

OBSERVACIONES PRELIMINARES SOBRE USO DE RECURSOS Y TEMPERATURA DE ACTIVIDAD EN ENSAMBLES DE HORMIGAS GRANÍVORAS DEL NORTE DE CHILE

PRELIMINARY OBSERVATIONS ON RESOURCE USE AND ACTIVITY TEMPERATURE IN HARVESTER ANT ASSEMBLAGES IN NORTHERN CHILE

JOSÉ E. FUENTES¹, SERGIO HERRERA² y RODRIGO G. MEDEL¹

ABSTRACT

In arid zones the structure of assemblages of granivorous organisms is frequently influenced by competitive interactions. In this study we analyze some community attributes related to the use of seed baits by harvester and species from five Chilean localities along a precipitation gradient. In addition, we describe the daily activity of species.

No more than three ant species were detected by locality, this result may be due to the low species richness of harvester ants in Chile. However, in three of the five studied localities, the overlap in seed bait utilization was less than expected by chance, being generally more frequent at temperature below 35°C. The low overlap in bait utilization might be ascribed, in principle, to the high territoriality of *Solenopsis gayi*.

KEYWORDS: harvester ants, Chile, arid zones, interspecific competition.

INTRODUCCIÓN

La estructura y dinámica de los ensambles de organismos granívoros en zonas áridas está frecuentemente influenciada por interacciones competitivas interespecíficas, basadas en la utilización de semillas como recurso limitante (Brown & Davidson, 1977; Davidson *et al.*, 1980; Brown *et al.*, 1986). Múltiples aproximaciones, tanto comparativas como manipulativas, que consideran desde estudios de comportamiento de forrajeo individual (Davidson, 1977b) hasta análisis de convergencia intercontinental en atributos comunitarios (Mares & Rosenzweig, 1978; Morton & Davidson, 1988; Morton, 1985) aportan evidencias que destacan la naturaleza interactiva de estos ensambles.

Particularmente, para las hormigas granívoras, uno de los grupos funcionalmente más importantes en estos ambientes (Brown *et al.*, 1979; Davidson *et al.*,

1980), se han detectado patrones relacionados con la utilización de recursos que han sido interpretados como evidencias correlacionales que apoyan la hipótesis competitiva (Davidson, 1977a y 1977b; Davidson, 1980; Davidson, 1985; Bernstein & Gobbel, 1979; Morton, 1982). Así, se ha documentado que la sobreposición en la utilización de cebos experimentales entre pares de especies que coexisten en un área, generalmente es menor a la esperada de acuerdo a una distribución independiente (no interactiva) de dichas especies (Morton & Davidson, 1988).

El objetivo del presente trabajo es analizar algunos antecedentes básicos relacionados con la utilización de semillas experimentales (cebos), que podrían influir en la organización de ensambles de hormigas granívoras en la zona árida de Chile. Específicamente, evaluar si la sobreposición observada en la utilización de cebos experimentales entre pares de especies difiere estadísticamente de la esperada por azar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron cinco localidades de la región árida y semiárida de Chile (Di Castri y Hajek, 1976), de modo de representar un gradiente de precipitación

¹ Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

² Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile.

promedio anual. Los sitios estudiados fueron: Caldera (27°10'S, 70°50'W), Castilla (27°50'S, 70°35'W), Cachiyuyo (29°04'S, 70°50'W), La Serena (29°52'S, 71°15'W), y Aucó (31°45'S, 71°00'W). El período de muestreo se restringió al verano de 1991 (enero y febrero). Los datos sobre precipitaciones promedio anual y correspondientes a la temporada de lluvia previa al año de estudio (1990) fueron obtenidos del Ministerio de Obras Públicas. Los censos de colonias se realizaron según la metodología propuesta por Davidson (1977a), la cual consiste en la instalación de cebos constituidos por un volumen constante de una mezcla seca 1:1 entre mijo y avena machacadas, de modo de representar un amplio rango en el fragminto de las semillas. Las semillas fueron colocadas en cápsulas Petri a nivel del sustrato, adhiriéndose cuatro trozos de cinta adhesiva a las placas de modo de facilitar el acceso de las hormigas hasta las semillas. En cada localidad se instaló al azar una grilla estándar de 80 cebos en un arreglo de 8 x 10, con las placas espaciadas regularmente a 5 m una de otra. Las coberturas promedio, herbáceas y arbustivas respectivamente, en las grillas fueron las siguientes: Caldera (0%, 0,06%), Castilla (0%, 16,9%), Cachiyuyo (0%, 7,9%), La Serena (14%, 19,8%) y Aucó (10%, 1,4%).

