

¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia

CLAUDIA FRANZEL & ALEJANDRO G FARJI-BRENER ✉

Depto. de Ecología, CRUB, Universidad del Comahue, Bariloche, ARGENTINA

RESUMEN. Determinamos la importancia de la abundancia relativa de las especies vegetales en el ambiente sobre la composición de la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. Para ello muestreamos la composición de la dieta y la abundancia relativa de la oferta durante primavera y verano en nueve nidos adultos. Calculamos el índice de selectividad de Ivlev para determinar si las especies eran seleccionadas (cuando constituían una proporción en la dieta mayor que la encontrada en el ambiente), rechazadas (lo contrario), o cosechadas en forma oportunista (especies con proporciones similares en la dieta y en el ambiente). *A. lobicornis* forrajó sobre un gran porcentaje de las especies disponibles, pero compuso la mayor parte de su dieta con unas pocas especies preferidas. Mientras una gran parte de su dieta fue cosechada en forma selectiva durante el verano, una parte importante fue consumida en función de su abundancia durante la primavera. Estos cambios espaciales y temporales en la forma de recolectar (selectividad y oportunismo) parecen depender del balance entre la abundancia y la palatabilidad de sus recursos, que varía entre nidos y entre estaciones.

ABSTRACT. Opportunistic or selective? Plasticity in the diet of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in NW Patagonia: We assessed the environmental abundance of plant species on the diet composition of nine nests of the leaf-cutting ant, *Acromyrmex lobicornis*, in northwestern Patagonia, during spring and summer. We used Ivlev's electivity index to determine which species were selected (if the species proportion in the diet was larger than in the foraging area), rejected (if the species' proportion in the diet was smaller than in the foraging area), or harvested opportunistically (if the species were harvested in the same proportion to their environmental abundance). *A. lobicornis* harvested on a large percentage of the available species, but most of its diet was composed by only few preferred plant species. While in summer the majority of its diet was selectively harvested, in spring an important part of the diet was harvested proportional to the environmental abundance of plant species. Our results suggest that temporal and spatial changes from opportunistic to selective foraging seem to depend on the balance between the abundance and the palatability of the resources, which may vary among nests and seasons.

INTRODUCCIÓN

¿Qué parte de la dieta de un consumidor es consecuencia de la abundancia de los recursos en el ambiente, y qué parte es producto de una búsqueda selectiva? Para responder esta pregunta es necesario determinar la relación entre la disponibilidad ambiental de las especies vegetales y la proporción en que son consumidas, lo que permite comprender muchas de las interacciones planta-herbívoro. Por ejemplo, dicha información es la base para probar hipótesis sobre forrajeo óptimo o competencia, analizar los factores que determinan

la selectividad y estimar el efecto de los consumidores sobre las comunidades vegetales (Krebs 1989). Adicionalmente, si el herbívoro es considerado plaga, conocer los recursos que consume puede ayudarnos a determinar sus efectos sobre cosechas o plantaciones e inferir sus futuras vías de expansión según la abundancia de sus alimentos preferidos (Kennedy & Gray 1993; Farji-Brener 1996).

Entre los herbívoros, las hormigas cortadoras de hojas (*Atta* y *Acromyrmex*) son consideradas como los consumidores dominantes de América, pudiendo cosechar hasta el 17% de la productividad primaria (Cherrett 1989; Hölldobler & Wilson 1990). Estas hormigas colectan hojas, flores y frutos de una amplia

✉ Departamento de Ecología, CRUB; Universidad del Comahue; 8400 Bariloche; ARGENTINA. ecotono@cab.cnea.gov.ar

gama de especies, que son utilizadas dentro del hormiguero para cultivar hongos, fuente proteica de la colonia. Las hormigas obreras también consumen savia mientras realizan la recolección (Cherrett 1989). La mayoría de los estudios sobre preferencias tróficas de las hormigas cortadoras muestran que cosechan una gran cantidad de especies, pero forrajean de forma selectiva sobre unas pocas (Cherrett 1989; Hölldobler & Wilson 1990). En condiciones naturales la abundancia de los recursos no parece determinar su consumo, ya que la mayor parte de su dieta proviene de una pequeña proporción de especies preferidas, independientemente de su abundancia en el ambiente (Cherrett 1968, 1972; Rockwood 1976; Blanton & Ewel 1985; Sheperd 1985; Rockwood & Hubbell 1987). Sin embargo, la mayoría de estas evidencias provienen de trabajos que han estudiado pocos nidos (menos de cuatro en los estudios de Cherrett 1968; Blanton & Ewel 1985; Sheperd 1985; Wirth et al. 1997) o trabajos donde no se considera la variabilidad temporal de la actividad forrajera (Rockwood & Hubbell 1987). Por otro lado, gran parte de estos estudios han sido realizados sobre el género *Atta*, pese a que *Acromyrmex* posee una mayor distribución geográfica, afecta una gama más amplia de ambientes y sus especies son consideradas plagas importantes de plantaciones forestales y cultivos (Fowler et al. 1986; Vilela 1986).

Dentro de este género, *Acromyrmex lobicornis* Emery es una de las especies con mayor extensión geográfica en Argentina, abarcando desde el norte del país hasta aproximadamente el paralelo 44°S, en Chubut (Kusnezov 1978; Farji-Brener & Ruggiero 1994). Pese a que su gran distribución sugiere que ataca una amplia cantidad de especies vegetales, hay pocos estudios que detallan su dieta en ambientes naturales (Farji-Brener & Protomastro 1992; Folgarait et al. 1994; Pilati et al. 1997), y ninguno de ellos en Patagonia. Adicionalmente, *A. lobicornis* se halla en proceso de expansión hacia el SO de la Patagonia (Farji-Brener 1996), por lo que puede ser importante determinar sus estrategias forrajeras para predecir sus futuras vías de expansión en la región (Kennedy & Gray 1993).

