

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

EFICIENCIA EN EL TRANSPORTE DE CEBOS TÓXICOS POR HORMIGAS
CORTADORAS DEL GÉNERO *Acromyrmex*

por

lara Gabriela BELLUCCI FRATTI

Mariana Alexandra PINTOS TORRES

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO

URUGUAY

2014

Tesis aprobada por:

Director:

Dr. Martín Bollazzi

Ing. Agr. Graciela Romero

Ing. Agr. Luis Gallo

Fecha:

14 de agosto de 2014.

Autor:

Bach. Iara Gabriela Bellucci Fratti

Bach. Mariana Alexandra Pintos Torres

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos en primer lugar a nuestro tutor Dr. Martin Bollazzi, por su constante apoyo, dedicación y orientación, y sobre todo por su paciencia y disposición en la elaboración del presente trabajo.

A mi compañera de tesis, por su paciencia, dedicación y buena voluntad a la hora de realizar las diferentes actividades, dando como resultando un trabajo ameno y disfrutable en todas sus instancias.

Agradecemos a nuestras parejas, amigos y familiares por el apoyo que nos han brindado durante toda la carrera, y en especial a nuestros padres, que son pilares en nuestras vidas.

Agradecemos también a todos los compañeros que nos han acompañado durante la carrera, especialmente a Andrea Loggiurato y Manuel Sarries, que estarán siempre presentes en nuestros corazones.

Y a todas aquellas personas que de alguna forma tienen que ver con este logro personal.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. OBJETIVOS	4
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	5
2.1. CICLO BIOLÓGICO	5
2.2. FORRAJE EN HORMIGAS CORTADORAS	7
2.3. TAMAÑO DEL FRAGMENTO Y ECONOMÍA DE LA CARGA TRANSPORTADA	12
2.4. DAÑOS	14
2.5. CONTROL DE HORMIGAS CORTADORAS	16
2.5.1. <u>Control mecánico</u>	17
2.5.2. <u>Control cultural</u>	17
2.5.3. <u>Control biológico</u>	18
2.5.4. <u>Control químico</u>	20
2.5.4.1. Cebos tóxicos granulados	21
2.5.4.2. Líquidos	22
2.5.4.3. Polvos	23
2.5.4.4. Termonebulización	23
2.5.4.5. Gases	24
2.6. HIPÓTESIS	24
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	25
3.1. TRABAJO DE CAMPO	25
3.2. TRABAJO DE LABORATORIO Y OBTENCIÓN DE DATOS	27
3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	29
4. <u>RESULTADOS</u>	31
5. <u>DISCUSIÓN</u>	42
6. <u>CONCLUSIONES</u>	49
7. <u>RESUMEN</u>	50
8. <u>SUMMARY</u>	51

9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	52
10. <u>ANEXOS</u>	59

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Resultados estadísticos para las variables PH, PC, IC y TT para <i>A. lundii</i> y <i>A. heyeri</i>	40
2. Valores poblacionales promedio para PH y TT en <i>A. lundii</i> y <i>A. heyeri</i>	40
Figura No.	Página
1. Esquema del ciclo biológico de las hormigas	6
2. Obrera de <i>Acromyrmex niger</i> realizando el corte geométrico de la hoja	9
3. Corte transversal de una hoja realizado por hormigas cortadoras de pasto	10
4. <i>Acromyrmex lundii</i> (a), <i>Acromyrmex heyeri</i> (b)	26
5. Anatomía externa básica de una hormiga	26
6. Materiales	27
7. Trabajo de campo	27
8. (a y b) Colecta de muestras	27
9. Acondicionamiento de las muestras	28
10. Balanza de precisión	28
11. Peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg) en <i>Acromyrmex lundii</i>	31
12. Velocidad (mm/s) en función del peso de la hormiga (mg) en <i>Acromyrmex lundii</i>	32
13. Velocidad (mm/s) en función del índice de carga en <i>Acromyrmex lundii</i>	33
14. Tasa de transporte (mg*`mm/s) en función del peso de la hormiga en <i>Acromyrmex lundii</i>	34
15. Peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg) en <i>Acromyrmex heyeri</i>	35
16. Velocidad (mm/s) en función del peso de la hormiga (mg) en <i>Acromyrmex heyeri</i>	37
17. Velocidad (mm/s) en función del índice de carga en <i>Acromyrmex heyeri</i>	38
18. Tasa de transporte (mg*`mm/s) en función del peso de la hormiga en <i>Acromyrmex heyeri</i>	39

1. INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia las diferentes prácticas agrícolas, en particular la forestación, han sufrido el constante ataque de especies de hormigas pertenecientes a la tribu *Attini* (orden Hymenoptera, familia Formicidae) la cual comprende 14 géneros que están asociados en un mutualismo obligatorio con hongos.

Las hormigas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, utilizan fragmentos de vegetales frescos (gramíneas, dicotiledóneas o mezcla de ambas) para el cultivo del hongo simbiote, y es por esta razón que se conocen comúnmente como hormigas cortadoras de hojas. El jardín de hongos representa la única fuente de alimento de las crías en desarrollo, mientras que las obreras adultas obtienen una gran proporción (más del 90%) de su energía necesaria, a partir de la savia de las plantas que forrajean (Barrer y Cherrett, Wetterer, Roces y Lighton, citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Las hormigas cortadoras de hojas han adquirido durante la evolución, adaptaciones que hoy en día les permiten evaluar entre los aspectos individuales y sociales (a nivel de colonia), para optimizar la actividad de forrajeo.

El forrajeo es una actividad compleja que consta de una secuencia ordenada de pasos. El primero es la identificación de la fuente de alimento. Las hormigas son herbívoros polípagos capaces de utilizar entre el 50% y el 80% de las especies de plantas disponibles, provenientes de diversas comunidades vegetales (Wirth et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009), y seleccionan el material que cosechan. Dicha selección se basa en características físicas y químicas de las plantas, mostrando una marcada preferencia por ciertas especies de plantas, plantas dentro de una especie e incluso hojas dentro de una misma planta (Hubbell y Wiermer, Howard, Nichols-Orians y Schultz, Meyer et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Una vez identificada la fuente de alimento, la actividad de forrajeo continúa con el corte del material vegetal en pequeños fragmentos y su transporte hacia el nido, finalizando allí con la transferencia de información y el consecuente reclutamiento de obreras que continúan con la actividad.

Las hormigas de la tribu Attini presentan una distribución geográfica restringida al continente Americano, con la mayoría de las especies en la región neotropical (Hölldobler y Wilson, 1990). Casi el 70% de las especies de hormigas cortadoras de hojas que se conocen, se encuentran en las regiones subtropicales de América del Sur (Fowler et al., 1986), sin embargo el lugar de origen de las mismas es aún controversial. Se cree que las hormigas pertenecientes a los géneros *Atta* y *Acromyrmex* derivan de aquellas hormigas que cultivan hongos más basales y se ha sugerido que son originarias de la cuenca del Amazonas (Kusnezov, Weber, citados por Bollazzi y Roces, 2009), pudiendo haber utilizado dicotiledóneas como sustrato para el cultivo del hongo.

Por otra parte, teniendo en cuenta que la riqueza de especies de ambos géneros está presente en las regiones neo tropicales de América del Sur, se ha argumentado que posiblemente las hormigas cortadoras de hojas se originaron como hormigas cortadoras de pasto en la sabana (Fowler, citado por Bollazzi y Roces, 2009). Esto se deduce como consecuencia de la mayor simplicidad que tienen las hormigas cortadoras de pasto en la preparación del sustrato para el cultivo del hongo, en comparación a las hormigas cortadoras de hojas. Las hormigas cortadoras de hojas, trituran y mastican el material vegetal colectado antes de incorporarlo como sustrato para el hongo, el procesamiento del tejido en su totalidad demanda tiempo. Por el contrario, las hormigas cortadoras de pasto incorporan con frecuencia fragmentos completos dentro del hongo, sin ningún corte adicional, de modo que los fragmentos pueden reconocerse fácilmente en la matriz del hongo (Fowler et al., Garcia et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Conocer los orígenes de la conducta en el forrajeo de hormigas cortadoras de pasto y hojas, pueden ayudar a comprender la evolución en la toma de decisiones durante la búsqueda de alimento en estos insectos. La mayoría de las investigaciones sobre las hormigas cortadoras de hojas se han concentrado en especies que cortan dicotiledóneas, particularmente aquellas de importancia económica (Lofgren y Vander Meer, Vander Meer et al., Wirth et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009).

En las plantaciones de *Pinus* y *Eucalyptus* las hormigas cortadoras se destacan como las principales plagas, especialmente en la fase de pre-cosecha e inmediatamente después de la plantación o en el inicio de la brotación (Boaretto y Forti, 1997).

La preocupación por el control de estas plagas es constante en muchos agroecosistemas, por lo que se han desarrollado diversos métodos de control, desde las básicas prácticas culturales, hasta sofisticados productos químicos, buscando disminuir el impacto negativo que estos insectos ocasionan en la producción (Boaretto y Forti, 1997).

La forma más utilizada para minimizar los efectos es a través de controles químicos mediante cebos tóxicos granulados, cuyos principios activos son principalmente el fipronil y la sulfuramida. Estos controles deberán realizarse en épocas del año donde su acción coincida con los momentos de mayor vulnerabilidad del ciclo biológico de las hormigas, como ser: agosto-noviembre (antes del vuelo nupcial), o en febrero-abril (evitando su dispersión) (Boaretto y Forti, 1997).

Para asegurar su eficacia, el cebo debe ser letal a bajas concentraciones, atractivo para las hormigas, no causar daños al medio ambiente, inodoro y no repelente. Además debe presentar acción lenta para aumentar la contaminación dentro de la colonia, dado que las hormigas se traspasan el alimento una a la otra a través de su cavidad bucal (proceso denominado trofalaxia), pudiendo así contaminar un mayor número de obreras.

La formulación de los cebos tóxicos se basa en un sustrato altamente atractivo para las hormigas, como es la pulpa cítrica, mezclado con un ingrediente activo tóxico (insecticida). El insecticida por lo general, es disuelto en aceite de soja y posteriormente es adicionado al sustrato (Boaretto y Forti, 1997). Los componentes del cebo varían en la fabricación, ocupando la pulpa cítrica un mayor porcentaje. Pero el ingrediente activo debe representar para todos los casos, una proporción de 0,3%. La forma de comercialización de los cebos, es en forma de pellets.

En hormigas forrajeras la masa y el largo de la carga influyen en la velocidad de transporte y por lo tanto en la tasa de transporte de alimento a la colonia. Se espera que las obreras transporten cargas que maximicen su tasa de entrega, no obstante, el tamaño de la carga está muy por debajo del tamaño que maximizaría la tasa de transporte individual de cada obrera. Esto ocurre porque las hormigas seleccionan el tamaño del fragmento que colectan, y en ese aspecto prefieren transportar fragmentos más pequeños, a pesar de que esto resulte en menores tasas de transporte (Burd, 1996a, 1996b).

Además fragmentos más grandes provocan un desplazamiento del centro de gravedad entorpeciendo el recorrido al nido, lo que ocasiona una reducción en la velocidad de desplazamiento, repercutiendo negativamente en la tasa de transporte (Bollazzi y Roces, 2009).

Cuando se ofrece un elemento de alta atraktividad, como son los cebos tóxicos (debido a la alta concentración de pulpa cítrica), las hormigas se limitan a recogerlo sin seleccionarlo, resultando en el transporte de cargas mayores en relación a lo que ocurre en condiciones naturales, lo cual podría limitar la velocidad de entrega y la tasa de transporte.

1.1. OBJETIVOS

Estudiar comparativamente el transporte de cebos y cargas naturales en hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*, para determinar si el cebo se encuentra en el rango de peso de la carga que maximizaría el transporte hacia la colonia.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. CICLO BIOLÓGICO

En el interior de los hormigueros se encuentran castas permanentes y castas temporarias. Las castas permanentes están comprendidas por la reina e innumerables obreras ápteras que se encargan de diversas tareas en la colonia y las castas temporarias están constituidas por las hembras y machos alados, que aparecen únicamente en determinadas épocas del año, para realizar el vuelo nupcial y la fundación de nuevos nidos (Hölldobler y Wilson, 1990).

La fundación de un nuevo hormiguero comienza con el vuelo nupcial, donde las hembras aladas vírgenes parten del nido de origen y son inseminadas por uno o más machos (Hölldobler y Wilson, 1990).

Los machos no desempeñan una función en la colonia y apenas reciben alimento de sus compañeras a la espera del vuelo nupcial. Las hembras aladas, luego de la cópula son llamadas reinas, y desempeñan la función de fundar nuevas colonias y poner huevos (Hölldobler y Wilson, 1990).

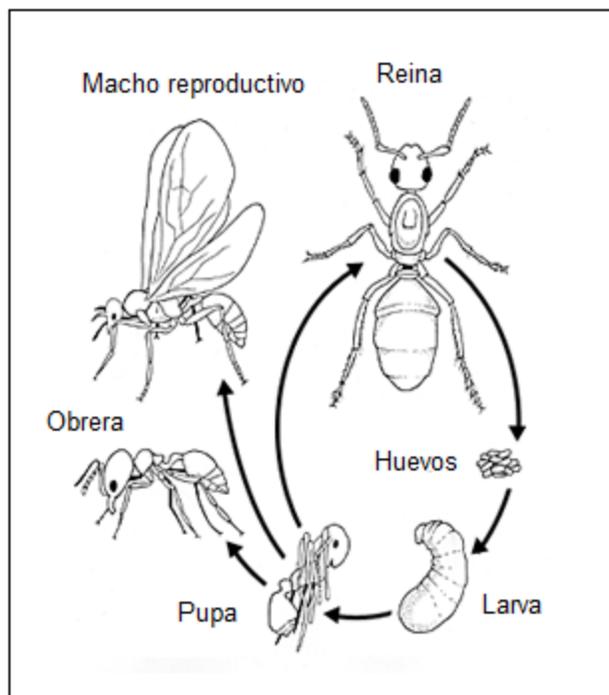
Antes de partir hacia el vuelo nupcial, la hembra colecta un trozo del hongo simbiote del nido de origen y lo almacena en su cavidad infra-bucal (Hölldobler y Wilson, 1990). Para las especies de *Atta*, el vuelo nupcial ocurre solamente cuando el hormiguero tiene 38 meses de edad, siendo luego repetido todos los años. A partir de ese momento el hormiguero es considerado adulto (Autuori, citado por Nickele, 2013). Para los demás géneros de la tribu aún no hay información sobre la edad del hormiguero en la que se realiza el primer vuelo nupcial (Nickele, 2013).

Luego de la fecundación, las hembras descienden al suelo y se retiran las alas con ayuda de la musculatura del tórax y las patas medias, buscando luego el lugar más apropiado para iniciar la construcción del nido (Hölldobler y Wilson, 1990). Las primeras obreras producidas por la reina de *Atta* son de menor tamaño que las producidas por una colonia madura y forrajean con mayor eficiencia plantas herbáceas (Wetterer, 1994). Luego de la escavación del nido, la reina de *Atta* regurgita el hongo almacenado en la cavidad infra-bucal y pone los primeros huevos. Además de los huevos reproductivos, las reinas ponen huevos tróficos, que sirven para alimentarse y para el cultivo del

hongo, éstos son de cáscara blanda y de mayor tamaño que los reproductivos (Autuori, Hölldobler y Wilson citados por Nickele, 2013).

La reina cultiva el hongo y cuida de las crías hasta la aparición de las primeras obreras. El período de incubación de los huevos dura 25 días; el larval, 22 días y el de pupa 10 días. Las primeras obreras permanecen en el interior del nido cerca de 20 días, antes de entrar en contacto con el exterior. Luego de ese período las obreras comienzan a forrajear en las proximidades del nido. La reina deja los cuidados de las crías y del hongo y a partir de ese momento su única función es poner huevos (Autuori, Hölldobler y Wilson, citados por Nickele, 2013).

Figura 1. Esquema del ciclo biológico de las hormigas



Fuente: ANTZBRAZIL (2010)

Las obreras presentan una longevidad de 2 a 3 meses (Autuori, Hölldobler y Wilson, citados por Nickele, 2013). La longevidad media de las reinas de *Atta* es de 8,5 años (Boer et al., citados por Nickele, 2013), pudiendo alcanzar los 20 años en condiciones de laboratorio (Autuori, citado por Nickele, 2013). En *Acromyrmex*, la longevidad en laboratorio puede llegar a 10 años

(Weber, 1972). Para los demás géneros de la tribu Attini hay carencia de información sobre los ciclos de vida de las colonias (Nickele, 2013).

El porcentaje de sobrevivencia de las reinas de *Atta*, en el período comprendido entre el vuelo nupcial y los posteriores 15 meses, es de apenas 0,05%. Esto se debe a la exposición de la reina durante el vuelo nupcial y el establecimiento de la colonia, frente a factores climáticos adversos y al ataque de los predadores (Autuori, citado por Nickele, 2013).

2.2. FORRAJEO EN HORMIGAS CORTADORAS

Las hormigas cortadoras de hojas son herbívoros polívoros conspicuos, que cortan la vegetación en pequeños fragmentos, y luego los transportan al nido como sustrato para el hongo simbiote. El jardín de hongos representa la única fuente de alimento para las crías en desarrollo, mientras que las obreras adultas obtienen una gran proporción de su energía necesaria (más de 90%) a partir de la savia de la planta que forrajea (Barrer y Cherrett, Wetterer, Roces y Lighton, citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Se entiende como forrajeo a la forma en la que un organismo se alimenta. Esto incluye la preparación y obtención del alimento, estructura energética y riqueza dietética, además de las estrategias alimenticias para maximizar el insumo de energía y minimizar los gastos energéticos que requiere la búsqueda de alimento.

Podemos clasificar a las hormigas en cuanto a la distancia de forrajeo en relación al nido y según el sustrato utilizado para el cultivo del hongo en dos grupos. 1_ Los inferiores, que forrajean cerca de sus nidos y los sustratos que utilizan para el cultivo del hongo se basan en materiales orgánicos tales como, heces, cadáveres de insectos y principalmente material vegetal que se encuentre en la basura. Aquí se incluyen los géneros: *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycocepurus*, y *Myrmicocrypta*. Y 2_ los superiores, cuyas distancias de forrajeo pueden alcanzar decenas y hasta centenas de metros desde el nido, y utilizan como sustrato para cultivo del hongo, flores, hojas y frutos que ellas mismas cortan. Dentro de este grupo se encuentran los géneros *Atta* y *Acromyrmex* (Schultz y Brady, Mehdiabadi y Schults, citados por Nickele, 2013).

Las marcadas diferencias en cuanto al tamaño del área que cubren los diferentes grupos alrededor del nido, se debe a las diferencias en tamaño de los mismos, ya que las obreras de los grupos inferiores son más pequeñas y constituyen por ende colonias de menor tamaño (Leal y Oliveira, 2000).

En lo que respecta al estudio del comportamiento en el forrajeo de la tribu Attini, los géneros *Atta* y *Acromyrmex* han sido los más estudiados. El comportamiento en la alimentación de las hormigas es un proceso que implica la selección de la planta (existiendo especies más aceptadas que otras), reclutamiento de obreras, corte y transporte de material vegetal hacia el nido (Borba et al., citados por Nickele, 2013).

La actividad de forrajeo es variable según la especie y está influenciada por varios factores ambientales tales como la temperatura, la intensidad de la luz, humedad y presión atmosférica (Fowler, 1979).

Los compuestos físicos y químicos que caracterizan a una especie vegetal tiene gran influencia a la hora de comenzar el forrajeo. Características físicas tales como la dureza de las hojas, presencia de tricomas y de látex son factores asociados con el rechazo de ciertas plantas (Stradling, 1978). Además, el bajo contenido de agua de las hojas ha demostrado ser un factor repelente (Cherrett, 1972).

