

# **LA APTITUD PARA REALIZAR UNA TAREA ¿UN FACTOR DETERMINANTE EN LA DIVISION DEL TRABAJO EN INSECTOS SOCIALES?**

Informe de pasantía

*Profundización en Ecología de la Licenciatura en Ciencias Biológicas*

*Facultad de Ciencias de la Universidad de la República*

Autor: Bach. Mateo Daniel García Olazábal

Tutor: Dr. Martín Bollazzi

Octubre 2012

## TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	3
Introducción.....	4
Objetivo.....	9
Hipótesis.....	9
Metodología	
Muestreo.....	9
Cuantificación del desgaste.....	10
Análisis de datos.....	14
Resultados	
<i>A. heyeri</i> vs <i>A. lundii</i> .....	16
<i>A. lundii</i> .....	17
<i>A. heyeri</i> .....	18
Discusión.....	20
Morfología de las mandíbulas.....	20
Correlación: desgaste de las mandíbulas-decisión sobre el corte.....	22
El rol de la aptitud en la división del trabajo.....	25
Agradecimientos.....	30
Bibliografía.....	30

## RESUMEN

Los insectos sociales se definen en base al cuidado de los juveniles por parte de los adultos, el solapamiento de generaciones y la división de tareas. Se considera que la división de tareas está regulada por dos factores: la edad de las obreras, y la demanda de tareas a la que estas están sometidas. En las hormigas cortadoras se ha postulado que el desgaste de las mandíbulas de las obreras condiciona la división de tareas de la colonia: obreras con mandíbulas prístinas tienden a cortar, mientras que aquellas con mandíbulas desgastadas realizan otras tareas. En este trabajo planteamos que el factor determinante en la división de la tarea de corte en las hormigas cortadoras no es el desgaste de las mandíbulas en sí, sino la aptitud para realizar el corte, integrada tanto por el nivel de desgaste de las mandíbulas, como por la fuerza de mordida, la cual compensaría el desgaste de las mandíbulas y permitiría cortar aún con mandíbulas desgastadas. Para evaluar esto, se cuantificó el desgaste de las mandíbulas de dos especies de hormigas cortadoras con diferente fuerza de mordida (*A. lundii* y *A. heyeri*, teniendo ésta última el doble de fuerza de mordida que *A. lundii*). Se cuantificó el desgaste de las mandíbulas de hormigas que retornaban cargadas y descargadas al nido y se obtuvo que las obreras de *A. lundii* que vuelven cargadas poseen mandíbulas menos gastadas mientras que las hormigas que vuelven descargadas poseen mandíbulas más gastadas. En *A. heyeri* no se encontraron diferencias entre hormigas con o sin carga. Se plantea que *A. heyeri* compensaría el desgaste de las mandíbulas con una mayor fuerza de mordida. Estos resultados demuestran que la aptitud para realizar el corte posee al menos dos componentes, el estado de la mandíbula y la fuerza de mordida, y apoyan al postulado de que, más que el desgaste de las mandíbulas en sí, es la aptitud lo que estaría condicionando la actividad de corte. Esto implica que la aptitud para realizar una tarea podría ser un nuevo factor a tener en cuenta en los modelos que intentan explicar la división del trabajo en insectos sociales.

## INTRODUCCION

Una colonia de insectos sociales puede ser considerada como un superorganismo, en lugar de un conjunto de organismos independientes (Hölldober & Wilson, 2010). La existencia de castas y división del trabajo de una colonia, es comparable a la organización interna de un organismo, donde dichos elementos representan los distintos órganos y sistemas con sus respectivas funciones. Por ejemplo, las gónadas se verían representadas por las castas reproductivas, los órganos somáticos por las obreras y el sistema nervioso por la comunicación entre los miembros de la colonia (Hölldober & Wilson, 2010). Considerando entonces a la colonia como un superorganismo, la selección natural operará favoreciendo a aquellas colonias capaces de dejar mayor descendencia. En dicho contexto, es fundamental que las castas y el trabajo sean repartidos de la manera más eficiente a fin de obtener el mayor *fitness* posible (Hölldober & Wilson, 1990; Hölldober & Wilson, 2010).

Los insectos sociales se definen en base a tres características: el cuidado de los juveniles por parte de los adultos, el solapamiento de generaciones y la división de tareas (Hölldober & Wilson, 1990). La división del trabajo consiste fundamentalmente de un patrón de variación de las tareas que llevan a cabo diferentes obreras dentro de una colonia (Oster & Wilson, 1978; Anderson et al., 2002). Se la puede caracterizar más específicamente teniendo en cuenta que a) del amplio repertorio de tareas a realizar en una colonia, cada obrera se especializa en una determinada cantidad de las mismas, y b) esta cantidad de tareas en las cuales cada obrera se especializa, varía entre las diferentes obreras de la colonia quedando de este modo todas las actividades cubiertas (Beshers & Fewell, 2001). Uno de los aspectos más destacables de la división del trabajo es su plasticidad, propiedad que se logra a través de la gran flexibilidad comportamental de cada obrera de la colonia (Bonabeau et al., 1997; Campos et al., 2001). Esto es importante ya que la división del trabajo a nivel colonia surge como consecuencia de la

sumatoria de cada una de las decisiones tomadas a nivel individual por cada obrera (Roces & Bollazzi, 2009).

Se han planteado dos mecanismos posibles para explicar cómo ocurre la división del trabajo dentro de una colonia. El primero, denominado “age-based division of labour”, establece que la división del trabajo dentro de una colonia responde a una relación causal con la edad de los individuos. Dicha relación se basa fundamentalmente en dos tipos de factores: los factores fisiológicos, como programas internos que se desempeñan de acuerdo al estadio de desarrollo y el potencial reproductivo del individuo; y los factores históricos y ecológicos, como el tamaño de la colonia, la arquitectura del nido y las técnicas de forrajeo (Traniello & Rosengaus, 1997). Los autores que describieron el segundo mecanismo, “foraging-for-work”, reconocen que existe una correlación entre la edad de los individuos y la tarea que realizan, pero que dicha correlación no es suficiente para establecer a la edad como la base de la división del trabajo (Franks & Tofts, 1994; Franks et al., 1997). Plantean que la división del trabajo se basa en que las obreras cambian sus tareas de acuerdo a la demanda de las mismas, es decir, que se mueven por la colonia en busca de tareas cuando se encuentran momentáneamente desempleadas. Dicho sistema se basa en dos observaciones: que existe una distribución espacial de las tareas dentro del nido y que las obreras maduran en el centro del nido o cerca del mismo. Bajo estas condiciones, se asume que los individuos trabajan en el centro del nido durante las primeras etapas de su vida, y luego migran desde el centro de la colonia hacia los extremos, en busca de tareas para realizar (Franks & Tofts, 1994, Franks et al., 1997).

Las hormigas (Formicidae, Hymenoptera), exhiben una de las mayores radiaciones adaptativas de todos los grupos de insectos eusociales. Están representadas por 16 subfamilias y se estima que existen más de 20.000 especies (Hölldobler & Wilson, 1990). Las especies de hormigas que componen la tribu Attini, dentro de la subfamilia Myrmicinae, comparten con ciertas especies de termitas y de escarabajos el hábito de cultivar y alimentarse de hongos, dependiendo en forma obligada del cultivo de su simbiote para alimentarse (Wirth et al.,

2002; Hölldobler & Wilson, 1990; Weber, 1966). Dentro de la tribu Attini, los géneros *Acromyrmex* y *Atta* conforman el grupo de las “cortadoras de hojas” en sentido estricto. Son herbívoros polípagos que cortan vegetales en pequeños fragmentos, que luego son transportados al nido para ser utilizados como sustrato para su hongo simbionte (Hölldobler & Wilson, 1990; Weber, 1966). Si bien las obreras cubren una parte de su demanda energética alimentándose del hongo, para los juveniles y larvas el hongo representa su única fuente de alimento (Bass & Cherrett, 1995; Quinlan & Cherrett, 1979).

