

COMUNICACIONES

Asociación entre el arbusto *Capparis retusa* (Capparidaceae) y las hormigas *Camponotus blandus* y *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae)

Alejandro G. Farji Brener^{1,2}, P. Folgarait^{1,3} y J. Protomastro¹

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (1428), Argentina.

² CIELAT, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida 5101, Venezuela.

³ Department of Biology, University of Utah. Utah 84102, EEUU.

(Rec. 11-II-1991. Acep. 7-V-1992)

Abstract: The hypothesis that the nectivore ant *Camponotus blandus* operates as an alternative defense of the shrub *Capparis retusa* against the leaf-cutting ant *Acromyrmex striatus* was tested. Data were obtained in a forest reserve of the Argentinean subtropical dry Chaco (25° 55' S, 62° 05' W) during the spring of 1986. *C. retusa* is abundant, but it is not a part of the leaf-cutting ant diet (< 1%), has a high proportion of nectivore ant visits, and low levels of chemical and physical defenses. Shrubs without *C. blandus* were intensively harvested by *A. striatus*, which suggests that the nectivore ant is an alternative defense for the shrub against the leaf-cutting ant.

Key words: *Capparis retusa*, nectivore ant, leafcutter ant, mutualism.

Existen abundantes evidencias de que las hormigas nectívoras constituyen un sistema defensivo contra los herbívoros en algunas plantas (Beattie 1985), muchas veces mediante conducta agresiva (Bentley 1977, Beattie 1985). Estos mutualismos planta-hormiga involucran desde sistemas obligados (Janzen 1966), hasta aquellos con relaciones difusas (Beattie 1985). La importancia de las nectívoras como defensa alternativa de las plantas se basa en informaciones contradictorias. Algunos estudios encuentran mayores defensas químicas cuando las plantas no poseen visitas de hormigas nectívoras (Janzen 1966, Rher *et al.* 1973), pero otras investigaciones revelan resultados diferentes (Seigler and Eblingler 1987).

Por otra parte, las hormigas cortadoras de hojas son consideradas como uno de los más importantes "herbívoros" generalistas del Neotrópico, con efectos particularmente relevantes en la vegetación del Bosque Chaqueño Argentino (Bucher 1982). Pese a que las nectívoras reducen el daño a hojas y flores (Bentley 1977, Koptur 1984), y que el consumo de las hormigas cortadoras por esos recursos

son conocidos (Rockwood 1976); pocas investigaciones han centrado su atención en la actividad defensiva de las nectívoras como limitante del patrón forrajero de las cortadoras.

Dada la gran actividad de estos dos tipos de hormigas en el área de estudio, la abundancia del arbusto *Capparis retusa* y sus bajos niveles de defensas químicas en relación a otras especies similares en el área (Cuadro 1), podríamos esperar que las hormigas nectívoras "funcionen" como defensa alternativa contra las hormigas cortadoras. De ser nuestra hipótesis correcta, se deberían verificar las siguientes predicciones sobre *C. retusa*: (1) estar poco representado en la dieta de las hormigas cortadoras y será muy visitado por las nectívoras, (2) ser potencialmente apto para el consumo por parte de las cortadoras; y (3) al tener bajos niveles de defensas químicas y físicas (Cuadro 1), deberá tener proporcionalmente mayor número de visitas de nectívoras comparado con las otras especies del bosque con altos valores en dichas defensas (Janzen 1966, Beattie 1985). Aquí se presenta evidencia, basada en esas predicciones, que apoya la hipótesis proteccionista.

Este trabajo se desarrolló en la Reserva Forestal "El Copo", Chaco seco Argentino (25° 55' S, 62° 05' W). El clima y el tipo de vegetación corresponden a la de un bosque subtropical estacional. El muestreo se realizó en un bosque secundario, que contiene un estrato arbóreo abierto y uno arbustivo con numerosas especies, donde predomina *C. retusa*. Solo las especies más abundantes de cada tipo de hormiga fueron consideradas para este estudio: *Acromyrmex striatus* entre las cortadoras y *Camponotus blandus* entre las nectívoras. La toma de datos para ambos tipos de hormigas se efectuó los mismos días, desde el 28 de septiembre hasta el 2 de noviembre, durante la primavera de 1986, época de mayor oferta de néctar extrafloral para las nectívoras y de hojas jóvenes preferidas por las cortadoras.

