

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA ORIENTAL DEL URUGUAY
FACULTAD DE AGRONOMÍA

**FORRAJEO DE CEBOS TÓXICOS POR HORMIGAS
CORTADORAS DE HOJAS DEL GÉNERO ACROMYRMEX
*Mayr, 1865 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)***

por

Andrea Laura LISTRE BARRETO

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magíster en Ciencias Agrarias opción
Ciencias Vegetales.

Montevideo
Uruguay
Junio de 2018

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Dr. Gonzalo Martinez Crosa, Dra. Paula Altesor, y Dra. Valentina Mujica, el 27 de junio de 2018.

Autora: Lic. Andrea Listre. Director Dr. Martin Bollazzi.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Martin Bollazzi por su orientación y su apoyo en las diferentes etapas de este trabajo, por la discusión crítica y aportes en la elaboración de esta tesis.

Al tribunal por sus comentarios y aportes.

A Cristian Duarte, Christian Grecco, Iara Belucci y Mariana Pintos, por la colaboración en los ensayos y los datos compartidos.

A Danila Balbi por el mantenimiento de las colonias de laboratorio utilizadas en los ensayos.

A la Dirección General de Servicios Agrícolas, del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, por el tiempo cedido.

A mis compañeras por sus consejos, apoyo y aliento en este largo proceso.

A mi familia por su contención y cariño.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VI
SUMMARY.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	4
1.1.1. Las hormigas cortadoras de hojas.....	4
1.1.2. La actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas.....	7
1.1.3. Etapas del forrajeo.....	8
1.1.3.1. Búsqueda y selección.....	8
1.1.3.2. Manipulación.....	9
1.1.3.3. Transporte.....	10
1.1.4. Determinación del tamaño y peso de la carga.....	11
1.1.4.1. Distancia al nido y características del recurso.....	12
1.1.4.2. Necesidad de información.....	12
1.1.4.3. Tiempo y costo energético de manipulación (corte y levantamiento de la carga).....	13
1.1.4.4. Otros factores.....	13
1.1.5. Relación entre el peso de la carga y la velocidad.....	14
1.1.6. Estrategias y métodos de control de las hormigas cortadoras de hojas.....	16
1.1.6.1. Metodología de control y manejo.....	16
1.1.7. Tipos de control.....	17
1.1.7.1. Mecánico-físico.....	17
1.1.7.2. Biológico.....	17
1.1.7.3. Químico.....	17
1.1.8. Utilización de cebos tóxicos para el control de las hormigas.....	19
1.1.8.1. Composición y modo de acción de los cebos tóxicos.....	20
1.1.8.2. Métodos de aplicación (localizada o sistemática).....	21

1.1.8.3. Problemas del método de control sistemático con cebos tóxicos.....	22
1.2. <u>HIPÓTESIS</u>	24
2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	25
2.1. <u>CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES UTILIZADAS</u>	25
2.1.1. Las especies.....	25
2.2. <u>PARTE 1: COMPARACIÓN DE LA EFICIENCIA DEL TRANSPORTE DE CARGAS NATURALES CON CEBOS COMERCIALES Y EXPERIMENTALES</u>	27
2.2.1. Sitio de estudio.....	27
2.2.2. Diseño experimental.....	28
2.3. <u>PARTE 2: DETERMINACIÓN DEL PESO IDEAL PARA EL CEBO</u>	29
2.3.1. Sitio de estudio.....	29
2.3.2. Diseño experimental.....	29
2.4. <u>PARTE 3: EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA DISTANCIA AL CAMINO SOBRE LA POSIBILIDAD DE ACARREO DE LOS CEBOS</u>	31
2.4.1. Sitio de estudio.....	32
2.4.2. Diseño experimental.....	32
2.5. <u>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</u>	33
3. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	35
3.1. <u>PARTE 1: COMPARACIÓN DE LA EFICIENCIA DEL TRANSPORTE DE CARGAS NATURALES CON CEBOS COMERCIALES Y EXPERIMENTALES</u>	35
3.2. <u>PARTE 2: DETERMINACIÓN DEL PESO IDEAL PARA EL CEBO</u>	44
3.3. <u>PARTE 3: EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA DISTANCIA AL CAMINO SOBRE LA POSIBILIDAD DE ACARREO DE LOS CEBOS</u>	50
4. <u>CONCLUSIONES</u>	57
5. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	59
6. <u>ANEXO</u> : Evaluación del peso ideal y la eficiencia de transporte de cebos tóxicos por <i>Acromyrmex lundii</i> (Hymenoptera: Formicidae).....	68

RESUMEN

Las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* representan un problema para la industria agrícola y forestal debido a que se dificulta su control en predios grandes. Para las empresas forestales, las hormigas cortadoras de hojas causan pérdidas económicas debido a los daños causados por la defoliación de plantas jóvenes. Para controlarlas, el método más utilizado es el control sistemático con cebos tóxicos. Este método de control ha mostrado problemas de eficacia que pueden deberse al factor humano o a la no adecuación del método a la forma de forrajeo de las hormigas cortadoras. La no adecuación del método implica: que los cebos no sean encontrados por las hormigas mientras forrajean y que una vez que los encuentran, las obreras no transporten la suficiente cantidad de cebos para eliminar a toda la colonia. Este trabajo tuvo como objetivo determinar si el problema de eficacia del método de control sistemático puede deberse a que el peso de los cebos utilizados no es el que maximizaría la eficiencia del transporte y/o la disposición regular de los cebos en el campo repercute negativamente en la probabilidad de que las obreras los encuentren. Para ello, se colocaron en el campo cebos a diferentes distancias de alejamiento del camino de forrajeo para evaluar la probabilidad de que las obreras los encuentren; y por otra parte, se analizó la eficiencia del transporte al comparar cebos de pesos diferentes al peso del cebo comercial. De acuerdo a los resultados se pudo concluir que cebos más pesados que los cebos comerciales permiten maximizar la tasa de transporte, lo que se traduce en un mayor ingreso de ingrediente activo a la colonia, que se logró con un cebo 4 veces más pesado que el comercial. Para pesos más altos, el peso del cebo no compensó la reducción en la velocidad y la tasa de transporte comenzó a descender. Por otra parte, se observó un efecto de la distancia de alejamiento con respecto al camino de forrajeo en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos distribuidos de forma sistemática. Para distancias de alejamiento mayores a 1 metro disminuyó la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos, hasta llegar a un 50% de probabilidad en las distancias más alejadas del camino (5 metros). Se plantea la necesidad de reducir las distancias de aplicación de los cebos e incrementar el peso de los cebos y modificar su forma como opciones para mejorar el método de control sistemático.

Palabras clave: *Acromyrmex*, cebos tóxicos, tasa de transporte, forestación, hormigas cortadoras.

FORAGE OF TOXIC BAITES BY LEAF-CUTTING ANTS OF *ACROMYRMEX* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

SUMMARY

Leaf-cutting ants of the genus *Acromyrmex* are a problem for the agricultural and forestry industry since it is difficult to control them mainly in large-scale crops. To forestry companies leaf-cutting ants cause economic losses due to damage caused by defoliation of seedlings. To control them, systematic control with toxic baits is the most widely accepted method. This method of control has efficacy problems that can be caused either by human factors during application or because the baits are not suitable for being transported by leaf cutting ants. Method efficiency depends on two main factors: i) the baits can be found by the ants when they forage and that once the workers find them; ii) workers transport enough bait to properly control the whole colony. The goal of this study was to determine if the problem of effectiveness of the systematic control method can be due to the fact that the weight of the baits used does not maximize the efficiency of the transport, and that the regular disposition of the baits in the field has a negative impact on the probability that the workers find the baits. For that, baits were placed in the field at different distances from the foraging trails to evaluate the probability that the workers would find the baits depending on the distance to the foraging path. In addition, transport efficiency was analyzed in the laboratory by comparing transport efficiency of baits of different weights regarding that of the commercial bait. According to the results, it could be concluded that baits heavier than the current commercial baits allow maximizing the transport rate of insecticide into the colony, being the bait 4 times heavier than the commercial bait, the weight that maximized the transport rate. For higher weights, the weight of the bait did not compensate for the reduction in speed and the transport rate begins to fall. On the other hand, there was an effect of the distance to the foraging trail in the probability that the workers would find the baits systematically distributed. For distances greater than 1 meter, the probability of workers finding baits decreases, reaching 50% probability at the farthest distances from the trail (5 meters). It is necessary to reduce the application distances of the baits and increase the weight of the baits and modify their shape as options to improve the method of systematic control.

Keywords: *Acromyrmex*, toxic baits, transport efficiency, forestry, leaf-cutting ants.

1. INTRODUCCIÓN

Las hormigas cortadoras de hojas del género *Acromyrmex* Mayr, 1865, representan un problema para la industria agrícola y forestal que se traduce en pérdidas económicas. Esto se debe a que por su biología y ecología se dificulta controlarlas principalmente en cultivos a gran escala, lo que las transforma en una de las principales plagas en Sudamérica (Cherrett, 1986a, Fowler et al., 1986a).

Durante el forrajeo, las obreras de *Acromyrmex* cortan la vegetación que se encuentra en los alrededores del nido, prefiriendo plantines y plantas o árboles jóvenes, con hojas nuevas o brotes, cuyos tejidos tienen alto contenido de humedad y nutrientes (Weber, 1972, Montoya-Lerma et al., 2012, Nিকেle et al., 2012) y un bajo nivel de compuestos secundarios (Pérez et al., 2011). A su vez, el uso de fertilizantes químicos en los cultivos también puede incentivar y aumentar el ataque debido a que prefieren plantas con altas concentraciones de nitrógeno y fósforo (Montoya-Lerma et al., 2012). La defoliación que realizan provoca una disminución en el crecimiento, deformación, crecimiento irregular y en casos extremos la muerte de la planta o árbol (Hernández y Jaffe, 1995). Estos daños durante el establecimiento de los cultivos, para el caso de plantaciones forestales por ejemplo, son los que tendrán un mayor efecto en el producto final (Herrera y Valenciaga, 2011). Si el árbol joven sobrevive al ataque, algunas de las consecuencias finales pueden ser la reducción de la altura, de la circunferencia y hasta una pérdida del rendimiento de la madera (Jaffe, 1986, Zanetti et al., 2014) lo que se traduce en pérdidas económicas. Además del daño directo provocan la disminución de resistencia de la planta haciéndola más susceptible al ataque de otros insectos o patógenos (Reis Filho et al., 2011).

El cultivo forestal, tanto de pino como eucalipto, es de los cultivos más afectados por las hormigas cortadoras (Zanetti et al., 2003, Poderoso et al., 2009). El nivel de daño que causan en las plantaciones depende de dos factores: el número de colonias y el área de forrajeo (Zanetti et al., 2014). No es necesario una gran abundancia de nidos para provocar daños cuantificables: 4 nidos por hectárea de *Acromyrmex crassispinus* (Forel, 1909) en plantaciones de pino pueden provocar la defoliación del 24% de las plantas (Nিকেle et al., 2012); una sola colonia madura de *Acromyrmex landolti* (Forel, 1885) por hectárea puede provocar la muerte del 48% de

plantas jóvenes de pino (Jaffe, 1986). Hernández y Jaffe (1995) encontraron una relación negativa entre la densidad de nidos de *Atta laevigata* (Smith, F., 1858) y el volumen de madera producido en una plantación de *Pinus caribaea* Morelet. Asimismo se evidenció que las hormigas cortadoras reducen la productividad de madera entre 0,04 a 0,13 m³ por hectárea por cada m² de tierra suelta de hormiguero (Souza et al., 2011). En Uruguay, se calculó el área de forrajeo de dos de las especies más comunes y abundantes en plantaciones forestales, *Acromyrmex lundii* (Guérin-Méneville, 1838) y *A. heyeri* (Forel, 1899) y para ambas el área de forrajeo es de más de 1000 m² (Bollazzi, 2013) por lo que 10 nidos serían suficientes para cubrir una hectárea completa.

El sector forestal en nuestro país se encuentra en pleno crecimiento desde hace más de 10 años. De toda la superficie cultivable del país, un 5,3% corresponde a bosques implantados (SPF, 2015). Según datos de la Dirección General Forestal, se corresponden a aproximadamente 1 millón de hectáreas de plantaciones forestales registradas y donde las especies más cultivadas son *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *E. globulus* Labill., *E. dunnii* Maiden, *Pinus elliotti* Engelm. y *P. taeda* L.. Estas plantaciones tienen como destino comercial la madera rolliza, chips, tableros y pulpa de celulosa (SPF, 2015).

Para las empresas forestales las hormigas cortadoras son las causantes de pérdidas económicas tanto por los daños producto de la defoliación como por los costos de su control. Se estima que un 75% del presupuesto total para el manejo de plagas se utiliza en el control de las hormigas cortadoras (Vilela, 1986).

Para controlarlas uno de los métodos más utilizados es el control sistemático con cebos tóxicos, principalmente en cultivos de gran extensión, como los forestales.

Este método ha mostrado problemas de eficacia, principalmente en el control de especies de *Acromyrmex* en cultivos como los forestales (Bollazzi 2013, Zanetti et al., 2003). Dos aspectos pueden afectar negativamente la eficacia de este método de control: la no adecuación del método a la forma de forrajeo de las hormigas cortadoras y el error humano al momento de la aplicación.

La adecuación del método implica, por una parte, que los cebos puedan ser encontrados por las hormigas mientras forrajean. Al colocar los cebos

sistemáticamente, no se considera la ubicación de los nidos en el campo, por lo que los cebos pueden quedar depositados en áreas alejadas de los nidos o los caminos de forrajeo lo que dificultaría la posibilidad de que las obreras los encuentren.

Luego de ser localizados, la decisión de levantar los cebos también depende de si las hormigas se sienten atraídas hacia ellos. Al día de hoy se ha comprobado fehacientemente que los cebos son atractivos para la mayoría de las hormigas cortadoras de hojas y que poseen un alto nivel de aceptación (Mudd et al., 1978, Nagamoto et al., 2004).

Otro aspecto de la adecuación del método es que después de encontrarlos y levantarlos, las obreras transporten la suficiente cantidad de cebos para eliminar a toda la colonia. Durante el forrajeo, se ha comprobado que existe una correlación positiva entre el peso de la carga y el peso de la obrera que la transporta. Esto implica que existe un mecanismo de regulación del peso de la carga durante el corte, pero con los cebos esta etapa no existe. El que la obrera decida llevar la carga o no, depende en gran parte de si puede manipularla y colocarla en posición para transportarla.

Los cebos utilizados comercialmente fueron diseñados (en cuanto a su tamaño) para las hormigas cortadoras del género *Atta*, que son de mayor tamaño que las *Acromyrmex* (Bennet, 1958, Hughes et al., 2003) por lo que puede suceder que los cebos sean muy pesados para las obreras de *Acromyrmex*.

Por otra parte, de acuerdo a la bibliografía las hormigas pueden ser capaces de transportar un amplio rango de peso de cargas sin que se vea afectada la velocidad de transporte. Por lo que un peso de carga mayor al de los cebos puede lograr maximizar la tasa de transporte.

Si el transporte de los cebos es ineficiente, puede determinar que no llegue la cantidad de cebos suficientes para eliminar a toda la colonia. Por este motivo, el que las obreras puedan levantar estos cebos y llevarlos al nido es un factor decisivo para el éxito del control. Por lo tanto este trabajo tiene como finalidad evaluar si los problemas de eficacia del método de control sistemático pueden deberse a que el peso de los cebos utilizados no es el que maximizaría la eficiencia del transporte y/o si la disposición regular de los cebos en el campo repercute negativamente en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos.

1.1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

1.1.1. Las hormigas cortadoras de hojas

El género *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) se encuentra dentro de la tribu Attini, la que también incluye al género *Atta* Fabricius, 1805 y juntos forman un grupo monofilético surgido en Sudamérica (Wilson, 1986). Estos géneros y sus especies corresponden a las denominadas hormigas cortadoras de hojas. Son los géneros más evolucionados de la tribu y su forma de agricultura es practicada por más de 40 especies, que se distribuyen en el continente americano, principalmente en la región tropical y subtropical (Hölldobler y Wilson, 2011). Son organismos clave en la mayoría de los ecosistemas neotropicales debido a su abundancia y a las modificaciones que realizan en los ambientes en los que viven. Afectan los flujos de energía y participan en el ciclado de nutrientes, enriqueciendo los suelos por la transferencia de minerales y mejorando su productividad al ingresar material vegetal debajo de la tierra, además de modificar los patrones de vegetación (Hölldobler y Wilson, 2011, Link, 2005, Ramos et al., 2013, Weber, 1972).

Las hormigas cortadoras se diferencian de las no cortadoras por las espinas que poseen en la parte dorsal del tórax. Las especies del género *Acromyrmex* tienen 3 pares de espinas en la sección promesonotal (Figura 1).

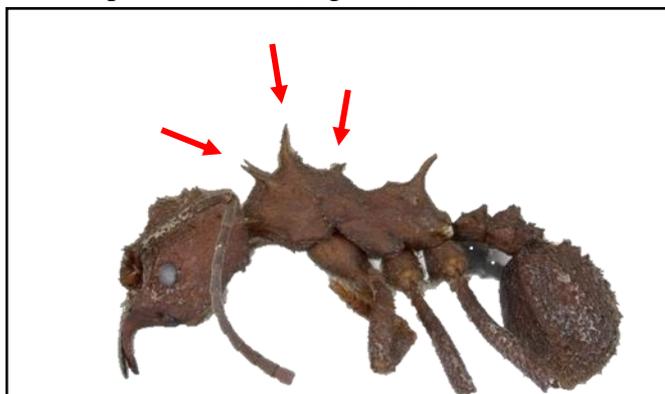


Figura 1. Cuerpo de una hormiga del género *Acromyrmex* donde las flechas indican la posición de las espinas torácicas en pro y meso noto, características del género. (Imagen: Nobile, 2008)

Las hormigas cortadoras de hojas del género *Acromyrmex* forman colonias que pueden contener entre 17.000 a 270.00 individuos (Mehdiabadi y Schultz, 2010). Son insectos eusociales, es decir que forman sociedades donde existe un cuidado

cooperativo de los individuos inmaduros, coexisten miembros reproductores y no reproductores y hay solapamiento y convivencia de dos o más generaciones. Dentro de esta organización social existen castas que pueden diferenciarse por características morfológicas, fisiológicas o ambas: la casta reproductora, que incluye a la reina que se encuentra permanentemente en el nido y los sexuados, machos y hembras alados que se encuentran en el nido en una determinada época del año; y por otra parte está la casta no reproductora, formada por las obreras (Hölldobler y Wilson, 2011, Link, 1997). La reina es el principal individuo de la colonia, al morir la reina progresivamente muere toda la colonia (Link, 2005).