Las hormigas cortadoras constituyen uno de los grupos de herbívoros más importantes de Sudamérica (Mueller & Rabeling, 2008; Wirth et al. 2003). Algunos autores han llegado a estimar que son responsables del 75% del consumo de hojas en selvas tropicales (Coley & Barone, 1996). Su distribución se limita a la zona Neotropical de América, aunque algunas especies se han expandido por el sur de Estados Unidos (Weber, 1966). Las hormigas cortadoras se dividen en dos grandes grupos, cortadoras de hojas y cortadoras de pastos. En Uruguay contamos con la presencia de *Acromyrmex heyeri*, la cual es cortadora de pastos, y *Acromyrmex lundii*, que pertenece al grupo de las cortadoras de hojas.

*A. lundii* forrajea tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas, pero lo hace principalmente sobre las del segundo tipo, mientras que *A. heyeri* muestra especialización en gramíneas (Bucher & Montenegro, 1974). Como se ha determinado que, en comparación con las hojas de dicotiledóneas, las hojas de gramíneas C3 son aproximadamente 3 veces más duras y las de gramíneas C4 aproximadamente 6 veces más duras (Bernays et. al, 1991), las hormigas cortadoras de pastos deberían tener más fuerza de corte en las mandíbulas que las hormigas cortadoras de hojas. De hecho, se ha demostrado que *A. heyeri* posee una relación masa cefálica/masa total mayor que *A. lundii* (Montes, 2010). Una cabeza más grande significa, además de un mayor volumen absoluto del músculo aductor, una mayor proporción del volumen cefálico ocupado por éste, lo que en definitiva se traduce en una mayor fuerza de mordida (Paul, 2001).

Los herbívoros pequeños, como los insectos, sufren más el desgaste de sus “herramientas”, como las mandíbulas o los dientes, ya que éstas poseen un área mucho menor que en los herbívoros de mayor tamaño (Schofield et al., 2009). Para el caso de las hormigas cortadoras, el desgaste de las mandíbulas, producto de su intenso uso durante la actividad de forrajeo, representa un importante detrimento en la eficiencia de forrajeo (Schofield et al., 2010) y en última instancia, en el *fitness* de la colonia, ya que existiría una correlación entre la eficiencia de forrajeo de la colonia y su *fitness* (Roces & Bollazzi, 2009).

Schofield et al. (2010) demostraron que se necesita el doble de fuerza y el doble de tiempo para cortar la misma hoja con mandíbulas gastadas que con mandíbulas prístinas, y que alcanzado un determinado nivel de desgaste, la actividad de corte no es energéticamente favorable para la colonia. Basados en este resultado, los autores postularon que la actividad del corte será principalmente realizada por aquellas hormigas cuya mandíbula se encuentre en buen estado. Por el contrario, aquellas hormigas cuya mandíbula se encuentre desgastada deberán realizar una tarea diferente a la de cortar. Este resultado implica que existe un nuevo factor a tener en cuenta en los modelos que intentan explicar la división del trabajo en insectos sociales: la aptitud para realizar una tarea. Es decir, que en la decisión de realizar o no una tarea, la eficiencia y aptitud para realizar la misma juegan un rol determinante.

En este marco, este trabajo propone que el desgaste de las mandíbulas se traduce en una reducción de la aptitud para realizar la actividad del corte durante el forrajeo y por lo tanto, la hormiga con mandíbulas gastadas tenderá a dejar de cortar. Como las decisiones a nivel colonia son resultado del conjunto de las decisiones a nivel individual, la aptitud para realizar una tarea podría ser un factor determinante en la división del trabajo en insectos sociales. Esta hipótesis implica que la hormiga puede auto-evaluar su capacidad para realizar una tarea, fenómeno que ya ha sido reportado en estudios con otros insectos sociales (Moron et al., 2007; Woyciechowski & Moron, 2009).

En las hormigas cortadoras, la actividad de forrajeo puede dividirse en dos eventos principales afuera del nido, cortar y transportar, y una tercera etapa de procesado en el interior de éste (Hölldober & Wilson, 1990; Hölldober & Wilson, 2010). Considerando que el nivel de desgaste de las mandíbulas jugaría un rol importante en la decisión de cortar o no, aquellas obreras que posean mandíbulas más desgastadas no serán capaces de realizar la actividad de corte y regresarán descargadas. Por el contrario, aquellas obreras que posean las mandíbulas en mejor estado, podrán cortar y volverán cargadas a la colonia. Si esto se verifica, es evidencia de que la aptitud para realizar una tarea sería determinante, en primera instancia, sobre la decisión que toma la obrera de cortar o no, y en definitiva sobre la división del trabajo a nivel colonia.

Sin embargo, la aptitud para realizar el corte debería depender no solo del nivel de desgaste de las mandíbulas, sino también de la fuerza de corte ejercida por la obrera. Así, una obrera con mandíbulas gastadas podría cortar si posee la fuerza necesaria para compensar la ausencia de filo de sus mandíbulas. Por lo tanto, en aquellas especies con mayor fuerza de mordida, el nivel de desgaste de las mandíbulas no llegaría a ser determinante en la decisión de cortar. Para verificarlo, en este trabajo se estudiará de forma comparativa la correlación entre el desgaste de las mandíbulas y la tarea de corte en dos especies de hormigas cortadoras: *Acromyrmex lundii*, una cortadora de hojas, y *Acromyrmex heyeri*, una cortadora de gramíneas, la cual tiene el doble de fuerza de mordida que *A. lundii* (Bollazzi et al., 2010). Sería esperable que el nivel de desgaste sea un factor determinante en la decisión de cortar o no para *A. lundii*, y que no lo sea para *A. heyeri*, la cual compensaría el desgaste con una mayor fuerza de mordida.

**Objetivo:** evaluar si la aptitud para realizar una tarea es un factor determinante en la división del trabajo dentro de una colonia, correlacionando el nivel del desgaste de las mandíbulas, como medida de aptitud, con la decisión de cortar o no, evidenciada en el retorno con o sin carga desde el sitio de forrajeo, en especies de *Acromyrmex* con diferente fuerza de corte.

**Hipótesis:** Las obreras de *A. lundii* que posean mayor nivel de desgaste de sus mandíbulas volverán descargadas al nido, mientras que las que poseen las mandíbulas en mejor estado volverán cargadas. Debido a que *A. heyeri* posee una mayor fuerza de mordida, que podría compensar el mal estado de las mandíbulas, no se espera que hayan diferencias entre el nivel de desgaste de las obreras que vuelven cargadas y las que vuelven descargadas al nido.

## METODOLOGIA

### Muestreo

En condiciones de campo se identificaron 10 colonias de *A. heyeri* y 10 colonias de *A. lundii*. Para ambas especies, en cada colonia y durante la actividad de forrajeo, se colectaron 5 obreras cargadas, con su respectiva carga, y 5 obreras que volvían al nido descargadas. La colecta se realizó en el tramo inicial de un sendero con actividad, próximo al nido, por ser el lugar donde se observó que confluyen los diversos caminos del área de forrajeo, generando la zona con más tránsito.

Para colectar las hormigas, ya sea cargadas o descargadas, se decidió colectar una de cada diez hormigas que retornaban. Es decir que para la colecta de las hormigas descargadas se dejó pasar 9 hormigas descargadas y se colectó la décima. Este procedimiento se repitió para la colecta de las hormigas con carga. Ya que en estas especies no existen reportes que indiquen la

existencia de cadenas de transporte donde una obrera corta y otra carga, se asumió que las hormigas cargadas habían realizado ellas mismas la actividad del corte.

Las hormigas colectadas fueron sacrificadas por congelación a  $-4^{\circ}\text{C}$  para su posterior análisis.

