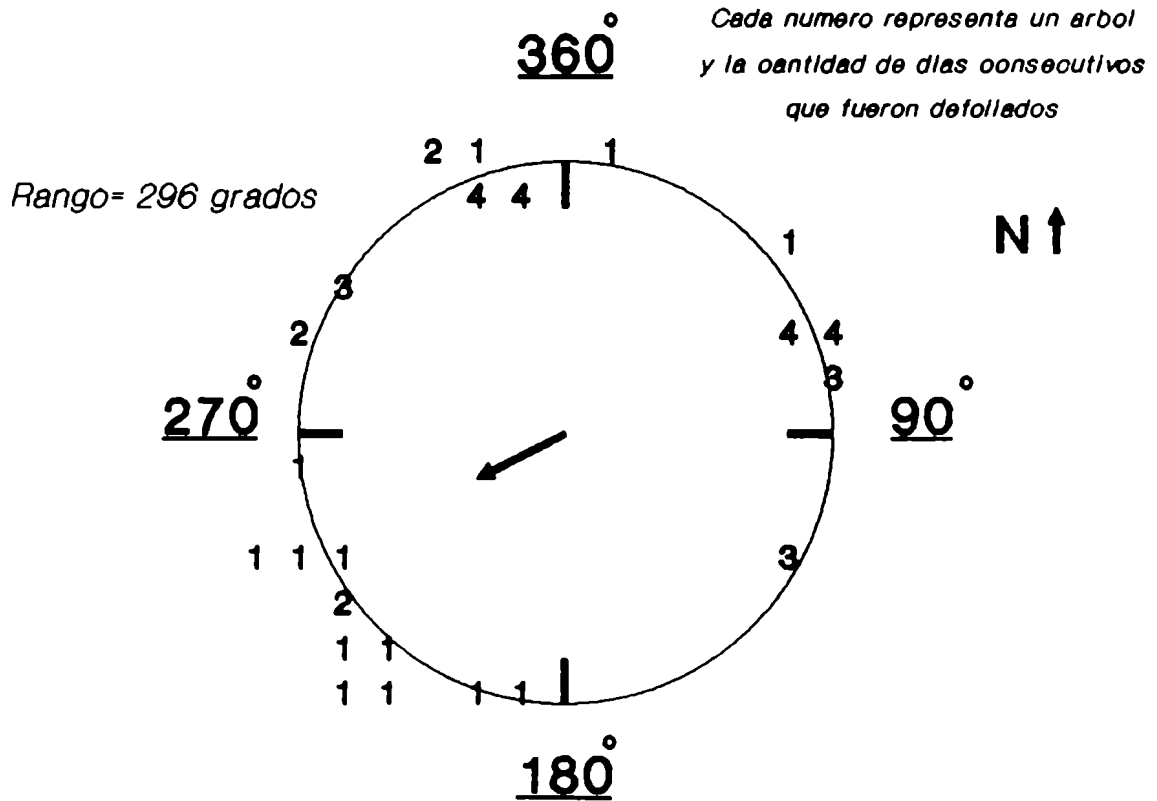


Fig. 4.1.6: Dist. Angular de arboles abandonados

Fig. 4.17: Cambio temporal en el uso de senderos

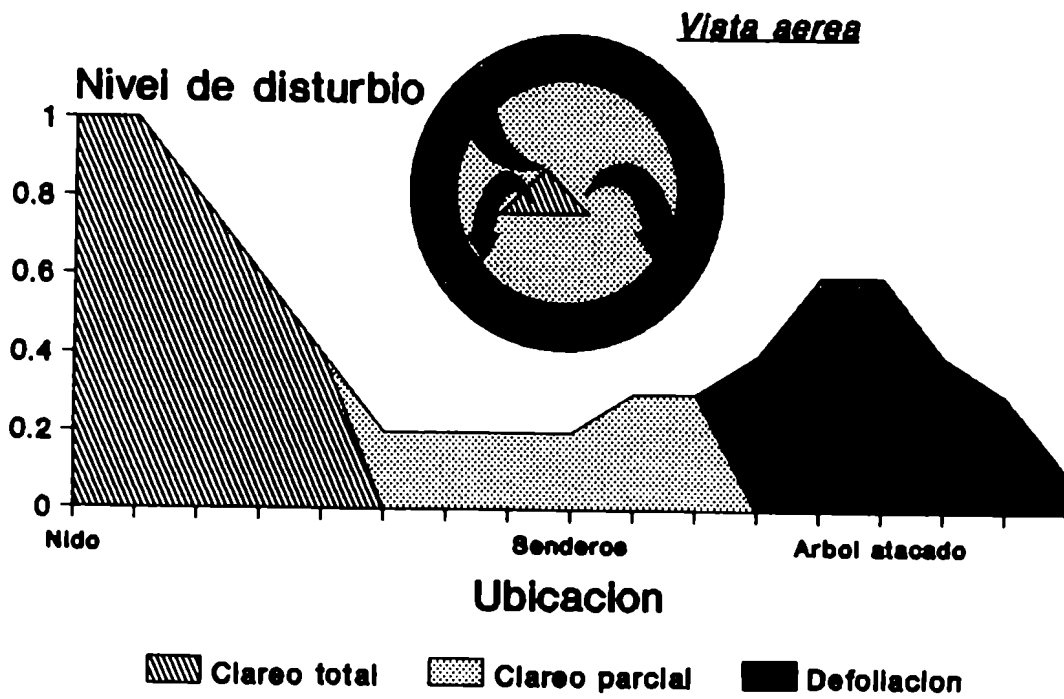
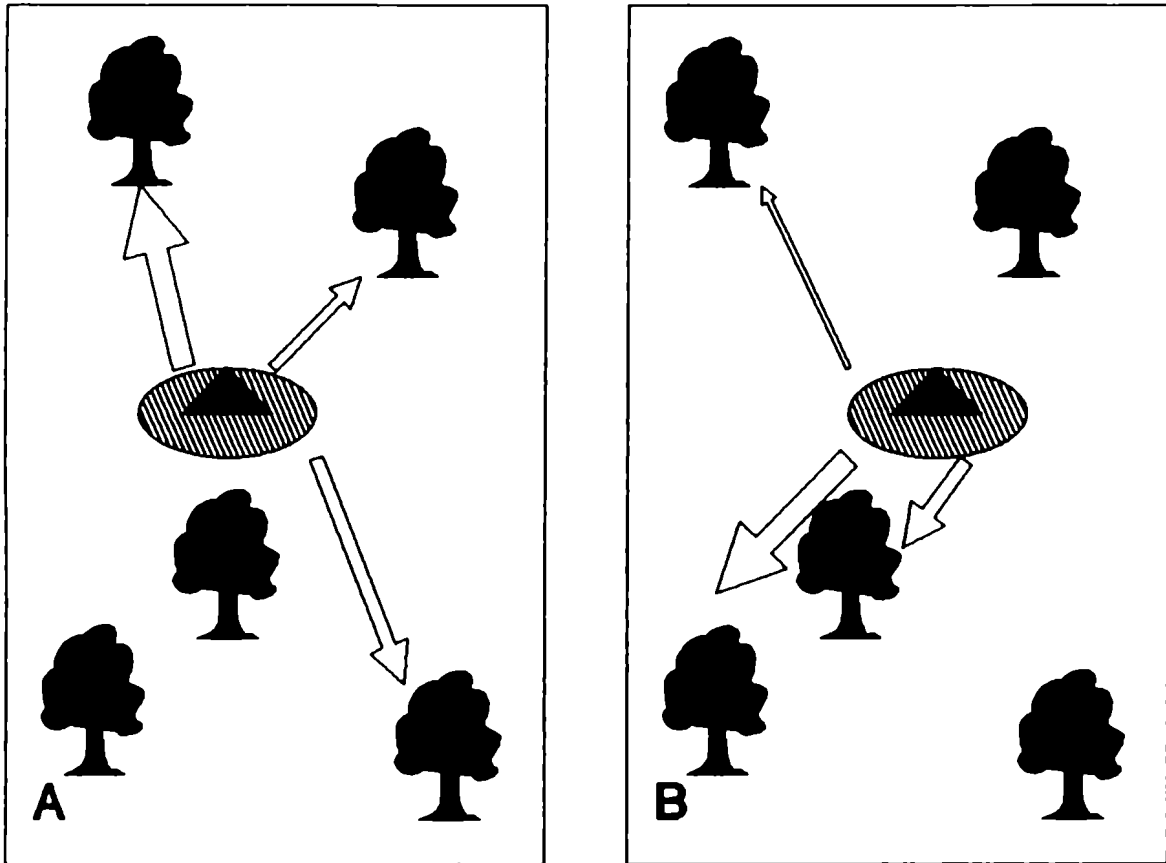


Fig. 4.1.8: Niveles y tipos de disturbio generados por las actividades de Atta cephalotes. Los valores son arbitrarios.

4.2. Influencia de las actividades de *Atta laevigata* sobre la colonización de leñosas: el caso de *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) en una sabana estacional de Venezuela.

4.2.1. Introducción

Algunos estudios sugieren que en los últimos 300 años la abundancia de plantas leñosas sufrieron un sustancial incremento sobre áreas de pasturas en el continente americano (Scholfield & Bucher 1986, Bucher 1987, Archer et al. 1988, Archer 1989). En términos generales, estos cambios han sido considerados respuestas a modificaciones climáticas (Emanuel et al. 1985), a los efectos del fuego (San José & Farías 1983, 1991) y al pastoreo (Madany & West 1983). Sin embargo, en ciertas pasturas sudamericanas de la zona chaqueña los nidos de *Atta* son considerados como la causa principal -o al menos un efecto acelerador- de la progresión del paisaje arbustivo sobre la sabana herbácea (Jonkman 1976, 1978). Los hormigueros abandonados son colonizados por plantas leñosas que invaden las pasturas, y en dichas áreas los árboles se desarrollan principalmente sobre nidos muertos de *Atta* (Bucher 1982).

Las actividades de las hormigas cortadoras más conocidas que facilitan la colonización de leñosas son las modificaciones físico-químicas producidas por la construcción de sus nidos. Sus hormigueros son considerados como los disturbios más importantes de los suelos tropicales y subtropicales (Weber 1966a, Alvarado et al. 1981, Bucher 1982). La compleja estructura subterránea del nido afecta la aeración y el drenaje del suelo

(Gotwald 1986, Cherret 1989), y la acumulación de materia orgánica en su interior enriquece los suelos adyacentes (Haines 1975, 1978). Estas modificaciones facilitan la colonización de determinadas plantas, produciendo patrones de vegetación que generalmente difieren de la comunidad vegetal dominante (Haines 1975, Fowler 1977, Couthino 1982, Fowler y Haines 1983).

Por otra parte, los factores más importantes que determinan la capacidad de invasión y el éxito de una población de plantas es el mecanismo de dispersión utilizado (Van Hulst 1987, Hengeveld 1988), y la germinación y supervivencia de sus semillas (Harper & White 1974). En ambos procesos, las hormigas juegan un papel trascendente para muchas especies de plantas.

Las hormigas son reconocidas como los principales agentes dispersores de semillas (Buckley 1982, Beattie 1985). En muchos casos son atraídas por estructuras alimenticias (eliosomas o "food bodies"), las cuales son removidas e introducidas al nido, mientras que las semillas son depositadas intactas en los suelos cercanos al hormiguero (Beattie 1985). Sin embargo, existen muchos antecedentes de dispersión "accidental", en donde las semillas son abandonadas o perdidas durante el proceso de predación (Buckley 1982, Beattie 1985). Las hormigas cortadoras de hojas pueden englobarse dentro de la segunda categoría. El trabajo de Roberts & Heithaus (1986) revela como *Atta cephalotes* dispersa frutos de *Ficus hondurensis* (Moraceae) en un bosque seco tropical, consumiendo su pulpa y dejando intacta la semilla. Pese a que muchas especies de *Atta* y *Acromyrmex* forrajeen sobre los frutos de una amplia cantidad de especies vegetales (Rockwood

1977), su papel como eventuales dispersores de semillas ha sido poco estudiado.

En la sabana-parque de Barinas, Venezuela, la asociación entre el estrato herbáceo/leñoso y la actividad de las hormigas cortadoras sugiere que estas últimas podrían cumplir un papel importante facilitando la colonización de las especies arbóreas de bosques cercanos.

En las sabanas arboladas, la comunidad vegetal está caracterizada por tres fisonomías diferentes: los pastizales, las leñosas siempreverdes y las deciduas. Los árboles siempreverdes son considerados como "de sabana" debido a que son intolerantes a la sombra, poseen protección contra el fuego y pueden extraer agua a grandes profundidades debido a su extensivo sistema radicular, por lo cual sus ritmos fenológicos no están asociados con la disponibilidad de agua de lluvia (Sarmiento 1984, Medina 1986, Medina & Silva 1990). Por otro lado, las especies deciduas no tienen defensas contra el fuego y sus ritmos fenológicos están asociados a la estacionalidad hídrica. Generalmente estas especies provienen de bosques deciduos o en galería cercanos y son características de las sabanas parqueadas, donde se las encuentra normalmente formando parte de las agrupaciones de leñosas (Monasterio et al. 1971, Sarmiento 1983).

Tres observaciones preliminares sugieren que en la sabana-parque de Barinas las actividades de *Atta laevigata* influyen en la colonización de las leñosas deciduas: (a) los hormigueros desarrollados de *A. laevigata* se encuentran mayoritariamente en las agrupaciones de leñosas, y éstas albergan a la mayoría de las

especies caducifolias, (b) los nidos adultos de *A. laevigata* generan visibles modificaciones a los suelos en dichas agrupaciones, y (c) *A. laevigata* cosecha abundante frutos de una de las especies deciduas más abundantes, *Tapirira velutinifolia* (Anacardaceae), consumiendo su pulpa y dejando aparentemente intacta la semilla.

4.2.2. Objetivos

El objetivo general de este trabajo fue documentar la relación entre las actividades de *Atta laevigata* y la colonización de especies deciduas en una sabana-parque tropical, con especial énfasis en *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae).

Se pondrá a prueba la hipótesis de que *Atta laevigata* facilita la colonización de *T. velutinifolia* mediante la dispersión de sus semillas en lugares enriquecidos. De ser esta hipótesis correcta, se espera verificar las siguientes predicciones: (a) Las semillas sin pulpa debido a la actividad de las hormigas cortadoras deberán germinar en mayor proporción que las semillas con pulpa, (b) los suelos de las agrupaciones de leñosas con nidos de hormigas cortadoras -en donde son depositadas las semillas intactas-, deberán poseer mayores niveles nutritivos que los suelos de la sabana herbácea adyacente y de las agrupaciones de leñosas sin hormigueros, y (c) la cantidad de plántulas de *Tapirira velutinifolia* será mayor en las agrupaciones leñosas con hormigueros que en las agrupaciones sin nidos de superficie similar.

Adicionalmente, se analizará la relación entre las principales especies deciduas y las agrupaciones de leñosas con y sin nidos de hormigas cortadoras.

4.2.3. Métodos

El estudio fue realizado en una típica sabana estacional piemontana al Oeste de los Llanos Venezolanos, en el estado de Barinas, Venezuela (08° 28'N, 70° 12'W). Las características generales del lugar están descritas en Monasterio et al. (1971). La temperatura media anual es de 27° C, con escasa fluctuación, mientras que la precipitación promedio es de 1.500 mm, marcadamente estacional. La época seca dura aproximadamente 5 meses, desde diciembre hasta abril y el período húmedo abarca desde abril hasta noviembre. Generalmente, esta sabana se quema una vez por año, entre febrero y abril. Su paisaje se encuadra dentro de la fisonomía denominada "parqueada" (Sarmiento 1983), con un estrato herbáceo discontinuo debido a la presencia de árboles solitarios y agrupados en forma de pequeñas "islas forestales". Las principales especies arbóreas siempreverdes son *Bowdichia virgiloides*, *Palicourea rigida* y *Byrsonima crassifolia*, mientras que entre las principales caducifolias se encuentran *Genipa caruto*, *Godmania macrocarpa*, *Cochlospermum vitifolium* y *Tapirira velutinifolia*.

4.2.3.1. Muestreos de vegetación y hormigueros.

La mayor parte del muestreo se realizó en un área de 150.000 m², cercana a un bosque en galería. Desde noviembre de

1990 hasta abril de 1991 se realizaron 7 transectas-corredores de 15 m de ancho por 200 m de largo en las cuales se contabilizaron los árboles solitarios -ya sean de sabana (siempreverdes) o de bosque (caducifolios)-, y las agrupaciones de leñosas interceptadas. Se consideró una "agrupación" al conjunto de 3 o más árboles de cualquier especie con superposición de sus copas o de su proyección. A cada agrupación de leñosas se le midió: (a) superficie ocupada, considerándolas figuras circulares ($S = \pi \cdot r^2$) utilizando el radio promedio de 8 mediciones, (b) cantidad total de especies leñosas. A cada individuo se lo identificó por especie, se le midió su altura y su DAP, y (c) Existencia de hormiguero activo.

Con el objetivo de verificar la dispersión de frutos de *Tapirira velutinifolia* por la hormiga *Atta laevigata* se realizaron 13 censos de frutos mediante un círculo de 10 cm de diámetro en tres lugares diferentes: (a) en la sabana herbácea, y (b) dentro de las agrupaciones de leñosas lejos y cerca de las entradas de los nidos. Las agrupaciones arbóreas censadas fueron elegidas al azar dentro de las que poseían hormigueros activos e individuos adultos de *T. velutinifolia*.

Para determinar la influencia del consumo de la pulpa por parte de las hormigas cortadoras en la germinación de los frutos, se recolectaron 50 frutos con pulpa y 50 sin pulpa (limpiados por las hormigas). Cada semilla fue colocada en una caja de Petri con papel de filtro humedecido regularmente y revisada cada semana durante dos meses. Se contabilizaron la cantidad de semillas germinadas al final de dicho lapso, y se comparó la proporción de

germinación en cada tipo de fruto mediante una prueba de X^2 .

Por otra parte, se analizó el contenido de nitrógeno (método de Kjeldahl, Jackson 1964) en la pulpa de 15 frutos y el porcentaje de humedad (peso fresco - peso seco) en 60 frutos de *T. velutinifolia*.

4.2.3.2. Muestras de suelo

Con el objetivo de determinar modificaciones edáficas generadas por las hormigas cortadoras de hojas, durante el mes de marzo de 1991 fueron extraídas 10 muestras de suelo entre 0-20 y 20-40 cm de profundidad cada uno de los siguientes lugares: (a) sabana herbácea, (b) agrupaciones de leñosas sin nidos de hormigas cortadoras, (c) agrupaciones de leñosas con nidos de hormigas cortadoras y (d) bosque en galería cercano. Las agrupaciones de leñosas fueron elegidas al azar dentro de las posibles para cada clase. las muestras de la sabana herbácea localizadas al azar a 1 m de cada agrupación leñosa muestreada, y las del bosque en galería aleatoriamente a lo largo de su curso.

Las muestras de suelo fueron guardadas en recipientes impermeables y llevadas al laboratorio en donde fueron pesadas, secadas en estufa hasta peso constante (76 hs) y pesadas nuevamente. El porcentaje de humedad relativa fue determinado por la diferencia entre el peso húmedo y el seco. Luego, cada muestra fue homogeneizada, tamizada y sus niveles nutritivos analizados en el laboratorio de química agrícola, sección suelos del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Universidad de Los Andes. Los detalles del procedimiento analítico se encuentran en Jackson (1964).