En general, las hormigas tienen preferencia por las partes tiernas de las plantas (Cherrett, 1972), y aprenden a rechazar el material vegetal que contiene productos químicos nocivos para el hongo o para ellas mismas, por semanas o meses. Algunos estudios (Nickele, 2013) sugieren que el hongo produce una señal química que es detectada por las obreras menores que lo cultivan y estas le transfieren la información a las obreras mayores, provocando el cese del forrajeo.

Es común observar la división del trabajo durante el forrajeo, donde algunas obreras cortan y otras llevan el fragmento al nido. Como el corte es una actividad energéticamente más intensiva que el transporte, las obreras que cortan son significativamente más grandes en comparación a aquellas que realizan el transporte (Fowler y Robinson, Roces y Lighton, Röschard y Roces, citados por Nickele, 2013).

En el caso de las hormigas cortadoras de hojas, se ha observado en repetidas ocasiones polimorfismo en las obreras, que con frecuencia forrajean trozos de hojas que se corresponden en masa al tamaño de su cuerpo (Lutz, 1929). Esto resulta en parte, del método de corte de la hoja, ya que las obreras anclan sus patas traseras en el borde de la misma y giran alrededor de ellas, cortándola en forma de arco (corte geométrico) (Weber, 1972).

En el caso de las hormigas cortadoras de pasto, se ha constatado a campo que el largo del fragmento cosechado es mayor al alcance máximo de su cuerpo. Esto ocurre porque su mecanismo de corte es distinto al mecanismo utilizado por las hormigas cortadoras de hojas. Aunque se han realizado diversos estudios sobre el tema, el mecanismo preciso involucrado en la determinación del largo del fragmento a cortar en hormigas cortadoras de pasto, sigue sin conocerse. Se cree que las hormigas cortadoras de pasto durante el forrajeo, caminan sobre la hoja, siendo capaces de evaluar la distancia recorrida, reconociendo así, el largo del fragmento que posteriormente cortarán de forma transversal (Röschard y Roces, 2003b).

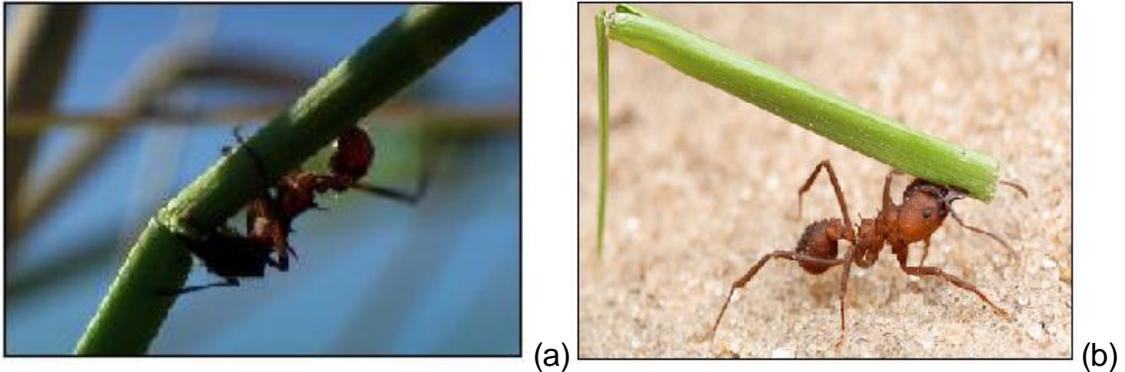
Se ha estudiado la existencia de algún tipo de correlación entre el tamaño de la hormiga y el tamaño del fragmento que cosecha, y curiosamente se ha encontrado que existe correlación positiva entre el tamaño de la hormiga y el tamaño del fragmento, tanto en *Atta* (Wetterer 1990b, Burd 2000), como en *Acromyrmex* (Roces y Núñez, Quiran y Steibel, citados por Nickele, 2013).

Figura 2. Obrera de *Acromyrmex niger* realizando el corte geométrico de la hoja



Fuente: Wild (s.f.)

Figura 3. Corte transversal de una hoja realizado por hormigas cortadoras de



Fuente: (a) BBC (2014), (b) Wild (s.f.)

Existe amplia evidencia de que los insectos sociales durante el forrajeo regresan al nido con cargas parciales (Núñez, Pflumm, Rocés y Núñez, Josens et al., citados por Bollazzi y Rocés, 2009). Se ha observado que en zonas donde la fuente de alimento es ad libitum, es decir, zonas donde el alimento no es limitante y por lo tanto, donde se espera que las obreras carguen su máximo (Orians y Pearson, citados por Bollazzi y Rocés, 2009), estas regresan con cargas parciales. Lo que sugiere que los insectos sociales forrajean de forma sub-óptima, en lo que respecta al rendimiento a nivel individual. Esto ocurre tanto en hormigas que se alimentan de néctar como en hormigas cortadoras de hojas (Burd, citado por Bollazzi y Rocés, 2009).

Si tenemos en cuenta que los fragmentos se transportan a distancias considerables a través de caminos de forrajeo, los cuales a veces exceden los 100 m, el tamaño de la carga puede ser importante para mejorar el rendimiento en el transporte, no solo referido a los costos energéticos (Lighton et al., 1987) sino también al ahorro de tiempo (Röschar y Rocés, 2002).

Cuando los caminos hacia el forrajeo son extensos las obreras utilizan el transporte en cadena, donde un fragmento puede ser llevado por varias obreras (2 a 5). La cadena de transporte puede ocurrir por transferencia indirecta: si el material es dejado en el camino para que otra obrera lo transporte; o por transferencia directa: si el material es pasado de una obrera a otra (Lopes et al. 2003, Röschar y Rocés 2003a). Esto, es una optimización del transporte de material vegetal hacia el nido, aumentando la eficiencia del

mismo y la transferencia de información sobre las especies de plantas cosechadas y su calidad (Röschard y Roces, 2003a).

De todos modos, el tamaño de la carga también se ve afectado por factores como: densidad y tamaño del fragmento cosechado (Cherrett, Rudolph y Loudon, Roces y Hölldobler, Burd, citados por Bollazi y Roces, 2009), la dureza y el espesor de la lámina, familiaridad con la planta y distancia a la colonia (Orians y Schults, Roces, citados por Nickele, 2013).

La actividad del forrajeo inicia cuando la obrera que sale a explorar selecciona una fuente de alimento y recluta a otras obreras por medio de caminos marcados con feromonas. Mediante éste proceso se transmite información acerca de la ubicación y calidad del alimento. Si la fuente es atractiva, las obreras pueden decidir entre, regresar al nido dejando un rastro químico, o cortar un fragmento y llevarlo de vuelta al nido (Bollazzi y Roces, 2009).

Muchos de los parámetros que determinan el reclutamiento de obreras, dependen de la calidad del alimento. Roces y Núñez (1993) avanzaron en una hipótesis llamada “hipótesis de transferencia de información”, la cual establece que una fuente de alimento recién descubierta motiva a las obreras a acortar su tiempo de forrajeo y volver al nido con poca carga, de forma de reclutar más obreras.

Al parecer, si la fuente de alimento es altamente provechosa, la obrera debe retornar rápidamente a la colonia con el fin de proporcionar información, sin invertir tiempo en la búsqueda de otra fuente de alimento. Es decir, cuando la calidad del alimento es alta, la obrera sacrifica su propia tasa de transporte para retornar rápidamente a la colonia y promover el reclutamiento. Por lo que el rendimiento individual se reduce, pero la colonia en su conjunto, aumenta el ritmo de forrajeo dado el mayor reclutamiento de obreras (Roces y Núñez, 1993).

Con respecto al proceso de corte, la longitud del corte, y por lo tanto el tiempo de corte, decrecen con el decrecimiento en el tamaño del fragmento, de modo que las hormigas cortan pequeños fragmentos estando menos tiempo en el recurso y caminando más rápido, llevando cargas más livianas (Lighton et al. 1987, Burd 1996a).

La determinación del tamaño de la carga tiene un número de consecuencias en el rendimiento forrajero. El rendimiento forrajero de una colonia se mide como la velocidad de suministro de alimentos a la misma y está relacionado con la aptitud de la colonia (Lighton et al. 1987, Burd 1996a).

En cuanto a los efectos del tamaño del fragmento en el transporte, la velocidad de regreso al nido decrece con el incremento en la masa cargada (Lighton et al. 1987, Burd 1996a). A pesar de esto, cuando las obreras cargan fragmentos largos, pueden alcanzar mayores tasas de transporte debido a las grandes cargas que llevan. Pero tramos más largos reducen la frecuencia de los viajes, pudiendo afectar negativamente la transferencia de información, y por lo tanto la intensidad de reclutamiento (Roces y Núñez 1993, Roces y Hölldobler 1994). Además, el hecho de trasladarse más lento, implica una mayor exposición a factores adversos como la desecación, los predadores y los parásitos (Feener y Moss, 1990).

2.3. TAMAÑO DEL FRAGMENTO Y ECONOMÍA DE LA CARGA TRANSPORTADA

El rendimiento forrajero, definido como la velocidad de entrega del alimento al nido, es difícil de interpretar a nivel individual y más aún a nivel de colonia, por el hecho de que, en la etapa de forrajeo establecido entre el 13% y 75% de las obreras regresan al nido sin cargas (Hodgson, Cherrett, Lugo et al., Lewis et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009). Dichas obreras pueden estar involucradas en diversas tareas tales como: la limpieza del camino (Daguerre, 1945), el transporte de savia de la planta (Stradling, 1978), refuerzo del rastro químico o en actividades de reclutamiento y transporte de carga (Jaffé y Howse, citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Las decisiones de forrajeo de las obreras pueden ser diferentes en diferentes momentos, desde el comienzo del ciclo diario de forrajeo hasta el transporte de cargas a lo largo de un camino establecido (Roces y Hölldobler, Burd, Dussutour et al., citados por Bollazzi y Roces, 2009).

Se sabe que la masa y el largo de la carga tienen gran influencia en la velocidad de transporte en hormigas cortadoras, y por ende esto repercute en la tasa de transporte, es decir, en la cantidad de tejido transportado hacia el nido por unidad de tiempo (Rudolph y Loudon 1986, Wetterer 1994, Burd 2000).

Si bien es de esperar que las obreras transporten cargas que maximicen su tasa de transporte, se ha demostrado que la masa del fragmento necesaria para maximizar la tasa de transporte, podría ser mayor a la masa promedio transportada actualmente por hormigas cortadoras de hojas del género *Atta* (Burd, 1996a, 1996b). En otras palabras, el tamaño del fragmento cargado por obreras de *Atta*, está muy por debajo del tamaño que maximizaría la tasa de transporte (Burd, 1996a, 1996b). Se ha demostrado, que cuando una obrera está transportando un fragmento y se le adicionan pequeños pesos, éstas alcanzan mayores tasas de transporte a pesar del detrimento en la velocidad absoluta (Burd, citado por Bollazzi y Roces, 2009).

El hecho de que no seleccionen fragmentos de mayor tamaño al que potencialmente pueden transportar, además de estar vinculado a limitaciones morfológicas, ya que las hormigas cortadoras de hojas tienen patas metatorácicas más grandes que las hormigas cortadoras de pasto (Fowler et al., 1986), puede verse influenciado por factores relacionados a la manipulación y el transporte, ya que fragmentos más largos provocan el desplazamiento del centro de gravedad dificultando así la maniobrabilidad y por lo tanto el transporte, además de reducir la velocidad (Röschard y Roces, 2002).

Es así que surgen dos hipótesis planteadas por Burd. Las mismas intentan explicar, por qué las hormigas seleccionan tamaños de fragmentos que no maximizan las tasas de transporte y el suministro de forraje al nido.

La primera hipótesis considera la aparición de interferencias entre las obreras, al acceso en los sitios de corte en el margen de la hoja (Burd, 1996b). Burd predice que si las hormigas cortaran fragmentos de hojas más pequeños, disminuiría la interferencia en los sitios de corte y mejoraría la tasa de transporte (Burd, 1996b). Pero hasta el momento, la amplia literatura de hormigas cortadoras de hojas, y estudios a campo han proporcionado poco apoyo a las predicciones derivadas de esta hipótesis (Burd, 2000).

En la segunda hipótesis, Burd y Howard (2005a, 2005b), sugieren que el hecho de que las obreras opten por transportar fragmentos más pequeños, en relación a lo que realmente pueden cargar, se debe a factores evolutivos. Es así que Burd y Howard (2005a) argumentan que la maximización de la tasa de transporte, no implica la maximización de la tasa global de procesamiento subterráneo de los fragmentos (entrega y procesamiento). Es decir, el tamaño del fragmento afecta los procesos de incorporación al hongo, dado que el

tiempo para desarrollar las actividades subterráneas es mayor al tiempo requerido para coleccionar fragmentos de material vegetal.

Mediante el uso de un modelo matemático, Burd y Howard (2005b) argumentaron que el tamaño del fragmento que maximizaría la tasa de alimentación general de la colonia, se corresponde bien con el tamaño de los fragmentos cosechados naturalmente por las hormigas cortadoras de hojas, a pesar de estar por debajo del tamaño que maximizaría la tasa de entrega individual de cada obrera.

Se argumenta que podrían haber pequeñas ventajas a nivel de colonia si las forrajeras maximizan su propio rendimiento (cortando fragmentos más largos) pero causaría un cuello de botella generando pobres rendimientos en el procesamiento de tejidos dentro del nido, de manera que los desajustes entre sus correspondientes tasas podrían ser desventajosos en términos evolutivos. Así, el tamaño del fragmento cortado por una hormiga cortadora bajo condiciones naturales podría ser el resultado de una compensación evolutiva, entre la maximización en la tasa de cosecha en el sitio de corte y minimizar el efecto del tamaño del fragmento en la tasa de transporte de material vegetal.

Sin embargo, la observación de que la tasa de entrega a la colonia puede exceder su tasa de procesamiento, podría ser solo un resultado de laboratorio (Burd y Howard, 2005a), dada la disposición y estructura de los nidos. Si esto es así, la hipótesis que plantea que la determinación del tamaño del fragmento se realiza en base a las exigencias del procesamiento subterráneo, es poco probable.

En la actualidad sigue sin resolverse si la selección del tamaño de la carga por hormigas cortadoras de hojas podría estar involucrada en la optimización de la actividad en los procesos subterráneos o en la maximización de la tasa de entrega de tejido vegetal bajo ciertas limitaciones morfológicas. Estudios comparativos en ambas especies podría ayudar a responder esa pregunta (Bollazzi y Roces, 2009).

2.4. DAÑOS

Las hormigas cortadoras de hojas se conocen como importantes plagas forestales; son capaces de limitar la producción mediante el daño provocado

por la defoliación, comprometiendo el crecimiento y supervivencia de los árboles.

Los costos económicos asociados al daño de los plantines y los esfuerzos de manejo de estas plagas, se pueden reducir mediante la evaluación de sus efectos antes de que alcancen los brotes y causen niveles de daño económico, o antes de establecer nuevas áreas de cultivos.

Las hormigas cortadoras de hojas *Atta* y *Acromyrmex spp* son una de las plagas más importantes en la forestación en América del Sur, factor limitante para este sector (Cherrett, Fowler et al., citados por Farji-Brenert et al., 2011).

Dentro de los daños que causan se han reportado defoliaciones entre el 14% y 50% de los plantines de coníferas en plantaciones de Brasil y Venezuela (Jaffé, Vilela, Antunes y Della Lucia, Araújo Da Silva et al., Cantarelli et al., citados por Farji-Brenert et al., 2011). A su vez, se confirmó visualmente que éstas, son las únicas plagas responsables del forrajeo de acículas en coníferas. También se demostró, en plantaciones jóvenes de *Pinus contorta* que a razón de unas pocas semanas, más del 50% de las acículas fueron cosechadas por las hormigas, observándose en repetidas ocasiones la defoliación completa de las plantas. Los daños realizados por el corte de las hojas de los árboles menores a seis meses de edad (jóvenes), pueden causar una reducción de 32% en la altura, 25% en la circunferencia y hasta una pérdida del 60% de la producción de madera (Della Lucia, citado por Farji-Brenert et al., 2011).

En consecuencia, los métodos de control de hormigas cortadoras de hojas pueden implicar hasta un 5% de los costos totales de plantación y abarcan el 75% de los costos del control de plagas en general (Jaffé, Vilela, citados por Farji-Brenert et al., 2011).

Debido a que las zonas de interés para la producción de bosques se superponen con la distribución geográfica de hormigas pertenecientes al género *Acromyrmex* (Farji-Brenert y Ruggiero, Farji-Brenert y Corley, Schlichter y Laclau, Loguercio y Deccechis, citados por Farji-Brenert et al., 2011), comprender cuales son las especies menos preferidas por las hormigas cortadoras de hojas es de importancia práctica. Por ejemplo: se sabe que *Acromyrmex lobicornis*, es una de las principales plagas de la agricultura y la silvicultura en regiones de Argentina (Bonetto, Pilati et al., De Coll, citados por Farji-Brenert et al., 2011) presenta tasas de defoliación que están en el rango

de 2,5 a 8,5 kg/colonia/año, y son más altos que en otras especies de *Acromyrmex* (Pilati et al., citados por Farji-Brenert et al., 2011).

Algunos estudios demostraron que las hormigas no se alimentan de todas las plantas con la misma intensidad (Howard, 1987, 1988) y que la preferencia de estas depende de la especie y la edad de las hojas, existiendo mayor preferencia por hojas jóvenes (Farji-Brenert, 2011). Además las hormigas pueden discriminar entre especies de plantas y edad de hojas (Howard, Folgarait et al., citados por Farji-Brenert et al., 2011). Respecto a esto, especies de plantas y hojas con menor contenido de compuestos secundarios y mejor estado nutricional, son preferidas a menudo por las hormigas cortadoras de hojas (Berish, Howard, Barnola et al., citados por Farji-Brenert et al., 2011).

El contenido de agua es también un buen indicador, teniendo preferencia por aquellas hojas con mayor contenido de agua, ya que son un mejor sustrato para el cultivo del hongo (Bowers y Porter, citados por Farji-Brenert et al., 2011).

Es importante estudiar la capacidad que tiene cada especie de hormiga en afectar un cultivo de interés. Esta información puede ser útil para recomendar prácticas forestales y realizar una correcta selección de las especies de árboles a plantar, si se quisiera complementar con un control cultural.

2.5. CONTROL DE HORMIGAS CORTADORAS

Hasta el día de hoy, ninguna de las estrategias de control ha proporcionado resultados efectivos, a excepción del control químico. La mayoría de los insecticidas efectivos se han prohibido por ser no selectivos y presentar amplia toxicidad.

Las hormigas cortadoras son insectos de difícil control, ya que poseen mecanismos físicos y de comportamiento (Dowd, Santos et al., Giraldo-Echeverri, citados por Montoya-Lerma et al., 2012) que les permiten resistir a la acción de los métodos químicos, biológicos, mecánicos y culturales que han sido utilizados hasta el momento (Boaretto y Forti, 1997), y que se describen a continuación.

2.5.1. Control mecánico

Dentro del control mecánico se pueden citar dos prácticas sencillas de aplicar: eliminación de la reina y tratamientos con compost. Para el primer caso, se debe tener en cuenta la duración del vuelo nupcial, que es específico para cada región. Este método consiste en excavar los montículos formados recientemente (con una profundidad de 15 a 20 cm) para eliminar a la reina, impidiendo de este modo el crecimiento de la colonia (Giraldo, 2007).

El tratamiento con compost está basado en una mezcla de compuestos orgánicos (hojarasca, estiércol de aves, melazas, levaduras) con inorgánicos (cal y agua). Primero se realiza una intervención mecánica con pala y luego se aplica la mezcla uniformemente sobre el nido, la cual se cubre con nylon negro durante un período de 2 semanas.

Si bien estos métodos tienen la ventaja de ser efectivos, económicos y ambientalmente seguros, su aplicación se ve restringida a pequeñas superficies y colonias recién formadas.