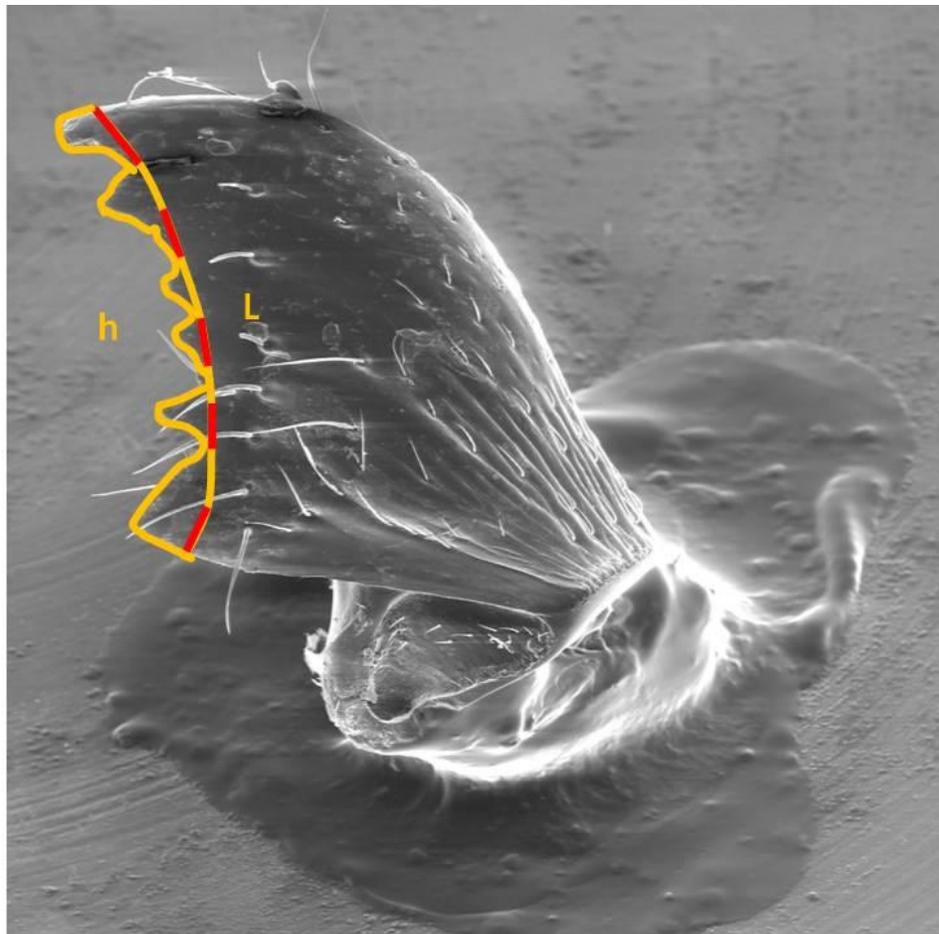
### **Cuantificación del desgaste**

El desgaste de las mandíbulas se cuantifica comparando el tamaño de los dientes de la mandíbula de la hormiga, con el tamaño de los dientes de la mandíbula de una hormiga en estadio de pupa, momento en el cual se considera que posee mandíbulas prístinas (Schofield et al., 2010). De este modo, para una especie dada, se relativiza el desgaste de la mandíbula de una hormiga con respecto a un valor de referencia el cual representa el estado prístino de las mandíbulas de dicha especie. Esta metodología posibilita comparar el nivel de desgaste entre las diferentes obreras de una misma especie así como entre obreras de las dos especies estudiadas.

Para determinar el estado prístino de las mandíbulas, se trabajó con mandíbulas de hormigas en estadio de pupa en el caso de *A. lundii* y con hormigas recién emergidas del estadio de pupa en el caso de *A. heyeri*. Se midió el contorno total de los dientes de una mandíbula prístina ( $h$ ) (Figura 1). Sin embargo, hormigas más grandes tendrán mandíbulas más grandes, y por ende dientes más grandes, lo que imposibilitaría la comparación entre obreras de diferente tamaño. Debido a esto, para hacer comparables las medidas de desgaste de las mandíbulas entre las diferentes obreras, se relativizó el contorno ( $h$ ) respecto al largo del borde masticatorio ( $L$ ). Para ello, se midió la longitud del borde masticatorio trazando una curva que asemeje una mandíbula sin dientes, (Figura 1) y se lo relacionó con  $h$  de la siguiente manera:  $Z = h/L$ . De este modo,  $Z$  representa el valor óptimo del estado de una mandíbula, el cual fue usado como valor de referencia contra el cual se compararon los desgastes obtenidos de las

obreras colectadas. Este procedimiento se realizó con 6 hormigas por especie, y del promedio de los diferentes Z calculados se obtuvo  $Z_{A.heyerii} = 1.664$ ; y,  $Z_{A.lundii} = 1.747$ .

Para determinar el estado de las mandíbulas de las obreras colectadas, se repitió el procedimiento anterior midiendo el contorno total de los dientes de la mandíbula de cada hormiga colectada ( $h'$ ) y el largo del borde masticatorio ( $L'$ ). Con estas medidas se calculó  $Z'$  como  $Z' = h'/L'$ .



**Fig. 1.** Mandíbula de una obrera de *Acromyrmex heyeri*: (**h**) contorno total de los dientes de una mandíbula prístina (aclaración: sería  $h'$  para el caso de las hormigas colectadas en los caminos), (**L**) largo del borde masticatorio (misma aclaración:  $L'$ ). Fotografía: Martín Bollazzi.

Se procedió luego a estimar el desgaste relativo de la mandíbula de cada obrera colectada ( $Dr$ ). El  $Dr$  se calculó dividiendo el nivel de desgaste de la mandíbula obtenido para cada obrera colectada ( $Z'$ ) sobre el estado prístino ( $Z$ ), previamente calculado para cada especie. De este modo, el desgaste relativo de las mandíbulas ( $Dr=Z'/Z$ ) es una variable continua entre 0 y 1, aproximándose a 1 cuanto más prístina se encuentre la mandíbula y tendiendo a 0 a medida que aumenta el nivel de desgaste de la misma. Se calculó el porcentaje real de desgaste de cada mandíbula ( $\%D$ , a partir de ahora "desgaste") realizando  $\%D= (1-Dr)*100$ . Dicha variable fue la utilizada para realizar los análisis. En la tabla 1 se resumen las distintas variables definidas anteriormente.

**Tabla 1.** Resumen de variables definidas para la cuantificación del desgaste de las mandíbulas.

Símbolo	Definición	Fórmula
<b>h</b>	Contorno total de los dientes de una mandíbula prístina	línea naranja Fig. 1
<b>h'</b>	Contorno total de los dientes de la mandíbula de una hormiga colectada	línea naranja Fig. 1
<b>L</b>	Largo del borde masticatorio de una mandíbula prístina	línea naranja y roja Fig. 1
<b>L'</b>	Largo del borde masticatorio de la mandíbula de una hormiga colectada	línea naranja y roja Fig. 1
<b>Z</b>	Relación contorno total de los dientes/ Largo del borde masticatorio de una mandíbula prístina	$Z = h/L$
<b>Z'</b>	Relación contorno total de los dientes/ Largo del borde masticatorio de la mandíbula de una hormiga colectada	$Z' = h'/L'$
<b>Dr</b>	Desgaste relativo de una mandíbula respecto a una mandíbula prístina	$Dr=Z'/Z$
<b>%D</b>	Porcentaje de desgaste ("desgaste")	$\%D= (1-Dr)*100$

Este procedimiento se repitió con ambas especies siendo los resultados comparables entre ellas ya que para ambas se obtuvo a la variable “desgaste” como una variable en términos de porcentaje relativizados en función de valores de referencia específicos para cada especie.

En ambas especies, se determinó si existían diferencias entre el desgaste de la mandíbula derecha y la izquierda de una misma hormiga. Para ello se eligieron 10 hormigas al azar de cada especie, se cuantificó el desgaste de cada mandíbula y se calculó el promedio del nivel de desgaste de las 10 mandíbulas izquierdas y derechas. Luego se promediaron los valores obtenidos (*A. heyeri*: %D<sub>der</sub> = 22.47 ± 1.91; %D<sub>izq</sub> = 23.44 ± 1.71. *A. lundii*: %D<sub>der</sub> = 25.87 ± 1.69 ; %D<sub>izq</sub> = 26.79 ± 1.20) y se realizó una comparación entre ambos promedios mediante una *prueba de t* (comparación de medias) mediante el cual se determinó que no son significativamente diferentes (*A. heyeri*: t<sub>18</sub> = 0.38, p = 0.71 . *A. lundii*: t<sub>18</sub> = 0.44, p = 0.66). Por este motivo, se eligió trabajar cuantificando el desgaste de sólo una mandíbula por hormiga.

