

Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales

ALEJANDRO G FARJI-BRENER✉, MÓNICA I DE TORRES CURTH, PAULA V CASANOVAS
& PABLO N NAIM

Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina

RESUMEN. Utilizando modelos matriciales, analizamos cómo las características del sitio de nidificación, al determinar diferentes tipos de hormigueros, influyen sobre la demografía de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. El incremento anual de nidos cuyos domos fueron construidos en la base de plantas fue el doble que para los nidos cuyos domos fueron construidos sobre suelo desnudo. Este mayor incremento de los hormigueros con domos en la base de plantas se debió al rápido crecimiento de los nidos pequeños y a una baja reducción de tamaño al llegar a diámetros mayores. Los nidos establecidos en la base de plantas incorporan los tallos como soporte estructural de los domos, lo cual facilitaría su construcción, expansión, mantenimiento y reparación ante roturas. De esta forma, nidificar en la base de plantas minimiza la permanencia en la etapa más vulnerable del nido (domos pequeños) y maximiza la permanencia en la etapa donde su aporte de individuos sexuales es mayor (domos grandes). El manejo de hormigueros establecidos en la base de plantas podría ayudar a controlar o conservar a esta especie de hormiga.

[Palabras clave: análisis de elasticidad, demografía, hormigueros, Patagonia]

ABSTRACT. **Demographic consequences of the nesting site in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: a matrix model approach:** We used matrix population models to explore how the characteristics of the nesting site, which determine different kind of ant-nest mounds, affect the population dynamics of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in north-western Patagonia. The annual growth rate for ant-nests with mounds built at the base of plants was 100% higher than for the nests with mounds built on bare ground. This high growth rate of mounds constructed on plants was due to the rapid increase of small mounds, and to the reduced size reduction of large mounds. Nests established at the base of plants use stems as a structural support for the mound, making them easier to build, maintain and repair after disturbances. Nesting at the base of plants thus reduces the duration of the more vulnerable nest stages (small mounds), and increases the duration of larger mounds, which are the most sexually productive nest stage. The management of nest-mounds built at the base of plants may help to control or preserve this leaf-cutting ant species.

[Keywords: elasticity analysis, demography, nests, Patagonia]

INTRODUCCIÓN

Las características del ambiente que afectan el desempeño de los organismos tienen dife-

rentes impactos sobre su demografía. La determinación de la importancia relativa de estas características sobre la dinámica poblacional tiene importancia tanto teórica como

✉ Laboratorio Ecotono - Centro Regional Universitario Bariloche - Univ. Nac. del Comahue, Quintral 1250 - 8400 Bariloche - Argentina
alefarji@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 1 de marzo de 2003; Fin de arbitraje: 24 de abril de 2003; Revisión recibida: 19 de mayo de 2003; Aceptado: 20 de mayo de 2003

aplicada. Desde un punto de vista teórico, ayuda a comprender mejor fenómenos tales como la distribución espacial, la selección de hábitat y la dispersión. Desde un punto de vista aplicado, conocer la importancia relativa de las características que afectan la dinámica de una población permite mejorar el estado de conservación de una especie -si es rara- o planificar su manejo o erradicación, si es considerada plaga. Varios trabajos sobre la importancia relativa de estos factores han demostrado que la variación en el crecimiento poblacional está determinada principalmente por la calidad del hábitat, la cual, a su vez, depende de la disponibilidad de recursos (Tilman 1982), la presencia o ausencia de depredadores y competidores (Souza & Mitchell 1999) y las variaciones en la escala e intensidad de los disturbios (Hubbell et al. 1999). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos han sido realizados en plantas, posiblemente debido a la relativa facilidad de estudiar organismos sésiles (Silva et al. 1991; Horvitz & Schemske 1995; Marco & Páez 2000).

Los animales sedentarios son buenos objetos de estudio para analizar las características del hábitat que afectan su demografía, dado que su baja movilidad permite determinar más claramente los efectos del ambiente sobre sus poblaciones que en organismos móviles (Orians 1991). Muchas especies de hormigas pueden considerarse animales sésiles, ya que construyen elaborados nidos los cuales rara vez son cambiados de sitio (Hölldobler & Wilson 1990). Este sedentarismo es especialmente frecuente en las hormigas cortadoras de hojas, ya que poseen colonias muy numerosas y nidos estructuralmente complejos (Cherrett 1989; pero ver Fowler 1981; Farji-Brener & Illes 2000). Estas hormigas, aparte de ser consideradas organismos clave en los sistemas naturales por su papel en el ciclado de nutrientes y en la regulación de la productividad primaria (Cherrett 1989, Farji-Brener & Illes 2000), pueden convertirse en plaga para la agricultura y la silvicultura (Jaffe 1986; Vilela 1986). Sin embargo, existen pocos estudios sobre los factores del ambiente que afectan su demografía (Fowler et al. 1986), especialmente en ambientes templados (Farji-Brener 2000). Algunos estudios han determinado que factores tales como la competencia o la disponibilidad de alimento afectan la su-

pervivencia de las colonias de hormigas cortadoras de hojas (Fowler 1977, 1987, 1992; Fowler et al. 1986; Farji-Brener 2001). No obstante, se conoce menos sobre cómo las características del sitio donde la reina funda el nido repercuten sobre el desarrollo de la colonia, y cómo es el impacto de este efecto a escala poblacional.

