

EFFECTO DE LA HERBIVORÍA ARTIFICIAL EN LA SELECCIÓN DE HOJAS POR HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS (*Atta cephalotes*)

Yamila Sasal

1. INTRODUCCIÓN

Las hormigas cortadoras de hojas (Hymenoptera, Formicidae, Attini) son consideradas plagas de muchos cultivos y plantaciones en Latinoamérica, cosechan hojas de plantas y usan ese material vegetal como sustrato para cultivar un hongo (Hölldobler & Wilson, 1990). Este hongo (Basidiomycota, Agaricales) es el único alimento de las larvas y complementa la dieta de hormigas adultas que también se alimentan de la savia de las hojas que colectan (Quinlan & Cherret, 1979). Por lo tanto, estas hormigas son fungívoras pero funcionalmente se comportan como herbívoros generalistas.

A pesar de la gran diversidad de especies de plantas que colectan, las hormigas cortadoras de hojas son selectivas y evitan ciertas especies de plantas (Cherret, 1968; Hubbell *et al.* 1984; Howard, 1987; Rockwood & Hubbell, 1987). Seleccionan a nivel de individuos dentro de una misma especie y a nivel de hojas específicas dentro de una planta (Cherret, 1968; Howard, 1990). Esta selección está determinada por una variedad de factores que determinan características foliares como el contenido de nutrientes (Barrer & Cherret, 1972; Berish, 1986), la concentración de compuestos secundarios, como taninos, terpenos y repelentes (Hubbell & Wiemer, 1983; Hubbell *et al.*, 1984) y la presencia de defensas físicas, como la dureza y la presencia de látex (Howard, 1985). Por lo tanto, estas características foliares afectan la selección de hojas por tener un efecto sobre el accionar de las mandíbulas de las hormigas obreras que cortan las hojas (eg. dureza y látex) y un efecto sobre el hongo, que ante determinados compuestos secundarios como los taninos puede ser envenenado (Cherret *et al.*, 1989).

Las características nutricionales y defensivas de las plantas, pueden cambiar en función del ambiente y de interacciones con otros organismos (Schultz & Baldwin, 1982). En muchas especies de plantas el ataque de un herbívoro induce cambios en las concentraciones de compuestos secundarios, contenido de agua y cambios en rasgos morfológicos como la dureza de las hojas y la densidad de tricomas (Agrawal, 1998). Estos cambios actúan como defensas contra futuros herbívoros (Haukioja, 1980) que pueden hacerse efectivas en horas (McCloud *et al.*, 1995), días o semanas (Baur *et al.*, 1991) o años luego del ataque que provocó la inducción (Haukioja, 1980).

Esta inducción de cambios foliares podría afectar la selección de plantas y de hojas dentro de la planta de las hormigas cortadoras de hojas (Nichols-Orians, 1991). El objetivo de este trabajo fue evaluar la herbivoría artificial en la selectividad de hojas por *Atta cephalotes*.

2. MATERIALES & MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue realizado en la Reserva del Km 41 (2° 24' S, 55° 44' W) perteneciente al Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos Forestales (PDBFF-INPA) localizada a 80 Km de la ciudad de Manaus, AM, entre el 25 y 30 de julio del 2004. Esta reserva cuenta con 10.000 hectáreas de selva amazónica de tierra firme (Pires & Prance, 1985). El clima regional está caracterizado por una temperatura media anual de 27°C y precipitaciones medias anuales de 2300mm (Gascon & Bierregard, 2001).

2.2. EXPERIMENTOS

Fueron localizadas cinco colonias de *Atta cephalotes* con senderos de forrajeo ubicados en la ruta ZF-3 en el borde de la reserva. En cada una de estas colonias se realizaron experimentos de palatabilidad con hojas de *Miconia nova* (Melastomataceae) y *Goupia glabra* (Celastraceae). Estas dos especies de plantas fueron elegidas porque estaban siendo atacadas por *Atta cephalotes* en observaciones previas al experimento, son muy abundantes en el área circundante a las colonias y presentaban gran cantidad de hojas nuevas. Además, ambas especies fueron identificadas como especies atacadas por *Atta cephalotes* en estudios previos (Vasconcelos, 1994).

La herbivoría artificial se logró mediante cortes con tijera en hojas nuevas, dos horas antes de colectar las mismas, en cinco individuos de *M. nova* y cinco individuos de *G. glabra*. Luego se colectaron las hojas con herbivoría de los 10 individuos seleccionados y hojas sanas de otros 10 individuos.

Cada experimento de palatabilidad consistió en colocar 10 hojas con herbivoría artificial y 10 hojas sanas de cada especie a lo largo de un sendero de forrajeo activo de *Atta cephalotes*. Las hojas de cada especie fueron presentadas al mismo tiempo, pero separadas espacialmente por 2-5 m de distancia. Luego de 30 min. de exposición a las hormigas se colectaban las hojas para medir el área removida (cm²) mediante cuadrículas en acetatos. Los experimentos fueron realizados entre las 18:30 y 19:30 h, cuando las colonias comenzaban a tener actividad.