Nuestro objetivo fue determinar las preferencias tróficas de *A. lobicornis* durante sus principales períodos de actividad, en forma

detallada y utilizando una alta cantidad de nidos. En particular, intentamos contestar la siguiente pregunta: ¿Compone *A. lobicornis* su dieta independientemente de la abundancia de los recursos, forrajeando selectivamente sobre unas pocas especies preferidas, o conforma su dieta de manera oportunista, cosechando las especies disponibles en función de su abundancia?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Realizamos este estudio durante la primavera de 1993 y el verano de 1994 en el borde este del Parque Nacional Nahuel Huapi, situado en el NO de la Patagonia argentina (41°07'S; 71°13'O). La temperatura media anual es de 8 °C y la precipitación media alrededor de 600 mm anuales (Dimitri 1962). Llevamos a cabo los muestreos en sectores de estepa herbácea–arbustiva cercanos a rutas, únicos sectores en donde la hormiga cortadora *A. lobicornis* es frecuente en la región (Farji-Brener 1996, 2000). Dado el nivel de disturbio del área de muestreo, la vegetación dominante de la zona es una mezcla de las especies nativas típicas de la estepa como *Stipa speciosa*, *Mulinum spinosum*, *Imperata condensata*, *Plagybotris tinctorius* y *Baccharis pingraea* con las exóticas *Bromus tectorum*, *Onopordon acanthium*, *Carduus nutans* y *Verbascum thapsus* (Dimitri 1962; Correa 1969–1998).

Determinación de la dieta de *A. lobicornis*

Determinamos la composición de la dieta de *A. lobicornis* en nueve nidos adultos. En los dos principales senderos de forrajeo de cada nido recolectamos con pinzas durante 5 min por hora todo el material que las hormigas cargaban hacia su hormiguero. Esta recolección la realizamos durante las 2 h de mayor actividad del día (las cuales fueron variando en cada estación), durante 5 días no consecutivos en primavera (octubre–noviembre) y 5 días no consecutivos en verano (enero–febrero). En cada estación fueron muestreados los mismos nueve nidos, evitando días climáticamente desfavorables para la actividad forrajera de las hormigas (i.e., días lluviosos). En otoño e invierno *A. lobicornis* no mostró actividad. De esta forma obtuvimos 10 estimaciones de la dieta de cada nido por estación (ver detalles metodológicos en Rockwood 1976; Farji-

Brener & Protomastro 1992). En el laboratorio identificamos cada fragmento del material a nivel de especie vegetal. Estimamos la frecuencia relativa de cada especie en la dieta (material verde) como el número de fragmentos de cada especie sobre el número de fragmentos totales, para cada nido y por estación, utilizando el promedio del número de fragmentos por especie obtenido de las 10 repeticiones por nido.

Determinación de la oferta

Determinamos el área de forrajeo de cada nido como un área circular centrada en el hormiguero, de radio igual a la distancia de su sendero de forrajeo más largo utilizado durante el período de muestreo. De esta forma, el área de acción de cada nido incluye la superficie máxima en donde potencialmente las hormigas pueden explorar y encontrar su alimento (Hölldobler & Wilson 1990). En dicha área ubicamos al azar 12 puntos según la metodología propuesta por Skalski (1987). En cada punto ubicamos cuadros de 1 m² (subdivididos en 10 x 10 cm) para cuantificar la frecuencia de las especies herbáceas, y de 4 m² subdivididos cada 50 cm para la de las especies arbustivas. Estas ubicaciones fueron utilizadas para muestrear tanto en primavera como en verano, durante la misma época que realizamos las estimaciones de la dieta. La frecuencia relativa de cada especie por cuadro fue estimada como el número de subdivisiones con cada especie sobre el número de subdivisiones totales. Pese a que dicha medida no diferencia especies con la misma frecuencia pero diferente biomasa, la consideramos un buen estimador de la oferta relativa de las especies vegetales en el área de estudio. Utilizamos los promedios de los 12 cuadros para determinar la oferta relativa de cada especie en el área de forrajeo de cada hormiguero. De esta forma obtuvimos, en cada estación, una estimación de la oferta relativa de cada especie vegetal en el área de forrajeo de cada nido.

Determinación de las preferencias

La frecuencia relativa de cada especie vegetal en el área de forrajeo, u oferta (o_i), y su frecuencia relativa en la dieta de *A. lobicornis* (d_i), nos permitieron determinar las preferencias tróficas de cada nido a dos escalas: 1) a nivel de la composición general de la dieta, estiman-

do la amplitud trófica, y 2) considerando el nivel de selectividad sobre cada especie vegetal. Consideramos que una especie era preferida cuando constituía una proporción en la dieta mayor que la disponible en el ambiente (selectividad), rechazada cuando ocurría lo contrario, y consumida al azar (oportunismo) cuando su proporción en la dieta era similar a la existente en el ambiente (Krebs 1989).