Acromyrmex lobicornis Emery es la única especie de hormiga cortadora en Argentina cuya distribución alcanza ambientes climáticamente rigurosos como la Patagonia (Farji-Brener & Ruggiero 1994). Esta buena adaptabilidad para colonizar ambientes rigurosos ha sido adjudicada, en parte, a que construyen, como parte del hormiguero, un domo externo que minimiza la variabilidad climática ambiental. Esta regulación de la temperatura interna del nido facilitada por el domo es importante para la supervivencia y crecimiento del hongo, del cual se alimenta la mayoría de la colonia (Zolessi & González 1974; Della-Lucia & Moreira 1993). En la estepa patagónica, donde *Acromyrmex lobicornis* es común, la disposición espacial de pastos y arbustos determina un ambiente formado por agrupaciones de plantas entremezcladas con sectores de suelo desnudo (Soriano et al. 1994). Este paisaje determina la existencia de dos tipos de hormigueros: los construidos sobre el suelo desnudo y aquellos construidos en la base de plantas, donde los tallos de las mismas son incorporados a la estructura del domo (Figura 1). En un estudio reciente, Farji-Brener (2000) observó que los nidos con domos construidos sobre plantas se recuperaban mejor de roturas y presentaban menos mortalidad que los nidos cuyos domos eran construidos sobre suelo desnudo. Sin embargo, no se ha analizado cómo estos dos tipos de nido contribuyen a la dinámica poblacional de esta especie. En este trabajo, utilizando modelos matriciales, analizaremos cómo las características del sitio de nidificación, al determinar diferentes arquitecturas de domos, influyen sobre la demografía de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. Pese a que los modelos matriciales han sido muy utilizados para modelar dinámicas poblacionales (Caswell 1989; Benton & Grant 1999), no conocemos trabajos en los cuales se hayan aplicado en poblaciones de hormigas.

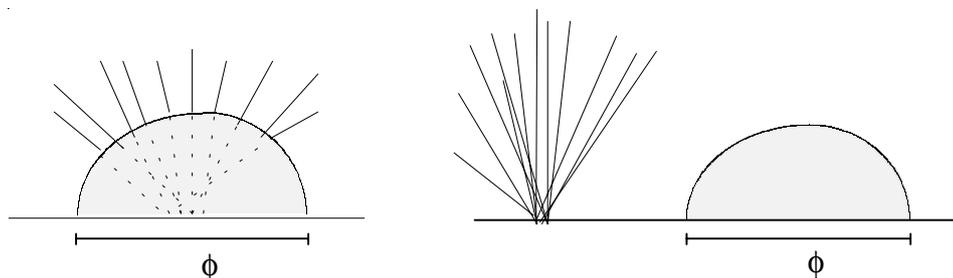


Figura 1. Esquema de los dos tipos de arquitectura de domos en los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia: (A) construidos en la base de plantas, con los tallos formando parte de la estructura del domo; y (B) construidos sobre suelo desnudo. ϕ indica el diámetro del domo.

Figure 1. Schematic view of the two types of mound architecture in the nests of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in north-western Patagonia: (A) built on the base of plants with the stalks forming part of the mound structure, and (B) built on bare ground. ϕ indicates mound diameter.

MÉTODOS

Sitio de estudio, especie y base de datos

Parte de la información utilizada en este estudio fue obtenida del trabajo de Farji-Brener (2000), quien censó anualmente una población de 81 hormigueros en un área de 2 ha durante dos años (1995-1996). El área muestreada se encuentra en el borde este del Parque Nacional Nahuel Huapi (41°07'S; 71°13'O), sobre sectores de estepa modificados por la construcción y mantenimiento de la ruta nacional 237. Las especies de plantas dominantes del área son *Stipa speciosa*, *Carduus nutans*, *Marrubium vulgare*, *Mulinum spinosum* y *Baccharis pingraea*. El promedio anual de precipitación es de 600 mm. La temperatura promedio anual es de 8°C, pero las temperaturas diarias pueden variar entre -12°C en invierno y 37°C en verano.

Cada nido de *Acromyrmex lobicornis* fue caracterizado según si el domo estaba construido en la base de plantas o sobre suelo desnudo (Figura 1). En cada censo anual, se midió el diámetro del domo y se determinó si el nido estaba activo o inactivo (falta de actividad de las hormigas durante los dos años de muestreo). Estas mediciones se realizaron tres veces, en mayo de 1995, 1996 y 1997. Varios estudios en hormigas han demostrado que el tamaño del hormiguero (o de su domo externo) es un buen estimador tanto del tamaño de la colonia como de la producción de individuos reproductivos (Fowler et al. 1986; Tschinkel et al. 1995; Wiernasz & Cole

1995; Cole & Wiernasz 1999, 2000; Adams & Tschinkel 2001), avalando el análisis de la dinámica de las colonias a través de la dinámica de los hormigueros. Por este motivo se separó la población en clases de acuerdo al tamaño del domo, utilizando como criterio de categorización su diámetro (ϕ), el cual varió entre 35-135 cm. Los nidos fueron separados en las siguientes categorías: (1) $\phi \leq 70$ cm (domos chicos), (2) $70 \text{ cm} < \phi < 100$ cm (domos medianos), y (3) $\phi \geq 100$ cm (domos grandes); en adelante denominadas clases 1, 2 y 3. Se consideró que el criterio de división en estas clases diamétricas, pese a ser subjetivo, no afecta la interpretación, ya que se comparó en términos relativos el aporte de cada tipo de nido (con domos en la base de plantas o sobre suelo desnudo) a la dinámica poblacional de *Acromyrmex lobicornis*.

Las tasas de supervivencia y crecimiento de los nidos para cada clase diamétrica fueron obtenidas de los datos de campo publicados en Farji-Brener (2000). Como no existe información sobre la tasa de producción de reinas y la supervivencia de nidos recién fundados para esta especie, se utilizó un promedio de los valores de estos parámetros conocidos para otras especies de hormigas cortadoras de hojas (ver Fowler 1987, 1992; Fowler et al. 1986; Diehl-Fleig & Luchese 1992). Dado que la producción de reinas se incrementa con el tamaño de la colonia (Fowler et al. 1986; Cole & Wiernasz 2000), sobre la base de las referencias anteriormente mencionadas (ver también Farji-Brener & Corley 1998) se estimó que *Acromyrmex lobicornis* produce anualmente

te 500 reinas por nido en los nidos grandes (clase 3), 200 reinas por nido en los nidos medianos (clase 2) y 100 reinas por nido en los nidos chicos (clase 1), con una supervivencia del 5%. Adicionalmente, se consideró que solo el 10% de los nidos incipientes fundados por estas reinas logran sobrevivir hasta llegar al tamaño más pequeño de nido adulto considerado en este trabajo (ver Fowler et al. 1986; Fowler 1987, 1992; Diehl-Fleig & Luchese 1992; Farji-Brener & Corley 1998; Gordon & Kulig 1998). En consecuencia, se estimaron los aportes de nuevos nidos de un año al siguiente como 2.5 nidos por cada nido grande, 1 por cada nido mediano y 0.5 por cada nido chico. Estos datos -pese a ser obtenidos de la bibliografía- dependen del diámetro del domo y no del lugar donde está construido. En consecuencia, dichas estimaciones no afectan la comparación entre los diferentes tipos de nidos (i.e., con domos en la base de plantas o en suelo desnudo).

