

---

**Relación entre la dureza del material vegetal cortado  
y la morfología de las obreras en dos especies de hormigas  
cortadoras: *Acromyrmex heyeri* y *Acromyrmex lundii***

**Informe de pasantía**

**Profundización en Ecología de la Licenciatura en Ciencias Biológicas**

**Facultad de Ciencias de la Universidad de la República**

**Autor: Pablo Andrés Montes Goitia**

**Tutor: Dr. Martín Bollazzi**

**Cotutor: Dra. Claudia Rodríguez**



**Montevideo, setiembre de 2010**

## **Tabla de contenido**

<b>1. Resumen .....</b>	<b>3</b>
<b>2. Introducción.....</b>	<b>4</b>
2.1. Las hormigas cortadoras de hojas.....	4
2.2. El tamaño de la cabeza y la morfología de las mandíbulas como adaptación .	5
2.3. Simpatría de las especies y preferencias de sustrato de corte .....	7
2.4. Hipótesis .....	9
2.5. Objetivo general .....	9
2.6. Objetivos específicos.....	9
<b>3. Materiales y métodos.....</b>	<b>9</b>
3.1. Muestreo.....	9
3.2. Ensayos de fuerza .....	10
3.3. Análisis de datos .....	13
<b>4. Resultados .....</b>	<b>13</b>
4.1. Dieta .....	13
4.2. Dureza del material forrajeado.....	14
4.3. Relación entre el tamaño de los individuos y dureza del material cortado ....	15
4.4. Relación entre la masa de la región cefálica y la masa total .....	16
<b>5. Discusión .....</b>	<b>17</b>
<b>6. Bibliografía.....</b>	<b>24</b>

## 1. Resumen

Las hormigas cortadoras de hojas del género *Acromyrmex* son herbívoros polípagos que cortan vegetales para transportarlos al nido y utilizarlos como sustrato para su hongo simbionte, del cual se alimentan. Varias especies del género *Acromyrmex* pueden coexistir en simpatría. *A. lundii* y *A. heyeri* son dos especies simpátricas de cortadoras de hojas, abundantes en una amplia región de Argentina, Brasil y Uruguay. Mientras que *A. lundii* forrajea dicotiledóneas, *A. heyeri* muestra especialización en gramíneas. Si dos especies simpátricas de hormigas se diferencian en cuanto al tipo de vegetal forrajeado, deberían tener alguna adaptación para ello. En particular, la capacidad de producir más fuerza durante el corte en las que consumen vegetales de mayor dureza. Este trabajo de pasantía busca responder qué atributo morfológico de las especies, relacionado con la fuerza producida durante el corte, les permite la diferenciación en su dieta. Por lo tanto, se estudió la relación entre la dureza de los vegetales cortados y el tamaño de la cabeza de *A. heyeri* y *A. lundii*. Los resultados mostraron que los individuos de *A. heyeri* son capaces de cortar vegetales casi 4 veces más duros que los individuos de *A. lundii*, forrajeando exclusivamente monocotiledóneas los primeros y preferentemente dicotiledóneas los segundos. Además, los resultados revelaron que para individuos del mismo tamaño, las obreras de *A. heyeri* tienen cabezas mayores que las de *A. lundii*, lo que les permitiría generar más fuerza durante el corte. El presente trabajo demuestra, por primera vez, que la coexistencia entre dos especies de hormigas se explicaría por la diferencia en el tamaño relativo de la cabeza. De esta forma, brinda una explicación funcional a la coexistencia observable de *A. heyeri* y *A. lundii*.

## 2. Introducción

### 2.1. Las hormigas cortadoras de hojas

Las hormigas (Formicidae, Hymenoptera), exhiben una de las mayores radiaciones adaptativas de todos los grupos de insectos eusociales. Están representadas por 16 subfamilias y se estima que existen más de 20.000 especies (Hölldobler & Wilson, 1990).

Las especies de hormigas que componen la tribu Attini, dentro de la subfamilia Myrmicinae, comparten con ciertas especies de termitas y de escarabajos el hábito de cultivar y alimentarse de hongos, dependiendo en forma obligada del cultivo de su simbionte para alimentarse (Weber, 1966; Hölldobler & Wilson, 1990; Wirth *et al.*, 2002). Dentro de la tribu Attini, los géneros *Acromyrmex* y *Atta* conforman el grupo de las “cortadoras de hojas” en sentido estricto. Son herbívoros polívoros que cortan vegetales en pequeños fragmentos, que luego son transportados al nido para ser utilizados como sustrato para su hongo simbionte (Weber, 1966; Hölldobler & Wilson, 1990). En las hormigas, como en otros insectos eusociales, gran parte de los recursos colectados no son consumidos por el individuo que realiza la tarea de forrajeo o recolección (Roces & Bollazzi, 2009). El jardín fúngico representa la única fuente de alimento para las generaciones en desarrollo (Hölldobler & Wilson, 1990; Wirth *et al.*, 2002), mientras que los adultos complementan su dieta con un porcentaje variable de savia vegetal, que puede llegar hasta un 90% (Roces & Bollazzi, 2009).

Las hormigas cortadoras constituyen uno de los grupos de herbívoros más importantes de Sudamérica (Mueller & Rabeling, 2008). Su distribución se limita a la zona Neotropical de América, aunque algunas especies se han expandido por el sur de Estados Unidos (Weber, 1966). Mientras que una proporción de las especies de *Atta* y *Acromyrmex* corta exclusivamente gramíneas, otras especies de estos géneros se han especializado en cortar hojas de dicotiledóneas (Weber, 1966).

Existen tres eventos evolutivos de divergencia muy importantes dentro del género *Acromyrmex*, los cuales se asocian con separaciones en la preferencia del sustrato a forrajear. La primera separación se dio hace aproximadamente 7 millones de años, al separarse la especie *A. versicolor* (especialista en monocotiledóneas, y

presente en la actualidad en América del Norte) del resto de especies del género (presentes en América Central y América del Sur). La segunda separación se generó hace aproximadamente 5 millones de años, ya en América del Sur, al separarse el grupo de *A. balzani* y *A. landolti* (especialistas también en monocotiledóneas) del grupo de *A. heyeri* y *A. lundii*. Por último, hace aproximadamente 2 millones de años ocurrió la especiación de *A. heyeri* y *A. lundii*, siendo la primera especialista en cortar gramíneas y la segunda especialista en cortar dicotiledóneas (Schultz & Brady, 2008).

## 2.2. El tamaño de la cabeza y la morfología de las mandíbulas como adaptación

Los vegetales generan mecanismos que tienen el potencial de actuar como defensas ante los herbívoros. Las defensas físicas, tales como dureza y contenido en fibras, se correlacionan mejor con la reducción del daño sufrido por herbívoros que las defensas químicas (Vincent, 1982; Nichols-Orlans & Schultz, 1989; Vincent, 1991; Folgarait *et al.*, 1994). A pesar de esto, las últimas son bastante bien conocidas, mientras que la capacidad de las plantas de destinar recursos a la defensa física, ha sido, en comparación, poco estudiada (Howard, 1987; Nichols-Orlans & Schultz, 1989).

La estructura de las gramíneas constituye una dificultad para los pequeños herbívoros, que deben cortar a través de las muchas fibras esclerosadas paralelas, responsables de su dureza. Se ha determinado que, en comparación con las hojas de dicotiledóneas, las hojas de gramíneas C3 son aproximadamente 3 veces más duras y las de gramíneas C4 aproximadamente 6 veces más duras (Bernays, 1991).

La morfología de las mandíbulas de las hormigas es resultado de adaptaciones a los hábitos de forrajeo y vida social (Gronenberg *et al.*, 1997). Como en otros insectos (Wheater & Evans, 1989; Bernays *et al.*, 1991), la estructura de las fibras de los aductores de la mandíbula, y la forma y el tamaño de la cabeza se asocian con el diseño de las mandíbulas y con la fuerza generada por los músculos que controlan sus movimientos (Gronenberg *et al.*, 1997; Paul & Gronenberg, 1999; Paul, 2001).

Una cabeza más grande significa, además de un mayor volumen absoluto del músculo aductor, una mayor proporción del volumen cefálico ocupado por éste. En cuanto a la forma, especies e individuos con cabezas más anchas tendrán mordidas más fuertes, y aquellos con cabezas más prolongadas longitudinalmente tendrán mordidas más veloces (Gronenberg *et al.*, 1997; Paul & Gronenberg, 1999; Paul, 2001).