Durante un día para cada localidad se efectuaron regularmente cuatro observaciones de actividad en los cebos, correspondiendo a diferentes temperaturas que alcanzó el suelo a diferentes horas del día. Estas mediciones se realizaron con un termómetro portátil a nivel del suelo entre los cebos experimentales. Además, se hicieron observaciones nocturnas dos horas después de la puesta de sol. Los censos consistieron en la inspección visual de los cebos, registrando las especies presentes que consumían semillas en un período de 60 segundos. Una especie fue considerada granívora si presentaba actividad en la placa, y además transportaba semillas hacia el nido. La determinación de las especies de hormigas fue realizada colectando ejemplares, los cuales fueron posteriormente identificados en el laboratorio utilizando las claves de Snelling & Hunt (1975).

A partir de los registros de especies presentes consumiendo semillas en los cebos, se calculó un índice de abundancia relativa (p_i) sugerido por Davidson (1977a), en que se expresa la proporción de placas utilizadas por la especie, respecto al total de placas visitadas por alguna especie. Con esta metodología se obtiene una estimación del número de colonias presentes en el área de estudio y no del número de obreras con actividad en los cebos.

En algunos casos el mismo cebo fue visitado por más de una especie de hormiga, presentándose sobreposición en el uso de cebos experimentales. Un análisis más detallado, incorporando los datos de los cebos a distintas temperaturas del suelo permitió evaluar si esta sobreposición es sólo espacial (el mismo cebo) o también temporal produciéndose encuentro entre obreras de las diferentes especies de hormigas. De esta forma, la sobreposición observada en cada localidad fue calculada globalmente y para las diferentes temperaturas. Estos datos de campo fueron posteriormente comparados con valores de sobreposición esperados si las especies presentaran una distribución independiente de otras especies, según la fórmula propuesta por Davidson (1977a):

$$p_i p_j 80$$

donde p_i y p_j son las proporciones de los cebos utilizados por la especie i y j , respectivamente, y 80 representa el total de cebos colocados en cada ocasión. Así, se obtiene una frecuencia esperada (número de cebos) en que se deberían sobreponer las diferentes especies sólo por azar. Finalmente, estas frecuencias observadas y esperadas fueron comparadas con una prueba de X^2 de bondad de ajuste, la cual permite comparar una muestra única con una distribución esperada (Siegel & Castellan, 1988).

RESULTADOS

Sólo se detectaron en total tres especies de hormigas visitando los cebos para el conjunto de localidades estudiadas, lo cual es esperable si se considera la baja riqueza de hormigas granívoras en las zonas áridas de Chile en relación a los desiertos de Norteamérica, Australia y El Monte en Argentina (Medel & Vásquez, 1994; Medel, 1995). En la Tabla 1 se muestran las diferentes abundancias relativas de las especies (p_i), que corresponden a la proporción de cebos utilizados por la especie i respecto al total visitado por alguna especie, para todo el ciclo diario. Las especies *Solenopsis gayi* (Spinola) y *Araucomyrmex goetschi* (Menozi) estuvieron presentes en todas las localidades estudiadas, mientras que *Brachymyrmex giardii* Emery fue menos abundante y ausente en Caldera, latitud que corresponde aproximadamente al límite norte de su área de distribución (Goetsch, 1933; Snelling & Hunt, 1975; Ipinza, datos no publicados). Consistente con esta última tendencia, se encontró una correlación de Spearman positiva entre precipita-

ción promedio anual, que aumenta con la latitud de las localidades estudiadas (Tabla 1), y la abundancia relativa (p_i) de *B. giardii* ($R^s = 0,9$, $P = 0,04$, $n = 5$); por otra parte, la correlación fue negativa con *A. goetschi* ($R^s = -0,9$, $P = 0,04$, $n = 5$) y no significativa con *S. gayi* ($R^s = 0,4$, $P = 0,5$, $n = 5$). Los mismos resultados son obtenidos al considerar la precipitación en el año de estudio: *B. giardii* ($R^s = 0,9$, $P = 0,04$, $n = 5$), *A. goetschi* ($R^s = -0,9$, $P = 0,04$, $n = 5$) y *S. gayi* ($R^s = 0,4$, $P = 0,5$, $n = 5$).