2.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Las variables respuesta del experimento fueron porcentaje (%) de área foliar removida y el número de hojas atacadas. Los datos de porcentaje de área foliar removida fueron analizados por especie con pruebas de t pareados y la preferencia de hojas fue analizada con un modelo log-lineal

(STATSOFT, 2000). El modelo log-lineal permite estimar la respuesta de las hormigas a los tratamientos y también evaluar las interacciones de estos resultados con la colonia utilizada, permitiendo evaluar mejor la replicabilidad de este estudio en distintas colonias.

3. RESULTADOS

Las cinco colonias de *Atta cephalotes* presentaron diferentes tamaños y niveles de actividad (Tabla 1). Las colonias 1, 2 y 4 eran muy grandes y activas, en cambio las colonias 3 y 5 eran pequeñas y mostraban una menor actividad. La herbivoría artificial en hojas de *M. nova* y *G. glabra* no afectó el porcentaje de área foliar removida por *A. cephalotes* (Tabla 2).

Tabla 1. Número de hormigas por minuto (media \pm desvío estándar) pasando por un punto determinado del sendero de forrajeo evaluado en cada colonia de *Atta cephalotes* en la ruta de acceso a la reserva del Km 41, Amazonía Central.

Colonia	Número de hormigas / min
1	155,7 \pm 28,9
2	178,7 \pm 37,4
3	21,3 \pm 4,2
4	143,0 \pm 15,7
5	6,7 \pm 1,5

El ataque a hojas de *M. nova* depende de la interacción entre la herbivoría artificial y la colonia de *A. cephalotes* estudiada ($c^2=20,46$; g.l.=4, $p<0,001$). Las hormigas de las colonias 1 y 4 atacaron más las hojas sanas (sin herbivoría), en cambio las hormigas de las colonias 2 y 3 prefirieron las hojas con herbivoría artificial y la colonia 5 no atacó ninguna hoja (Figura 1). En cambio, el ataque a hojas de *G. glabra* es independiente de la interacción entre la herbivoría artificial y las colonias estudiadas ($c^2=3,18$; g.l.=4, $p=0,53$). Al analizar las interacciones parciales se encontró que la selectividad en el ataque a hojas es dependiente de la colonia estudiada ($c^2=58,74$; g.l.=8, $p<0,001$) e independiente de la herbivoría artificial ($c^2=3,17$; g.l.=5, $p=0,67$). La proporción de hojas atacadas fue diferente en cada colonia, las hormigas de la colonia 1 removieron mayor proporción de área foliar ofrecida, llegando casi al 100 %, en cuanto a las otras colonias sólo llegaron al 60 % de área foliar removida (Figura 2).

Tabla 2. Porcentaje de área foliar removida (cm²) por *Atta cephalotes* en hojas de *Miconia nova* y *Goupia glabra* con presencia y ausencia de herbivoría artificial en la ruta de acceso a la reserva del Km 41, Amazonía Central. Pruebas de t pareados.

	Con herbivoría	Sin herbivoría	t	g. l.	p
<i>Miconia nova</i>	17,8	17,2	0,08	4	0,94
<i>Goupia glabra</i>	18,6	18,3	0,12	4	0,91

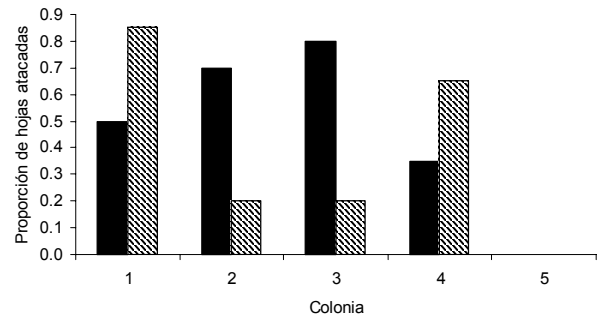


Figura 1. Proporción de ataque de *Atta cephalotes* a hojas de *M. nova* con herbivoría artificial (barras negras) y sin herbivoría artificial (barras rayadas), en la ruta de acceso a la reserva del Km 41, Amazonía Central.

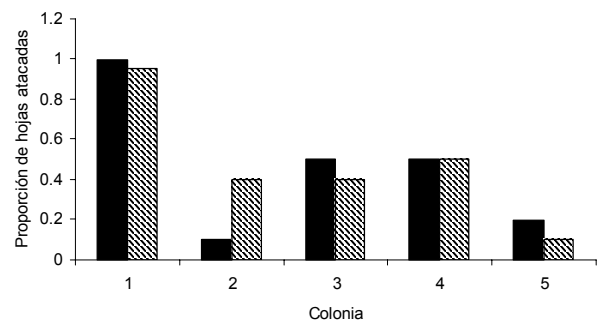


Figura 2. Proporción de ataque de *Atta cephalotes* a hojas de *G. glabra* con herbivoría artificial (barras negras) y sin herbivoría artificial (barras rayadas), en la ruta de acceso a la reserva del Km 41, Amazonía Central.