Se calcularon las "preferencias proporcionales" (PP) para cada tipo de hormiga. Para el caso de *A. striatus*, de 18 nidos se tomaron al azar ocho muestreos de 30 minutos cada uno, en los cuales se tomó muestra de todos los vegetales acarreados hacia el nido. Luego se calculó el peso seco de *C. retusa* sobre el peso seco de todo el material transportado. Para *C. blandus*, se contó el número de hormigas que visitaban los nectarios en diez ejemplares de cada especie de planta que ofrecía néctar, y se calculó el número de visitas a *C. retusa* sobre el número de visitas a todas las especies con néctar (n=10). Ambas frecuencias (PP cortadoras y PP nectívoras) reflejan la inclinación de cada tipo de hormiga hacia *C. retusa* en relación a los recursos existentes, permitiendo su comparación. En un muestreo independiente, durante 30 minutos en cada planta, se contabilizó la cantidad total de visitas por parte de las hormigas nectívoras a todas las especies con néctar (Cuadro 2). Por otra parte, se midió la abundancia (siete muestras de 225 m² con cuadrados de 15 x 15m) y las defensas químicas y físicas de *C. retusa* en el mismo bosque en el cual la actividad de las hormigas fue tomada (Cuadro 1). La metodología detallada se encuentra en Protomastro (1988).

C. retusa es muy visitada por las hormigas nectívoras (21%) y está representada poco en la dieta de las cortadoras (1%) (Mann-Whitney de una cola U=60, P=0.05). Este resultado no implica que la ausencia de *C. retusa* en el material cosechado por *A. striatus* sea causada por la actividad defensiva de *C. blandus*.

Aparte de la hipótesis proteccionista, otras alternativas permitirían explicar esta ausencia: (1) otro tipo de defensas no estudiadas, y (2) escape espacial de *C. retusa*. Las escasas defensas químicas de *C. retusa* (Cuadro 1) no son limitantes para las preferencias tróficas de *A. striatus* (otras especies con mayores niveles de defensas son consumidas); y dado que es la especie arbustiva más abundante en el bosque, se descarta un escape espacial como explicación del escaso porcentaje de *C. retusa* en la dieta de las hormigas cortadoras (1%).

Apoyando la hipótesis proteccionista, observaciones de campo demostraron la aptitud potencial de *C. retusa* para el consumo por las hormigas cortadoras. En el comienzo de la estación húmeda de 1985 las lluvias comenzaron tempranamente, retrasando la actividad de las nectívoras. En dicha oportunidad *A. striatus* cosechó abundante cantidad de hojas jóvenes de *C. retusa*. Por otra parte, ramas recién cortadas de *C. retusa* sin hormigas nectívoras fueron recolectadas intensamente por las cortadoras. La natural exclusión de *C. blandus* en 1985 y las observaciones de campo de 1986 evidencian que: (a) defensas intrínsecas de *C. retusa* no limitan el consumo, (b) *C. retusa* es altamente apta para *A. striatus*, y (c) *C. blandus* cumple funciones defensivas. Apoyando esta última hipótesis, se observó que los nectarios foliares comenzaban a producir néctar mientras existía un importante patrullaje por parte de las nectívoras en las hojas jóvenes (Cuadro 2). Dado que la totalidad de *C. retusa* recolectada por *A. striatus* fue dicho recurso, una interferencia entre los dos tipos de hormiga parecía probable. Posteriores observaciones de campo confirmaron esta hipótesis.

Por otra parte, la idea del mutualismo planta-hormiga nectívora como una defensa de carácter alternativo fue comprobada para algunas especies de acacias (Janzen 1966), y analizada en otras plantas (Koptur 1984). En nuestro estudio, las especies con menor nivel de defensas químicas (entre las cuales se encuentra *C. retusa*) tienen en general mayor cantidad de visitas por parte de las hormigas nectívoras, mientras que en la mayoría de las especies con altos niveles de defensas la proporción de visitas es menor a la esperada (Chi cuadrado P<0.01, Cuadro 2). Esta evidencia sugiere indirectamente que *C. blandus* actúa como una defensa "alternativa" de *C. retusa*, tomando en