La Tabla 2 muestra la proporción de cebos en que se detectó sobreposición en su utilización, a través de todo el ciclo diario. Para tres de las cuatro localidades en que se pudo realizar análisis estadístico, se observaron sobreposiciones menores a las esperadas de acuerdo al patrón de distribución independiente. No se encontró ninguna correlación significativa entre precipitación promedio anual ni precipitación del año de estudio con la sobreposición en la utilización de cebos.

Para obtener una visión más detallada de los factores que eventualmente afectan la coexistencia, se repitieron los análisis anteriores para diferentes temperaturas del suelo dentro del ciclo diario. En la tabla 3 se puede apreciar que no existió actividad de hormigas en los cebos a 50°C, debido a que en general en las zonas áridas de Chile no se presentan especies termófilas (Medel & Vásquez, 1994). La actividad se concentró a temperaturas del suelo inferiores a 35°C (Tabla 3), es decir fundamentalmente en la mañana y el crepúsculo. En general *A. goetschi* fue la especie que presentó los mayores rangos de actividad para diferentes temperaturas, mientras *S. gayi* se concentró mayoritariamente en las mañanas y crepúsculos (Tabla 3).

En la Tabla 4 se muestran las frecuencias en la sobreposición de la utilización de los cebos entre pares de especies para cada temperatura. Se puede observar que a temperaturas mayores de 45°C, la sobreposición en la utilización de cebos no es diferen-

TABLA 1
ABUNDANCIA RELATIVA (p_i) POR ESPECIE PARA CADA LOCALIDAD.
ENTRE PARÉNTESIS SE MUESTRA LA PRECIPITACIÓN PROMEDIO ANUAL
Y DURANTE EL AÑO DE ESTUDIO (mm) PARA CADA LOCALIDAD

Precipitaciones	Caldera	Castilla	Cachiyuyo	La Serena	Auco
Promedio Anual	43	84	123	162	297
Año 1990	10	12	20	27	80
Especies					
<i>S. gayi</i>	0,26	0,55	0,42	0,50	0,54
<i>A. goetschi</i>	0,74	0,42	0,56	0,34	0,15
<i>B. giardii</i>	0,00	0,03	0,02	0,16	0,31

TABLA 2
VALORES GLOBALES DE SOBREPOSICIÓN EN LA UTILIZACIÓN DE CEBOS
EXPERIMENTALES ENTRE PARES DE ESPECIES, A TRAVÉS DE TODO EL CICLO DIARIO,
PARA CADA LOCALIDAD.

LOS GUIONES INDICAN QUE AQUELLA COMBINACIÓN NO EXISTE,
PUES ALGUNA DE LAS ESPECIES NO FUE DETECTADA EN ESA LOCALIDAD.
LOS VALORES DE SIGNIFICANCIA ESTADÍSTICA FUERON CALCULADOS
MEDIANTE CHI-CUADRADO ENTRE FRECUENCIAS OBSERVADAS Y
ESPERADAS POR AZAR

Especies	Caldera	Castilla	Cachiyuyo	La Serena	Auco
<i>S. gayi</i> - <i>A. goetschi</i>	0,10	0,27	0,14	0,12	0,00
<i>S. gayi</i> - <i>B. giardii</i>	-	0,00	0,00	0,04	0,04
<i>A. goetschi</i> - <i>B. giardii</i>	-	0,03	0,00	0,02	0,00
		*	*	N.S.	**

N.S. No significativo, * $P < 0,05$, ** $P < 0,001$.