Para realizar todas las medidas necesarias, se procedió a extraer la mandíbula de cada hormiga, fotografiarla y utilizar el programa ImageTool (Wilcox et al., 2002). Las fotografías fueron tomadas montando una cámara Canon EOS 350D, sobre una lupa Konus Crystal 45 (Figura 2).



**Fig. 2.** Fotografía de la cámara montada a la lupa, dispositivo mediante el cual se tomaron las fotografías de las mandíbulas.

### **Análisis de datos**

A fin de simplificar el análisis de los datos, se dividió la variable continua “desgaste de mandíbula” en 5 categorías. En ambas especies, para la delimitación de las categorías, se estimó el rango de los datos como la diferencia entre el mayor y el menor valor de desgaste. Luego el rango ( $r$ ) fue dividido entre 5 (las 5 categorías) y dicho valor determinó la amplitud de cada categoría ( $ac$ ). El límite superior de la primera categoría se determinó sumando  $ac$  al menor valor de %D y sumando  $ac$  sucesivamente al límite superior de la categoría anterior se fueron construyendo las 5 categorías (Tabla 2).

**Tabla 2.** Rango (r), amplitud de categoría (ac) y delimitación de las categorías para ambas especies

	<i>A. heyeri</i>	<i>A. lundii</i>
<b>r</b>	22.87	25.56
<b>ac</b>	4.57	5.11
<b>Categorías</b>	<b>% D</b>	<b>% D</b>
<b>1</b>	<16.27	<16.39
<b>2</b>	16.27 - 20.84	16.39-21.5
<b>3</b>	20.84 - 25.42	21.5-26.61
<b>4</b>	25.42 - 29.99	26.61-31.72
<b>5</b>	>29.99	>31.72

A continuación, los datos fueron analizados por especie: *prueba de t* (comparación de medias) y test de chi cuadrado (comparación de categorías); para determinar si existían diferencias en el estado de la mandíbula entre hormigas con y sin carga. Posteriormente, se realizaron análisis para comparar los resultados de ambas especies (*pruebas de t*). Se realizaron análisis de frecuencia los cuales fueron verificados a través de una prueba de Chi cuadrado. Los resultados se presentan siempre como (Media  $\pm$  SEM).

## RESULTADOS

### ***A. lundii vs A. heyeri***

*A. lundii* posee una mayor relación superficie del borde masticatorio/tamaño de mandíbula ( $Z_{A. lundii} > Z_{A. heyeri}$ ) y mayor rango de desgaste que *A. heyeri*.

*A. heyeri* presenta más desgaste en las mandíbulas de las hormigas con carga que *A. lundii*.

Tanto *A. lundii* como *A. heyeri* no presentaron diferencias significativas entre los niveles de desgaste de la mandíbula derecha y la izquierda de una misma hormiga.

Se determinó que entre *A. lundii* y *A. heyeri* existen diferencias significativas ( $t_{10} = 2.27$ ,  $p = 0.047$ ) en cuanto a su valor de referencia, indicador del estado más prístino posible de las mandíbulas ( $Z_{A. lundii} = 1.75 \pm 0.013$ ;  $Z_{A. heyeri} = 1.66 \pm 0.034$ ). *A. lundii* posee una mayor relación entre la superficie del borde masticatorio con respecto al tamaño de la mandíbula lo que implica que posee mandíbulas más filosas mientras que *A. heyeri* posee mandíbulas más robustas. Además, *A. lundii* presentó mayor rango entre los valores de desgaste ( $r = 25.561$ ) que *A. heyeri* ( $r = 22.867$ ).

El promedio del desgaste de las mandíbulas de las hormigas cargadas para *A. heyeri* fue  $\%D = 25.04 \pm 0.60$ ; menor que el promedio obtenido para *A. lundii* el cual fue  $\%D = 21.21 \pm 0.75$ , siendo significativas las diferencias entre ambos promedios ( $t_{98} = 3.98$ ,  $p = 0.0001$ ). Al contrario, en el caso de hormigas descargadas *A. lundii* presentó mayor desgaste ( $\%D = 28.54 \pm 0.83$ ) que *A. heyeri* ( $\%D = 24.35 \pm 0.68$ ) siendo nuevamente significativas las diferencias entre sí ( $t_{98} = 3.91$ ,  $p = 0.0002$ ). La Tabla 3 resume los resultados descriptos anteriormente.

Se determinó que para ninguna de las especies existen diferencias significativas entre el nivel de desgaste de la mandíbula derecha y la izquierda de una misma hormiga (*A. heyeri*: %D<sub>der</sub> = 22.47 ± 1.91; %D<sub>izq</sub> = 23.44 ± 1.71.  $t_{18} = 0.38$ ,  $p = 0.71$  *A. lundii*: %D<sub>der</sub> = 25.87 ± 1.69 ; %D<sub>izq</sub> = 26.79 ± 1.20  $t_{18} = 0.44$ ,  $p = 0.66$ ).

**Tabla 3.** Promedios obtenidos de la comparación entre *A. heyeri* y *A. lundii*. (t) valor de la prueba de t, (gl) grados de libertad, (p) p valor.

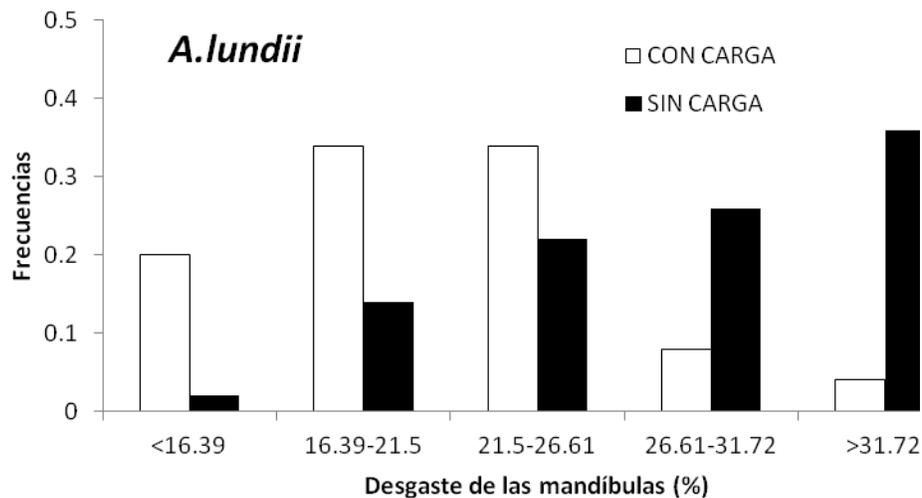
	%D <i>A.heyerii</i> (Media ± SEM)	%D <i>A.lundii</i> (Media ± SEM)	t	gl	p
CON	25.04 ± 0.60	21.21 ± 0.75	3.98	98	0.0001
SIN	24.35 ± 0.68	28.54 ± 0.83	3.91	98	0.0002
TOTAL	24.70 ± 0.45	24.88 ± 0.67	0.22	198	0.82

### ***A. lundii***

*Las hormigas con mandíbulas más gastadas tienden a volver descargadas al nido mientras que las hormigas con mandíbulas más prístinas vuelven cargadas.*

Existen diferencias significativas ( $t_{98} = 6.57$ ,  $p < 0.0001$ ) entre la media general del desgaste de la mandíbula de las hormigas que vuelven cargadas (%D = 21.21 ± 0.75), de las que vuelven descargadas (%D = 28.54 ± 0.83). Asimismo, una vez que el desgaste fue categorizado, las diferencias entre las frecuencias observadas también fueron significativas ( $X_4^2 = 30.38$ ,  $p < 0.01$ ). Más precisamente, las hormigas con mandíbulas más gastadas tienden a volver descargadas al nido mientras que las hormigas con mandíbulas más prístinas vuelven cargadas.