Se utilizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el objetivo de ordenar las muestras de suelos en función de sus características nutritivas, y un Anova de una vía para determinar la existencia de diferencias significativas entre suelos de diferente origen.

4.2.4. Resultados

Las especies siempreverdes se encontraron tanto "solitarias" o en las agrupaciones de leñosas, mientras que las deciduas únicamente formando parte de las "islas forestales" (Foto 1). Fueron censadas 30 agrupaciones de leñosas cuyas superficies oscilaron entre 15 y 450 m², mostrando diferencias en relación a su composición florística. Mientras las especies siempreverdes se localizaron en todas las clases de tamaño de las "islas forestales", las especies deciduas se encontraron únicamente en las agrupaciones de mayor área y mayoritariamente en asociación con hormigueros adultos (Tabla 4.2.1), en donde *Tapirira velutinifolia* y *Genipa caruto* fueron las más abundantes (Tabla 4.2.2). Todos los nidos adultos de *Atta laevigata* (N= 15) fueron localizados en las agrupaciones de leñosas.

La densidad de semillas de *T. velutinifolia* fue mayor en las cercanías de las entradas de los nidos de *A. laevigata* (Prueba de Mann-Whitney, U= 169, P<.001, Tabla 4.2.3), revelando un transporte por parte de las hormigas cortadoras. Las obreras cosechaban activamente los frutos caídos y cortaban su pulpa abandonando las semillas en las inmediaciones de sus hormigueros,

o acarreaban el fruto completo al interior del nido, donde luego de realizar idéntica operación dejaban en el exterior la semilla intacta. Los análisis de la pulpa del fruto mostraron un alto contenido de N y humedad (Tabla 4.2.3). Por otra parte, la experiencia de laboratorio sugiere que las semillas "limpiadas" por parte de las hormigas cortadoras poseen un mayor éxito en la germinación ($X^2 = 11.1$ $P < .001$, Tabla 4.2.3). Mientras que un 20% de los frutos sin pulpa comenzaron a germinar a las 2 semanas, todos los frutos con pulpa fueron atacados por hongos y patógenos, sin germinar al menos durante los 2 meses de la experiencia (Foto 2).

Agrupaciones de leñosas de áreas semejantes con y sin hormigueros (78.3 ± 32 m² versus 62 ± 31 m² respectivamente, $N = 6$ c/clase, $U = 25$, $P > .10$, Prueba de Mann Whitney) presentaron diferencias en la densidad de individuos de *T. velutinifolia*. Las "islas forestales" con nidos presentaron una mayor cantidad total de individuos juveniles y plántulas ($X^2 = 5.7$ $P = .02$ y 12.5 $P < .01$ respectivamente, Fig. 4.2.1), y una mayor cantidad promedio de plántulas ($U = 31$, $P = 0.025$, Prueba de Mann-Whitney, Fig. 4.2.2). No existieron diferencias significativas en la proporción de las clases de altura de *T. velutinifolia* entre agrupaciones leñosas con y sin hormigueros ($X^2 = 1.01$, $P > .50$, Fig 4.2.3a). Sin embargo, al comparar agrupaciones arbóreas de diferente área con hormigueros, las de mayor superficie (> 150 m²) mostraron una mayor proporción de individuos adultos ($X^2 = 15$, $P < .01$, Fig. 4.2.3b)

Los suelos analizados presentaron diferentes niveles nutritivos en función de su procedencia. Muestras del mismo origen aparecen asociadas entre sí en el PCA, ordenadas a lo largo de un gradiente de riqueza edáfica representado principalmente por los ejes 1 y 2 (Fig. 4.2.4 y Tabla 4.2.4). Los suelos de las agrupaciones leñosas con hormigueros presentan un alto nivel nutritivo, alejados de los suelos más pobres de la sabana herbácea y cercanos a los suelos ricos del bosque en galería (Fig. 4.2.4). En particular, sus elevados valores de riqueza se expresan como una mayor concentración de N, Mg, Ca y materia orgánica que la de los suelos de sabana herbácea y agrupaciones arbóreas sin hormigueros, tanto en las muestras tomadas entre 0-20 cm (Tabla 4.2.5), como en las extraídas entre 20-40 cm de profundidad (Tabla 4.2.6).

4.2.5. Discusión

4.2.5.1. Dispersión de semillas: consecuencias sobre la dinámica del paisaje.

Los resultados obtenidos revelan que el procesamiento del fruto y el consumo de la pulpa por parte de *A. laevigata* influye en la germinación y en la densidad de plántulas de *Tapirira velutinifolia*. Las semillas "peladas" por las hormigas cortadoras tuvieron un mayor nivel de germinación en la experiencia de laboratorio. Su visible consecuencia en el medio natural es una mayor cantidad (individuos promedio y totales) de plántulas de

T. velutinifolia en las agrupaciones arbóreas con hormigueros en comparación con aquellas que carecen de nidos (Fig.4.2.2).

Pese a que las semillas de *T. velutinifolia* no poseen estructuras especiales para la dispersión por hormigas (mirmecocoria), existen características del fruto que facilitan una dispersión indirecta por *A. laevigata*. Por un lado, su dimensión y morfología es adecuada para el transporte y manipulación por parte de las obreras (ver Wilson 1980, Fowler 1982). Por otro lado, su pulpa posee un elevado contenido de N comparándolo con otros frutos tropicales (ver Morton 1982) y un alto porcentaje de humedad (Tabla 4.2.3). Ambas características (humedad y N) son consideradas factores de primer nivel en la selección de forraje para las hormigas cortadoras de hojas (Bowers & Porter 1981, Berish 1986).

Mientras que el beneficio obtenido por las hormigas cortadoras es principalmente un alimento con alto valor nutritivo y fácil de recolectar, existen varias hipótesis de las ventajas que las plantas obtienen con la dispersión de sus semillas (ver Beattie 1985). Los resultados obtenidos en este trabajo aportan evidencias directas que apoyan a las hipótesis de escape a la predación, escape al fuego y de una dispersión por micrositios enriquecidos. Por otra parte, la importancia del escape a la competencia parental para el desarrollo de *T. velutinifolia* es sugerido por evidencias indirectas.

El escape a la predación, en este caso, se manifiesta principalmente como una "estrategia" del fruto contra el ataque

por patógenos. La experiencia de laboratorio muestra como la actividad de "limpieza" del fruto favorece su germinación (Tabla 4.2.3). Todos los frutos con pulpa fueron atacados por hongos -reconocidos como agentes de mortalidad (Augsburger 1983)-, impidiendo o retrasando el surgimiento de la plántula. La germinación de semillas sin pulpa -extraída por las hormigas cortadoras-, alcanzó mayores niveles que los obtenidos para las semillas de *Ficus hondurensis* dispersadas por *Atta cephalotes* en un bosque tropical seco (Roberts & Heithaus 1986). Por otra parte, los frutos que son alejados de la planta parental poseen menores niveles de predación que aquellos que se encuentran en sus inmediaciones (Janzen 1970, O'Dowd & Hay 1980, Heithaus 1981, Holmes 1990).

Observaciones de campo sugieren que el escape al fuego podría ser una importante ventaja adaptativa para *T. velutinifolia*. Las semillas son transportadas hacia las entradas de los nidos, los cuales se encuentran generalmente en el centro de las islas boscosas, zona donde el fuego raramente penetra. Luego de la época de quema en 1990, los signos de fuego eran mínimos dentro de las agrupaciones arbóreas. Por un lado, esto se debe que la biomasa herbácea es prácticamente nula en su interior, debido al efecto de corte de las hormigas y de sombreado por parte de los árboles (Coutinho 1982, Hobbs & Mooney 1986). La ausencia de pastos como biomasa combustible disminuye la probabilidad del ingreso del fuego (Menaut et al. 1990), aumentando la supervivencia de semillas y plántulas. Por otro lado, los árboles siempreverdes resistentes al fuego se ubican

preferentemente en las periferias de las agrupaciones arbóreas, generando un "cinturón de protección" contra las quemas (Tamayo 1977, San José y Farías 1983).

Los análisis de nutrientes revelan que las hormigas cortadoras enriquecen los suelos circundantes a sus nidos, apoyando la hipótesis de dispersión por micrositios. Existen abundantes evidencias de que los hormigueros son especialmente ricos en algunos nutrientes importantes para las plantas (Rogers & Lavigne 1974, Culver & Beattie 1983, Beattie & Culver 1983). En consecuencia, las semillas que son acarreadas y dejadas en las cercanías de los nidos se ven favorecidas. La mayoría de los estudios demuestran cómo la dispersión directa en micrositios favorables genera un incremento en la supervivencia de las semillas y plantas juveniles (Culver & Beattie 1980, Davidson & Morton 1981a y b, Hanzawa et al. 1988), un aumento de la tasa de crecimiento (Hanzawa et al. 1988), y un mayor nivel de frutos y semillas producidas por individuo (Rissing 1986).

Las semillas que logran alejarse de la fuerte competencia existente bajo la cobertura de la planta parental aumentan su supervivencia (Janzen 1970, Hubbell 1980). Algunas evidencias indirectas sugieren que, en este caso, la disminución de la competencia con la planta madre generada por el movimiento de semillas está determinada por el área de las agrupaciones arbóreas. Por un lado, no existen diferencias significativas en la abundancia promedio de individuos adultos entre agrupaciones de igual área con y sin hormigueros (Fig. 4.2.2). En éstas agrupaciones arbóreas (que poseen áreas menores a 150 m²), el

reclutamiento parece ser independiente de la existencia de nidos y de la cantidad de plántulas iniciales (Fig. 4.2.3a). Sin embargo, las agrupaciones leñosas con superficies entre 150-450 m² poseen una mayor proporción de individuos adultos que agrupaciones de áreas menores (todas con hormigueros) (Fig. 4.2.3b). Esto muestra que el éxito de los individuos adultos de *T. velutinifolia* depende del área de la agrupación arbórea y las modificaciones al entorno asociadas, sugiriendo una fuerte competencia por el espacio disponible cuando las "islas forestales" ocupan una pequeña parte del terreno (ver Menaut et al. 1990). En consecuencia, una densidad mayor de plántulas en agrupaciones pequeñas -generadas por las actividades de las hormigas cortadoras- no se manifiesta necesariamente como un mayor número promedio de individuos adultos, posiblemente debido a la saturación del habitat. El hecho de que las especies deciduas se desarrollan mayoritariamente en el interior de las agrupaciones leñosas (San José et al. 1991) -en donde no están expuestas a la iluminación directa, tienen acceso a micrositios enriquecidos y están protegidas del fuego-, favorece esta hipótesis.

4.2.5.2. Modificación del medio físico: consecuencias sobre la dinámica del paisaje.

La alta presencia de especies caducifolias en las agrupaciones arbóreas con hormigueros (Fig. 4.2.5) y los resultados obtenidos sobre *Tapirira velutinifolia*, sugieren que

las hormigas cortadoras facilitan o aceleran la colonización de las especies leñosas a la sabana herbácea. Estos resultados son similares a los obtenidos por Jonkman (1976, 1978) y Bucher (1982) en el Chaco, donde nidos de *Atta vollenweideri* facilitan la introducción de árboles, acelerando la sucesión hacia un bosque seco.

En las sabanas americanas, la disponibilidad de humedad y nutrientes en la época de crecimiento conjuntamente con la ocurrencia de fuego, son considerados los factores claves que regulan la interacción entre pastos y leñosas (Medina & Silva 1990). Este trabajo revela que la actividad de *Atta laevigata* influye en ambos procesos y modifica dicha interacción, facilitando la colonización y desarrollo de especies deciduas.

La disponibilidad de nutrientes es uno de los factores determinantes para el éxito de la instalación de leñosas (Sarmiento et al. 1985). La mayoría de las regiones de sabana poseen suelos empobrecidos (Montgomery & Askew 1983), y las sabanas tropicales del norte de Sudamérica son consideradas como el extremo más distrófico (Sarmiento 1984, 1990, Cochrane 1990). Esto enfatiza la importancia de las modificaciones ocasionadas por las hormigas cortadoras, ya que los resultados de este trabajo revelan que los nidos de *Atta laevigata* aportan al suelo N, Mg, Ca y materia orgánica, diferenciándose de los suelos de la sabana herbácea y de las agrupaciones leñosas sin nidos de hormigas cortadoras (Fig. 4.2.4, Tablas 4.2.5 y 4.2.6). Este enriquecimiento es producto de la acumulación de materia orgánica en el nido y de los procesos de descomposición asociados. Existen

antecedentes en otras especies de *Atta* en donde los horizontes involucrados en la estructura del hormiguero poseen una mayor concentración de nutrientes y una tasa de ciclado más rápida comparado con suelos adyacentes (Lugo et al. 1973, Haines 1978).

La causa de dicho enriquecimiento se debe principalmente al papel acumulador de materia orgánica que poseen las hormigas cortadoras. Los fragmentos vegetales colectados son depositados conjuntamente con los cadáveres de la colonia y otros desechos en cavidades subterráneas especiales, en donde sufren los procesos de descomposición y remineralización. En especies de *Atta* estas cavidades pueden tener diámetros superiores a 1 metro, encontrarse hasta 6 m de profundidad (Autori 1942, Coutinho 1984), y contener más de 450 kg de materia orgánica (Amante 1967). Estos verdaderos depósitos de humus están a disposición de las raíces de las leñosas, las cuales en la sabana poseen un profundo sistema radicular (Sarmiento et al. 1985, Medina & Silva 1990). En los cerrados brasileños, donde las quemas periódicas promueven un ciclaje superficial y rápido, las hormigas cortadoras son consideradas como los herbívoros de mayor importancia por su participación en el flujo energético y ciclaje de nutrientes (Couthino 1982). Sus efectos favorecen a las especies leñosas, y son considerados opuestos al fuego. Las quemas periódicas dejan a disposición de las raíces herbáceas fitomasa del estrato arbóreo, mientras que las hormigas cortadoras consumen hierbas y las transportan a grandes profundidades, permitiendo a los árboles explotar con mayor eficiencia los nutrientes provenientes de la mineralización de

dicho material (Coutinho 1984). Este caso sería similar a lo que ocurre en las sabanas americanas, ya que las hormigas cortadoras pueden transferir fitomasa del estrato herbáceo o subarborescente al arbustivo arbóreo, favoreciendo a este último.

Por otra parte, la eliminación de la biomasa herbácea dentro de las agrupaciones arboladas por parte de las hormigas cortadoras favorece a las especies deciduas por (a) una disminución de la competencia por agua en el estrato superior del suelo, y (b) una protección contra el fuego debido a la eliminación de fitomasa combustible. Ambos parámetros -agua y fuego- son considerados factores claves para el balance hierbas/leñosas en los sistemas de sabana (Sarmiento et al. 1985, Medina & Silva 1990). En ausencia de quemas periódicas, la humedad del suelo es uno de los principales factores que determina el equilibrio entre gramíneas y árboles (Knoop & Walker 1985). Cualquier factor que decrezca la biomasa de pastos o su capacidad de explotar la humedad de los horizontes superiores incrementa la posibilidad del establecimiento de leñosas (Soriano & Sala 1983, Medina & Silva 1990). Por otra parte, el fuego limita seriamente el crecimiento de las especies deciduas (San José & Fariñas 1983, 1991, Sarmiento 1983, Medina 1986), y cualquier factor que disminuya la probabilidad de quema favorece su instalación. Por ejemplo, en ausencia de fuego, las agrupaciones arboladas incrementan su tamaño rápidamente (San José & Fariñas 1983).

Muchos de los efectos ocasionados por las hormigas cortadoras pueden asociarse a los generados por los propios

árboles mediante una relación sinérgica. Por ejemplo, la sombra producida por la copa de las leñosas aumenta la humedad del suelo y disminuye dramáticamente la población de hierbas (Hobbs & Mooney 1986, Belsky et al. 1989). Paralelamente, tanto árboles individuales como agrupados pueden aumentar el nivel nutritivo de los suelos circundantes mediante la caída de hojas, el exudado por raíces y la modificación del microclima (Kelman 1979, Belsky et al. 1988, San José et al. 1991).

En las sabanas venezolanas la abundancia de especies caducifolias en las agrupaciones arboladas incrementa la abundancia de otras leñosas deciduas, ampliando el patrón agrupado (San José et al. 1991). Esto se debe, en parte, a que sus suelos son más factibles de ser invadidos por las especies caducifolias de bosques cercanos (San José et al. 1991). La existencia natural de agrupaciones arbóreas con y sin hormigueros revela que las actividades de las colonias poseen un importante papel en este proceso de enriquecimiento edáfico, facilitando la colonización de leñosas.

Los resultados obtenidos muestran como modificaciones en la disponibilidad de recursos generados por las hormigas cortadoras pueden jugar un importante papel en la estructura de las sabanas herbáceas, acelerando su dirección sucesional hacia un paisaje arbolado (ver Jonkman 1976, 1978, Bucher 1982). El desarrollo de las agrupaciones arbóreas pareciera ajustar al modelo de facilitación de Connel & Slayter (1977), en donde las hormigas cortadoras funcionan como causa o al menos como acelerador del proceso de colonización de especies deciduas de bosques cercanos.

En la medida que el proceso de colonización de leñosas sea continuo, se podría generar una sucesión autogénica similar a la encontrada por Archer et al. (1988), en donde una sabana de Texas se convierte progresivamente en un bosque seco.

Sin embargo, observaciones de campo me permiten sugerir que éste no parecería ser el caso de la sabana de Barinas, en Venezuela. Mientras que las quemas estarían limitando su expansión, la competencia entre especies de similares características mantendrían niveles poblacionales estables mediante una mortalidad denso-dependiente dentro de las agrupaciones arbóreas (ver Meanut et al. 1990).

El colapso de las agrupaciones leñosas puede deberse a una conjunción de factores que afectan su dinámica: por un lado, los nidos de *Atta* poseen una vida media de entre 10 y 20 años. Pese a que los disturbios ocasionados por su construcción pueden mantenerse por mucho tiempo después de la muerte de la colonia, en algún momento su desaparición provoca un desbalance en la relación sinérgica. Por otra parte, perturbaciones como caída de árboles, entrada de ganado, excavaciones de animales o acción antrópica generan claros que ocasionan la entrada de pastos. La invasión herbácea a una agrupación arbórea facilita el ingreso del fuego, afectando la supervivencia de las semillas y las plántulas. Debido a la asincronía de dichos sucesos, el efecto visible es una cronosecuencia discreta de agrupaciones arboladas dispersas en una matriz herbácea, proceso en el cual las hormigas cortadoras poseen un importante papel influyendo en su desarrollo.

Tabla 4.2.1: Frecuencia de ocurrencia (en %) de las principales especies leñosas en las diferentes clases de tamaño de agrupaciones arboladas. Los porcentajes fueron calculados considerando al 100% como presencia en todas las agrupaciones de cada clase de tamaño. Total de agrupaciones censadas= 30.