Análisis: el enfoque matricial

Los modelos demográficos permiten estimar el crecimiento de una población en lapsos que superan la vida promedio de un investigador. En particular, los modelos matriciales permiten determinar la contribución relativa de las diferentes clases (e.g., de edad, tamaño, estadio) a dicho crecimiento y comparar este crecimiento entre grupos de individuos que comparten ciertas características (Caswell 1989; Benton & Grant 1999). Para ello, se cuantifican los cambios en el número de individuos en una población a través del tiempo mediante estimaciones de las tasas de supervivencia, reproducción y mortalidad en sus diferentes estadios de vida (Caswell 1989; Brault & Caswell 1993). Estos modelos suponen que la población puede ser subdividida en clases de individuos que comparten ciertos valores de parámetros demográficos, también llamados tasas vitales (e.g., tasas de natalidad, de mortalidad, probabilidad de supervivencia). La separación de los individuos en clases puede estar sujeta a diferentes criterios, como puede ser la edad, el tamaño o alguna característica que refleje la etapa de su desarrollo.

Para estimar la variación en el número de nidos de *Acromyrmex lobicornis* construidos en

la base de plantas o sobre suelo desnudo y su distribución en las clases diamétricas, se diseñó un esquema gráfico (digrafo) representando su dinámica (Figura 2). Cada nodo en el digrafo de la Figura 2 representa una clase diamétrica y las flechas representan las tasas de permanencia, transición (aumento o disminución de tamaño) o producción de nuevos nidos. Las tasas que determinan la dinámica de los nidos en el modelo son las siguientes: α_i , la tasa per capita de permanencia de domos en la clase diamétrica i (estasis); β_{ij} , la probabilidad de transición de un domo de la clase diamétrica j a la i del tiempo t al $t+1$ (por crecimiento o decrecimiento del domo); y v_i , el número de nuevos domos producidos por domo presente en el tiempo t que se establecen con éxito en el tiempo $t+1$. Los subíndices i y j representan las denominaciones de las clases diamétricas pudiendo adoptar los valores 1 (domos chicos), 2 (domos medianos) o 3 (domos grandes).

A partir del ciclo de vida representado por el digrafo (Figura 2) se obtuvo la siguiente matriz de proyección:

$$M = \begin{pmatrix} \alpha_1 + v_1 & \beta_{21} + v_2 & \beta_{31} + v_3 \\ \beta_{12} & \alpha_2 & \beta_{32} \\ \beta_{13} & \beta_{23} & \alpha_3 \end{pmatrix}$$

Multiplicando la matriz M por el vector columna cuyos elementos son el número de nidos en cada clase en el tiempo t , se puede conocer la composición de la población en el tiempo $t+1$. En este caso, se definió la unidad de tiempo como un año. Cada coeficiente m_{ij} de la matriz M representa entonces el aporte per capita de la clase diamétrica j a la clase diamétrica i en un año. Por ejemplo, el elemento que corresponde a la fila 1 y la columna 2 ($m_{12} = \beta_{21} + v_2$) representa el aporte per capita de la clase 2 a la clase 1 del tiempo t al $t+1$, lo cual ocurre por producción de nuevos domos (v_2) y por disminución del diámetro del domo (por rotura o derrumbe) del tamaño 2 al tamaño 1 (β_{21}).

Por tratarse de un modelo con coeficientes constantes, supone que las tasas vitales involucradas se mantienen constantes en el tiempo y son independientes de la variabilidad ambiental y de la densidad poblacional.

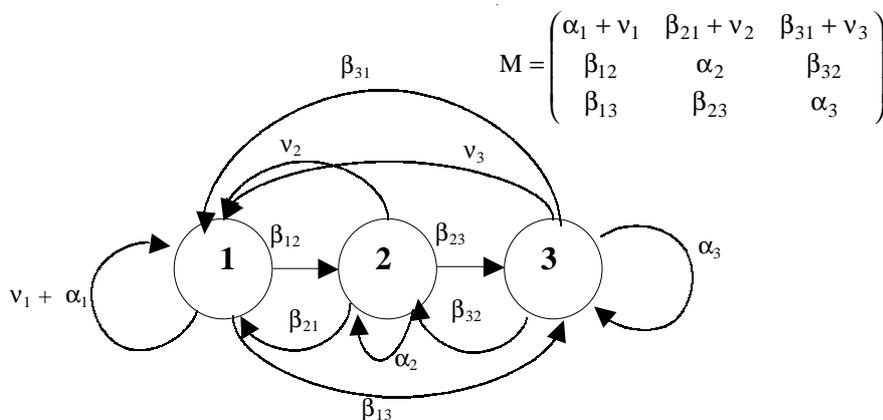


Figura 2. Esquema que modela la dinámica de los domos en los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. Los nodos representan clases diamétricas: $\phi \leq 70$ cm (1), $70 < \phi < 100$ cm (2), y $\phi \geq 100$ cm (3). Las flechas muestran las contribuciones entre clases diamétricas del tiempo t al $t+1$. α_i : estasis para la clase diamétrica i ; β_{ij} : probabilidad de transición de un domo de la clase diamétrica j a la i ; v_i : número de nuevos domos producidos por domo de la clase i que se establecen con éxito del tiempo t al $t+1$ ($i, j = 1, 2, 3$). Arriba a la derecha se muestra la matriz de proyección M que corresponde al digrafo.