Externamente, los nidos de algunas especies de *Acromyrmex* pueden verse como un montículo de tierra suelta, que puede estar cubierta con fragmentos de pasto seco, como los de *A. heyeri*, mientras que otras especies pueden formar nidos totalmente subterráneos, como *A. lundii* (Link, 1997). Internamente los nidos están compuestos por una red de túneles que conectan cámaras donde se desarrollan las diferentes actividades. Hay cámaras para alojar al hongo que utilizan como alimento y allí también están las larvas, las obreras y la reina. Otras cámaras se utilizan para depositar los desechos y algunas permanecen vacías (Herrera y Valenciaga, 2011, Link, 1997). Esta red de túneles y cámaras puede extenderse varios metros bajo la superficie, por lo que los nidos son de un tamaño mucho mayor de lo que puede verse sobre el suelo. Debido a las características de microclima que deben darse dentro de los nidos, la distribución y abundancia de los mismos en un área está fuertemente influenciada por factores ambientales, como la luz, temperatura, humedad y recursos vegetales presentes (Poderoso et al., 2009). Estos factores no solo influyen la distribución de los nidos sino que afectan a toda la dinámica de la colonia, es decir, su fenología (Detrain et al., 2001).

Para *Acromyrmex*, los períodos de mayor actividad fuera del nido para las tareas de forrajeo se dan en respuesta a la demanda por alimento dentro del nido, para obtener el sustrato necesario para el hongo simbiote para alimentar a las larvas. Estos períodos de mayor actividad ocurren cuando se están desarrollando las larvas que darán obreras, durante fines del verano y el otoño, y a fines del invierno, cuando se comienza a desarrollar una nueva generación de obreras junto con las larvas que se

transformarán en adultos sexuales. Estos adultos son los que posteriormente realizarán los vuelos nupciales (Hölldobler y Wilson, 1990, Link, 1997). Para Uruguay estos períodos coinciden con los meses de febrero a abril y setiembre a noviembre (Bollazzi *com. pers.*).

La casta de las obreras es polimórfica, es decir que existen obreras de diferentes tamaños y el grado de diferencia que existe entre los individuos depende de varios factores, como la edad de la colonia y la especie. El polimorfismo está asociado a las diferentes tareas o roles que cumplen en el nido (Hölldobler y Wilson, 1990, Hughes et al., 2003). Las obreras del género *Atta* presentan un alto grado de polimorfismo, con obreras muy pequeñas que permanecen dentro del nido cultivando el hongo simbiote y las obreras más grandes que se encargan de las tareas fuera del nido, como el forrajeo. En promedio, las obreras de *Acromyrmex* son más pequeñas que las de *Atta*, por lo tanto el grado de polimorfismo de las colonias es menor y esto puede afectar por ejemplo el rango de plantas que cortan y la división de las tareas (Fowler et al., 1986b, Link, 2005). Asimismo, al convivir varias generaciones existen obreras de diferentes edades y esto también puede influir en el tipo de tarea que realizan los miembros de la colonia. Esta convivencia y división de tareas se ve reforzada gracias a un comportamiento que se da en estas estructuras sociales llamado trofalaxis.

Mientras las obreras cortan los fragmentos de hoja, obtienen savia de la planta que luego almacenan en el buche. Al llegar al nido ese líquido con carbohidratos y nutrientes es transmitido a otras obreras o a larvas mediante trofalaxis. La hormiga donadora y la receptora en primera instancia intercambian leves toques con las antenas. Luego la donadora abre sus mandíbulas exponiendo su glosa con una gota de líquido adherida. La receptora abre también sus mandíbulas y comienza a lamer el líquido de la glosa de la donante y estimula con las antenas a la donadora para que continúe regurgitando líquido (Hölldobler y Wilson, 1990, Moreira et al., 2006). Todavía existe controversia si este comportamiento sirve exclusivamente para transmisión de líquidos y como reserva viva de alimento para toda la colonia (Hölldobler y Wilson, 1990, Richard y Errard, 2009) o la trofalaxis sirve como forma de integración y reconocimiento de los miembros de la colonia (Moreira et al., 2006).

Las tareas de las obreras incluyen: construir y defender el nido, limpiar las cámaras y túneles del hormiguero, deshacerse de los desechos, mantener la humedad y la aireación, cuidar a la reina, a la progenie y alimentar a las larvas. Pero la principal tarea de las obreras dentro del nido es cultivar un hongo simbiote.

Estas hormigas desarrollaron durante millones de años de evolución una relación de mutualismo obligatorio con un grupo de hongos pertenecientes a los géneros *Leucoagaricus* Locq. ex Singer y *Leucocuprinus* Pat. (Basidiomycota: Agaricaceae) (Hölldobler y Wilson, 2011). En esta relación de mutualismo, las hormigas utilizan las “gonglidias” (estructuras especializadas que contienen polisacáridos) producidas por el hongo para nutrir a las larvas como única fuente de alimento y como parte de la dieta para los adultos, que la complementan con la savia que toman de las plantas que cortan (Howard y Wiemer, 1986, Roces y Bollazzi, 2009, Weber, 1972). Los beneficios para el hongo incluyen tener un sustrato para desarrollarse, nutrientes, protección frente a patógenos y condiciones adversas y posibilidades de dispersión (Mehdiabadi y Schultz, 2010). Esta asociación transforma a las hormigas cortadoras de hojas en polífagas en cuanto a la utilización de recursos ya que una amplia gama de material vegetal puede ser utilizado como sustrato del hongo (Dowd, 1992). Igualmente, dentro del género *Acromyrmex* hay especies con preferencias por distintos tipos de plantas, algunas de ellas se especializaron en el forrajeo de monocotiledóneas, como *A. heyeri* y otras de dicotiledóneas, como *A. lundii* (Fowler et al., 1986a).

El forrajeo es esencial para el cultivo del hongo simbiote y es la principal tarea que desarrollan las obreras fuera del nido. Al forrajear, las obreras obtienen los fragmentos de origen vegetal que son recolectados, llevados al nido y procesados para ser posteriormente utilizados como sustrato para el desarrollo del hongo. Generalmente las obreras de mayor tamaño son quienes realizan el forrajeo mientras que la obreras más pequeñas y las más jóvenes se encargan de procesar el material vegetal, cultivar el hongo y protegerlo de posibles patógenos (Mehdiabadi y Schultz, 2010).

1.1.2. La actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas

Una de las tareas más importantes para lograr el desarrollo de la colonia es la obtención del material vegetal necesario para el crecimiento del hongo y esto se consigue mediante el forrajeo.

Diferentes factores pueden influir en la intensidad con que las hormigas pueden atacar los cultivos. El contacto múltiple con el alimento puede aumentar el reclutamiento de las obreras y como consecuencia aumentar su actividad de forrajeo (Detrain et al., 2001). Otros factores, como los ambientales (temperatura y humedad), aquellos propios de la colonia (como liberación de individuos reproductivos) (Poderoso et al., 2009), o la distancia del recurso al nido (cuanto más cerca del nido mayor es la intensidad del ataque) (Schlindwein, 2004) también aumentan la intensidad de forrajeo. Por último, las obreras regulan sus actividades de forrajeo en respuesta al estado del hongo simbiote (Schlindwein, 2004).

En las colonias más desarrolladas, con polimorfismo de sus individuos, las etapas de la actividad de forrajeo pueden ser asignadas de acuerdo al tamaño de la obrera, con obreras más grandes realizando las tareas energicamente más demandantes como el corte del tejido vegetal y las obreras pequeñas dedicadas a las tareas que requieren más tiempo, como el transporte (Röschard y Würzburg, 2002).

1.1.3 Etapas del forrajeo

La tarea de forrajeo realizada por las obreras puede dividirse en tres etapas. La primer etapa es la búsqueda y selección, que implica la detección de un nuevo recurso y el establecimiento de un flujo de obreras que lleguen hasta él. La segunda etapa es la manipulación de ese recurso, es decir, como la obrera selecciona y determina el tamaño del fragmento que va a cortar y posteriormente cargar. La tercer y última etapa, el transporte, hace referencia al traslado de ese material vegetal cortado hacia el nido. A continuación se detallan las tres etapas del forrajeo.

1.1.3.1. Búsqueda y selección

El área de forrajeo potencial es representada por un círculo, que tiene como centro el nido, por lo que son clasificadas como “central place foragers” (Roces y

Bollazzi, 2009). El área real y los patrones de búsqueda pueden verse afectados por características propias de la colonia (como la edad y número de individuos que la componen) o por características del ambiente (como la abundancia y distribución del material vegetal y la interacción con las colonias vecinas) (Mendoza, 2004). En algunos casos se han demostrado comportamientos territoriales, con especies que reducen su área de forrajeo por la presencia de otra especie (Nickele et al., 2012).

Existen obreras llamadas exploradoras (“*scouts*”) que son las que salen en busca de nuevos recursos, explorando el territorio circundante al nido y una vez encontrados regresan a reclutar a las demás obreras para comenzar con las tareas de forrajeo. Se presume que la forma en que las exploradoras llegan a detectar un recurso es aleatoria, ya que pueden observarse caminos de forrajeo que llegan hasta un alimento muy alejado del nido aunque el mismo tipo de material (por ejemplo una misma especie vegetal) esté disponible a muy poca distancia (Lee Murray, 1972).

Al analizar la relación entre el primer ataque y la defoliación de la planta se observa que las hormigas no utilizan los recursos que no fueron identificados en ese primer ataque, lo que puede considerarse como una respuesta típica de un herbívoro oportunista (Schlindwein, 2004). Al encontrar una planta, las obreras muerden y lamen las hojas para evaluar si ese recurso es adecuado, siendo los compuestos químicos constitutivos que detectan los que hacen que esa planta sea aceptada o rechazada (Lopes et al., 2003a). Una vez que deciden que es un recurso útil, las obreras regresan al nido sin llevarse ningún fragmento de material vegetal (Weber, 1972). Mientras regresan apoyan el gáster (extremo del abdomen) contra el suelo, a intervalos regulares, liberando un rastro de feromonas que permite marcar el camino (Lee Murray, 1972, Weber, 1972). Al llegar al nido comienzan a reclutar a más obreras para ir a la fuente del recurso. Las obreras reclutadas siguen los rastros de feromona hasta que llegan a la planta.

1.1.3.2. Manipulación

Existen diferentes formas de corte dependiendo de si se trata de una especie especializada en cortar monocotiledóneas (gramíneas) o dicotiledóneas (hojas).

Igualmente, sea cual sea, el corte y la manipulación requieren de una gran inversión de tiempo y energía (Röschard y Würzburg, 2002).

Las cortadoras de pasto suben por la hoja, desde la base hasta la punta para estimar la distancia a la que deben cortar, se colocan en una posición paralela a la misma y realizan un corte transversal (Lopes et al., 2003a, Röschard y Würzburg, 2002). El segmento que se obtiene puede presentar grandes variaciones en su tamaño dependiendo de dónde la obrera se detenga a cortar (Roces y Bollazzi, 2009).

Por otra parte, las cortadoras de hojas anclan sus patas posteriores en el borde de la hoja y giran en torno a su eje corporal, presionando su mandíbula cortadora sobre el tejido vegetal (Hölldobler y Wilson, 2011, Lopes et al., 2003a). En este caso, el tamaño del fragmento cortado mantiene cierta relación con el tamaño de la obrera que lo corta.

A las diferencias en la preferencia del tipo vegetal (cortadoras de hojas o pasto) están asociadas algunas diferencias morfológicas, como que las especies que forrajeen pasto tienen mandíbulas más cortas y robustas y patas metatorácicas más cortas que las que cortan hojas (Fowler et al., 1986a). Otras diferencias morfológicas están asociadas a la composición del material vegetal. Se encontró una correlación positiva entre la media del ancho de la cabeza y la densidad de la planta y una correlación negativa con el contenido de agua del tejido vegetal, que puede interpretarse como que las hormigas más grandes cortan hojas más densas y secas (Waller, 1986).

Una vez cortado el fragmento vegetal debe ser manipulado y colocado en posición de carga para ser transportado al nido. El fragmento es colocado entre las mandíbulas e inclinado hacia atrás, formando un ángulo entre 45° y 90° con su eje corporal, manteniendo una posición de equilibrio (Moll et al., 2013, Röschard y Würzburg, 2002).

1.1.3.3. Transporte

El transporte de los fragmentos vegetales hasta el nido es una actividad energéticamente menos demandante que el corte, pero requiere de un gasto mayor de tiempo (Röschard y Würzburg, 2002).

El transporte se realiza por los caminos de forrajeo establecidos que son reforzados con marcas de feromona por las hormigas que retornan cargadas (Lee Murray, 1972; Mudd et al., 1978). El número de caminos puede variar entre especies y nidos, por ejemplo, para *A. lundii* y *A. heyeri* desde el nido salen entre 4 y 8 caminos de forrajeo con un largo de entre 25 a 45 m (Fowler et al., 1986b). De los caminos principales salen otras ramas o caminos secundarios y estos caminos pueden tener longitudes y condiciones variables, por lo que el tiempo que les lleva a las obreras recorrerlo ida y vuelta puede variar desde unos minutos hasta varias horas (Rudolph y Loudon, 1986).

Cuando la fuente de alimento está muy cerca del nido, la misma obrera que cortó el fragmento es quien lo transporta. Por el contrario, si la fuente está más alejada pueden formarse cadenas de transporte que pueden incluir a varias obreras (Anderson et al., 2002; Lopes et al., 2003b). Se observó que en estas cadenas aquellos fragmentos vegetales más atractivos fueron transferidos más frecuentemente y luego de distancias más cortas que los fragmentos menos atractivos (Röschard y Roces, 2011).

La velocidad a la que se desplazan las hormigas durante el transporte puede verse afectada por diversos factores, desde condiciones abióticas como la temperatura del ambiente (Detrain et al., 2001), la condición del camino o el viento (Moll et al., 2013), hasta factores intrínsecos como su tamaño corporal (Burd, 2000, Bollazzi y Roces, 2011). Asimismo, el tamaño/peso de la carga tiene un gran efecto en la velocidad.

1.1.4. Determinación del tamaño y peso de la carga

De acuerdo con la teoría de forrajeo óptimo, se puede predecir que la estrategia de forrajeo que aplican las hormigas cortadoras es la que maximice la entrega de material vegetal al nido (Bollazzi y Roces, 2011). Por lo tanto se esperarí que el tamaño y/o peso de los fragmentos vegetales cortados sea aquel que permita el mayor ingreso de material vegetal al nido por unidad de tiempo.

Para las hormigas cortadoras de hojas el tamaño de la carga está limitado por el tamaño de la obrera. Por la forma en que cortan, existe un tamaño máximo a alcanzar para cada hormiga que estará relacionado y determinado por su tamaño corporal

(Hölldobler y Wilson, 2011, Rudolph y Loudon, 1986). Para las hormigas cortadoras de pasto la estimación del tamaño de la carga es más difícil debido a la metodología de corte. Al no utilizar su cuerpo como referencia de medida, las cargas son en general de un área mayor al tamaño de la hormiga (Roces y Bollazzi, 2009).

A pesar de lo que se espera, que las cargas naturales que cortan y transportan las hormigas sean las que maximicen la entrega de material vegetal al nido, existe evidencia de que esto no sucede, sino que las hormigas transportan cargas que están por debajo de lo que sería el peso óptimo (Burd, 2000, Roces y Bollazzi, 2009). Se observó que el tamaño de las cargas es altamente variable y está determinado por la suma de diferentes factores que afectan el peso y/o tamaño final de la carga a ser transportada.

A continuación se detallan los motivos por los que las obreras pueden llevar cargas que están por debajo del tamaño máximo esperado.

1.1.4.1. Distancia al nido y características del recurso

Uno de los factores que más influye en el tamaño de la carga que cortan las hormigas es la distancia del recurso con respecto al nido. Estudios han demostrado que las obreras deciden cortar fragmentos vegetales más grandes de los recursos más alejados del nido. A pesar de que utilizan su cuerpo como referencia, en aquellos recursos cercanos al nido los fragmentos cortados son más pequeños (Roces, 1990).

Asimismo, características del recurso como la dureza o atracción también influyen en el tamaño del fragmento que se corta. Las obreras cortan fragmentos más pequeños de hojas más atractivas o palatables (Roces y Nuñez, 1993) y de hojas más densas, demostrando con esto último una correlación negativa entre la densidad de la hoja y el tamaño del fragmento (Hölldobler y Wilson, 2011, Roces y Hölldobler, 1994, Rudolph y Loudon, 1986). La densidad de la hoja está relacionada también con el tamaño de la hormiga, las obreras más grandes cortan hojas más densas (Howard y Wiemer, 1986).

1.1.4.2. Necesidad de información

Al detectar una fuente de alimento, durante la etapa de búsqueda de recursos, las obreras pueden sacrificar su performance individual decidiendo cortar fragmentos pequeños, o inclusive retornar al nido sin carga, con el fin de regresar más rápido (Roces y Bollazzi, 2009). El volver más rápido permite transferir información a las demás obreras sobre la fuente descubierta y de esta forma reclutar compañeras para recolectar el nuevo recurso, lo que aumenta la performance de la colonia (Hölldobler y Wilson, 2011). Cuando el recurso es nuevo, el retorno al nido para reclutar se hace a mayor velocidad que cuando es un recurso ya conocido (Roces y Hölldobler, 1994). Al estudiar los ciclos de forrajeo se observó que durante las primeras horas de la mañana, es decir durante la primer etapa de forrajeo del día, las obreras se mueven más rápido y cargan menos material vegetal con el fin de regresar pronto al nido y transmitir la información, lo que permite que salgan más obreras a forrajear y así monopolizar el recurso (Bollazzi y Roces, 2011).

Por lo tanto, la necesidad de información puede afectar el tamaño de carga, ya que el cortar fragmentos más pequeños reduce el tiempo de corte, manipulación y posterior transporte permitiendo que se realice antes el traspaso de información.