Para estimar cuantitativamente la amplitud trófica y el nivel de selectividad existe una amplia gama de índices, cada uno con sus respectivas limitaciones (Hurlbert 1978; Lechowicz 1982; Krebs 1989). Para analizar la amplitud trófica utilizamos el índice de amplitud de nicho de Feinsinger (Feinsinger et al. 1981) dado por

$$PS = \left[\sum \min(o_i, d_i) \cdot 100 \right],$$

el cual estima, en unidades porcentuales, el grado de superposición de la distribución de frecuencias de los recursos en la dieta con la distribución de frecuencias de dichos recursos en el ambiente. Este índice presenta la ventaja de estimar la amplitud trófica considerando la influencia de la disponibilidad de recursos, y varía entre cero (mín. amplitud trófica) y 100 (máx. amplitud trófica o generalismo). Con los valores de amplitud trófica para cada nido comparamos los valores medios entre primavera y verano utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Zar 1984).

Para determinar el grado de selectividad de *A. lobicornis* hacia las diferentes especies vegetales utilizamos el índice de Ivlev (1961),

$$E = \frac{d_i - o_i}{d_i + o_i},$$

que toma valores entre -1 y 1 como máximo rechazo y máxima preferencia, respectivamente. Su principal inconveniente es que sugiere rechazo cuando una especie no se encuentra en la dieta, independientemente de su abundancia en el ambiente (no admite la posibilidad de que el ítem no haya sido encontrado por ser escaso). Sin embargo, el índice E es considerado como un adecuado estimador de las preferencias alimenticias (Lechowicz 1982; Krebs 1989). Para determinar las preferencias en forma conservadora, consideramos a las especies como consumidas selectivamente cuando los valores de E se encontraban entre 0.7 y 1.

RESULTADOS

A. lobicornis consumió 27 especies en primavera y 30 en verano de las aproximadamente 35 especies que encontramos disponibles en su área de forrajeo. Sin embargo, en ambas estaciones completó alrededor del 70% de su dieta con solo 6 especies (Tabla 1). Aproximadamente la mitad de su dieta se compuso de especies exóticas como *B. tectorum*, *C. nutans* y *Erodium cicutarium* (hojas jóvenes en la mayoría de los casos), y la otra mitad de especies nativas como *B. pingraea*, *Discaria trinervis*, *Fabiana imbricata* (flores) y *M. spinosum* (Tabla 1). Las especies más abundantes en el área de forrajeo de los nidos fueron *B. tectorum*, *I. condensata*, *S. speciosa*, *M. spinosum* y, en menor medida, *C. nutans*, *Senecio filaginoides*, *V. thapsus*, *Marrubium vulgare* y *Plagybotris tinctorius* (Tabla 2). Los índices de amplitud trófica (PS) variaron entre nidos pero fueron generalmente bajos, sugiriendo selectividad. Los hormigueros mostraron una amplitud trófica relativamente mayor en primavera (44 ± 12.5) que en verano (19 ± 10.6) ($Z = 2.6$, $P < 0.002$, g.l. = 8), sugiriendo que *A. lobicornis* se torna más selectiva en verano (Tabla 3). En primavera el $53 \pm 14\%$ de la dieta fue cosechada en forma selectiva, mientras que en verano alcanzó el $72 \pm 26\%$ ($Z = 1.7$, $P < 0.05$, g.l. = 8, Tabla 3). Sin embargo, el porcentaje de la dieta conformado por especies consumidas selectivamente fue variable entre nidos, con un rango entre 10 y 94% (Tabla 3).

La forma de cosechar de *A. lobicornis* sobre las especies que conformaron su dieta fue muy variable, dependiendo de la especie y de la época del año. Por ejemplo, *B. tectorum* fue cosechada en forma oportunista en primavera y rechazada en verano, mientras que *Euphorbia ovalifolia* fue rechazada en primavera y seleccionada en verano. Sin embargo, en términos generales existieron especies consistentemente preferidas, algunas rechazadas y otras consumidas en forma oportunista. Algunas como *Adesmia campestris*, *D. trinervis*, *Rosa eglanteria*, *E. cicutarium*, *Conium maculatum*, *B. pingraea*, *C. nutans*, *F. imbricata*, *E. ovalifolia*, *Galega officinalis*, *Veronica* sp., *Holosteum umbellatum*, *Schinus patagonicus* y *Berberis heterophylla* fueron consumidas en forma selectiva al menos en algún momento del año. Sin embargo, no todas estas especies confor-

Tabla 1. Composición porcentual de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en el NO de la Patagonia, a partir de nueve nidos. Los valores en blanco representan ceros. Se presentan las especies consumidas en orden alfabético, señalando su origen (E: exótica, N: nativa) y el ítem consumido (H: hoja, F: flor) en orden de importancia.

Table 1. Percent diet composition of *Acromyrmex lobicornis* in NW Patagonia, from nine nests (DE: standard deviation). Blanks represent zeroes. The foraged species are shown in alphabetic order; the origin (E: exotic, N: native) and the type of items harvested (H: leaf, F: flower) are also indicated.

