

COMUNICACIONES

Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical

Alejandro G. Farji Brener

Postgrado en Ecología Tropical, CIELAT, Facultad de Cs., Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.*

* Dirección actual: Depto. de Ecología, Universidad del Comahue, C.C. 1336, Bariloche (8400), Argentina.

(Rec. 6-XI-1992. Acep. 8-VIII-1993)

Abstract: In a tropical savanna (Venezuela) the foraging activity of eight colonies of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* was measured (24 h periods) in dry and rainy seasons. There was no defined synchronization of diurnal-nocturnal foraging between nests. This suggests that their foraging rhythms are not directly maintained by environmental factors. Internal physiological rhythms such as nutritional requirements appear to be the basic cause of the changes in the nocturnal/diurnal foraging patterns.

Key words: leaf-cutting ant, seasonality, foraging, tropical savanna.

Las hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* son ampliamente conocidas por su actividad defoliadora. Dado que las hormigas se caracterizan por ser extremadamente termofílicas, las variaciones climáticas se consideran determinantes de sus ritmos forrajeros (Hölldobler y Wilson 1990), especialmente en climas subtropicales o templados. Por ejemplo, las especies de latitudes templadas *Atta texana*, *Atta mexicana* y *Acromyrmex versicolor* poseen un patrón definido de forrajeo nocturno en verano y diurno en invierno (Moser 1967, Gamboa 1976, Mintzer 1979). En ambientes tropicales, donde la temperatura es relativamente constante a lo largo del año y la estacionalidad se caracteriza principalmente por una época seca y otra lluviosa, los estudios revelan patrones poco claros. *Atta cephalotes* y *Atta colombica* poseen forrajeo nocturno en la época seca (para evitar las altas temperaturas diurnas) y diurno en la época húmeda (Rockwood 1975). Sin embargo, la actividad recolectora puede cambiar de diurna a nocturna

-y viceversa- en épocas distintas para nidos adyacentes de una misma especie (Cherrett 1968), o azarosamente en un mismo nido durante el año (Lewis *et al.* 1974a, b). Estos resultados sugieren que mientras en ambientes subtropicales y templados los ritmos forrajeros dependen principalmente de factores climáticos, en ambientes más estables los requerimientos nutricionales u otros motivos podrían poseer mayor importancia (Lewis *et al.* 1974a y b, Orr 1992).

El objetivo de este trabajo fue determinar, en condiciones naturales y en un ambiente de sabana tropical, si el forrajeo nocturno/diurno de la hormiga cortadora *Atta laevigata* era determinado por factores ambientales.

El trabajo se realizó en una sabana estacional al oeste de los Llanos Venezolanos, dentro del estado de Barinas (08° 28'N, 70° 12'W). La temperatura media anual es de 27°C, con escasa fluctuación, mientras que la precipitación promedio es de 1500 mm anuales, marcadamente estacional. La época seca dura

aproximadamente cinco meses, desde diciembre hasta abril y el período húmedo abarca desde abril hasta noviembre. El área está caracterizada como una sabana-parque, con un estrato herbáceo discontinuo debido a la presencia de árboles solitarios y agrupados. En la zona de muestreo (5 ha) se eligieron al azar ocho nidos adultos.

Los hormigueros se localizaron generalmente asociados a las agrupaciones de plantas leñosas. En noviembre de 1990 (época húmeda) y en marzo de 1991 (época seca) fueron contadas durante un ciclo de 24 horas las hormigas cargadas que ingresaban a cada nido durante 3 minutos por medición. Como parámetros ambientales se midió la temperatura a nivel del suelo y a 150 cm de altura. Ambas medidas (número de hormigas cargadas y temperatura) fueron tomadas en las franjas horarias de 08-09, 12-13, 15-16, 18-19, 21-22, 02-04 y 06-07.

Dos nidos mostraron un patrón de forrajeo nocturno mayor en la época seca ($X^2=61.5$ y 20.8 $P<.01$), y dos en la época húmeda ($X^2=55.6$ y 40.1 ; $P<.01$). En los restantes no hubo un patrón claro. Debido a la gran variabilidad intraespecífica, no existieron diferencias significativas entre la actividad forrajera promedio en la época lluviosa y seca (Prueba de Wilcoxon, Fig. 1).

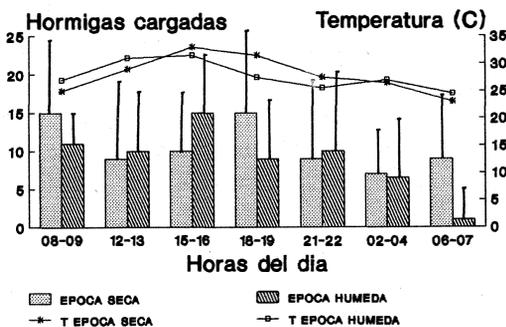


Fig. 1. Promedio de hormigas cargadas ($n = 8$ nidos) ingresando al nido cada 3 min en las épocas seca y húmeda. Los promedios de actividad forrajera no son significativamente diferentes entre las estaciones en ninguna franja horaria (08-09 $p = 0.27$, 12-13 $p = 0.67$, 15-16 $p = 0.12$, 18-19 $p = 0.32$, 21-22 $p = 0.38$, 02-04 $p = 0.82$ y 06-07 $p = 0.14$, Prueba de Wilcoxon).