Figure 2. Schematic life cycle model for ant-nest mound dynamics for nests of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in north-western Patagonia. Nodes represent size classes: $\phi \leq 70$ cm (1), $70 < \phi < 100$ cm (2), and $\phi \geq 100$ cm (3). Arrows show contributions and possible transitions between stage classes from time t to $t+1$. α_i : stasis for the stage class i ; β_{ij} : probability of transition of a mound from size stage j to i ; v_i : number of new mounds produced by a mound at stage i successfully established from time t to $t+1$ ($i, j = 1, 2, 3$). The projection matrix M for the digraph is also shown.

Si la matriz de proyección M de la población es primitiva e irreducible, posee un autovalor real y positivo λ (llamado autovalor dominante), que es la raíz simple del polinomio característico, y que es mayor que el valor absoluto de los restantes autovalores. El autovalor dominante estima la tasa finita de incremento de la población ($r = \ln \lambda$). El autovector a derecha correspondiente al autovalor dominante λ tiene todas sus componentes reales y estrictamente positivas (este autovector es llamado estructura estable de la población), y representa la proporción en la que se distribuyen los individuos en las clases definidas. Es decir que una vez que la población alcance una estructura estable μ , todas las clases (y la población total) crecerán en una proporción λ , independientemente de las condiciones iniciales (Caswell 1989).

Para cada matriz (P para domos en la base de plantas y D para domos sobre suelo desnudo) calculamos el autovalor dominante λ y, a partir del autovector que corresponde al autovalor dominante, estimamos la estructura estable de la población, que representa la distribución porcentual de la población a

largo plazo. En el apéndice puede encontrarse un breve detalle del procedimiento para el cálculo de autovalores y autovectores.

A partir de la matriz de proyección se calcularon las matrices de sensibilidades y de elasticidades, utilizando el programa Pop Tools Versión 2.4. La matriz S de sensibilidades muestra la sensibilidad del autovalor dominante λ a pequeños cambios en los elementos de la matriz de proyección. Los elementos de esta matriz S están dados por la derivada parcial de λ respecto de cada elemento m_{ij} de la matriz de proyección:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial m_{ij}}$$

Las elasticidades (o sensibilidades proporcionales) están dadas por:

$$e_{ij} = \frac{\partial(\log \lambda)}{\partial(\log m_{ij})} = \frac{m_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial m_{ij}} = \frac{m_{ij}}{\lambda} \cdot s_{ij}$$

y determinan la importancia relativa de las tasas vitales sobre la tasa de crecimiento poblacional λ (Tuljapurkar & Caswell 1997; De Kroon et al. 2000).

Las sensibilidades y elasticidades analizan diferentes aspectos relacionados con la dinámica de la población. La sensibilidad de λ a un elemento de la matriz, digamos m_{ij} , indica qué pasaría con la tasa de crecimiento poblacional si ese elemento de la matriz fuera cambiado en una pequeña cantidad. Si para m_{ij} se obtiene un valor de sensibilidad s_{ij} cercano a 0, podemos decir que la tasa de crecimiento poblacional λ es poco sensible a pequeñas perturbaciones en ese parámetro del modelo. Si, por el contrario, el valor de sensibilidad es alto, significa que pequeños cambios en ese parámetro del modelo ocasionarán grandes cambios en la dinámica poblacional a largo plazo. A su vez, la elasticidad mide la contribución relativa de cada elemento de la matriz a la constitución de la tasa de crecimiento poblacional. Como la suma de todos los elementos de la matriz de elasticidades es igual a 1, cada elasticidad puede ser expresada como un porcentaje de la elasticidad total del ciclo de vida. Esta propiedad permite la comparación entre poblaciones sujetas a diferentes condiciones. Las elasticidades también pueden ser sumadas para evaluar la importancia relativa de un grupo de componentes del ciclo de vida. (Tuljapurkar & Caswell 1997; De Kroon et al. 2000).

RESULTADOS

Las siguientes son las matrices de proyección para los nidos construidos en la base de plantas (P) y sobre suelo desnudo (D) a partir de las cuales se realizaron los cálculos de autovalores, autovectores, sensibilidades y elasticidades:

$$P = \begin{pmatrix} 0,4 + 0,5 & 1 & 2 \\ 0,3 & 0,56 & 0,33 \\ 0,2 & 0,25 & 0,33 \end{pmatrix}$$

$$D = \begin{pmatrix} 0,33 + 0,5 & 0,08 + 1 & 2 \\ 0,22 & 0,64 & 0,27 \\ 0 & 0,12 & 0,6 \end{pmatrix}$$

Las sumas en la primera fila de las matrices representan los aportes compuestos de cada clase a la clase diamétrica 1. El elemento de

la primera columna es la suma de la probabilidad de permanencia en la clase 1 y la tasa per capita de producción de nuevos nidos producidos por nido de la clase 1. El elemento de la segunda y tercera columnas está formado por la transición de nidos de la clase respectiva a la clase 1 (β_{21} y β_{31}) y por producción de nuevos domos (v_i ; ver matriz general M).

Los autovalores dominantes para cada matriz (tasas de crecimiento poblacional) fueron $\lambda_P = 1.66$ y $\lambda_D = 1.32$, para domos construidos en la base de plantas y sobre suelo desnudo, respectivamente, representando un incremento para ambas poblaciones. Sin embargo, el incremento anual para los domos construidos en la base de plantas fue el doble que para los domos construidos sobre suelo desnudo ($\lambda_P = 1.66$, crecimiento anual del 66% vs $\lambda_D = 1.32$, crecimiento anual del 32%, respectivamente). Adicionalmente, la proyección de la distribución de nidos en las clases diamétricas (distribución estable, autovector a derecha correspondiente al autovalor dominante) fue, en términos porcentuales, aproximadamente 64:22:14 para los que poseían domos construidos en la base de plantas, y 71:25:4 para los nidos con domos construidos sobre suelo desnudo (ver Apéndice).