Especies consumidas	Primavera		Verano	
	\bar{x}	DE	\bar{x}	DE
<i>Adesmia campestris</i>			< 1	
<i>Baccharis pingraea</i> (N, H)	7.2	13.8	7.3	13.9
<i>Berberis heterophylla</i> (N, H)	4.9	8.4		
<i>Bromus tectorum</i> (E, H)	22.6	8.9	2.0	1.4
<i>Carduus nutans</i> (E, H)	11.9	9.8	9.3	7.5
<i>Centaurea solstitialis</i>			< 1	
<i>Chenopodium ambrosioides</i>	< 1		< 1	
<i>Conium maculatum</i>	< 1		1.3	3.7
<i>Cynoglossum creticum</i>	< 1			
<i>Discaria articulata</i>	< 1			
<i>Discaria trinervis</i> (N, H)	1.3	3.7	5.9	16.6
<i>Erodium cicutarium</i> (E, H/F)	13.4	18.4	15.4	24.8
<i>Euphorbia ovalifolia</i> (N, H)	< 1		8.3	17.6
<i>Fabiana imbricata</i> (N, F)	10.9	16.3	13.5	23.5
<i>Galega officinalis</i>	< 1		< 1	
<i>Gilia lacinata</i>			< 1	
<i>Heliotropium microstachyum</i>	< 1		< 1	
<i>Holosteum umbellatum</i>	< 1			
<i>Hordeum murinum</i>	< 1			
<i>Imperata condensata</i>			< 1	
<i>Lactuca serriola</i>	< 1		< 1	
<i>Madia sativa</i>			< 1	
<i>Marrubium vulgare</i> (E, F)	< 1		9.1	15.3
<i>Mulinum spinosum</i> (N, H/F)	9.1	16.9	10.2	16.0
<i>Onopordon acanthium</i>			< 1	
<i>Plagybotris tinctorius</i> (N, H/F)	2.6	5.4	< 1	
<i>Rosa eglanteria</i>			< 1	
<i>Schinus patagonicus</i> (N, F/H)	3.2	9.2		
<i>Senecio filaginoides</i> (N, H)			4.2	8.7
<i>Sisymbrium altissima</i>	< 1		< 1	
<i>Solidago chilensis</i>			< 1	
<i>Stipa speciosa</i>	< 1		1.6	2.1
<i>Taraxacum officinale</i>	< 1			
<i>Verbascum thapsus</i> (E, F)	2.1	4.1	3.4	3.7
<i>Veronica</i> sp.	2.0	5.6		
Spp no identificadas	4.7	2.3	3.7	2.3
Porcentaje de spp. exóticas	~50		~40	

Tabla 2. Abundancia relativa de las especies vegetales en las áreas de forrajeo de los nidos de *Acromyrmex lobicornis* en el NO de la Patagonia. Los valores son promedios y DE de 9 nidos. Los valores en blanco representan ceros.

Table 2. Relative abundance of plant species in the foraging areas of *Acromyrmex lobicornis* nests in NW Patagonia. Values are mean and SD (=DE) from 9 nests. Blanks represent zeroes.

Especies	Primavera		Verano	
	\bar{x}	DE	\bar{x}	DE
<i>Adesmia campestris</i>			< 1	
<i>Achillea millefolium</i>			< 1	
<i>Amsinckia calycina</i>	< 1		< 1	
<i>Baccharis pingraea</i>	1.1	2.4	1.2	3.3
<i>Berberis heterophylla</i>	< 1		< 1	
<i>Bromus setifolius</i>			< 1	
<i>Bromus tectorum</i>	46	10.6	45.5	8.4
<i>Carduus nutans</i>	2.8	7.3	1.5	1.7
<i>Carex subantarcticus</i>			< 1	
<i>Centaurea solstitialis</i>	2.3	2.7	2.2	2.6
<i>Chenopodium ambrosoides</i>	1	0.8	2.9	4.5
<i>Collomia biflora</i>	< 1		< 1	
<i>Conium maculatum</i>	< 1		< 1	
<i>Cynoglossum creticum</i>	< 1			
<i>Discaria articulata</i>	1.1	3.3	< 1	
<i>Discaria trinervis</i>	< 1		< 1	
<i>Erodium cicutarium</i>	1.5	2.8	< 1	
<i>Euphorbia ovalifolia</i>	1.3	2.2	1.7	3.6
<i>Fabiana imbricata</i>	2.7	4.7	1.9	3.8
<i>Galega officinalis</i>	< 1		< 1	
<i>Gilia lacinata</i>	< 1		< 1	
<i>Heliotropium microstachyum</i>	< 1		< 1	
<i>Holosteum umbellatum</i>	< 1			
<i>Hordeum murinum</i>	1	1.6	< 1	
<i>Imperata condensata</i>	7.6	6.9	12.1	10.7
<i>Lactuca serriola</i>	< 1		< 1	
<i>Madia sativa</i>	< 1		1.4	2.4
<i>Marrubium vulgare</i>	2.1	3	3.8	4.5
<i>Mulinum spinosum</i>	5.5	5	4	4.4
<i>Onopordon achantium</i>	< 1		1	1.5
<i>Poa lanuginosa</i>			< 1	
<i>Plagybotris tinctorius</i>	3.3	5.2	< 1	
<i>Rosa eglanteria</i>	< 1		< 1	
<i>Schinus patagonicus</i>	< 1		< 1	
<i>Senecio filaginoides</i>	2.2	3.7	2.3	3.1
<i>Sisymbrium altissima</i>	< 1		< 1	
<i>Solidago chilensis</i>			< 1	
<i>Stipa speciosa</i>	12	13.6	11	8.3
<i>Taraxacum officinale</i>	< 1			
<i>Verbascum thapsus</i>	3.6	3.3	3.4	3.9
<i>Verbascum virgatum</i>	< 1			
<i>Verberna scabrido-glandulosa</i>			< 1	
<i>Veronica sp.</i>	< 1			