1.1.4.3. Tiempo y costo energético de manipulación (corte y levantamiento de la carga)

Uno de los factores a considerar es el tiempo, es decir, el retornar con material vegetal en el menor tiempo posible, principalmente en momentos de alta demanda de alimento por parte de la colonia. El reducir tiempo de manipulación puede ser fundamental, por lo que una explicación de que las obreras lleven cargas menores a lo esperado es que al cortar fragmentos más pequeños el tiempo y costo energético de corte disminuyen (Roces y Bollazzi, 2009). Una vez cortado el fragmento debe ser levantado, por lo que el tamaño del fragmento también debe ser adecuado para que pueda ser manipulado en la posición de carga (Rudolph y Loudon, 1986).

Por otra parte, para especies con un rango pequeño de variabilidad en el tamaño de las obreras (como muchas de las especies de *Acromyrmex*) hay menor correlación entre la masa de la carga y la masa de la obrera, por el contrario de lo que ocurre en

especies con un alto grado de polimorfismo entre las obreras (como en el caso de *Atta*) (Wetterer, 1991).

1.1.4.4. Otros factores

Otro factor a contemplar es la división de tareas durante el forrajeo. La hormiga que transporta la carga será, en muchos casos, más pequeña que la que corta el fragmento (Röschard y Würzburg, 2002) y esto puede ser otro de los motivos por los que el tamaño del fragmento no se ajusta al tamaño de la hormiga que lo corta.

Por último, Burd y Howard (2005) plantean la teoría de partición de tareas para explicar las cargas subóptimas, llegando a la formulación de un modelo matemático de lo que ellos definen como forrajeo *sensu lato*. Esto implica tomar al forrajeo como una etapa más dentro del procesamiento del material vegetal para obtener el sustrato para el hongo. Plantean que el tamaño de los fragmentos que llevan las obreras está definido por la capacidad de las obreras que procesan el material en la honguera. Por lo tanto, el fallo aparente de las obreras para maximizar su tasa de entrega de material vegetal en realidad permite un mejor procesamiento dentro del nido, maximizando la performance de toda la colonia.

1.1.5. Relación entre el peso de la carga y la velocidad

El peso de la carga y el tiempo de transporte son los dos componentes que determinan la eficiencia de la actividad de forrajeo. Ambos se combinan en la tasa de transporte ya que esta tasa se calcula como el producto del peso de la carga y la velocidad a la que esa carga es transportada por la hormiga. La tasa de transporte es una medida de la eficiencia del forrajeo, donde una tasa de transporte alta implica un ingreso alto de recursos al nido en el menor tiempo posible.

Variaciones en estos componentes llevan a diversas consecuencias. Por ejemplo, un aumento del tiempo de transporte (o la disminución de la velocidad) por una carga muy grande o pesada implican una mayor exposición a depredadores, parasitoides o parásitos (Feener y Moss, 1990); un mayor costo energético en la locomoción (Rudolph y Loudon, 1986); y lo más importante, un menor número de

viajes por día, lo que representa menos ingreso de material vegetal para ser utilizado como sustrato para el hongo.

En un rango determinado de pesos, la velocidad puede no verse afectada significativamente (Gomides et al. 1997, Moll et al., 2012, Roces y Núñez, 1993). Rudolph y Loudon (1986) mostraron que aunque se aumente el peso de la carga a un nivel que provoque una disminución significativa de la velocidad, la tasa de transporte puede mantenerse o incluso aumentar por una compensación del peso de la carga. Igualmente, plantean que esta compensación tiene un límite, que lo da un peso de carga que provoque una desaceleración tal que haga que la tasa de transporte deje de aumentar. Al llegar a este punto, cargas más pesadas determinarán una disminución de la tasa de transporte.

La velocidad puede verse reducida además de por el peso, por el tamaño de la carga, aunque el peso permanezca constante. Los fragmentos de mayor tamaño, independientemente del peso, pueden ser difíciles de transportar, principalmente si se debe transitar por caminos de forrajeo que no están totalmente despejados o con obstáculos (Lewis et al., 2008). Es más, se observó que las obreras pueden modificar su estrategia de forrajeo dependiendo de la estructura del camino e inclusive alterar la proporción de carga (Lewis et al., 2008). Un aumento del tamaño de la carga puede llevar a una disminución de la velocidad de transporte y a que se pierda más tiempo en la manipulación (Moll et al., 2012, Röschar y Roces, 2002, Röschar y Würzburg, 2002). Con cargas grandes el centro de gravedad de la hormiga es desplazado, por lo que para lograr equilibrarse debe apoyar más patas de las que apoyaría normalmente para correr, provocando que se vuelva más lenta (Moll et al., 2013). Para las hormigas cortadoras de pasto este punto es crítico ya que frecuentemente cortan fragmentos de mayor tamaño que las cortadoras de hojas.

Los costos energéticos también influyen al momento de decidir la estrategia de forrajeo. El costo energético del transporte aumenta más rápido de lo que aumenta la tasa de transporte al llevar cargas cada vez más pesadas (Rudolph y Loudon, 1986). El costo energético del corte del tejido vegetal es mayor al de las otras actividades y éste aumenta al aumentar el tamaño del fragmento cortado (Moll et al., 2012) que se suma

a un mayor costo de energía para transportarlo. Por lo que además de aumentar el costo energético, la tasa de transporte puede no sólo no aumentar sino que disminuir.

Por lo tanto, el peso y tamaño de los fragmentos cortados por las obreras representan un equilibrio entre minimizar los costos de corte y transporte (energía, tiempo, velocidad) y maximizar la tasa de ingreso de material vegetal al nido (cantidad de tejido vegetal que ingresa por unidad de tiempo de forrajeo).

1.1.6. Estrategias y métodos de control de las hormigas cortadoras de hojas

1.1.6.1. Metodología de control y manejo

El realizar un control efectivo de las hormigas cortadoras permite manejar los niveles de daño por debajo del umbral de pérdida económica. Existen varios factores que influyen en el éxito del control, estos factores son los que determinan las respuestas a preguntas como: si se aplican medidas de control o no; cuándo controlar; qué método de control usar.

Para decidir si es necesario aplicar una medida de control se debe evaluar la abundancia de nidos y el área de forrajeo de las colonias. Se debe conocer a la especie que está afectando el cultivo o el predio; esto permitirá determinar el área de forrajeo que pueden alcanzar y el número de nidos mínimo por hectárea que produce daños de importancia económica (Souza et al., 2011, Zanetti et al., 2002, Zanuncio et al., 2004).

Para reducir los daños es conveniente realizar el control desde antes de la implantación del cultivo para evitar los ataques en el momento más vulnerable de las plantas (Zanetti et al., 2014). De acuerdo a la fenología de las hormigas, los mejores momentos para realizar tareas de control son cuando se está desarrollando una nueva generación, periodos del año donde se intensifican las tareas de forrajeo por la alta demanda de alimento para las larvas (Zanuncio et al., 2016). Para lograr un mayor impacto, un momento adecuado para el control es cuando se están desarrollando los sexuales, entre los meses de setiembre a noviembre (que posteriormente realizan los vuelos nupciales y forman nuevas colonias), al eliminar el nido también se evitan los nidos potenciales que se formarían a partir de esa colonia.

El encontrar un método de control que sea eficaz es complejo debido a que algunos mecanismos comportamentales que presentan las hormigas cortadoras permiten que, aunque mueran varios miembros, la colonia sobreviva (Herrera y Valenciaga, 2011). Para eliminar a la colonia se debe matar a la reina y a las larvas que están dentro del hormiguero (Zanetti et al., 2014, Zerbino, 2002). Por este motivo a lo largo de la historia se han desarrollado diversos métodos de control, algunos se han perfeccionado con el tiempo, otros han dejado de utilizarse por diversos motivos, desde que son altamente contaminantes hasta otros poco eficaces, costosos o inaplicables en grandes extensiones.

1.1.7. Tipos de control

1.1.7.1. Mecánico-físico

Los métodos mecánicos o físicos pueden realizarse directamente en el hormiguero o en el cultivo que se desea proteger, desde colocar barreras para impedir que las obreras lleguen a las plantas hasta romper el hormiguero y retirar a la reina para evitar que la colonia siga reproduciéndose y muera (Da Silva et al., 2003, Link, 1997, Zanetti et al., 2014). Son métodos ambientalmente seguros. El inconveniente es que solamente son viables y practicables a pequeña escala, zonas urbanas o pequeñas granjas, extensiones de terreno pequeñas que pueden inspeccionarse detalladamente para detectar y eliminar cada hormiguero.

1.1.7.2. Biológico

El control biológico es una estrategia mediante la cual se utilizan patógenos, parasitoides o depredadores para atacar a las hormigas o al hongo simbiote provocando la muerte de la colonia. Pueden ser bacterias, nematodos, hongos entomopatógenos y parasitoides (Weber, 1972).

Este método se está desarrollando desde hace algunos años, con cierto éxito a nivel de laboratorio pero no a campo (Zanuncio et al., 2016). No se ha logrado erradicar completamente las poblaciones y en muchos casos la reducción momentánea

de la actividad de forrajeo puede confundirse con un tratamiento exitoso contra la plaga (Boaretto y Forti 1997, Da Silva et al., 2003, Herrera y Valenciaga, 2011).

La falla principal de este método la alta plasticidad y capacidad de las hormigas cortadoras para defenderse de los patógenos (Montoya-Lerma et al., 2012).

1.1.7.3. Químico

Al inicio del siglo XX se comenzó con el control de las hormigas cortadoras en grandes extensiones de cultivo y las primeras medidas implicaban el uso de químicos en base a arsénico, cianuro y aceites de petróleo que también empezaron a desarrollarse para este propósito (Fowler et al., 1990). A mediados de siglo los métodos de control utilizados se basaban en insecticidas de contacto en formulaciones líquidas o polvos principalmente rotenonas, piretroides y algunos compuestos orgánicos y posteriormente clorados y órgano-fosforados (Cherrett, 1986b, Fowler et al., 1990).

Algunos de los agroquímicos más comúnmente utilizados en la actualidad son el clorpirifós (volátil, tóxico, 6 meses de persistencia en suelo), sulfuramida y fipronil (no volátiles, presencia en suelo menor a 6 meses) (Link, 1997).

Muchos de los químicos utilizados para el control han sido prohibidos debido a su capacidad contaminante del medio ambiente y alta toxicidad para los seres vivos (Montoya-Lerma et al., 2012). Asimismo debido a la forma de aplicación y modo de acción muchos de ellos son inefectivos. Al actuar por contacto el principal problema es que no logran llegar a todos los individuos de la colonia y principalmente a la reina debido a la estructura y entramado de túneles y cámaras (Bollazzi et al., 2013, Weber, 1972).

Debido a que los productos químicos siguen siendo hasta el momento los más exitosos para el control de las hormigas cortadoras se desarrollaron nuevos métodos de aplicación basados en los conocimientos de la biología y ecología de las hormigas que se han ido incorporando a lo largo de los años. Uno de esos métodos es la termonebulización. Mediante este método se aplican insecticidas de contacto a alta presión directamente dentro de los nidos con la utilización de termo-nebulizadores neumáticos (Bollazzi et al., 2013). Con esto se supera uno de los problemas de la aplicación de los insecticidas químicos que es la poca dispersión en el interior de los nidos ya que el

producto se aplica a alta presión en forma de aerosol permitiendo que llegue a la gran mayoría de las cámaras. Sin embargo este método provoca que una parte importante del producto se expanda por el suelo, por lo que no toda la dosis se concentra en el nido y pueden quedar cámaras sin tratar. Además se contamina gran parte del suelo por la difusión del pesticida (Bollazzi et al., 2013).

Otra forma de control químico es la utilización de cebos tóxicos. Este método es el más utilizado para el control de hormigas cortadoras, principalmente en cultivos a gran escala.

1.1.8. Utilización de cebos tóxicos para el control de las hormigas cortadoras

Los métodos de control químico en base a insecticidas de contacto y de aplicación directa en los hormigueros presentaban diversas complicaciones como la alta contaminación del ambiente, baja eficacia y problemas de aplicabilidad en cultivos de gran extensión como los forestales.

Por este motivo se desarrollaron los cebos tóxicos como método de control. Desde los años 50 se comenzó a aplicar esta técnica en Estados Unidos y posteriormente llegó a Sudamérica, con Brasil como país pionero (Bennet, 1958, Britto et al., 2016).

Esta forma de control se ideó en principio para el control del otro género importante de hormigas cortadoras, las especies del género *Atta* (Bennet, 1958). Por este motivo, tanto la estructura de los cebos como la forma de aplicación son adaptadas a este género, con obreras más grandes que las de *Acromyrmex* (Wetterer, 1999).

Como la utilización de los cebos tóxicos comenzó hace más de 50 años ya han surgido complicaciones y se están haciendo intentos para optimizar los resultados de esta técnica (Da Silva et al., 2003). Asimismo, las grandes empresas forestales están sujetas a restricciones en el uso de pesticidas para poder certificar sus producciones. La normativa internacional de la organización Forest Stewardship Council (enmarcado dentro del manual para el manejo forestal sostenible) especifica la política de reducción de uso de pesticidas como requisito para la certificación forestal así como la eliminación de algunos principios activos de plaguicidas (FSC, 2015, Zanuncio et al., 2016).

Si este método se utiliza en forma correcta puede reducirse en gran medida la contaminación del medio ambiente, tanto por las dosis utilizadas de insecticida, que son bajas comparadas con otros métodos, como por la forma de aplicación (Nagamoto et al., 2004). Además, hasta el momento, es el método más efectivo. Otra ventaja de los cebos tóxicos es que ofrecen más seguridad al operador, no se necesita mano de obra ni equipos especializados para su aplicación (Boaretto y Forti, 1997).

1.1.8.1. Composición y modo de acción de los cebos tóxicos

Los cebos son pequeños cilindros de 2 mm de diámetro y entre 3 a 5 mm de largo. El tamaño y forma de los cebos debe permitir que las hormigas puedan levantarlos, colocarlos en la posición de carga y transportarlos hasta el nido.

Están compuestos por un sustrato base o matriz con un atrayente y un ingrediente activo (Zanetti et al., 2014). Existen varios productos que pueden utilizarse como sustrato base: salvado, sorgo, soja, hojas de eucalipto, harina de yuca o de trigo, caña de azúcar, afrecho, vermiculita y pulpa de citrus entre otros (Boaretto y Forti 1997, Weber, 1972, Zerbino, 2002). El más común de ellos es la pulpa de citrus que se deshidrata y se mezcla con el ingrediente activo y aceite vegetal que actúa como solvente, para posteriormente prensarlo y formar los cebos (Verza et al., 2011).

El vehículo debe ser muy atrayente para que las hormigas lo detecten rápidamente, decidan llevarlo y que pasen más exitosamente los controles que se realizan en los nidos (Herrera y Valenciaga, 2011, Lopes et al., 2003c, Nagamoto et al., 2011). La pulpa de citrus es elegida debido a una combinación de componentes (principalmente azúcares) que la vuelve muy atractiva tanto para las hormigas cortadoras de hojas como de pasto (Link, 1997, Lopes et al., 2003c, Mudd et al., 1978, Nagamoto et al., 2011, Verza et al., 2011). Sin embargo algunos autores encontraron que las cortadoras de pasto se ven menos atraídas a los cebos con pulpa de citrus por lo que en muchos casos pueden decidir no levantarlos (Hughes y Goulson, 2002, Fowler et al., 1986a).

Debido a que el cebo está constituido mayormente por la pulpa de citrus seca y prensada, una vez que es depositado en el suelo comienza a absorber la humedad del

ambiente y al cabo de un día de exposición comienza a desarmarse por lo que su vida útil en el campo es corta (Zanetti et al., 2014).

La otra parte de los cebos la constituye el ingrediente activo. Algunos de los químicos usados son clorpirifós, sulfluramida, fipronil, aldrina diflubenzurón (Boaretto y Forti 1997, Link, 1997). Los ingredientes activos usados en los cebos son sustancias químicas insecticidas, cuya característica principal es que actúan como venenos por ingestión (Zanetti et al., 2002, Zerbino, 2002). Además de actuar por ingestión este insecticida debe ser de acción lenta y retardada, esto permite que sea distribuido por todas las cámaras y transmitido entre todas las hormigas de la colonia por trofalaxia (comportamiento de intercambio de fluidos mediante contactos boca a boca) antes de que actúe el veneno (Cherrett, 1986a, Weber, 1972, Zanuncio et al., 2016). Si el veneno matara las hormigas rápidamente esto evitaría que se transmitiese a toda la colonia y las sobrevivientes se desharían de los cebos y no volverían a recolectarlos por un período de tiempo prolongado (Herz et al., 2008, Zanetti et al., 2004). Otra característica importante del ingrediente activo es que debe ser efectivo, es decir, letal a bajas concentraciones para que al mezclarse con el sustrato base no sea detectado y rechazado por las hormigas. (Cherrett, 1986a, Boaretto y Forti 1997). La eficacia de los insecticidas químicos utilizados en los cebos ha sido probada para varias especies del género *Acromyrmex*. Los que tienen los mejores resultados son los fenil-pirazoles como sulfuramida y fipronil (Boaretto y Forti 1997, Link, 1997, Zanetti et al., 2003) que son letales a baja concentración. La dosis utilizada es de entre 8 y 10 gramos de cebo por metro cuadrado de nido de *Acromyrmex* tanto para fipronil como para sulfuramida para matar al nido y esto se logra en un periodo de tiempo de entre 5 a 15 días luego de la aplicación (Link, 1997, Gaona Mena y Lajarthe, 2005, Ramos et al., 2013).

Los cebos son recogidos en el campo por las hormigas, transportados a la colonia y distribuidos en las cámaras del hongo. Allí son hidratados, desarmados e incorporados. Este proceso dura de 6 a 18 horas luego de la oferta de cebos. Luego de 3 días la actividad de forrajeo cesa, hay gran mortalidad de obreras y la reina puede sobrevivir hasta 40 días (Boaretto y Forti, 1997).

1.1.8.2. Métodos de aplicación (localizada o sistemática)

Inicialmente, el control con cebos tóxicos se utilizaba para las hormigas cortadoras del género *Atta*. Las especies de este género construyen nidos de gran tamaño que pueden llegar a 2 metros de diámetro, sobresalen de la superficie del suelo e incluyen millones de individuos. Por lo tanto, los nidos son detectados fácilmente y en estos casos la aplicación de cebos se realiza de forma localizada. Se recorre el predio a controlar, se ubica el nido y se coloca junto al camino de forrajeo cerca de la entrada al nido la dosis de cebo necesaria para eliminarlo. Posteriormente las obreras recogen estos cebos y los transportan al interior del nido (Zanetti et al., 2003).