La técnica de corte de las especies cortadoras de hojas de dicotiledóneas consiste en que las trabajadoras fijan una o ambas patas posteriores al borde de la hoja, y luego cortan formando un arco al pivotear en torno a ésta, usando su cuerpo a modo de compás (**Figura 1a**). Cada hemimandíbula tiene un movimiento distinto, una avanza y es fijada a la hoja, mientras que la otra es arrastrada hacia la primera, cortando el tejido a modo de tijera (Roces & Bollazzi, 2009; Wirth *et al.*, 2002) (**Figura 1b**). Las especies cortadoras de pastos tienen un comportamiento de corte distinto. Durante el forrajeo, las trabajadoras suben por la lámina, y la cortan perpendicularmente a su eje, lo que resulta en un largo fragmento, aproximadamente rectangular (**Figura 1c**). No fijan sus patas traseras a la hoja durante el corte (Roces & Bollazzi, 2009). Ambas hemimandíbulas se abren y cierran simultáneamente, cortando el tejido a modo de tenaza (**Figura 1d**).



**Figura 1.** Imágenes de las distintas técnicas de corte utilizadas por las hormigas cortadoras de hojas. **(a)** y **(b)** *Acromyrmex lundii* cortando una hoja de dicotiledónea utilizando la técnica de corte geométrica. Las patas posteriores son fijadas al borde de la hoja y sirven como puntos fijos de referencia, junto con el largo corporal ayudan a determinar el tamaño del fragmento cortado. Las mandíbulas cumplen funciones distintas durante el corte. Una avanza y es fijada a la hoja, mientras que la otra es arrastrada hacia la primera, cortando el material. Imágenes: [www.alexanderwild.com](http://www.alexanderwild.com).

**(c)** y **(d)** Hormiga cortadora de gramíneas (*Atta vollenweideri*). Las patas posteriores no son fijadas a la hoja y la técnica de corte es lineal. Ambas hemimandíbulas realizan trabajo similar. Imágenes capturadas de: Ants. Nature's Secret Power, BBC.

### 2.3. Simpatría de las especies y preferencias de sustrato de corte

Aproximadamente el 70% de las especies conocidas de hormigas cortadoras de hojas se distribuyen en las regiones subtropicales de Sudamérica (Schultz & Brady, 2008; Roces & Bollazzi, 2009). Las especies de los géneros *Acromyrmex* y *Atta* pueden alcanzar densidades de decenas de colonias por hectárea, con cientos de miles o millones de trabajadoras por colonia (Bucher & Montenegro, 1974; Fowler *et al.*, 1986b; Wirth *et al.*, 2002). Las especies de ambos géneros se han adaptado casi por igual tanto a ambientes abiertos como cerrados. Sobre 25 especies de *Acromyrmex* descritas, 11 son especialistas de hábitat abiertos, 12 de hábitat cerrado y 2 habitan en ambos tipos de ambientes. Mientras que para *Atta*, sobre 16 especies descritas, los valores son de 7, 7 y 2 para la misma clasificación (Fowler & Claver, 1991).

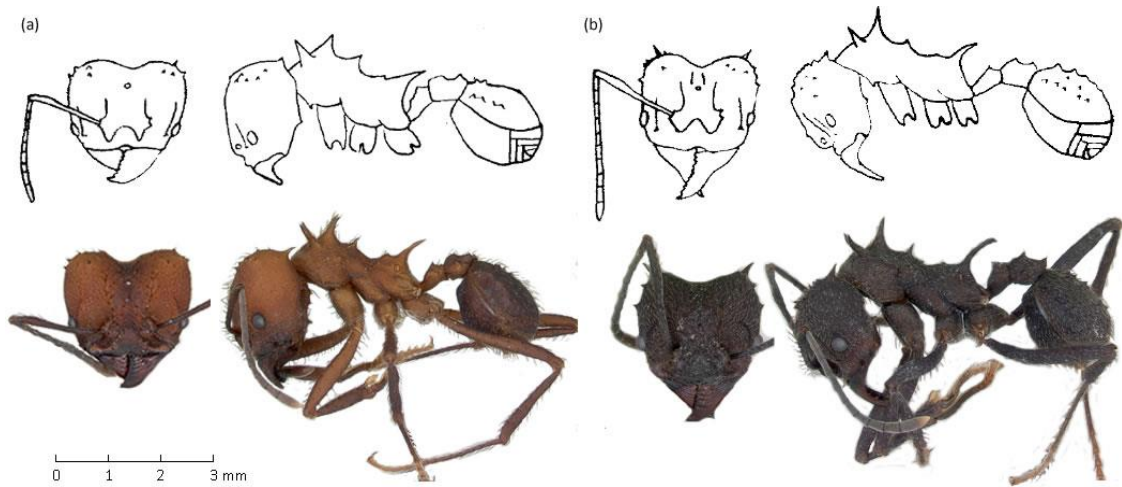
Se ha observado que varias especies del género *Acromyrmex* pueden coexistir (Bucher & Montenegro, 1974). *A. lundii* y *A. heyeri* son dos especies simpátricas de cortadoras de hojas (**Figura 2**), abundantes en una amplia región de Argentina, Brasil y Uruguay (**Figura 3a**) (Bucher & Montenegro, 1974; Fowler *et al.*, 1986a; Fowler & Claver, 1991).

*A. lundii* forrajea tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas, pero lo hace principalmente sobre las del segundo tipo. *A. heyeri* muestra especialización en gramíneas (Bucher & Montenegro, 1974). Esta diferencia parcial en sus nichos, considerando el recurso forrajado, puede ser la razón por la cual las especies coexisten, al minimizar la competencia interespecífica.

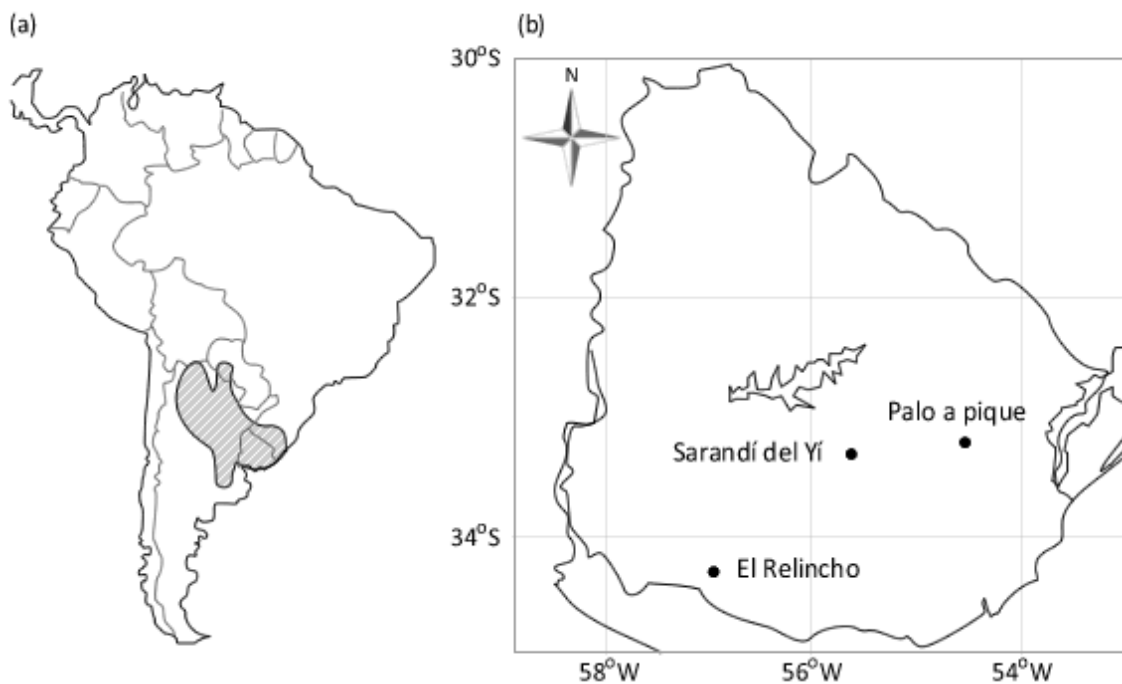
Si dos especies simpátricas se diferencian en cuanto al tipo de vegetal forrajado, deberían tener alguna adaptación o limitación para ello (Begon *et al.*, 1996). En particular, las que cortan pastos deberían tener más fuerza de corte en las mandíbulas.

Este trabajo de pasantía busca responder qué atributo morfológico de las especies *A. heyeri* y *A. lundii*, relacionado con la fuerza producida durante el corte, les permite la diferenciación en su dieta.