CUADRO 1

Abundancia y tipos de defensa (hojas jóvenes) de las especies leñosas visitadas por las hormigas neotrópicas. Los valores entre paréntesis son de abundancia, el resto los promedios con sus desviaciones de compuestos secundarios ($n=3$) y dureza ($n=10$)

Especie	Fenoles (mg/g)	Taninos (mg/g)	Alcaloides	Saponinas	Dureza (g)
<i>Zizyphus mistol</i> (*) (26.8%)	22.8 ±1.3	138.0 ±9.2	-	++	124 ±26.8
<i>Capparis retusa</i> (11.1%)	9.6 ±0.3	0.0		+	279.0 ±59.2
<i>Capparis salicifolia</i> (<1%)	6.5 ±0.2	0.0	-	+	282.0 ±30.7
<i>Maytenus spinosa</i> (<1%)	121.0 ±0.9	409.5 ±22.2	++	++	133.0 ±28.3
<i>Castella coccinea</i> (1.1%)	138.6 ±14.2	0.0	++	+	202.0 ±30
<i>Acacia praecox</i> (9.1%)	93.5 ±6.9	1055.7 ±145	++	+	147.0 ±24.7

Fenoles: mg/g de peso seco de hoja, como equivalente de ácido tánico. Taninos: mg/g de peso seco de hoja, como equivalente de extracto comercial de quebracho colorado. Cianogénicos, alcaloides y saponinas: análisis cualitativo (- = ausente, + = presente, ++ = abundante). No se detectó presencia de cianogénicos en ninguna de las especies con néctar. Cuadro modificado de Protomastro (1988), donde se detalla la metodología empleada. Especies con dureza superior a la de *Capparis retusa* son consumidas por las hormigas cortadoras (observación de campo). (*) Especie arbórea con homópteros.

CUADRO 2

Número de visitas de hormigas neotrópicas a plantas que ofrecen néctar.

Especies	* CR	** MS	** ZM	** CC	** AP	CS	** Totales
Individuos censados	16	4	7	14	13	6	60
Cantidad de visitas	163	57	101	85	64	53	523
Frecuencia esperada de visitas	139.5	34.9	61	122	113.3	52.3	523

* $P < .05$, ** $P < .01$, sin asterisco: no significativo.

CR: *Capparis retusa*, MS: *Maytenus spinosa*, ZM: *Zizyphus mistol*, CC: *Castella coccinea*, AP: *Acacia praecox* y CS: *Capparis salicifolia*.

Los muestreos fueron efectuados durante tres días en la primavera de 1986.

cuenta sus bajos niveles de defensas químicas y/o físicas comparados con las otras especies (Cuadro 1). La protección por parte de las hormigas nectívoras se podría relacionar con las desventajas de otros tipos de defensas en folíolos jóvenes, ya que los tejidos jóvenes en expansión no pueden estar lignificados (Beattie 1985).

Nuestros datos apoyan otras evidencias similares (Janzen 1966, Rher *et al.* 1973), pero no proponen un patrón general, ya que existen excepciones al principio de asignación óptima en casos de mutualismos planta-hormiga (Seigler y Ebingler 1987). Sin embargo, y para este estudio en particular, las predicciones formuladas bajo nuestra hipótesis se cumplen, aunque deben ser consideradas preliminares hasta que se realicen experiencias de exclusión y una cuantificación de la interferencia entre los dos tipos de hormigas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a D.W. Davidson y tres revisores anónimos que aportaron importantes mejoras al manuscrito original.

REFERENCIAS

- Beattie, A.J. 1985. The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms. Cambridge Studies in Ecology, Nueva York. 178 p.
- Bentley, B.L. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana*. *J. Ecol.* 3:27-36.
- Bucher, E.H. 1982. Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets, p. 48-77. *In* B.J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence of defense of Inga (Mimosoidae) sapling by ants. *Ecology* 65:1787-1793.
- Protomastro, J.J. 1988. Fenología y patrones de interacción en un bosque de quebracho colorado, blanco y mistol. Tesis Doctoral, Depto de Biología, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Rehr, S.S., P.P. Feeny & D.H. Janzen. 1973. Chemical defense in Central American non-ant-acacias. *J. Anim. Ecol.* 42:405-416.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*: 57:48-61.
- Seigler, D.S. & J.E. Ebingler. 1987. Cyanogenic glycosides in ant-acacias of Mexico and Central America. *Southw. Nat.* 32:499-503.