2.5.2. Control cultural

La diversificación de cultivos y el uso racional de sustancias químicas (pesticidas y fertilizantes) son la principal estrategia del control cultural (Giraldo-Echeverri, 2005). Se han hecho estudios que comprueban que la diversificación de especies, reduce el forrajeo y previene la pérdida de biomasa. Además favorece el establecimiento de fauna benéfica, especialmente de aves, contribuyendo a la supresión natural de hormigas cortadoras de hojas (Giraldo, Molina et al., citados por Montoya-Lerma et al., 2012).

Algunos investigadores han estudiado el uso de plantas tóxicas como cultivos trampa para el control de hormigas cortadoras. Tiempo atrás, el sésamo (*Sesamum indicum*) fue nombrado como planta con propiedades tóxicas, y más recientemente se han tratado de demostrar científicamente los efectos tóxicos de esta planta. Al parecer el sésamo induce una respuesta fisiológica en las hormigas cortadoras de hoja, representado por altas tasas respiratorias, además de otros efectos perjudiciales (Hebling-Beraldo et al., 1991). Se sabe que las hormigas tienen la capacidad de seleccionar plantas a la hora del corte, además, existen pruebas de que el hongo cultivado por hormigas puede metabolizar sustancias tóxicas derivadas de las plantas.

Existen resultados consistentes sobre la selectividad de *Eucalyptus* por parte de las hormigas, lo que podría ser útil para reducir la población de esta plaga, a través de la planificación en términos de composición de especies y orígenes de los bosques (Boretto y Forti, 1997).

Estos estudios aunque reducirían el impacto ambiental ocasionado por los productos químicos y derivados, requieren de tiempo y dinero para realizarlos por lo que su competencia en relación a otros métodos de control ha disminuido.

2.5.3. Control biológico

Es un método prometedor para la aplicación de técnicas que reduzcan el incremento en las poblaciones de hormigas cortadoras, aunque se debería tener conocimientos de los ciclos biológicos dado que el 99,95% de las reinas mueren por resistencia a condiciones climáticas adversas antes de establecer su nido.

En la naturaleza, parasitoides, predadores (vertebrados e invertebrados) y microorganismos en conjunto, parecen limitar la población de hormigas reinas, especialmente durante el proceso de fundación del nido. Aves salvajes y domésticas, principalmente especies insectívoras y omnívoras, son importantes enemigos naturales, así como ácaros, hormigas y escarabajos son los principales artrópodos predadores de hormigas cortadoras (Boaretto y Forti, 1997).

Los foridios son los parasitoides más renombrados en hormigas, suelen encontrarse en plantas y flores cercanas a sus nidos, procurando oviponer dentro del cuerpo de las obreras. Se conocen más de 20 especies de moscas en las familias Phoridae, que parasitan obreras de *Atta* y *Acromyrmex* (Feener y Moss, 1990). Si bien sus tasas de parasitismo son relativamente bajas, su presencia reduce el número de hormigas que forrajean y el tamaño de corte de los fragmentos (Bragança et al., citados por Montoya-Lema et al., 2012).

Elizalde y Folgarait, citados por Montoya-Lema et al. (2012) reportaron recientemente (2010) en Argentina, 15 especies de foridios asociados a *Atta* y *Acromyrmex*. En los últimos años los investigadores se han preocupado por

mejorar el conocimiento en los ciclos biológicos de los enemigos naturales, con el fin de criarlos en masa en el laboratorio, para su consecuente liberación. Sin embargo, el progreso es insuficiente en programas de control.

Indudablemente, la opción de control biológico más estudiada y ampliamente utilizada es el uso de microorganismos entomopatógenos, principalmente hongos o extractos de plantas. Un enfoque innovador es la mezcla de extractos de plantas, con patógenos en forma de cebos, concentrándose en las hormigas y en el hongo simbiótico a la vez. Pudiendo causar toxicidad solo en hormigas, solo en el hongo o en ambos, con menor impacto ambiental que los insecticidas químicos (Almeida et al., 2007). A pesar de que el método ha mostrado resultados satisfactorios, es necesario continuar investigando con el fin de aumentar el atractivo de los cebos.

Si bien los resultados del control microbiano en hormigas cortadoras de hojas han sido prometedores en condiciones de laboratorio, se deben superar algunos obstáculos. Uno de ellos es la brecha entre las altas tasas de eficiencia obtenidas en laboratorio y los discretos resultados obtenidos en el campo (Boaretto y Forti, 1997). Básicamente, no hay concordancia alguna entre la alta eficiencia de los agentes de control microbiano testeado en laboratorio y su eficiencia variable e irregular a campo (Varón, Herrera, citados por Montoya-Lerma et al., 2012). La dificultad en la obtención de datos más consistentes en condiciones de campo, puede estar relacionada con las estrategias de defensa de las hormigas y del hongo mutualista.

La mayor limitante en el control biológico es la notable capacidad que tienen las hormigas cortadoras de hojas, para detectar, defenderse y reponerse del ataque de los patógenos bajo condiciones naturales (Montoya-Lerma et al., 2012).

Se ha sugerido que las obreras combinan comportamientos especiales y especializaciones morfológicas para eliminar sustancias antifúngicas y patógenos con potencial para causar daño a la colonia (Schultz, Currie y Stuart, Mueller et al., Fernández, Poulsen et al., Little et al., citados por Montoya-Lerma et al., 2012). Se cree que existe secreción de compuestos antibióticos (ácidos, alcoholes, lactonas) producidos por un par de glándulas metapleurales exocrinas, como un complejo y especializado mecanismo que presentan las

hormigas para proteger a la colonia (Hölldobler y Wilson, Ortius-Lechner et al., Mueller et al., Richard y Mora, Armitage et al., citados por Montoya-Lerma et al., 2012).

Además, se ha demostrado que la cavidad infrabucal, es un complejo dispositivo que filtra partículas. Fragmentos de comida (material vegetal, madera, cadáveres), microorganismos y compuestos que presentan un riesgo potencial, son almacenados en forma de pellets o pequeñas bolitas, en la cavidad y luego expulsados fuera de la colonia (Mueller et al., 2001).

Por si fuera poco, no solo las hormigas tienen mecanismos de defensa especializados, sino que el hongo simbiote también tiene la capacidad de eliminar compuestos tóxicos (Dowd, 1992). Por lo tanto, el desafío consiste en introducir microorganismos oportunistas y generalistas en la colonia, que bajo ciertas circunstancias puedan alterar el crecimiento y desarrollo del hongo simbiote (Rodríguez, citado por Montoya-Lerma et al., 2012).

2.5.4. Control químico

Es el método de control más utilizado en la actualidad para grandes extensiones de cultivos, estos son aplicados directamente sobre el nido o en cercanía a los caminos de entrada al mismo; en formulaciones que van desde cebos granulados, líquidos, en polvo, gases y termonebulización (Boaretto y Forti, 1997).

Los principios activos de las primeras formulaciones eran clorados, principalmente aldrin y heptacloro, los cuales están actualmente prohibidos en varios países. Productos basados en fosfatos, carbamatos y piretroides han sido ampliamente usados para el control de hormigas cortadoras de hojas en la totalidad de las áreas neotropicales (Boaretto y Forti, 1997).

Mirex (también conocido como dodecacloro) se utilizó por varias décadas (ATSDR 1995, RAPAL 2011) hasta que fue identificado como contaminante orgánico persistente (UNEP, 2011) y su uso fue prohibido en Estados Unidos, Argentina, Brasil, Costa Rica, Ecuador, Méjico, Perú y Uruguay (RAPAL 2011, Montoya-Lerma et al. 2012).

2.5.4.1. Cebos tóxicos granulados

La formulación más utilizada hoy en día se basa en los cebos tóxicos granulados, ya que han demostrado ser eficientes, prácticos y económicos, proporcionan una mayor seguridad al operador y ayuda a dispensar la mano de obra y equipo especializado permitiendo el tratamiento de nidos en zonas de difícil acceso (Loeck y Nakano, 1984). Generalmente se distribuyen de manera sistemática (2 a 4 kg / ha) o en forma localizada si se encuentran los nidos (Nickele, 2013).

Los cebos están compuestos por un sustrato atractivo mezclado con el ingrediente activo (tóxico) en pellets, el insecticida se disuelve generalmente en aceite de soja y posteriormente es incorporado al sustrato. El sustrato ampliamente utilizado, por su atractivo y eficacia es la pulpa de cítricos secos, particularmente el derivado de la naranja, aunque se han utilizado otros materiales orgánicos. La pulpa de naranja es altamente atractiva para las hormigas que cortan preferentemente dicotiledóneas. Parece ser adecuado su uso como sustrato para el desarrollo del hongo simbiótico, presentando alto contenido de carbohidratos, nitrógeno y una variedad de vitaminas y microelementos (Boaretto y Forti, 1997).

Existen diversos relatos de devolución o no captura de cebo relacionados a la baja atractividad del sustrato de pulpa cítrica, especialmente para hormigas cortadoras de gramíneas. Estos hallazgos han despertado el interés de los investigadores en la mejora de la capacidad de atracción de los cebos tóxicos a través del uso y formulaciones de otros materiales, tales como vermiculita, polímeros de poliestireno, productos gelatinosos (Etheridge y Phillips, 1976), poliuretano (Juston y Cherrett, 1981), o mediante la adición de extractos de feromonas (Robinson y Cherrett, Robinson et al., Vilela y Howse, citados por Boaretto y Forti, 1997) y plantas (Littledyke y Cherrett, 1978).

El insecticida formulado en cebo tóxico debe actuar por ingestión y presentar algunas características, entre ellas la acción tóxica retrasada con una mortalidad menor al 15% en el primer día de aplicado y mayor al 85% después de 14 días de ofrecido. Debe ser letal a bajas concentraciones, no causar daños al medio ambiente, inodoro y no repelente (Boaretto y Forti, 1997).

Los insecticidas más utilizados para el control de hormigas son: el fipronil, que actúa sobre el sistema nervioso central, específicamente sobre el sistema GABA (ácido gamma-aminobutírico). Sulfluramida, que actúa en el proceso de la fosforilación oxidativa en la mitocondria, lo que altera la producción de ATP (Schnellman y Manning, 1990) y deltametrina. Estos insecticidas no son específicos y pueden causar efectos tóxicos indeseables para las especies no objetivo, además, pueden contaminar fuentes de suelo y agua.

El control de las hormigas involucra químicos costosos, mano de obra para la ejecución y seguimiento. En las colonias, los cebos a base de sulfluramida, son transportados y distribuidos uniformemente. Al llegar a la cámara del hongo, se hidratan, fragmentan y finalmente son incorporados. La incorporación de los fragmentos se produce en el jardín de hongos (6 a 18 horas después de la oferta de cebo). En los procesos de limpieza, hidratación e incorporación de gránulos, del 50% al 70% de las obreras se contaminan (Forti et al., Pretto, citados por Boaretto y Forti, 1997). Transcurridos tres días, se registran ceses en la alimentación, y mortalidad de obreras y generalistas. Después del cuarto día, se ha desorganizado la colonia, a pesar de que la reina puede sobrevivir hasta 40 días (Boaretto y Forti, 1997).

Así, muchos productos de diferentes grupos químicos han sido y siguen siendo probados, incluyendo el fósforo, carbamatos y piretroides, substancias reguladoras-inhibidoras del crecimiento, reproducción, etc.

2.5.4.2. Líquidos

Las formulaciones líquidas fueron muy poco utilizadas debido a la baja eficiencia y a la necesidad de entrar en contacto con la hormiga para su posterior muerte. Además de esto se suma el trabajo de perforación del hormiguero y las pérdidas por lavado en el suelo. Los compuestos más utilizados son: aldrin, heptacloro y MM 33 (bromuro de metilo capturado por disolvente orgánico). Ninguno de los compuestos utilizados ha mostrado gran eficiencia en el control de esta plaga, Della-Viella, citado por Boaretto y Forti (1997), concluyen que el gasto de agua utilizado para su aplicación puede inviabilizar el método de control para áreas extensas y períodos de sequía.

2.5.4.3. Polvos

Estos hormiguicidas constan principalmente de un principio activo de acción de contacto, donde el talco es el vehículo inerte para transportar el producto. Las primeras formulaciones contenían principios activos clorados, aldrín y heptacloro a menudo prohibidos. Además productos de grupos fosfatos, carbamatos y piretroides también se han probado en las formulaciones en polvo.

Algunas investigaciones mostraron un 100% de eficiencia en el uso de los productos en polvo, pero la falta de conocimiento de la arquitectura de los nidos ha generado errores graves, desacreditando los resultados. Dado que los nidos adultos presentan una gran complejidad estructural, lo que hace imposible alcanzar mediante contacto todas las cámaras que lo componen. Por ejemplo, Moreira (1996), encontró aproximadamente 8000 cámaras de hongo en una colonia de *Atta laevigata*, excavado a una profundidad 8 metros.

Además de estos resultados se suma la necesidad de tener suelos secos y condiciones climáticas que favorezcan la aplicación.

2.5.4.4. Termonebulización

Este método implica la atomización directa a través de calor de un hormiguicida (transportado por medio de aceite diesel o aceite mineral), en los puntos de entrada al hormiguero por medio de equipos denominados termonebulizadores (Boaretto y Forti, 1997).

En este sistema de aplicación, se han probado muchos productos entre ellos clorados (heptacloro), carbamatos (isoprocabe), piretroides (deltametrina, resmetrina, decametrina) y fósforo (clorpirifos) (Boaretto y Forti, 1997).

La termonebulización se destaca por ser un método eficaz para combatir grandes nidos de hormigas y grandes áreas de reforestación, donde el uso de cebo no es económicamente factible, aunque el método tiene desventajas operativas, económicas y el mantenimiento del equipo es una importante barrera para su viabilidad (Boaretto y Forti, 1997).

2.5.4.5. Gases

Es uno de los métodos pioneros en el control de hormigas cortadoras, hoy en día se sigue utilizando, mediante la formulación de bromuro de metilo comercializado en forma líquida y lista para usar, eliminando el uso de los equipos para su aplicación. Este es un producto eficaz en el control de hormigas, pero es costoso y requiere de mano de obra especializada para su aplicación, al ser muy peligroso (Anjos et al., citados por Boaretto y Forti, 1997). El bromuro de metilo es un fumigante permitido solo para el uso de hormigas y dada su toxicidad es probable que a futuro, su uso se vea restringido.

2.6. HIPÓTESIS

Los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras no se ajustan a las cargas que las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* seleccionan durante el forrajeo, lo que disminuye la velocidad de transporte, repercutiendo negativamente en la tasa de transporte del cebo y por lo tanto en la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Para poder estudiar comparativamente el transporte de carga natural y cebo, y poder determinar: si el peso de los cebos tóxicos se encuentra dentro del rango de las cargas naturales, y si las hormigas son capaces de transportarlo, se realizaron mediciones a campo y trabajos en laboratorio.

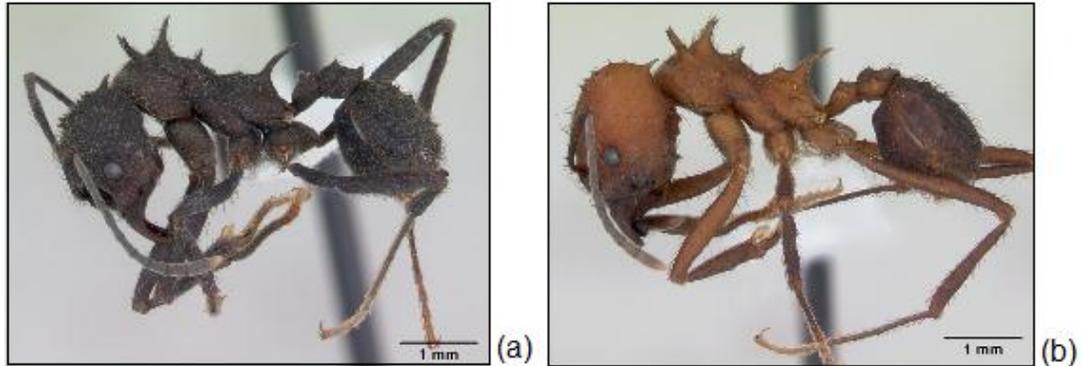
3.1. TRABAJO DE CAMPO

Para la realización de este trabajo se identificaron 10 hormigueros al azar de cada una de las especies de interés (*Acromyrmex lundii* y *Acromyrmex heyeri* (Figura 4), en el predio perteneciente a Facultad de Agronomía, ubicado en la calle Garzón 780, Montevideo y en diversos puntos del parque del Prado de Montevideo.

Para identificar los ejemplares de interés a campo, nos basamos en características anatómicas del insecto y características de los nidos, observables a simple vista. Se distinguen las hormigas cortadoras (género *Acromyrmex*), por la presencia de numerosos pares de espinas en el tórax (Figura 5), característica que no presentan las hormigas clasificadas como no cortadoras. Luego de identificado esto, se procedió al reconocimiento de la especie.

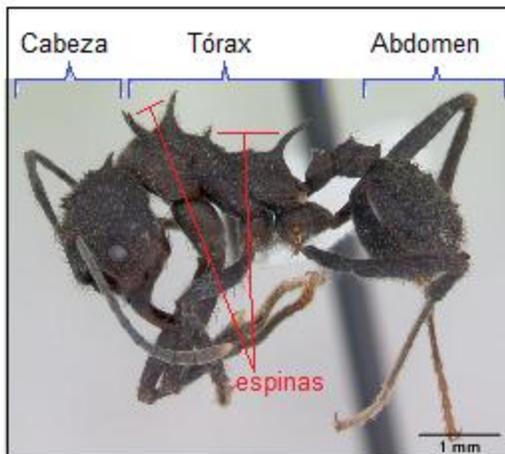
Reconocemos a las obreras de *Acromyrmex lundii* por su color negro mate (opaco) y por presentar tubérculos poco pronunciados en el abdomen, además sus nidos son subterráneos. Mientras que las obreras de *Acromyrmex heyeri* se reconocen por su color rojizo en la cabeza y en el tórax, el abdomen es de color negro y las espinas del tórax son muy pronunciadas. El nido puede ser superficial, ya sea formado por restos de hojas o pastos, o puede ser subterráneo, con tierra suelta alrededor de los orificios.

Figura 4. Imagen de *Acromyrmex lundii* (a), *Acromyrmex heyeri* (b).



Fuente: WILL ERICSON (2002).

Figura 5. Anatomía externa básica de una hormiga



Fuente: modificado de WILL ERICSON (2002).

En cada hormiguero se buscó un camino de forrajeo libre de vegetación, y se seleccionaron hormigas que transportaran carga natural o cebo ofrecido. A las hormigas seleccionadas se les midió el parámetro: tiempo que demora en transportar la carga en una distancia de 30 cm. Para ello se colocó una varilla de 30 cm al costado del camino de forrajeo y con un cronómetro se registró el tiempo (Figuras 6 y 7).

Figura 6. Materiales



Figura 7. Trabajo de campo



Finalmente, con ayuda de una pinza, se colocaron e identificaron las hormigas seleccionadas dentro de tubos plásticos con su correspondiente carga, para luego llevar a cabo los correspondientes trabajos de laboratorio (Figura 8).

Figura 8. Colecta de muestras (a y b)



(a)



(b)

3.2. TRABAJO DE LABORATORIO Y OBTENCIÓN DE DATOS

Luego de obtener las muestras acondicionadas se procedió a matar a las hormigas mediante el congelado de las mismas (a -4°C), por un período aproximado entre 24 y 48 hs (Figura 9), intentando mantener las características tanto del insecto como de la carga lo más inalteradas posible, para proceder

luego a las mediciones de laboratorio correspondientes y sin interferir en los resultados.

Figura 9. Acondicionamiento de muestras.



Previo a las mediciones se construyeron tablas de registro de datos: peso de la hormiga y peso de la carga, donde se identificaron debidamente los distintos individuos de ambas poblaciones (*A. lundii* y *A. heyeri*), añadiendo el parámetro obtenido a campo: tiempo que demora una hormiga en recorrer 30 cm cuando transporta una carga.