En el caso de *Acromyrmex*, es frecuente que los hormigueros no puedan ubicarse en el terreno ya que pueden ser epigeos pero mucho más pequeños que los de *Atta*, o estar completamente bajo el suelo siendo imperceptibles, salvo que se sigan los caminos de forrajeo que llevan al nido. Por este motivo se debió utilizar otra técnica en la que no fuera necesario encontrar los hormigueros: la aplicación sistemática de los cebos tóxicos.

En este método se divide el predio a controlar en una cuadrícula imaginaria, donde la distancia entre dos puntos de intersección puede variar entre 5 a 10 metros (Reis et al., 2015, Zanetti et al., 2002). Para la aplicación se recorre el terreno en transectas, colocando en cada uno de estos puntos de intersección la dosis de cebo necesaria, normalmente 10 gramos (10 gr/m^2) (Boaretto y Forti, 1997, Zanetti et al., 2003). Los cebos pueden colocarse sueltos o en pequeños paquetes o sobres que los protegen de la humedad (Zanetti et al., 2014).

1.1.8.3. Problemas del método de control sistemático con cebos tóxicos

Los problemas del método de control sistemático pueden darse por dos motivos: una falla en los cebos o una falla en la forma en que éstos son aplicados en el campo.

Los cebos pueden perder su atractivo debido a un mal manejo, es decir, que problemas de eficacia podrían explicarse por un factor humano (Zanuncio et al., 2016). Algunos ejemplos del deterioro de los cebos pueden ser: la contaminación con sustancias que repelen a las hormigas (sudor, insecticidas, fungicidas, herbicidas); el

mal almacenamiento (condiciones de alta humedad o temperatura) (Cherrett, 1986a); el aplicar los cebos poco antes de lluvias, rocío o altas temperaturas (además provocan que las obreras no los detecten cuando forrajean) (Link, 1997, Poderoso et al., 2009, Vilela, 1986). Si bien el factor humano puede ser un problema no es la única explicación.

Existen otras causas por las que este método de control no resulta eficaz en el campo y pueden dividirse en dos aspectos a considerar: el peso de los cebos y la disposición de los mismos en el campo.

Las hormigas cortadoras seleccionan los pesos y tamaños de las cargas naturales en base a un equilibrio costo-beneficio (tasa de transporte), de tal manera que logran un flujo de ingreso de material vegetal necesario para todo el desarrollo de la colonia. El tamaño de la carga está determinado por el tamaño de la obrera que corta y este tamaño es el que permitirá un transporte eficiente, es decir una mejor relación entre la cantidad de material vegetal y el tiempo de transporte.

Como se mencionó anteriormente, los cebos tóxicos fueron desarrollados inicialmente para las especies del género *Atta*, que tienen obreras de mayor tamaño que las de *Acromyrmex*. Es decir, los cebos comerciales tienen un tamaño que no tiene correlación con el tamaño de las obreras de *Acromyrmex* y pueden ser demasiado pesados para ellas, lo que implica que no puedan transportar al nido la dosis necesaria para eliminar a toda la colonia (Fowler et al., 1986a, Zanetti et al., 2003). Por lo tanto, para determinar si la baja eficiencia del método de control sistemático puede explicarse por un peso de cebo muy superior al peso de las cargas naturales, este trabajo comparará la eficiencia del transporte de cargas naturales en el campo con la eficiencia del transporte de los cebos utilizados comercialmente para dos de las especies de *Acromyrmex* más importantes económicamente, *A. lundii* y *A. heyeri*.

Si bien la premisa inicial es que los cebos comerciales son muy pesados para las obreras, existe evidencia bibliográfica de que las obreras pueden transportar cargas dentro de un rango de pesos que no provoca una disminución de la tasa de transporte, ya sea porque la velocidad no se reduce o porque la reducción de la velocidad se ve compensada por el peso de la carga (Moll et al., 2012, Roces y Nuñez, 1993, Rudolph y Loudon, 1986). Es decir, existe la posibilidad de que un aumento del peso del cebo mejore la eficiencia

del transporte y por lo tanto la tasa de ingreso de material al nido, ya que si la carga no afecta negativamente la velocidad, la eficiencia no solo no se vería afectada negativamente, sino incluso incrementada. En este trabajo se evaluará cual es el peso de carga ideal, el que permite maximizar la tasa de transporte.

El otro aspecto a considerar es la disposición de los cebos en el campo. Un mismo ingrediente activo y una misma cantidad de cebo (gramo/nido) pueden tener un nivel de control mucho mayor si se aplica en forma localizada que si se hace en forma sistemática (Zanetti et al., 2003). Al contrario del control localizado, en el control sistemático no se toma en cuenta la ubicación de los nidos en el campo al momento de disponer las dosis de cebo.

El hecho de que las hormigas buscan un recurso nuevo de forma aleatoria, junto con la teoría de que sólo encuentran los cebos que quedan sobre el camino de forrajeo o cercanos a éste (Hughes et al., 2002), plantean la interrogante de si la baja eficiencia del control sistemático se debe a que durante la aplicación del cebo un porcentaje determinado de las dosis quedan alejadas de los caminos y no serían encontradas o transportadas en su totalidad. Por lo tanto, para determinar si la distancia a la que quedan los cebos con respecto al camino de forrajeo afecta la probabilidad de que las obreras los encuentren y los transporten hacia la colonia, se evaluará el efecto de la ubicación de los cebos a diferentes distancias de alejamiento del camino.

1.2. HIPÓTESIS

La baja eficiencia de la aplicación sistemática de cebos tóxicos para el control de hormigas cortadoras en predios forestales se debe a dos razones: el peso de los cebos utilizados no es el que maximizaría la eficiencia del transporte y/o la disposición regular de los cebos en el campo repercute negativamente en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar si el peso de los cebos comerciales afecta negativamente la eficiencia del transporte se comparó la eficiencia del transporte de cargas naturales respecto a la eficiencia del cebo comercial. A su vez se incluyó en la comparación un cebo experimental (de menor peso que el comercial), para determinar si aumenta la eficiencia del cebo al reducir la masa.

Para determinar si la distancia de aplicación respecto al camino de forrajeo afecta negativamente la probabilidad de que las obreras encuentren el cebo se evaluó cómo el incremento de la distancia de aplicación respecto al camino afecta el número de cebos encontrados y transportados hacia el nido.

2.1. CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES UTILIZADAS

Se trabajó con dos especies del género *Acromyrmex*: *A. lundii* y *A. heyeri*, por ser las especies más abundantes, estar distribuidas por todo el país y por representar los dos tipos de vegetación usada por este género para el cultivo del hongo, cortadoras de hojas (*A. lundii*) y cortadoras de pasto (*A. heyeri*).

2.1.1. Las especies

Acromyrmex lundii (Hormiga negra común) (Figura 2)

Pueden atacar casi todas las especies cultivadas, cortar y llevarse desde hojas, flores e incluso frutos. Los nidos pueden tener un montículo muy pequeño de tierra o restos vegetales o ser completamente hipogeos. En este último caso se vuelven imperceptibles a simple vista, salvo en algunos casos donde pueden verse los orificios de salida del nido en el suelo.

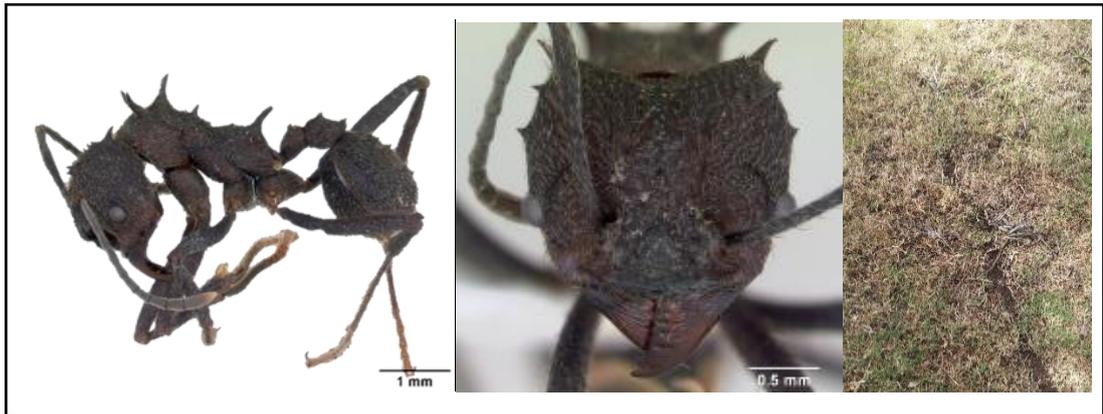


Figura 2. *Acromyrmex lundii* de cuerpo entero en vista lateral y detalle de la cabeza. (Imagen Nobile, 2008). Nido característico de la especie (Imagen de A. Listre).

Acromyrmex heyeri (Hormiga colorada) (Figura 3).

Esta especie se dedica principalmente a cortar gramíneas. Los nidos son de tamaño mediano, menores a 1 metro de diámetro, formados casi exclusivamente por una olla superficial donde se cultiva el hongo y está cubierto por una bóveda de tierra y paja de 5 cm o más de espesor.

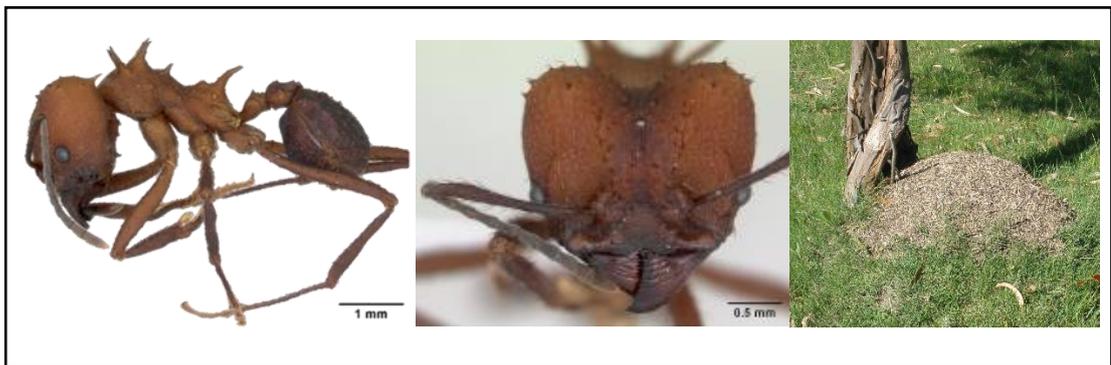


Figura 3. *Acromyrmex heyeri* de cuerpo entero en vista lateral y detalle de la cabeza. (Imagen Nobile, 2008). Nido característico de la especie (Imagen de A. Listre)

2.2. PARTE 1: COMPARACIÓN DE LA EFICIENCIA DEL TRANSPORTE DE CARGAS NATURALES CON CEBOS COMERCIALES Y EXPERIMENTALES

Inicialmente, fue necesario establecer si el peso de los cebos de venta comercial es equivalente o está incluido dentro del rango de las cargas naturales (cargas que las hormigas forrajean en la naturaleza). Posteriormente, se evaluó el efecto del peso de la carga en la velocidad y como consecuencia en la tasa de transporte, comparando las cargas naturales con los cebos comerciales e incluyendo en la comparación una nueva versión de cebo experimental de menor peso que el comercial.

Los cebos comerciales normalmente utilizados en los sistemas de control de hormigas cortadoras presentan un tamaño y un peso que fue originalmente diseñado para hormigas del género *Atta*. Tienen forma cilíndrica, con un diámetro de 2 mm y un peso promedio de 13 mg. Están compuestos por una matriz de pulpa de citrus (principalmente naranja) seca y prensada que funciona como vehículo y atrayente junto con un insecticida, en este caso fipronil, a una concentración de 0,03% de ingrediente activo. El fipronil tiene acción por contacto o estomacal y es un potente alterador del sistema nervioso central de los insectos.

Debido a que las hormigas del género *Acromyrmex* son más pequeñas que las *Atta*, se intentó comprobar si un cebo más liviano podía permitir un transporte más eficiente del mismo. Por este motivo, se decidió incluir en el experimento un cebo experimental más pequeño, que solo contenía la pulpa de citrus prensada pero sin insecticida, también de forma cilíndrica, pero de 1,6 mm de diámetro y un peso promedio de 10 mg. Estos cebos experimentales fueron creados y donados por el Laboratorio de Insectos Sociales Plaga de la Universidad Estadual Paulista de Brasil.

2.2.1. Sitio de estudio

Los sitios de trabajo se dividieron en dos departamentos, Montevideo y Florida. Dentro de Montevideo se eligieron sitios en el sureste (34,882078 S, 56,094162 W), el noreste (34,801302 S, 56,091163W) y en el noroeste (34,838504 S, 56,219969 W). La composición vegetal de estos sitios consistía principalmente en grandes extensiones de gramíneas y especies arbustivas o árboles dispersos. En Florida se trabajó en la

localidad de Cerro Colorado (33,903678 S, 55,592329 W) en un campo con una plantación forestal de *Eucalyptus camaldulensis*.

Los ensayos se realizaron durante la primavera, fines del verano y otoño de los años 2013 y 2014. Se trabajó durante las primeras horas de la mañana y al atardecer, evitando las temperaturas extremas y coincidiendo con los horarios en que las hormigas forrajean.

2.2.2. Diseño experimental

Se trabajó con 10 colonias de *A. heyeri* y 10 de *A. lundii*. En cada colonia se tomaron datos de 10 hormigas llevando cada tipo de carga: i) cargas naturales, ii) cebos comerciales y iii) cebos experimentales.

Para cada colonia se marcó una porción de camino de forrajeo de 30 cm, alejada como mínimo 1 m respecto a la entrada del nido. Allí se realizaron las mediciones de velocidad de las obreras que transportaban los tres tipos de carga. Los segmentos de camino elegidos fueron aquellos que estuvieran despejados y rectos. Para cada hormiga que transportaba cada tipo de carga se cronometró el tiempo que demoró en recorrer los 30 cm por el camino. Las cargas naturales eran las que las obreras cortaban y transportaban desde el área de forrajeo. El cebo comercial y el cebo experimental se colocaron a una distancia de 50 cm con respecto al final de la porción de camino marcado. Como forma de hacer el muestreo aleatorio, se tomó el tiempo a una cada cinco obreras que pasaba transportando la carga que se estaba midiendo.

Una vez que transitaron los 30 cm las obreras fueron colectadas y conservadas junto con la carga que transportaban y un número de identificación. En una planilla se registró para cada número de identificación el tiempo que le llevó a esa hormiga transitar los 30 cm. Posteriormente tanto las hormigas como las cargas fueron pesadas. Para establecer el peso fresco se utilizó una balanza analítica de precisión Mettler AE200 ($\pm 0,1$ mg).

Con los datos obtenidos se generó una planilla donde se relacionó el peso de la hormiga, el peso de la carga que transportaba y el tiempo que le llevó recorrer los 30 cm de camino. En base a esto para cada caso se calculó la velocidad y la tasa de transporte, como se detalla a continuación:

$$\text{Velocidad} = \frac{\text{Distancia recorrida}}{\text{Tiempo empleado}}$$

$$\text{Tasa de transporte} = \text{Masa de la carga} \times \text{Velocidad}$$

La tasa de transporte (cuyas unidades son $\text{mg} \cdot \text{mm/s}$) indica la cantidad de carga transportada a una velocidad de desplazamiento dada, lo que representa la masa desplazada por unidad de tiempo.

2.3. PARTE 2: DETERMINACIÓN DEL PESO IDEAL PARA EL CEBO

Para determinar si cargas más pesadas pueden maximizar la eficiencia del transporte, se evaluaron cebos de pesos progresivamente más altos, con el fin de llegar a un peso que permita a las obreras llevar la mayor cantidad de material al nido en el menor tiempo posible.

2.3.1. Sitio de estudio

Este experimento se desarrolló en el laboratorio de la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía, UdelaR durante la primavera de 2014 y verano de 2015. El experimento fue realizado en condiciones de laboratorio a 25°C y 60 HR.

2.3.2. Diseño experimental

Se trabajó con 3 colonias adultas de *Acromyrmex lundii*. Para estudiar el efecto de un incremento de la masa de los cebos en la eficiencia de transporte se elaboraron cebos artificiales cuyos pesos corresponden al del cebo comercial y a múltiplos del peso del cebo comercial (13 mg). Las categorías de pesos evaluadas se encuentran detalladas en el Cuadro 1, permitiéndose un margen de error de ± 5 mg para cada categoría de peso.

Cuadro 1. Categorías de peso de cebos experimentales.

CC	peso del cebo comercial	13 ± 5 mg
x2	dos veces el peso del cebo comercial	26 ± 5 mg
x4	cuatro veces el peso del cebo comercial	52 ± 5 mg
x6	seis veces el peso del cebo comercial	78 ± 5 mg
x8	ocho veces el peso del cebo comercial	104 ± 5 mg
x10	diez veces el peso del cebo comercial	130 ± 5 mg

Estos cebos artificiales se elaboraron con cables de diferentes grosores a los que se les quitó el cobre dejando únicamente la envoltura plástica. Al ser de diferente grosor se logró aumentar progresivamente los pesos sin dejar los cebos con un largo excesivo que dificultara la manipulación por parte de las hormigas. Los segmentos de cable fueron aplastados con una pinza para disminuir el volumen, macerados en pulpa de naranja durante dos horas y posteriormente se dejaron secar durante 2 días.

Los experimentos se llevaron a cabo utilizando hormigueros artificiales conectados a una arena de forrajeo mediante un puente elevado. En un recipiente plástico donde se encontraba la colonia artificial se colocaba uno de los extremos del puente, el cual constaba de una tabla de aluminio de medio centímetro de espesor, 3 cm de ancho y una superficie horizontal de 1, 60 m de largo. El otro extremo del puente se colocó en una caja de igual tamaño que actuaba como arena de forrajeo, donde se colocaron hojas para atraer a las hormigas de la colonia. En la parte horizontal del puente se delimitó un segmento de 30 cm para poder cronometrar el tiempo de transporte. Una vez establecido el forrajeo, evidenciado por el transporte de hojas de la arena de forrajeo hacia la colonia, se comenzaron a colocar los cebos artificiales en una plataforma unida lateralmente al puente (Figura 4).

A medida que cada hormiga que cargaba los cebos artificiales y llegaba a la marca de los 30 cm de la parte horizontal del puente se cronometró el tiempo de tránsito de esa distancia. Una vez que recorrida se tomó a la hormiga junto con el cebo y se colocaron en un tubo con un número de identificación.