Las matrices de sensibilidades para el caso de nidos construidos en la base de plantas (S_P) y sobre suelo desnudo (S_D), calculadas a partir de las matrices de proyección P y D, son:

$$S_P = \begin{pmatrix} 0,54 & 0,18 & 0,12 \\ 0,72 & 0,24 & 0,15 \\ 0,99 & 0,33 & 0,21 \end{pmatrix}$$

$$S_D = \begin{pmatrix} 0,5 & 0,17 & 0,03 \\ 1,12 & 0,39 & 0,06 \\ \dots & 0,63 & 0,11 \end{pmatrix}$$

Solo se muestran las sensibilidades para los elementos no nulos de las matrices de proyección.

Para los nidos construidos sobre plantas las sensibilidades más grandes son s_{31} , s_{21} , s_{11} y s_{32} , en ese orden. Este análisis de las sensibilidades sugiere que, para este tipo de nidos, el aporte de la clase 1 a la clase 3, que se pro

duce por crecimiento del domo, es el parámetro al cual es más sensible la tasa de crecimiento poblacional λ_p , seguido por los aportes de la clase 1 a la 2 (crecimiento del domo), el aporte de la clase 1 a sí misma por estasis y producción de nuevos domos, y el aporte de la clase 2 a la 3 (crecimiento del domo).

Para los nidos construidos sobre suelo desnudo, las sensibilidades más grandes son s_{21} , s_{32} , s_{11} y s_{22} , en ese orden. Este análisis de las sensibilidades sugiere que, para este tipo de nidos, el aporte de la clase 1 a la clase 2, que se produce por crecimiento del domo, es el parámetro al cual es más sensible la tasa de crecimiento poblacional λ_p , seguido por los aportes de la clase 3 a la 2 (decrecimiento del domo), el aporte de la clase 1 a sí misma por estasis y producción de nuevos domos, y el aporte de la clase 2 a la 2 (estasis).

Las matrices de elasticidades para nidos construidos en la base de plantas (E_p) y sobre suelo desnudo (E_D), calculadas a partir de las matrices de proyección P y D, son las siguientes:

$$E_p = \begin{pmatrix} 0.29 & 0.11 & 0.14 \\ 0.14 & 0.08 & 0.03 \\ 0.12 & 0.05 & 0.04 \end{pmatrix}$$

$$E_D = \begin{pmatrix} 0.32 & 0.14 & 0.04 \\ 0.19 & 0.19 & 0.01 \\ 0 & 0.06 & 0.05 \end{pmatrix}$$

El análisis de las elasticidades de los domos construidos en la base de plantas sugiere que el aporte de la clase diamétrica más pequeña a todas las clases (elementos de la primera columna de la matriz E_p) representa las contribuciones más fuertes (55%) al crecimiento poblacional (Figura 3a). Este aporte se produce por el aumento del tamaño de los domos de la clase 1 a las clases 2 y 3 (26%), la supervivencia dentro de la clase 1 y la generación de nuevos nidos (29%). De este 29%, la mitad corresponde a la producción de nuevos nidos y la mitad a la permanencia dentro de la clase. También son relevantes los aportes de todas las clases a la clase más pequeña de nido, las cuales representan el 54% de la tasa de crecimiento poblacional λ_p (suma de los elementos de la primer fila de la matriz E_p).

Estos aportes ocurren por la producción de nuevos domos y por la disminución de tamaño, excepto en el caso del aporte de la clase 1 a sí misma, que sucede por la supervivencia dentro de la clase y la generación de nuevos nidos. En el caso de los nidos construidos en la base de plantas, ningún domo de las clases 2 ni 3 disminuyó su diámetro a menos de 70 cm. Por lo tanto, los aportes de las clases 2 y 3 a la clase más pequeña están constituidos solo por la producción de nuevos nidos. Entre estos valores, el aporte por la producción de nuevos nidos de la clase 3 a la clase 1 también es considerable (14% de la tasa de crecimiento poblacional). Las tasas de producción de nuevos nidos son de aproximadamente 15%, 11% y 14% (i.e., el aporte de nuevos nidos es relativamente similar por parte de las dos clases; Figura 3a).

En el caso de los domos construidos sobre suelo desnudo, el análisis de elasticidades sugiere que la dinámica poblacional está dominada por la interacción entre las clases 1 y 2, cuyos aportes sumados representan el 84% de la tasa de crecimiento poblacional (Figura 3b). Estos aportes se reparten entre el aumento de tamaño de los domos de la clase 1 a la 2 (19%), la disminución de tamaño de la clase 2 a la 1 (1%), la permanencia en la clase respectiva (13% para la clase 1 y 19% para la clase 2), y la producción de nuevos nidos de las clases 1 y 2 (19% y 13%, respectivamente). Para los nidos construidos sobre suelo desnudo no se registró ninguna transición de la clase 1 a la 3 (i.e., ningún nido aumentó su diámetro de menos de 70 cm a más de 100 cm). El aporte de la clase 2 a la 1 representa el 14% de la tasa de crecimiento poblacional, la cual se reparte en 13% por la producción de nidos nuevos y 1% por la disminución de tamaño. El aporte de la clase 1 a sí misma (32% de λ_D) se reparte en 19% por la producción de nidos nuevos y 13% por la permanencia en la clase diamétrica (Figura 3b).

DISCUSIÓN

El lugar en donde las reinas fundadoras construyeron el hormiguero tuvo un fuerte impacto sobre la demografía de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis*. Pese a que el modelo predijo el crecimiento de la población en general, los nidos cuyos domos esta-