**Figura 2.** Dibujos y fotografías de las especies estudiadas. **(a)** *Acromyrmex heyeri*. **(b)** *Acromyrmex lundii*. Dibujos: Goncalves, 1961. Imágenes: The California Academy of Sciences. [www.antweb.org](http://www.antweb.org).



**Figura 3.** **(a)** Área de distribución de *Acromyrmex heyeri* (Fowler *et al.*, 1986a), la distribución de *A. lundii* se solapa casi en su totalidad. **(b)** Muestréos: Sarandí del Yí, 33°21'41.4" S, 55°35'33.3" W, Departamento de Durazno; Estancia "El Relincho", 34°20'39.2" S, 56°58'39.2" W, Departamento de San José; Unidad Experimental "Palo a pique" de INIA Treinta y Tres, 33°15'28.34"S, 54°28'43.47"W, Departamento de Treinta y Tres.



## 2.4. Hipótesis

El tamaño relativo de la cabeza de las obreras en *A. heyeri* y *A. lundii*, que se vincula a la fuerza que las obreras producen durante el corte, es el atributo morfológico que se relacionaría con las diferencias en la dureza de los vegetales cortados por cada especie.

## 2.5. Objetivo general

El propósito principal de este trabajo es evaluar si el tamaño relativo de la cápsula cefálica de las obreras es el atributo que se relaciona con las diferencias en las dietas de *A. heyeri* y *A. lundii*.

## 2.6. Objetivos específicos

- Realizar una descripción de la composición de la dieta de *A. lundii* y *A. heyeri*.
- Comparar la dureza de los vegetales cortados por las especies de interés.
- Relacionar la masa corporal con la masa cefálica de los individuos de ambas especies.

## 3. Materiales y métodos

### 3.1. Muestreo

Se realizaron muestreos en dos sitios de pradera natural donde se conocía la coexistencia de ambas especies. Los sitios elegidos fueron un potrero cercano a Sarandí del Yí (33°21'41.4" S, 55°35'33.3" W), localidad ubicada al Sudeste del Departamento de Durazno, y un potrero de la estancia El Relincho (34°20'39.2" S, 56°58'39.2" W), cercano a la localidad de Ecilda Paullier, Departamento de San José (**Figura 3b**). En estas áreas, el pastoreo genera un sistema de vegetación biestratificado, con un estrato inferior de menos de 5 cm de altura, dominado por pastos C4 nativos, y uno superior, de pequeños arbustos y gramíneas erectas (Soriano, 1991; Altesor *et al.*, 2005).

En cada sitio de muestreo se seleccionaron tres nidos de cada especie. Durante el tiempo de actividad máxima de forrajeo, en el entorno de las 10:00 AM, se

colectaron aleatoriamente 15 individuos por nido con su respectiva carga (uno de cada 10 individuos que regresaban al nido con material forrajeado).

Se contó con una muestra adicional, cedida por el Dr. Martín Bollazzi, colectada en la Unidad Experimental Palo a Pique del INIA (Departamento de Treinta y Tres) (33°15'28.34''S, 54°28'43.47''W), consistente en 10 individuos (de un mismo nido), por cada especie analizada. Se conformó así un conjunto de 200 muestras (100 de cada especie), cada una compuesta por un individuo y por el material vegetal colectado por éste. En cada caso, las muestras fueron identificadas y conservadas en frío hasta llegar al laboratorio, donde fueron colocadas en un refrigerador.

El material vegetal colectado fue clasificado en monocotiledóneas, dicotiledóneas (hojas, tallos, flores) y tejido seco. A cada muestra se le realizó un ensayo de fuerza con un penetrómetro (**Figura 4**), obteniéndose el valor de la fuerza de fractura.

Para cada individuo colectado se determinó la masa corporal y la masa de la cápsula cefálica, utilizando una balanza digital con precisión de centésimas de miligramo, cedida para este trabajo por la Sección Oceanología de la Facultad de Ciencias.

### 3.2. Ensayos de fuerza

Los distintos herbívoros rompen los tejidos vegetales en una variedad de formas. Las hormigas cortadoras de hojas cortan o fracturan el tejido vegetal (Wirth *et al.*, 2002; Roces & Bollazzi, 2009).

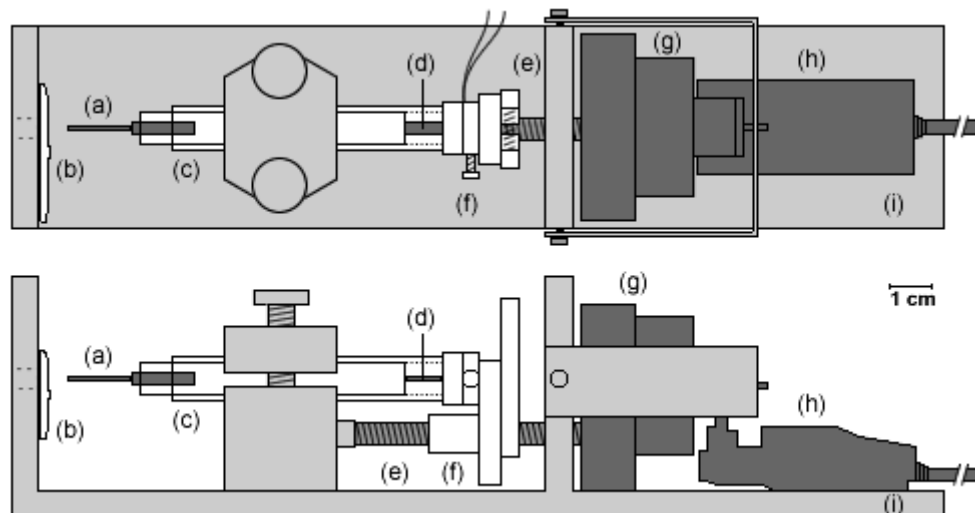
Existen distintos tipos de ensayos para la determinación de la fuerza de fractura de los materiales vegetales (Sanson *et al.*, 2001). En los ensayos de punzón y matriz, la máquina opera en compresión, minimizando los componentes de las fuerzas de corte y de tensión (cuyos efectos no consideraremos en este estudio). Con esta técnica se simula el efecto producido sobre la hoja por una hormiga, lo que determina que sea la más adecuada para nuestro interés.

El penetrómetro (Wright & Fuller, 1984) es un dispositivo donde un punzón es apoyado en un vegetal fijado a una matriz y una fuerza es aplicada hasta que el punzón lo atraviesa. La fuerza aplicada es constante, independientemente de la resistencia. En el presente estudio se utilizó un dispositivo cedido por el Dr. Martín Bollazzi (**Figura 4**).

Sobre una base de policarbonato se halla el motor que mediante un sistema de engranajes transmite un giro de tres revoluciones por segundo a una rosca sin fin. A esta rosca se sujeta la estructura que transporta el punzón metálico y un transductor piezoeléctrico, que es desplazada a una velocidad de un milímetro cada tres segundos. Cuando el punzón contacta el tejido vegetal, éste le opone una fuerza mecánica, que es transmitida por el punzón al piezoeléctrico, que se deforma.

La piezoelectricidad es un fenómeno presentado por determinados materiales cristalinos y cerámicos, que, al ser sometidos a fuerzas mecánicas externas adquieren una polarización. Se genera en su superficie una diferencia de potencial relacionada a la deformación experimentada. El efecto es reversible, cuando se elimina la fuerza aplicada, el piezoeléctrico recupera su forma y la diferencia de potencial desaparece.