Especies	Clase de tamaño de "Islas leñosas"					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Byrsonima crassifolia</i>	100	100	100	100	100	100
<i>Bowdichia virgiloides</i>	100	100	60	80	80	100
<i>Palicourea rigida</i>	80	100	100	100	100	100
<i>Curatella americana</i>	-	20	20	60	20	40
<i>Cassearia sp.</i>	100	100	80	100	100	100
<i>Genipa caruto</i>	-	-	60	100	100	100
<i>Tapirira velutinifolia</i>	-	-	80	100	100	80
<i>Godmania macrocarpa</i>	-	-	40	20	20	60
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-	-	-	20	20	40
<i>Randia aculeata</i>	-	20	80	80	100	80
<i>Davilla nitida</i>	-	-	40	20	80	100
<i>Pavonia sessiflora</i>	40	60	40	80	60	100
<i>Solanum vicolor</i>	-	-	60	-	-	60
<i>Miconia albicans</i>	20	40	80	40	40	40
Spp. A (Myrtaceae)	-	60	-	20	60	80
<i>Xylopia aromatica</i>	-	20	40	20	40	20
Spp arboreas de sabana	100	100	67	37	37	40
Spp arboreas de bosque	-	-	33	63	63	60
Presencia de hormiguero	20	20	20	60	80	100
Coef. de circularidad promedio y d.st.	1.02 0.03	0.99 0.04	0.94 0.07	0.98 0.08	0.94 0.10	0.98 0.11

Las áreas de las agrupaciones leñosas fueron calculadas considerándolas figuras circulares, mediante la fórmula $\pi \cdot r^2$. Los coeficientes de circularidad (Archer et al. 1988) no se alejan de la unidad, lo cual justifica el método empleado. Clase I: < 15 m², II: 16-25 m², III: 26-50 m², IV: 51-70 m², V: 71-150 m², VI: 150-400 m². Cada clase está compuesta por 5 agrupaciones arbóreas.

Tabla 4.2.2: Frecuencia absoluta de árboles (número de ind.) formando agrupaciones leñosas en una sabana-parque de Barinas, Venezuela. Los datos son la sumatoria de 28 agrupaciones arbóreas censadas cuantitativamente (2350 m²). Los valores entre paréntesis para las clases > 150 cm de altura son la sumatoria de los DAP, expresado en cm.

Especies	altura			Totales
	>150 cm	150-50 cm	≤ 50 cm	
Siempreverdes				
<i>Byrsonima crassifolia</i>	73 (3986)	28	45	146
<i>Byrsonima coccolobaefolia</i>	0	0	0	0
<i>Bowdichia virgiloides</i>	26 (1404)	14	39	79
<i>Palicourea rigida</i>	47 (1338)	34	56	137
<i>Curatella americana</i>	6 (152)	8	1	15
Total	152 (6880)	84	141	377
Deciduas				
<i>Genipa caruto</i>	55 (2076)	84	95	234
<i>Tapirira velutinifolia</i>	65 (3178)	92	77	234
<i>Godmania macrocarpa</i>	7 (293)	7	2	16
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	2 (60)	1	0	3
Total	129 (5607)	184	174	487

Tabla 4.2.3 : Características de los frutos de *T. velutinifolia*.

	media	S.D.	N	
1. Morfología				
1a. Diámetro mayor (longitud en cm)	1.21	0.09	30	
1b. Diámetro menor (longitud en cm)	0.85	0.08	30	
1c. Peso fresco (g)	0.91	0.12	60	
1d. Peso seco (g)	0.39	0.04	60	
2. Contenido				
2a. Nitrógeno (%)	4.10	1.50	15	
2b. Humedad (%)	42.90	4.50	60	
3. Número de semillas				
3a. Sabana	0.0	0.0	13	
3b. En agrupación de leñosas pero lejos del nido	0.4	0.7	13	(a**)
3c. En agrupación de leñosas en entradas de nido	8.5	2.8	13	
4. Germinación				
	Total	Si	No	(%)
4a. Con pulpa	50	0	50	0
4b. Sin pulpa	50	10	40	20

(a**) = Prueba de Mann-Whitney, $U=169$, $P<.001$

(b**) = $X^2 = 11.1$, $P <.001$

Tabla 4.2.4: Resumen de las correlaciones entre los primeros ejes del ACP y las variables analizadas para las muestras de suelo entre 0-20 cm tomadas en marzo de 1991 (N=40).

Variables	Ejes		
	1 (42.1%)	2 (21.4%)	3 (15.2%)
	r	r	r
CO	-0.82 (**)	-0.34 (*)	0.34 (*)
N	-0.94 (**)	0.04	-0.05
C/N	-0.41 (**)	-0.64 (**)	0.52 (**)
P	-0.71 (**)	0.18	-0.42 (**)
K	-0.76 (**)	0.16	-0.39 (**)
Mg	-0.81 (**)	0.37 (*)	0.25
Na	-0.15	0.84 (**)	0.23
Ca	-0.37 (*)	0.51 (**)	0.60 (**)
CIC	-0.49 (**)	-0.67 (**)	0.06
Al	-0.59 (**)	-0.05	-0.57 (**)

Los numeros son valores de r. (*) P<.05, y (**) P<.001.

La varianza acumulada en los tres primeros ejes es de 78.8%

Tabla 4.2.5: Contenido de nutrientes de suelos de diferente origen en una sabana-parque de Barinas, Venezuela. Los valores son promedios de 10 réplicas para cada tipo de suelo entre 0-20 cm de profundidad, tomados en marzo de 1991.

	<u>Sabana</u>	<u>AASH</u>	<u>AACH</u>	<u>Bosque</u>	F	P
<u>Nutrientes</u>						
N (%)*	0.071 ^{ab}	0.080 ^b	0.103 ^c	0.108 ^c	33.7	<.001
P (ppm)	1.50 ^a	2.30 ^a	2.40 ^a	3.80 ^b	16.1	<.001
K (mg/100g)	0.080 ^a	0.088 ^a	0.114 ^a	0.285 ^b	7.2	<.001
Mg (idem)*	0.077 ^a	0.101 ^a	0.160 ^b	0.160 ^b	16.2	<.001
Ca (idem)*	0.181 ^a	0.229 ^{ab}	0.350 ^c	0.247 ^{ab}	8.5	<.001
Al (idem)	1.760 ^a	2.048 ^{bc}	1.940 ^{ab}	2.230 ^c	7.7	<.001
Na (idem)	0.065	0.065	0.084	0.079	0.6	N.S.
CIC (idem)	5.912	4.835	5.375	5.130	1.2	N.S.
CO (%)*	1.153 ^b	1.413 ^b	1.832 ^c	1.430 ^b	41.3	<.001
C/N	16.49 ^b	17.60 ^{bc}	18.30 ^c	13.18 ^a	68.7	<.001
Humedad (%)	10.13 ^a	13.06 ^a	13.41 ^a	13.61 ^b	3.0	.040

Se utilizó Anova de una vía para verificar diferencias respecto de los nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifican grupos homogéneos. **AASH** Agrupación arbórea sin hormiguero, **AACH** = Agrupación arbórea con hormiguero. (*) denota diferencias significativas entre AACH y AASH.

Tabla 4.2.6: Contenido nutritivo en suelos de diferente origen en una sabana-parque de Barinas, Venezuela. Los valores son promedios de 10 réplicas para cada tipo de suelo entre 20-40 cm de profundidad, tomados en marzo de 1991.

	Sabana	AASH	AACH	Bosque	F	P
Nutrientes						
N (%)*	0.068 ^a	0.067 ^a	0.097 ^b	0.105 ^b	48.9	<.001
P (ppm)	1.40 ^a	2.00 ^a	1.90 ^a	3.60 ^b	15.1	<.001
K (mq/100g)	0.082 ^a	0.083 ^a	0.095 ^a	0.197 ^b	32.2	<.001
Mg (idem)*	0.070 ^a	0.081 ^a	0.116 ^b	0.170 ^c	32.9	<.001
Ca (idem)*	0.179 ^a	0.201 ^a	0.290 ^b	0.248 ^{ab}	5.6	<.003
Al (idem)	1.800 ^a	1.958 ^{ab}	1.870 ^{ab}	2.140 ^c	4.1	<.013
Na (idem)	0.040 ^a	0.064 ^b	0.082 ^b	0.081 ^b	11.5	<.001
CIC (idem)	5.903 ^b	4.460 ^a	4.760 ^a	5.255 ^{ab}	6.4	<.001
CO (%)*	1.022 ^a	1.045 ^a	1.587 ^c	1.316 ^b	20.2	<.001
C/N	15.32 ^a	15.88 ^a	16.60 ^a	12.80 ^b	9.6	<.001
Humedad (%)	9.77 ^a	11.36 ^{ab}	10.14 ^a	12.77 ^b	6.7	<.001

Se utilizó Anova de una vía para verificar diferencias respecto de los nutrientes analizados para los grupos de suelo. Letras iguales identifican grupos homogéneos. **AASH** = Agrupaciones forestales sin hormiguero, **AACH** Agrupaciones forestales con hormiguero. (*) Denota diferencias significativas entre AACH y AASH.

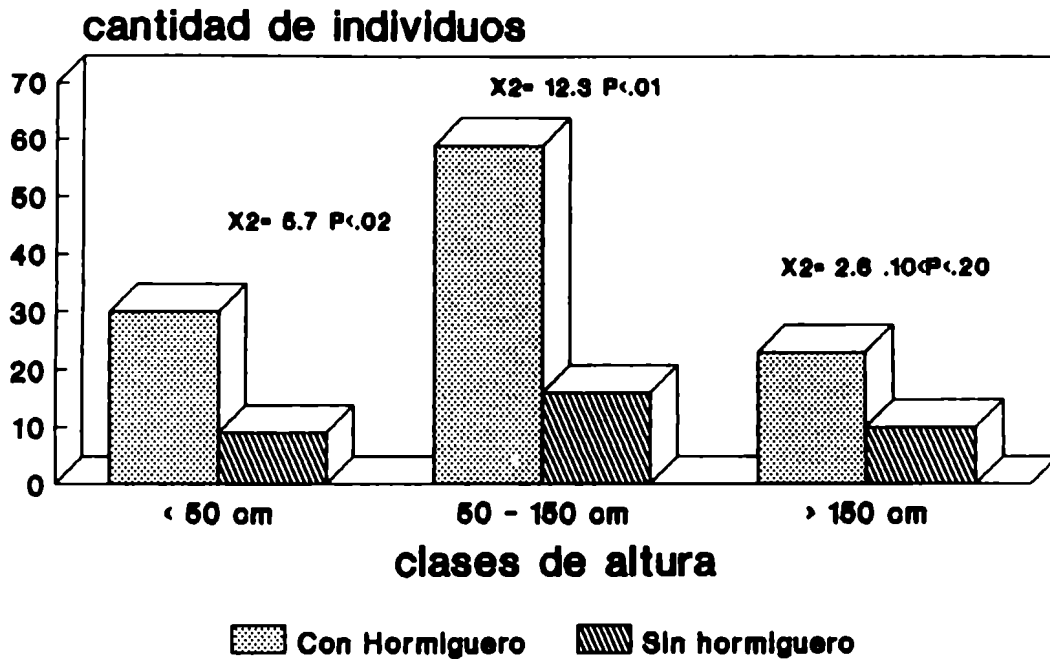


Fig. 4.2.1. Cantidad de individuos de *T. velutinifolia* en agrupaciones con y sin hormigueros. N= Sumatoria 6 agrup.

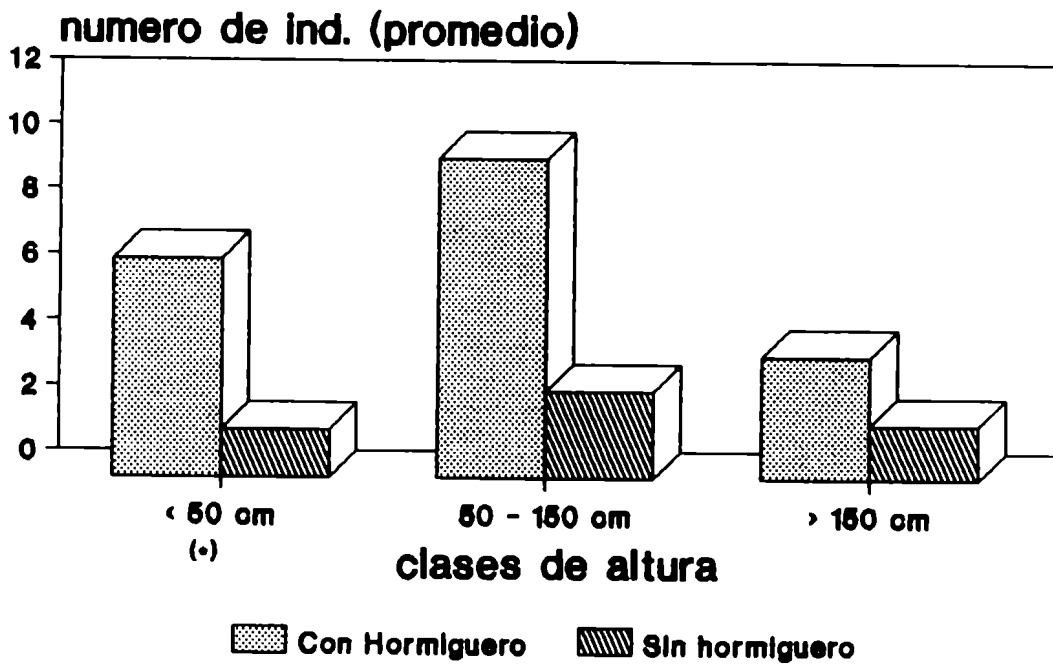


Fig. 4.2.2. Cantidad promedio de Ind. de *T. velutinifolia* en agrupaciones arb. con y sin hormigueros. N=6 (*) P=0.025

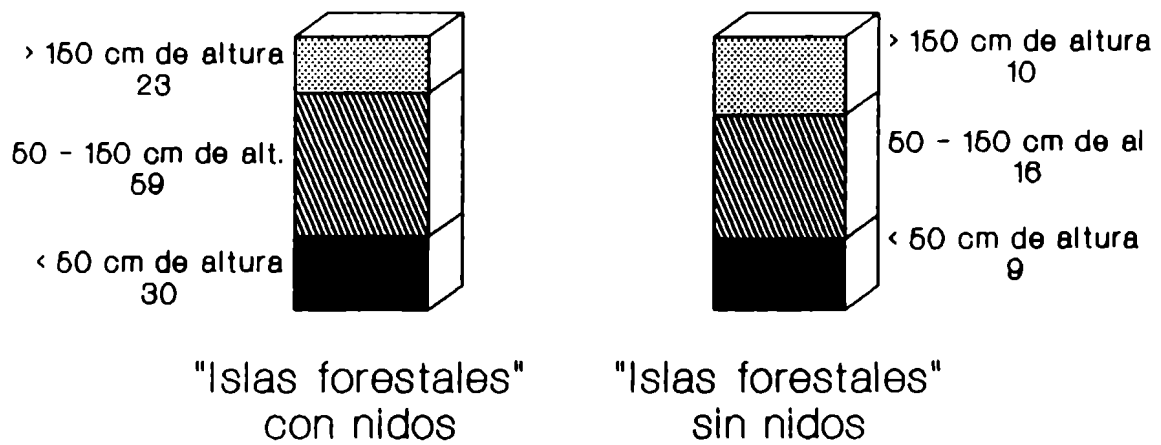


Fig. 4.2.3a. Proporción de Individuos de *T. velutifolia* en agrupaciones con/sin hormigueros. $X^2 = 1.01$, $P > .50$

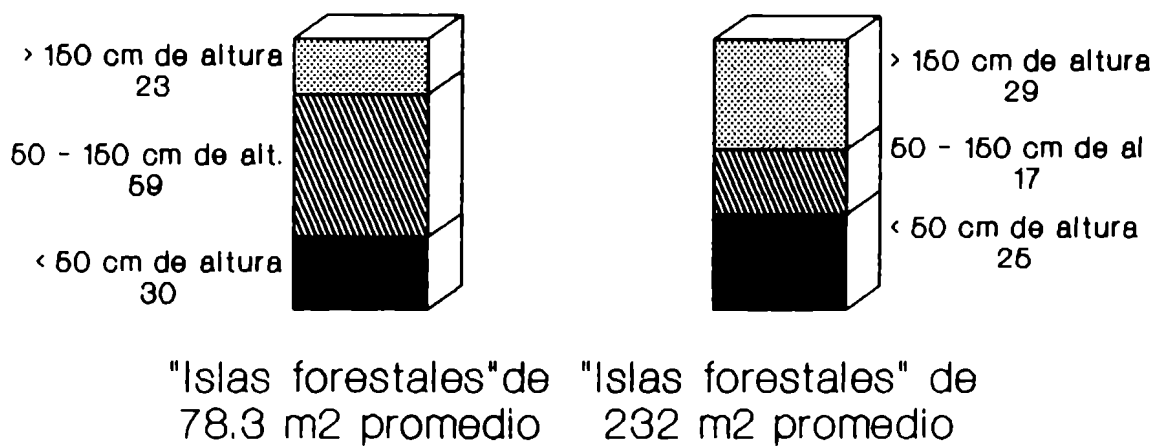


Fig. 4.2.3b. Proporción de Individuos de *T. velutifolia* en agrupaciones con nidos de distintas áreas. $X^2 = 15$ $P < .01$

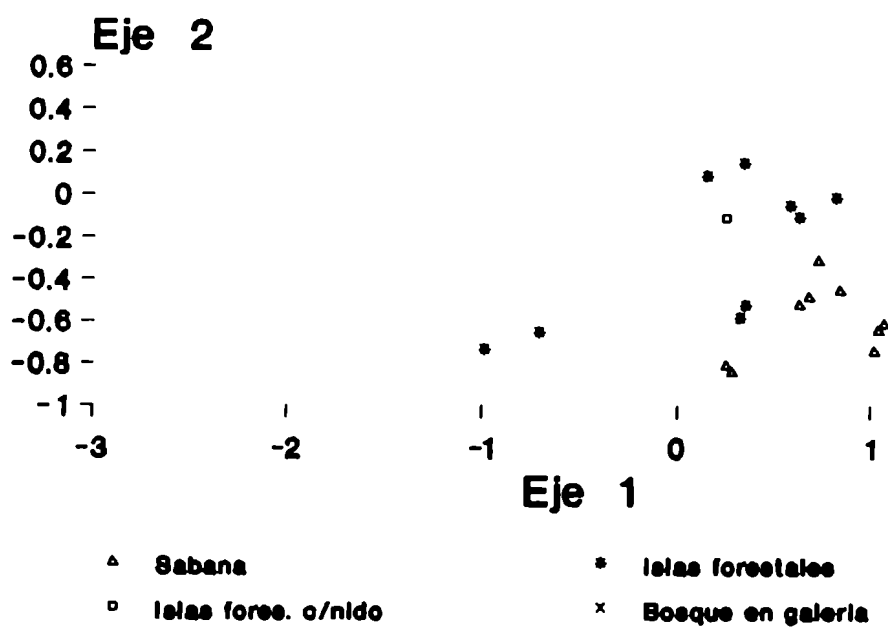
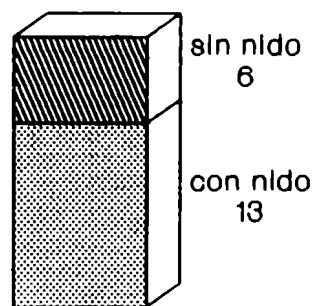
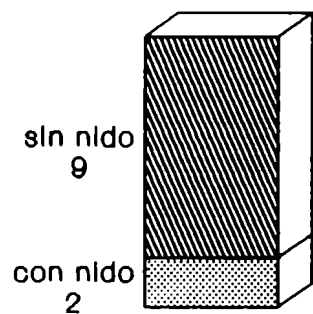


Fig. 4.2.4. Distribucion de las muestras de suelo con diferente origen en los dos primeros ejes de un ACP

Agrup. arb. sin spp deciduas



Agrup. arb. con spp deciduas

Fig. 4.2.5. Proporción de agrupaciones con árboles deciduos y hormigueros.
 $\chi^2 = 6.54$ $P < 0.02$

4.3. Influencia de los hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* sobre los patrones de vegetación en una estepa patagónica.