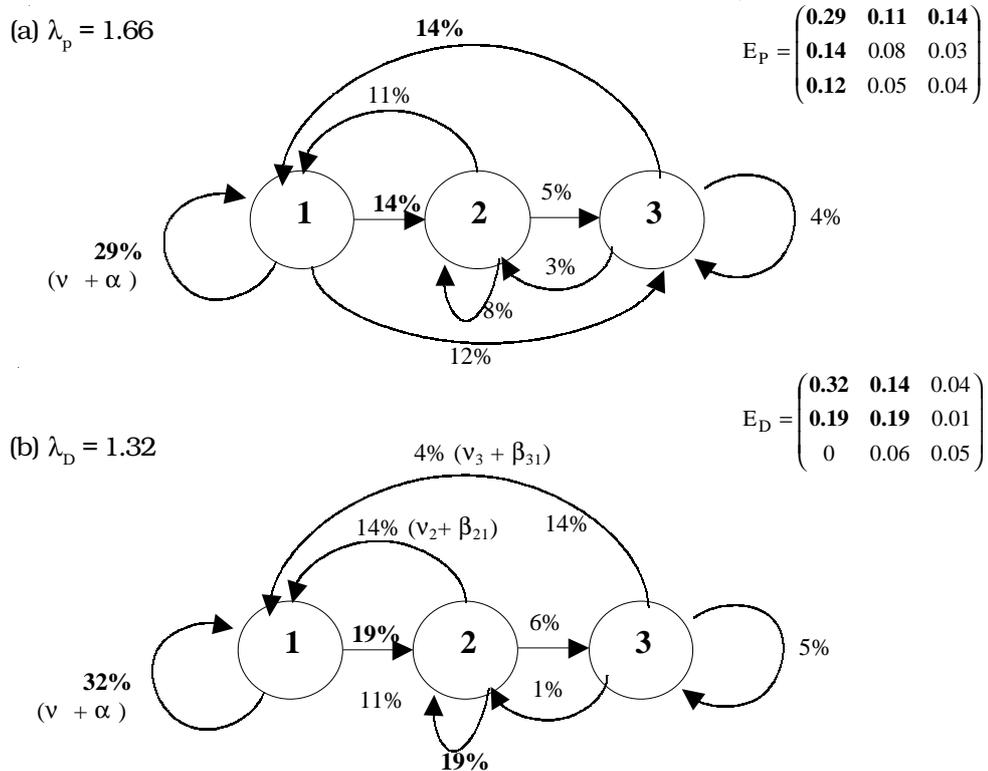


Figura 3. Elasticidades, expresadas como porcentaje de la elasticidad total, del ciclo de vida para (a) domos construidos en la base de plantas, y (b) domos construidos sobre suelo desnudo, en los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. Las características del modelo son las mismas que en la Figura 1. La tasa de crecimiento poblacional para cada tipo de domo está representada por λ_p y λ_D . En las matrices de elasticidades E_p y E_D (arriba a la derecha) se resaltan en negrita los aportes que más contribuyen a la constitución del λ .

Figure 3. Elasticities, expressed as mean percentages of total elasticity, for the life cycle of (a) nest-mounds built on the base of plants, and (b) nest-mounds built on bare ground, for nests of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in north-western Patagonia. Model characteristics are the same as in Figure 1. Population growth rates for each kind of nest-mounds are represented by λ_p and λ_D . Inside the elasticity matrix E_p and E_D we rebounded in bold the most important contributions to the finite rate of population increase (λ).

ban construidos en la base de plantas presentaron un incremento anual de aproximadamente el doble que el de los nidos cuyos domos estaban construidos sobre el suelo desnudo. Este mayor incremento de los hormigueros con domos construidos en la base de plantas se debió mayoritariamente al rápido crecimiento en tamaño de los nidos pequeños. Adicionalmente, estos nidos casi no presentaron reducción de tamaño al llegar a la mayor clase diamétrica, generando entonces un importante aporte de nuevos nidos por una mayor permanencia en dicha clase. Por ejemplo, mientras que ningún nido menor de 70 cm de diámetro construido sobre suelo

desnudo superó los 100 cm de diámetro en un año (Figura 3b), el 20% de los nidos construidos en la base de plantas crecieron de menos de 70 cm a más de 100 cm de diámetro en el mismo período. Esta contribución representa el 12% de la tasa de crecimiento poblacional λ_p (Figura 3a) y es la transición más sensible entre clases diamétricas (ver matriz de sensibilidades S_p). Adicionalmente, la producción de nuevos nidos generados por la clase diamétrica mayor, que se supuso idéntica en ambos tipos de domo (dos nidos por nido del tiempo t al $t+1$), presentó un valor de elasticidad 3.5 veces mayor cuando los domos estaban localizados en la base de

plantas que cuando se encontraban sobre suelo desnudo (14% y 4% de la constitución de la tasa de crecimiento poblacional, respectivamente; Figura 3).

El beneficio de construir el nido en la base de plantas estaría relacionado con el soporte estructural que los tallos le brindan al domo. Por un lado, los tallos pueden facilitar la construcción y expansión del domo, explicando así el rápido crecimiento que poseen los nidos ubicados en plantas al compararlos con los ubicados sobre suelo desnudo. Por otro lado, estos soportes estructurales pueden facilitar el mantenimiento del domo y su reparación ante roturas, minimizando la posibilidad de que el domo disminuya de tamaño e incrementando su supervivencia. Por ejemplo, Farji-Brener (2000) encontró que para *Acromyrmex lobicornis* la mortalidad de la colonia o el abandono del nido ante daños en su domo fue mayor en nidos cuyos domos estaban contruidos sobre suelo desnudo que en nidos cuyos domos estaban contruidos en la base de plantas. El domo es una estructura importante del hormiguero, porque ayuda a mantener dentro del nido niveles óptimos de temperatura y humedad relativa para el crecimiento del hongo, alimento de gran parte de la colonia (Zolessi & González 1974; Powel & Stradling 1986). En consecuencia, los daños en su estructura pueden ser muy perjudiciales para la colonia, especialmente en ambientes climáticamente rigurosos como Patagonia. Cuando las perturbaciones en el domo son muy severas, la colonia muere o abandona el hormiguero (Fowler 1981; Hölldobler & Wilson 1990; Farji-Brener 2000). Los tallos de las plantas, al actuar como soportes estructurales, minimizan el costo de construcción, mantenimiento y reparación del domo, incrementando así la supervivencia de la colonia.

Algunos estudios han propuesto que la nidificación en la base de plantas posee las ventajas de proporcionar sombra al hormiguero y alimento a la colonia (Fowler et al. 1986; Farji-Brener & Silva 1995). Este no parece ser el caso en este estudio. Las plantas donde mayoritariamente se ubican los hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* (*Marrubium vulgare* y *Stipa speciosa*) generan poca sombra por muerte de la planta o defoliación parcial por parte de las hormigas, y no forman una

parte importante de su dieta (Franzel & Farji-Brener 2000). Este trabajo sugiere otra posible ventaja, hasta ahora poco explorada, de nidificar en la base de plantas para algunas especies de hormigas: la utilización de sus tallos como sostenes estructurales del domo.