Para realizar las mediciones se extrajeron las muestras del congelador, se tomaron de uno en uno los tubos plásticos y se separó el insecto de su carga, para finalmente ser pesados por separado en balanza de precisión (OHAUS, modelo AS60C, USA), colocando siempre un papel para apoyar las muestras evitando la contaminación, obteniendo una precisión de 0,1 mg (Figura 10).

Figura 10. Balanza de precisión



A partir de los datos obtenidos y organizados en tablas se procedió a la obtención de otros parámetros de interés para la realización de este trabajo.

En primer lugar se calculó el índice de carga. Como todo índice no tiene unidades, y relaciona el peso de la hormiga con el peso que ésta transporta, por lo que es útil para averiguar si existe una relación entre el tamaño de la hormiga y lo que ésta puede cargar. En sí, representa cuantas veces es capaz una hormiga, de cargar su propio peso.

Luego se determinó la velocidad de transporte, medida en mm/s. Este parámetro es importante para relacionar el efecto que pueda generar el tamaño de la carga en la velocidad de transporte de la misma y por ende para averiguar si existe interacción entre el índice de carga y la velocidad, y como se vería afectada.

Finalmente se determinó la tasa de transporte, medida en mg*mm/s. La tasa de transporte indica la cantidad de material transportado (mg) a una velocidad de desplazamiento dada (mm/s). Este parámetro es útil para conocer si existe alguna relación entre el tamaño del fragmento y la velocidad de transporte con el tamaño de la hormiga. Luego de estudiar cómo afectan los parámetros mencionados anteriormente, se podrá determinar (en caso de existir algún tipo de relación), cuál es el parámetro que tiene mayor influencia al momento de determinar el transporte de una determinada carga. Además la tasa de transporte sirve para resumir la interacción resultante entre parámetros anteriormente calculados y poder estudiar su comportamiento en conjunto (sirve para estudiar el comportamiento de varias variables en simultáneo).

3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para poder comparar los resultados obtenidos, se recurrió al análisis estadístico de los mismos. Este análisis implica en primera instancia estudiar mediante el método de regresión la interacción entre las variables. Las hormigas son polimórficas, es decir, existen diferencias en peso tanto dentro de las poblaciones como dentro de las colonias. Además el peso de la hormiga es una covariable, y por eso se recurre al método de regresión, para saber si existe un efecto de tal covariable sobre el resto de las variables de interés. Mediante este método, se comparan las pendientes de dos grupos diferentes, y si el resultado indica que no existen diferencias significativas, estamos aptos para comparar entre ambos grupos.

Con el valor de r^2 definimos la asociación entre las dos variables dispuestas en cada gráfico, determinando así, si existe o no correlación entre ellas. Para ello nos basamos en el rango esperable $0 \leq r^2 \leq 1$. Cuanto más cercano a cero esté r^2 , menor es la posibilidad de que exista correlación entre dichas variables, por lo cual no se observará una relación de tipo lineal en los gráficos.

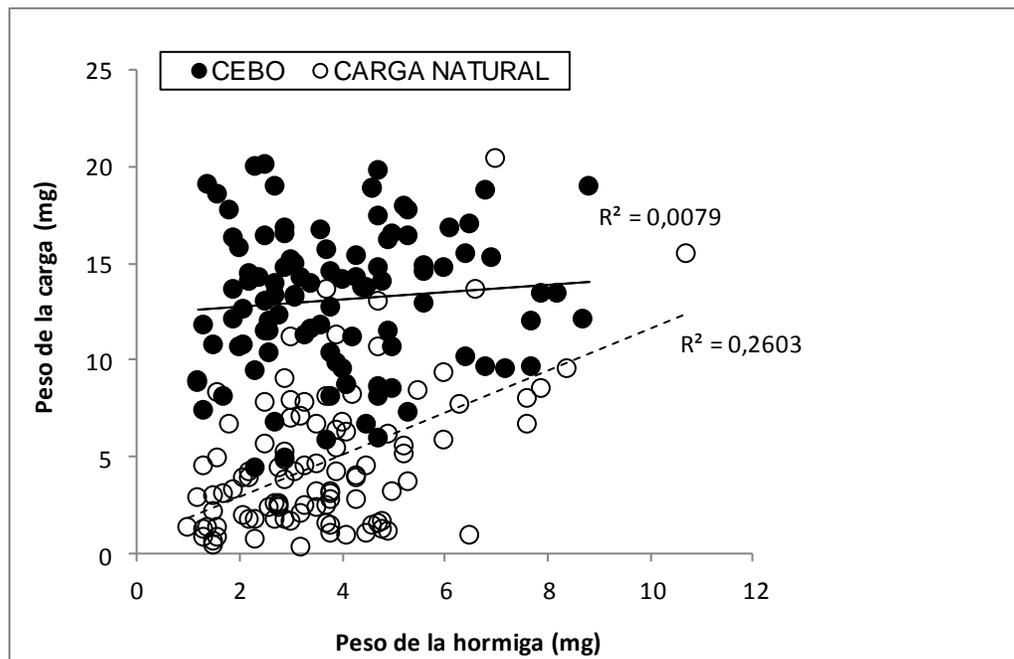
Si la covariable no tiene efecto sobre el resto de las variables, es decir, si la regresión no es significativa, no se podrá comparar mediante este método y se procederá a realizar un contraste de medias mediante test de normalidad. Este test se aplica a conjuntos de datos para determinar su similitud con una distribución normal. Es decir, la hipótesis nula es si el conjunto de datos es similar a una distribución normal teniendo en cuenta un p-valor. Si $p > 0,05$, estamos frente a una distribución normal, por lo que a continuación se procederá al uso de test paramétricos (Wikipedia, s.f.). De suceder lo contrario, o sea, obtener un valor de $p < 0,05$, indicaría que estamos frente a un tipo de distribución diferente a la normal y se procederá al uso de test no paramétricos (test de Mann-Whitney Rank Sum).

El test de Student, compara las medias muestrales de dos conjuntos de datos y establece si la diferencia es estadísticamente significativa o es atribuible al azar. Mientras que el test de Mann-Whitney Rank Sum compara dos poblaciones o muestras independientes de diferentes tamaños, está basada en el ordenamiento gráfico para el cual se definen “rangos de observación” en base a sus medianas y se usa para comprobar la heterogeneidad de dos muestras ordinales.

4. RESULTADOS

En la siguiente figura se observa para *A. lundii* que el peso del cebo es mayor al peso de la carga natural, existiendo diferencias significativas entre ambas variables.

Figura 11. Peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg) en *Acromyrmex lundii*.



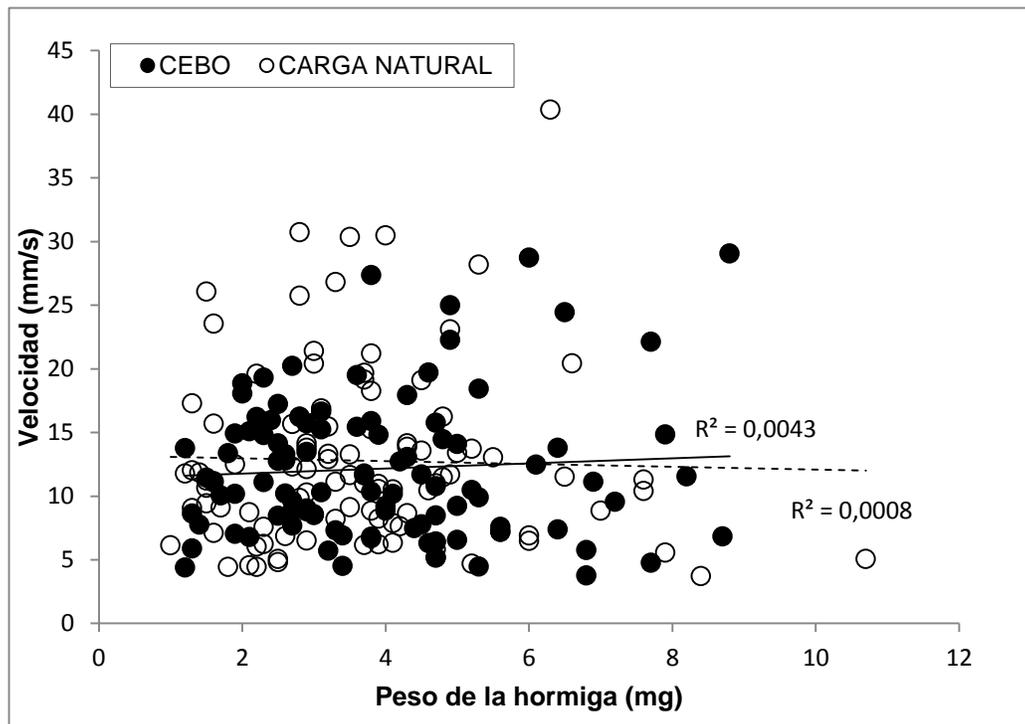
Se evidencia que no existe correlación entre el peso del cebo y el peso de la hormiga, ($PC = 12,393 + 0,181 \cdot PH$; $r^2 = 0,008$; $P = 0,378$). Esto significa que el tamaño de la hormiga es independiente del peso de la carga, hormigas grandes o chicas pueden cargar un mismo peso. Por ejemplo, hormigas de 2 mg o de 8 mg son capaces de cargar un peso de 10 mg.

Sin embargo, ocurre lo contrario para el caso de cargas naturales, existiendo correlación entre el peso de la hormiga y el tamaño del fragmento, ($PC = 0,787 + 1,081 \cdot PH$; $r^2 = 0,260$; $P < 0,001$). Esto permite deducir que existe selección del tamaño de la carga durante el forrajeo cuando se trata de cargas naturales. Por lo que hormigas más grandes cargan pesos más grandes, no así cuando el material que transportan es cebo.

La relación entre el peso de la hormiga y el peso de la carga reflejan la existencia de diferentes correlaciones, que impiden su comparación. Es por esto que se realizó el test de Mann-Whitney Rank Sum para comparar medianas, donde se observaron diferencias significativas ($U_{100}=628,500$, $P<0,001$).

En cuanto a los resultados de velocidad en función del peso de la hormiga para *A. lundí*, se observa que no existe correlación para las variables evaluadas (Figura 12). Para el caso del cebo ($V=11,378+0,200*PH$; $r^2=0,004$; $P=0,515$) y para carga natural ($V=13,204-0,112*PH$; $r^2=0,0008$; $P=0,780$). Por lo que la velocidad no se ve afectada por el tipo de carga (cebo o carga natural), presentando un rango entre 5 y 20 mm/s, independientemente del peso de la hormiga.

Figura 12. Velocidad (mm/s) en función del peso de la hormiga (mg) en *Acromyrmex lundí*.

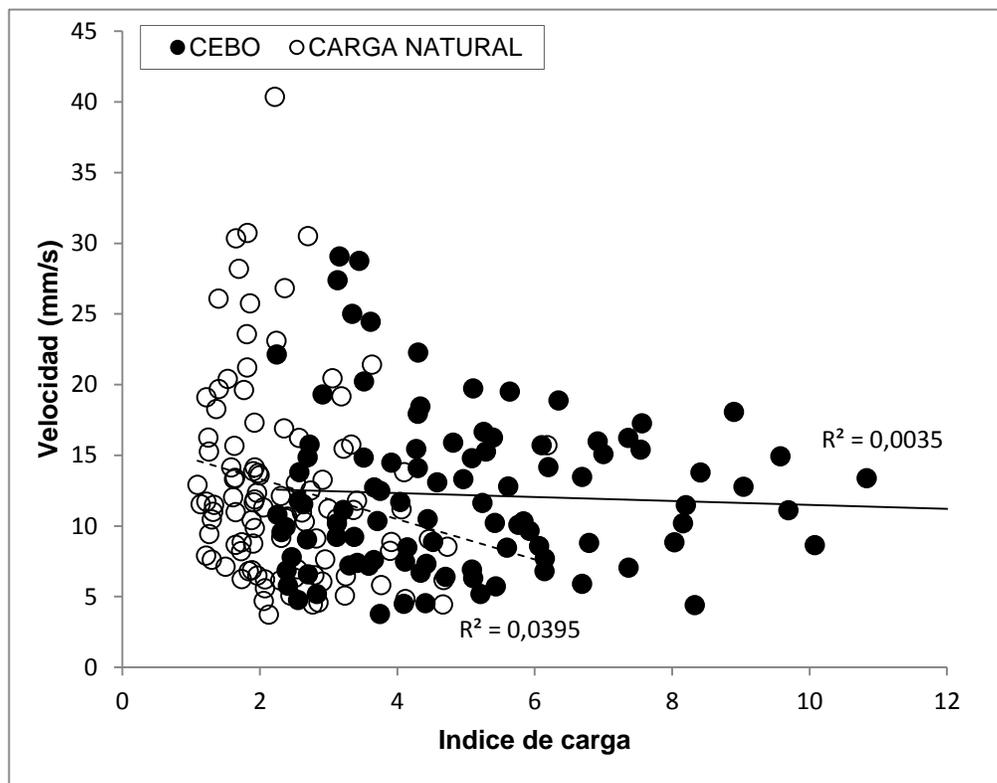


Como no se pudieron comparar los datos en base a sus correlaciones (dado que en ninguno de los casos fue significativa), se realizó el test de Mann-

Whitney Rank Sum, para comparar medianas, dando como resultado ($U_{100}=1569,000$, $P<0,001$).

En la Figura 13, podemos observar que los menores índices de carga están dados por la carga natural, esto se debe a que los pesos de la carga natural son menores en comparación al peso del cebo.

Figura 13. Velocidad (mm/s) en función del índice de carga en *Acromyrmex lundii*.

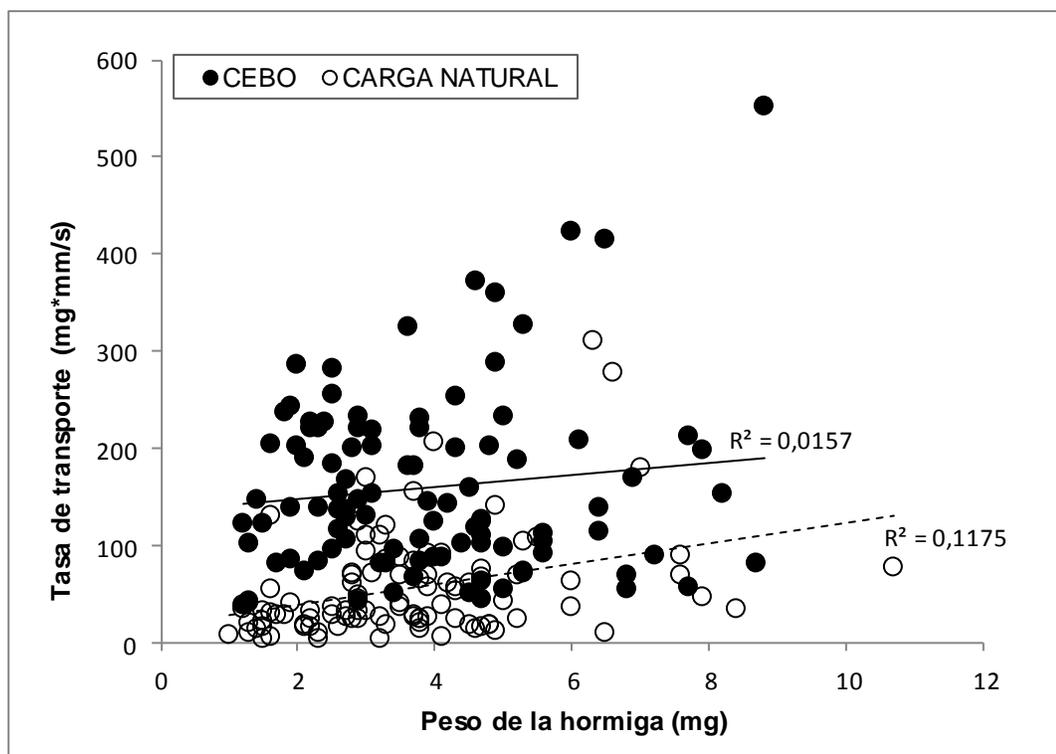


Se observa además que la velocidad es independiente del índice de carga para ambos casos (cebo y carga natural). Esto quiere decir que las obreras se trasladan a una misma velocidad independientemente de cuanto estén cargando, ya que no existe correlación entre ambas variables. Para el caso del cebo los valores observados son ($V=12,879-0,139*IC$; $r^2=0,004$; $P=0,560$) y para la carga natural los resultados son los siguientes ($V=16,179-1,426*IC$; $r^2=0,040$; $P=0,048$).

Al no poder comparar ambas situaciones por su correlación, se realizó el test de Mann-Whitney Rank Sum, para concluir si existen diferencias entre sus medianas. En base a los resultados de dicho test se observan diferencias significativas ($U_{100}=968,000$, $P<0,001$).

En la Figura 14, podemos observar que el peso de la hormiga no afecta la tasa de transporte para el caso del cebo ($TT=135,516+6,341*PH$; $r^2=0,0157$; $P=0,215$); resultando además en mayores valores al compararlos con las cargas naturales.

Figura 14. Tasa de transporte ($\text{mg}*\text{mm}/\text{s}$) en función del peso de la hormiga (mg) en *Acromyrmex lundii*.



La tasa de transporte es el producto entre la masa del fragmento cargado y la velocidad de transporte. En base a los resultados obtenidos en este trabajo, podemos afirmar, que la velocidad es independiente del tamaño de la carga. Lo que significa que una hormiga puede transportar una determinada masa a una velocidad de 10 mm/s, ya sea que el fragmento pese 10 mg o 40

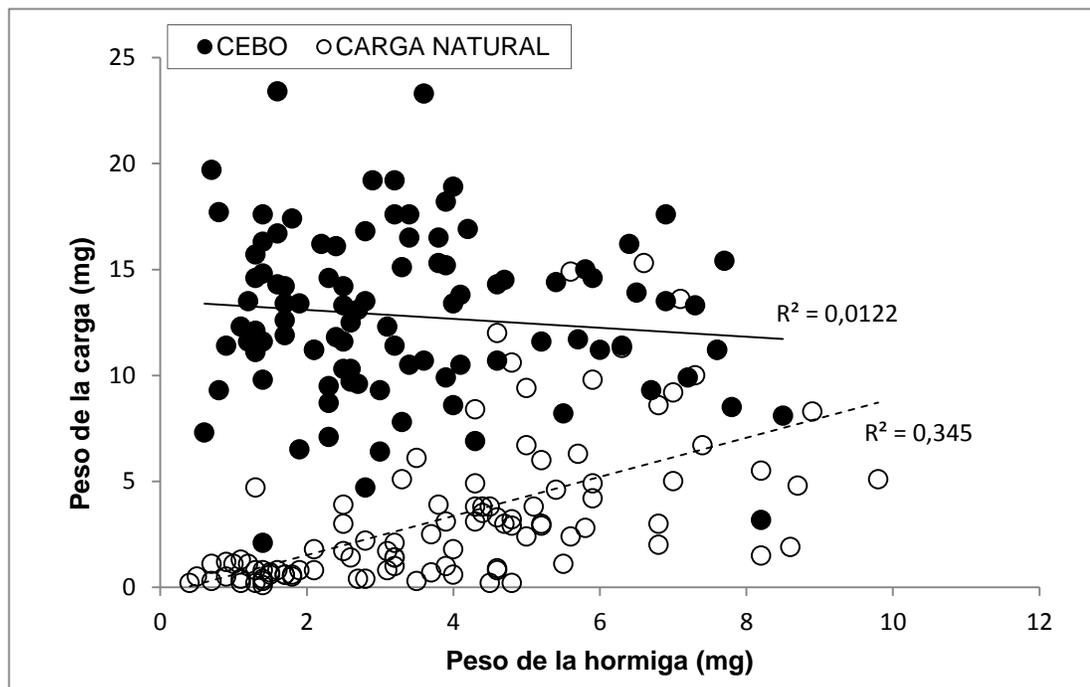
mg. Por lo tanto la tasa de transporte depende de la masa del fragmento transportado, lo que implica que mayores masas dan como resultado mayores tasas de transporte.