Este procedimiento se realizó con cada categoría de peso de cebo artificial establecidos en el Cuadro 1. Se elaboró una planilla de datos que vinculó el peso de la

hormiga, peso del cebo y el tiempo que le llevó recorrer los 30 cm. En base a estos datos se realizaron los cálculos de velocidad y tasa de transporte.

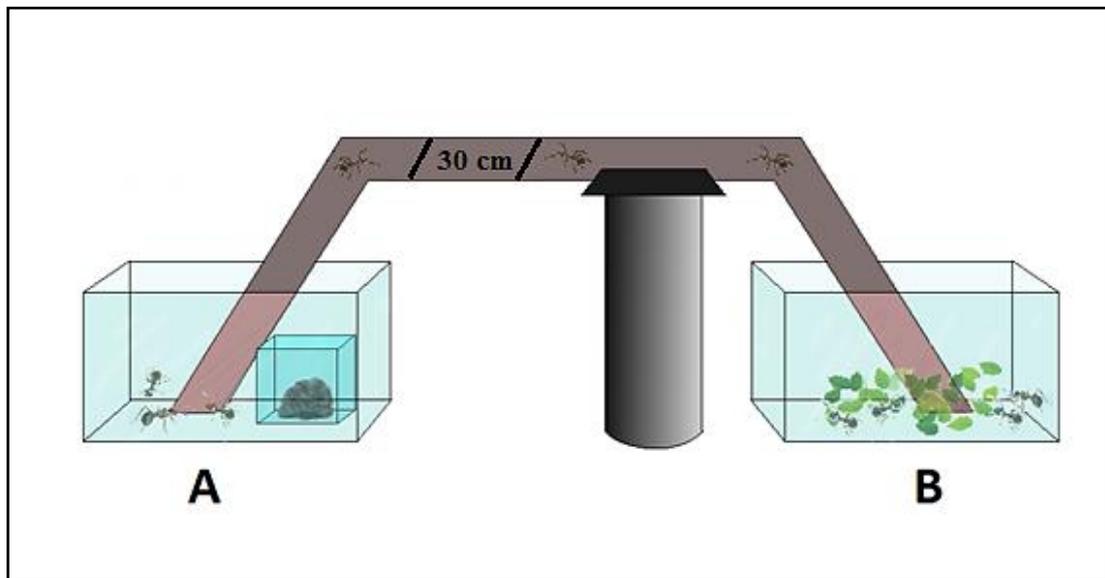


Figura 4. Diagrama de la arena experimental utilizada para la determinación del peso ideal de cebo para *Acromyrmex lundii*. A: caja de la colonia de hormigas. B: caja donde se colocaron las hojas para generar el flujo de forrajeras. En el soporte de la parte media del puente se colocaron los cebos artificiales.

2.4. PARTE 3: EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA DISTANCIA AL CAMINO SOBRE LA POSIBILIDAD DE ACARREO DE LOS CEBOS

Este último experimento se realizó para determinar si la distancia a la que se encuentran los cebos respecto al camino afecta la probabilidad de que estos sean encontrados por las obreras.

En el método de control sistemático los cebos son colocados en lugares específicos, formando una cuadrícula, por lo que la probabilidad de que estos cebos queden justamente en los caminos ya establecidos donde las hormigas transitan es muy baja. Mediante la colocación de cebos a distancias crecientes respecto al camino de forrajeo se puede evaluar la probabilidad de que las hormigas se aparten de este camino y encuentren los cebos. Además, se puede determinar si existe un efecto de la distancia,

es decir, que cuanto más lejos del camino queden los cebos, menor será la probabilidad de que sean encontrados.

2.4.1. Sitio de estudio

Se trabajó con colonias de las dos especies en el Parque Lecocq de Montevideo (34,792479 S, 56,335444 W). El lugar donde se desarrolló el experimento estaba compuesto por gramíneas forrajeras y árboles de especies nativas dispuestos en forma dispersa. Este experimento se realizó durante el otoño de 2014. Las condiciones del tiempo y de temperatura se mantuvieron estables durante todo el experimento.

2.4.2. Diseño experimental

En este caso se elaboraron cebos artificiales con sorbitos plásticos de coctelería, los que fueron cortados en fragmentos de entre 0,5 y 0,8 cm. Posteriormente estos fragmentos fueron mezclados con pulpa y cáscara de naranjas licuadas y secados para deshidratar los restos de pulpa adheridos a los segmentos de plástico. El peso promedio de estos cebos artificiales fue de 10 ± 4 mg.

Antes de iniciar el ensayo, para probar que los cebos elaborados fueran aceptados por las obreras de las dos especies, se colocaron cebos en la entrada de 10 nidos de cada especie. Posteriormente, se verificó que los cebos fueran llevados al interior del nido.

Para el experimento se eligieron 15 colonias de *A. lundii* y 15 de *A. heyeri* lo más distantes posible una de la otra para evitar cruzamientos, es decir, que obreras de nidos vecinos se llevaran los cebos de los nidos evaluados. En un camino de cada colonia, y a 4 metros de alejamiento de la entrada del nido, se establecieron puntos de aplicación perpendiculares al camino de forrajeo distantes 0,1 m, 0,3 m, 1 m, 2,5 m y 5 m (Figura 5). Las cuadrículas que se realizan en el control sistemático tienen un tamaño de 5 x 5 metros, por lo tanto la máxima distancia a la que podrían quedar los cebos en el campo es de 2,5 m. Se probó una distancia mayor, la de 5 m para que, en el caso de que no existir un efecto negativo de la distancia de alejamiento, evaluar la posibilidad de aumentar el tamaño de las cuadrículas y así disminuir la cantidad de cebo que se aplica por hectárea.

En cada uno de estos cinco puntos se colocaron 20 cebos artificiales y un banderín que identificara el punto de colocación. Los cebos fueron dejados en el campo por 24 horas y al día siguiente se recorrieron todos los puntos registrándose el número de cebos remanentes para cada colonia. Cada día se midió una distancia diferente, el primer día se midieron los 0,1 m en todas las colonias, a las 24 horas se recogieron los cebos que no se llevaron y se colocaron los cebos de 0,3 m y así sucesivamente hasta completar todas las distancias.

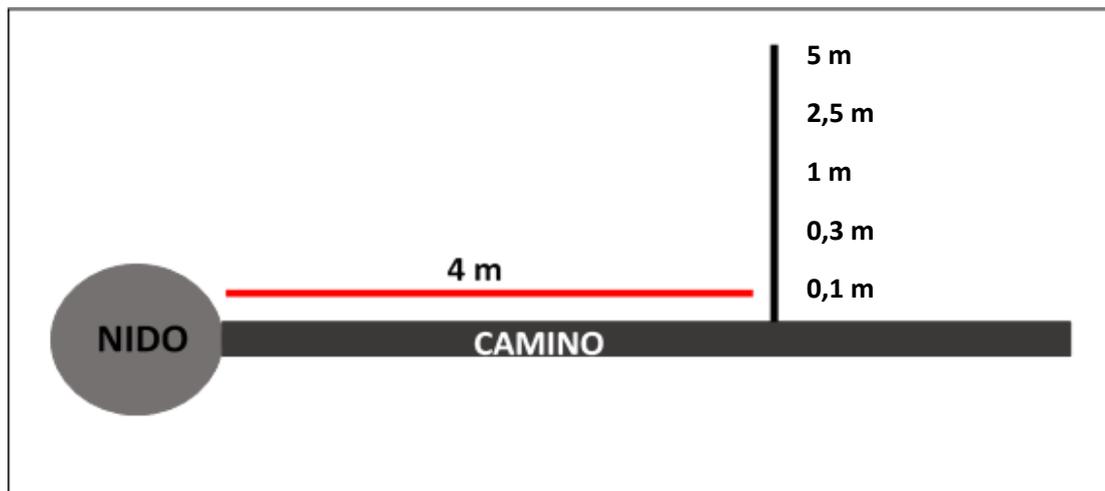


Figura 5. Diagrama del experimento de búsqueda donde se señalan las distancias perpendiculares al camino en las que se colocaron los cebos artificiales, así como la separación del nido.

2.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa de GraphPad Software, Inc. Prism 5 para Windows. Inicialmente se procedió a determinar si correspondía el uso de estadística paramétrica o no paramétrica utilizando los test de normalidad de Kolmogorov-Smirnov.

Para el análisis estadístico de los datos de la Parte 1 se realizaron regresiones lineales para observar las relaciones entre: peso de la carga con el peso de la hormiga; la velocidad con el peso de la carga; la tasa de transporte con el peso de la hormiga.

Primeramente se analizó la diferencia entre las pendientes de las regresiones mediante un test de Student. Posteriormente, se compararon las medidas de las variables dependientes y siendo que en la gran mayoría de los casos el análisis de los datos dio como resultado que no tienen distribución normal se procedió a realizar test no paramétricos para evaluar las diferencias estadísticas entre los tres tipos de carga. El test no paramétrico elegido fue el Kruskal-Wallis y como pos-hoc el test Dunn's Multiple Comparison. El Kruskal-Wallis es un test utilizado para comparar más de 2 muestras independientes, donde los datos se ranquean dándole el rango más bajo al valor más pequeño. Luego la suma de rangos para cada grupo se usa para calcular el estadístico. El valor de este estadístico será bajo si los valores son relativamente similares, lo que significaría que los datos vienen de una misma población. El alfa utilizado fue de 0,05.

Para la Parte 2, el comportamiento de los datos fue similar, al no seguir una distribución normal se utilizó el test no paramétrico Kruskal-Wallis y como pos-hoc el test Dunn's para evaluar la relación del tiempo de transporte, la velocidad y la tasa de transporte para las diferentes categorías de cebo en comparación con el cebo comercial.

Para la Parte 3 también fueron usados test no paramétricos para el análisis de los datos. Para la comparación del número de cebos acarreados para cada distancia y para cada especie se utilizó el test Friedman para pruebas pareadas. Este test examina las diferencias entre niveles de un factor, en este caso la distancia con respecto al camino. También trabaja con datos en categorías o rangos y si para el cálculo del estadístico la suma de rangos es similar entre los tratamientos el valor del estadístico será bajo. Como pos-hoc también se utilizó el test Dunn's Multiple Comparison.

Para comparar los resultados entre las dos especies en cuanto al porcentaje de cebos acarreados para cada distancia se utilizó el test no paramétrico Mann-Whitney.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. PARTE 1: COMPARACIÓN DE LA EFICIENCIA DEL TRANSPORTE DE CARGAS NATURALES CON CEBOS COMERCIALES Y EXPERIMENTALES

En base a las pruebas a campo desarrolladas, se obtuvieron datos que permiten comparar la eficiencia del transporte de cargas naturales (CN) con la eficiencia de transporte de los cebos comerciales (CC) y los cebos experimentales (CE, cebos de menor peso que los comerciales).

En las Figuras 6 y 7 se representan las regresiones lineales de los pesos de los tres tipos de carga en función del peso de la hormiga para las dos especies, *A. heyeri* y *A. lundii* respectivamente. Lo primero que se observa es una alta dispersión de los datos, con un n=100 para cada tipo de carga. La media para los pesos de los cebos comerciales fue de 13 mg y para los experimentales de 10 mg aproximadamente. Para *A. heyeri* las media de las cargas naturales fue de 3,1 mg y para *A. lundii* fue de 4,3 mg (*A. heyeri*: CN: $3,1 \pm 2,4$; CE: $10,3 \pm 3,4$; CC: $12,8 \pm 3,9$; *A. lundii*: CN: $4,3 \pm 3,9$; CE: $10,3 \pm 4,1$; CC: $13,1 \pm 3,7$).

La correlación entre el peso de la carga y el peso de la obrera fue muy baja (*A. heyeri*: CN $r^2 = 0,025$; CC $r^2 = 0,012$; CE $r^2 = 0,020$; *A. lundii*: CN $r^2 = 0,01$; CC $r^2 = 0,007$; CE $r^2 = 0,028$). Para las dos especies y los tres tipos de carga la pendiente fue no significativa (*A. heyeri*: CN $b = 0,178$, $p = 0,116$; CC $b = -0,211$, $p = 0,274$; CE $b = 0,229$, $p = 0,163$; *A. lundii*: CN $b = 0,222$, $p = 0,331$; CC $b = 0,168$, $p = 0,414$; CE $b = 0,435$, $p = 0,099$). Esto implica que una gran parte de la variación es explicada por otros factores, además del peso de las obreras.

Para las dos especies, el test no paramétrico Kruskal-Wallis demuestra diferencias significativas entre los tres tipos de carga (*A. heyeri*: $K = 183,1$, $n = 300$, $p < 0,0001$ y *A. lundii*: $K = 138,6$, $n = 300$, $p < 0,0001$). Los pesos de los dos tipos de cebo fueron significativamente más altos que los de las cargas naturales. La diferencia entre los dos tipos de cebo también fue significativa, con los cebos experimentales significativamente menos pesados que los comerciales.

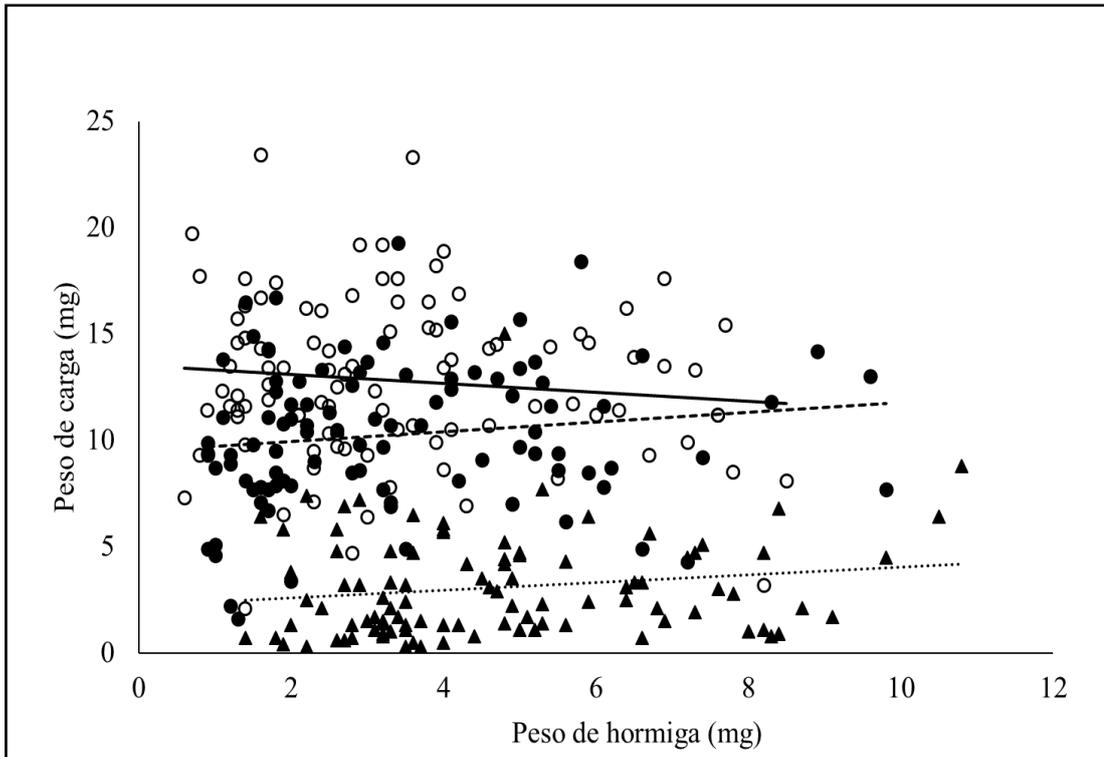


Figura 6. *Acromyrmex heyeri*. Regresión lineal del peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg); n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲---); cebo experimental (-●-); cebo comercial (-○-).

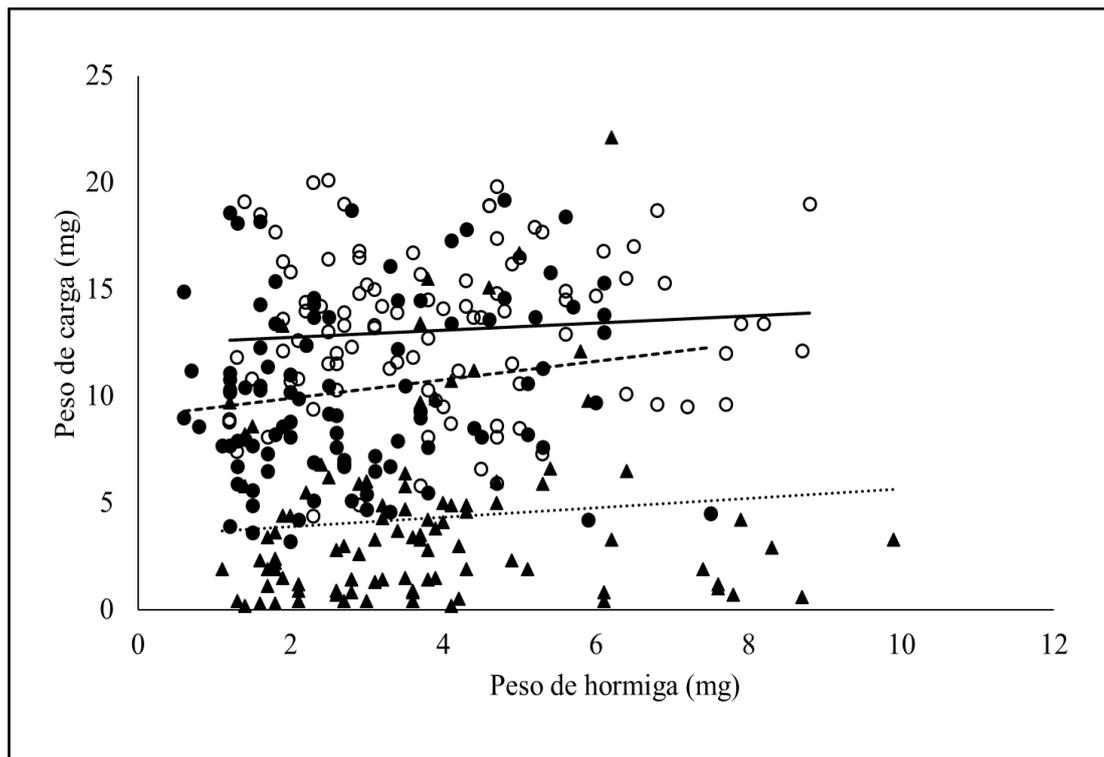


Figura 7. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal del peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg); n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲---); cebo experimental (-●-); cebo comercial (-○-).