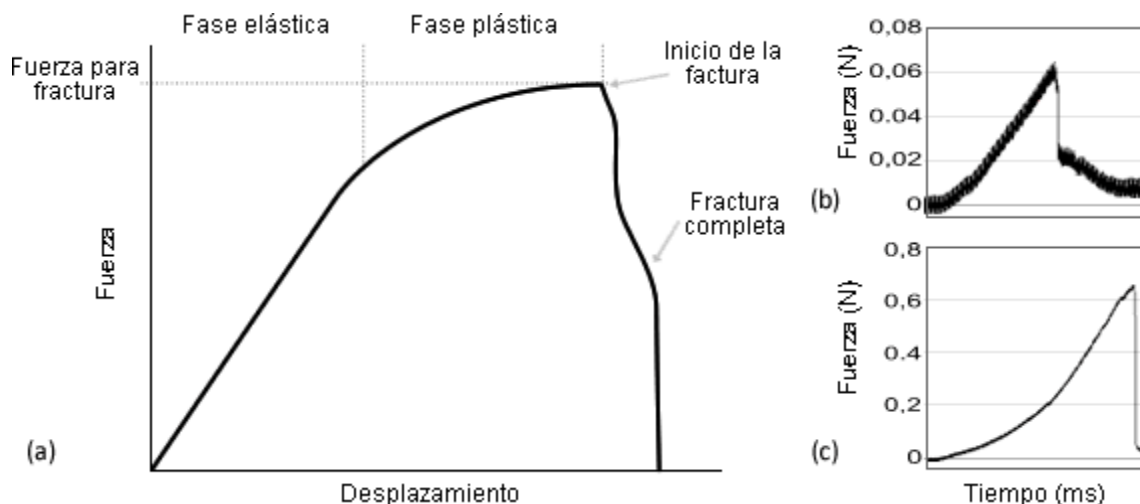
Para cada trozo vegetal ensayado, una vez puesto en funcionamiento el dispositivo, se registró en un computador la diferencia de potencial del piezoeléctrico durante quince segundos, a una frecuencia de mil datos por segundo. Los cambios en la diferencia de potencial son proporcionales a la fuerza de fractura del material ensayado. El resultado de cada ensayo es una curva de cambio de voltaje en función del desplazamiento, directamente proporcional a la curva de fuerza en función del



**Figura 4.** Vistas superior y lateral del penetrómetro utilizado. El material vegetal se coloca entre dos placas plásticas perforadas, las que a su vez son fijadas mecánicamente a la base de policarbonato. **(a)** Punzón metálico. **(b)** Material vegetal bajo ensayo. **(c)** Estructura de acrílico para soporte del punzón. **(d)** Piezoeléctrico. **(e)** Rosca sin fin (3 roscas por milímetro). **(f)** Mecanismo de sujeción de la estructura que traslada el punzón a la rosca. **(g)** Sistema de engranajes que regula la velocidad de giro del tornillo (3 revoluciones por segundo). **(h)** Motor eléctrico. **(i)** Estructura fija de soporte, en policarbonato.

desplazamiento (**Figura 5**). En la curva de fuerza, se considera fase elástica al rango en el que el material puede retornar a su dimensión original si se deja de aplicar la fuerza. Una vez que se llega a la fase plástica, la deformación del material es permanente. Se registró la fuerza necesaria para perforar el material vegetal, o fuerza de fractura, obtenida a partir de la gráfica mediante una herramienta informática adecuada.

Sobre la técnica empleada, consideramos que un punto a destacar es la metodología de medición de la fuerza de fractura del material vegetal. El penetrómetro utilizado brinda la posibilidad de realizar mediciones calibradas, confiables, y reproducibles, al tiempo que el registro informático de los datos brinda la posibilidad de analizarlos casi simultáneamente a su obtención. No hay registros de la utilización de dispositivos electromecánicos de este tipo a nivel nacional. En algunos casos la fuerza de rasgado del tejido vegetal se mide en forma manual, asignando valores en forma estimada en una escala discreta, o, en otros casos, con penetrómetros manuales, que pierden confiabilidad en la medida en que la velocidad de rotación del eje es dependiente del movimiento generado por el manipulador, y la determinación de la fuerza de fractura se realiza en base a la estimación visual de la posición de un resorte en el preciso momento de la rotura por tensión del tejido (Bollazzi, M., *com. per.*)



**Figura 5.** (a) Curva ideal de fuerza en función del desplazamiento. Se considera fase elástica a aquel rango en el que el material retorna a sus dimensiones naturales si se deja de aplicar la fuerza. Una vez llegado a la fase plástica, el material se deforma permanentemente. En el presente estudio se midió la fuerza para la fractura. Adaptada de Sanson *et al.* 2001. (b) Ejemplo de curva de fuerza experimental para una hoja de dicotiledónea. (c) Ídem para una hoja de monocotiledónea.

### 3.3. Análisis de datos

A las fuerzas de fractura del material cortado por las dos especies se les realizó un ensayo de normalidad, y luego fueron comparadas mediante un test de “t” de Student para muestras no pareadas. Como los datos originales no se distribuyeron en forma normal, fueron transformados a logaritmo en base 10 previo a su análisis para cumplir con los requisitos de normalidad.

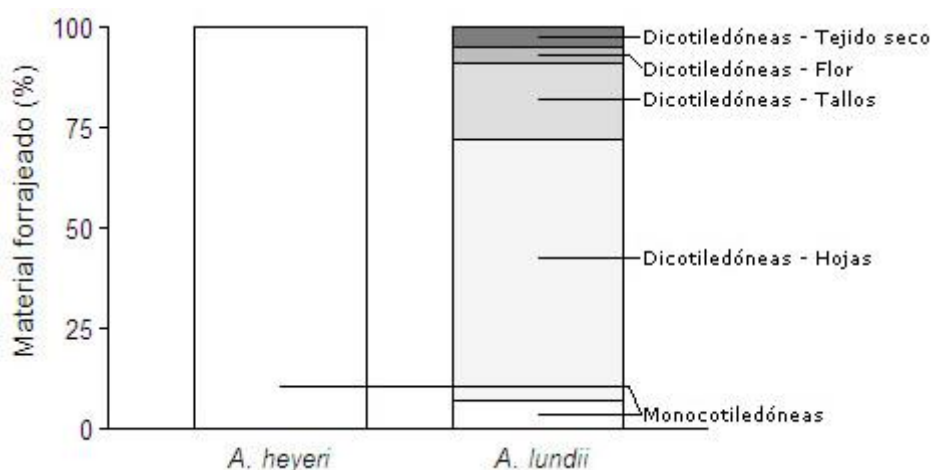
La relación entre la fuerza de fractura del material colectado y la masa corporal total de los individuos, así como la relación entre la masa de la cápsula cefálica y la masa corporal fueron analizadas mediante análisis de regresión.

Todos los análisis fueron realizados con el software GraphPad Prism 3.0.

## 4. Resultados

### 4.1. Dieta

Las dos especies mostraron distintas composiciones del material forrajeado (Figura 6). Los individuos de *A. heyeri* colectaron monocotiledóneas en forma exclusiva, independientemente del sitio de muestreo analizado. Los individuos de *A. lundii*, en cambio, mostraron una dieta más diversificada. Colectaron una proporción de monocotiledóneas (consistente en el 7% de los ítems forrajeados muestreados),

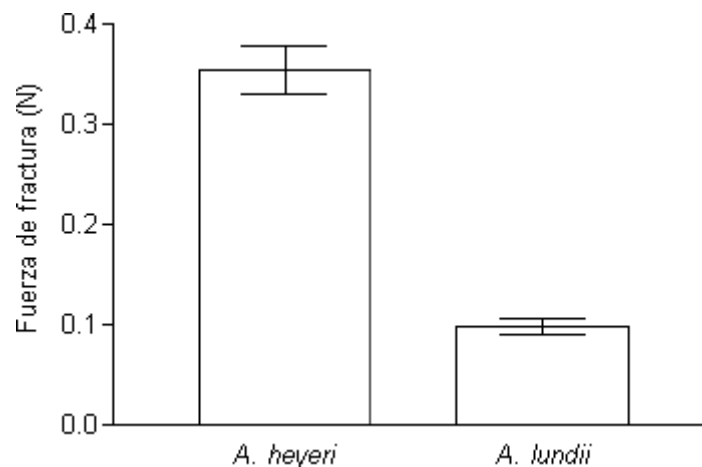


**Figura 6.** Composición del material forrajeado por las especies de *Acromyrmex* en las áreas estudiadas. *A. heyeri* forrajeó exclusivamente monocotiledóneas, mientras que *A. lundii* mostró un forrajeo más diversificado, con un 7% de monocotiledóneas, un 65% de hojas y un 19% de tallos de *Oxalis sp.*, un 4% de partes florales y un 5% de tejido seco.

pero la mayor parte de su dieta estuvo compuesta por dicotiledóneas. El 65% del material forrajeado fueron hojas y el 19% fueron tallos, mayormente de *Oxalis sp.* También colectaron un 4% de partes florales y un 5% de material seco.