TABLA 3
ABUNDANCIAS RELATIVAS (p_i) POR ESPECIE Y LOCALIDAD PARA CADA TEMPERATURA DEL SUELO DENTRO DEL CICLO DIARIO

Localidad Especies	25°C	35°C	45°C	50°C	18°C (noche)
Caldera					
<i>S. gayi</i>	0,35	0,21	0,00	0,00	0,29
<i>A. goetschi</i>	0,65	0,79	1,00	0,00	0,71
Castilla					
<i>S. gayi</i>	0,49	0,08	0,00	0,00	0,66
<i>A. goetschi</i>	0,51	0,92	1,00	0,00	0,28
<i>B. giardii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
Cachiyuyo					
<i>S. gayi</i>	0,59	0,25	0,00	0,00	0,88
<i>A. goetschi</i>	0,41	0,75	0,89	0,00	0,22
<i>B. giardii</i>	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00
La Serena					
<i>S. gayi</i>	0,35	0,00	0,00	0,00	0,79
<i>A. goetschi</i>	0,65	0,85	1,00	0,00	0,21
<i>B. giardii</i>	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00
Auco					
<i>S. gayi</i>	0,88	0,76	0,17	0,00	0,77
<i>A. goetschi</i>	0,00	0,06	0,50	0,00	0,00
<i>B. giardii</i>	0,22	0,18	0,33	0,00	0,33

te de la esperada por distribución independiente, debido a la escasa actividad de las hormigas a esas temperaturas (Tabla 3). Sin embargo, a temperaturas entre 18°C y 35°C, las sobreposiciones fueron, excepto en un caso, menores a las esperadas según la hipótesis de no interacción.

DISCUSIÓN

Las predicciones de la hipótesis de competencia interespecífica, fueron observadas en las grillas de muestreo al detectar que la sobreposición en la utilización de los cebos es menor a la esperada según una hipótesis nula de distribución independiente.

La territorialidad descrita para otras especies del género *Solenopsis* (Wilson & Brown, 1958), sugiere que probablemente opere este tipo de interferencia interespecífica a un nivel local (grillas de muestreo). Tales mecanismos son frecuentes en hormigas pudiendo observarse jerarquías competitivas entre diferentes especies (Fellers, 1987; Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Vepsäläinen & Savolainen, 1990).

Es importante mencionar que bajo el criterio utili-

TABLA 4
SOBREPOSICIÓN EN LA UTILIZACIÓN DE CEBOS EXPERIMENTALES ENTRE PARES DE ESPECIES, SEGÚN LA TEMPERATURA DEL SUELO DURANTE EL CICLO DIARIO, PARA CADA LOCALIDAD. LOS VALORES EN EL NUMERADOR CORRESPONDEN A FRECUENCIAS OBSERVADAS (O) Y LOS VALORES EN EL DENOMINADOR CORRESPONDEN A FRECUENCIAS ESPERADAS POR AZAR (E). LOS VALORES DE SIGNIFICANCIA ESTADÍSTICA FUERON CALCULADOS MEDIANTE CHI-CUADRADO ENTRE FRECUENCIAS OBSERVADAS Y ESPERADAS POR AZAR.

LOCALIDADES Especies	25°C O/E	35°C O/E	45°C O/E	50°C O/E	18°C O/E
Caldera					
<i>S. gayi-A. goetschi</i>	3/18	3/13	0/0	0/0	0/17
Castilla					
<i>S. gayi-A. goetschi</i>	14/20	0/7	0/0	0/0	2/15
<i>S. gayi-B. giardii</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0/3
<i>A. goetschi-B. giardii</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1
	N.S.	*	N.S.	N.S.	**
Cachiyuyo					
<i>S. gayi-A. goetschi</i>	1/19	1/15	0/0	0/0	0/16
<i>S. gayi-B. giardii</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
<i>A. goetschi-B. giardii</i>	0/0	0/0	0/8	0/0	0/0
	**	**	*	N.S.	**
La Serena					
<i>S. gayi-A. goetschi</i>	0/18	0/0	0/0	0/0	1/13
<i>S. gayi-B. giardii</i>	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
<i>A. goetschi-B. giardii</i>	0/0	0/10	0/0	0/0	0/0
	**	*	N.S.	N.S.	*
Auco					
<i>S. gayi-A. goetschi</i>	0/0	0/4	0/7	0/0	0/0
<i>S. gayi-B. giardii</i>	1/15	0/11	0/5	0/0	0/20
<i>A. goetschi-B. giardii</i>	0/0	0/1	0/13	0/0	0/0
	**	**	**	N.S.	**