No se observó una correlación clara de los pesos de las cargas (cargas naturales y cebos) con la velocidad a la que las transportan (Figuras 8 y 9). Para ambas especies (con n=100 para cada tipo de carga) los coeficientes de determinación fueron muy bajos, al igual que en el caso anterior (*A. heyeri*: CN $r^2 = 0,091$; CC $r^2 = 0,020$; CE $r^2 = 0,027$; *A. lundii*: CN $r^2 = 0,02$; CC $r^2 = 0,004$; CE $r^2 = 0,067$). La pendiente fue no significativa, salvo para la carga natural en *A. heyeri* y el cebo experimental en *A. lundii*, con pendientes negativas en ambos casos (*A. heyeri*: CN $b = -1,412$, $p = 0,0024$; CC $b = -0,212$, $p = 0,163$; CE $b = -0,207$, $p = 0,102$; *A. lundii*: CN $b = -0,2$, $p = 0,159$; CC $b = 0,096$, $p = 0,524$; CE $b = -0,47$, $p = 0,01$). En lo que refiere a la comparación entre las cargas, para *A. lundii*, las velocidades a las que son transportados los 3 tipos de carga se mantuvieron dentro de un rango entre 12 y 15 mm por segundo (CN $14,9 \pm 5,9$; CE $14,5 \pm 7,4$; CC $12,3 \pm 5,5$). Para *A. heyeri*, las medias se ubicaron entre 10 a 12 mm por segundo para los dos tipos de cebo y casi el doble, 20 mm/s, para las cargas naturales (CN $20,3 \pm 11,3$; CE $11,5 \pm 4,2$; CC $9,7 \pm 5,8$).

El test Kruskal-Wallis y el pos-hoc Dunn's, dieron para *A. lundii* diferencias significativas únicamente entre la carga natural y el cebo comercial ($K=10,88$, $n=300$, $p= 0,0043$). Para *A. heyeri* las diferencias fueron significativas entre los 3 tipos de carga ($K=77,70$, $n=300$, $p < 0,0001$).

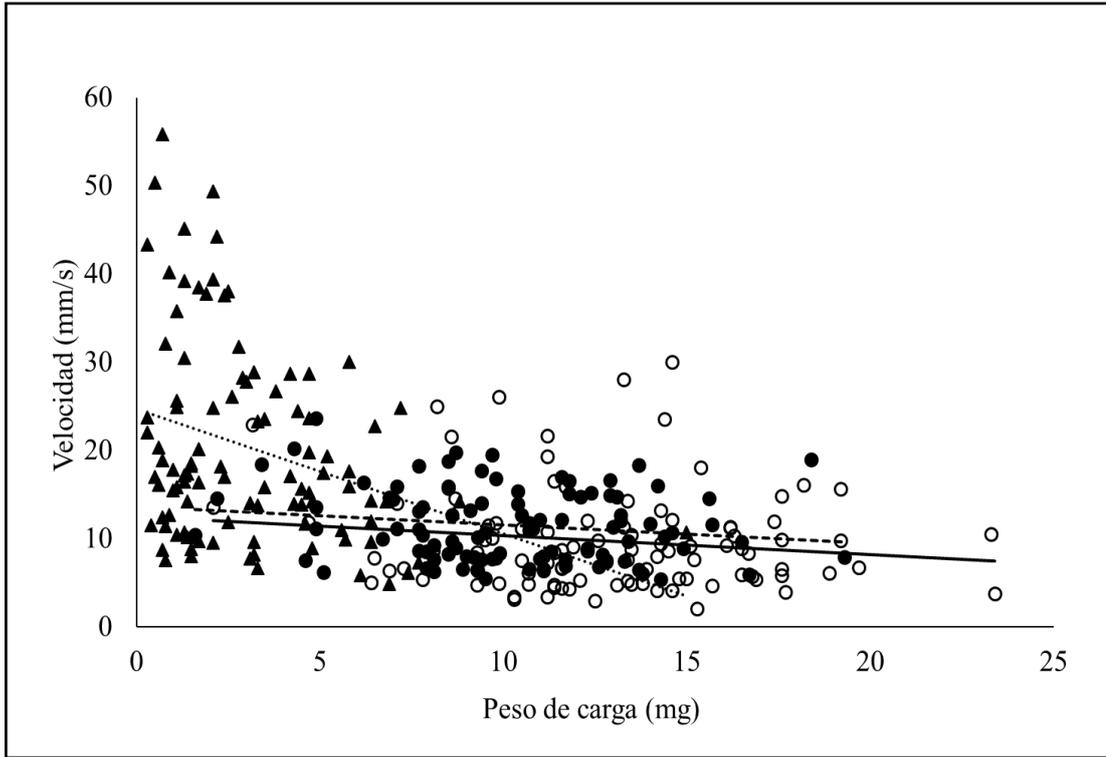


Figura 8. *Acromyrmex heyeri*. Regresión lineal de la velocidad de la hormiga (mm/s) en función del peso de la carga (mg); n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲); cebo experimental (-●-); cebo comercial (-○-).

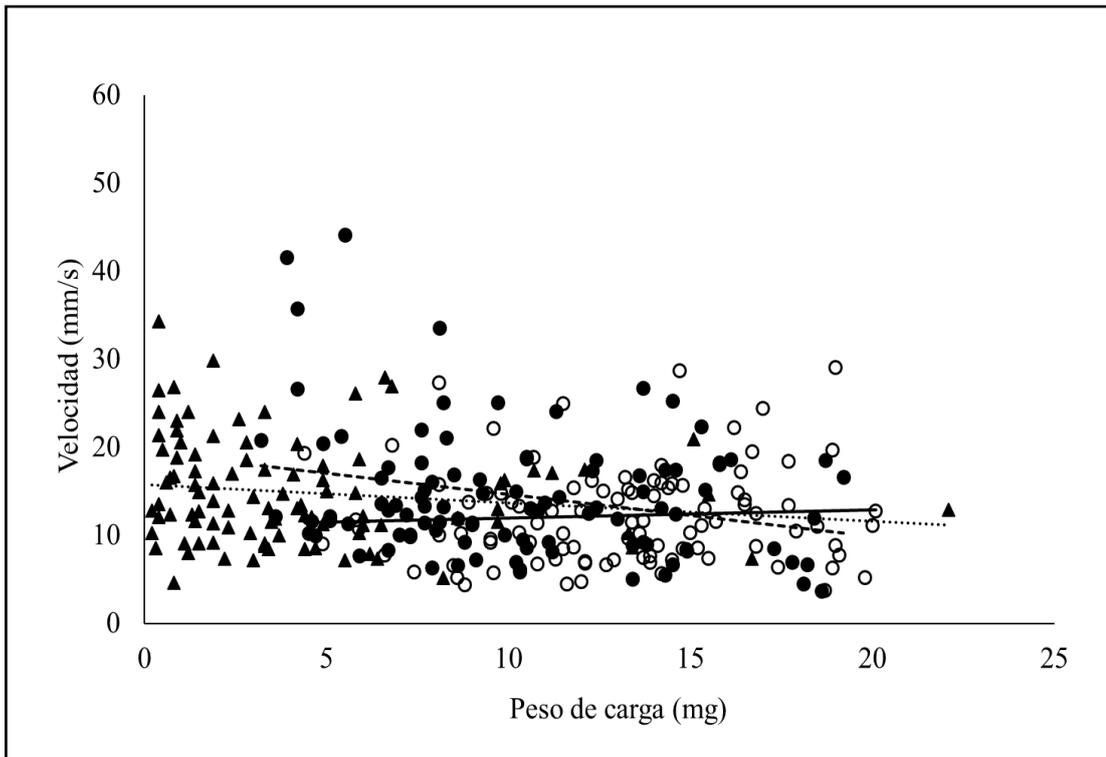


Figura 9. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal de la velocidad de la hormiga (mm/s) en función del peso de la carga (mg); n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲); cebo experimental (-●-); cebo comercial (-○-).

En cuanto a la tasa de transporte, se observa para las dos especies un comportamiento similar con valores para la carga natural de la mitad y hasta una tercera parte de las tasas de transporte logradas con los cebos (*A. heyeri*: CN $54,5 \pm 40,5$; CE 116 ± 55 ; CC $121,7 \pm 78,7$; *A. lundii*: CN $60 \pm 62,3$; CE $141,3 \pm 79,1$; CC $158 \pm 83,5$).

En la regresión lineal de *A. heyeri* (Figura 10), para los tres tipos de carga se observa una correlación significativamente positiva entre la tasa de transporte y el peso de la hormiga, con $n=100$ para cada tipo de carga, (CN $b= 4,66$, $p=0,013$; CC $b= 14,27$, $p=0,0002$; CE $b= 14,87$ $p<0,0001$). Mientras que para *A. lundii* (Figura 11) la relación fue significativamente positiva únicamente para el cebo experimental, con $n=100$ para cada tipo de carga (CN $b= 6,246$, $p=0,066$; CC $b=1,224$, $p=0,8$; CE $b=18,24$, $p=0,0003$). A pesar de esto, como sucedió en los casos anteriores, para las dos especies y los tres tipos de carga, no puede concluirse una relación entre las variables, debido a la dispersión de los datos y el bajo ajuste a la pendiente (*A. heyeri*: CN $r^2 =0,062$; CC $r^2 =0,133$; CE $r^2 =0,32$; *A. lundii*: CN $r^2 =0,034$; CC $r^2 =0,0007$; CE $r^2 =0,132$).

El test de Kruskal-Wallis y el pos-hoc Dunn's mostraron tanto para *A. lundii* ($K=99,6$, $n=300$, $p <0,0001$) como para *A. heyeri* ($K=77,5$, $n=300$, $p <0,0001$) diferencias significativas entre las cargas naturales y los dos tipos de cebo, con tasas de transporte significativamente superiores para los cebos. Entre los dos tipos de cebo las diferencias fueron no significativas.

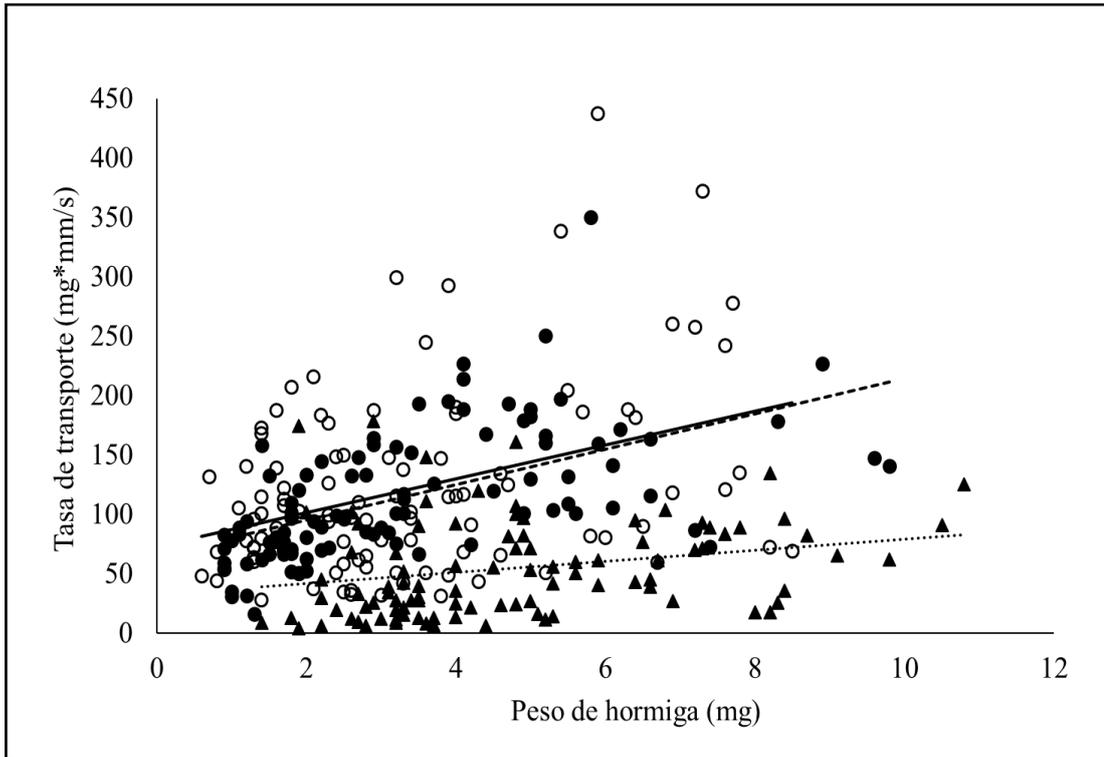


Figura 10. *Acromyrmex heyeri*. Regresión lineal de la tasa de transporte (mg*mm/s) en función del peso de la hormiga (mg), n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲); cebo experimental (—●—); cebo comercial (---○).

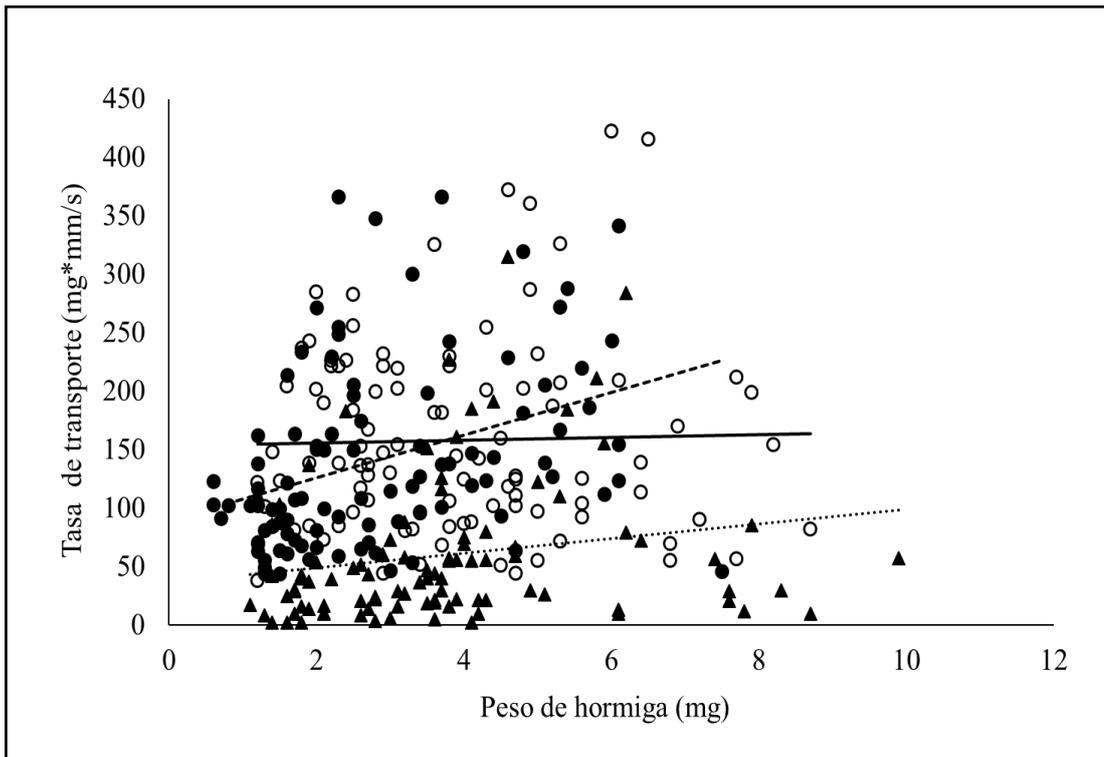


Figura 11. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal de la tasa de transporte (mg*mm/s) en función del peso de la hormiga (mg), n=100. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲); cebo experimental (—●—); cebo comercial (---○).

Se verificó que el cebo comercial es significativamente más pesado que las cargas naturales. Esto concuerda con lo planteado por varios autores (Forti et al., 2006, Fowler et al., 1986a, Zanetti et al., 2003) que proponen que el peso del cebo, superior a las cargas naturales, representaría un problema para el transporte y podría ser uno de los motivos por los que el control sistemático no resulta eficiente a nivel de campo.

Los cebos comerciales, elaborados inicialmente para el género *Atta*, cuyas obreras son en promedio más grandes que las de *Acromyrmex* (Hughes et al., 2003, Wetterer, 1999) resultaron ser tres veces más grandes que las cargas naturales que transportan las obreras de las dos especies evaluadas en este trabajo. La propuesta de evaluar un nuevo cebo experimental de menor peso que el cebo comercial para que se aproxime más a las cargas naturales no resultó en lo esperado. Si bien el peso fue menor que el del cebo comercial, sigue siendo significativamente más pesado que las cargas naturales.

A pesar de las diferencias entre los tres tipos de carga, no se pudo probar una relación lineal entre el peso de la carga y el peso (tamaño) de las hormigas. La suposición de la relación entre el peso de las cargas con el tamaño de las obreras (Weber, 1972) permitía inferir lo planteado anteriormente, que los cebos más pesados no serían adecuados para las obreras más pequeñas de *Acromyrmex*. De acuerdo a la forma de corte del tejido vegetal, principalmente para las cortadoras de hojas (Lopes et al 2003a, Hölldobler y Wilson, 2011) se esperaba que existiera una relación entre la carga natural y el peso de la obrera que finalmente no se logró concluir en base a los datos. Asimismo, aunque las cortadoras de pasto no tienen la limitante del tamaño corporal debido a su forma de cortar (Roces y Bollazzi, 2009, Röschard y Roces, 2002) los pesos de las cargas naturales de *A. heyeri* fueron similares a los de *A. lundii* (cortadoras de hojas). Por último, muchos de los estudios que proponen una relación entre el tamaño de la obrera y el peso de la carga se basan en especies de *Atta* que presentan un mayor grado de polimorfismo que las especies de *Acromyrmex* (Burd, 2000, Hughes et al., 2003, Wetterer, 1999) y esto puede afectar la relación peso corporal-peso de la carga.

Las diferencias de peso entre los tipos de carga determinaron diferencias significativas en la velocidad de transporte entre la carga natural y el cebo comercial,

pero de acuerdo a los datos no se pudo determinar un efecto negativo concluyente del peso de la carga en la velocidad.

Para el rango de pesos evaluados, la velocidad no se vio afectada negativamente y esto concuerda con lo planteado por algunos autores, que hasta un determinado peso de carga la velocidad no disminuye significativamente (Rudolph y Loudon, 1986; Roces y Nuñez, 1993).