Sin embargo, cuando se trata de cargas naturales se observa una correlación entre la tasa de transporte y el peso de la hormiga ($TT=17,893+10,498*PH$; $r^2=0,11$; $P<0,001$), es decir, hormigas de mayor tamaño presentan mayores tasas de transporte.

La tasa de transporte para el cebo y la carga natural presentaron diferentes correlaciones que impiden su comparación, por lo que se realizó el test de Mann-Whitney Rank Sum, dando como resultado diferencias significativas entre sus medianas ($U_{100}=1136,000$, $P<0,001$).

Para el caso de *A. heyeri*, observamos que el peso del cebo es mayor al peso de la carga natural, y que no existe correlación entre el peso de la hormiga y lo que ésta es capaz de cargar cuando se trata de cebo ($PC=13,514-0,211*PH$; $r^2=0,012$; $P=0,275$).

Figura 15. Peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg) en *Acromyrmex heyeri*.



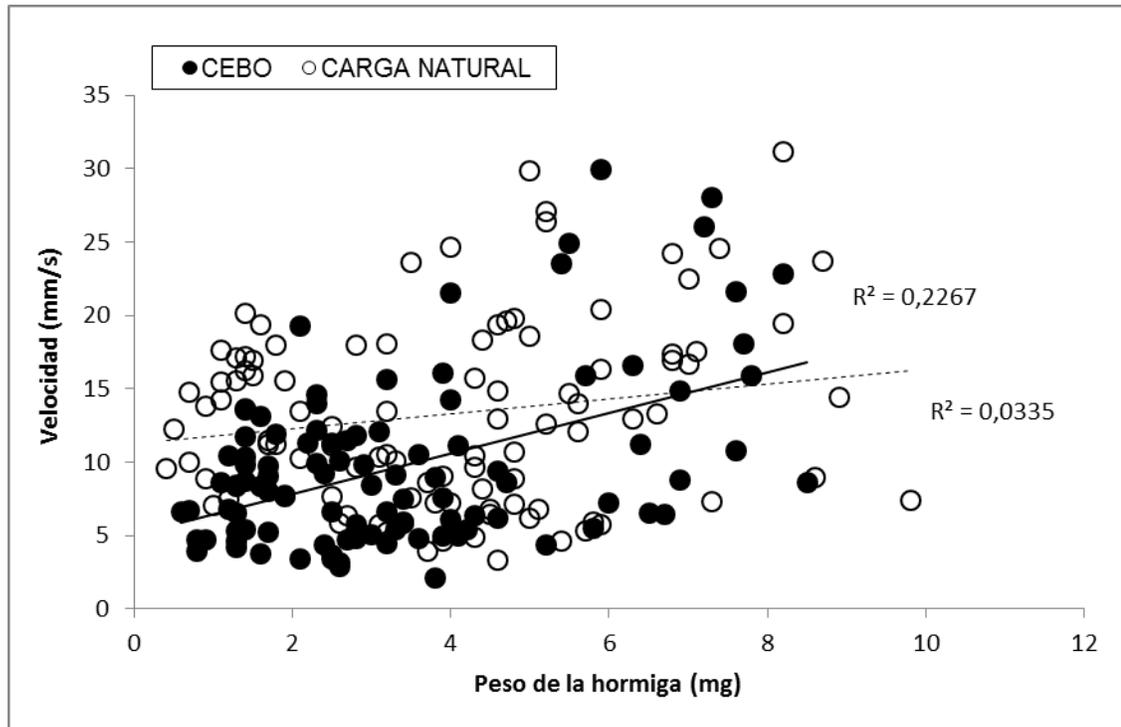
Para el caso de cargas naturales, existe correlación entre el peso de la hormiga y el tamaño del fragmento ($PC = -0,316 + 0,922 * PH$; $r^2 = 0,345$; $P < 0,001$), lo que significa que hormigas más grandes cargan fragmentos más pesados. Estos resultados confirman que las obreras seleccionan el material vegetal durante el forrajeo.

Esto no ocurre en el caso del cebo donde las hormigas se limitan a recoger el material sin considerar su tamaño.

Las diferencias entre las correlaciones son una limitante al momento de comparar, por lo que se realizó el test de Mann-Whitney Rank Sum, poniendo en evidencia que existen diferencias significativas entre sus medianas ($U_{100} = 502,500$, $P < 0,001$).

En la Figura 16, podemos observar que para *A. heyeri* existe correlación entre el peso de la hormiga y la velocidad de transporte para el caso del cebo ($V = 5,062 + 1,380 * PH$; $r^2 = 0,227$; $P < 0,001$). Esto quiere decir que hormigas más grandes transportan el cebo a velocidades mayores. Se puede afirmar que dicha correlación no es significativa, dado que solo el 22% de la variabilidad en la velocidad estaría explicada por el peso de la hormiga. Por lo tanto la velocidad es independiente del peso de la hormiga y del tipo de carga.

Figura 16. Velocidad (mm/s) en función del peso de la hormiga en *Acromyrmex heyeri*.

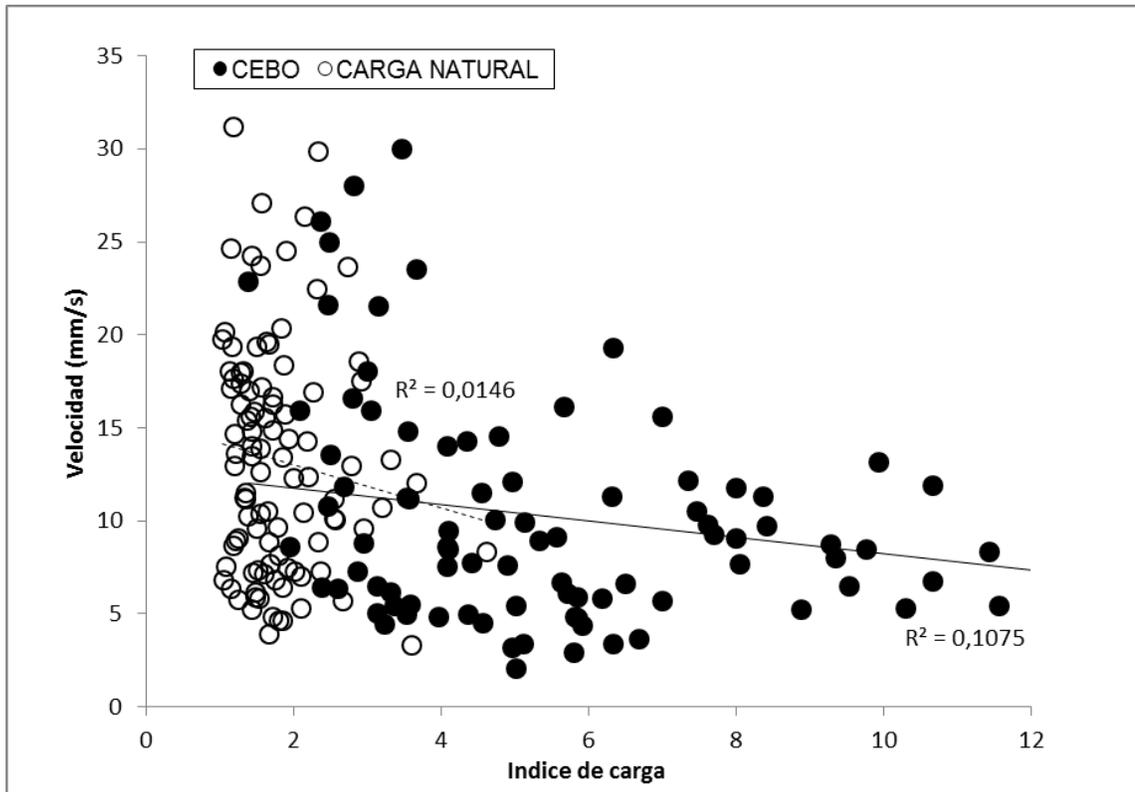


Para el caso de cargas naturales, no existe correlación ($V=11,217+0,510*PH$; $r^2=0,033$; $P=0,069$), es decir que la velocidad de transporte del material vegetal tampoco se ve afectada por el peso de la hormiga ni por el tipo de carga.

Para comparar ambas situaciones se realizó el test de Mann-Whitney Rank Sum dando como resultado diferencias significativas entre la velocidad de transporte del cebo y la carga natural ($U_{100}=3168,000$, $P<0,001$).

En la Figura 17, observamos que los mayores índices de carga están asociados a mayores pesos de carga, relacionados al transporte de cebo. Para este tipo de material, vemos que existe una correlación negativa entre el índice de carga y la velocidad ($V=12,623-0,439*IC$; $r^2=0,108$; $P<0,001$), es decir que la velocidad disminuye a medida que aumenta el índice de carga. Pero esta correlación no es significativa, ya que solo el 10% de la variabilidad observada en la velocidad está explicada por el índice de carga. Por lo tanto podemos decir que la velocidad es independiente del índice de carga.

Figura 17. Velocidad (mm/s) en función del Índice de carga en *Acromyrmex heyeri*.



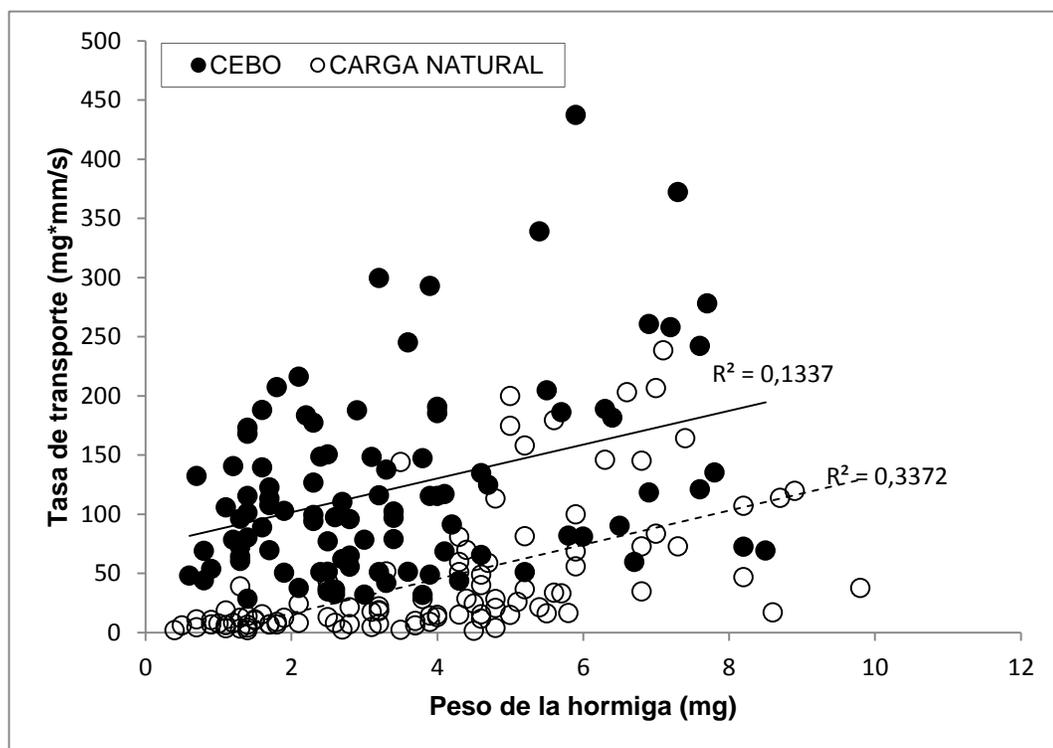
Cuando analizamos los resultados para cargas naturales, observamos que no existe correlación tanto positiva como negativa, entre la velocidad y el índice de carga ($V=15,335-1,162*IC$; $r^2=0,015$; $P=0,231$). Es decir, aumentos en el índice de carga no aumentan la velocidad, ésta varía en un rango de 5 a 25 mm/s independientemente del índice de carga.

Los resultados del test de Mann-Whitney Rank Sum indican que existen diferencias significativas relacionadas al índice de carga entre el cebo y la carga natural ($U_{100}=324,000$, $P<0,001$).

La tasa de transporte es el producto entre la masa del fragmento cargado y la velocidad de transporte. Como vimos en resultados anteriores de nuestro trabajo, la velocidad es independiente del peso de la carga así como del tipo de carga.

Es por esto que la tasa de transporte depende de la masa del fragmento transportado, lo que implica que mayores masas den como resultado mayores tasas de transporte, reflejando una correlación positiva para ambos casos: cebo ($TT=73,083+14,282*PH$; $r^2=0,134$; $P<0,001$) y carga natural ($TT=-12,650+14,477*PH$; $r^2=0,337$; $P<0,001$). Estos resultados se observan a continuación en la siguiente figura.

Figura 18. Tasa de transporte ($mg*mm/s$) en función del peso de la hormiga (mg) en *Acromyrmex heyeri*.



Al aplicar el test de Mann-Whitney Rank Sum se observaron diferencias significativas para cada uno de los materiales evaluados, sugiriendo que los valores más altos de tasas de transporte están asociados al cebo ($U_{100}=1560,000$, $P<0,001$).

Cuadro 1. Resultados estadísticos para las variables PH, PC, IC y TT para *A. lundí* y *A. heyeri*

<i>A. lundí</i>		PH (mg)							
Carga	N	Media	Desvío estandar	Mediana	25%	75%	PC (mg)	IC	TT (mg*mm/s)
CEBO	100	3,553a	1,822	3,750a	2,500	4,925	12,516a	4,661a	137,748a
C.N.	100	3,261b	1,752	3,500b	2,500	4,500	3,425b	2,204b	38,475b
<i>A. heyeri</i>		PH (mg)							
Carga	N	Media	Desvío estandar	Mediana	25%	75%	PC (mg)	IC	TT (mg*mm/s)
CEBO	100	2,837c	2,018	2,850c	1,700	4,275	12,100a	5,494c	101,059c
C.N.	100	3,243b	2,221	4,000d	1,825	5,350	1,872c	1,706d	22,092d

Referencias: PC: peso de la carga; IC: índice de carga; TT: tasa de transporte. Dentro de la misma columna, los valores marcados con la misma letra no difieren estadísticamente según el Test de Student o Mann Witney a un valor de $p < 0.01$.

Cuadro 2. Valores poblacionales promedio para PH y TT en *A. lundí* y *A. heyeri*

	PH (mg)	TT (mg*mm/s)
<i>A. lundí</i>	3,400a	88,112a
<i>A. heyeri</i>	3,040b	61,576b

Referencias: PH: peso de la hormiga; TT: tasa de transporte. Dentro de la misma columna, los valores marcados con la misma letra no difieren estadísticamente según el Test de Student o Mann Witney a un valor de $p < 0.01$.

Como se observa en el Cuadro 1, existen diferencias de peso entre especies cuando transportan cebo. El peso promedio de *A. lundí* transportando cebo es mayor al de *A. heyeri*, teniendo una diferencia de 0,716 mg. Sin embargo, podemos decir que no hay diferencias de peso cuando transportan carga natural (peso promedio de *A. lundí* 3,261 mg y de *A. heyeri* 3,243 mg). La diferencia de peso también se observó a nivel poblacional, siendo mayor el peso promedio de *A. lundí* (3,400 mg), esto refleja que las hormigas pertenecientes a *A. lundí* son de mayor tamaño.

Si ponemos atención en los valores del peso de la carga, podemos observar que existen diferencias entre especies. *A. lundí* selecciona cargas naturales con mayor peso promedio (3,425 mg) en comparación a *A. heyeri* (1,872 mg). Es decir, *A. lundí* carga 1,8 veces más peso que *A. heyeri* cuando se trata de carga natural. En cuanto al cebo, se puede ver que el peso del mismo es constante, y a su vez es mayor que el peso de la carga natural. Si relacionamos el peso del cebo con el peso de la carga natural *A. lundí* es capaz

de cargar 3,6 veces más con respecto a lo que carga naturalmente. Lo mismo se observa para *A. heyeri* siendo capaz de cargar 6,4 veces más.

Haciendo referencia al índice de carga, podemos ver que para ambas especies este índice es mayor cuando transportan cebo, siendo sus valores 4,661 en *A. lundii* y 5,494 en *A. heyeri*. En este caso el índice de carga de *A. heyeri* es mayor al de *A. lundii*. Sin embargo, si observamos el índice de carga cuando transportan carga natural, vemos que en *A. lundii* es de 2,204 y en *A. heyeri* es de 1,706. Es decir que para carga natural ocurre lo contrario, *A. lundii* tiene mayor índice de carga que *A. heyeri*.

Como es de esperar, la tasa de transporte del cebo es mayor a la tasa de transporte de la carga natural, ya que depende directamente del peso de la carga. Se puede observar aquí, una notoria diferencia entre especies. *A. lundii* presenta mayores tasas de transporte, tanto de cebo como de carga natural en comparación a *A. heyeri*. Esto se ve claramente reflejado en los valores promedios poblacionales de la tasa de transporte para ambas especies (Cuadro 2), ya que *A. lundii* presenta una tasa de transporte de 88,112 mg*mm/s y la tasa de transporte de *A. heyeri* es de 61,576 mg*mm/s.

5. DISCUSIÓN

En este trabajo se pretendió analizar si los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras se ajustan a las cargas que las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* seleccionan durante el forrajeo, y si la velocidad de transporte disminuye, repercutiendo negativamente en la tasa de transporte del cebo y por lo tanto en la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia.

Para determinar si los cebos tóxicos ofrecidos a las obreras se ajustan a las cargas que estas seleccionan durante el forrajeo, analizaremos la relación existente entre el peso de la hormiga en función del peso de la carga.

En lo que respecta a carga natural los resultados sugieren que, para ambas especies (*A. lundii* y *A. heyeri*) existe selección del tamaño del material vegetal. Esto significa que cuanto mayor es el tamaño de la hormiga, mayor es la carga que transporta (Figuras 11 y 15). Esto concuerda con la investigación realizada por Wetterer (1990b), Burd (2000), quienes dilucidaron la existencia de una correlación positiva entre el tamaño de la hormiga y el tamaño del fragmento que carga, en el género *Atta*. Lo mismo demostraron Roces y Núñez (1993), así como Quiran y Steibel, citados por Nিকেle (2013), para hormigas pertenecientes al género *Acromyrmex*.

La correlación observada entre el peso de la hormiga y el peso de la carga, en hormigas cortadoras de hoja se explica por su método de corte. Este consiste en anclar sus patas en el borde de la hoja realizando un corte geométrico que varía según el tamaño de la hormiga. Para el caso de las hormigas cortadoras de pasto, si bien no se conoce con exactitud su mecanismo de corte, un estudio realizado por Roschard y Roces (2003b) también sugiere que existe correlación positiva entre el tamaño del cuerpo de la hormiga y el largo del fragmento a cortar.

Para el caso del cebo, se observa que no existe correlación entre el peso de la hormiga y el peso de la carga. Esto significa que no existe un mecanismo de selección para este material, hormigas de menor tamaño son capaces de cargar pesos que están por encima de lo que cargan naturalmente.

Por lo tanto, podemos determinar que los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*, son más pesados en comparación al peso de las cargas que las obreras seleccionan en condiciones

naturales. Si bien, el cebo es más pesado, contiene un alto porcentaje de pulpa cítrica, lo que resulta sumamente atractivo para las hormigas y es por esto que se limitan a recogerlo sin seleccionarlo.

Podemos afirmar entonces, que el tamaño de los cebos tóxicos disponible actualmente en el mercado, se ajusta al rango de cargas que las hormigas cortadoras de hojas del género *Acromyrmex* transportan.

En base a lo discutido anteriormente, sabemos que las hormigas pueden cargar pesos mayores de los que transportan naturalmente. Entonces, si son capaces de transportar cargas más pesadas, dando como resultando mayores tasas de transporte ¿por qué no lo hacen?