maron la dieta de *A. lobicornis* en forma equitativa. En primavera, época en donde alrededor del 53% de la dieta se compuso de especies cosechadas selectivamente, *E. cicutarium*, *F. imbricata* y *B. heterophylla* fueron las consumidas en mayor proporción. En verano, cuando el 72% promedio de la dieta fue cosechada selectivamente, *E. cicutarium*, *F. imbricata*, *C. nutans*, *E. ovalifolia* y *B. pingraea* fueron las más representadas en la dieta de *A. lobicornis* (Tabla 1). Esta selectividad fue independiente del origen biogeográfico de las especies en cuanto al número de especies exóticas o nativas consumidas (prueba exacta de Fisher, $P > 0.35$ en ambas estaciones). Adicionalmente, los porcentajes en la dieta de las especies exóticas y nativas consumidas selectivamente fueron similares tanto en primavera (24 ± 27 vs. 29 ± 18 , respectivamente), como en verano (32 ± 30 vs. 40 ± 30 , respectivamente; ambas $P > 0.75$). Otras especies como *B. tectorum* (en primavera), *M. vulgare*, *M. spinosum*, *Plagybotris tinctorius* y *V. thapsus* fueron forrajeadas en función de su abundancia. Por otra parte, *I. condensata*, *O. acanthium*, *B. tectorum* (en verano), *S. speciosa*, *Chenopodium ambrosoides* y *Centaurea solstitialis* estuvieron subrepresentadas en la dieta, sugiriendo rechazo por parte de las hormigas (Tabla 3).

DISCUSIÓN

A. lobicornis forrajea sobre un amplio número de especies, pero cosecha mucho de pocas y poco de muchas. La mayor parte de su dieta es cosechada en forma selectiva, pero una parte importante es cosechada en función de la abundancia relativa de sus recursos (oportunismo). Este cambio en su forma de forrajear entre estaciones y hormigueros parece depender del balance entre la calidad y abundancia relativa de sus recursos, variable tanto espacial como temporalmente.

A. lobicornis colecta aproximadamente el 85% de las especies disponibles en su área de forrajeo, pero compone aproximadamente el 70% de su dieta con unas pocas especies. Estos resultados son similares a los obtenidos en pastizales semiáridos de La Pampa con esta misma especie de hormiga (Pilati et al. 1997) y en ambientes tropicales con *Atta* spp. (Cherrett 1968, 1972; Rockwood 1976; Blanton & Ewel 1985; Sheperd 1985; Rockwood & Hubbell

1987), mostrando que en general las hormigas cortadoras forrajean sobre muchas especies pero componen la mayor parte de su dieta con pocas. Por un lado, el hecho de cosechar un alto porcentaje de las especies disponibles sugiere que los hormigueros requieren una amplia variedad de recursos para su supervivencia. Por otro lado, la representación inequitativa de dichas especies en la dieta sugiere al menos dos explicaciones alternativas: 1) las hormigas forrajean en función de la abundancia de los recursos y, por lo tanto, la variación en su dieta es simplemente un reflejo de la abundancia relativa de las especies, o 2) las hormigas presentan preferencias, forrajeando más sobre las especies que consideran de mayor calidad. La mayor parte de los estudios sugieren que las cortadoras de hojas son eminentemente selectivas, ya que tanto en el campo como en el laboratorio prefieren o rechazan determinadas especies, independientemente de su abundancia (Hubbell & Wiemer 1983; Howard & Wiemer 1986; Howard 1987, 1988). Los resultados de este trabajo indican que *A. lobicornis* presenta una combinación de estrategias para conformar su dieta, mostrando una gran plasticidad al forrajear tanto oportunista como selectivamente. En términos generales, esta especie es selectiva, pero la importancia del forrajeo selectivo en la conformación de su dieta es variable a lo largo del año y entre colonias (Tabla 3). Esta variación en sus niveles de selectividad parece depender de un balance entre la disponibilidad y la calidad de los recursos, variable tanto en el tiempo como en el espacio (Howard 1991). Por ejemplo, la im-

portancia de la disponibilidad de los recursos sobre la composición de la dieta de *A. lobicornis* es mayor en primavera. En verano, su amplitud trófica disminuye 2.3 veces y el 72% promedio de su dieta es cosechado selectivamente. Al modificar su palatabilidad durante el año, *B. tectorum* es la especie que posiblemente determina la variación estacional en el nivel de selectividad. Esta especie representa alrededor del 50% de toda la oferta disponible para las hormigas en su área de forrajeo. Cuando en primavera posee hojas jóvenes y tiernas, *A. lobicornis* aprovecha su alta disponibilidad y la consume de forma oportunista, incrementando su amplitud trófica. En verano las hojas de *B. tectorum* dejan de ser palatables para las hormigas, ya que éstas no las consumen pese a su alta disponibilidad. De esta forma un recurso que ocupa casi la mitad del área de forrajeo y representaba el 23% de su dieta en primavera es rechazado en verano (Tabla 1). En consecuencia, las hormigas enfocan su esfuerzo en encontrar y cosechar otras especies preferidas que están en menor abundancia, aumentando así su selectividad (Tablas 1 y 3).

Independientemente de las causas, una mayor selectividad en verano puede implicar un costo adicional para las hormigas. Conformar selectivamente la mayor parte de la dieta implica una inversión en búsqueda de recursos (Krebs 1989), actividad muy limitada durante el verano por las altas temperaturas del suelo (Gamboa 1976; Mintzer 1979). En el área de estudio, durante el verano las temperaturas del suelo alcanzan los 60 °C durante el día (Farji-Brener 2000) y la actividad forrajera de

Tabla 3. Nivel de selectividad de *Acromyrmex lobicornis* sobre las especies vegetales cosechadas durante primavera y verano. Las especies vegetales con un porcentaje relativo de oferta < 3% que no aparecieron en la dieta no están incluidas en la tabla. Los valores son los índices de selectividad, por nido, para cada especie cosechada. Valores cercanos a -1 implican rechazo, cercanos a 0 oportunismo, y a 1 selectividad. La ausencia del índice significa que dicha especie no fue encontrada en el área de forrajeo del nido correspondiente. Se agrupan en orden descendente las especies preferidas, las consumidas en forma oportunista y las rechazadas, según sus valores promedio del índice de electividad. % cosechado selectivamente: porcentaje de las especies cosechadas con un índice de selectividad entre 0.7 y 1. PS: amplitud trófica de cada nido, en % (100 = máximo nivel de generalismo, ver texto).