Las frecuencias observadas de cada categoría aumentan a medida que aumenta la categoría para el caso de las hormigas descargadas mientras que en el caso de las hormigas cargadas se da un crecimiento de las frecuencias hasta un máximo en las categorías 2 y 3 y luego disminuye hacia la 5 (Figura 3).



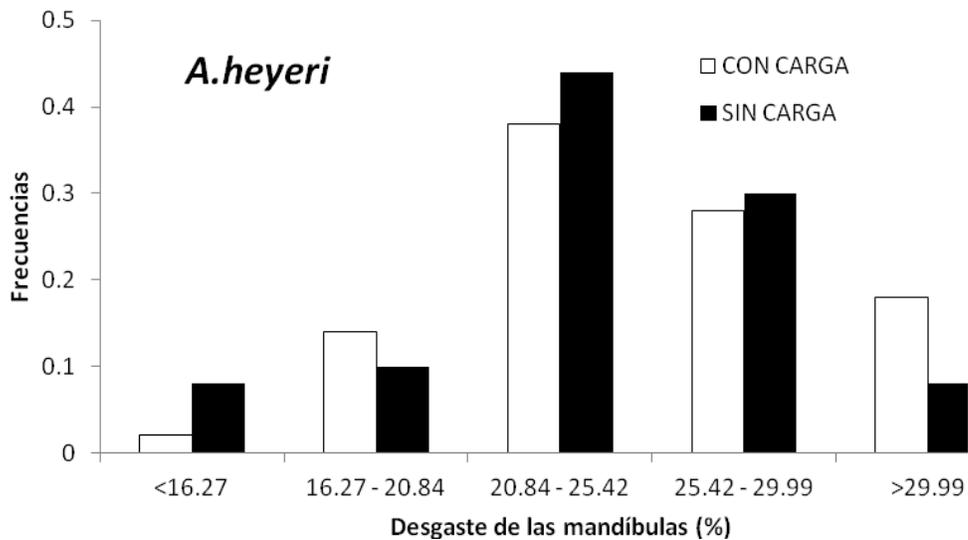
**Figura 3.** Distribución de las frecuencias observadas de las diferentes categorías de desgaste de las mandíbulas de obreras de *A. lundii* con y sin carga.

### ***A. heyeri***

*No se registraron diferencias significativas entre el estado de las mandíbulas de las hormigas que vuelven al nido descargadas en relación a las que vuelven cargadas.*

Se determinó que no existen diferencias significativas ( $t_{98} = 0.76$ ,  $p = 0.45$ ) entre la media general del desgaste de la mandíbula de las hormigas con carga ( $\%D = 25.04 \pm 0.60$ ) de las sin carga ( $\%D = 24.35 \pm 0.68$ ), ni entre las diferencias en las frecuencias observadas una vez que

el desgaste fue dividido en 5 categorías ( $\chi_4^2 = 4.31$ ,  $p > 0.01$ ). Tanto para las hormigas cargadas como para las descargadas, se obtuvo que la categoría más frecuente fue la tercera y que las frecuencias disminuyen tanto hacia la categoría 1 como hacia la 5 (Figura 4).



**Figura 4.** Distribución de las frecuencias observadas de las diferentes categorías de desgaste de las mandíbulas de obreras de *A. heyeri* con y sin carga.

## DISCUSION

Los resultados muestran que para *A. lundii* existe una correlación entre el desgaste de la mandíbula y el retorno con o sin carga de las obreras, mientras que en *A. heyeri* no. Esta diferencia entre ambas especies podría ser atribuible a la diferencia en la fuerza de mordida entre las mismas. Mientras que *A. heyeri*, la cual posee el doble de fuerza de mordida que *A. lundii* sería capaz de compensar el desgaste de las mandíbulas con una mayor fuerza de mordida, *A. lundii* no puede hacerlo, por lo que solo las obreras de *A. lundii* que posean mandíbulas más prístinas van a ser aptas para cortar. Estos resultados demuestran que la aptitud para realizar la actividad del corte posee al menos dos componentes: el desgaste de la mandíbula y la fuerza de mordida. A su vez sugieren que la actividad de corte no depende exclusivamente del desgaste de las mandíbulas en sí sino más bien de la aptitud, lo que permite plantear que la aptitud para realizar una tarea podría ser un nuevo factor a tener en cuenta en los modelos que intentan explicar la división del trabajo en insectos sociales.

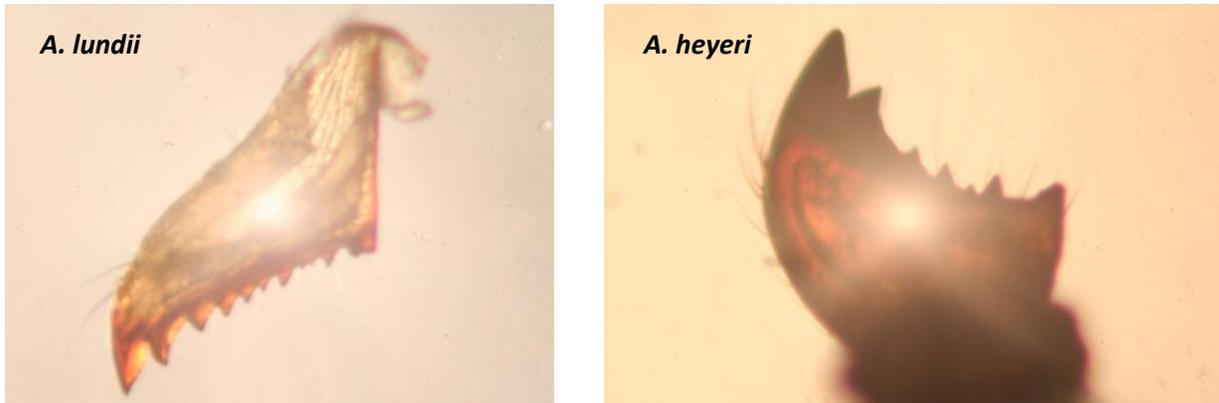
### Morfología de las mandíbulas

Se obtuvo que en mandíbulas absolutamente prístinas, *A. lundii* posee mayor relación contorno total de los dientes/ largo del borde masticatorio que *A. heyeri* ( $Z_{A. lundii} > Z_{A. heyerii}$ ), lo que en definitiva significa que *A. lundii* tiene más dientes y más altos y por ende tiene mandíbulas más filosas que *A. heyeri*. ¿Qué implicancias podría tener esto en relación a la actividad del corte? Los dientes, sobre todo los primeros dos dientes, forman entre sí una estructura en forma de V (Schofield et al. 2010) (Figura 5), que tendrá menor ángulo cuanto más altos y más próximos se encuentren éstos. La mayor relación tamaño de borde masticatorio/tamaño de la mandíbula, es decir, el hecho que *A. lundii* posea mandíbulas más filosas y que *A. heyeri* posea mandíbulas más robustas, podría ser una adaptación producto de la diferente técnica de corte que emplean

ambas especies. La técnica de corte de las especies cortadoras de hojas consiste en que las trabajadoras fijan una o ambas patas posteriores al borde de la hoja, y luego cortan formando un arco al pivotar en torno a ésta, usando su cuerpo a modo de compás. Cada hemimandíbula tiene un movimiento distinto, una avanza y es fijada a la hoja, mientras que la otra es arrastrada hacia la primera, cortando el tejido a modo de tijera (Roces & Bollazzi, 2009; Wirth et al., 2002). Las especies cortadoras de pastos tienen un comportamiento de corte distinto. Durante el forrajeo, las trabajadoras suben por la lámina, y la cortan perpendicularmente a su eje, lo que resulta en un largo fragmento, aproximadamente rectangular y no fijan sus patas traseras a la hoja durante el corte (Roces & Bollazzi, 2009). Ambas hemimandíbulas se abren y cierran simultáneamente, cortando el tejido a modo de tenaza.

Dada la técnica de corte empleada por las hormigas cortadoras de hojas, además de la presencia de una mandíbula más filosa, un menor ángulo de la estructura en V ayuda a que la hoja se autoalinie más fácilmente haciendo más sencilla la actividad del corte. En cambio, las mandíbulas cortas y robustas de *A. heyeri*, con bordes poco filosos similares a tenazas junto con su mayor tamaño de cabeza en relación al cuerpo, le permiten ejercer más fuerza en comparación con *A. lundii*, y así cortar los pastos (Schofield et al. 2010).