El hecho de que no seleccionen fragmentos de mayor tamaño se debe a que, en condiciones naturales las hormigas forrajean en forma sub-óptima, es decir cargan menos peso del que potencialmente pueden cargar (Burd, 2000).

También puede verse influenciado por factores relacionados a la manipulación, ya que fragmentos más largos provocan el desplazamiento del centro de gravedad, dificultando así la maniobrabilidad y por lo tanto el transporte, además de reducir la velocidad (Roschard y Roces, 2002).

Entonces, el transporte de cargas más pesadas, ¿podría provocar una disminución en la velocidad y por ende repercutir negativamente en la tasa de transporte y en la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia?

Analizando los resultados de la velocidad en función del peso de la hormiga transportando carga natural, no se observa correlación en ninguna de las dos especies (*A. lundii* y *A. heyeri*). Lo que permite deducir que la velocidad es independiente del peso de la hormiga. Hormigas de diferentes tamaños pueden caminar a la misma velocidad, cuando transportan carga natural.

Al analizar si existe una correlación negativa entre la velocidad y el peso de la hormiga transportando cebo, se observaron a grandes rasgos, diferencias entre especies. En el caso de *A. lundii* no existe correlación entre la velocidad y el peso de la hormiga transportando cebo. Mientras que en *A. heyeri*, si bien existe una correlación positiva entre la velocidad y el peso de la hormiga al transportar cebo, no es significativa. Tan solo el 22% de la variabilidad en la velocidad está explicada por el peso de la hormiga (Figura

16). Por lo que podemos afirmar que para ambas especies, la velocidad es independiente del peso de la hormiga, así como del tipo de carga.

Resultando que el peso de la hormiga y el tipo de carga (natural o cebo), no influyen en la velocidad, se estudió si la velocidad podría verse afectada por el índice de carga. Este índice, es más representativo, ya que indica cuantas veces una hormiga carga su propio peso.

Si analizamos el cuadro resumen de datos estadísticos (Cuadro 1), vemos que los mayores índices de carga corresponden a cargas más pesadas, y que estos valores están asociados al transporte de cebo, dado que el peso promedio del cebo es mayor al peso promedio de la carga natural.

También se observan diferencias entre especies según la naturaleza de la carga. En cuanto a carga natural, se observa que si bien el peso promedio de las hormigas de ambas especies es similar, el índice de carga de *A. lundii* es mayor. Es decir, si comparamos ambas especies a través del índice de carga, vemos que *A. lundii* es más eficiente que *A. heyeri* cuando transporta carga natural. Sin embargo, cuando transportan cebo el índice de carga es mayor en *A.heyeri* que en *A.lundii*.

No solo eso, sino que también existe una notoria diferencia de pesos entre ambas especies. El peso promedio de *A.heyeri* es menor al de *A. lundii* y el peso promedio del cebo tiene un valor relativamente constante. Por lo tanto, *A.heyeri* transporta con mayor eficiencia el cebo que la carga natural y además es más eficiente que *A. lundii*, cuando se comparan a través del índice de carga.

Si analizamos el efecto de la velocidad en función del índice de carga, vemos que para ambas especies, no existe correlación cuando se trata de carga natural. Para ambas especies cuando hablamos de carga natural, estamos haciendo referencia a un proceso de selección por parte de las hormigas en base a su tamaño. Esto quiere decir que hormigas más grandes tienden a cargar mayores pesos, pero esto no implica que se trasladen a velocidades mayores. Dado que los resultados obtenidos en este trabajo, indican que la velocidad es independiente tanto del peso de la hormiga como del índice de carga.

Para el caso del cebo se evidencian diferencias según la especie. En *A. lundii*, no existe correlación entre la velocidad y el índice de carga cuando

transporta cebo. Es decir, la velocidad no se ve afectada negativamente por el peso de la carga. En cambio para *A. heyeri* se evidencia una correlación negativa entre estas variables, pero teniendo en cuenta que solo el 10% de la variabilidad en la velocidad se debe al índice de carga (Figura 17), podemos asumir que no es significativa. Por lo tanto, para ambas especies, la velocidad es independiente del peso que estas carguen.

Por lo tanto, si la velocidad no se ve afectada ni por el peso de la hormiga, ni por el peso de la carga, ¿cuáles son los factores que influyen sobre la velocidad de transporte?

Analizando las posibles causas que puedan afectar la velocidad de transporte, se llegó a conocer que existen factores tanto internos (ciclo diario de forrajeo y fase en la cual se establece la medición) como externos (temperatura, humedad, etc.) que determinan variaciones en la velocidad.

Lighton et al. (1987) comprueban que existe una relación lineal entre la velocidad de transporte de las hormigas y la temperatura del aire, es decir, cuanto mayor es la temperatura del aire, mayor es la velocidad de desplazamiento de las hormigas. A su vez la investigación realizada por Bollazzi y Roces (2011) demuestra, que la temperatura es un factor determinante en la velocidad de transporte. Además de observar que en condiciones de campo la velocidad también se ve afectada por la necesidad de encontrar una fuente de alimento (motivación), lo que induce a las obreras a trasladarse más rápido.

Por lo tanto, se puede concluir que la temperatura es el factor que más afecta el forrajeo en hormigas. Esto se debe a que las hormigas (como todos los insectos) son animales exotérmicos ya que no presentan un mecanismo para mantener su temperatura corporal, sino que dependen de la temperatura ambiente. Estos resultados, ¿tienen alguna repercusión en la tasa de transporte?

La TT es el producto entre la masa del fragmento cargado y la velocidad de transporte. Este parámetro es un indicador de la cantidad de material que ingresa a la colonia por unidad de tiempo, es una medida de la eficiencia durante el forrajeo.

Como sabemos la TT es dependiente de la masa y la velocidad. En base a los resultados anteriores se concluyó que la velocidad es independiente,

tanto del peso de la hormiga, como del índice de carga, para ambas especies y ambos materiales (carga natural y cebo). Por lo tanto, las variaciones en la TT son explicadas por variaciones en la masa del fragmento cargado, y la temperatura es un factor de poca relevancia en la TT.

En lo que respecta a la TT en función del peso de la hormiga, para carga natural, se observa que para ambas especies existe correlación positiva entre estas variables. Cuanto mayor es el peso de la hormiga, mayor es su TT. En parte, esto se debe a la correlación existente entre el tamaño de la hormiga y el tamaño del fragmento seleccionado, dado por su metodología de corte. Hormigas más grandes seleccionan fragmentos más grandes, dando como resultado mayores tasas de transporte.

Cuando analizamos la relación existente entre la tasa de transporte en función del peso de la hormiga, para el caso del cebo, existen diferencias entre especies. Para *A.lundi* no existe correlación entre estas variables, por lo que la TT es independiente del peso de la hormiga. En *A.heyeri* se observa correlación positiva entre la TT y el peso de la hormiga, aunque podemos decir que no es significativa, ya que solo el 13% de la variabilidad en la tasa de transporte se debe al peso de la hormiga (Figura 18).

El hecho de que no exista correlación para cebo, entre la TT y el peso de la hormiga en ambas especies, se debe a que no seleccionan el material que transportan. Recogen el cebo sin tener en cuenta su tamaño. Esto se explica por la alta atractividad que tienen las hormigas hacia la pulpa cítrica, material constituyente en grandes proporciones de los cebos tóxicos.

Para todos los casos las mayores TT están dadas por el cebo. Esto se debe a que la velocidad no afecta la TT, sino que ésta depende de la masa, y en comparación a la carga natural el cebo tiene mayor masa, dando como resultados mayores TT.

En base al análisis realizado, podemos afirmar que el tamaño de los cebos tóxicos no repercute de forma negativa en la velocidad de transporte. Por lo tanto, la tasa de transporte y la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia tampoco se ven perjudicadas por el tamaño del cebo.

Si hacemos referencia a la forma de aplicación de los cebos tóxicos, ésta puede ser de dos maneras: sistemática o localizada. Si la aplicación es

sistemática, el cebo se distribuye en zonas del predio al azar y si es localizada, el cebo se ubica al costado de los caminos de forrajeo, en zonas cercanas al nido.

Por lo tanto, si la aplicación es localizada, la hormiga se topa con el cebo a través del camino de forrajeo. Si bien este método asegura que la hormiga se encuentre con el cebo, no se utiliza debido a la alta demanda de mano de obra que implica la búsqueda de los hormigueros y que lo hace económicamente inviable en grandes extensiones. En cambio, si la aplicación es sistemática, la hormiga tiene que encontrarse con el cebo para poder transportarlo, es decir, tiene que desplazarse en busca del mismo.

Para realizar un control químico eficiente, el cebo debe mantener una proporción fija de ingrediente activo de 0,3%. El peso promedio de cada cebo es de 10 mg, y se requiere que ingrese un total de 10 gr por nido para realizar dicho control. Esto implica que las obreras deben encontrar y transportar 1000 unidades de cebo a la colonia. Pero, teniendo en cuenta los resultados de este trabajo, ¿se podría modificar alguna característica del cebo que mejore la eficiencia del control sistemático?

Se podría, aumentando el tamaño del cebo y por lo tanto la cantidad de ingrediente activo por unidad, manteniendo fija la proporción de 0,3%. Esto implica que las hormigas deban encontrar y transportar menos unidades de cebo hacia la colonia, aumentando la eficiencia del control sistemático.

Se puede aumentar el tamaño del cebo de dos formas, aumentando el ancho o el largo. En lo que respecta al ancho, está limitado por la apertura mandibular, que es la distancia existente entre los extremos de las mandíbulas. Actualmente los cebos tienen un ancho de 2 mm, en caso de aumentar el ancho, este no podría superar los 2,05 mm, dado que la apertura mandibular de *A. heyeri* es de 2,1mm (dato no publicado). En el caso de *A. lundii* aumentar el diámetro no tendría mayores inconvenientes ya que su apertura mandibular es de 2,6 mm (datos no publicados), pero su uso se vería restringido a esta especie. Por lo tanto, no sería conveniente modificar el ancho que tienen los cebos en la actualidad.

Lo conveniente sería aumentar el largo del cebo, teniendo en cuenta que fragmentos muy largos pueden entorpecer el transporte dado que ocurre un desplazamiento del centro de gravedad.

Al aumentar el largo del cebo, es importante considerar, las limitantes que pueda tener esto en la logística, ya que fragmentos más largos son más susceptibles a la ruptura y por lo tanto el control se vería perjudicado.

6. CONCLUSIONES

El tamaño de los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras de hojas, pertenecientes al género *Acromyrmex*, es el adecuado para que las mismas lo transporten.

A pesar de que el tamaño del cebo es mayor al de los fragmentos que las hormigas cortadoras de hojas seleccionan naturalmente, esto no repercute negativamente en la velocidad de transporte. Las variaciones en velocidad podrían deberse a variaciones en la temperatura y a la necesidad de encontrar una fuente de alimento (motivación).

La tasa de transporte del cebo es superior a la tasa de transporte de la carga natural, lo que se debe al mayor peso del cebo. El tamaño del cebo no repercute negativamente en la tasa de transporte, lo que implica que la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia tampoco se ve afectada de forma negativa.

De aquí surge la propuesta de investigar hasta qué punto es posible incrementar el largo del cebo. El objetivo de la investigación sería, determinar el tamaño máximo que puede tener el cebo, sin repercutir negativamente en la tasa de transporte.

Para ello, lo conveniente sería determinar la tasa de transporte para cargas de diferentes longitudes, mientras son transportadas por las hormigas a lo largo de un camino de distancia conocida. A su vez, sería pertinente registrar las observaciones en lo que respecta a la dificultad que le puede inferir a la hormiga, el transporte de cargas más largas.

Entonces, aumentando el tamaño del cebo, se podría incrementar el contenido de ingrediente activo por unidad. De esta manera, la eficiencia del control sistemático sería mayor, ya que las hormigas no solo transportarían mayor cantidad de ingrediente activo a la colonia, sino que además tendrían que transportar menos unidades de cebo.

7. RESUMEN

En el presente trabajo se analizó si los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras *Acromyrmex lundii* y *Acromyrmex heyeri*, se ajustan a las cargas que las hormigas cortadoras de este género seleccionan durante el forrajeo. Para ello se estudiaron comparativamente las cargas, pudiendo determinar si el tamaño del cebo afecta la velocidad, repercutiendo negativamente en la tasa de transporte y por lo tanto en la cantidad de ingrediente activo que ingresa a la colonia. Se realizaron estudios a campo y trabajos en laboratorio en ambas especies, teniendo en cuenta la naturaleza de la carga (cebo y carga natural), obteniendo las variables: peso de la carga, peso de la hormiga, velocidad de transporte, índice de carga y tasa de transporte, analizadas posteriormente. Los resultados indicaron la existencia de correlación positiva para el peso de la hormiga en función del peso de la carga cuando se trata de material vegetal, esto se debe a que las hormigas seleccionan el tamaño del fragmento en base al tamaño de su cuerpo. No obstante, esto no ocurre para el caso del cebo, debido a que las hormigas recogen el cebo sin seleccionar su tamaño, dada su alta atractividad por la pulpa cítrica. En cuanto a la velocidad, se observó que tanto el peso de la hormiga, el tipo de carga y el índice de carga no tienen efecto negativo sobre la misma. Esto significa que la velocidad es independiente de estas variables y que los cambios observados se deben a factores externos e internos. En lo que respecta a la tasa de transporte, se observó que para ambas especies existe correlación positiva cuando se trata de carga natural. Cuanto mayor es el peso de la hormiga, mayor es su tasa de transporte. No obstante esto no se da cuando hablamos de cebo, debido a que no seleccionan el material que transportan, lo recogen sin tener en cuenta su tamaño. En base a estos resultados podemos concluir que el tamaño de los cebos tóxicos ofrecidos a las hormigas cortadoras de hojas, pertenecientes al género *Acromyrmex*, es el adecuado para que las mismas lo transporten. Y a pesar de que su tamaño es mayor al de los fragmentos seleccionados naturalmente, esto no repercute negativamente en la tasa de transporte. Por lo tanto, podemos afirmar que el tamaño actual de los cebos tóxicos es el adecuado para realizar un control eficiente en hormigas cortadoras.

Palabras clave: Hormigas cortadoras de hojas; Transporte; Control; Cebos tóxicos granulados; Eficiencia; Forrajeo; Carga natural.

8. SUMMARY

This work was aimed at establish whether toxic baits offered to *Acromyrmex* leaf cutting ants fit the leaf and grass fragments selected by workers in natural conditions, so as to determine the effect of bait size on transport rate of active ingredient during control. For that, transport of bait and natural loads was studied to establish whether bait size has a negative impact on the rate of transport and therefore in the amount of active ingredient entering the colony. Field work was conducted with the grass cutting ant *Acromyrmex heyeri* and the leaf-cutting ants *Acromyrmex lundii*. Results shows a correlation between load and ant mass for natural loads, which could be explained because during foraging leaf cutting ant workers select loads that match their body size, so as to preclude a negative effect on speed. However no correlation was found between bait mass and ant mass, because the ants collect the bait without selecting its size due to its high attractiveness for citrus pulp. Independently of the load transported. i.e baits or natural loads, there was no negative effect of load mass on transport speed. This means that the velocity is independent of the load mass and that the observed changes are due to external and internal factors. Regarding transport rate, it was observed that for both species there is positive correlation in the case of natural load. The bigger weight of the ant, the higher its rate of transport. However this does not happen when it comes to bait, because workers does not select the loads they transport, which are collected regardless of its size. Based on these results we can conclude that the size of the baits offered leafcutter ants belonging to the genus *Acromyrmex*, is right for them carrying it. And despite its size is greater than the naturally selected fragments, this does not adversely affect the rate of transport. Therefore, we can conclude that the current size of the toxic baits is appropriate for efficient control of leaf-cutting ants.

Keywords: Leafcutter ants; Transport; Control; Toxic bait granules; Efficiency; Foraging; Natural load.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. ALMEIDA, R.N.A.; PEÑAFLORES, M.F.G.V.; SIMOTE, S.; BUENO, O.C.; HEBLIG, M.J.A.; PAGNOCCA, F.G.; FERNANDES, J.B.; VIEIRA, P.C.; DA SILVA, M.F.G.F. 2007. Toxicity substances isolated from *Helietta puberula* RE Fr. (Rutaceae) to the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. (Hymenoptera:Formicidae) and the symbiotic fungus *Leucoagaricus gongylophorus* (Singer) Moller. *BioAssay*. 2:1-8.
2. ANTZBRAZIL. 2010. Life cycle. (en línea). s.l., Wordpress.com. s.p. Consultado 6 may. 2014. Disponible en <http://antzbrasil.files.wordpress.com/2010/12/lifecycle.gif>
3. BOARETTO, M.A.C; FORTI, L.C. 1997. Perspectiva no controle de formigas cortadeiras. *IPEF*. 11(30):31-46.
4. BOLLAZZI, M.; ROCES, F. 2009. Information transfer and the organization of foraging in grass-and leaf-cutting ants. *Food Exploitation by Social Insects*. 2:251-262.
5. _____; _____. 2011. Information needs at the beginning of foraging; grass-cutting ants trade off size for a faster return to the nest. *PLoS ONE*. 6(3):e17667.
6. BRITISH BROADCASTING CORPORATION (BBC). 2014. The landscape and vegetation of the Argentinian Pampas grassland has almost been solely created by grasscutter ants. (en línea). s.l., Nature Wildlife. s.p. Consultado 8 may. 2014. Disponible en [http://www.bbc.co.uk/nature/life/Atta_\(genus\)#p0168pnc](http://www.bbc.co.uk/nature/life/Atta_(genus)#p0168pnc)
7. BURD, M. 1996a. Foraging performance by *Atta Colombica*, a leaf-cutting ants. *The American Naturalist*. 148:597-612.
8. _____. 1996b. Server system and queuing models of leaf harvesting by leaf-cutting ants. *The American Naturalist*. 148:613-629.

9. _____. 2000. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. Behavioral Ecology. 11:125-131.
10. _____.; HOWARD, J.J. 2005a. Central place foraging continues beyond the nest entrance; the underground performance of leaf-cutting ants. (en línea). Animal Behaviour. 70:737-744. Consultado 20 oct. 2013. Disponible en <http://www.journals.elsevier.com/animal-behaviour/>
11. _____.; _____. 2005b. Global optimization from suboptimal parts; foraging sensu lato by leaf-cutting ants. (en línea). Behavioral Ecology and Sociobiology. 59:234-242. Consultado 20 oct. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/s00265-005-0029-4#page-1>
12. CHERRETT, J.M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera:Formicidae) in tropical rain forest. Journal of Animal Ecology. 41:647-660.
13. DAGUERRE, J.B. 1945. Hormigas del genero *Atta* Fabricius de la Argentina (Hymenop. Formicidae). Revista Social de Entomología Argentina. 12:438-460.
14. DELLA LUCIA, T.M.C.; VILELA, E.F. 1993. Métodos atuais de controle e perspectivas. In: Della Lucia, T.M.C. ed. As formigas cortadeiras. Viçosa, BR, Folha Nova de Viçosa. pp.163-190.
15. DOWD, P.F. 1992. Insect fungal symbionts; a promising source of detoxifying enzymes. (en línea). Journal of Industrial Microbiology. 9:149-161. Consultado 20 oct. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF01569619#page-2>
16. ETHERIDGE, P.; PHILLIPS, F.T. 1976. Laboratory evaluation of new insecticides and bait matrices for the control of leaf-cutting ants (Hymenoptera, Formicidae). Bulletin of Entomological Research. 66:569-578.