Table 3. Electivity of *Acromyrmex lobicornis* for plant species harvested during spring and summer. Plant species that were not harvested and with abundance < 3% were not included in the table. The values showed in the table are electivity indices per nest and per plant species harvested. Values close to -1 indicate rejection, close to 0, random foraging, and close to 1, selectivity. The absence of an index indicates that the corresponding plant species was not found in the ant's foraging area. Plant species are grouped in the following order: preferred, opportunistically foraged, and rejected according to the mean index value. % cosechado selectivamente: percent of the collected species with an electivity index between 0.7 and 1. PS: trophic breadth of each nest, in % (100 = maximum level of generalism).

Estación y especies	Nidos									\bar{x}	DE	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Primavera												
<i>Galega officinalis</i>						1					1	
<i>Veronica</i> sp				1							1	
<i>Holosteum umbellatum</i>				1							1	
<i>Discaria trinervis</i>				1							1	
<i>Schinus patagonicus</i>							0.9				0.9	
<i>Conium maculatum</i>	0.9										0.9	
<i>Erodium cicutarium</i>	1		0.9	0.8				0.7	0.7		0.8	0.1
<i>Berberis heterophylla</i>	1						0.4	0.9			0.8	0.3
<i>Sisymbrium altissima</i>			0.8								0.8	
<i>Fabiana imbricata</i>					0.7	0.6	0.7				0.7	0.1
<i>Lactuca serriola</i>											0.7	
<i>Taraxacum officinale</i>				0.5							0.5	
<i>Carduus nutans</i>	0.7	-0.1	0.8	0.5	0.8	0.2	0.4				0.5	0.3
<i>Baccharis pingraea</i>		1	1	-0.5							0.5	0.9
<i>Cynoglossum crecticum</i>	0.3										0.3	
<i>Marrubium vulgare</i>			0.9	-0.5	0.0	-0.1	-0.1				0	0.5
<i>Mulinum spinosum</i>				1	-0.6	-0.7	-0.5	0.6			0	0.8
<i>Bromus tectorum</i>	-0.4	-0.1	-0.3	-0.1	-0.3	-0.2	-0.6	-0.1	-0.1		-0.3	0.4
<i>Heliotropium microstachyum</i>		-1						0.1			-0.4	0.8
<i>Plagybotris tinctorius</i>	-1	-0.6	0.0	-0.6	-0.7			-0.2			-0.5	0.4
<i>Verbascum thapsus</i>		0.3	-0.7	-0.2	-0.8	-1				-0.8	-0.5	0.5
<i>Discaria articulata</i>							-0.7				-0.7	
<i>Chenopodium ambrosoides</i>		-0.8	-1	-1					-1		-0.9	0.1
<i>Stipa speciosa</i>	-1	-1		-1		0.0	-1	-1	-1		-0.9	0.4
<i>Centaurea solstitialis</i>			-1	-1	-1	-1	-1				-1	0.0
<i>Imperata condensata</i>	-1	-1	-1	-1		-1		-1	-1		-1	0.0
<i>Onopordon acanthium</i>			-1				-1				-1	0.0
<i>Senecio filaginoides</i>	-1	-1							-1		-1	0.0
<i>Euphorbia ovalifolia</i>		0.9	-1			-1					-1	0.1
<i>Hordeum murinum</i>								-0.9	-1		-1	0.1
PS	16	57	47	42	49	55	37	43	54		44	12.5
% cosechado selectivamente	82	34	50	40	49	49	50	63	57		53	14
Verano												
<i>Adesmia campestris</i>	1										1	
<i>Discaria trinervis</i>				1							1	
<i>Rosa eglantheria</i>	1										1	
<i>Erodium cicutarium</i>	0.9							0.9	1		0.9	0.1
<i>Conium maculatum</i>	0.9								0.9		0.9	
<i>Baccharis pingraea</i>	1	0.9	1	-0.1		1					0.8	0.5
<i>Carduus nutans</i>	0.9	0.7	0.9	0.4	0.5	0.9	0.8				0.7	0.2
<i>Fabiana imbricata</i>					0.7	0.5	0.9				0.7	0.2
<i>Euphorbia ovalifolia</i>	0.4	0.7	1								0.7	0.3
<i>Lactuca serriola</i>	0		0.9	0.6			0.1				0.4	0.4
<i>Marrubium vulgare</i>	1	0.0	0.6	0.1	0.6	0.2	0.0				0.4	0.4
<i>Mulinum spinosum</i>					0.7	0.5	-0.7	-0.1	0.7		0.3	0.6
<i>Verbascum thapsus</i>	0.0	0.6	-0.1	0.0	-0.3	-0.5	-0.1		-0.6		0.1	0.4
<i>Senecio filaginoides</i>	-1	-0.7		-0.8	1	1	-0.2	1	0.8		0.1	0.9
<i>Heliotropium microstachyum</i>	-1	0.8							0.5		0.1	1
<i>Galega officinalis</i>						0					0	
<i>Sisymbrium altissima</i>	-0.3		0.5	0.3	-0.8						-0.1	0.6
<i>Solidago chilensis</i>		1		-1				0.7			-0.4	1
<i>Stipa speciosa</i>	-1	-0.8	-1	-0.8	0.6	0.7	-1	-1	-1		-0.6	0.7
<i>Chenopodium ambrosoides</i>	-0.9	-0.5	-0.4	-1							-0.7	0.3
<i>Gilia lacinata</i>				-0.6			-1				-0.8	0.3
<i>Centaurea solstitialis</i>			-1	-14	-0.9	-0.1	-1				-0.8	0.4
<i>Bromus tectorum</i>	-0.9	-0.8	-0.9	-1	-0.9	-0.9	-0.9	-0.8	-1		-0.9	0.1
<i>Imperata condensata</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1		-1	-1		-1	0.0
<i>Onopordon acanthium</i>	-1						-1		-1		-1	0.0
PS	10	30	8	25	23	38	16	9	12		19	10.6
% cosechado selectivamente	90	82	76	53	78	10	86	75	94		72	26