4.3.1. Introducción

Las hormigas juegan un importante papel en la distribución de las especies de plantas en los ambientes desérticos y templados. La influencia de sus actividades modifican la densidad y diversidad de la vegetación en desiertos (Inouye et al. 1980, Davidson & Morton 1981a y b), dunas costeras (Beattie & Culver 1977), bosques (Beattie & Culver 1981), pasturas (King 1977a y b, Elmes & Wardlaw 1982) y estepas arbustivas (Nowak et al. 1990). En términos generales, la vegetación relacionada con los hormigueros frecuentemente difiere de las áreas adyacentes en composición y abundancia relativa (Wodell 1974, Beattie & Culver 1977, 1981; King 1977a, b; Andersen 1982, Elmes & Wardlaw 1982, Culver & Beattie 1983, Nowak et al. 1990).

Las hormigas cortadoras de hojas poseen efectos particularmente notables en dicho proceso, debido principalmente a la magnitud de sus colonias y las dimensiones de sus hormigueros (ver capítulos anteriores). Sin embargo, las modificaciones a la vegetación por parte de las Attini ha sido estudiado principalmente en las especies de *Atta* con ubicación en zonas tropicales o subtropicales (Haines 1975, 1978; Jonkman 1976, 1978; Bucher 1982, Coutinho 1982). Esto es debido a que tanto los nidos de *Atta* como sus efectos en la vegetación son muy

conspicuos, y dicho género es eminentemente tropical o subtropical. Sin embargo, pese a que las especies del género *Acromyrmex* poseen colonias con menor cantidad de individuos y nidos de menores dimensiones, existen antecedentes de que sus actividades también modifican la vegetación circundante (Fowler 1977, Fowler & Haines 1983, Farji Brener 1987).

Pese a los abundantes trabajos realizados, en Argentina existen escasos estudios sobre las modificaciones en la vegetación que generan los hormigueros de las Attini (ver Bucher & Zuccardi 1967), y posiblemente ninguno realizado en la región Andino-Patagónica. Existen algunas razones fundamentales que hacen interesante el análisis de la interacción Attini-vegetación en esta zona: existe una única especie de hormiga cortadora en la Patagonia austral, *Acromyrmex lobicornis*, y su influencia aparenta ser reciente en el área. La distribución de *A. lobicornis* es muy extensa, abarcando desde el sur de Brasil y Bolivia hasta el paralelo 44°S en la Provincia de Chubut (Kusnezov 1978, observaciones de campo). En los últimos 50 años se ha detectado una ampliación de su rango geográfico hacia el sur-oeste (Kusnezov 1951), por lo cual su presencia en la Patagonia húmeda sería relativamente reciente (Rapoport, comunicación personal). Sin embargo, pese a la potencial influencia de *A. lobicornis* en la comunidad vegetal, las consecuencias de sus actividades sobre los patrones de vegetación permanecen desconocidas.

4.3.2. Objetivos

El objetivo de este trabajo será documentar los efectos que poseen los nidos de *Acromyrmex lobicornis* sobre la comunidad vegetal de una estepa arbustiva patagónica. Se pondrá a prueba la hipótesis de que los hormigueros generan disturbios que modifican los patrones de vegetación. De ser esta hipótesis correcta, se espera encontrar diferencias en cuanto a número y/o frecuencia de las especies vegetales, entre las asociadas a los hormigueros y las localizadas fuera de la influencia de los nidos.

4.3.3. Métodos.

El trabajo se llevó a cabo en una zona cercana al límite geográfico del Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina), ubicada a 30 km de la ciudad de Bariloche en dirección N-E hacia Confluencia (41° 07'S, 71° 13'O aprox.). El área se encuentra limitada al este por el curso del Río Limay y bordea la ruta 237, estando caracterizada fisonómicamente como una estepa herbáceo-arbustiva con influencias de vegetación ribereña (ver descripción detallada en Dimitri 1962). La ubicación del área de trabajo se debió a que muestreos preliminares revelaron una presencia casi exclusiva de *Acromyrmex lobicornis* en las estepas herbáceo-arbustivas asociadas con el curso del Río Limay y la ruta 237, áreas visiblemente disturbadas. La temperatura media anual es de 8°C y la precipitación promedio de 800 mm.

Con el objetivo de comparar la vegetación asociada a los hormigueros con la natural del lugar, se utilizaron 4 cuadros de

1 m² (1x1), cada uno subdividido en 100 cuadritos de 10 x 10 cm. Durante los meses de noviembre y diciembre de 1992 se seleccionaron al azar 9 nidos adultos (con montículos > 50 cm de radio) en los cuales se realizaron las mediciones. Los vértices de los cuadros eran colocados sobre el montículo del hormiguero medido, considerado como centro (Figura 4.3.1). En cada una de las 400 subdivisiones se registraron las especies vegetales presentes, quedando de esta forma cubierta un área de 4 m² alrededor de cada hormiguero. La frecuencia específica fue calculada como el número de cuadritos en los cuales la especie vegetal estaba presente sobre el total de cuadritos (400). Para analizar la vegetación de zonas sin hormigueros (testigo) se procedió de manera idéntica en un área ubicada aleatoriamente a 10 metros de cada nido y a igual distancia de la ruta. Las frecuencias para cada especie vegetal localizada en los hormigueros y sus áreas testigos fueron comparadas mediante una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas ($N_1=N_2=9$). Paralelamente se realizó una Análisis de Componentes Principales para ordenar los censos según su composición florística.

Por otro lado, en los 9 nidos medidos y las 9 áreas testigo se extrajeron muestras de suelo superficial con el objetivo de analizar el banco de semillas presente en cada tipo de suelo. Las mismas fueron llevadas al laboratorio y colocadas en bandejas plásticas con arena de fondo. Las muestras recibieron iluminación con tubos fluorescentes durante 16 horas diarias, según la metodología sugerida por Thompson & Grime (1979). Todas las bandejas fueron regadas manteniendo el suelo a capacidad de

campo. Pasados 45 días se contabilizó la supervivencia de plántulas en cada caso, y esos valores fueron comparados mediante una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas (Sokal & Rohlf 1981).

4.3.4. Resultados

En los 18 censos se contabilizaron 37 especies vegetales diferentes, cuya determinación taxonómica, origen y forma de vida se observa en la Tabla 4.3.1. El análisis multivariado (ACP) muestra que no existe una clara diferencia en cuanto a frecuencia promedio de la composición florística específica entre la vegetación asociada a los nidos y las localizadas en las áreas testigos (Fig 4.3.2). Los dos primeros ejes absorben una gran proporción de la varianza, separando principalmente los censos con altas y bajas frecuencias de *Bromus tectorum* (eje 1) y *Stipa speciosa* (eje 2), independientemente de que pertenezcan o no a los nidos (Fig. 4.3.2, Tabla 4.3.2). Sin embargo, los censos realizados en los hormigueros tienden a segregarse de los efectuados en las áreas testigo a lo largo del eje 3 (Fig. 4.3.2), principalmente debido a una alta frecuencia de *Onopordon acanthium* y a la ausencia de *Imperata* sp. (Tabla 4.3.2). Acorde con estos resultados, la riqueza y la frecuencia para la mayoría de las especies vegetales no difieren significativamente entre en los censos efectuados en los nidos de *A. lobicornis* y las áreas testigos (Tabla 4.3.3). Sin embargo, los resultados sugieren que la vegetación asociada a los hormigueros se caracteriza por una baja frecuencia de *Stipa speciosa*, *Baccharis* sp., *Poa lanuginosa*

e *Imperata* sp. (todas nativas), y por una alta representación de *O. acanthium* (exótica) (Tabla 4.3.3).

Por otro lado, la experiencia de germinación revela que el banco de semillas asociado al nido difiere del localizado en las áreas testigo. La cantidad de individuos emergentes al término de 45 días fue significativamente superior en los suelos de los hormigueros (prueba de Wilcoxon, $P < .01$, Fig. 4.3.3), en donde de un total de 84 plántulas, 76 (90.5%) fueron de *Erophyla verna*, una hierba exótica anual.

4.3.5. Discusión

La primera aproximación a los resultados sugiere que, contrariamente a lo que ocurre en otros ambientes, los hormigueros no parecen afectar conspicuamente la composición y frecuencia de la especies vegetales en el área de estudio (Fig. 4.3.1). Sin embargo, un análisis más detallado revela, al menos, dos patrones interesantes.

(1) El banco de semillas encontrado en los hormigueros es más denso que el de los suelos testigo en todos los censos (Fig. 4.3.3). Esto implica, al menos potencialmente, que en algún momento del año esta diferencia se manifieste como una mayor frecuencia de las especies vegetales encontradas en él. La especie más representada en el banco de semillas es *Erophyla verna*, una hierba de ciclo anual que se establece en septiembre, por lo cual no figura significativamente en los censos realizados

para este trabajo. Estudios recientes en áreas similares (estepa arbustiva patagónica a 10km de Bariloche) muestran que la participación de *E. verna* en el banco es muy abundante (> 60%). Sus semillas son pequeñas, pueden percolar con el agua, y formar bancos persistentes explotando la microtopografía del lugar (Ghermandi 1992). En este aspecto, las modificaciones al medio generadas por los hormigueros podrían ser relevantes: aumentan la porosidad de los perfiles, disminuyen la densidad del suelo, permiten una mayor infiltración, y regulan la humedad, el pH y la temperatura de los horizontes involucrados (Petal 1978).

Por otra parte, es conocido que las especies anuales poseen un elevado potencial reproductivo que les permite explotar los claros dejados libres por la vegetación dominante. Existen abundantes evidencias de que la construcción y mantenimiento de las nidos de hormigas generan disturbios en la vegetación, y sirven, de hecho, como "islas" para especies con alta capacidad colonizadora (Bucher & Zuccardi 1967, Rogers & Lavigne 1974, King 1977b, Coutinho 1982). Por ejemplo, en praderas templadas las plantas anuales representan una gran proporción de la vegetación asociada a los nidos de hormigas (King 1977a, b).

(2) La proporción de especies exóticas y nativas difiere significativamente entre la vegetación asociada a los hormigueros y las áreas testigo en 8 de los 9 censos (Fig. 4.3.4). La mayor proporción de exóticas asociadas a nidos (Fig. 4.3.5) es debido fundamentalmente a una menor frecuencia de especies nativas en los hormigueros (Tabla 4.3.4).

Pese a que el análisis de la totalidad de las especies por separado no revela una relación conspicua de la vegetación con los nidos de *A. lobicornis*, las pocas especies que poseen diferencias entre los nidos y los testigos apoyan el patrón anteriormente descrito. De las 37 especies encontradas, las nativas *Poa lanuginosa*, *Baccharis* sp., *Imperata* sp. y *Stipa speciosa* poseen una menor frecuencia promedio en las proximidades de los hormigueros, mientras que la única especie con una significativa mayor presencia en los nidos es la exótica *Onopordon acanthium* (Tabla 4.3.3). Cuando las especies exóticas y nativas son agrupadas para su análisis, se observa el patrón anteriormente descrito (Tabla 4.3.4).

Las causas de estas diferencias parecieran ser múltiples. Por un lado, *Baccharis* sp. y *Poa lanuginosa* forman parte de la dieta de *Acromyrmex lobicornis*, por lo cual sus bajas frecuencias podrían deberse a que son consumidas por las hormigas cortadoras. Por otro lado, observaciones de campo me permitieron comprobar que los nidos de *A. lobicornis* se localizaban en muchos casos cerca de plantas de *Stipa speciosa*, las cuales quedaban en gran proporción tapadas por el suelo removido por las hormigas. Este proceso de "enterramiento" es común también en otras especies de *Acromyrmex*, las cuales se caracterizan por comenzar sus nidos en la base de macollos de pasto (Navarro & Jaffe 1985). El enterramiento de las plantas afecta directamente a las especies involucradas, ya sea modificando su morfología o causándole la muerte (Autori 1947, Coutinho 1982).

Por otra parte, la única especie que posee una alta frecuencia en los nidos (*O. acanthium*, exótica) se encuentra mayoritariamente dispuesta en los extremos del área censada, en los bordes de los montículos de los nidos de *A. lobicornis*. Estas formidables construcciones -envidia de cualquier arquitecto- está hecha de palitos y restos vegetales muertos, formando una resistente estructura cónica de más de 50 cm de radio en los nidos adultos (Bonetto 1959, observaciones de campo). Este montículo es impermeable y su principal función es prevenir al nido de posibles inundaciones (Navarro & Jaffe 1985). En consecuencia, la humedad del suelo en los bordes del hormiguero es generalmente mayor que en el suelo adyacente por el escurrimiento hacia los costados de la lluvia o nieve, existiendo un incremento de la biomasa verde ubicada en dicha posición. De hecho, cuando se realizaron los censos (época con menor precipitación) las plantas de *O. acanthium* ubicadas en las cercanías de los nidos de *A. lobicornis* conservaban su color verde, mientras que las existentes en las áreas testigo presentaban una coloración más amarillenta.

Existen antecedentes de cómo la modificación al medio ocasionada por los hormigueros favorece la introducción de especies invasoras en las áreas cercanas al nido (ver Bucher & Zuccardi 1967). En Brasil, por ejemplo, la especie africana *Melinis minutiflora* aprovecha las modificaciones al suelo ocasionada por los nidos de *Atta laevigata*. Los montículos de los hormigueros son utilizados como focos de colonización por esta especie exótica para introducirse en el Cerrado Brasileño,

ambiente en donde habitualmente no se la encuentra. Una vez establecida, *M. minutiflora* compete con la flora local expandiéndose rápidamente (Countinho 1982).

Ya sea favoreciendo la presencia de especies exóticas (Fig. 4.3.3) o disminuyendo la frecuencia de las nativas (Tabla 4.3.4), los efectos de los hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* en la zona andino-patagónica adquieren gran importancia debido a que: (1) En Argentina la proporción de especies exóticas en relación a las nativas aumenta al incrementarse la latitud (Rapoport 1991), por lo cual la influencia de las especies introducidas en el área de trabajo (42° S) es teóricamente importante, y (2) Existe una baja proporción de buenas colonizadoras nativas en ambientes templados y las especies exóticas muestran generalmente un alto grado de agresividad (Rapoport 1991). Al disminuir la frecuencia de las nativas por acción de los hormigueros, las exóticas tienen alta probabilidad de ocupar los espacios libres. Este proceso se ve potencializado debido a que *A. lobicornis* se encuentra mayoritariamente en zonas disturbadas en donde la presencia de especies exóticas es alta (Ghermandi & Margutti 1993).

En términos generales, las invasiones biológicas por especies exóticas pueden alterar la estructura y composición de la comunidad en las áreas afectadas. Adicionalmente, las especies introducidas pueden llegar a modificar características ecosistémicas si difieren de la flora local en la adquisición y utilización de los recursos, si alteran la estructura trófica de la zona invadida, o si modifican la frecuencia y/o la intensidad

de los disturbios del área (Vitousek 1990).

Debido a la naturaleza descriptiva de este trabajo, no se pueden determinar relaciones causa-efecto. Sin embargo, pese a que en ocasiones la asociación de ciertas especies de plantas con los nidos de hormigas son un artificio causado por la selección de habitat (ver Nowak et al. 1990), dadas las características de la vegetación éste no parece ser el caso para *A. lobicornis*.

Tres procesos relacionados con las actividades de las hormigas cortadoras se presentan con capacidad de influenciar la distribución y abundancia de las plantas: (a) dispersión de semillas, (b) modificación de las características del suelo, (b) modificación del balance competitivo mediante defoliación diferencial. Futuros estudios deberían llevarse a cabo en la región para determinar cuáles de estos mecanismos están involucrados en la modificación de la comunidad vegetal, con particular énfasis en la influencia de *Acromyrmex lobicornis* en el balance entre las especies nativas y exóticas.

Tabla 4.3.1: Lista de especies presentes en una estepa patagónica a orillas del Rio Limay. Datos de 18 censos de 4 m² c/u.

Especies	Origen	Ciclo de vida
Desconocida		?
<i>Stipa speciosa</i>	Nativa	Pasto perenne
<i>Hordeum comosum</i>	Nativa	Pasto perenne
<i>Hypochoeris radicata</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Camissonia dentata</i>	Nativa	Hierba anual
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Plantago lanceolata</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Conium maculatum</i>	Exótica	Hierba anual
<i>Rumex acetosella</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Erodium cicutarium</i>	Exótica	Hierba anual
<i>Poa lanuginosa</i>	Nativa	Pasto perenne
<i>Baccharis</i> sp.	Nativa	Arbusto perenne
<i>Acaena splendens</i>	Nativa	Hierba perenne
Desconocida 2	?	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Exótica	Hierba anual
<i>Poa</i> sp.	Nativa	Pasto perenne
<i>Bromus tectorum</i>	Exótica	Pasto perenne
<i>Loasa bergii</i>	Nativa	Hierba perenne
<i>Plagybotris tinctorius</i>	Nativa	Hierba anual
<i>Mulinum spinosum</i>	Nativa	Arbusto perenne
<i>Amsinckia hispida</i>	Nativa	Hierba anual
Desconocida 3	?	
<i>Festuca argentina</i>	Nativa	Pasto perenne
<i>Verbascum thapsus</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Imperata</i> sp.	Nativa	Pasto perenne
<i>Onopordon acanthium</i>	Exótica	Hierba bianual
Cardo 2	Exótica	Hierba bianual
<i>Chenopodium ambrosioides</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Marrubium vulgare</i>	Exótica	Hierba perenne
<i>Cirsium vulgare</i>	Exótica	Hierba anual
<i>Myosotis stricta</i>	Exótica	Hierba anual
Desc. 4 (fam. Crucifera)	Exótica	
<i>Vulpia australis</i>	Nativa	Pasto anual
<i>Senecio filaginoides</i>	Nativa	Arbusto perenne
Desconocida 5	?	
<i>Collomia biflora</i>	Nativa	Hierba anual
<i>Stipa filiculmis</i>	Nativa	Pasto perenne
<i>Erophyla verna</i>	Exótica	Hierba anual

Exóticas: 15 especies (40.5%)
 Nativas: 17 especies (59.5%)
 Desconocidas 5 especies

Tabla 4.3.2: Correlaciones entre los primeros ejes del Análisis de Componentes Principales y las especies encontradas en 18 censos de 4 m² c/u. Los valores entre paréntesis son los porcentajes de la varianza absorbida. La varianza acumulada para los tres primeros ejes es del 74.3%. (*) P <.05 y (**) P <.01.