Tanto para *A. lundii* como para *A. heyeri* no se encontraron diferencias significativas entre los niveles de desgaste de la mandíbula derecha y la izquierda de una misma hormiga. Este resultado implica que las obreras de *A. lundii* usan indistintamente una u otra mandíbula para fijarla a la hoja y para cortar. Dada la técnica de corte que usan, si siempre usaran la misma mandíbula para cortar se esperaría que presentaran un nivel de desgaste diferencial entre las mandíbulas de una misma hormiga.



**Figura 5.** Mandíbulas prístinas de *A. lundii* (izq.) y *A.heyeri* (der.). Se distingue que *A. lundii* posee mandíbulas filosas mientras que *A.heyeri* posee mandíbulas más cortas y robustas. Además, nótese que la estructura en V formada por los dos primeros dientes tiene menor ángulo en *A. lundii* que *A.heyeri*. Fotografías: Mateo García

### **Correlación: desgaste de las mandíbulas-decisión sobre el corte**

En *A. lundii* se obtuvo que las hormigas con mandíbulas más gastadas tienden a volver descargadas al nido mientras que las hormigas con mandíbulas más prístinas tienden a volver cargadas. Este hecho evidencia que existe una correlación entre el nivel de desgaste de las mandíbulas y la decisión de cortar. Si bien la metodología empleada en este trabajo no evaluó directamente la “decisión” de cortar en sí, sería de esperar que existiese una correlación entre los resultados obtenidos y la decisión respecto a cortar o no, ya que en definitiva la decisión está representada por el retorno con o sin carga desde el sitio de forrajeo por parte de las obreras (lo cual sí fue directamente evaluado). Este resultado concuerda con los resultados obtenidos por Schofield et al. (2010). En dicho trabajo se intenta probar que niveles típicos de desgaste de las mandíbulas implican un detrimento de la eficiencia, y por ende del *fitness*, de herbívoros pequeños debido a que el desgaste de las mandíbulas aumenta la fuerza necesaria para realizar el corte. Además, como el desgaste de la mandíbula reduciría la eficiencia de

corte, pero no la de transporte, se plantea que las hormigas con mandíbulas gastadas tienden a cargar en lugar de cortar. En base a este resultado se postula que el cambio comportamental, es decir, el cambio de cortadora a cargadora, sugiere una forma de división del trabajo en base a la aptitud para realizar una tarea, principalmente asociado a niveles altos de desgaste de la mandíbula.

Al contrario que en *A. lundii*, en *A. heyeri* no se encontraron diferencias significativas entre el nivel de desgaste de las mandíbulas de las hormigas que vuelven al nido descargadas y el de las cargadas. Este resultado parecería contradictorio al obtenido para *A. lundii* si se considera la hipótesis planteada por Schofield et al. (2010) de que el cambio comportamental está principalmente asociado a niveles altos de desgaste de la mandíbula. Schofield et al. (2010) demuestran que se precisa el doble de fuerza para cortar con mandíbulas gastadas y basados en esto plantean un sistema de división del trabajo en base a la aptitud. Sin embargo, nunca es considerado que la fuerza de mordida podría llegar a compensar el desgaste de las mandíbulas y se considera que la aptitud para esta tarea en particular (cortar) está influenciada solamente por el nivel de desgaste de la mandíbula. Este trabajo en cambio, plantea que la aptitud para realizar el corte debería depender no solo del nivel de desgaste de las mandíbulas, sino también de la fuerza de corte ejercida por la obrera. Así, una obrera con mandíbulas gastadas podría cortar si posee la fuerza necesaria para compensar la ausencia de filo de sus mandíbulas. Por lo tanto, en aquellas especies con mayor fuerza de mordida, el nivel de desgaste de las mandíbulas no llegaría a ser determinante, o un factor limitante, en la decisión de cortar o no. Efectivamente, esto es lo que se demuestra en este trabajo al obtenerse que para *A. heyeri* no es significativo el efecto del desgaste de las mandíbulas mientras que sí lo es para *A. lundii*. *A. heyeri* es capaz de compensar el desgaste de sus mandíbulas (uno de los componentes de la aptitud) con su fuerza de mordida (otro de los componentes de la aptitud).

Otro de los resultados obtenidos fue que *A. heyeri* presentó mayores niveles de desgaste que *A. lundii* en las mandíbulas de las hormigas con carga (Tabla 3). Este resultado es

lógico si tenemos en cuenta que cortar pastos debería desgastar más las mandíbulas que cortar hojas, ya que el pasto es un material más duro debido a la cantidad de fibras esclerosadas que posee (Bernays et al., 1991). Además, teniendo en cuenta que se determinó que para *A. lundii* la decisión de cortar estaría más influenciada por el nivel de desgaste de sus mandíbulas que para *A. heyeri*, ya que son incapaces de compensar la falta de filo de sus mandíbulas con una mayor fuerza de mordida, es esperable que *A. lundii* posea menores niveles de desgaste que *A. heyeri* en las mandíbulas de aquellas obreras que realizan la actividad del corte. Esto sugiere la existencia de un valor umbral de nivel de desgaste de las mandíbulas por encima del cual las obreras de *A. lundii* dejan de cortar. Al contrario, el hecho de que para *A. heyeri* no se encontrara un correlato entre el desgaste de las mandíbulas y la conducta de corte sugiere la inexistencia de un valor umbral ó la existencia de un valor umbral que necesariamente será mayor que el valor umbral de *A. lundii*.

¿Qué implicancias tiene la existencia de un valor umbral de desgaste en relación a lo observado en los caminos durante la actividad de forrajeo? Si tenemos en cuenta que *A. lundii* posee un valor umbral de desgaste a partir del cual las hormigas no pueden cortar y asumimos que dada su mayor fuerza de mordida *A. heyeri* no posee dicho valor umbral, estaríamos considerando que para *A. lundii* existen obreras incapaces de cortar mientras que para *A. heyeri* no. De acuerdo a esto, es esperable que en los caminos de *A. lundii* se encuentren hormigas que retornen descargadas, mientras que se esperaría que en los caminos de *A. heyeri* todas las obreras retornen cargadas, ya que todas serían capaces de cortar. Sin embargo, en ambas especies se recolectaron obreras retornando descargadas al nido lo que nos lleva a plantearnos otra pregunta: ¿qué hacen las obreras que retornan descargadas al nido? Para responder esta pregunta debemos tener presente que las obreras que retornan al nido no solo traen material vegetal para el cultivo del hongo sino también información (Bollazzi & Roces, 2011), principalmente sobre el estado de los recursos (Farji-Brener et al., 2010), pudiendo priorizar la entrega de uno de esos dos recursos. Dado que es esperable que exista un compromiso entre el