A. lobicornis se reduce a unos pocos momentos por la mañana temprano y al atardecer (AG Farji-Brener, obs. pers.). En consecuencia, el costo de buscar nuevos recursos es relativamente mayor en verano que si se realizara en otra época más favorable del año.

Pese a que hay especies que varían su palatabilidad para las hormigas estacionalmente (i.e., *B. tectorum* y *E. ovalifolia*), o entre nidos (i.e., *M. vulgare*), existen especies que son consistentemente preferidas o rechazadas. Dentro de las especies consumidas selectivamente se destacan *C. nutans* (hojas jóvenes), *E. cicutarium* (hojas y flores), y *F. imbricata* (flores) (Tabla 3). Varios factores modelan las preferencias tróficas de las hormigas cortadoras, pero el balance entre el contenido de nutrientes y la concentración de compuestos secundarios ha sido interpretado como el mayor determinante de la palatabilidad (Howard 1987, 1988). Dentro de este contexto, es interesante destacar que *A. lobicornis* también selecciona *E. cicutarium* en los pastizales pampeanos (Pilati et al. 1997), sugiriendo que esta especie posee un alto nivel nutritivo y bajos niveles de defensas (Chirino et al. 1988; AG Farji-Brener, obs. pers.). Otras especies, como *M. vulgare*, *M. spinosum* y *V. thapsus* generalmente son consumidas en función de su abundancia, sugiriendo que poseen una palatabilidad aceptable.

Por otra parte, *C. solstitialis* e *I. condensata* son las principales especies consistentemente rechazadas por las hormigas, sugiriendo que poseen elevados niveles de defensas físico-químicas en sus hojas y/o poco valor nutritivo. En términos generales, al consumir selectivamente hojas y/o flores de ciertas especies y rechazar otras, las hormigas podrían representar un importante agente selectivo sobre la adaptabilidad, los niveles de defensas antiherbívoros y la distribución de la vegetación en el área de estudio. Dado que el origen biogeográfico de las plantas no parece determinar las preferencias de *A. lobicornis*, sus efectos como consumidor primario afectaría por igual a las especies nativas y exóticas.

Las hormigas cortadoras pueden detectar cambios en la palatabilidad de las especies, ajustando su esfuerzo forrajero sobre las más apetecibles en cada época (Howard 1990). ¿Por qué, pese a que las hormigas prefieren deter-

minado tipo de especies, persisten en cosechar numerosas especies que son menos preferidas por la colonia? Por un lado, las hormigas deben proveer a sus hongos una adecuada mezcla de nutrientes para su crecimiento, lo que logran con una gran variedad de especies (Powell & Stradling 1991). Adicionalmente, al cosechar muchas especies las hormigas pueden minimizar los efectos de sustratos nocivos para el crecimiento del hongo y para la ingestión de savia por las hormigas (Powell & Stradling 1991). Por otra parte, especies con moderada palatabilidad pueden estar más accesibles para las hormigas y proveerles así un mayor beneficio energético neto que especies más palatables pero menos accesibles (Howard 1991). Esto parece ocurrir con *A. lobicornis*. Las hormigas se tornan menos oportunistas y más selectivas, cosechando especies palatables poco abundantes, cuando la palatabilidad de especies muy abundantes disminuye. Esta plasticidad en la forma de forrajear ha sido descripta en otras especies de cortadoras (Sheperd 1985; Farji-Brener & Protomastro 1992), y es considerada una característica adaptativa en animales que son sedentarios y, en consecuencia, dependen exclusivamente de los recursos del área donde habitan (Krebs & Davis 1984). La capacidad de *A. lobicornis* de cosechar tanto de forma selectiva como oportunista ajustándose a variaciones en la disponibilidad de recursos es uno de sus atributos que podría explicar su extensa área geográfica y su alta capacidad de invasión (Kusnezov 1978; Farji-Brener & Ruggiero 1994; Farji-Brener 1996; Farji-Brener & Corley 1998).

Por otra parte, este trabajo muestra lo complejo que resulta clasificar a una especie según su estrategia forrajera cuando se estudia su dieta detalladamente y con un buen número de réplicas (e.g., hormigueros). Futuros trabajos sobre patrones de forrajeo deberían, más que intentar determinar si una especie es selectiva u oportunista, determinar la importancia relativa de estas diferentes formas de consumo ante cambios espacio-temporales de sus recursos.

AGRADECIMIENTOS

A ML Tadey y a J Rabinovich por sus sugerencias.