17. FARJI-BRENERT, G.; CORLEY, J.C.; PEREZ, S.P. 2011. Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. *Agricultural and Forest Entomology*. 13:191-196.
18. FEENER, D.H Jr.; MOSS, K.A.G. 1990. Defense against parasite by hitchhikers in the leaf-cutting ants; a quantitative assessment. (en línea). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 26:17-29. Consultado 25 nov. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00174021#page-1>
19. FOWLER, H.G. 1979. Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. *Ciência e Cultura*. 31:879-882.
20. _____; FORTI, L.C.; PEREIRA-DA-SILVA, V.; SAES, N.B. 1986. Economics of grass-cutting ants. In: Lofgren, C.S.; Vander Meer, R.K. eds. *Fire ants and Leaf-cutting ants; biology and management*. Boulder, Westview. pp. 18-35.
21. GIRALDO-ECHEVERRI, C. 2005. Efecto del botón de oro *Tithonia diversifolia* sobre la herbivoria de hormiga arriera *Atta cephalotes* en una plantación de arboloco *Montanoa quadrangularis*. BSc Reseach Report. Cali, Colombia. Universidad del Valle. Departamento de Biología. 66 p.
22. _____. 2007. Manejo integrado de la hormiga arriera *Atta cephalotes* en fincas ganaderas. *Revista Carta Fedegan*. 99:58-65.
23. HEBLING-BERALDO, M.J.A.; BUENO, O.C.; ALMEIDA, R.E. DE; SILVA, O.A. DA; PAGNOCCA, F.C. 1991. Influência do tratamento com folhas de *Sesamum indicum* sobre o metabolismo respiratório de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 20(1):27-33.
24. HOLDOBER, B.; WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University. p. 746.

25. HOWARD, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection; the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*. 68:503-515.
26. _____. 1988. Leafcutting ant diet selection; relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*. 69:250-260.
27. JUSTOM, R.A.; CHERRETT, J.M. 1981. A new matrix for toxic baits for control of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of Entomological Research*. 71:607-616.
28. LEAL, I.R.; OLIVEIRA, P.S. 2000. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux*. 47:376-382.
29. LIGHTON, J.R.B.; BARTHOLOMEW, G.A.; FEENER, D.H.J. 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leafcutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology*. 60:524-537.
30. LITTLEDYKE, M.; CHERRETT, J.M. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) (Hymenoptera:Formicidae) in the laboratory. *Bulletin of Entomological Research*. 68:273-282.
31. LOECK, A.E.; NAKANO, O. 1984. Efeito de novas substancias visando o controle de saueiros novos de *Atta laevigata* (Smith, 1858) (Hymenoptera - Formicidae). *O Solo*. 1:25-30.
32. LOPES, J.F.S.; FORTI, L.C.; CAMARGO, R.S.; MATOS, C.A.O.; VERZA, S.S 2003. The effect of trail length on task partitioning in three *Acromyrmex* species (Hymenoptra:Formicidae). *Sociobiology*. 42:87-91.
33. LUTZ, F.E. 1929. Observations on leaf-cutting ants. *American Museum of Natural History*. 388:1-21.

34. MONTOYA-LERNA, J.; GIRALDO-ECHEVERRI, C.; ABRECHT, I.; FARJIBRENER, A.; CALLE, Z. 2012. Leaf-cutting ants revisited; towards rational management and control. *International Journal of Pest Management*. 58(3): 225-247.
35. MOREIRA, A.A. 1996. Arquitetura das colônias de *Atta laevigata* Fr. Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae) e distribuição de substrato nas câmaras de fungo. Tese (Mestrado) Botucatu, Brasil. Faculdade de Ciências Agrônômicas. 96 p.
36. MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; CURRIE, C.R.; ADAMS, R.M.M.; MALLOCH, D. 2001. The origin of the attine ant fungus mutualism. *Journal of Natural History*. 76:169-197.
37. NICKELE, M.A. 2013. Dinamica populacional e ecologia do forrageamento de *Acromyrmex MAYR, 1865* (Hymenoptera:formicidae). Tesis Ing. Agr. Curitiba, Brasil. Facultad de Agronomía. 156 p.
38. ROCES, F.; NUÑEZ, J.A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. (en línea). *Animal Behaviour*. 45:135-143. Consultado 25 nov. 2013. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article>
39. _____; HOLLDOBER, B. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*. 97:1-8.
40. ROSCHARD, J.; ROCES, F. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia*. 131: 319-324.
41. _____; _____. 2003a. Cutters, carriers and transport chains: Distance dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. (en línea). *Insectes Sociaux*. 50: 237-244. Consultado 25 nov. 2013. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/s00040-003-0663-7#page-1>

42. _____.; _____. 2003b. Fragment- size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. *Journal of Tropical Ecology*. 19:647-653.
43. RUDOLPH, S.G.; LOUDON, C. 1986. Load-size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology*. 11:401-410.
44. SCHNELLMAN, R.G.; MANNING, R.O. 1990. Perfluorooctane sulfonamide; a structure novel uncoupler of oxidative phosphorylation. *Biophysical Acta*. 1060: 344-348.
45. STRADLING, D.J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defense mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 47:173-188.
46. WEBER, N.A. 1972. Gardening-ants; the attines. Philadelphia, American Philosophical Society. 146 p.
47. WETTERER, J.K. 1990. Load-size determination in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Behaviour Ecology* 1:95-101.
48. _____. 1994. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecology Entomology*. 19:57-64.
49. WIKIPEDIA. s.f. Distribución normal. (en línea). s.l. s.p. Consultado 18 feb. 2014. Disponible en http://es.wikipedia.org/wiki/Distribuci%C3%B3n_normal#Tests_de_normalidad
50. WILD, A. s.f. An *Acromyrmex balzani* worker carries a grass stem back to her nest. Leafcutter species tend to specialize on either broadleaf plants or grasses. (en línea). Champaign-Urbana, ILL. s.p. Consultado 6 may. 2014. Disponible en <http://www.alexanderwild.com/Ants/Taxonomic-List-of-Ant-Genera/Acromyrmex/i-VX8w9s5/A>

51. _____. s.f. An *Acromyrmex niger* leafcutter ant worker makes a characteristically circular cut in a citrus leaf. (en línea). Champaign-Urbana, ILL. s.p. Consultado 6 may. 2014. Disponible en <http://www.alexanderwild.com/Ants/Taxonomic-List-of-Ant-Genera/Acromyrmex/i-rF9D>
52. WILL ERICSON. 2002. Imagen. (en línea). s.l., AntWeb Ants of California. s.p. Consultado 6 may. 2014. Disponible en <http://www.antweb.org/images.do?genus=acromyrmex&species=lundii&subspecies=decolor%20corallina&rank=subspecies&project=allantwebants>

10. ANEXOS

Tabla 1. Datos para *A. lundii* (material transportado: cebo)

Especie	Peso de la hormiga (mg)	Peso de la carga (mg)	Índice de carga	Velocidad (mm/s)	Tasa de transporte (mg*mm/s)
<i>A. lundii</i>	4,600	18,900	5,109	6,301	119,090
<i>A. lundii</i>	4,500	6,600	2,467	7,774	51,310
<i>A. lundii</i>	3,400	11,600	4,412	4,513	52,354
<i>A. lundii</i>	4,700	19,800	5,213	5,178	102,516
<i>A. lundii</i>	4,700	8,600	2,830	5,171	44,471
<i>A. lundii</i>	7,700	12,000	2,558	4,753	57,040
<i>A. lundii</i>	6,400	15,500	3,422	7,371	114,253
<i>A. lundii</i>	7,200	9,500	2,319	9,552	90,747
<i>A. lundii</i>	8,700	12,100	2,391	6,834	82,686
<i>A. lundii</i>	5,600	14,500	3,589	7,176	104,052
<i>A. lundii</i>	2,200	14,000	7,364	16,213	226,978
<i>A. lundii</i>	2,700	6,800	3,519	20,218	137,485
<i>A. lundii</i>	1,900	13,600	8,158	10,178	138,427
<i>A. lundii</i>	1,300	11,800	10,077	8,640	101,953
<i>A. lundii</i>	3,100	13,200	5,258	16,640	219,646
<i>A. lundii</i>	2,800	12,300	5,393	16,236	199,708
<i>A. lundii</i>	2,300	9,400	5,087	14,781	138,944
<i>A. lundii</i>	1,900	16,300	9,579	14,910	243,030
<i>A. lundii</i>	2,600	11,500	5,423	10,206	117,371
<i>A. lundii</i>	2,600	10,300	4,962	13,293	136,920
<i>A. lundii</i>	7,700	9,600	2,247	22,119	212,342
<i>A. lundii</i>	2,900	14,800	6,103	15,713	232,546
<i>A. lundii</i>	5,600	12,900	3,304	7,200	92,879
<i>A. lundii</i>	4,900	16,200	4,306	22,263	360,668
<i>A. lundii</i>	3,800	14,500	4,816	15,881	230,268
<i>A. lundii</i>	6,500	17,000	3,615	24,440	415,479
<i>A. lundii</i>	6,000	14,700	3,450	28,738	422,454
<i>A. lundii</i>	4,900	11,500	3,347	24,996	287,452
<i>A. lundii</i>	8,800	19,000	3,159	29,064	552,219

<i>A. lundi</i>	5,300	17,700	4,340	18,442	326,428
<i>A. lundi</i>	4,000	9,500	3,375	9,207	87,469
<i>A. lundi</i>	4,700	17,400	4,702	6,383	111,059
<i>A. lundi</i>	4,400	13,700	4,114	7,472	102,361
<i>A. lundi</i>	2,700	13,900	6,148	7,693	106,926
<i>A. lundi</i>	4,700	5,900	2,255	10,775	63,575
<i>A. lundi</i>	5,300	7,300	2,377	9,903	72,292
<i>A. lundi</i>	8,200	13,400	2,634	11,537	154,592
<i>A. lundi</i>	3,800	10,300	3,711	10,346	106,566
<i>A. lundi</i>	5,600	14,900	3,661	7,573	112,839
<i>A. lundi</i>	1,200	8,800	8,333	4,390	38,629
<i>A. lundi</i>	4,600	18,900	5,109	19,716	372,634
<i>A. lundi</i>	1,700	8,100	5,765	10,060	81,486
<i>A. lundi</i>	2,400	14,200	6,917	15,967	226,728
<i>A. lundi</i>	2,600	12,000	5,615	12,791	153,492
<i>A. lundi</i>	2,000	10,700	6,350	18,861	201,811
<i>A. lundi</i>	2,300	20,000	9,696	11,091	221,828
<i>A. lundi</i>	2,000	15,800	8,900	18,064	285,405
<i>A. lundi</i>	1,200	8,900	8,417	13,767	122,528
<i>A. lundi</i>	4,800	14,000	3,917	14,468	202,546
<i>A. lundi</i>	2,500	16,400	7,560	17,244	282,807
<i>A. lundi</i>	2,100	12,600	7,000	15,079	189,997
<i>A. lundi</i>	1,800	17,700	10,833	13,378	236,789
<i>A. lundi</i>	1,400	19,100	14,643	7,765	148,311
<i>A. lundi</i>	3,100	15,000	5,839	10,306	154,586
<i>A. lundi</i>	2,500	13,000	6,200	14,151	183,962
<i>A. lundi</i>	2,700	19,000	8,037	8,822	167,627
<i>A. lundi</i>	1,600	18,500	12,563	11,066	204,722
<i>A. lundi</i>	4,500	13,700	4,044	11,689	160,140
<i>A. lundi</i>	2,900	16,500	6,690	13,456	222,023
<i>A. lundi</i>	2,500	20,100	9,040	12,759	256,465
<i>A. lundi</i>	2,700	13,300	5,926	9,635	128,147
<i>A. lundi</i>	3,800	8,100	3,132	27,365	221,655
<i>A. lundi</i>	2,300	4,400	2,913	19,303	84,931
<i>A. lundi</i>	6,900	15,300	3,217	11,119	170,113
<i>A. lundi</i>	5,200	17,900	4,442	10,467	187,356

<i>A. lundi</i>	2,200	14,400	7,545	15,396	221,698
<i>A. lundi</i>	4,300	14,200	4,302	17,930	254,602
<i>A. lundi</i>	3,100	13,300	5,290	15,252	202,847
<i>A. lundi</i>	3,600	16,700	5,639	19,501	325,663
<i>A. lundi</i>	3,600	11,800	4,278	15,432	182,099
<i>A. lundi</i>	3,700	5,800	2,568	11,775	68,297
<i>A. lundi</i>	1,300	7,400	6,692	5,884	43,543
<i>A. lundi</i>	4,200	11,200	3,667	12,727	142,542
<i>A. lundi</i>	4,300	15,400	4,581	13,074	201,334
<i>A. lundi</i>	1,500	10,800	8,200	11,451	123,674
<i>A. lundi</i>	2,500	11,500	5,600	8,447	97,142
<i>A. lundi</i>	2,900	16,800	6,793	8,797	147,783
<i>A. lundi</i>	4,000	14,100	4,525	8,849	124,775
<i>A. lundi</i>	3,900	9,800	3,513	14,817	145,207
<i>A. lundi</i>	3,400	13,900	5,088	6,907	96,010
<i>A. lundi</i>	5,000	8,500	2,700	6,557	55,738
<i>A. lundi</i>	6,800	18,700	3,750	3,759	70,296
<i>A. lundi</i>	3,200	14,200	5,438	5,712	81,107
<i>A. lundi</i>	3,000	15,200	6,067	8,570	130,260
<i>A. lundi</i>	3,800	12,700	4,342	6,674	84,755
<i>A. lundi</i>	2,100	10,800	6,143	6,792	73,358
<i>A. lundi</i>	3,300	11,300	4,424	7,296	82,444
<i>A. lundi</i>	6,800	9,600	2,412	5,767	55,361
<i>A. lundi</i>	1,900	12,100	7,368	7,041	85,201
<i>A. lundi</i>	5,300	16,400	4,094	4,475	73,388
<i>A. lundi</i>	6,400	10,100	2,578	13,794	139,323
<i>A. lundi</i>	5,000	16,500	4,300	14,083	232,362
<i>A. lundi</i>	4,700	14,800	4,149	8,467	125,310
<i>A. lundi</i>	2,900	4,900	2,690	9,028	44,238
<i>A. lundi</i>	4,700	8,100	2,723	15,755	127,613
<i>A. lundi</i>	6,100	16,800	3,754	12,467	209,450
<i>A. lundi</i>	5,000	10,600	3,120	9,221	97,741
<i>A. lundi</i>	7,900	13,400	2,696	14,846	198,931
<i>A. lundi</i>	3,700	15,700	5,243	11,617	182,381
<i>A. lundi</i>	4,100	8,700	3,122	10,177	88,544

Media	3,533	12,516	4,661	11,005	137,748
Desvío	1,822	3,705	2,351	5,540	92,290
Mediana	3,750	13,400	4,484	11,105	138,685
Promedio					160,511
Perc. 25	2,500				
Perc. 75	4,925				

Tabla 2. Datos para *A. lundii* (material transportado: carga natural)

Especie	Peso de la hormiga (mg)	Peso de la carga (mg)	Índice de carga	Velocidad (mm/s)	Tasa de transporte (mg*mm/s)
<i>A. lundii</i>	2,200	3,900	2,773	4,441	17,321
<i>A. lundii</i>	2,300	1,700	1,739	6,235	10,599
<i>A. lundii</i>	6,000	5,800	1,967	6,486	37,620
<i>A. lundii</i>	2,900	5,200	2,793	6,508	33,840
<i>A. lundii</i>	2,100	1,900	1,905	8,739	16,605
<i>A. lundii</i>	4,700	10,600	3,255	6,436	68,218
<i>A. lundii</i>	3,900	4,200	2,077	6,197	26,027
<i>A. lundii</i>	3,800	3,200	1,842	6,801	21,762
<i>A. lundii</i>	5,200	5,500	2,058	4,682	25,751
<i>A. lundii</i>	2,100	3,900	2,857	4,565	17,804
<i>A. lundii</i>	3,000	7,000	3,333	15,751	110,259
<i>A. lundii</i>	6,600	13,600	3,061	20,433	277,891
<i>A. lundii</i>	2,900	9,000	4,103	13,794	124,144
<i>A. lundii</i>	2,200	1,700	1,773	19,604	33,327
<i>A. lundii</i>	3,800	1,000	1,263	15,251	15,251
<i>A. lundii</i>	5,300	3,700	1,698	28,180	104,265
<i>A. lundii</i>	3,700	8,100	3,189	19,150	155,113
<i>A. lundii</i>	3,800	3,100	1,816	21,198	65,715
<i>A. lundii</i>	1,600	1,300	1,813	23,552	30,617
<i>A. lundii</i>	1,300	1,200	1,923	17,288	20,746
<i>A. lundii</i>	4,300	4,000	1,930	14,130	56,518
<i>A. lundii</i>	2,800	4,400	2,571	16,210	71,324
<i>A. lundii</i>	4,900	6,100	2,245	23,098	140,899
<i>A. lundii</i>	2,800	2,300	1,821	30,719	70,653

<i>A. lundi</i>	6,300	7,700	2,222	40,355	310,734
<i>A. lundi</i>	3,500	2,300	1,657	30,346	69,796
<i>A. lundi</i>	3,200	7,100	3,219	15,456	109,737
<i>A. lundi</i>	1,500	0,600	1,400	26,071	15,643
<i>A. lundi</i>	4,000	6,800	2,700	30,485	207,296
<i>A. lundi</i>	3,300	4,500	2,364	26,817	120,676
<i>A. lundi</i>	1,000	1,300	2,300	6,138	7,979
<i>A. lundi</i>	5,000	3,200	1,640	13,390	42,849
<i>A. lundi</i>	4,500	1,000	1,222	19,102	19,102
<i>A. lundi</i>	3,500	4,600	2,314	9,137	42,028
<i>A. lundi</i>	4,300	2,800	1,651	8,655	24,234
<i>A. lundi</i>	4,100	8,700	3,122	10,528	91,592
<i>A. lundi</i>	2,500	5,600	3,240	5,057	28,319
<i>A. lundi</i>	1,800	6,600	4,667	4,434	29,261
<i>A. lundi</i>	4,700	1,500	1,319	10,994	16,491
<i>A. lundi</i>	4,100	0,900	1,220	7,889	7,100
<i>A. lundi</i>	4,700	13,000	3,766	5,801	75,413
<i>A. lundi</i>	1,300	4,500	4,462	9,055	40,747
<i>A. lundi</i>	1,600	8,300	6,188	15,698	130,291
<i>A. lundi</i>	3,900	11,300	3,897	8,225	92,938
<i>A. lundi</i>	5,500	8,400	2,527	13,032	109,470
<i>A. lundi</i>	2,700	2,600	1,963	12,331	32,062
<i>A. lundi</i>	6,000	9,300	2,550	6,916	64,318
<i>A. lundi</i>	1,900	3,300	2,737	12,493	41,226
<i>A. lundi</i>	3,000	7,900	3,633	21,398	169,044
<i>A. lundi</i>	3,000	11,200	4,733	8,509	95,298
<i>A. lundi</i>	1,400	1,300	1,929	11,856	15,413
<i>A. lundi</i>	1,500	3,000	3,000	11,217	33,650
<i>A. lundi</i>	1,700	3,100	2,824	9,109	28,237
<i>A. lundi</i>	1,300	0,800	1,615	12,025	9,620
<i>A. lundi</i>	1,200	2,900	3,417	11,772	34,139
<i>A. lundi</i>	2,700	1,700	1,630	15,653	26,610
<i>A. lundi</i>	3,800	1,400	1,368	18,263	25,568
<i>A. lundi</i>	2,900	1,700	1,586	14,132	24,024
<i>A. lundi</i>	1,500	2,100	2,400	10,642	22,349
<i>A. lundi</i>	1,500	0,400	1,267	9,427	3,771
<i>A. lundi</i>	3,300	7,800	3,364	11,121	86,744
<i>A. lundi</i>	3,900	6,300	2,615	10,954	69,011