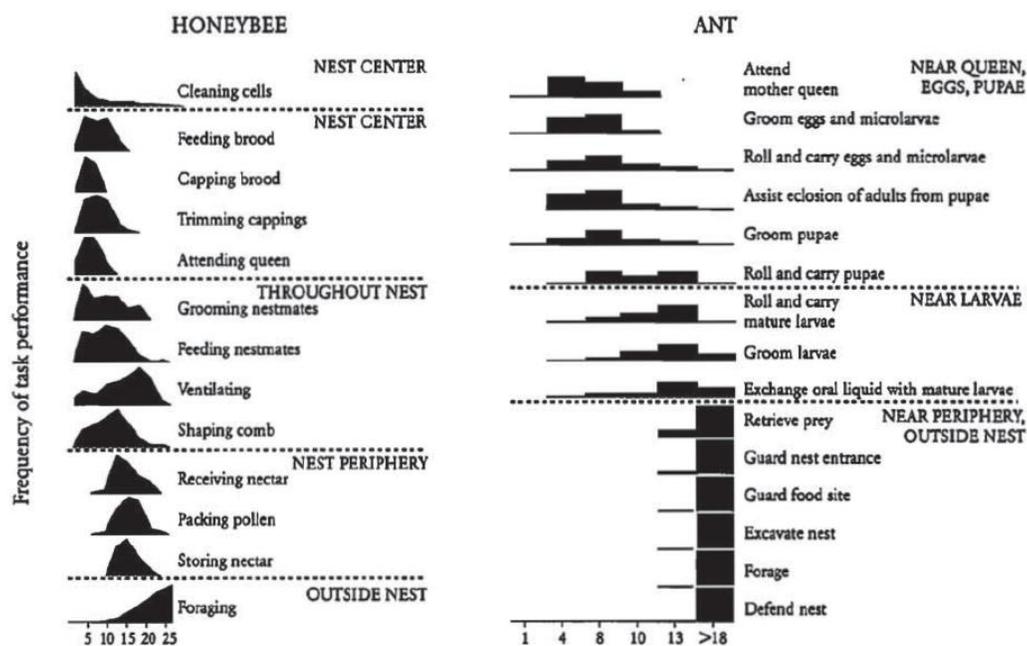
tiempo empleado para recolectar un recurso y el tiempo utilizado para transmitir información a las demás obreras, en un escenario en que la transmisión de información acerca de un recurso a la colonia es más importante que la recolección en sí, sería lógico que la obrera sacrifique su tasa de recolección individual para retornar más rápidamente a la colonia, volviendo descargada, a fin de que la colonia pueda monopolizar el recurso (Bollazzi & Roces, 2011). De hecho, Bollazzi & Roces (2011), demostraron que al inicio de la etapa de forrajeo, momento en el cual se asume que es más importante la transmisión de información, la mayoría de las obreras retornan descargadas y experimentan más contactos cabeza-cabeza, que lo esperado por azar, con obreras que salían a forrajear.

### **El rol de la aptitud en la división del trabajo**

En los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, debido a las marcadas diferencias en el tamaño de sus obreras/castas, se ha propuesto una división del trabajo basada en el tamaño de los individuos, en un fenómeno que se conoce como aloetismo (Wilson, 1980). El aloetismo plantea asumir que la probabilidad de realizar una tarea varía en función del tamaño corporal (Wilson 1978). Es decir que de acuerdo al tamaño de las obreras, o de alguno de sus órganos, algunas hormigas dentro de la colonia van a tener una mayor probabilidad de realizar una tarea particular (Wilson, 1978). Para determinar si la decisión de cortar o no en *A. lundii* y *A. heyeri* está afectada por este factor, se realizó un test de t comparando las medias del largo del borde masticatorio ( $L'$ ) de las obreras que volvieron cargadas y descargadas y se obtuvo que no existen diferencias significativas (*A. lundii*: con carga  $L' = 0.76 \pm 0.013$ , sin carga  $L' = 0.76 \pm 0.016$ ,  $t_{98} = 0.3104$ ,  $p = 0.76$ ; *A. heyeri*: con carga  $L' = 0.61 \pm 0.011$ , sin carga  $L' = 0.64 \pm 0.011$ ,  $t_{98} = 1.906$ ,  $p = 0.06$ ). Este resultado era esperable ya que cuando Wilson (1980) demuestra empíricamente la presencia de aloetismo en *Atta sexdens*, también determina que las diferentes categorías de tamaños poseen un conjunto de tareas en el cual se especializan, más que una tarea específica, y considera la actividad de forrajeo como uno de esos conjuntos. Teniendo en cuenta que la

actividad de forrajeo no solo consta del corte y transporte de material vegetal fresco para servir de sustrato para el hongo sino también del pasaje de información, es lógico considerar que, por ser parte del conjunto de tareas englobadas dentro del “forrajeo”, no existan diferencias entre el tamaño de las hormigas que cortan y las que se plantea que realizan otras tareas relacionadas al forrajeo como podría ser la transmisión de información.

Además del tamaño, se ha demostrado que, tanto para abejas como para hormigas, existe una correlación entre la edad de la obrera y la tarea que desempeña (Figura 6). Lo que aún no se ha dilucidado completamente son los mecanismos subyacentes a dicha correlación existiendo dos modelos principales que intentan explicarlos: “age-based division of labour” y “foraging-for-work”.



**Figura 6.** Frecuencias de desempeño de tareas de acuerdo a la edad de abejas (izquierda) y hormigas (derecha) muestran la existencia de una correlación entre la edad y la tarea realizada por la obrera. (Tomado de Hölldobler & Wilson, *The Ants*).

De acuerdo a lo planteado por el modelo “age-based division of labour”, la división del trabajo dentro de una colonia responde a una relación causal con la edad de los individuos, asociado a factores fisiológicos, que varían con la edad de la obrera, y a factores histórico-ecológicos de las colonias (Traniello & Rosengaus, 1997). Es decir, que la tarea realizada por una hormiga dependería de su edad.

Por el contrario, el modelo de “foraging-for-work” (Tofts & Franks, 1992; Franks et al., 1997; Tofts, 1993) plantea que la división del trabajo dentro de una colonia se basa en la demanda de cada tarea y toma como premisa fundamental que las tareas están distribuidas espacialmente asemejándose a una línea de producción. El input de una tarea es el output de otra, entonces la probabilidad de realizar una tarea depende de la actividad de las obreras que se encuentran antes en la línea de producción. De este modo, la zona en la cual una obrera busca tareas depende de i) cuantas veces no consiga una tarea en la zona en que se encuentra, ii) el número relativo de obreras realizando una tarea anterior en la línea de producción y iii) la disponibilidad de tareas en zonas posteriores a su sitio en la línea de producción. Este modelo asume que no hay preferencia por alguna tarea en particular entre las obreras y que la heterogeneidad de tareas y la correlación entre la edad de los individuos y la tarea que realizan es resultado de las diferentes probabilidades de encontrarse con una tarea según la zona en que se encuentra la obrera. Es por esto que las obreras más viejas realizarían tareas en el exterior del nido donde la probabilidad de realizar otras tareas distintas a las del interior del nido, como forrajear, es mucho mayor.

Basado en los resultados de este trabajo y teniendo en cuenta los dos modelos descritos anteriormente, existen tres posibles mecanismos subyacentes a la toma de la decisión de cortar o más precisamente tres mecanismos que podrían explicar ¿por qué una obrera estimulada a forrajear, ya en la zona de forrajeo, no corta y retorna descargada? (i) La demanda de otra tarea más importante, (ii) la ineptitud para realizar el corte ó (iii) el efecto de la edad, envejecimiento o “aging”. Sin embargo en este trabajo se plantea que estos tres

mecanismos se encuentran en niveles jerárquicos diferentes. Se considera que la aptitud para realizar una tarea es un principio jerárquicamente superior a los mecanismos planteados por los modelos descritos anteriormente. “Jerárquicamente superior” en el sentido de que antes de cuestionarse cómo una obrera decide qué tarea realizar en base a la demanda de tareas o a la edad, primero se debe tener en cuenta que, en primera instancia, la obrera debe ser capaz de realizar la tarea. Ya sea el “foraging-for-work” o el “age-based division of labour” el mecanismo que gobierne la decisión de realizar el corte, la obrera en definitiva va a cortar si es capaz de hacerlo. De este modo, los mecanismos que proponen los modelos actuarían sobre un repertorio de tareas previamente delimitado por la capacidad de la obrera.

Si tomamos el caso en que la obrera es apta para cortar (*A. heyeri*), lo que podría causar que la hormiga no corte y retorne descargada se podría explicar si apelamos a lo planteado por el modelo “foraging for work”. De acuerdo a lo planteado por el modelo se podría argumentar que una vez en la zona de forrajeo si la hormiga se encuentra en un escenario en el cual hay mayor demanda de transmisión de información sobre el recurso que de obtener el recurso en sí, la hormiga no cortaría y volvería descargada al nido a fin de maximizar la eficiencia de la transmisión de la información. El trabajo realizado por Bollazzi & Roces (2011), descrito anteriormente, provee evidencia que eso ocurre al inicio de la etapa de forrajeo. Sin embargo, en este trabajo no se registró la proporción de obreras que retornaban cargadas/descargadas ni la etapa de forrajeo por lo que, de acuerdo a los resultados obtenidos por este trabajo, no se puede ni rechazar ni validar a la demanda como factor subyacente a la decisión de cortar. También es válido plantear que las obreras que retornan descargadas están realizando alguna tarea que desconocemos o que simplemente es un rasgo no adaptativo de la colonia (Gould & Lewontin, 1979).