#### 4.2. Dureza del material forrajeado

**Los individuos de *A. heyeri* cortaron vegetales más duros que los individuos de *A. lundii* (Figura 7).** *A. heyeri* cortó material con una fuerza de fractura media de  $0.3541\text{ N}$  ( $EE=0.0238$ ,  $n=100$ ), aproximadamente 3,6 veces mayor que el cortado por *A. lundii*, que presentó una fuerza de fractura media de  $0.0982\text{ N}$  ( $EE=0.0683$ ,  $n=100$ ). Para determinar si las diferencias de dureza del material cortado por ambas especies son significativas, se realizó una prueba de comparación de medias. En primera instancia, se realizó un test de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, que evidenció la ausencia de normalidad en los datos ( $\alpha=0,05$ ,  $n=100$ ,  $DistKS=0,1566$ ,  $P=0,0148$  para *A. heyeri* y  $\alpha=0,05$ ,  $n=100$ ,  $DistKS=0,1648$ ,  $P=0,0088$  para *A. lundii*). Por ello, los datos fueron transformados a logaritmo en base 10, con lo cual fueron normalizados ( $\alpha=0,05$ ,  $DistKS=0,05316$  para *A. heyeri* y  $DistKS=0,1031$  para *A. lundii*,  $P>0,10$  en ambos casos). Posteriormente se realizó una prueba “t” de Student de dos colas para datos no pareados. Los resultados de esta prueba indican que, para un intervalo de confianza del 95%, existen diferencias significativas en la dureza del material cortado por *A. heyeri* y *A. lundii* ( $t=13.58$ ,  $gl=198$ ,  $P<0,0001$ ).



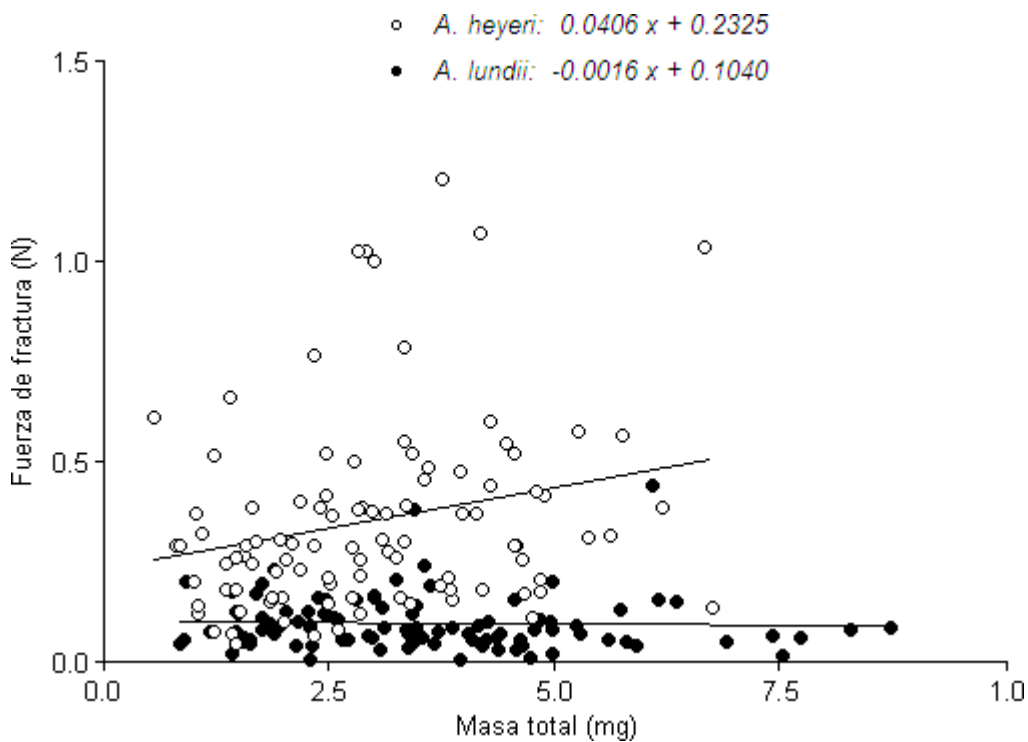
**Figura 7.** Fuerza de fractura (media  $\pm$  error estándar) de los vegetales cortados por cada especie. Los vegetales cortados por *A. heyeri* fueron significativamente más duros que los cortados por *A. lundii*. *A. heyeri* forrajeó material con una fuerza de fractura media de  $0.3541 \pm 0.0238\text{ N}$ , mientras que para *A. lundii* dicho valor fue de  $0.0982 \pm 0.0683\text{ N}$ .

#### 4.3. Relación entre el tamaño de los individuos y dureza del material cortado

Para *A. heyeri* se encontró una relación positiva entre la dureza del material forrajado y la masa corporal total, los individuos de mayor tamaño cortaron gramíneas de mayor dureza (aunque los valores mostraron alto grado de variabilidad).

*A. lundii* mostró un comportamiento distinto, la dureza de los vegetales cortados no mostró relación evidente con la masa total de los individuos (Figura 8).

Los datos de *A. heyeri* se ajustaron a la ecuación  $0,0406 * (masa\ total) + 0,2325$  ( $r^2=0,05673$ ), cuya pendiente es significativamente diferente de 0 ( $F=5,8340$ ,  $gln=1$ ,  $gld=97$ ,  $P=0,0176$ ). Mientras que los valores de *A. lundii* se ajustaron a la recta  $-0,0016 * (masa\ total) + 0,1040$  ( $r^2=0,00160$ ). Su pendiente no es significativamente diferente de 0 ( $F=0,1558$ ,  $gln=1$ ,  $gld=97$ ,  $P=0,6940$ ), lo que muestra la independencia de la dureza del material cortado en relación al tamaño corporal en los datos obtenidos en los muestreos para esta especie.



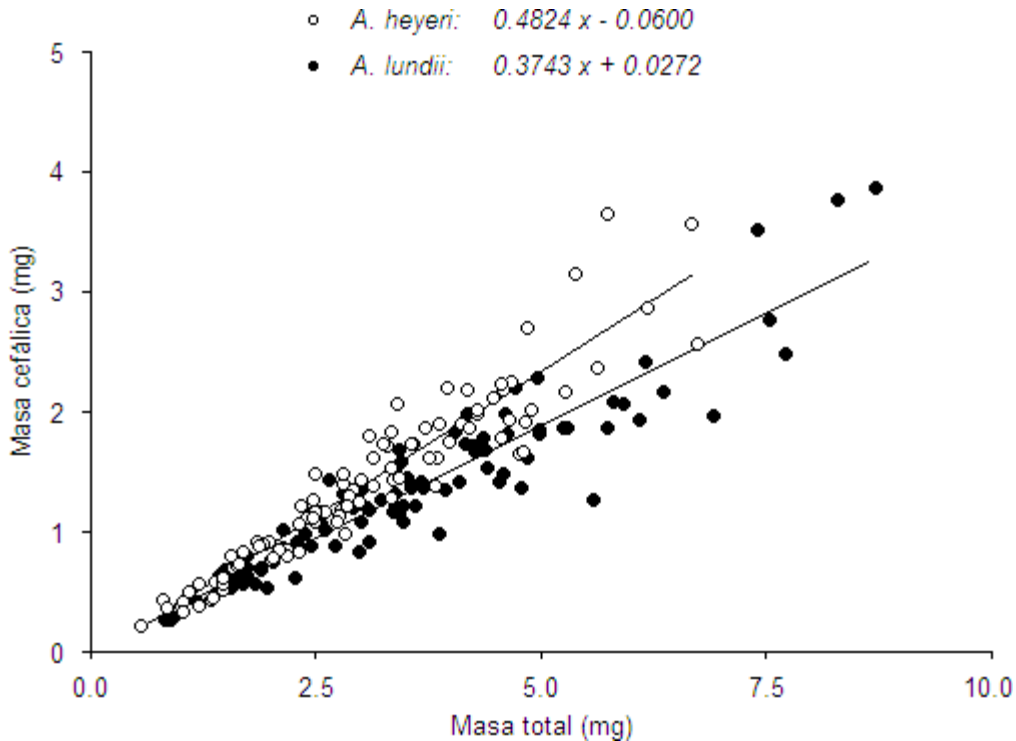
**Figura 8.** Relación entre la fuerza de fractura del material cortado y la masa total del individuo. Los rangos de variación de los tamaños corporales de las dos especies son solapados, pero el peso medio de los individuos de *A. heyeri* es menor que el de *A. lundii* ( $2.99 \pm 1.40$  mg y  $3.59 \pm 1.95$  mg respectivamente). Se presentan las ecuaciones de las líneas de tendencia, y se observa que el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) es bajo, ca. 0,06 para *A. heyeri* y ca. 0,003 para *A. lundii*. La variable no muestra relación con la masa total en el caso de *A. lundii*, ya que la pendiente de su línea de tendencia no es significativamente diferente de cero. Al mismo tiempo, se observa una relación positiva en el caso de *A. heyeri*. Para esta especie, individuos de mayor tamaño cortaron vegetales más duros, si bien los datos presentan mayor variabilidad.