Estos resultados sugieren que la estacionalidad no determina cambios en los ritmos forrajeros de *Atta laevigata*, avalando la

hipótesis de que, en ambientes climáticamente estables, los factores intrínsecos de cada colonia funcionan como los principales reguladores del cambio diurno/nocturno en la actividad forrajera. Estos factores son posiblemente el resultado de una compleja interacción entre el estado reproductivo de la colonia y sus necesidades nutricionales, variando considerablemente de un nido a otro (ver Lewis *et al.* 1974b). Las características químicas y nutricionales de las hojas se modifican con el tiempo, siendo detectadas por las hormigas, que hacen una fina selección (Berish 1986, Howard 1988). Los cambios en los patrones de recolección pueden ser considerados como una "respuesta" a las modificaciones espacio- temporales en la ubicación del forraje más apetecible (Fowler y Stiles 1980). En consecuencia, la ausencia de un patrón diario generalizado para *A. laevigata* puede deberse a la asincronía de los requerimientos nutricionales entre sus colonias. Sin embargo, factores climáticos extremos podrían también ocasionar cambios en los patrones nocturno/diurno de forrajeo en las diferentes estaciones. Las variables climáticas, en especial la temperatura, poseen en ambientes tropicales un papel más importante como limitantes y/o disparadores que como reguladores de la actividad de las hormigas cortadoras. Las obreras recolectan principalmente entre los 20° y 30° C, disminuyendo su actividad por encima o debajo de dichos valores (Hölldobler y Wilson 1990). En ambientes tropicales, donde la temperatura raramente es inferior a 20°C, los valores elevados son los limitantes para las hormigas. Por ejemplo, la actividad mínima para *Atta cephalotes* es al mediodía, en coincidencia con la máxima temperatura del aire. Pese a que no se detectó aquí una estrecha relación entre actividad y temperatura en ninguna época ($r = 0.30$ y 0.52 , $n = 7$, $P > .20$, Correlación de Spearman), los resultados revelan una tendencia similar a la encontrada por Cherrett (1968) en relación a las temperaturas extremas. La tasa de forrajeo diurna en *A. laevigata* tiende a ser mayor en la época húmeda durante el horario de mayor temperatura y de mayor diferencia climática entre épocas ($P < .12$, Prueba de Wilcoxon, Fig. 1). Adicionalmente, en la estación seca los árboles caducifolios pierden sus hojas dejando pasar una mayor irradiación solar. Esto ocasiona un incremento de la temperatura del aire y una disminución de la humedad relativa, favoreciendo

una mayor desecación en las hojas verdes que son acarreadas al nido. En consecuencia, en la época seca la disponibilidad de savia y humedad en las hojas son mayores durante la noche. Ambas características son seleccionadas positivamente por las hormigas cortadoras en sus actividades forrajeras (Cherret 1968, Bowers y Porter 1981), ya que el contenido de savia y el porcentaje de humedad son factores limitantes tanto en la alimentación directa de las obreras como en la manutención de los hongos (Hölldobler y Wilson 1990).

En conclusión, los cambios en los ritmos nocturno/diurno de forrajeo en *A. laevigata* no parecen asociados directamente con las características del ambiente, salvo como posible "respuesta" a valores extremos que podrían limitar sus actividades. Dado que los requerimientos nutricionales de cada colonia parecerían ser una de las causas principales de los cambios en los patrones diarios de forrajeo (ver Orr 1992 para una hipótesis alternativa), sería interesante comparar en laboratorio las necesidades nutricionales de nidos de una misma especie en diferentes grados de desarrollo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al apoyo técnico y humano brindado por el CIELAT de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela; al C.D.C.H.T. (ULA) y la Red Latinoamericana de Botánica por su financiación, al CONICET de Argentina que me mediante una beca me posibilitó redactar este trabajo, y a dos revisores anónimos que con sus sugerencias mejoraron el manuscrito original.

REFERENCIAS

Berish, C. W. 1986. Leaf-cutting ant *Atta cephalotes* select nitrogen-rich forage. *Am. Midl. Nat.* 115:268-275.

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

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

Fowler, H. G. & E. W. Stiles. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories, trails and environmental patchiness. *Sociobiology* 5:25-42.

Gamboa, G. J. 1976. Effects of temperature on the surface activity of the desert leaf-cutting ant *Acromyrmex versicolor versicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Am. Midl. Nat.* 95:485-491.

Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Howard, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69:250-260

Lewis, T., G. V. Pollard & G. C. Dibley. 1974a. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (Formicidae, Attini). *J. Anim. Ecol.* 43:129-141.

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

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

Moser, J. C. 1967. Trails of the leaf-cutters. *Nat. Hist. N.Y.* 76:32-35.

Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera:Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:395-402.

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.