Por otro lado, este trabajo demuestra que cuando el desgaste de la mandíbula es un factor determinante en la actividad de corte, o sea, cuando la hormiga no es apta para cortar (*A. lundii*), las hormigas con mandíbulas gastadas no cortan. Teniendo en cuenta lo que

propone el modelo “age-based division of labour”, este resultado no nos permite determinar si la decisión de cortar, o no cortar, se toma en base a tener una edad avanzada, envejecimiento ó “aging”, independientemente del desgaste de las mandíbulas, ó si la decisión se toma en base a la reducción de la aptitud de corte auto evaluada por la propia hormiga (Schofield et al., 2010). El fenómeno de auto-evaluación ya ha sido reportado en estudios con otros insectos sociales (Moron et al., 2007; Woyciechowski & Moron, 2009). Se podría distinguir fácilmente cual de los dos mecanismos subyacentes es el preponderante determinando la edad de las obreras colectadas, sin embargo hasta el momento no existe un método para determinar la edad de una hormiga colectada del campo. Debido a esto, se plantea realizar experiencias en condiciones de laboratorio en las cuales se tome una cohorte de obreras jóvenes y a un grupo de las mismas se les aumente artificialmente el desgaste de sus mandíbulas. Si posteriormente se observan cambios en el comportamiento de corte, como por ejemplo el pasaje de cortadora a cargadora, se podría afirmar que el mecanismo determinante es el desgaste de las mandíbulas. De lo contrario, el mecanismo preponderante sería la edad.

De acuerdo a lo planteado anteriormente, el principal aporte que este trabajo pretende realizar, lejos de intentar contradecir ya sea al “foraging-for-work” o al “age-based division of labour”, es brindar evidencia a favor de la necesidad de que se incorpore la aptitud para realizar una tarea como un componente más a tener en cuenta por los modelos que intentan explicar la división del trabajo en insectos sociales.

Finalmente, así como este trabajo aporta información a favor de la incorporación de un componente nuevo a los modelos de división del trabajo en insectos sociales, también plantea que hay que ser cautelosos antes de incorporarlos. Se debe estar seguro que todos sus componentes han sido considerados y comprendidos cabalmente ya que este trabajo demuestra que la aptitud para realizar la actividad del corte no depende solamente del desgaste de las mandíbulas, como se creía anteriormente, sino también de la fuerza de mordida.

## AGRADECIMIENTOS

Le agradezco: a mi familia, amigos y a Maite por el apoyo incondicional durante toda la carrera; a Bettina por ser una gran consejera siempre; a Martín por ser un excelente tutor y mejor persona; y a los miembros del tribunal por su buena disposición para corregir la tesis y sus valiosas sugerencias.

## BIBLIOGRAFIA

Anderson, C, Boomsma, J & Bartholdi, J (2002) Task partitioning in insect societies: bucket brigades. *Insectes Sociaux* 49: 171–180

Bass, M & Cherrett JM (1995) Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Physiological Entomology* 20: 1–6

Bernays, E, Jarzembowski, E & Malcolm, SB (1991) Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philosophical transactions: Biological Sciences* (333), 257-264

Beshers, S, & Fewell, J, (2001) Models of division of labour in social insects. *Annual Review of Entomology, University of Leiden* , 46:413–40

Bollazzi, M & Roces, F (2011) Information Needs at the Beginning of Foraging: Grass-Cutting Ants Trade Off Load Size for a Faster Return to the Nest. *PLoS ONE* 6(3):e17667.doi:10.1371/journal.pone.0017667

Bollazzi, M, Roces, F, Forti, L & Rodríguez, C (2010) Beyond the muscle mass: the role of mandibular morphology for different cutting forces in grass and leaf-cutting ants. *Annals of the XVI International Congress of the International Union for the Study of Social Insects*

Bonabeau, E, Sobkowski, A, Theraulaz, G & Deneubourg, JL (1997) Adaptive Task Allocation Inspired by a Model of Division of Labor in Social Insects. *Bio Computation and Emergent Computing*, 33-45

Bucher, E, & Montenegro, R (1974) Hábitos forrajeros de cuatro hormigas simpátridas del género *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecología* 2: 47-53

Campos, M, Bonabeau, E, Theraulaz, G & Deneubourg, JL (2001) Dynamic Scheduling and Division of Labor in Social Insects. *Adaptive Behavior*, 8(2): 83-92

Coley, P & Barone, J (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:305-335

Farji-Brener, A, Amador-Vargas, S, Chinchilla, F, Escobar, S, Cabrera, S, Herrera, M & Sandoval, C (2010) Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? *Animal Behaviour*, 79: 343-349

Franks, N & Tofts, C (1994) Foraging for work: how tasks allocate workers. *Animal Behavior*, 48: 470- 472

Franks, N, Tofts, C & Sendova-Franks, B (1997) Studies of the division of labour: neither physics nor stamp collecting. *Animal Behavior*, 53: 219–224.

- Gould, S, & Lewontin, R (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. Royal Society of London. Proceedings B, 205: 581-598
- Hölldober, B, & Wilson, E (1990) The Ants, Cap 8: Caste and division of labour, Harvard University Press, Massachusetts
- Hölldober, B, & Wilson, E (2010) The Superorganism, the beauty, elegance and strangeness of social insects, Cap 5: The division of labour. Norton & Company, New York
- Montes, P (2010) Relación entre la dureza del material vegetal cortado y la morfología de las obreras en dos especies de hormigas cortadoras: *Acromyrmex heyeri* y *Acromyrmex lundii*. Tesis de grado. Universidad de la República
- Moron, D, Witek, M & Woyciechowski, M (2007) Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis*. Animal Behavior, 75: 345–350
- Mueller, UG & Rabeling, C (2008) A breakthrough innovation in animal evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 5287-5288
- Oster, GF & Wilson, EO (1978) Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
- Paul, J (2001) Mandible movements in ants. Comparative Biochemistry and Physiology. Part A 131: 7-20
- Quinlan, RJ & Cherrett, JM (1979) The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). Ecological Entomology. 4: 151–160

- Roces, F, & Bollazzi, M (2009) Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. In: Jarau S, Hrnrcir M (eds) Food exploitation by social insects, ecological behavioral and theoretical approaches. CRC Press, 251-264
- Schofield, R, Niedbala, J, Nesson, M, Tao, Y, Shokes, J, Scott, R & Latimer, M (2009) Br-rich tips of calcified crab claws are less hard but more fracture resistant: a comparison of biomineralized and heavy-element biomaterials. *Journal of Structural Biology*, 166: 272–287
- Schofield, R, Emmett, K, Niedbala, J, & Nesson, M (2010) Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 969-982
- Tofts, C, & Franks, NR (1992) Doing the right thing—ants, honeybees and naked molerats. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 346–49
- Tofts, C (1993) Algorithms for task allocation in ants (a study of temporal polyethism: theory). *Bulletin of Mathematical Biology*. 55: 891–918
- Traniello, J, & Rosengaus, R (1997) Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behavior*, 53: 209–213
- Weber, NA (1966) Fungus-growing ants. *Science* 153: 587-604
- Wilcox, D, Dove, B, McDavid, D & Greer, D (2002) UTHSCSA Image Tool, Version 3.0. The University of Texas Health Science Center in San Antonio. San Antonio
- Wilson, E (1978) Division of labor in fire ants based on physical castes ( Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51 (4): 615-636

Wilson, E (1980) Caste and division of labor in Leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*)  
*Behavioral Ecology and Sociobiology*. 7: 157-165

Wirth, R, Beyschlag, W, Ryel, R J, Herz, H & Hölldobler, B (2003) Herbivory of leafcutting ants. A  
case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer-Verlag,  
Berlin, Heidelberg, New York

Woyciechowski, M, & Moron, D (2009) Life expectancy and onset of foraging in the honeybee  
(*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux*, 56: 193–201