#### 4.4. Relación entre la masa de la región cefálica y la masa total

Se observa que los rangos de variación del tamaño corporal de ambas especies se solapan (**Figura 8**). No obstante, los individuos muestreados de *A. heyeri* son menores que los de *A. lundii* ( $2.99 \pm 1.40$  mg y  $3.59 \pm 1.95$  mg respectivamente), siendo estas diferencias significativas ( $t=2.21$ ,  $gl=197$ ,  $P=0.0281$ , datos transformados a logaritmo en base 10).

**Para un mismo tamaño corporal, los individuos de *A. heyeri* tienen una cabeza proporcionalmente más grande que los individuos de *A. lundii* (Figura 9).** Los datos de *A. heyeri* se ajustan a la ecuación  $0,4824 * (\text{masa total}) - 0,0600$  ( $r^2=0,8978$ ). Mientras, los valores obtenidos para *A. lundii* se ajustan a la recta  $0,3743 * (\text{masa total}) + 0,0272$  ( $r^2=0,8835$ ). Ambas pendientes son significativamente diferentes de 0 ( $F=851,9$ ,  $gln=1$ ,  $gld=97$ ,  $P<0.0001$  para *A. heyeri*, y  $F=735,8$ ,  $gln=1$ ,  $gld=97$ ,  $P<0.0001$  para *A. lundii*), y significativamente diferentes entre ellas ( $F=24,9621$ ,  $gln=1$ ,  $gld=194$ ,  $P<0.0001$ ).



**Figura 9.** Relación de masas cefálica y total. Ambas líneas de regresión intersecan el eje de ordenadas en puntos cercanos al valor cero, sus coeficientes angulares son significativamente diferentes y los coeficientes de ajuste para ambas regresiones son altos. Por lo tanto, para una masa dada, un individuo de *A. heyeri* tendrá una cabeza mayor. Esta relación es fundamentalmente cierta para individuos de tamaño medio a grande, ya que no es distinguible en los individuos pequeños.

## 5. Discusión

Los datos obtenidos sobre la composición del material forrajeado concuerdan con estudios previos para ambas especies (Bucher & Montenegro, 1974), en los que se describe a *A. heyeri* como una especialista en gramíneas, cortando esencialmente hojas verdes (con porcentajes cercanos al 100% del material forrajeado). Su dieta graminívora se corresponde con su distribución, que abarca los ambientes con grandes extensiones de pastizales de Brasil, Argentina y Uruguay (Bucher & Montenegro, 1974; Fowler & Claver, 1991). La dieta descrita para *A. lundii* también concuerda con estos trabajos, ya que si bien forrajea con marcada preferencia las hojas de dicotiledóneas (en torno al 90% del forrajeo durante el período comprendido entre los meses de enero y mayo), completa el conjunto del material forrajeado con porcentajes menores de monocotiledóneas, frutos y restos secos.

Se determinó que el material cortado por *A. heyeri* fue más duro que el cortado por *A. lundii* en un factor de 3,6. Este valor es más cercano al factor de 3 publicado para pastos C3 en relación a hojas de dicotiledóneas que al factor de 6 publicado para pastos C4 en relación a las mismas hojas (Bernays, 1991). En este trabajo no se identificaron las especies de gramíneas cortadas.

Del análisis de los datos también emerge que la dureza del material vegetal cortado es mayor cuanto mayor es la masa total de los individuos de *A. heyeri*, pero no muestra correlación con la masa corporal total para los individuos de *A. lundii*.

Este resultado puede explicarse en función de la absoluta predominancia de hojas y tallos de *Oxalis sp.* (Oxalidaceae) en el material colectado por los individuos de *A. lundii*, independientemente de su tamaño corporal. Son especies nativas, de ciclo invernal, que germinan en los meses de febrero y marzo, para florecer en mayo. Los muestreos fueron realizados al final de su período de germinación. Los brotes jóvenes ofrecen facilidad de corte por su baja fuerza de fractura (Fowler, 1983; Nichols-Orlans & Schultz, 1989; Folgarait *et al.*, 1994; Roces & Bollazzi, 2009). Resulta claro que este ítem fue seleccionado sobre otras hierbas invernales presentes. Esto provoca que la dureza del material forrajeado sea aproximadamente la misma para cada individuo muestreado.

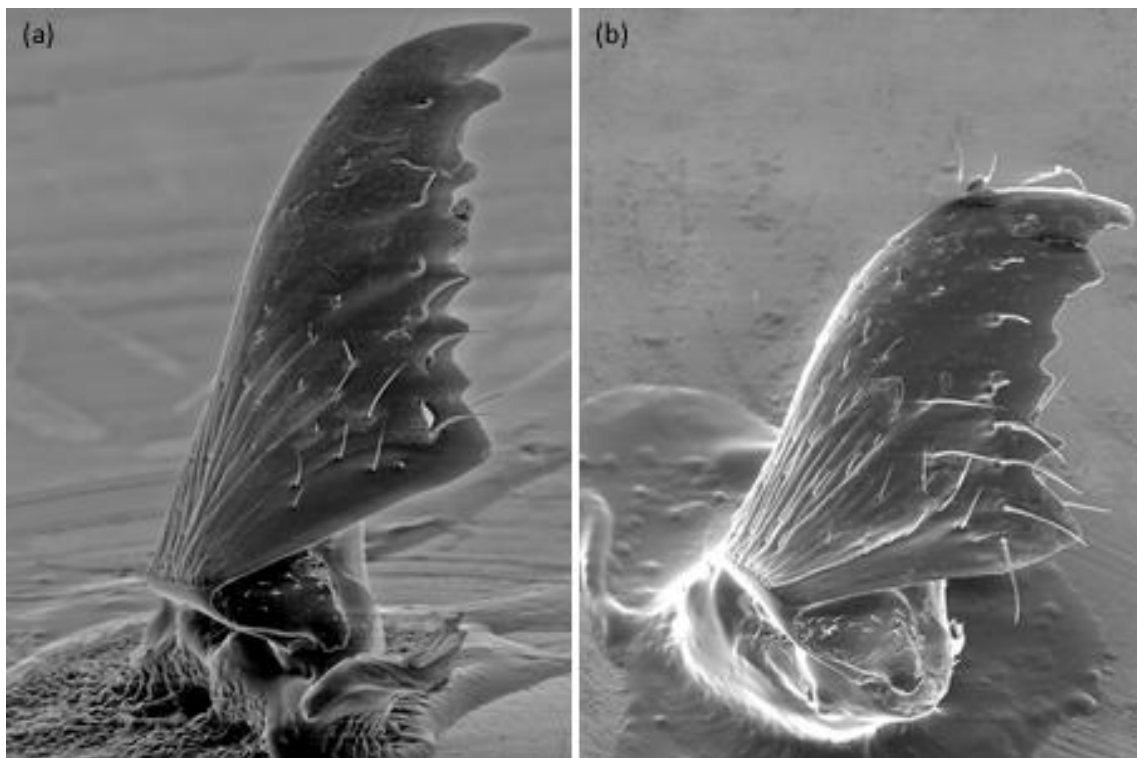
Las hormigas del género *Acromyrmex* pueden mostrar plasticidad en las estrategias de forrajeo, pudiendo ser selectivas (cuando ciertos ítem se presentan en la dieta con porcentajes mayores a los que tienen en el ambiente) u oportunistas (cuando la representación de los ítem en la dieta y en el ambiente no difieren significativamente), dependiendo de la abundancia y palatabilidad de los recursos (Bucher & Montenegro, 1974; Franzel & Farji Brenner, 2000). A pesar de que *A. heyeri* forrajó monocotiledóneas y que *A. lundii* forrajó dicotiledóneas, no es posible cuantificar el grado de selectividad u oportunismo mostrado por ambas especies dentro de cada grupo vegetal, ya que no fue realizado un estudio de frecuencia de las especies de la vegetación de la zona durante el período de muestreo. Si bien existen datos de vegetación para el sitio “El Relincho”, son del mes de noviembre (Altesor *et al.*, 2005), época en la cual la frecuencia de las especies invernales es muy baja.

Los resultados obtenidos revelan que ambas especies son capaces de cortar gramíneas, aunque *A. lundii* lo hace en menor medida. También muestran que *A. heyeri* no cortó ningún tipo de dicotiledóneas. En este punto intentaremos responder dos interrogantes, ¿por qué *A. lundii* no corta mayor proporción de gramíneas?, y ¿por qué *A. heyeri* no corta hojas de dicotiledóneas?