REFERENCIAS

- BLANTON, C & J EWEL. 1985. Leaf-cutting herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* **66**:861–869.
- CHERRETT, M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae). Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* **37**:387–403.
- CHERRETT, JM. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* **41**:647–660.
- CHERRETT, JM. 1989. Leaf-cutting Ants, Biogeographical and Ecological Studies. Pp. 473–488 en: H Lieth & M Werger (eds). *Ecosystem of the world 14b, Tropical rain forests ecosystem*. Elsevier, New York, EEUU.
- CHIRINO, C; K NORLANDER GRHAN & L ROBLES. 1988. Determinación de la proteína bruta de algunas especies forrajeras de La Pampa. *Revista de la Fac. de Agronomía, UNLPam* **3**:57–74.
- CORREA, MN. 1969–1998. *Flora Patagónica*. 7 Vols. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
- DIMITRI, M. 1962. *La Flora Andino-Patagónica*. Anales de Parques Nacionales, tomo IX. Sec. de Agric. y Ganadería de la Nación. Buenos Aires, Argentina.
- FARJI-BRENER, A. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia húmeda. *Ecología Austral* **6**:144–150.
- FARJI-BRENER, AG. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotrop. Faun. Environm.* **35**:131–138.
- FARJI-BRENER, AG & J PROTOMASTRO. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (*Attini, Acromyrmex*) en el Chaco seco. *Ecotropicos* **5**:32–43.
- FARJI-BRENER, AG & A RUGGIERO. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *J. Biogeography* **21**:391–399.
- FARJI-BRENER, AG & J CORLEY. 1998. The successful invasion of hymenopteran into NW Patagonia. *Ecología Austral* **8**:237–250.
- FEINSINGER, P; E SPEARS & R POOLE. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* **62**:27–32.
- FOLGARAIT, P; AG FARJI BRENER & J PROTOMASTRO. 1994. Influence of biotic, chemical and mechanical plant defenses on the foraging pattern of the leaf-cutter ant (*Acromyrmex striatus*) in a subtropical forest. *Ecología Austral* **4**:11–17.
- FOWLER, H; L FORTI; V DA-SILVA & N SAES. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants. Pp. 123–145 en: S Logfren & R Vandermeer (eds). *Fire and Leaf-cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press. Boulder, EEUU.
- GAMBOA, G. 1976. Effects of temperature on the surface activity of the desert leaf-cutting ant *Acromyrmex versicolor*. *Am. Midl. Nat.* **95**:485–491.
- HÖLLDOBLER, B & E WILSON. 1990. *The Ants*. Harvard Univ. Press. Cambridge, EEUU.
- HOWARD, JJ. 1987. Leaf-cutting ant selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* **68**:503–515.
- HOWARD, JJ. 1988. Leafcutting and diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* **69**:250–260.
- HOWARD, JJ. 1990. Infidelity of leaf-cutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? *Oecologia* **82**:394–401.
- HOWARD, J. 1991. Resource quality and cost in the foraging of leaf-cutter ants. Pp. 42–50 en: C Huxley & D Cutler (eds). *Ant-Plant interactions*. Oxford University Press. Oxford, EEUU.
- HOWARD, J & D WIEMER. 1986. Chemical ecology of host selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. Pp. 260–273 en: CS Lofgren & RK VanderMeer (eds). *Fire and leaf-cutting ants*. Westview Press. Boulder, EEUU.
- HUBBELL, S & D WIEMER. 1983. Host plant selection by an Attine ant. Pp. 133–154 en: P Jaisson (ed.). *Social Insects in the tropics*. University of Paris Press. Paris, France.
- HURLBERT, SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* **59**:67–77.
- IVLEV, VS. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding Fishes*. Yale Univ. Press. New Haven, EEUU.
- KENNEDY, M & RD GRAY. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments in the Ideal Free Distribution. *Oikos* **68**:158–166.
- KREBS, CJ. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, Pub. New York, EEUU.
- KREBS, CJ & NB DAVIS (eds). 1984. *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. 2da edn. Sinauer Assoc. Sunderland, EEUU.
- KUSNEZOV, N. 1978. Hormigas Argentinas: Claves para su Identificación. *Miscelánea* (Tucumán, Argentina) **61**.
- LECHOWICZ, M. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* **52**:22–30.
- MINTZER, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leaf-cutting ant, *Atta mexicana* in a Sonoran desert habitat. *Insec. Soc.* **26**:364–372.
- PILATI, A; E QUIRÁN & H ESTERLICH. 1997. Actividad forrajera de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) en un pastizal natural semiárido de la provincia de La Pampa. *Ecología Austral* **7**:49–56.
- POWELL, RJ & DJ STRADLING. 1991. The selection and detoxification of plant material by fungus-growing ants. Pp. 19–41 en: C Huxley & D Cutler (eds). *Ants-Plant Interactions*. Oxford Science Publications. Oxford.
- ROCKWOOD, L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* **57**:48–61.
- ROCKWOOD, L & SP HUBBELL. 1987. Host-plant selec-

- tion, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia* **74**:55–61.
- SHEPERD, JD. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* **17**:245–252.
- SKALSKI, J. 1987. Selecting a random sample of points in circular field plots. *Ecology* **68**:749.
- VILELA, EF. 1986. Status of leaf-cutting ant control in forest plantations in Brazil. Pp 399–408 en: S Logfren & RK VanderMeer (eds). *Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. Westview Press. Colorado, EEUU.
- WIRTH, R; W BEYSCHLAG; R RYEL & B HÖLLDOBLER. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* **13**:741–757.
- ZAR, J. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2da edn. Prentice-Hall. New Jersey, EEUU.