N.S. No significativo, *P < 0.05, **P < 0.001.

zado para considerar como hormigas granívoras a aquellas especies que presentan actividad en los cebos y llevan semillas a sus nidos, se incorpora a especies como *A. goetschi* y *B. giardii* que presentan hábitos alimenticios más generalistas sin ser propiamente granívoras especializadas en la utilización de semillas (Goetsch, 1933; Hunt, 1973). Esta situación, aparentemente bastante general para los desiertos de Sudamérica (Medel & Vásquez, 1994), probablemente afecta la interpretación de los resultados de sobreposición en la utilización de cebos en el contexto de la competencia interespecífica, debido a que las

semillas no constituyen el único recurso trófico para estas especies.

Posteriores estudios experimentales, en que se manipulen tanto la abundancia de las especies de organismos granívoros como la disponibilidad de recursos, podrán dilucidar en mayor medida si los mecanismos de interferencia propuestos tienen consecuencias importantes a nivel poblacional y comunitario.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por proyectos DTI B-3048-9011 y FONDECYT 0821/90 a R.G. Medel. J.E. Fuentes agradece el financiamiento de una beca de Doctorado de CONICYT.

REFERENCIAS

- BERNSTEIN, R.A. & M. GOBBEL, 1979. Partitioning of space in communities of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 931-942.
- BROWN, J.H. & D.W. DAVIDSON, 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196: 880-882.
- BROWN, J.H., O.J. REICHMAN & D.W. DAVIDSON, 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- BROWN, J.H., D.W. DAVIDSON, J.C. MUNGER & R.S. INOUE, 1986. Experimental community ecology: The desert granivore system. En: Diamond, J. and T.J. Case (eds.) *Community ecology* 41-61. Harper & Row, New York.
- DAVIDSON, D.W., 1977a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- DAVIDSON, D.W., 1977b. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-737.
- DAVIDSON, D.W., 1980. Some consequences of diffuse competition in a desert ant community. *American Naturalist* 116: 92-105.
- DAVIDSON, D.W., 1985. An experimental study of diffuse competition in harvester ants. *American Naturalist* 125: 500-506.
- DAVIDSON, D.W., J.H. BROWN & R.S. INOUE, 1980. Competition and the structure of granivore communities. *Bioscience* 30: 233-238.
- DI CASTRI, F. y E.R. HAJEK, 1976. *Bioclimatología de Chile*. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, 129 pp.
- FELLERS, J.H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466-1478.
- GOETSCH, W., 1933. *Formicidae Chilensis*. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 7: 11-28.
- HUNT, J.H., 1973. Comparative ecology of ant communities in mediterranean regions of California and Chile. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley.
- MARES, M.A. & M.L. ROSENZWEIG, 1978. Granivory in North and South American deserts: Rodents, birds and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- MEDEL, R.G., 1995. Convergence and historical effects in harvester ant assemblages of Australia, North America, and South America. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 29-44.
- MEDEL, R.G. & R.A. VÁSQUEZ, 1994. Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26: 363-371.
- MORTON, S.R., 1982. Granivory in the Australian arid zone: Diversity of harvester ants and the structure of their communities. En: Barker, W.R. and P.J.M. Greenslade (eds.), *Evolution of the flora and fauna of arid Australia*: 257-262. Peacock Publications, Adelaide, Australia.
- MORTON, S.R., 1985. Granivory in arid regions: Comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66: 1859-1866.
- MORTON, S.R. & D.W. DAVIDSON, 1988. Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58: 19-38.
- SAVOLAINEN, R. & K. VEPSÄLÄINEN, 1988. A competition hierarchy among boreal ants: Impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135-155.
- SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN, 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Second Edition. McGraw-Hill, New York, 401 pp.
- SNELLING, R.R. & J.H. HUNT, 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomología* 9: 63-129.
- VEPSÄLÄINEN, K. & R. SAVOLAINEN, 1990. The effects of interference by formicinae ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654.
- WILSON, E.O. & W.L. BROWN, 1958. Recent changes in the introduced population of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Evolution* 12: 211-218.