La alta tasa de crecimiento de los nidos pequeños cuando sus domos están contruidos en la base de plantas y su menor mortalidad o reducción de tamaño cuando llegan a tamaños mayores pueden tener varias consecuencias demográficas. Es conocido que los hormigueros pequeños son más vulnerables que los grandes a la desecación (Elmes & Wardlaw 1982; Farji-Brener & Silva 1995) y a la competencia intra-específica (Adams & Tschinkel 1995, 2001; Wiernasz & Cole 1995; Gordon & Kulig 1996), y que ambos procesos son importantes causas de mortalidad (Elmes & Wardlaw 1982; Fowler et al. 1986; Fowler 1987; Hölldobler & Wilson 1990; Farji-Brener & Silva 1995; Gordon & Kulig 1996). Una rápida tasa de crecimiento puede entonces representar un "escape temporal" del estadio más vulnerable de la colonia. Además, nidos cuyos domos son más grandes poseen colonias más numerosas, las cuales a su vez producen una mayor cantidad de individuos sexuales (Elmes & Wardlaw 1982; Fowler et al. 1986; Wiernasz & Cole 1995; Cole & Wiernasz 2000). En consecuencia, la mayor permanencia de los nidos con domos contruidos sobre plantas en los tamaños mayores implica un mayor aporte de este tipo de nidos al crecimiento de la población. Adicionalmente, si los nidos con domos contruidos sobre plantas se recuperan mejor de los daños, nidificar en la base de plantas podría permitir colonizar más exitosamente áreas con alto nivel de disturbio. Esta característica podría ayudar a explicar la expansión geográfica de *Acromyrmex lobicornis* sobre áreas alteradas, en donde su presencia es muy común (Kusnezov 1953; Bonetto 1959; Zolessi & González 1974; Farji-Brener 1996).

¿Por qué hay nidos contruidos sobre suelo desnudo si nidificar en la base de plantas determina un mayor éxito reproductivo de la colonia? Por un lado, se desconoce si el comportamiento de fundar un nido en la base de plantas por parte de la reina es heredable y, por lo tanto, sujeto a selección natural.

Adicionalmente, los nidos construidos sobre el suelo desnudo también poseen un crecimiento poblacional positivo y, por lo tanto, no necesariamente serían seleccionados negativamente. Por otro lado, tampoco se conoce si todas las especies de plantas son igualmente eficaces en favorecer la construcción, mantenimiento y reparación del domo. En este caso, la gran mayoría de los nidos construidos en la base de plantas (aproximadamente el 80%) estaban asociados a *Marrubium vulgare*. Posiblemente la disponibilidad de esta especie (y no la de todas las especies de plantas de la estepa) pueda limitar el número de nidos con domos construidos en la base de plantas.

Muchas especies de hormigas pueden ser potencialmente peligrosas para el hombre en sistemas humanizados, pero cumplir un importante papel en sistemas naturales (Farji-Brener & Illes 2000). Por ejemplo, *Acromyrmex lobicornis* puede considerarse como una especie dañina para cultivos o plantaciones en algunas partes del país (Bonetto 1959; Coll 1997), pero en la estepa sus hormigueros cumplen un importante papel ecológico enriqueciendo los niveles nutritivos del suelo y favoreciendo el mantenimiento de especies poco frecuentes de plantas (Farji-Brener & Ghermandi 2000). Este trabajo aporta información útil para aplicar en ambas circunstancias. Dado que los nidos cuyos domos se encuentran construidos en la base de plantas son los que más aportan al crecimiento de la población, eliminar o proteger dicho tipo de hormigueros puede ayudar a controlar o conservar a esta especie de hormiga, dependiendo del escenario en el cual se encuentre.

AGRADECIMIENTOS

A J. Corley y a tres revisores anónimos por sus comentarios. La Fundación Antorchas y el CONICET colaboraron parcialmente con la financiación de la colecta de datos.

BIBLIOGRAFÍA

ADAMS, E & W TSCHINKEL. 1995. Density-dependent competition in fire ants: effects on colony survivorship and size variation. *J. Anim. Ecol.* **64**:315-324.

- ADAMS, E & W TSCHINKEL. 2001. Mechanisms of population regulation in the fire ant *Solenopsis invicta*: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* **70**:355-369.
- BENTON, TG & A GRANT. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol. Evol.* **14**:467-471.
- BONETTO, A. 1959. *Las hormigas cortadoras de la Provincia de Santa Fe (Atta y Acromyrmex)*. Dirección General de Recursos Naturales, Ministerio de Agricultura y Ganadería. Santa Fe.
- BRAULT, D. & H CASWELL. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* **74**:1444-1454.
- CASWELL, H. 1989. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer. Sunderland.
- CHERRET, JM. 1989. Leaf-cutting ants, biogeographical and ecological studies. Pp. 473-488 en: H Lieth & D Werger (eds). *Ecosystems of the world 14b. Tropical rain forests*. Elsevier. New York.
- COLE, BJ & DC WIERNASZ. 1999. The selective advantage of low relatedness. *Science* **285**:891-893.
- COLE, BJ & DC WIERNASZ. 2000. Colony size and reproduction in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Insect. Soc.* **47**:249-255.
- COLL, O. 1997. Ensayo de control de *Acromyrmex lobicornis* con cebo sulfuramin. Pp. 93 en: J Delabie; D Campiolo; I do Nascimento & C Mariano (eds). *Anais do VI International Pest Ant Symposium*. Ilheus, Brasil.
- DE KROON, H; J VAN GROENENDAEL & J EHRLÉN. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**:607-618.
- DELLA-LUCIA, TMC & DDO MOREIRA. 1993. Caracterização dos ninhos. Pp. 32-42 en: Della-Lucia TM (ed.). *As formigas cortadeiras*. Editora Folha de Viçosa. Viçosa.
- DIEHL-FLEIG, E & M LUCHESE. 1992. Nest foundation by *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera, Formicidae). Pp. 51-54 en: J Billen (ed.). *Biology and evolution of social insects*. Leuven University Press. Leuven.
- ELMES, G & J WARDLAW. 1982. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the south of England. I. A comparison of colony populations. *J. Anim. Ecol.* **51**:651-664.
- FARJI-BRENER, AG. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral* **6**:144-150.
- FARJI-BRENER, AG. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound

- damages and mortality rates in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **35**:131-138.
- FARJI-BRENER, AG. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* **92**:169-177.
- FARJI-BRENER, AG & J CORLEY. 1998. The successful invasion of hymenopterans into NW Patagonia. *Ecología Austral* **8**:237-250.
- FARJI-BRENER, AG & L GHERMANDI. 2000. The influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *J. Veg. Sci.* **11**:453-460.
- FARJI-BRENER, AG & A ILLES. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom up" gaps in Neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecol. Lett.* **3**:219-227.
- FARJI-BRENER, AG & A RUGGIERO. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical ranges sizes. *J. Biogeogr.* **21**:535-43.
- FARJI-BRENER, AG & JF SILVA. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *J. Trop. Ecol.* **11**:651-669.
- FOWLER, HG. 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, HG. 1981. On the emigration of leaf-cutting ant colonies. *Biotropica* **13**:316.
- FOWLER, HG. 1987. Colonization patterns of the leaf-cutting ant, *Atta bisphaerica* Forel: evidence for population regulation. *J. Appl. Entomol.* **104**:102-105.
- FOWLER, HG. 1992. Patterns of colonization and incipient nest survival in *Acromyrmex niger* and *Acromyrmex balzani* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* **39**:347-350.
- FOWLER, HG; L FORTI; V DA-SILVA & N SAES. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants. Pp. 123-145 en: D Logfren & R VanderMeer (eds). *Fire and leaf-cutting ants: biology and management*. Westview Press. Boulder.
- FRANZEL, C & AG FARJI-BRENER. 2000. ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el NO de la Patagonia. *Ecología Austral* **10**:159-168.
- GORDON, D & A KULIG. 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology* **77**:2393-2409.
- GORDON, D & A KULIG. 1998. The effect of neighbours on the mortality of harvester ant colonies. *J. Anim. Ecol.* **67**:141-148.
- HÖLLDOBLER, B & EO WILSON. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- HORVITZ, C & D SCHEMSKE. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monogr.* **65**:155-192.
- HUBBELL, SP; RB FOSTER; ST O'BRIEN; KE HARMS; R CONDIT ET AL. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical Forest. *Science* **283**:554-557.
- JAFFE, K. 1986. Control of *Atta* and *Acromyrmex* species in pine tree plantations in the Venezuelan llanos. Pp. 234-245 en: D Logfren & R VanderMeer (eds). *Fire and leaf-cutting ants: biology and management*. Westview Press. Boulder.
- KUSNEZOV, N. 1953. *Las hormigas de los parques nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados*. *Anales del Museo Nahuel Huapi* **3**:105-125.
- MARCO, DE & SA PÁEZ. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environ. Manage.* **26**:409-419.
- ORIAN, G. 1991. Habitat selection: preface. *Am. Nat.* **137**:S1-S4.
- POWELL, RJ & DJ STRADLING. 1986. Factors influencing the growth of *Attamyctes bromatificus*, a symbiont of Attine ants. *T. Brit. Mycol. Soc.* **87**:205-213.
- SILVA, JF; J RAVENTÓS & H CASWELL. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbirs*: a matrix model approach. *J. Ecol.* **79**:345-356.
- SORIANO, A; OE SALA & S PERELMAN. 1994. Patch structure in a Patagonian steppe. *Vegetatio* **11**:127-135.
- SOUZA, W & B MITCHELL. 1999. The effect of seed predators on plant distributions: is there a general pattern in mangroves? *Oikos* **86**:55-66.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton.
- TSCHINKEL, W; E ADAMS & T MACOM. 1995. Territory area and colony size in the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Anim. Ecol.* **64**:473-480.
- TULJAPURKAR, S & H CASWELL. 1997. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman & Hall. New York.
- VILELA, EF. 1986. Status of leaf-cutting ant control in forest plantations in Brazil. Pp. 399-408 en: D Logfren & R VanderMeer (eds). *Fire and leaf-cutting ants: biology and management*. Westview Press. Boulder.
- WIERNASZ, D & B COLE. 1995. Spatial distribution

of *Pogonomyrmex occidentalis*: recruitment, mortality and overdispersion. *J. Anim. Ecol.* **64**:519-527.

ZOLESSI, LC & LA GONZÁLEZ. 1974. Nidificación y mesoecología de *Acromyrmex* en Uruguay. II. *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Urug.* **1**:37-57.

APÉNDICE

Procedimiento para el cálculo de autovalores y autovectores

Por definición, $\lambda_0 \in \mathbb{R}$ es un autovalor real para la matriz cuadrada $M \in \mathbb{R}_{n \times n}$, si existe un vector no nulo $\mu_0 \in \mathbb{R}^n$ tal que $M\mu_0 = \lambda_0\mu_0$. Tal valor λ_0 (si existe) es raíz del polinomio característico $P(\lambda) = \text{Det}(M - \lambda I)$, donde I es la matriz identidad del mismo orden que M .

El vector no nulo $\mu_0 \in \mathbb{R}^n$ se denomina autovector de la matriz M asociado al autovalor λ_0 .

El cálculo de los autovalores reales se reduce a encontrar las raíces reales del polinomio característico. Los autovectores se obtienen al buscar las soluciones del sistema de ecuaciones lineales homogéneo $(M - \lambda_0 I)x = 0$ para cada λ_0 .

Para matrices de órdenes mayores que 2×2 , el cálculo de las raíces del polinomio característico puede necesitar de métodos aproximativos. Existen para ello herramientas informáticas, como por ejemplo el programa Pop Tools Versión 2.4, que permite el cálculo automático de todos los autovalores y autovectores de una matriz cuadrada.