4. DISCUSIÓN

La herbivoría artificial provocada en hojas de *Miconia nova* y *Goupia glabra* no afectó el porcentaje de área foliar removida por *Atta cephalotes*. Esto puede ser explicado por ausencia o corto tiempo de respuesta a la inducción de cambios defensivos (químicos o físicos) en las especies seleccionadas. También es posible que las diferencias entre hojas con y sin herbivoría artificial sean imperceptibles para las hormigas obreras que colectan las hojas fuera del nido, porque eran hojas nuevas de plantas pioneras, es decir con alta concentración de nutrientes.

En cuanto a las interacciones entre frecuencia de ataque de hojas, herbivoría artificial y colonias de *Atta cephalotes*, no se encontró un patrón para las dos especies estudiadas. En hojas de *Miconia nova* la interacción encontrada entre el

ataque de hojas y la herbivoría artificial puede ser debida a la idiosincrasia de cada colonia. Es probable que, dependiendo del tamaño de la colonia y del momento particular en el que se realizó este estudio, las colonias presentaran un comportamiento particular ante las hojas de *Miconia nova*. En cambio, en las mismas colonias se encontró que la selección de hojas de *Goupia glabra* dependió de la colonia estudiada y no del efecto de la herbivoría artificial. Nuevamente esto puede explicarse por características intrínsecas de la colonia. Cada colonia reaccionó en forma diferente dependiendo del recurso ofrecido.

Puede entonces sugerirse que son necesarios más estudios y de mayor duración para poder encontrar efectos en la selección de hojas con herbivoría artificial, además de controlar de alguna forma la inducción de respuestas defensivas químicas o físicas.

5. AGRADECIMIENTOS

Agradezco por la ayuda en el trabajo de campo a: Gabizinha, Sandra, Paulo, Thiago, Glauco, Valentina y a Súper Juruna. Y también quiero agradecer a todos los nuevos amigos del curso de campo 2004 por la buena onda en estos 30 días de convivencia.

5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal, A.A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Barrer, P.M. & J.M. Cherret. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant *Atta cephalotes*. *Journal of Entomology*, 47: 15-27.
- Baur, R.; S. Binder & G. Benz. 1991. non glandular leaf trichomes as short-term inducible defence of te grey alder, *Alnus incana* (L.), against the chrysomelid beetle, *Agelestica alni* L. *Oecologia* 87: 219-226.
- Berish, C.W. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *The American Midland Naturalist*, 115: 268-276.
- Cherret, J.M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L.I. foraging pattern and plant species attacked in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 37: 387-403.
- Cherret, J.M.; R.J. Powell; D.J. Stradling. 1989. The mutualism between leaf-cutting ants and the fungus. Pages 93-120 In: N. Wilding, N.M. Collins, P. Hammond, J.F. Webber, Eds. Insect fungus interactions. Academic Press, London, UK.
- Cornelissen, T.G & G.W. Fernandes. 2001. Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *TREE*, 15: 236-241
- Gascón, C & R. O., Bierregard. 2001. The biological dynamics of forest fragments. The study site, experimental design, and research activity. In: Lessons from Amazonia- The Ecology of Conservation of a fragmented forest. Yale University Michigan. EUA.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defenses in the fluctuation of herbivore Population. *Oikos*, 35:202-213.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachuset.
- Howard, J.J. 1985. The effect of leaf characteristics on host-plant selection by the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. L. Ph D. thesis, University of Iowa, Iowa City, Iowa.
- Howard, J.J. 1987. Leaf-cutting ants diet selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* 68: 503-515.
- Howard, J.J. 1990. Infidelity of leafcutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? *Oecologia*, 82: 394-401.
- Hubbell, S.P.; J.J. Howard & D.F. Wiermer. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology* 65: 1067-1076.
- Hubbell, S.P. & D.P. Wiemer. 1983. Host plant selection by attine ant. In: P. Jaisson (ed), Social insects in the tropics. University of Paris, Paris.
- McCloud, E.S.; D.W. Tallamy & F.T. Halaweish. 1995. Squash beetle trenching behavior: avoidance of cucurbitacin induction or mucilaginous plant sap? *Ecological Entomology*, 20: 51-59.
- Nichols-Orians, C. 1991. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. *Ecology* 72: 1609-1623.
- Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazonian. In: Prance, G.T. & T. Lovejoy (eds). Amazonia. Pergamon Press, NY.
- Rockwood, L.L. & S.P. Hubbell. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia* 74: 55-61.
- Quinlan, R.J. & J.M. Cherret. 1979. The role of fungus in the diet of leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 4: 151-160.
- Stat Soft, Inc. (2000). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK.
- Schultz, J.C. & I.T Baldwin. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science* 217: 149-151.
- Vasconcellos, H.L. 1994. Interactions between leaf-cutting ants and forest regeneration in Amazonia. PHD thesis.