Para comprender la razón por la cual *A. lundii* no corta mayor proporción de gramíneas podemos considerar que su mayor fuerza de fractura demanda altos niveles de fuerza muscular de los aductores mandibulares. Las cabezas de *A. lundii* son proporcionalmente menores que las de *A. heyeri* y esto conlleva menor masa muscular de los aductores y por lo tanto menor fuerza de mordida (Gronenberg *et al.*, 1997; Paul & Gronenberg, 1999; Paul, 2001). Adicionalmente, sus mandíbulas de bordes filosos similares a tijeras, más largas y angostas que *A. heyeri*, (**Figura 10a**), tienen el punto efectivo de corte más alejado del punto de articulación. Durante el corte se genera un mayor torque o momento de fuerza (que es producto de la distancia entre el eje de rotación y el punto de aplicación de la fuerza), que se opone al movimiento de cierre de las mandíbulas, por lo que se le exige mayor fuerza a los aductores mandibulares y a la estructura de la articulación. Así, las mandíbulas de *A. lundii* serían menos eficientes que las de *A. heyeri* para el corte de gramíneas. Las forrajeras pueden hacerlo para despejar los senderos de la colonia, cuando la relación de monocotiledóneas a dicotiledóneas sea muy elevada en la oferta ambiental, o por

algún requerimiento particular del hongo simbionte. En cuanto a la química del material forrajeado, se debe destacar que deben seleccionar aquellas dicotiledóneas poco o nada tóxicas para el hongo. En experimentos de laboratorio con colonias de *Atta* y *Acromyrmex*, se ha demostrado que las hormigas aprenden a rechazar material vegetal que contiene químicos nocivos. Aunque las forrajeadoras pueden acarrear inicialmente material nocivo hacia el nido, eventualmente dejan de recolectarlo, y el rechazo por este material se mantiene por muchas semanas. Si el sustrato causa efectos tóxicos en el hongo, éste produce una señal química que actúa como reforzador negativo para las trabajadoras que circulan por ese jardín fúngico en particular, y esta señal es transmitida hacia las forrajeadoras (Ridley *et al.*, 1996).

Para entender porqué *A. heyeri* no corta hojas de dicotiledóneas debemos considerar que la fuerza no puede ser el factor determinante, ya que corta hojas de gramíneas que tienen una fuerza de fractura significativamente mayor que las de dicotiledóneas. Las mandíbulas cortas y robustas de *A. heyeri*, con bordes poco filosos similares a tenazas (**Figura 10b**), junto con su mayor cabeza en relación al cuerpo, le permiten ejercer más fuerza en comparación con *A. lundii*, y así cortar los pastos.



**Figura 10.** Microscopías electrónicas de barrido de hemimandíbulas de (a) *A. lundii* y (b) *A. heyeri*. Considerando que las muestras provienen de individuos de dimensiones corporales similares, se pueden observar las diferencias de las proporciones. Imágenes cedidas por el Dr. Martín Bollazzi.

Ya que la fuerza no es el factor determinante, podemos considerar el comportamiento de corte. Las especies de *Acromyrmex* que cortan dicotiledóneas utilizan una técnica de corte geométrica (ver introducción), la cual les permite ajustar el tamaño de la carga al tamaño corporal (Weber, 1966). Esto les permite, primero, cortar fragmentos en el rango de sus posibilidades de transporte, y segundo, maximizar la tasa de transporte hacia el nido (Wetterer, 1990; Wirth *et al.*, 2002; Roces & Bollazzi, 2009). Como cortadora de pastos, *A. heyeri* puede no haber adquirido este comportamiento durante su evolución, lo que le generaría dificultad para la regulación del tamaño de fragmentos de dicotiledóneas (Wirth *et al.*, 2002; Roces & Bollazzi, 2009). Sin embargo, aunque *A. heyeri* hubiese adquirido el comportamiento de corte geométrico, los trozos de hojas de dicotiledóneas que podría cortar serían significativamente menores que los cortados por *A. lundii*. Esto es debido a que la relación entre la longitud de las patas posteriores y el tamaño corporal es significativamente menor en *A. heyeri* que en *A. lundii* (Bollazzi & Cardozo, *com. per.*, analizando los mismos individuos que en el presente estudio). Esto tendría como consecuencia una menor efectividad en el forrajeo sobre el recurso dicotiledóneas.

También debe considerarse que si bien los pastos presentan una mayor fuerza de fractura, las robustas mandíbulas de *A. heyeri* le permiten realizar el corte minimizando el riesgo de lesiones. Sin embargo, esta adaptación incrementa la resistencia que el tejido vegetal le ejerce a la mandíbula en el punto de corte, ya que existe mayor superficie de contacto entre ellos. Por lo tanto, para un mismo tipo de hoja de dicotiledónea, a la misma fuerza aplicada, *A. heyeri* pierde más energía en la realización del corte que *A. lundii*. Esto también colocaría a *A. heyeri* en desventaja competitiva frente a *A. lundii* sobre el recurso dicotiledóneas, ya que para obtener la misma cantidad de tejido vegetal, *A. heyeri* debería de invertir más energía.

La selección del vegetal forrajeado también puede basarse en la química del sustrato (Howard, 1987; Nichols-Orlans & Schultz, 1989; Wheeler & Evans, 1989; Bernays *et al.*, 1991; Folgarait *et al.*, 1994; Wetterer, 1995; Ridley *et al.*, 1996), y no estar sólo limitada por sus características físicas. Las dicotiledóneas producen más compuestos secundarios que las gramíneas. Elegir gramíneas podría traducirse en una ventaja para *A. heyeri*, ya que varios compuestos secundarios presentes en las dicotiledóneas son fungistáticos y/o antifúngicos (alcaloides, taninos y otros), que al

ser ingresados al nido pueden detener el crecimiento o incluso matar al hongo simbiote (Fowler, 1983). De todas formas, distintas especies de hormigas han desarrollado mutualismo con distintas cepas fúngicas, adaptándose a distintos tipos de material vegetal.

Las dos especies estudiadas muestran patrones de explotación de recursos con mínimos solapamientos, lo que sugiere que éstas no están compitiendo actualmente por el recurso forrajeado, pudiendo coexistir en gran parte de sus distribuciones.

El hecho de observar que dos o más especies estrechamente relacionadas coexisten en la actualidad, puede interpretarse de dos formas distintas. La primera supone que existió competencia en el pasado, pero que cada especie logró adaptarse en una o más dimensiones de su nicho ecológico, de tal forma que actualmente no comparten el recurso y, por lo tanto, no existe competencia interespecífica. Concepto conocido como “fantasma de la competencia pasada” (Connell, 1980). Otra interpretación posible es que las especies nunca compitieron entre sí y que las diferencias encontradas entre ellas reflejan el hecho de que tratamos con especies distintas. El hecho que dos especies no compitan puede deberse tanto a causas ecológicas (p. ej. el recurso nunca fue limitante, ni en el pasado ni en el presente) como a causas evolutivas (p. ej. las especies evolucionaron alopátricamente y se adaptaron a recursos diferentes) (Butlin *et al.*, 2008).

Independientemente de cuál haya sido la historia en común de *A. heyeri* y *A. lundii*, el hecho observable actualmente es que las dos especies coexisten en gran parte de su rango de distribución geográfica. La pregunta que surge es ¿qué permite esa coexistencia?

En las Sierras de Córdoba se encontró que las especies simpátricas de hormigas cortadoras *A. lobicornis* y *A. lundii*, que forrajean principalmente dicotiledóneas, coexisten mediante diferencias en la selección del hábitat donde nidifican, húmedo y umbroso para la primera y más seco y abierto para la segunda (Bucher y Montenegro, 1974).

Otra manera de permitir la coexistencia entre especies es a través del desplazamiento de caracteres (Brown Jr. & Wilson, 1956; Grant, 1972; Losos, 1990; Begon *et al.*, 1996; Dayan & Simberloff, 2005). El problema con algunos de los estudios que parecen demostrar el desplazamiento de caracteres como evidencia de

competencia es que las poblaciones simpátricas y alopátricas suelen ocurrir en diferentes condiciones ambientales. Algunas veces serán estas diferencias ambientales, y no la competencia, las causas del desplazamiento de caracteres (Begon *et al.*, 1996; Butlin *et al.*, 2008). Las especies estudiadas en el presente trabajo tienen distribuciones solapadas, y no existen evidencias de que en su proceso evolutivo reciente se hayan generado, y posteriormente removido, barreras geográficas que hayan permitido una especiación alopátrica y el posterior contacto secundario con las especies ya diferenciadas (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). Por ello, la especiación también podría haberse generado en simpatria, como resultado la expansión de nicho de la especie ancestral en ausencia de competidores (Begon *et al.*, 1996; Butlin *et al.*, 2008).