Especies	Ejes		
	1 (35.7%)	2 (21.01%)	3 (17.61%)
Desconocida 1	-.03	.17	-.18
<i>Stipa speciosa</i> (N)	.28	.90**	.07
<i>Hordeum comosum</i> (N)	.59**	-.22	-.44**
<i>Hypochoeris radicata</i> (E)	-.40*	.13	-.16
<i>Camissonia dentata</i> (N)	-.40*	.13	-.16
<i>Taraxacum officinale</i> (E)	-.02	.19	-.13
<i>Plantago lanceolata</i> (E)	-.40*	.13	-.16
<i>Conium maculatum</i> (E)	.31	.03	-.54**
<i>Rumex acetosella</i> (E)	.18	-.17	.15
<i>Erodium cicutarium</i> (E)	-.22	-.11	-.09
<i>Poa lanuginosa</i> (N)	.60**	-.59**	.40*
<i>Baccharis</i> sp. (N)	.57**	-.51**	.44**
<i>Acaena splendens</i> (N)	.48**	-.48**	.42*
Desconocida 2	.39*	-.45**	.38*
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (E)	-.19	-.13	.06
<i>Poa</i> sp. (N)	-.19	-.13	.06
<i>Bromus tectorum</i> (E)	-.95**	-.09	-.22
<i>Loasa bergii</i> (N)	-.32	-.14	-.07
<i>Plagybotris tinctorius</i> (N)	-.37*	-.03	-.13
<i>Mulinum spinosum</i> (N)	-.39*	-.27	-.17
<i>Amsinckia hispida</i> (N)	-.11	-.11	-.39*
Desconocida 3	-.28	-.13	-.26
<i>Festuca argentina</i> (N)	-.24	-.20	.05
<i>Verbascum thapsus</i> (E)	-.23	.05	-.23
<i>Imperata</i> sp. (N)	-.36*	.19	.71**
<i>Onopordon acanthium</i> (E)	.45**	.15	-.63**
Cardo2 (E)	-.26	-.03	-.27
<i>Chenopodium ambrosoides</i> (E)	-.24	.00	-.22
<i>Marrubium vulgare</i> (E)	-.24	.00	-.22
<i>Cirsium vulgare</i> (E)	-.27	.00	-.26
<i>Myosotis stricta</i> (E)	.02	.23	-.28
Desc. 4 (fam. Crucifera) (E)	-.30	-.03	-.36*
<i>Senecio filaginoides</i> (N)	-.27	-.17	-.31
Desconocida 5	-.40**	-.03	-.09
<i>Collomia biflora</i> (N)	-.45**	-.08	-.15
<i>Stipa filiculmis</i> (N)	-.35*	.23	.07
<i>Erophyla verna</i> (E)	-.41*	-.03	-.15

Tabla 4.3.3. Frecuencia de las especies vegetales registradas alrededor de los nidos de *Acromyrmex lobicornis* comparadas con áreas testigos. Datos obtenidos de 18 censos de 4 m² c/u.

Especies	Nidos (N=9)	Testigos (N=9)	
Desconocida 1	0.01 ± 0.03	< 0.01	P> .50
<i>Stipa speciosa</i> (N)	0.12 ± 0.13	0.21 ± 0.20	P= .14*
<i>Hordeum comosum</i> (N)	0.08 ± 0.15	0.07 ± 0.14	P> .50
<i>Hypochoeris radicata</i> (E)	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Camissonia dentata</i> (N)	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Taraxacum officinale</i> (E)	0.01 ± 0.04	Ausente	P> .50
<i>Plantago lanceolata</i> (E)	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Conium maculatum</i> (E)	0.01 ± 0.02	Ausente	P= .37
<i>Rumex acetosella</i> (E)	< 0.01	< 0.01	P> .50
<i>Erodium cicutarium</i> (E)	0.05 ± 0.14	0.06 ± 0.12	P> .50
<i>Poa lanuginosa</i> (N)	0.01 ± 0.02	0.15 ± 0.26	P= .10*
<i>Baccharis</i> sp. (N)	Ausente	0.08 ± 0.15	P= .06*
<i>Acaena splendens</i> (N)	Ausente	0.01 ± 0.03	P> .50
Desconocida 2	Ausente	0.01 ± 0.02	P> .50
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (E)	Ausente	< 0.01	P> .50
<i>Poa</i> sp. (N)	Ausente	< 0.01	P> .50
<i>Bromus tectorum</i> (E)	0.59 ± 0.28	0.64 ± 0.26	P> .50
<i>Loasa bergii</i> (N)	0.01 ± 0.03	0.01 ± 0.02	P> .50
<i>Plagybotris tinctorius</i> (N)	0.02 ± 0.02	0.01 ± 0.01	P> .50
<i>Mulinum spinosum</i> (N)	0.02 ± 0.04	0.01 ± 0.03	P= .36
<i>Amsinckia hispida</i> (N)	0.03 ± 0.04	< 0.01	P= .17
Desconocida 3	0.01 ± 0.02	< 0.01	P= .37
<i>Festuca argentina</i> (N)	Ausente	0.01 ± 0.03	P> .50
<i>Verbascum thapsus</i> (E)	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.03	P> .50
<i>Imperata</i> sp. (N)	0.09 ± 0.18	0.21 ± 0.26	P= .09*
<i>Onopordon acanthium</i> (E)	0.14 ± 0.18	0.03 ± 0.05	P= .05*
Cardo 2 (E)	< 0.01	< 0.01	P> .50
<i>Chenopodium ambrosioides</i> (E)	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Marrubium vulgare</i> (E)	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Cirsium vulgare</i> (E)	< 0.01	< 0.01	P> .50
<i>Myosotis stricta</i> (E)	< 0.01	< 0.01	P= .37
Desc. 4 (fam. Crucifera) (E)	< 0.01	< 0.01	P> .50
<i>Senecio filaginoides</i> (N)	0.01 ± 0.01	< 0.01	P= .37
Desconocida 5	< 0.01	Ausente	P> .50
<i>Collomia biflora</i> (N)	< 0.01	0.01 ± 0.01	P= .37
<i>Stipa filiculmis</i> (N)	Ausente	< 0.01	P> .50
<i>Erophyla verna</i> (E)	< 0.01	Ausente	P> .50

Los valores son los promedios ± sus desviaciones. Las significancias (P) son el resultado de la comparación de las frecuencias, para cada especie, utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon para datos pareados (nido vs. testigo). (*) Se resaltan las diferencias con tendencias a la significación. (N) especies nativas y (E) especies exóticas

2 x 2 metros

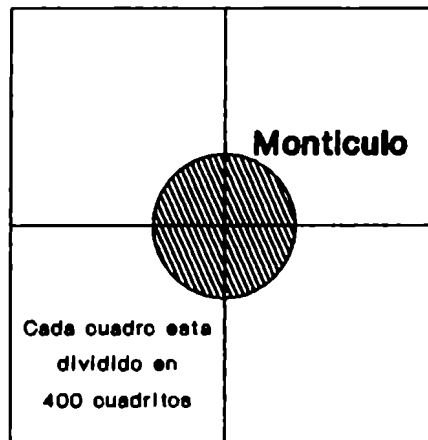


Fig. 4.3.1. Esquema de muestreo utilizado

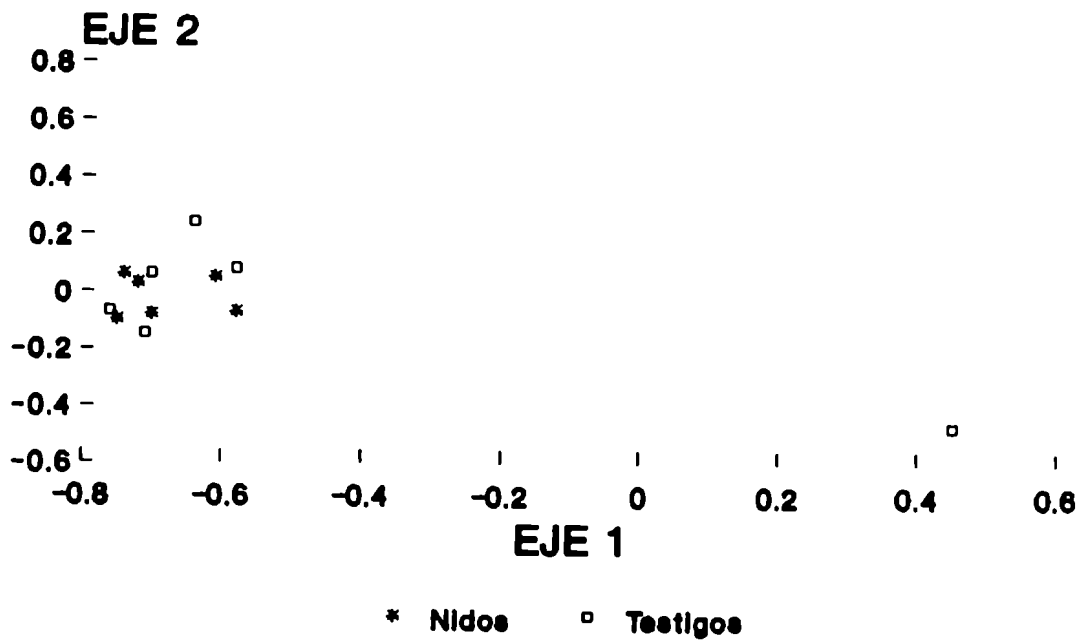


Fig. 4.3.2. Distribucion de los censos de vegetacion (en nidos y areas testigo) en los tres primeros ejes del ACP

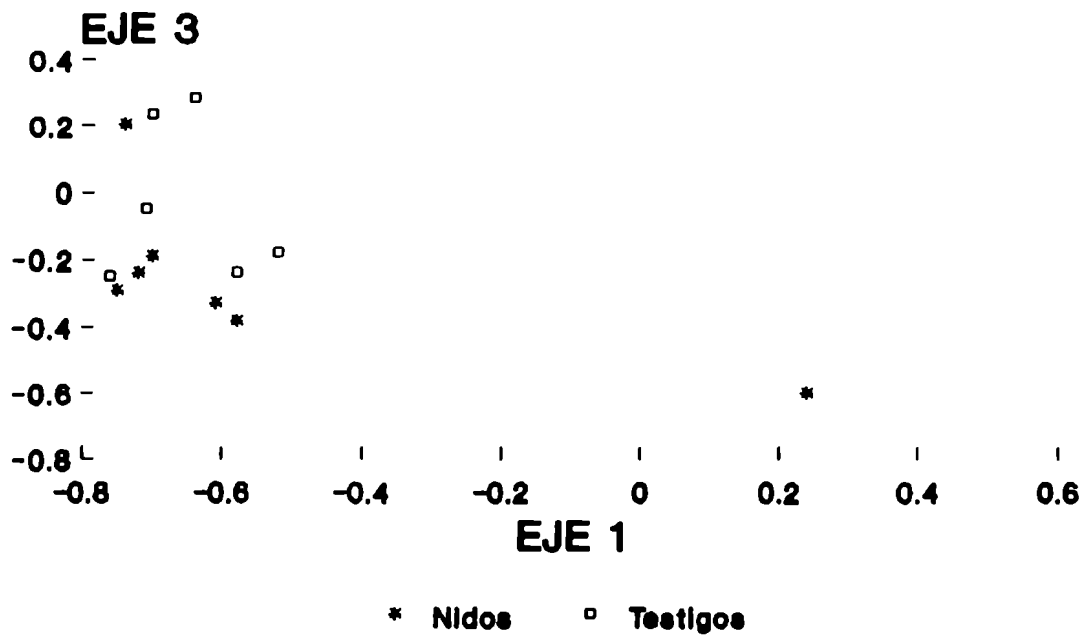


Fig. 4.3.2. Distribucion de los censos de vegetacion (en nidos y areas testigo) en los ejes 1 y 3 del ACP

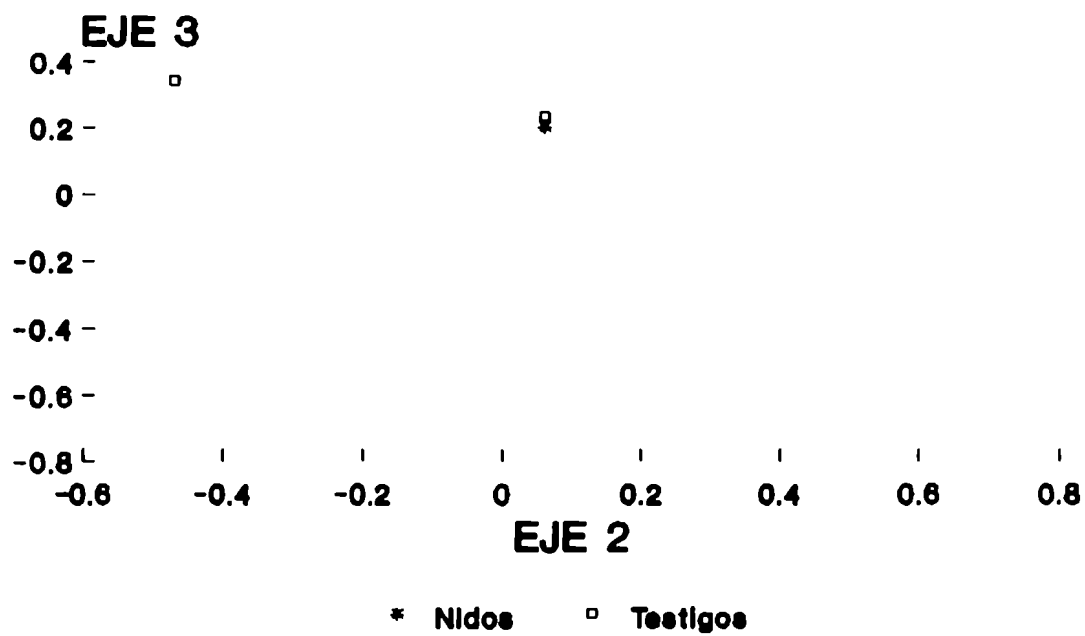


Fig. 4.3.2. Distribucion de los censos de vegetacion (en nidos y areas testigo) en los ejes 2 y 3 del ACP

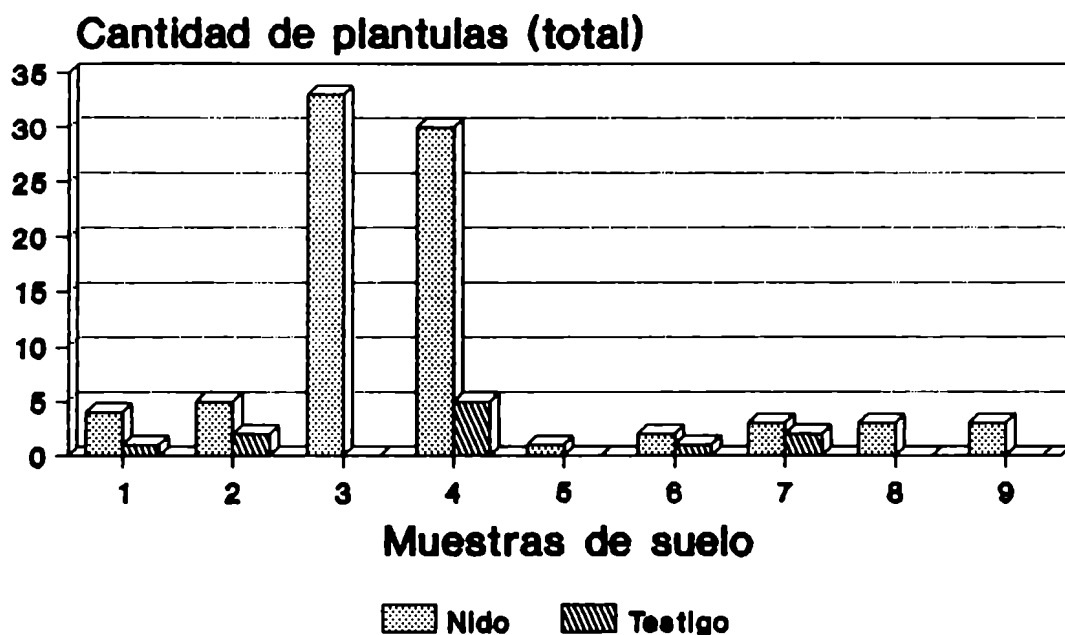


Fig. 4.3.3. Cantidad de plantulas emergentes en muestras de suelos de nidos y areas testigo. $P < 0.01$ (Wilcoxon)

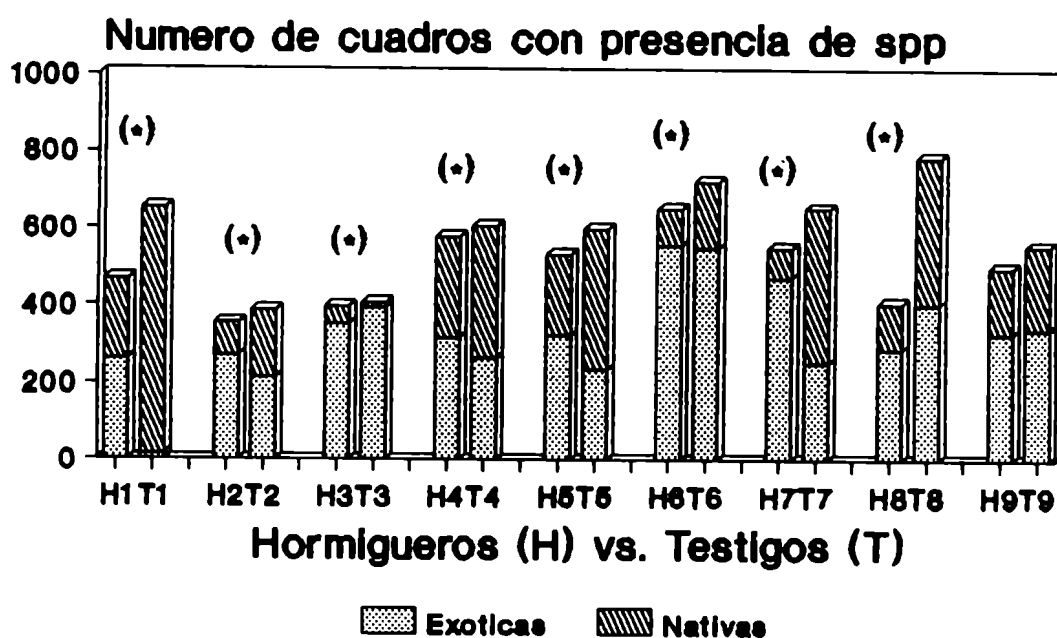


Fig. 4.3.4. Proporción de especies exóticas y nativas en los censos de vegetación. (*) - $P < 0.05$

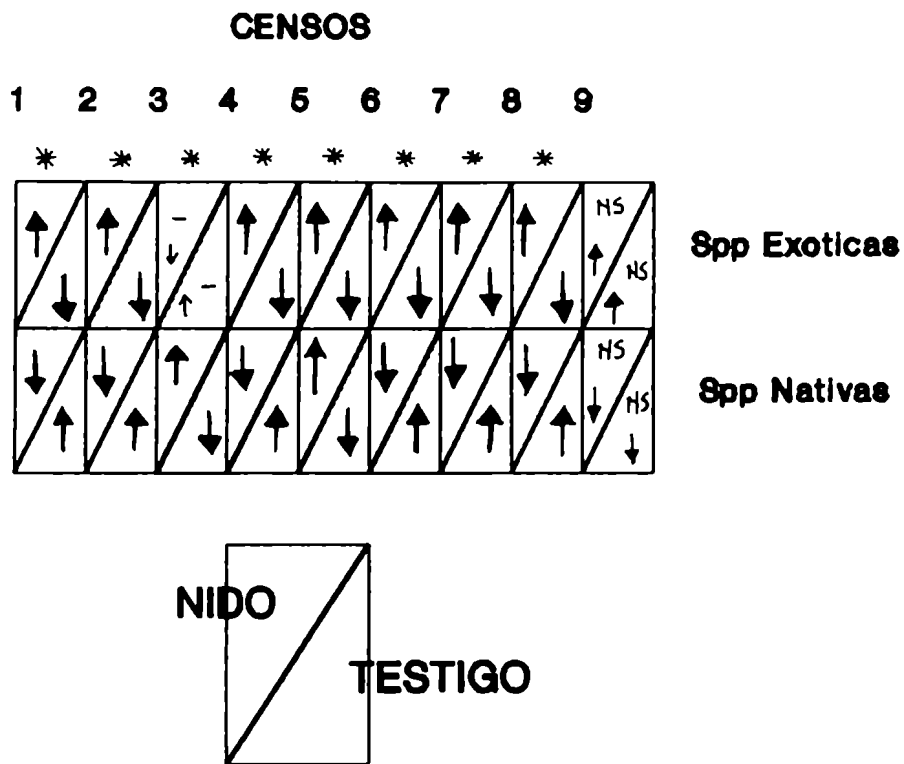
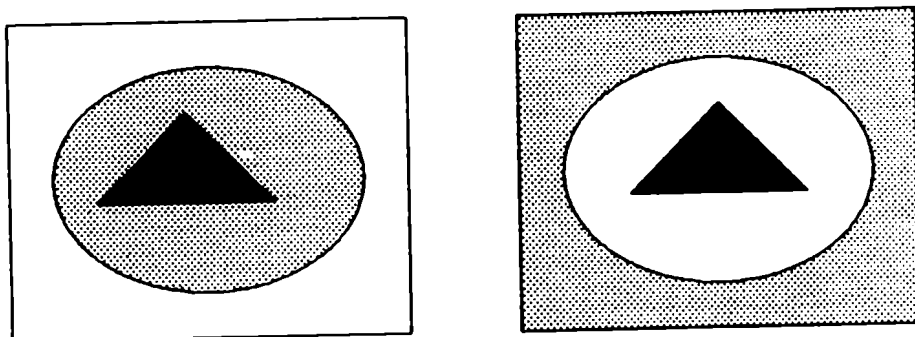


Fig. 4.3.5. Frec. observadas en relacion con las esperadas



*Hormigueros generando heterogeneidad
o la hipótesis del "Gruyere Negativo"*

Fig. 4.4. Explicacion en el texto

4.4. Sumario y Conclusión

"..Cualquier dato se vuelve importante cuando se lo conecta con otro. La conexión modifica la perspectiva.."