Para *A. lundii*, a pesar de que el peso del cebo experimental era el doble del peso de las cargas naturales, esto no se tradujo en diferencias significativas en la velocidad entre los dos tipos de carga. Mientras que para *A. heyeri* la velocidad alcanzada con los dos tipos de cebo fue significativamente menor que la velocidad alcanzada con las cargas naturales. Quizás, uno de los motivos de la diferencia de velocidad en el caso de *A. heyeri*, que transportó los cebos a la mitad de velocidad de las cargas naturales, es que para esta especie (cortadora de pasto), un recurso compuesto por pulpa de cítricos no resulta tan atractivo como las cargas naturales que transportan (Fowler et al., 1986a, Hughes et al., 2002, Hughes y Goulson, 2002, Roces y Núñez, 1993).

El que los pesos de los cebos fueran significativamente más altos que los pesos de las cargas naturales, sumado al bajo efecto de las cargas en la velocidad, determinaron que para las dos especies las tasas de transporte fueran significativamente más altas para los cebos que para las cargas naturales. Esto significa que con el cebo comercial la disminución de velocidad provocada por el peso se ve compensada por la cantidad de masa transportada.

Esto implica que la teoría de forrajeo óptimo no se cumple (Roces y Bollazzi, 2009; Burd, 2000), es decir, las cargas naturales que transportan las obreras no son las que maximizan la entrega de recursos al nido, sino que se trata de cargas sub-óptimas, ya que se probó que podrían llevar cargas mayores, maximizando la tasa de transporte y de entrega de material a la colonia. Para el cebo comercial, la posible disminución de velocidad se ve compensada por el peso de la carga, logrando una tasa de transporte significativamente más alta que para las cargas naturales.

Existen varios factores por los que las cargas naturales no son las óptimas, por ejemplo: anatomía de la cabeza y tamaño corporal de la obrera (Hölldobler y Wilson, 2011); distancia del recurso respecto al nido (Roces, 1990); densidad del material vegetal (Roces y Hölldobler, 1994; Rudolph y Loudon, 1986); necesidad de transmitir información (Roces y Bollazzi, 2009); restricción por la dinámica dentro del nido (partición de tareas) (Burd y Howard, 2005; Burd y Howard, 2008). Esto implica que los tamaños de las cargas naturales están basados en factores variables y definidos al momento del corte, pero esta variabilidad tiene como máximo el tamaño corporal para delimitar el tamaño de la carga, principalmente en las cortadoras de hojas. Pero en el caso de que la etapa de corte no exista, sino que deban simplemente levantar la carga, como es el caso de los cebos, es posible que puedan transportar cargas mayores. Es decir, las obreras pueden transportar eficientemente cargas más pesadas de las que están aptas para cortar.

Es así que, al contrario de lo que se consideraba al inicio de este trabajo, para determinar la eficacia de los cebos comerciales, no debe realizarse la comparación con las cargas naturales, ya que son cargas que están definidas por factores diferentes a la capacidad de transporte de las obreras y que no maximizan la tasa de entrega de material vegetal al nido. Debe analizarse por lo tanto, la capacidad de transporte de las obreras. Para el control sistemático esto puede significar que no es necesario la utilización de un cebo de menor tamaño (el cebo experimental) para que se adapte al tamaño de las obreras de *Acromyrmex*, ya que el cebo comercial maximiza la tasa de transporte, que como consecuencia implica una mayor cantidad de ingrediente activo de insecticida que ingresa a la colonia por unidad de tiempo.

En base a estas suposiciones, se plantea la posibilidad de que un cebo de mayor tamaño que el cebo comercial pueda maximizar aún más la tasa de transporte. Esto puede ser un factor determinante en aumentar la eficacia del método de control sistemático, ya que sería posible que las obreras tengan que acarrear menor cantidad de cebos para llegar a la dosis necesaria para eliminar a toda la colonia.

3.2. PARTE 2: DETERMINACIÓN DEL PESO IDEAL PARA EL CEBO

Para la determinación del peso ideal de cebo se comparó la eficiencia de transporte de un cebo artificial del mismo peso del cebo comercial (CC) con la eficiencia de transporte de cebos artificiales de cinco categorías de peso (x2, x4, x6, x8, x10). Se midió el tiempo que les llevó a las obreras recorrer los 30 cm sobre el puente con los diferentes pesos de cebo. Las medias de tiempo para el cebo comercial y las categorías, x2 y x4 estuvieron en un rango entre 29 y 36 segundos. Para cargas superiores los promedios de tiempo se duplican.

De acuerdo al análisis con los tests de Kruskal-Wallis y Dunn's, los tiempos de transporte fueron significativamente superiores ($K=168$, $p<0,0001$, $n=60$ para cada categoría de peso) para las categorías x6, x8 y x10 en comparación con el cebo comercial. Pero para las categorías x2 y x4 las diferencias fueron no significativas con respecto al cebo comercial.

En base a los datos de tiempo se realizaron los cálculos de velocidad (Figura 12). Los valores de velocidad para el cebo comercial y las categorías x2 y x4 se ubicaron en un rango entre 10 y 13 mm/s. Para las categorías x6, x8 y x10 la velocidad disminuye a la mitad.

Las diferencias con respecto al cebo comercial se observan con las categorías de peso superiores. La velocidad alcanzada por las obreras con los cebos de las categorías x6, x8 y x10 fue significativamente menor que la de la categoría de peso cebo comercial. Con respecto a las categorías x2 y x4, las diferencias fueron no significativas ($K= 167,9$, $p < 0,0001$, $n=60$ para cada categoría de peso).

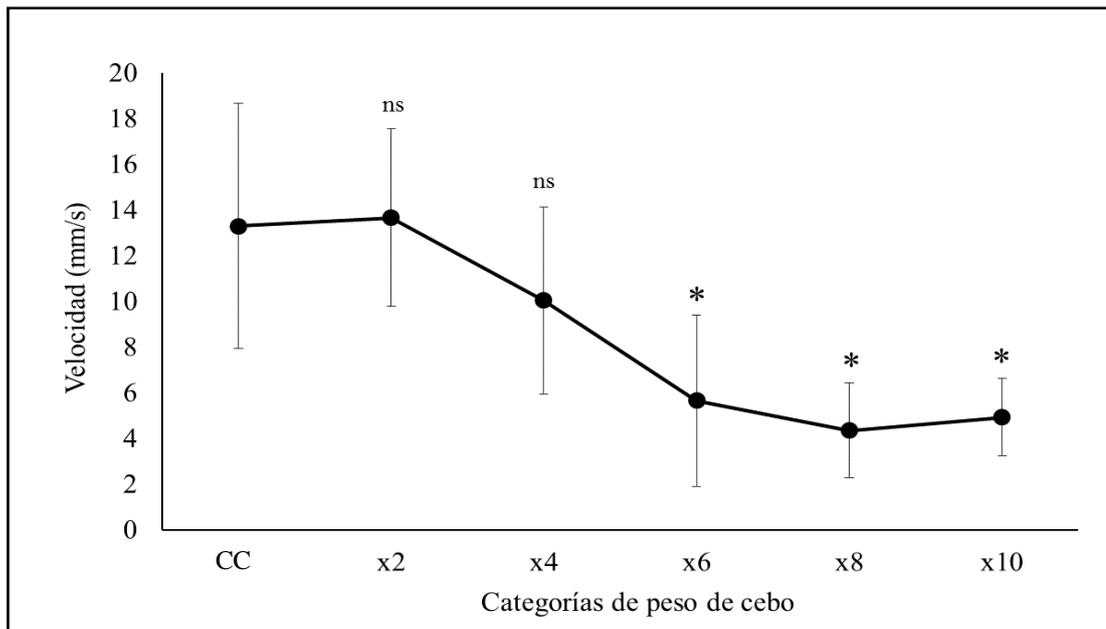


Figura 12. Velocidad de transporte (mm/s) en función de las categorías de peso de cebo. Puntos de valor promedio con desvío estándar, n=60. CC: cebo comercial. x2, x4, x6, x8, x10: categorías de peso de los cebos artificiales. Test Kruskal-Wallis ns: diferencia no significativa con respecto al cebo comercial. *: diferencia significativa con respecto al cebo comercial.

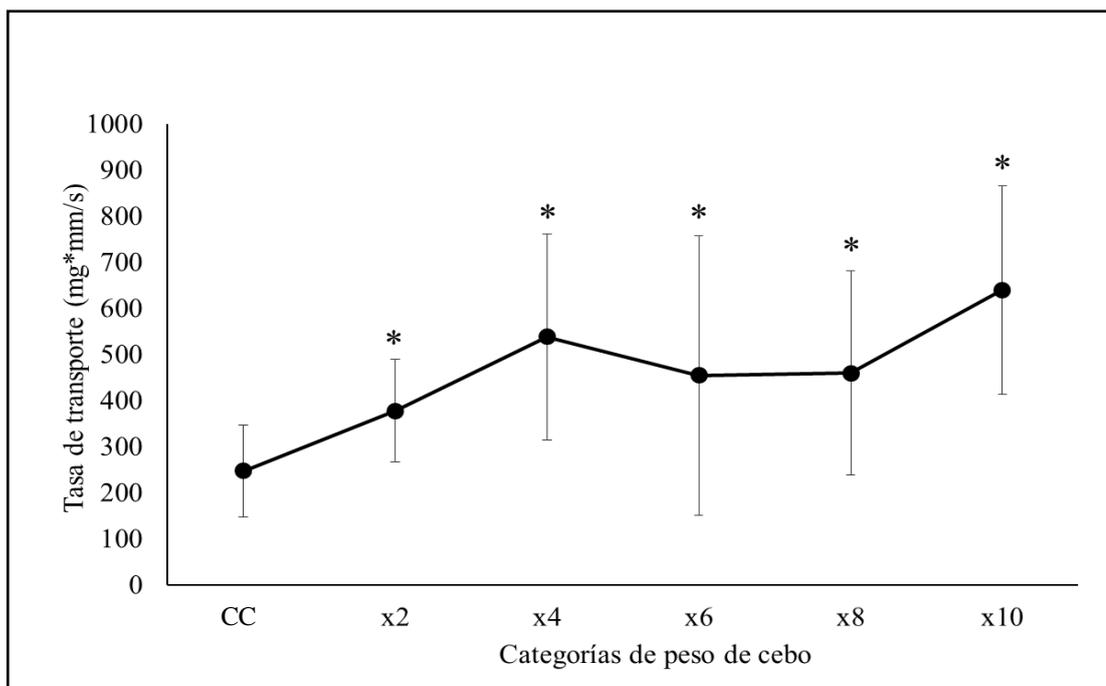


Figura 13. Tasa de transporte (mg*mm/s) en función de las categorías de peso de cebo. Puntos de valor promedio con desvío estándar, n=60. CC: cebo comercial. x2, x4, x6, x8, x10: categorías de peso de los cebos artificiales. Test Kruskal-Wallis *: diferencia significativa con respecto al cebo comercial.

Por último, en base a los datos de velocidad y con el peso de los cebos se calculó la tasa de transporte para cada categoría. Al igual que para el tiempo y la velocidad se grafican los promedios de 60 valores (20 datos por colonia) para los diferentes pesos de cebo (Figura 13). Todas las categorías (x2, x4, x6, x8, x10) mostraron tasas de transporte significativamente superiores a la del cebo comercial ($K= 95,57$, $p < 0,0001$), a diferencia de lo que sucedió con el tiempo y la velocidad. Esto se explica, porque el peso del cebo está incluido en el cálculo de la tasa de transporte. En cuanto a las diferencias entre las categorías, se destaca que no existieron diferencias significativas en la tasa de transporte entre la categoría x4 y las categorías superiores (x2 – x4 sig.; x2 – x6 no sig.; x2 – x8 no sig.; x2 – x10 sig.; x4 – x6 no sig.; x4 – x8 no sig.; x4 – x10 no sig.; x6 – x8 no sig.; x6 – x10 sig.; x8 – x10 sig.).

Para determinar cuál sería el peso de cebo el ideal para el control de hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*, se debe de tener en cuenta no solo la tasa de transporte sino el posible efecto que los dos componentes de ésta, es decir, el peso de la carga y el tiempo de transporte, tendrán en todo el proceso de forrajeo,. Como se mencionó en la parte anterior, existe un rango de pesos de carga que no provocan una variación significativa en la velocidad (Gomides et al., 1997, Moll et al., 2012, Roces y Núñez, 1993) y que por lo tanto un aumento en el peso no se traduce en la disminución de la velocidad de transporte. Mediante este ensayo se logró detectar el valor de carga a partir del cual se comienza a evidenciar una disminución significativa de la velocidad para *Acromyrmex lundii*. Este valor resultó ser seis veces el peso del cebo comercial utilizado actualmente. Incluso a pesar de las diferencias en la velocidad, todas las categorías de cebos artificiales probados mostraron un transporte más eficiente, con tasas significativamente superiores a la del cebo comercial, por lo que se compensa la disminución de la velocidad con el peso de las cargas. Para cargas del doble, e incluso cuatro veces el peso del cebo comercial, no se vería afectada significativamente la velocidad. Es decir, un aumento en el peso de la carga a estos valores no lleva a un decrecimiento proporcional en la velocidad. Estas dos categorías de peso (x2 y x4) mostraron tasas de transporte significativamente superiores a las del cebo comercial y a esto se le suma que las diferencias en el tiempo de transporte fueron no significativas.

Esto implicaría que las obreras lleven el doble o el cuádruple de peso y que no se vea afectado significativamente el tiempo de transporte.

La relación del peso de la carga con la eficiencia de transporte también fue analizado en el trabajo de Rudolph y Loudon (1986), donde en base a experimentos de manipulación del peso de la carga, llegaron a la conclusión de que la masa de la hormiga y la masa de la carga explican la mitad de la varianza de la velocidad. Por lo tanto, un aumento de la carga podría aumentar la tasa bruta de transporte. También plantean que aunque se aumente el peso de la carga a un nivel que provoque una disminución significativa de la velocidad, la tasa de transporte puede mantenerse o incluso aumentar, hasta un determinado límite. De acuerdo a los datos de los pesos evaluados en este trabajo, se puede inferir que la categoría de peso x4 sería el punto de inflexión, ya que hasta ese incremento de peso la velocidad no se vería afectada negativamente por el aumento de la masa.

Si bien para todas las categorías de cebo artificial la tasa de transporte es significativamente superior a la del cebo comercial, a partir de la categoría x6 los tiempos de transporte también aumentan significativamente, lo que se traduce en una reducción significativa de la velocidad. Esto podría implicar para las obreras un costo energético, es decir un aumento de la tasa metabólica que no compensa la alta entrega de material al nido (Moll et al, 2012, Rudolph y Loudon, 1986) o por ejemplo, implicaría aumentar el tiempo de exposición a depredadores o parasitoides (Feener y Moss, 1990). Pero lo más importante es que para cada obrera el número de viajes potenciales en el período diario de forrajeo se verían reducidos, llevando a un descenso en el número de cebos forrajeados en el día. Asimismo, para colonias jóvenes, con obreras de menor tamaño que las colonias adultas, los cebos de x6 o superiores pueden ser muy grandes o pesados y no serían acarreados o les llevaría mucho más tiempo. Todo esto puede tener como consecuencia que las obreras decidan no llevar las cargas mayores a x4 o que las abandonen como sucede en algunos casos con las cargas naturales (Roces y Bollazzi, 2009).

Para las cargas x2 y x4 no se observó una variación significativa del tiempo de transporte y se estaría duplicando o cuadruplicando la masa transportada por obrera. Además, no existieron diferencias significativas en la tasa de transporte de la categoría x4 comparada con todas las categorías superiores. Por lo que las categorías x2 o x4 parecen

ser una opción a considerar como forma de optimizar los cebos utilizados para control de las hormigas cortadoras.

El elaborar cebos más pesados puede ser ventajoso para el control sistemático, en el sentido de que para lograr que las obreras lleven los 10 gr. necesarios para eliminar a toda la colonia se necesitaría un menor número de cebos. Asimismo, se ha probado que cuanto más lejos del nido, las obreras tienden a levantar cargas más pesadas (Roces, 1990), por lo que si la dosis de cebo quedara alejada del nido, el aumento de peso no afectaría negativamente.

Para poder aumentar el peso de los cebos comerciales (agregar más vehículo junto con el insecticida) podría modificarse la densidad del cebo, cambiar la matriz o aumentar su tamaño. Los cebos comerciales son cilindros de 2 mm de diámetro y entre 3 a 5 mm de largo y están compuestos por pulpa de citrus seca y prensada, por lo que no se podría modificar más la densidad para lograr el peso deseado. El cambio de matriz, quizás por un producto sintético puede ser una opción. Para esto se requeriría investigación y desarrollo de productos considerando aspectos como el que puedan incluir el ingrediente activo, que sea atractivos para las hormigas, que puedan ser manipulados y transportados y que puedan ser procesados en el nido para que el insecticida sea transmitido a la mayor cantidad posible de obreras.

La posibilidad que actualmente sería más rápida de lograr es el modificar el tamaño o forma de los cebos para aumentar su peso. El diámetro de los cebos comerciales es el adecuado para que las obreras puedan tomarlos con sus mandíbulas, ya que contemplan el rango máximo de apertura mandibular (Camargo et al., 2015, Silva et al., 2016). Esto implica que no es posible generar cebos de mayor diámetro, más aun para las cortadoras de pasto como *A. heyeri*, que tienen mandíbulas más cortas y robustas que las cortadoras de hojas (Fowler et al., 1986a, Camargo et al., 2015). Los cebos artificiales utilizados en este trabajo se elaboraron en base a cables, a los que se les quitó el interior de cobre, transformándose en cilindros huecos. Para todas las cargas se logró un largo de cebo similar o levemente mayor al de los cebos comerciales, pero con un diámetro mayor. Cuando las obreras levantaron estos cebos artificiales, colocaron una mandíbula en el exterior y la otra en el interior hueco del cebo. Los cebos comerciales son macizos y como

se debe mantener fijo el diámetro deberían ser más largos para poder llegar al peso que se pretende.

Estudios han probado que el tamaño de las cargas, independientemente del peso de las mismas, afecta la velocidad de desplazamiento, y por lo tanto la tasa de transporte. Al llevar cargas de mayor tamaño pueden existir problemas de maniobrabilidad, atascos por obstáculos del camino y además el centro de gravedad cambia y esto debe compensarse apoyando más patas a la vez, reduciendo la velocidad y aumentando el costo neto de transporte (Moll et al. 2012, Röschard y Roces, 2002, Röschard y Würzburg, 2002).