En las hormigas, el tamaño corporal juega un rol importante en la coexistencia. En el desierto de Arizona las diferentes especies de hormigas graminívoras parten los recursos en función del tamaño, densidad y micro distribución de las semillas. Están adaptadas a hacerlo por diferencias en el tamaño corporal y la estrategia de forrajeo (Davidson 1977a; 1977b). Las especies de mayor tamaño consumen semillas más duras, ya que un mayor cuerpo implica una mayor masa cefálica y mayor fuerza de mordida. La repartición del recurso se da por diferencias del tamaño corporal. Cuanto mayor la obrera, mayor cabeza y mayor fuerza tendrá para quebrar las semillas y alimentarse de éstas (Oliveras *et al.*, 2008; Willott *et al.*, 2000).

De manera similar que en las hormigas graminívoras, se encontró que en especies de cortadoras de hojas de los géneros *Acromyrmex* y *Atta* en Costa Rica, las especies que coexisten presentan diferentes tamaños corporales (Wetterer, 1995), lo cual se asocia a diferencias en el selección del sustrato a cortar, las especies con obreras más grandes cortan sustratos más duros.

Adicionalmente a lo conocido hasta ahora, los resultados de este trabajo muestran que la coexistencia en especies simpátricas de hormigas puede también basarse en diferencias en el tamaño relativo de la cabeza: a pesar de que las obreras de *A. heyeri* son menores que las de *A. lundii*, a igual peso corporal, los individuos de *A. heyeri* tienen una cabeza mayor que los de *A. lundii*. (Figura 9). Esta diferencia, que se vincula directamente con la fuerza de corte, podría explicar porque *A. heyeri* corta sustratos más duros (gramíneas) que los cortados por *A. lundii* (dicotiledóneas).



El presente trabajo demuestra, por primera vez, que el carácter morfológico que permitiría la coexistencia entre dos especies de hormigas simpátricas radicaría en la diferencia en el tamaño relativo de la cabeza, y no en el tamaño corporal total o en diferencias de hábitat de nidificación. De esta forma, brinda una explicación funcional a la coexistencia observable de *A. heyeri* y *A. lundii*.

## 6. Bibliografía

- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F., & Rodríguez, C. (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* (179), 83–91.
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. J. (1996). *Population Ecology. A Unified Study of Animal and Plants*. Blackwell Science.
- Bernays, E. A., Jarzembowski, E. A., & Malcolm, S. B. (1991). Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philosophical transactions: Biological Sciences* (333), 257-264.
- Brown Jr., W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character Displacement. *Systematic Zoology*, V (2), 49-64.
- Bucher, E. H., & Montenegro, R. (1974). Hábitos forrajeros de cuatro hormigas simpátridas del género *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecología* (2), 47-53.
- Butlin, R. K., Galindo, J. & Grahame, J. W. (2008). Sympatric, Parapatric or Allopatric: the Most Important Way to Classify Speciation? *Philosophical Transactions of The Royal Society B* (363), 2997-3007.
- Connell, J. H. (1980). Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. *Oikos* (35), 131-138.
- Davidson, D. W. (1977a). Foraging Ecology and Community Organization in Desert Seed-Eating Ants. *Ecology*, LVIII (4), 725-737.
- Davidson, D. W. (1977b). Species Diversity and Community Organization in Desert Seed-Eating Ants. *Ecology*, LVIII (4), 711-724.
- Dayan, T., & Simberloff, D. (2005). Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* (8), 875-894.
- Folgarait, P. J., Farji Brenner, A. G., & Protomastro, J. J. (1994). Influence of biotic, chemical and mechanical plant defenses on the foraging pattern of the leaf-cutter ant (*Acromyrmex striatus*) in a subtropical forest. *Ecología Austral* (4), 11-17.

- Fowler, H. G. (1983). Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Biología Tropical* (31), 213-216.
- Fowler, H. G., & Claver, S. (1991). Leaf-cutter ant assemblies: effects of latitude, vegetation, and behaviour. En C. R. Huxley, & D. F. Cutler (Edits.), *Ant - Plant Interactions* (51-59). Oxford University Press.
- Fowler, H. G., Forti, L. C., Pereira da Silva, V. & Saes, N. B. (1986a). Economics of grass-cutting ants. En C. S. Lofgren, & R. K. Van der Meer (Edits.), *Fire ants and leaf-cutting ants - Biology and management* (18-35). Westview Press, Boulder.
- Fowler, H. G., Pereira da Silva, V., Forti, L. C., & Saes, N. B. (1986b). Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. En C. S. Lofgren, & R. K. Van der Meer (Edits.), *Fire ants and leaf-cutting ants - Biology and management* (123-145). Westview Press, Boulder.
- Franzel, C., & Farji Brenner, A. G. (2000). ¿Oportunistas o selectivas?. Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el Noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* (10), 159-168.
- Goncalves, C. R. (1961). O genero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae) *Studia Entomologica* (4) (1-4), 113-180.
- Grant, P. R. (1972). Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society* (4), 39-68.
- Gronenberg, W., Paul, J., Just, S., & Hölldobler, B. (1997). Mandible muscle fibers in ants: fast or powerful? *Cell Tissue Research* (289), 347-361.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.
- Howard, J. J. (1987). Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* (69), 250-260.
- Losos, J. B. (1990). A phylogenetic analysis of character displacement in caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, XLIV (3), 558-569.
- Mueller, U. G., & Rabeling, C. (2008). A breakthrough innovation in animal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (105), 5287-5288.
- Nichols-Orlans, C. M., & Schultz, J. C. (1989). Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf cutter ant *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* (21), 80-83.

- Oliveras, J., Gómez, C., Bas, J. M. & Espadaler, X. (2008). Mechanical defence in seeds to avoid predation by a granivorous ant. *Naturwissenschaften* (95), 501-506.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* (66), 498-532.
- Paul, J. (2001). Review. Mandible movements in ants. *Comparative biochemistry and physiology, A*, 7-20.
- Paul, J., & Gronenberg, W. (1999). Optimizing force and velocity: mandible muscle fibre attachments in ants. *The Journal of Experimental Biology* (202), 797-808.
- Ridley, P., Howse, P. E. & Jackson, C. W. (1996). Control of the behaviour of leaf-cutting ants and by their "symbiotic" fungus. *Experientia* 52 (6), 631:635. En Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (2009). *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W. W. Norton & Company Inc. Nueva York.
- Roces, F., & Bollazzi, M. (2009). Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. En S. Jarau, & M. Hrncir (Edits.), *Food exploitation by social insects. Ecological, behavioral, and theoretical approaches* (251-265). CRC Press.
- Roces, F., & Hölldobler, B. (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* (97), 1-8.
- Rodríguez, C., Montes, P., Bollazzi, M., Finck, J., & Roces, F. (2009). Forager morphology, mandibular force and foraging efficiency in sympatric grass- and leaf-cutting ants. *Poster publicado en: Annals of the 1st Central European Meeting of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI)*. Lake Chiemsee, Bavaria, Alemania.
- Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F., & Peeters, P. (2001). Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: opportunities, problems and procedures. *Austral Ecology* (26), 535-546.
- Schultz, T. R., & Brady, S. G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (105), 5435-5440.
- Soriano, A. (1991). Río de la Plata Grasslands. En R. T. Coupland (Ed.), *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere* (367-407). Elsevier, Amsterdam.

- The California Academy of Sciences. AntWeb: <http://www.antweb.org> (6 de diciembre de 2009).
- Vincent, J. F. (1991). Strength and fracture of grasses. *Journal of Materials Science* (26), 1947-1950.
- Vincent, J. F. (1982). The mechanical design of grass. *Journal of Materials Science* (17), 856-860.
- Weber, N. A. (1966). Fungus-growing ants. *Science* (153), 587-604.
- Wetterer, J. K. (1990). Load-size determination in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Behavioral ecology* (1), 95-101.
- Wetterer, J. K. (1995). Forager size and ecology of *Acromyrmex coronatus* and other leaf-cutting ants in Costa Rica. *Oecologia* (104), 409-415.
- Wheater, C. P., & Evans, M. E. (1989). The mandibular forces and pressures of some predacious Coleoptera. *Journal of Insect Physiology*, 1 (11), 815-820.
- Willott, S. J., Compton, S. G. & Incoll, L D. (2000). Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia* (125), 35-44.
- Wirth, R., Herz, H., Ryel, R. J., Beyschlag, W., & Hölldobler, B. (2002). The natural history of leaf-cutting ants. En *Herbivory of leaf-cutting ants - A case study on Atta colombica in the tropical rainforest of Panama* (5-28). Springer, Berlín.
- Wright, A. D., & Fuller, S. C. (1984). A simple penetrometer for laboratory and field use. *Australian Entomological Magazine* (11), 13-15.