*Umberto Eco
"El Péndulo de Foucault"*

Por un lado, los resultados obtenidos en esta tesis aportan nuevas evidencias sobre la importancia de los disturbios en la organización de las comunidades vegetales (ver Denslow 1980, Belsky 1983, Collins 1987). Por otro lado, revelan que las hormigas cortadoras de hojas pueden ser, en muchos casos, protagonistas de dichos procesos.

Los estudios realizados en diferentes ambientes y con distintas especies sugieren que las hormigas cortadoras de hojas pueden ser consideradas como agentes generadores de disturbios, en el sentido de que modifican la disponibilidad de recursos (*sensu* Pickett & White 1985). Sus principales actividades que alteran el medio son su capacidad defoliadora y las modificaciones ocasionadas al medio físico por la construcción y mantenimiento de sus hormigueros. En consecuencia, las hormigas cortadoras pueden modificar las propiedades físico-químicas del suelo (Autori 1947, Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978; Alvarado et al. 1981, Gotwald 1986, esta tesis capítulo 4.2), el balance competitivo entre especies (Rockwood 1977, Nichols-Orians 1991b, esta tesis capítulo 4.1) y modificar la dirección sucesional al generar cambios en los patrones de vegetación (Jonkman 1976, 1978, Bucher 1982, esta tesis capítulos 4.2 y 4.3).

La frecuencia y la intensidad son algunos de los parámetros de mayor interés para caracterizar a los disturbios (Denslow 1980, Miller 1982, Sousa 1984, Pickett & White 1985). Definidas las actividades de las hormigas cortadoras como generadoras de disturbios, la frecuencia (número de eventos por período de tiempo) es quizás la más difusa de medir. Su ocurrencia no es un proceso discreto (por ej. incendios) sino de carácter continuo en el tiempo debido a la superposición cronológica de las diferentes generaciones de hormigas. Pese a que las especies de *Atta* y *Acromyrmex* producen nuevas generaciones anualmente, la mortalidad en las colonias recién instaladas es alta y recién a los 2-3 años de vida el hormiguero empieza a adquirir dimensiones considerables (Weber 1982). Debido a esto, la cantidad de nidos en un período temporal fijo no es una variables fácil de medir. Sin embargo, los disturbios generados por herbivoría podrían caracterizarse en función de su frecuencia (por ej. cantidad de veces que un mismo árbol es atacado por unidad de tiempo, ver esta tesis capítulo 4.1).

La magnitud del disturbio medida por su intensidad espacial (área total afectada por unidad de espacio), aparece como la variable más adecuada para caracterizar los efectos de las *Attini*. Esta medida involucra el tamaño de los hormigueros y su densidad en diferentes ambientes. Analizando los datos existentes (Apéndice 4.4.1), se observa que en las especies de *Atta* los hormigueros pueden ocupar hasta 300 m² y poseer una densidad máxima de 18 nidos/hectárea. Esto implica, por ejemplo, que *Atta capiguara* puede generar una intensidad de disturbio (superficie

del hormiguero por su densidad) de hasta 1300 m²/ha, *Atta vollenweideri* de 1350 m²/ha y *Atta cephalotes* de 1250 m²/ha. Pese a poseer nidos más pequeños, las especies de *Acromyrmex* pueden generar una intensidad de disturbio que varía entre 30 y 5000 m²/ha.

Ante la magnitud de estos datos, ¿Se puede formular alguna generalización sobre los efectos de las hormigas cortadoras como productoras de disturbios? ¿Existe la posibilidad de generar hipótesis testeables y predicciones medibles sobre sus consecuencias en diferentes ambientes?

En términos generales, tanto la defoliación diferencial como la instalación de los nidos funcionan abriendo "claros" que pueden ser ocupados por individuos de la comunidad vegetal diferentes a las especies dominantes. La disponibilidad de "sitios abiertos por disturbios" es un factor considerado de primera jerarquía como causa sucesional (Pickett et al. 1987). De hecho, una de las consecuencias más visibles de las actividades de las *Attini* caracterizadas "disturbios" es la alteración de los patrones de vegetación y de la dirección sucesional.

Los estudios realizados en Panamá y Venezuela sugieren que los efectos de las hormigas cortadoras pueden caracterizarse mediante la metáfora del "Gruyere negativo" (ver Rapoport 1975), en el sentido de que sus actividades generan "heterogeneidad" en un ambiente "homogéneo" (Fig. 4.4.). Mientras los claros producidos en ambientes de selva tropical o subtropical favorecen la instalación de hierbas (Bucher & Zuccardi 1967, Haines 1975,

Farji Brener 1987), las modificaciones ocasionadas en paisajes herbáceos favorecen la instalación de vegetación arbórea (Jonkman 1976, 1978; Bucher 1982, esta tesis capítulo 4.3). La metáfora del "Gruyere negativo" podría generar hipótesis con predicciones testeables en ambientes donde las hormigas cortadoras modifiquen el equilibrio entre las comunidades herbáceas y leñosas, como por ejemplo en las sabanas arboladas de Sudamérica, en los bosques abiertos del Chaco y en el Cerrado del Brasil.

Por otra parte, estos ambientes están caracterizados por suelos extremadamente oligotróficos (Cochrane 1990), lo cual es considerado como un factor limitante para la cobertura vegetal (Coutinho 1984, Sarmiento 1984, 1990). La presencia de una alta densidad de nidos en regiones con suelos empobrecidos (ver Apéndice 4.4.1.) podría amplificar los efectos de las **Attini** a nivel ecosistémico, con importantes consecuencias en la dinámica del paisaje. Por ejemplo, las hormigas cortadoras son consideradas como los animales más importantes en acumular materia orgánica en los suelos de América tropical (Weber 1982). En las selvas tropicales de América, donde menos del 0.1% de los nutrientes logra traspasar los primeros 5 cm de suelo (Savage 1982), las hormigas cortadoras depositan grandes cantidades de vegetación fresca dentro de sus cámaras a más de 6 metros de profundidad. En las sabanas Americanas, donde la pobreza nutritiva del suelo es determinante para el desarrollo de la vegetación arbórea (Sarmiento 1984, Medina & Silva 1990), las hormigas cortadoras cumplen un importante papel en la transferencia de nutrientes hacia las plantas leñosas (Coutinho 1984).

La información bibliográfica revela que las especies de *Atta* y *Acromyrmex* se encuentran usualmente en lugares disturbados (Jonkman 1979, Cherret 1989, Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos 1990, esta tesis capítulo 4.3.). La preferencia por dichos ambientes se debe probablemente a que su dieta se compone en gran parte de especies pioneras (Fowler 1983, Nichols-Orians 1991). Esto plantea un interesante interrogante sobre si la dirección de los disturbios ocasionados por las hormigas cortadoras son opuestos o se sinergizan con los existentes en los ambientes donde habitan. Los datos analizados en este trabajo sugieren que las actividades de las **Attini** generalmente actúan como "aceleradores" de modificaciones preexistentes (ver Jonkman 1976, 1978).

Finalmente, el tipo de interacción de las hormigas cortadoras de hojas con el ambiente depende de la escala espacial a la cual es analizada (ver Meentemeyer 1989, Wiens 1989). Mientras las características a gran escala de las regiones determinan en parte la riqueza y densidad de las especies (esta tesis, capítulo 3), las características del paisaje dentro de una región pueden verse modificadas por las actividades de las hormigas cortadoras (esta tesis, capítulo 4).

Apéndice 4.4.1. Superficie (mínima y máxima) ocupada por nidos de las diferentes especies de *Atta* y *Acromyrmex*.

Espece	Sup. m ²	Vol. m ³	Lugar	Fuente
<i>Atta</i> spp				
<i>A. vollenweideri</i>	30		Brazil, Cerrado	Carvalho 1976
<i>A. vollenweideri</i>	40		Argentina, Chaco	Bucher & Zucc. 1967
<i>A. vollenweideri</i>	100	.	Paraguay, Sabana	Jonkman 1980
<i>A. vollenweideri</i>	30	?	Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>A. vollenweideri</i>	50	8	Argentina, StaFe	Bonetto 1959 (cita)
<i>A. vollenweideri</i>	300	?	Argentina, StaFe	Bonetto 1959 (cita)
<i>A. vollenweideri</i>	40	?	Paraguay, Sabana	Jonkman 1976
<i>A. vollenweideri</i>	35	5	Paraguay, Sabana	Jonkman 1977
<i>A. capiguara</i>	72	?	Brasil, MatoGroso	Amante 1967a
<i>A. sexdens</i>	100	23	Brasil	Autori 1947
<i>A. sexdens</i>				
<i>A. colombica</i>	50		Costa Rica	Lugo et al 1973
<i>A. cephalotes</i>	60		Costa Rica	Alvarado et al 1981
<i>A. cephalotes</i>	56		Guyana	Cherret 1968
<i>A. cephalotes</i>	85	.	BCI, Panama	Hodgson 1955
<i>A. cephalotes</i>	38	?	Costa Rica	Markham 1966
<i>A. cephalotes</i>	80		BCI, Panama	Farji & Sierra 1992
<i>A. cephalotes</i>	250	.	Surinam	ver Fowler 1986
<i>A. saltensis</i>	30	?	Argentina	Daguerre 1954
<i>A. laevigata</i>	20		Brasil	Coutinho 1984
<i>A. laevigata</i>	90		Vzla, Sabana	Farji Brener 1992
<i>Acromyrmex</i> spp	1.5	?	En general	Cherret 1989
<i>Ac. landolti</i> f.	0.2		Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>Ac. striatus</i>	9		Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>Ac. heyeri</i>	2		Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>Ac. hispidus</i>	0.8		Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>Ac. lobicornis</i>	7		Argentina, StaFe	Bonetto 1959 (cita)
<i>Ac. lobicornis</i>	4		Argentina, StaFe	Bonetto 1959
<i>Ac. lobicornis</i>	2.5		Argent., Patagonia	Farji Brener 1992
<i>Ac. ambiguus</i>	0.8		Argentina, BsAs	Gallardo 1916
<i>Ac. coronatus</i>	1		Argent., Misiones	Bonetto 1959 (cita)
<i>Ac. lundi</i>	3		Argentina, StaFe	Bonetto 1959

Apéndice 4.4.1.(cont.) Densidad (mínima y máxima) de nidos por hectárea de las especies de *Atta* y *Acromyrmex*.

especie	Densidad(por ha)		Ambiente	Cita
	minima	maxima		
<i>Atta</i>				
<i>A. capiguara</i>	10	18	Sao Pablo, Brasil	Amante 1967a
<i>A. capiguara</i>	1	3	Sao Pablo, Brasil	Fowler et al 1986
<i>A. capiguara</i>	8	14	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>A. capiguara</i>	5.6		Paraguay	Robinson&Fowler 1982
<i>A. cephalotes</i>	0.4	0.6	Trinidad	Cherret 1968
<i>A. cephalotes</i>	1.3	5	Costa Rica	Rockwood 1973
<i>A. cephalotes</i>		3	Bahia, Brasil	Leston 1978
<i>A. cephalotes</i>		0.05	Amazonas, Bra&Vzla	Jaffe&Vilela 1989
<i>A. cephalotes</i>	0.03	1	Brasil forest	Vasconcelos 1988
<i>A. cephalotes</i>	0.4		Trinidad, cultivo	Cherret&Jutsum 1983
<i>A. cephalotes</i>	0.7		Trinidad, Bosque	Cherret&Jutsum 1983
<i>A. cephalotes</i>	0.6		Trinidad	Cherret 1968
<i>A. colombica</i>	5	10	Costa Rica	Rockwood 1973
<i>A. colombica</i>		0.8	BCI, Panama	Haines 1978
<i>A. sexdens</i>	4	5	Bahia, Brasil	Goncalves 1951
<i>A. sexdens</i>	1	5	Sao Pablo, Brasil	Fowler et al 1986
<i>A. sexdens</i>	0.5	4	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>A. sexdens</i>	4	5	Sao Pablo, Brasil	Goncalves 1967
<i>A. sexdens</i>	0.3	2	Brasil forest	Vasconcelos 1988
<i>A. laevigata</i>		7.5	Vzla, Sabana	Farji Brener 1992
<i>A. laevigata</i>	0.6	2	Guyana	Cherret et al 1974
<i>A. laevigata</i>	1	3	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>A. laevigata</i>	0.02	0.06	Sabana, Vzla	Jaffe 1986
<i>A. laevigata</i>	7	10	Pino plant, Vzla	Jaffe 1986
<i>A. vollenweideri</i>	1	4	Paraguay	Robinson&Fowler 1982
<i>A. vollenweideri</i>	2	4.5	Argentina	Bucher&Zuccardi 1967
<i>A. vollenweideri</i>		0.4	Paraguay	Jonkman 1977
<i>A. vollenweideri</i>		0.9	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>A. vollenweideri</i>	1	4	Paraguay	Robinson&Fowler 1982
<i>A. vollenweideri</i>	2	4.4	Argent, Tucuman	Bucher&Zuccardi 1967
<i>A. opaciceps</i>		5	Bahia, Brasil	Goncalves 1951

Apéndice 4.4.1.(cont.) Densidad (mínima y máxima) de nidos por hectárea de las especies de *Atta* y *Acromyrmex*.

Especie	Densidad(por ha)		Ambiente	Cita
	minima	maxima		
<i>Acromyrmex</i>				
<i>Ac. landolti</i>	200	450	Sabana, Vzla	Jaffe 1986
<i>Ac. landolti</i>	20	100	Pino plant,Vzla	Jaffe 1986
<i>Ac. landolti</i>	?	6000	Peru, selva	Cherret 1981
<i>Ac. landolti</i>		95	Guyana	Cherret et al 1974
<i>Ac. landolti</i>	4400	5850	Paraguay	Fowler&Robinson 1975
<i>Ac. landolti</i>	200	500	Sao Pablo, Brasil	Fowler et al 1986
<i>Ac. landolti l.</i>		6000	Venezuela	Labrador et al 1972
<i>Ac. landolti l.</i>	800	900	Guyana	Weber 1972
<i>Ac. landolti l.</i>		1000	Venezuela	Espina &Timaure 1977
<i>Ac. landolti l.</i>	1	95	Guyana	Cherret et al 1974
<i>Ac. landolti b.</i>		6000	Peru	Fowler et al 1986
<i>Ac. landolti b.</i>	152	330	Sao Pablo, Brasil	Fowler et al 1986
<i>Ac. landolti b.</i>	800	900	Bahia, Brasil	Lewis 1975
<i>Ac. landolti f.</i>	210	3420	Paraguay	Fowler 1977b
<i>Ac. landolti f.</i>	687	5350	Paraguay	Fowler 1977a
<i>Ac. landolti f.</i>	420	890	Argentina	Fowler et al 1986
<i>Ac. landolti f.</i>	1050	4400	Paraguay	Robinson&Fowler 1982
<i>Ac. hystrix</i>	4	5	Amazonas,Brasil	Rodrigues 1966
<i>Ac. coronatus</i>	0.1	0.3	Amazonas,Brasil	Rodrigues 1966
<i>Ac. lundii</i>		3	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>Ac. lundii</i>	16	27	Paraguay,Chaco	Fowler 1988
<i>Ac. heyeri</i>	3	12.5	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>Ac. subterraneus</i>	0.4	3	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>Ac. rugosus</i>	13	244	Paraguay	Fowler et al 1986
<i>Ac. lobicornis</i>	1	14.7	Argentina	Fowler et al 1986
<i>Ac. octospinosus</i>	3	12	Trinidad	Cherret 1968
<i>Ac. octospinosus</i>	3	36	Trinidad	Lewis 1975
<i>Ac. octospinosus</i>		153	Trinidad,plant.	Lewis 1975
<i>Ac. octospinosus</i>	3.5		Trinidad,cultivo	Cherret&Jutsum 1983
<i>Ac. octospinosus</i>	0		Trinidad,Bosque	Cherret&Jutsum 1983

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Adler, F. R. & D. M. Gordon. 1992. Information collection and spread by networks of patrolling ants. *Am. Nat.* 140:373-400.
- Aitchinson, J. 1986. *The Statistical Analysis of Compositional Data*. Chapman & Hall, London.
- Alvarado A., C. W. Berish and F. Peralta. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) Influence on the morphology of anedepts in Costa Rica. *Soil Sci. Soc. Amer.* 45:790-794.
- Amante, E. 1964. Nota previa sobre a estrutura do ninho de una nova formiga saúva (*Atta* sp)(Hymenoptera, Formicidae). *Biológico* 30:96-97.
- Amante, E. 1967. Prejuizos causados pela formiga saúva em plantacoes de Eucalyptus e Pinus no estado de Sao Paulo. *Silvicultura em Sao Paulo* 6:355-363.
- Amante, E. 1972. Influencia de alguns fatores microclimaticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata*, *Atta sexdens*, *Atta bisphaerica* e *Atta capiguara* em formigueiros localizados no estado de Sao Paulo. Tesis Doctoral, Univ. de San Pablo, Brasil.
- Andersen, A. 1982. Seed Removal by Ants in the Mallet of North-western Victoria. In R. C. Buckley (ed.) *Ant-Plant Interactions in Australia*. Dr. Junk Publishers, Netherlands.
- Armesto J. J. & S. T. A. Pickett. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* 66:230-240.
- Archer, S. 1989. Have Southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *Am. Nat.* 134:545-561.
- Archer S., C. Scifres, C. Bassham & R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58:111-127.
- Augspurger, C. 1983. Offspring recruitment around tropical trees:changing in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.