<i>A. lundi</i>	4,300	3,900	1,907	13,859	54,052
<i>A. lundi</i>	3,900	5,400	2,385	10,544	56,938
<i>A. lundi</i>	3,700	1,500	1,405	19,677	29,516
<i>A. lundi</i>	3,000	1,600	1,533	20,394	32,631
<i>A. lundi</i>	4,500	4,500	2,000	13,577	61,097
<i>A. lundi</i>	2,800	2,400	1,857	25,740	61,776
<i>A. lundi</i>	4,100	6,200	2,512	6,327	39,228
<i>A. lundi</i>	3,100	4,200	2,355	16,881	70,902
<i>A. lundi</i>	1,600	4,900	4,063	11,163	54,698
<i>A. lundi</i>	3,800	2,800	1,737	8,841	24,756
<i>A. lundi</i>	2,800	2,600	1,929	9,847	25,603
<i>A. lundi</i>	2,200	4,200	2,909	6,039	25,363
<i>A. lundi</i>	2,500	7,800	4,120	4,813	37,543
<i>A. lundi</i>	5,200	5,100	1,981	13,727	70,007
<i>A. lundi</i>	2,600	2,300	1,885	6,849	15,753
<i>A. lundi</i>	3,500	3,200	1,914	11,650	37,282
<i>A. lundi</i>	2,900	3,800	2,310	12,111	46,022
<i>A. lundi</i>	3,200	2,000	1,625	13,308	26,616
<i>A. lundi</i>	4,900	1,100	1,224	11,696	12,866
<i>A. lundi</i>	4,800	1,200	1,250	16,246	19,495
<i>A. lundi</i>	3,700	2,400	1,649	10,973	26,334
<i>A. lundi</i>	4,800	1,600	1,333	11,483	18,373
<i>A. lundi</i>	2,300	0,700	1,304	7,589	5,312
<i>A. lundi</i>	4,600	1,400	1,304	10,453	14,635
<i>A. lundi</i>	3,300	2,400	1,727	8,197	19,672
<i>A. lundi</i>	1,600	0,800	1,500	7,096	5,677
<i>A. lundi</i>	3,200	0,300	1,094	12,897	3,869
<i>A. lundi</i>	6,500	0,900	1,138	11,521	10,369
<i>A. lundi</i>	7,600	6,700	1,882	10,408	69,734
<i>A. lundi</i>	7,600	8,000	2,053	11,293	90,344
<i>A. lundi</i>	3,700	13,600	4,676	6,165	83,847
<i>A. lundi</i>	7,900	8,500	2,076	5,571	47,354
<i>A. lundi</i>	4,200	8,200	2,952	7,624	62,514
<i>A. lundi</i>	8,400	9,500	2,131	3,714	35,288
<i>A. lundi</i>	3,500	6,700	2,914	13,265	88,875
<i>A. lundi</i>	2,900	4,800	2,655	10,286	49,374
<i>A. lundi</i>	10,700	15,500	2,449	5,070	78,586
<i>A. lundi</i>	7,000	20,400	3,914	8,846	180,451

Media	3,261	3,425	2,204	11,232	38,475
Desvío	1,752	3,713	0,966	6,933	53,651
Mediana	3,500	3,900	2,067	11,255	37,412
Promedio					56,178
Perc. 25	2,500				
Perc. 75	4,500				

Tabla 3. Datos para *A. heyeri* (material transportado: cebo)

Especie	Peso de la hormiga (mg)	Peso de la carga (mg)	Indice de carga	Velocidad (mm/s)	Tasa de transporte (mg*mm/s)
<i>A. heyeri</i>	3,000	6,400	3,133	5,007	32,047
<i>A. heyeri</i>	5,800	15,000	3,586	5,452	81,787
<i>A. heyeri</i>	6,700	9,300	2,388	6,419	59,693
<i>A. heyeri</i>	8,500	8,100	1,953	8,563	69,361
<i>A. heyeri</i>	3,300	7,800	3,364	5,389	42,036
<i>A. heyeri</i>	6,000	11,200	2,867	7,236	81,038
<i>A. heyeri</i>	5,200	11,600	3,231	4,395	50,976
<i>A. heyeri</i>	3,200	11,400	4,563	4,473	50,992
<i>A. heyeri</i>	3,600	10,700	3,972	4,787	51,224
<i>A. heyeri</i>	6,500	13,900	3,138	6,497	90,303
<i>A. heyeri</i>	7,800	8,500	2,090	15,897	135,121
<i>A. heyeri</i>	4,100	10,500	3,561	11,129	116,857
<i>A. heyeri</i>	6,900	13,500	2,957	8,760	118,255
<i>A. heyeri</i>	7,600	11,200	2,474	21,620	242,145
<i>A. heyeri</i>	3,800	16,500	5,342	8,918	147,151
<i>A. heyeri</i>	6,900	17,600	3,551	14,808	260,625
<i>A. heyeri</i>	4,000	8,600	3,150	21,550	185,332
<i>A. heyeri</i>	6,300	11,400	2,810	16,561	188,794
<i>A. heyeri</i>	8,200	3,170	1,387	22,859	72,463
<i>A. heyeri</i>	6,400	16,200	3,531	11,215	181,675
<i>A. heyeri</i>	7,700	15,400	3,000	18,054	278,029
<i>A. heyeri</i>	5,400	14,400	3,667	23,537	338,930
<i>A. heyeri</i>	3,900	18,200	5,667	16,095	292,934
<i>A. heyeri</i>	5,500	8,200	2,491	24,942	204,523

<i>A. heyeri</i>	7,300	13,300	2,822	27,980	372,132
<i>A. heyeri</i>	7,200	9,900	2,375	26,069	258,081
<i>A. heyeri</i>	2,100	11,200	6,333	19,300	216,161
<i>A. heyeri</i>	4,000	13,400	4,350	14,237	190,774
<i>A. heyeri</i>	5,900	14,600	3,475	29,958	437,388
<i>A. heyeri</i>	2,300	8,700	4,783	14,555	126,631
<i>A. heyeri</i>	1,800	17,400	10,667	11,918	207,365
<i>A. heyeri</i>	1,200	13,500	12,250	10,417	140,630
<i>A. heyeri</i>	1,300	11,400	9,769	8,430	96,100
<i>A. heyeri</i>	2,500	13,300	6,320	11,308	150,401
<i>A. heyeri</i>	2,300	7,100	4,087	13,983	99,278
<i>A. heyeri</i>	1,700	13,400	8,882	5,182	69,440
<i>A. heyeri</i>	1,300	15,700	13,077	4,645	72,926
<i>A. heyeri</i>	1,400	2,100	2,500	13,523	28,398
<i>A. heyeri</i>	2,300	14,600	7,348	12,134	177,156
<i>A. heyeri</i>	1,700	11,900	8,000	9,036	107,530
<i>A. heyeri</i>	2,500	11,600	5,640	6,651	77,155
<i>A. heyeri</i>	2,800	16,800	7,000	5,699	95,745
<i>A. heyeri</i>	4,100	13,800	4,366	4,961	68,463
<i>A. heyeri</i>	7,600	11,200	2,474	10,797	120,929
<i>A. heyeri</i>	2,500	10,300	5,120	3,368	34,690
<i>A. heyeri</i>	4,600	14,300	4,109	9,412	134,597
<i>A. heyeri</i>	2,900	19,200	7,621	9,780	187,775
<i>A. heyeri</i>	0,900	11,400	13,667	4,713	53,725
<i>A. heyeri</i>	2,600	9,700	4,731	10,038	97,367
<i>A. heyeri</i>	3,400	17,600	6,176	5,811	102,266
<i>A. heyeri</i>	1,700	12,600	8,412	9,733	122,632
<i>A. heyeri</i>	1,700	14,200	9,353	7,966	113,117
<i>A. heyeri</i>	1,400	11,600	9,286	8,713	101,072
<i>A. heyeri</i>	1,200	11,600	10,667	6,755	78,362
<i>A. heyeri</i>	2,700	9,600	4,556	11,500	110,404
<i>A. heyeri</i>	1,600	23,400	15,625	3,792	88,725
<i>A. heyeri</i>	1,400	14,800	11,571	5,426	80,298
<i>A. heyeri</i>	1,400	9,800	8,000	11,761	115,253
<i>A. heyeri</i>	0,800	9,300	12,625	4,737	44,058
<i>A. heyeri</i>	1,400	16,300	12,643	10,308	168,018
<i>A. heyeri</i>	2,400	16,100	7,708	9,229	148,583
<i>A. heyeri</i>	1,900	13,400	8,053	7,661	102,661

<i>A. heyeri</i>	1,400	17,600	13,571	9,824	172,899
<i>A. heyeri</i>	1,600	14,300	9,938	13,154	188,108
<i>A. heyeri</i>	1,600	16,700	11,438	8,350	139,449
<i>A. heyeri</i>	0,600	7,300	13,167	6,604	48,208
<i>A. heyeri</i>	2,200	16,200	8,364	11,324	183,452
<i>A. heyeri</i>	0,700	19,700	29,143	6,708	132,138
<i>A. heyeri</i>	1,100	12,300	12,182	8,600	105,782
<i>A. heyeri</i>	3,200	19,200	7,000	15,600	299,516
<i>A. heyeri</i>	4,700	14,500	4,085	8,612	124,871
<i>A. heyeri</i>	3,900	9,900	3,538	4,946	48,963
<i>A. heyeri</i>	3,800	15,300	5,026	2,071	31,685
<i>A. heyeri</i>	2,600	10,300	4,962	3,165	32,600
<i>A. heyeri</i>	2,700	13,100	5,852	4,728	61,931
<i>A. heyeri</i>	0,800	17,700	23,125	3,891	68,876
<i>A. heyeri</i>	2,500	14,200	6,680	3,620	51,403
<i>A. heyeri</i>	2,600	12,500	5,808	2,901	36,260
<i>A. heyeri</i>	3,300	15,100	5,576	9,121	137,723
<i>A. heyeri</i>	4,600	10,700	3,326	6,133	65,627
<i>A. heyeri</i>	2,100	11,200	6,333	3,368	37,723
<i>A. heyeri</i>	3,600	23,300	7,472	10,523	245,194
<i>A. heyeri</i>	1,300	11,100	9,538	6,497	72,112
<i>A. heyeri</i>	1,300	12,100	10,308	5,307	64,217
<i>A. heyeri</i>	4,000	18,900	5,725	6,107	115,417
<i>A. heyeri</i>	1,300	14,600	12,231	4,147	60,543
<i>A. heyeri</i>	2,800	13,500	5,821	4,815	65,005
<i>A. heyeri</i>	3,400	16,500	5,853	5,873	96,907
<i>A. heyeri</i>	3,900	15,200	4,897	7,582	115,245
<i>A. heyeri</i>	3,200	17,600	6,500	6,584	115,871
<i>A. heyeri</i>	2,400	11,800	5,917	4,326	51,049
<i>A. heyeri</i>	4,300	6,900	2,605	6,358	43,873
<i>A. heyeri</i>	2,800	4,700	2,679	11,812	55,518
<i>A. heyeri</i>	5,700	11,700	3,053	15,909	186,138
<i>A. heyeri</i>	1,900	6,500	4,421	7,756	50,415
<i>A. heyeri</i>	2,300	9,500	5,130	9,907	94,118
<i>A. heyeri</i>	3,100	12,300	4,968	12,053	148,246
<i>A. heyeri</i>	3,000	9,300	4,100	8,432	78,415
<i>A. heyeri</i>	4,200	16,900	5,024	5,398	91,223
<i>A. heyeri</i>	3,400	10,500	4,088	7,514	78,892

Media	2,837	12,100	5,494	8,352	101,059
Desvío	2,018	3,865	4,366	5,847	78,809
Mediana	2,850	12,550	5,236	8,497	101,669
Promedio					121,642
Perc. 25	1,700				
Perc. 75	4,275				

Tabla 4. Datos para *A. heyeri* (material transportado: carga natural)

Especie	Peso de la hormiga (mg)	Peso de la carga (mg)	Indice de carga	Velocidad (mm/s)	Tasa de transporte (mg*mm/s)
<i>A. heyeri</i>	5,900	9,800	2,661	5,704	55,902
<i>A. heyeri</i>	4,800	2,900	1,604	7,162	20,769
<i>A. heyeri</i>	4,500	0,200	1,044	6,781	1,356
<i>A. heyeri</i>	3,700	2,500	1,676	3,916	9,790
<i>A. heyeri</i>	5,700	6,300	2,105	5,270	33,200
<i>A. heyeri</i>	5,000	2,400	1,480	6,134	14,722
<i>A. heyeri</i>	4,600	12,000	3,609	3,332	39,978
<i>A. heyeri</i>	8,600	1,900	1,221	8,942	16,990
<i>A. heyeri</i>	3,900	3,100	1,795	4,613	14,299
<i>A. heyeri</i>	9,800	5,100	1,520	7,355	37,508
<i>A. heyeri</i>	6,800	8,600	2,265	16,887	145,229
<i>A. heyeri</i>	5,600	14,900	3,661	12,045	179,475
<i>A. heyeri</i>	6,800	3,000	1,441	24,209	72,628
<i>A. heyeri</i>	8,200	5,500	1,671	19,475	107,115
<i>A. heyeri</i>	7,100	13,600	2,915	17,527	238,373
<i>A. heyeri</i>	8,700	4,800	1,552	23,697	113,744
<i>A. heyeri</i>	4,300	3,800	1,884	15,722	59,745
<i>A. heyeri</i>	7,000	5,000	1,714	16,676	83,380
<i>A. heyeri</i>	7,000	9,200	2,314	22,440	206,448
<i>A. heyeri</i>	5,900	4,200	1,712	16,277	68,363
<i>A. heyeri</i>	5,000	6,700	2,340	29,839	199,920
<i>A. heyeri</i>	1,500	0,600	1,400	16,953	10,172
<i>A. heyeri</i>	3,500	6,100	2,743	23,628	144,129
<i>A. heyeri</i>	5,000	9,400	2,880	18,579	174,645

<i>A. heyeri</i>	5,200	6,000	2,154	26,334	158,006
<i>A. heyeri</i>	8,200	1,500	1,183	31,159	46,739
<i>A. heyeri</i>	5,200	3,000	1,577	27,073	81,220
<i>A. heyeri</i>	7,400	6,700	1,905	24,518	164,269
<i>A. heyeri</i>	5,900	4,900	1,831	20,354	99,735
<i>A. heyeri</i>	4,400	3,800	1,864	18,345	69,712
<i>A. heyeri</i>	2,800	0,400	1,143	18,003	7,201
<i>A. heyeri</i>	1,800	0,600	1,333	11,224	6,735
<i>A. heyeri</i>	1,800	0,500	1,278	17,995	8,998
<i>A. heyeri</i>	1,700	0,600	1,353	11,463	6,878
<i>A. heyeri</i>	1,400	0,800	1,571	17,192	13,754
<i>A. heyeri</i>	1,900	0,800	1,421	15,558	12,446
<i>A. heyeri</i>	2,500	3,000	2,200	12,375	37,124
<i>A. heyeri</i>	1,100	0,200	1,182	17,634	3,527
<i>A. heyeri</i>	4,000	0,600	1,150	24,663	14,798
<i>A. heyeri</i>	1,400	0,100	1,071	20,113	2,011
<i>A. heyeri</i>	3,200	1,000	1,313	18,051	18,051
<i>A. heyeri</i>	3,300	5,100	2,545	10,115	51,585
<i>A. heyeri</i>	7,300	10,000	2,370	7,269	72,692
<i>A. heyeri</i>	3,100	1,700	1,548	10,352	17,598
<i>A. heyeri</i>	6,800	2,000	1,294	17,375	34,750
<i>A. heyeri</i>	4,300	8,400	2,953	9,607	80,699
<i>A. heyeri</i>	5,500	1,100	1,200	14,642	16,106
<i>A. heyeri</i>	8,900	8,300	1,933	14,417	119,660
<i>A. heyeri</i>	6,300	11,300	2,794	12,922	146,020
<i>A. heyeri</i>	6,600	15,300	3,318	13,277	203,133
<i>A. heyeri</i>	1,100	1,300	2,182	14,254	18,530
<i>A. heyeri</i>	1,100	0,400	1,364	15,411	6,164
<i>A. heyeri</i>	1,600	0,800	1,500	19,340	15,472
<i>A. heyeri</i>	1,300	4,700	4,615	8,306	39,037
<i>A. heyeri</i>	1,200	1,100	1,917	7,472	8,219
<i>A. heyeri</i>	1,500	0,700	1,467	15,857	11,100
<i>A. heyeri</i>	2,100	1,800	1,857	13,431	24,175
<i>A. heyeri</i>	0,500	0,500	2,000	12,256	6,128
<i>A. heyeri</i>	2,500	3,900	2,560	11,152	43,493
<i>A. heyeri</i>	1,300	0,800	1,615	15,529	12,423
<i>A. heyeri</i>	1,400	0,400	1,286	16,232	6,493
<i>A. heyeri</i>	0,400	0,200	1,500	9,545	1,909

<i>A. heyeri</i>	0,900	0,500	1,556	13,837	6,919
<i>A. heyeri</i>	0,900	1,200	2,333	8,831	10,598
<i>A. heyeri</i>	1,700	0,600	1,353	11,167	6,700
<i>A. heyeri</i>	1,400	0,300	1,214	13,618	4,086
<i>A. heyeri</i>	0,700	0,300	1,429	14,776	4,433
<i>A. heyeri</i>	0,700	1,100	2,571	10,017	11,019
<i>A. heyeri</i>	1,300	0,200	1,154	17,117	3,423
<i>A. heyeri</i>	1,000	1,100	2,100	7,005	7,706
<i>A. heyeri</i>	3,800	3,900	2,026	7,241	28,241
<i>A. heyeri</i>	3,900	1,000	1,256	9,080	9,080
<i>A. heyeri</i>	5,100	3,800	1,745	6,770	25,727
<i>A. heyeri</i>	2,100	0,800	1,381	10,240	8,192
<i>A. heyeri</i>	2,800	2,200	1,786	9,621	21,165
<i>A. heyeri</i>	5,200	2,900	1,558	12,582	36,487
<i>A. heyeri</i>	4,600	0,900	1,196	12,961	11,665
<i>A. heyeri</i>	4,800	10,600	3,208	10,677	113,179
<i>A. heyeri</i>	2,500	1,700	1,680	7,675	13,048
<i>A. heyeri</i>	4,500	3,800	1,844	6,437	24,460
<i>A. heyeri</i>	2,600	1,400	1,538	5,802	8,123
<i>A. heyeri</i>	4,300	3,100	1,721	4,847	15,027
<i>A. heyeri</i>	3,200	1,400	1,438	5,243	7,340
<i>A. heyeri</i>	2,700	0,400	1,148	6,323	2,529
<i>A. heyeri</i>	4,800	3,200	1,667	8,870	28,386
<i>A. heyeri</i>	3,500	0,300	1,086	7,547	2,264
<i>A. heyeri</i>	3,700	0,700	1,189	8,618	6,032
<i>A. heyeri</i>	3,100	0,800	1,258	5,726	4,581
<i>A. heyeri</i>	5,800	2,800	1,483	5,902	16,526
<i>A. heyeri</i>	4,000	1,800	1,450	7,215	12,987
<i>A. heyeri</i>	4,600	0,800	1,174	19,370	15,496
<i>A. heyeri</i>	4,300	4,900	2,140	10,420	51,058
<i>A. heyeri</i>	4,700	3,000	1,638	19,590	58,770
<i>A. heyeri</i>	4,600	3,300	1,717	14,830	48,940
<i>A. heyeri</i>	4,800	0,200	1,042	19,760	3,952
<i>A. heyeri</i>	5,600	2,400	1,429	13,998	33,596
<i>A. heyeri</i>	3,200	1,400	1,438	13,498	18,898
<i>A. heyeri</i>	5,400	4,600	1,852	4,601	21,166
<i>A. heyeri</i>	3,200	2,100	1,656	10,528	22,108
<i>A. heyeri</i>	4,400	3,500	1,795	8,137	28,481

Media	3,243	1,872	1,706	11,804	22,092
Desvío	2,221	3,488	0,644	6,196	55,369
Mediana	4,000	2,150	1,627	12,752	18,714
Promedio					44,869
Perc. 25	1,825				
Perc. 75	5,350				