Autori, M. 1941. Contribucao para o conhecimento da saúva (Atta spp Hymenoptera-Formicidae). I. Evolucao do sauerio (Atta sexdens). Arq. Inst. Biol. Sao Paulo 12:197-228.

Autori, M. 1942. Contribucao para o conhecimento da saúva (Atta spp Hymenoptera-Formicidae) 3. Excavacao de um sauerio (Atta sexdens). 13:137-148, Sao Paulo.

Autori, M. 1947. Combate a formiga saúva. Biológico 13:196-199.

Autori, M. 1950. Contribucao para o conhecimento da saúva (Atta sp.). V. Numero de formas aladas e reducao dos sauerios inicas. Archivos do Instituto de Biológico 19:325-331. Sao Paulo.

Barrer P. M. & J. M. Cherret. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant Atta cephalotes L. J. Entomol. Ser. A. 47:15-27.

Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology. Academic Press, London.

Bazzaz, F. A. 1983. Characteristics of Populations in Relation to Disturbance in Natural and Man-Modified Ecosystems. In: H. A. Mooney & M. Godron (eds.) Disturbance and Ecosystems. Springer-Verlag, N.Y.

Beattie, A. J. 1985. The Evolution of Ant-Plant Mutualisms. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge Univ. Press.

Beattie A. J. & D. C. Culver. 1977. Effects of the mound of the ant Formica obscuripes on the surrounding soil. The Am. Midl. Nat. 97:390-399.

Beattie A. J. & D. C. Culver. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forest. Ecology 62:107-115.

Beattie A. J. & D.C. Culver. 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. Nature 297:627.

Beattie A. J. & D. C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. Oecologia (Berlin) 56:99-103.

Belsky, A. J. 1983. Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 55:141-151.

Belsky A. J., R. Amundson, M. Duxbury, S. Riha, R. Ali & M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. App. Ecol.* 26:1005-1024.

Belt, T. 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. Bumpus, London.

Berish, C. W. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *Am. Midl. Nat.* 115:268-276.

Blanton C. M. & J. Ewel. 1985. leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* 56(3):861-869.

Boerner, R. E. 1982. Fire and nutrient cycle in temperate ecosystems. *BioScience* 32:187-192.

Bonetto, A. A. 1959. Las Hormigas "Cortadoras" de la Provincia de Santa Fe (*Atta* y *Acromyrmex*). Ministerio de Agricultura y Ganadería, Dirección General de Recursos Naturales, Santa Fe, República Argentina. 90 pp.

Bormann F. H. & G. E. Lickens. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, N.Y.

Brokaw, N. V. 1985. Treefalls, Regrowth, and Community Structure in Tropical Forest. In S.T. Pickett & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press, N. Y.

Bowers M. A. & S. D. Porter. 1981. Effect of foraging distance on water content of substrates harvested by *Atta colombica*. *Ecology* 62:273-275.

Brown, J. H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *Amer. Zool.* 21:877-888.

Brown, J. H. 1988. Species Diversity. pp 57-89 In: A. Muers & P. S. Giller (eds.) *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, N.Y.

Bucher, E. H. 1982. Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. In: B. J. Huntley y B. H. Walker (eds.) Ecology of Tropical Savannas. Springer-Verlag, Berlín.

Bucher, E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. Rev. Chil. Hist. Nat. 60:265-273.

Bucher, E. H. & R. B. Zuccardi. 1967. Significación de los hormigueros de Atta volllenweideri Forel como alteradores del suelo en la provincia de Tucumán. Acta Zoológica Lilloana XXIII:83-95.

Buckley, R.C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. In: C. Buckley (ed.) Ant-plant interactions in Australia. Geobotany 4. W. Junk Publishers. Netherlands.

Cabrera, A. L. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA, Monografía 13, Washington D.C.

Cain, M. L. 1989. The analysis of angular data in ecological field studies. Ecology 70:1540-1543.

Canham, C. & P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In S.T. Pickett & P. S. White (eds.) The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics. Academic Press, N. Y.

Carroll, C. R. & D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:231-237.

Cedeño A. 1989. Terpenoids and the leaf-cutting ant-fungus mutualism. Ecotropicos 2:73-79.

Cherret, J. M. 1968a. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. Proc. Am. Soc. Horticult. Sci. Trop. Region 12:295-310.

Cherret, J. M. 1968b. The foraging behavior of Atta cephalotes (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. J. Anim. Ecol. 37:387-403.

Cherret, J. M. 1969. A flight record for queens of Atta cephalotes L. (Hymenoptera, Formicidae). Entomologist's Monthly Magazine 104.

Cherret, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by Atta cephalotes (Hymenoptera, Formicidae) in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 41:647-660

Cherret, J. M. 1986a. The economic importance and control of leaf-cutting ants. In: S. B. Vinson (Ed.) *Economic Impact and Control of Social Insects*. Praeger Special Studies, USA.

Cherret, J. M. 1986b. History of the leaf-cutting ant problem. Chapter 2 in Lofgren S. and R. K. Vander Meer (eds) *Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Boulder, Colorado.

Cherret, J. M. 1989. Leaf-cutting ants, biogeographical and ecological studies, pp. 473-488. In: H. Lieth and M.J. Werger (Eds.) *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem*. Elsevier, N. Y.

Cherret J. M. & A. R. Jutsum. 1983. The effects of some ants species, especially Atta cephalotes, Acromyrmex octospinosus and Azteca sp. on citrus growing in Trinidad. In Jaisson P (ed) *Social Insects in the Tropics*. Université Paris-Nord. pp 155-163.

Cherret, J. M. & Cherret F. J. 1989. A Bibliography of the Leaf-Cutting Ants (Atta and Acromyrmex spp.) up to 1975. *Overseas Development Natural Resources Institute, Bull.* 14, 58 pp.

Cochrane, T. 1990. Regional soil differentiation of Neotropical savannas. In G. Sarmiento (ed.) *Las Sabanas Americanas: Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Utilización*. IUBS, MAB-UNESCO. Fundación Fondo Editorial Acta Cient. Venezolana. CIELAT, Fac. de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Collins, S.L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68:1243-1250.

Collins B. S., K. P. Dunne & S. T. A. Pickett. 1985. Response of forest herbs to canopy gaps. In S.T. Pickett & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press, N. Y.

Collins S. L. & S. M. Glenn. 1991. Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. *Ecology* 72:654-664.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In P. J. Den Boer & G. R. Gradwell (eds.) Dynamics of Populations. Proc. of the Adv. Study of Inst. on Dynamics of Number in Populations. Cent. Agric. Publ. Doc., Wageningen.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:1302-1310.

Connell J. H. & R. Stayler. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111:1119-1144.

Coutinho, L. M. 1982. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado. Os murundus de terra, as características psamofíticas das espécies de sua vegetação e a sua invasão pelo Capim Gordura. Rev. Brasil. Biol. 42:147-153.

Coutinho, L. M. 1984. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado. A saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. Bolm. Zool. Univ. S. Paulo 8:1-9.

Culver D. C. & A. J. Beattie. 1980. The fate of Viola seeds dispersed by ants. Am. J. Bot. 67:710-714.

Culver D. C. & A. J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado Montane Meadow. Ecology 64:485-492.

Czerwinsky Z., H. Jakubczyk & J. Petal. 1969. The influence of ants of the genus Myrmica on the psycho-chemical and microbiological properties of soil within the compass of anthills in the Strzeleckie meadows. Polish J. of Soil Sc. 1:51-58.

Daguerre, J. B. 1945. Hormigas del género Atta fabricius de la Argentina. Revista Soc. Entomolog. Arg. XII 438-460.

Darwin, C. 1882. The formation of vegetable mold, through the action of worms with observation on their habitats. D. Appleton & Cia., New York.

Davidson, D. W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. Ecology 58:725-737.

Davidson D. & S. Morton. 1981a. Competition for dispersal in ant-dispersed plant. *Science* 213:1259-1261.

Davidson D. & S. Morton. 1981b. Myrmecochory in chenopodiaceous plants of the Australian arid zone. *Oecologia* 50:357-366.

Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55.

Denslow, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In S.T. Pickett & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press, N. Y.

Dimitri, M. J. 1962. La Flora Andino-Patagónica. Tomo IX, Anales de Parques Nacionales. Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería de la Nación, Dirección General de Parques Nacionales, Buenos Aires.

Dixon, A. F., Kindlmann P, Leps J., & J. Holman. 1987. Why there are so few species of aphids, especially in the tropics?. *Am. Nat.* 129:580-592.

Elmes, G. W. & J. C. Wardlaw. 1982. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *J. of An. Ecol.* 51:665-680.

Emanuel W., H. Shugart & M. Stevenson. 1985. Climate change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. *Clim. Change* 7:457-460.

Facelli J., León R. & V. Deregibus. 1989. Community structure in grazed and ungrazed grasslands sites in the Flooding Pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.* 121:17-25.

Farji Brener, A. G. 1987. Patrones forrajeros de dos hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini) : su convivencia en simpatria en un bosque seco del Chaco Argentino. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Farji Brener, A. G. 1991. La actividad de la hormiga cortadora *Atta laevigata* y su relación con la invasión de leñosas en una sabana-parque de Venezuela: facilitación o sinergia?. Resúmenes

del XII Congreso Venezolano de Entomología. Fundación Polar, Mérida, Venezuela.

Farji Brener A. G., Folgarait P. y J. Protomastro. 1992. Asociación entre el arbusto Capparis retusa (Capparidaceae) y la hormiga nectívora Camponotus blandus (Hymenoptera, Formicidae): Evidencias de protección contra la hormiga cortadora Acromyrmex striatus (Hymenoptera, Formicidae). Rev. Biol. Trop. 41: en prensa.

Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. Evolution 14:64-81.

Forel, A. 1902. Beispiele phylogenetischer Wirkungen und Rückwirkungen bei den Instinkten und dem Körperbau der Armeen als Belege für die Evolutionslehre und die psychophysiologische Identitätslehre. Journal für Psychologie und Neurologie 1:99-110.

Foster, R. B. 1980. Heterogeneity and Disturbance in Tropical Vegetation. In: M. Soule & B. Wilcox (eds.) Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Fowler, H. G. 1977. Some factors influencing colony spacing and survival in the grass-cutting ant Acromyrmex landolti fracticornis (Forel) (Formicidae, Attini) in Paraguay. Rev. Biol. Trop. 25:89-99.

Fowler, H. G. 1978. Foraging trails of leaf-cutting ants. New York Ent. Soc. 86:132-136.

Fowler, H. G. 1982. Evolution of the foraging behavior of leaf-cutting ants (Atta and Acromyrmex). In: M.D. Breed, C.D. Michener & H. E. Evans (eds.), The Biology of Social Insects. Proc. 9th Congress of the Int. Union for the Study of Social Insects, Boulder, Colorado. West View Press, Boulder, Colorado.

Fowler, H. G. 1983a. Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (Atta and Acromyrmex) (Hymenoptera: Formicidae). Rev. Biol. Trop. 31(2):213-216.

Fowler, H. G. 1983b. Distributional patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (Atta and Acromyrmex). Stud. Neotrop. Fauna Environ. 18:121-138.

- Fowler, H. G. 1984. Population dynamics of the leaf-cutting ant Atta capiguara in Paraguay. *Cienc. Cult.* 36:628-632.
- Fowler, H. G. 1988. Nesting preferences of Acromyrmex lundii pubescens in the Gran Chaco. *Biotropica* 20:340-341.
- Fowler H. G. & S. Robinson. 1977. Foraging and grass selection by the grass-cutting ant Acromyrmex landolti f. in habitats of introduced forage grasses in Paraguay. *Bull. Ent. Res.* 67:659-66.
- Fowler, H. G. & S. Robinson. 1979a. Foraging by Atta sexdens: seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol. Ent.* 4:239-247.
- Fowler, H. G. & S. Robinson. 1979b. Field identification and relative pest status of Paraguayan leaf-cutting ants. *Turrialba* 29:11-16
- Fowler, H. G. & E. W. Stiles. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology* 5:25-41.
- Fowler, H. G. & B. L. Haines. 1983. Diversidad de Especies de Hormigas Cortadoras y Termitas de Túmulo en Cuanto a la Sucesión Vegetal en Praderas Paraguayas. In: P. Jaisson (Ed.). *Social Insects in the Tropics*. University Paris Press, Paris, France.
- Fowler, H. G., L. C. Forti, V. Da-Silva & N. B. Saes. 1986a. Economics of grass-cutting ants. Chapter 3. In: S. Logfren y R.K. Vander Meer (Eds.) *Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Fowler, H. G. V. Da-Silva, L. C. Forti & N.B. Saes. 1986b. Population Dynamics of Leaf-Cutting Ants. Chapter 11. In: S. Logfren y R.K. Vander Meer (Eds.) *Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Gamboa, G. J. 1975. Foraging and leaf-carrying of the desert gardening ant Acromyrmex versicolor versicolor (Hymenoptera, Formicidae). *Oecologia (Berlin)* 20:102-110.
- Gamboa, G. J. 1976. Effects of temperature on the surface activity of the desert leaf cutter ant Acromyrmex versicolor versicolor (Hymenoptera. Formicidae). *Am. Midl. Nat.* 95:485-491.

- Garling, L. 1979. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. *Biotropica* 11:284-291.
- Gaston, K. L. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Cons. Biol.* 5:283-296.
- Ghermandi, L. 1992. Caracterización del banco de semillas de una estepa en el noroeste de Patagonia. *Ecología Austral* 2:39-46.
- Ghermandi, L. & L. Margutti. 1993. Dispersión de malezas desde el borde de un camino en una estepa del noroeste de Patagonia. Depto Ecología, CRUB, Univ. del Comahue, Inédito.
- Gibson, D. J. 1988. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grasslands. *J. Ecol.* 76:233-252.
- Gilbert, N. 1973. *Biometrical Interpretation*. Clarendon Press, Oxford.
- Glover P. E., E. C. Trump & C. Wateridge. 1964. Termitaria and vegetation patterns on the Loita Plains of Kenya. *J. Ecol.* 52:267-377.
- Goncalves, R. C. 1960. Distribuição, biologia e ecologia das saúvas. *Divulgacao Agronómica* 1:2-10.
- Gotwald, W. H. 1986. The Beneficial Economic Role of Ants. In: S.B. Vinson (ed.) *Economic Impact and Control of Social Insects*. Praeger Special Studies. New York.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *J. Ecol.* 67:755-779.
- Groos, K. L & P. A. Werner. 1982. Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover, implications for their distribution in a successional sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Haines, B. L. 1975. Impact of Leaf-Cutting Ants on Vegetation Development at Barro Colorado Island. In: F.B. Goley y E. Medina (eds.). *Tropical Ecological Systems, Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Springer-Verlag, N. Y.

- Haines, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, Atta colombica, in Panama. *Biotropica* 10:270-277.
- Hanzawa F., A. J. Beattie & D. Culver. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-dispersed mutualism. *Am. Nat.* 131:1-13.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harper J. & J. White. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:419-463.
- Hartshorn, G. S. 1978. Treefalls and Tropical Forest Dynamics. In: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.) *Tropical Trees As Living Systems*. Casmbridge Univ. Press, N.Y.
- Heithaus, E. 1981. Seed predation by rodents in three ant-dispersed plants. *Ecology* 62:136-145.
- Hengeveld, R. 1988. Mechanisms of biological invasions. *J. Biog.* 15:819-828.
- Henry J. D. & J. M. Swan. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material-an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55:772-783.
- Hespenheide, H. A. 1978. Are there fewer parasitoids in the tropics? *Am. Nat.* 113:766-769.
- Hodgson, E. S. 1955. An ecological study of the behavior of the leaf-cutting ant Atta cephalotes. *Ecology* 36:293-304.
- Hoffman, J. A. 1975. *Atlas Climático de América del Sur. Mapas de Temperaturas y Precipitaciones medias*. WMO, UNESCO Cartografía, Budapest.
- Hölldobler B. & C. J. Lumsden. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

- Holmes, P. M. 1990. Dispersal and predation in alien *Acacia*. *Oecologia* 92:288-290.
- Hoops R. & H. Mooney. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia* 70:508-513.
- Horvitz C. C. & W. Schemske. 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia* (Berlin) 92:288-290.
- 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 ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69:250-260.
- Howard, J. J. 1990. Infidelity of leafcutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? *Oecologia* (Berlin) 82: 394-401.
- Howard J. J., J. Cazin & D. F. Wiemer. 1988. Toxicity of terpenoid deterrents to the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* and its mutualistic fungus. *J. Chemical Ecol.* 14:59-69.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forest. *Oikos* 35:214-229.
- Hubbell S. P., Johnson L. K., Stanislav E. & B. Wilson. 1980. Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. *Biotropica* 12:210-213.
- Hubbell S. P. & D. F. Wiemer. 1983. Host Plant Selection by an Attine Ant. In P. Jaisson (ed.) *Social Insects in the Tropics*. Vol. 2. University of Paris Press, Paris, France.
- Hueck, K. 1978. *Los Bosques en Sudamérica. Ecología, Composición e Importancia Económica*. RFA, Sociedad Alemana de Cooperación Técnica.
- Humpries C. & L. R. Parenti. 1986. *Cladistic Biogeography*. Clarendon Press, Oxford.

- Inouye, R. S., Byers G. S. & J. H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61:1344-1351.
- Jackson, M. L. 1964. *Soil Chemical Analysis*. Constable, London.
- Jacoby, M. 1944. Observacoes e experiencias sobre Atta sexdens Forel, visando facilitar seu combate. *Bol. Min. Agric. Brazil* 1943. 55 pp.
- Jaffé, K. 1986. Control of Atta and Acromyrmex species in Pine Tree Plantations in the Venezuelan Llanos. In: S. Logfren y R.K. Vander Meer (eds.) *Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Colorado.
- Jaffé, K. & P. E. Howse. 1979. The mass recruitment system of the leaf-cutting ant Atta cephalotes (L.). *Anim. Behav.* 27:930-939.
- Jaffé K. & E. Vilela. 1989. On neste densities of the leaf-cutting ant Atta cephalotes in tropical primary forest. *Biotropica* 21:234-236.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104:501-528.
- Jonkman, J. C. M. 1976. Biology and ecology of the leaf-cutting ant Atta vollenweideri Forel, 1893. *Z. Ang. Ent.* 81:140-148.
- Jonkman, J. C. M. 1978. Nests of the leaf-cutting ant Atta vollenweideri as accelerators of succession in pastures. *Z. Ang. Ent.* 86:25-34.
- Jonkman, J. C. M. 1979. Distribution and densities of nest of the leaf-cutting ant Atta vollenweideri Forel, 1893 in Paraguay. *Z. Angew. Entomol.* 88:27-43.
- Jutsum A. R., T. S. Saunders & J. M. Cherret. 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant Acromyrmex octospinosus. *Anim. Behav.* 27:839-844.
- Jutsum A. R., Cherret, J. M. & M. Fisher. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants Atta cephalotes and Azteca spp. *J. Appl. Ecol.* 18:187-195.

- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *J. Ecol.* 67:565-577.
- Kerr, W. E. 1962. Tendencias evolutivas na reproducao dos himenópteros sociais. *Arquivos do Museu Nacional* 52:115-116, Rio de Janeiro.
- King, T. J. 1977a. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. I. Patterns of species in relation to ant-hills in southern England. *J. Ecol.* 65:235-256.
- King, T. J. 1977b. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. II. Succession on the mounds. *J. Ecol.* 65:257-278.
- Kleinbaum D. G. & L. L. Kupper. 1978. *Applied Regression Analysis and Other Multivariate Methods*. Duxbury Press, Massachusetts.
- Knoop W. & H. Walker. 1985. Interaction of woody and herbaceous vegetation in southern African savanna. *J. Ecol.* 73:235-253.
- Kusnezov, N. 1951. Algunos datos sobre la dispersion geográfica de hormigas en la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, tomo 153: 230-242.
- Kusnezov, N. 1953. Las hormigas de los Parques Nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados. *Anales del Museo Nahuel Huapi*, Tomo III:105-125.
- Kusnezov, N. 1957. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. *Evolution* 11:298-299.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografia de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana* 19.
- Kusnezov, N. 1978. Hormigas Argentinas: claves para su identificación. *Miscelanea* 61.
- Laundré, J. W. 1990. Soil moisture patterns below mounds of harvester ants. *J. Range. Manage.* 43:10-12.
- Leight E., A. S. Rand & D. W. Windsor (eds.) *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institute Press, Washington, D. C.

- Leston, D. 1978. A neotropical ant mosaic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71:649-553.
- Levan M. A. & E. L. Stone. 1983. Soil modifications by colonies of black meadows ants in a New York old field. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47:1192-1196.
- Levin, S. A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:287-310.
- Levings S. C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy distributions. *Ecological Monographs* 53:435-455.
- Levins, R. A. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Am.* 15:237-240.
- Lewis T., Pollard G.V. & G. C. Dibley. 1974a. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant Atta cephalotes. *J. Anim. Ecol.* 43:129-141.
- Lewis T., Pollard G.V. & G. C. Dibley. 1974b. Micro-environmental factors affecting diet patterns of foraging in the leaf-cutting ant Atta cephalotes. *J. Anim. Ecol.* 43:143-153.
- Littleddyke M. & J. M. Cherret. 1975. Variability in the selection of substrate by the leaf-cutting ants Atta cephalotes and Acromyrmex octospinosus (Formicidae, Attini). *Bull. Entomol. Res.* 65:33-47.
- Littleddyke M. & J. M. Cherret. 1976. Direct ingestion of plant sap by the leaf-cutting ant Atta cephalotes and Acromyrmex octospinosus. *Bull. Entomol. Res.* 66:205-217.
- Littleddyke M. & J. M. Cherret. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants Atta cephalotes and Acromyrmex octospinosus in the laboratory. *Bull. Entomol. Res.* 68:273-282.
- Loucks, O.L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am. Zool.* 10:17-25.

- Lugo A.E., E.G. Farnworth, D. Pool, P. Jerez and G. Kaufman. 1973. The impact of the leaf cutter ant Atta colombica on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54:1292-1301.
- Mac Donagh, E. J. 1939. Las hormigas del género "Attinae" de patagones. *Physis* 17:211-215.
- Mares, M. A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity.
- Marshall L. G., Pascual R., Curtis H. & R. E. Drake. 1977. South American geochronology: Radiometric time scale for middle to late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia. *Science* 195: 1324-1328.
- Madany M. & N. West. 1983. Livestock grazing-fire regime interactions within montane forest of Zion National Park, Utah. *Ecology* 64:661-667.
- Mandel R.D. & C.J. Sorenson. 1982. The role of harvester ant (Pogonomyrmex occidentalis) in soil formation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46:785-788
- Mariconi, F. A. M. 1970. *As Sauvas*. Editora Agronómica "Ceres", Sao Paulo, 167 pp.
- McNaughton, S. J. 1979. Grassland-herbivore dynamics. In: A.R. Sinclair & M. Northon-Griffiths (eds.) *Serengeti: Dynamics of an Ecosystems*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Medina, E. 1986. Forest, Savannas and Montagne Tropical Environments. Chapter 5 In N. Baker & S. Long (eds.) *Photosynthesis in Contrasting Enviroments*. Elsevier Sc. Pub., Amsterdam.
- Medina E. & J. F. Silva. 1990. The savannas of northern south America: a steady regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. *J. Biog.* 17:403-413.
- Meentemeyer, V. 1989. Geographical perspectives of space, time and scale. *Landscape Ecology* 3:163-173.
- Miller, T. E. 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.* 120:533-536.

Menaut J. C., J. Gignoux, C. Prado & J. Clobert. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: modeling the effects of fire and competition with grasses and neighbours. *J. Biog.* 17:471-481.

Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leaf-cutting ant *Atta mexicana* in a sonoran desert habitat. *Insectes Soc.* 26:364-372.

Mintzer, A. 1980. Simultaneous use of a foraging trails by two leafcutter ant species in the Sonoran desert. *New York Entomological Society* 88:102-105.

Monasterio M., G. Sarmiento & J. F. Silva. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales III. El sur del Estado de Barinas. *Acta Cient. Venezolana* 22:153-169.

Montgomery R., & G. Askew. 1983. Soils of Tropical savannas. In F. Bourliere (ed.) *Ecosystem of the World 13: Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam.

Mooney H. A., Bonnicksen T. M., Christensen, N. L., Lotan J. E. & W. A. Reiners. 1981. *Fire Regimes and Ecosystems Properties*. Dept Agric. For. Ser. Gen. Tech. Rep. WO-26. Washington, DC.

Mooney H. A. & M. Godron. 1983. *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, N.Y.

Morrison G., M. Auerbach & E. McCoy. 1979. Anomalous diversity of tropical parasitoids: a general phenomena?. *Am. Nat.* 114:303-307.

Morton, E. S. 1982. Sobre las ventajas y desventajas de comer frutos en la evolución de las aves tropicales. En I. Rubinoff (ed.) *Evolución en Los Trópicos*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.

Moser, J. C. 1967. Mating activities of *Atta texana* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 14:295-312.

Moser, J. C. 1983. Town Ant. pp 47-52. In Payne TL, Billings RF, Coulson RN & Kulhavy DL (eds) *History, Status, and Future Needs for Entomology Research in Southern Forest*.

- Moser, J. C. 1986. Estimating timber losses from a town ant colony with aerial photographs. *Southern J. App. Forestry* 10:1.
- Mullenax, C. H. 1979. The use of Jackbean (Canavalia ensiformis) as a biological control for leaf-cutting ants (Atta sp.). *Biotropica* 11:313-314.
- Navarro, J. G. & K. Jaffé. 1985. On the adaptative value of nest features in the grass-cutting ant Acromyrmex landolti. *Biotropica* 17(4):347-348.
- Nichols-Orians C. M. & J. Schultz. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf cutting ant Atta cephalotes. *Biotropica* 21:80-83.
- Nichols-Orians, C. M. 1991a. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. *Ecology* 72:1609-1623.
- Nichols-Orians, C. M. 1991b. The effects on light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. *Oecologia* 86:552-560.
- Nogueira, S. B. & M. R. Martinho. 1983. Leaf-cutting ants (Atta sp.) damage to and distribution along Brazilian roads. In Jaisson P (ed) *Social Insects in the Tropics*. Université Paris-Nord. pp 181-186.
- Nowak, R. S., Nowak, C. L., De Rocher, T & M. A. Jones. 1990. Prevalence of Orvzopsis hymenoides near harvester ant mounds: indirect facilitation by ants. *Oikos* 58:190-198.
- O'Dowd, D. & M. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61:531-540.
- Odum, H. T. (ed.). 1970. *A Tropical Rain Forest. A Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*. Office of Information Services, U.S. Atomic Energy Commission, 3 Vols.
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.* 3:153-168.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.

Padilla R. C., Morales A. & E. Espinosa. 1972. Distribución geográfica de especies de hormigas arrieras existentes en la República Mexicana. En Folia Entomológica Mexicana, VII Congreso Nacional de Entomología 23-24. pp 95-96.

Pascual, R. 1984. Late Tertiary Mammals of Southern South America as Indicators of Climatic Deterioration. pp 1-30 In J. Rabassa (ed.) Quaternary of South America and Antarctic Peninsula.

Petal, J. 1978. The Role of Ants in Ecosystems. In: M. Brian (ed.) Production Ecology of Ants and Termites. Cambridge Univ. Press.

Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am. Nat. 100:33-46.

Pickett, S. T. & P.S. White. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, New York.

Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. Vegetatio 69:109-114.

Pintera A. & M. Zorrilla. 1981. Circadian and seasonal changes in the foraging activity of the Cuban leaf-cutting ant, Atta insularis. Acta Ent. Bohemoslov. 78:311-317.

Pintera, A. 1983. Selection of plants utilized by Atta insularis in Cuba. Acta Ent. Bohemoslov. 80:13-20.

Platnick, N. I. 1991. Patterns of biodiversity: tropical vs temperate. J. Nat. History 25:1083-1088.

Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. Theo. Pop. Biol. 13:72-98.

Pyke G. H., H. R. Pulliam & H. R. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. Quart. Rev. Biol. 52:137-154.

Putz, F. E. 1983. Treefalls pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. Ecology 64: 1069-1074.

Rapoport, E. H. 1975. Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies. Fondo de Cultura Económica, México.

Rapoport, E. H. 1979. Movimiento, Dispersión y Barreras: Hacia un Modelo Predictivo del Curso de Plagas. pp 47-53 En J. Rabinovich & G. Halffter (eds.) Tópicos Selectos de Ecología Contemporánea. Fondo de Cultura Económica, México.

Rapoport, E. H. 1982. Aerography: Geographical Strategies of Species. Pergamon Press, Oxford.

Rapoport, E. H. 1991. Tropical versus Temperate Weeds: a Glance Into The Present and Future. In P. S. Ramakrishnan (ed.) Ecology of Biological Invasion in the Tropics. pp 11-51. National Institute of Ecology, ISF, New Delhi.

Rissing, S. W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plants species composition and reproductive increase near ant nest. Oecologia 68:231-234.

Roberts J. T. & E. R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology 67:1046-1051.

Robinson, S. W. 1979. Leaf-cutting ant control schemes in Paraguay, 1961-1977. Some features and some lessons. Pest. Art. News Summary 25:386-390.

Robinson S. W. & H. G. Fowler. 1982. Foraging and pest potential of Paraguayan grass-cutting ants (Atta and Acromyrmex) to the cattle industry. Z. Ang. Ent. 93:42-54.

Rockwood, L. L. 1973. Distribution, density and dispersion of two species of Atta (Hymenoptera, Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. J. Anim. Ecol. 42:803-817.

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. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rica leaf-cutting ants. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 85:222-233.
- Rockwood, L. L. & K. E. Glander. 1979. Howling monkeys and leaf-cutting ants: comparative foraging in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 11:1-10.
- Rockwood, L. L. & S. P. Hubbell. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*(Berlin) 74:55-61.
- Rodrigues, M. G. 1966. Ecologia das Formigas Cortadeiras do género Acromyrmex da Mata Amazónica. Annual Report, Ministerio da Agricultura D.P.E.A. Instituto de Pesquisas e Experimentacao Agropecuarias do norte Belém, Pará, Brasil.
- Rogers, L. E. 1972. The ecological effects of the Western harvester ant Pogonomyrmex occidentalis in the Shortgrass Plains Ecosystem. Grassland Biome, US International Biol. Program, USA.
- Rogers, L. E. & R. J. Lavigne. 1974. Environmental effects of harvester ants on the shortgrass plains ecosystem. *Env. Ent.* 3:994-997.
- Rudolph S. G. & C. Loudon. 1986. Load size by foraging leaf-cutter ants (Atta cephalotes). *Ecological Entomology* 11:401-410.
- Sala O. E., Oesterheld M., Leon R. & A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands in Argentina. *Vegetatio* 58:29-55.
- Salem M. & F. Hole. 1968. Ant (Formica exsectoides) Pedoturbacion in a Forest Soil. *Soil Sci. Soc. Amer.* 32:563-567.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of tropical América. Chapter 10 in Bourliere (ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier Pub. Cia, Amsterdam.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard Univ. Press.
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. In G. Sarmiento (ed.) *Las Sabanas Americanas*:

Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Utilización. Univ. de Los Andes, Fondo Edit. Acta Cient. Venezolana, Venezuela.

Sarmiento G., G. Goldstein & F. Meinzer. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. Biol. Rev. 60:315-355.

San José J. J. & M. Fariñas. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. Ecology 64:447-435.

San José J. J. & M. Fariñas. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. Acta Oecológica 12:237-247.

San José J. J., Fariñas M. & M. Rosales. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a *Trachypogon* savanna of the Orinoco Llanos. Biotropica 23:114-123.

Savage, T. S. 1982. (Compilador). Ecological Aspects of Development in the Humids Tropics. National Academy Press, Washington, D.C.

Schofield C. J. & E. H. Bucher. 1986. Industrial contributions to desertification in South America. Trends Ecol. Evol. 1:78-80.

Schowalter, T. D. 1981. Insect herbivore relationship of the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. Oikos 37:126-130.

Sheperd, J. 1982. Trunk trails and searching strategy of a leaf-cutting ant *Atta colombica*. Behav. Ecol. Sociobiol. 11:71-84.

Sheperd, J. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant *Atta colombica*. Biotropica 17:245-252.

Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. Syst. Zool. 13:57-73.

Sokal R. & J. Rohlf. 1981. Biometria. Ediciones Blume, España.

- Soriano A. & O. Sala. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56:9-15.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- Sprugel, D. S. 1985. Natural Disturbance and Ecosystem Energetics. In: S. T. Pickett & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press, N.Y.
- Stradling, D. J. 1978. The influence of size on foraging in the ant *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defense mechanisms. *J. Anim. Ecol.* 47:173-188.
- Tamayo, F. 1977. Zonas de vida de los Llanos centrales de Venezuela. Ediciones de la Asoc. de Prof. del Inst. Pedagógico Univ. de Caracas, UCV, Caracas, Venezuela.
- Tande, G. F. 1979. Fire history and vegetation patterns of coniferous forest in Jasper National Park, Alberta. *Can. J. Bot.* 57:1912-1931.
- Therrien P., McNeil J. N., Wellington WG & G. Febray. 1986. Ecological studies of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in Guadalupe. Chapter 14 in Lofgren S. and R. K. Vander Meer (eds) *Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Thompson, K. & J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seeds banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67:893-921.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Trabaud, L. 1980. Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones du Bas-Languedoc. Theses, Acad. Montpellier.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Ann. Rev. Entomol.* 34:191-210.
- Troll, C. 1936. *Termiten Savannen*. Festschr. Norbert Krebs. Stuttgart, Engelhorn.

- Van Hulst, R. 1987. Invasion models of vegetation dynamics. *Vegetatio* 69:123-131.
- Vasconcelos, H. L. 1988. Distribution of Atta in "Terra Firme" rain forest of central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18:309-315.
- Vasconcelos, H. L. 1990. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant Atta sexdens L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 6:249-252.
- Vazques-Yanes C. & H. Smith. 1982. Phytocrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. *New Phytol.* 92: 477-485.
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.
- Veblen, T. T. 1985. Stand Dynamics in Chilean Nothofagus Forests. In (S. T. Pickett & S. P. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic press, N.Y.
- Veblen T. T. & D. H. Ashton. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36:149-167.
- Vitousek, P. M. 1985. Community Turnover and Ecosystem Nutrient Dynamics. In S. T. Pickett & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press, N.Y.
- Vilela, E. F. 1986. Status of leaf-cutting Ant Control in Forest Plantations in Brazil. In: S. Logfren y R.K. Vander Meer (eds.) *Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Colorado.
- Vilela E. F. & P. Howse. 1986. Territoriality in leaf-cutting ants, Atta sp. In: Lofgren S and R.K. Vander Meer (eds) *Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Waller, D. A. 1982. Leaf-cutting ants and avoided plants: Defenses against Atta texana attack. *Oecologia* 52:400-403.

Waller, D. A. 1986. The foraging ecology of Atta texana in Texas. Chapter 12 in Lofgren S and Vander Meer RK (eds) Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management. Westview Press, Boulder, Colorado.

Weber, N. A. 1958. Evolution of the fungus-growing ants. Proc. 10th Congress of Entomology 2:459-473.

Weber, N. A. 1966a. Fungus-Growing Ants and Soil Nutrition. En: E. H. Rapoport (ed.) Progresos en Biología del Suelo. Actas del primer Congreso Latinoamericano de Biología del Suelo, Bahía Blanca, Argentina. Unesco, Monografía 1:221-256.

Weber, N. A. 1966b. Fungus-growing ants. Science 153:587-604.

Weber N. A. 1968. The Panamanian Atta Species. Proc. Ent. Soc. Wash. 70:348-349.

Weber, N. A. 1972. Gardening Ants The Attines. Mem. Am. Philosc. Soc. 92. 146 pp.

Weber, N. A. 1976a. A 10-year colony of Acromyrmex octospinosus (Hymenoptera, Formicidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 79:284-292.

Weber, N. A. 1976b. A 10-year colony of Atta cephalotes (Hymenoptera, Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 69:825-829.

Weber, N. A. 1982. Fungus ants. In: H. R. Hermann (ed.) Social insects. Vol 4. Academic Press, London. pp 255-363.

Werner, P. A. 1979. Competition and Coexistence of Similar Species. In O. Solbrig, S. Jain, B. Johnson & P. H. Raven (eds.) Topics in Plant Population Biology. Columbia Univ. Press, N. Y.

White, P. S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 45:229-299.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3:385-397.

Wilson, J. W. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. Evolution 28: 124-140.

Wilson, E. O. 1971. The Insectes Societies. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.

Wilson, E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae) I. Overall pattern in A. sexdens. Behav. Ecol. Sociobiol. 7:143-156.

Wilson E. O. 1983. Caste and division of labor in leaf-cutter ants. III. Ergonomic resiliency in foraging by Atta cephalotes. Behav. Ecol. Sociobiol. 14:47-54.

Wilson, E.O. 1986. The Defining Traits of Fire Ants and Leaf-Cutting Ants. In: C. Lofgren & R. K. Vander Meer (eds.) Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management. Westview Studies in Insect Biology, Boulder, Colorado.

Wint, G. R. W. 1983. Leaf Damage in Tropical Rain Forest Canopies. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.) Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell, Offord.

Woodell, S. R. 1974. Anthill vegetation in a Norfolk Saltmarsh. Oecologia (Berlin) 16:221-225.

Zimmerman, M. 1979. Optimal foraging: a case of random movement. Oecologia (Berlin) 43:261-267.

Zorrilla, M. A. Acerca del papel ecológico de Atta insularis. Capítulo 18 en Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME y García E (eds) Ecología de los Bosques Siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB 1 1974-1987. Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba. UNESCO, Montevideo, Uruguay.

**Esta tesis se termino de imprimir en el
Centro de Investigaciones Ecologicas
Refutables Totalmente (C.I.E.R.T.O.), durante
febrero de 1993. 1a Edicion: 8 ejemplares**