Para poder aumentar el peso de los cebos comerciales la solución de hacerlos más largos no parece viable ya que deberían hacerse de un tamaño que no solo provocaría el efecto contrario al deseado, disminuyendo la eficiencia del transporte sino que debido a la composición de los mismos (pulpa de citrus deshidratada y prensada) podrían quebrarse al momento de manipularlos, reduciendo por lo tanto el aumento de peso buscado. Una solución a este problema puede ser cambiar la forma de los cebos, realizarlos en forma de disco o moneda. Así las obreras tomarían el cebo por el ancho o la altura del disco. De esta forma puede generarse un aumento de peso sin que vaya acompañando de un aumento de tamaño que dificulte el transporte.

Si bien se ha demostrado que es posible que un cebo de mayor peso que el comercial maximice el transporte y por lo tanto la tasa de ingreso de material al nido, debido a la forma en que se elaboran los cebos comerciales, un cebo de mayor tamaño puede provocar el efecto contrario al deseado. Por lo tanto la forma y tamaño que adopten los nuevos cebos es tan importante como el peso. Se considera que el peso del cebo puede llegar a ser de dos veces a cuatro veces el peso del cebo comercial actual. La elección del peso final estará relacionada con el tamaño que no provoque una disminución de la velocidad. En cuanto a los cebos de pesos superiores a x4, éstos no serían adecuados, ya que si bien logran tasas de transporte superiores al cebo comercial, el tiempo de transporte es significativamente superior. Esto representa un problema para el método de control ya que si bien se reduce el número de cebos a transportar para completar la dosis, se corre el riesgo de que no se logren llevar todos los cebos antes de que los mismos comiencen a degradarse en el campo y dejen de ser atractivos (Vilela, 1986, Zanetti et al., 2014).

3.3. PARTE 3: EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA DISTANCIA AL CAMINO SOBRE LA POSIBILIDAD DE ACARREO DE LOS CEBOS

Para evaluar el efecto de la distancia a la que quedan depositados los cebos con respecto al camino de forrajeo sobre la probabilidad de que las obreras los recojan, se colocaron cebos artificiales a diferentes distancias de alejamiento del camino. De los 20 cebos colocados en cada distancia y con un $n=15$, para *A. heyeri*, el promedio de cebos levantados para todas las distancias fue entre 8 y 10. Es decir, que en todos los casos sólo el 50% de los cebos aproximadamente fue llevado por las obreras. Al graficar los datos de cebos levantados en función de la distancia, la línea de tendencia muestra una pendiente levemente negativa ($y = -0,4733x + 11,127$; $r^2 = 0,8498$).

En el caso de *A. lundii* ($n=15$) la media tuvo un rango más grande, entre 9 y 16 cebos levantados, siendo más alta la cantidad de cebos levantados en las distancias más cercanas al camino de forrajeo y más baja a medida que se aleja del camino. Al analizar la relación entre los cebos levantados y la distancia ($y = -1,8933x + 19,36$; $r^2 = 0,9015$) muestra una tendencia negativa más marcada que para *A. heyeri*, es decir, un efecto negativo de la distancia en la probabilidad de que las hormigas se lleven los cebos.

Debido a que los datos no tienen distribución normal se realizaron los análisis no paramétricos. El resultado del test Friedman para *A. heyeri* ($F=2,067$, $p=0,723$) dio diferencias no significativas entre las medias. Para *A. lundii* ($F=11,81$, $p=0,0188$) las diferencias entre las distancias si fueron significativas, demostrando una tendencia, con un efecto negativo de la distancia en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos. El pos-hoc Dunn's no discriminó entre que distancias se dio la diferencia.

A continuación se comparó el porcentaje de cebos levantados por las dos especies para cada distancia (Figura 14). Para ello se utilizó el test Mann-Whitney. El test dio como resultado diferencias significativas entre ambas especies para las dos distancias más cercanas al camino de forrajeo (0,1 m y 0,3 m). Para las dos distancias, es *A. lundii* que cuenta con significativamente más cebos levantados, un 80% de ellos en comparación con un 50% para *A. heyeri*. Para las distancias más alejadas del camino, las diferencias entre las dos especies son no significativas, llegando a la

distancia más alejada, 5 metros, con aproximadamente el mismo porcentaje de cebos levantados por ambas especies, menor al 50%.

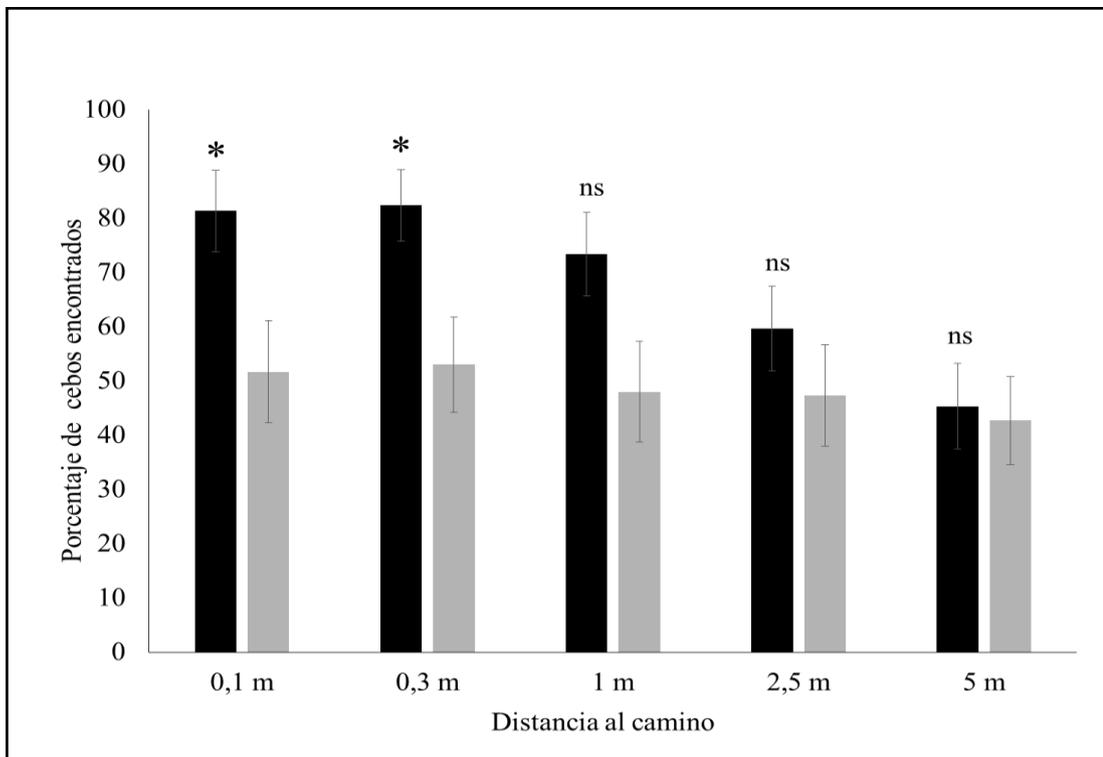


Figura 14. Porcentaje de cebos acarreados por las dos especies en función de la distancia al camino (n=15). Las barras negras representan los datos de *A. lundii* y las barras grises representan los datos de *A. heyeri*. Análisis estadístico con test Mann-Whitney, *: diferencia significativa entre las dos especies. ns: diferencia no significativa entre las dos especies.

Por último, en el Cuadro 2, de un total de 15 colonias para cada especie, se discrimina por distancia el número de colonias cuyas obreras no levantaron ningún cebo y las colonias en que acarrearón todos los cebos. El comportamiento fue diferente para las dos especies. En el caso de *A. lundii* son pocas colonias que no acarrearón cebos, como ejemplo, para las distancias 0,3 m, 1 m y 2,5 m, solamente una colonia en cada caso no levantó ningún cebo.

Cuadro 2. Número de colonias en las que las obreras no se llevaron ningún cebo para cada distancia y en las que se llevaron todos los cebos depositados, de un total de 15 colonias evaluadas por especie.

<i>Acromyrmex lundii</i>			<i>Acromyrmex heyeri</i>		
Distancia de alejamiento del camino	Cantidad de colonias sin cebos levantados	Cantidad de colonias con el 100% de cebos levantados	Distancia de alejamiento del camino	Cantidad de colonias sin cebos levantados	Cantidad de colonias con el 100% de cebos levantados
0,1 m	2	11	0,1 m	5	6
0,3 m	1	10	0,3 m	4	4
1 m	1	8	1 m	5	4
2,5 m	1	6	2,5 m	5	4
5 m	5	3	5 m	5	3

En cuanto al número de colonias que levantaron todos los cebos que se colocaron, para *A. lundii* se observa una relación inversa, ya que a medida que aumenta la distancia de alejamiento del camino, disminuye el número de colonias que acarrear el 100% de los cebos (Cuadro 2). Para la distancia más cercana al camino, 0,1 m, 11 de 15 colonias se llevaron todos los cebos. Es decir, que en 4 colonias las obreras dejaron cebos. Es más, de acuerdo a los datos de la tabla, de esas 4, en 2 no se llevaron ningún cebo.

Para *A. heyeri*, en cuatro de las cinco distancias analizadas, un tercio de las colonias no se llevó ninguno de los 20 cebos (Cuadro 2). Por otra parte, la cantidad de colonias en las que las obreras acarrear todos los cebos depositados se mantuvo con valores similares para todas las distancias, salvo para la distancia más cercana, con 6 colonias.

El análisis de los datos de *A. heyeri* no permite determinar un efecto de la distancia en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos. La diferencia entre las distancias fue no significativa en cuanto a la cantidad de cebos acarreados. Lo mismo se observó al comparar el número de colonias que levantaron el 100% de los cebos para cada distancia. A pesar de que los cebos se encontraban a 10 cm del camino (la distancia evaluada más cercana al camino), solamente 6 colonias de 15 se llevaron todos los cebos. En general, sólo la mitad de los cebos colocados fueron llevados, independientemente de a que distancia de alejamiento fueron depositados.

Este bajo número de cebos levantados, inclusive para distancias muy cercanas al camino de forrajeo, como ser 0,1 m, puede indicar que para esta especie se trate de un problema de atracción por los cebos.

Al inicio del ensayo se testearon los cebos artificiales en colonias de las dos especies para comprobar que no existiera un rechazo de los mismos. Los cebos fueron colocados a un lado de la entrada del camino, de la misma forma en que se aplican los cebos en el control localizado (Zanetti et al., 2003). Para ambas especies los cebos fueron aceptados por la colonia y llevados dentro del nido. Esto se comprobó 24 horas después de ser depositados, ya que a los costados del nido se encontraron como desecho los segmentos plásticos que componían los cebos artificiales pero ya sin restos de pulpa naranja adherida. Se plantea la posibilidad de que para *A. heyeri* los cebos de prueba a la entrada del nido fueron llevados ya que no implicaban un esfuerzo para transportarlos y eran el primer recurso que encontraban en su salida a forrajear. Mientras que los cebos colocados para el ensayo, al estar alejados 4 m del nido, más las distancias de alejamiento del camino de forrajeo (Figura 5), resultaron poco atractivos para las obreras.

Si bien existe evidencia de que la pulpa de citrus, componente mayoritario de los cebos comerciales, es atractiva para las hormigas cortadoras (Nagamoto et al., 2011, Verza et al., 2011, Lopes et al., 2003c) algunos autores plantean que para las especies cortadoras de pasto, como *A. heyeri* este componente no resulta tan atractivo (Fowler et al., 1986a, Hughes y Goulson 2002, Hughes et al., 2002, Forti et al., 2006). Por lo tanto puede esperarse que frente a la posibilidad de elegir entre los cebos con pulpa de citrus y otros vegetales presentes en el campo, para las cortadoras de pasto los cebos no serían su opción más atractiva.

Algunos autores han propuesto el uso de feromonas para volver más atractivos a los cebos, cambiar la matriz por otro producto más atractivo o el uso de aceites pero todavía no se ha logrado llegar a un producto con el que se puedan obtener resultados similares a los del cebo de pulpa de citrus para todas las especies de hormigas cortadoras (Britto et al., 2016, Castellani et al., 2010, Hughes y Goulson 2002, Hughes et al., 2002, Nagamoto et al., 2011).

Por lo tanto, posiblemente debido al problema de que los cebos no le resultaron atractivos a esta especie, el efecto de la distancia se ve enmascarado.

Para *A. lundii* (especializada en dicotiledóneas) el cebo de pulpa de citrus resulta más atractivo y por lo tanto, el comportamiento en el experimento fue diferente. La atracción por los cebos permitió ver un efecto de la distancia sobre la posibilidad de que éstos sean encontrados. De acuerdo a los datos, existieron diferencias significativas en la cantidad de cebos acarreados entre las distancias. En las distancias más cercanas al camino, las obreras levantaron un porcentaje muy alto de los cebos depositados, mientras que para las distancias más alejadas el número de cebos levantados descendió. Un dato que no se esperaba es que aproximadamente un tercio de las colonias de *A. lundii* no se llevó el 100% de los cebos en la distancia más cercana al camino (0,1 m). Una explicación es que, si bien los encontraron y acarrearón algunos de ellos, no lograron el reclutamiento de obreras necesario para llevarlos todos, quizás porque no les resultaron tan atractivos o porque el peso era superior al de las cargas naturales. Igualmente se observa un aumento progresivo en el número de colonias que no se llevaron todos los cebos a medida que los puntos de colocación estaban más alejados del camino.

Al comparar el desempeño entre las dos especies, puede verse que para *A. lundii* hay un efecto de la distancia en comparación con *A. heyeri*, con diferencias significativas en las dos primeras distancias. A partir de 1 metro de alejamiento del camino los datos son similares para ambas.

El que las obreras tengan que levantar los cebos del suelo y no exista la etapa de corte y selección del tamaño de la carga no puede tomarse como un motivo para explicar los cebos no acarreados en el experimento. Cuando las obreras transportan cargas naturales, realizan cadenas, en las que una obrera deja la carga en el suelo y otra la recoge (Röschard y Roces, 2011). Este comportamiento sería similar a lo que sucede al levantar los cebos. Estas cadenas de transporte se forman también para poder transportar los recursos que se encuentran alejados del nido (Anderson et al., 2002, Lopes et al., 2003b). Por lo tanto una vez que las obreras encuentran el recurso o en este caso la dosis de cebo existen los mecanismos para lograr el transporte hasta el nido.

Las diferencias en la cantidad de cebos encontrados por las obreras de *A. lundii* a las distintas distancias de aplicación pueden explicarse por un efecto de alejamiento del camino de forrajeo.

Si bien existen trabajos que plantean que disminuir el tamaño de la grilla no mejora la probabilidad de que los cebos sean acarreados (Reis et al., 2015) éstos se desarrollaron con especies de *Atta*. Para especies de *Acromyrmex*, las áreas de forrajeo son menores a las de especies de *Atta*, ya que las colonias son más pequeñas (Britto et al., 2016, Weber, 1972). Debido al efecto observado para *A. lundii*, una disminución de la distancia de la cuadrícula puede implicar que las obreras encuentren más fácilmente los cebos en el campo. Para especies cortadoras de pasto como *A. heyeri*, que acarreoó aproximadamente la mitad de los cebos en todas las distancias, el aumento de los puntos de aplicación también puede mejorar la eficacia del método ya que aumenta la probabilidad de que se complete la dosis a pesar de que no se lleven todos los cebos de un punto. Por lo tanto es posible que pueda mejorarse la eficiencia del método sistemático disminuyendo el tamaño de la cuadrícula, para aumentar la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos. Pero esto trae como consecuencia negativa el aumento de la dosis de insecticida que se aplicaría por hectárea yendo en contra de los requerimientos de la certificación FSC (FSC, 2015).

Para que el método sea eficiente, las hormigas no solo deben encontrar los cebos, sino también llevarse la dosis completa. Si la dosis completa de cebos no es ingresada al nido, puede provocar que parte de la colonia sobreviva y con el tiempo se recupere de la pérdida de individuos. Posteriormente, debido a la capacidad de las hormigas de rechazar sustancias o elementos que fueron perjudiciales, una nueva aplicación de cebos dentro de los 90 días puede ser totalmente rechazada (Herz et al., 2008, Link, 1997). La duración del cebo comercial en el campo es de 24 horas, posteriormente se degrada y deja de ser atractivo para las obreras (Vilela, 1986, Zanetti et al., 2014), por lo que deben encontrar los cebos durante las horas de forrajeo de ese día. El reducir el tamaño de las cuadrículas también implica que los cebos queden más cercanos a los nidos, por lo que el tiempo de transporte por viaje se reduce aumentando la posibilidad de que toda la dosis sea ingresada al nido.

Factores ambientales, como temperatura o humedad, intrínsecos como el tamaño de la colonia o el número de individuos, incluso los requerimientos del hongo simbiote pueden influir en la actividad de forrajeo, regulando su intensidad, la elección del tipo de recurso e incluso el sitio de forrajeo (Bollazzi y Roces, 2011, Fowler et al., 1986a, Poderoso et al., 2009, Schlindwein, 2004). Por otra parte, dentro de la red de caminos que salen de un nido en varias direcciones, sólo unos pocos están activos (es decir con flujo de obreras) durante un día dado (Bruce y Burd, 2012).

Es decir, el que las obreras encuentren los cebos en el campo puede estar influido por la distancia con respecto al camino, pero otros factores como: condiciones ambientales, estado fenológico de la colonia, atracción por el cebo, uso del camino, entre otros, influyen de igual manera en la probabilidad de que las obreras encuentren los cebos y los acarreen al nido.

4. CONCLUSIONES

No se evidenció una relación entre el peso de la obrera y el peso de la carga. La eficiencia del transporte no disminuyó con el cebo comercial en comparación al cebo experimental (más pequeño). Al contrario, con cargas más pesadas que el cebo comercial se maximizó el transporte de las cargas. Por este motivo, la solución no sería disminuir la masa del cebo. Puede lograrse maximizar más aún el transporte con un cebo de mayor peso que el comercial. Sin embargo, aspectos como el tamaño y la forma deben ser considerados para no obtener el efecto contrario. El aumentar el peso de los cebos permite además que sean necesarios una menor cantidad de cebos para completar la dosis letal y por lo tanto tendrían que reclutar menos obreras para llevar la dosis completa, reduciendo el tiempo total de acarreo. Se propone elaborar y evaluar a campo cebos más pesados, de 2 a 4 veces el peso del cebo comercial, modificando la forma de los mismos para evitar efectos negativos en la velocidad de transporte y comparar el desempeño en colonias iniciales, para comprobar si obreras pequeñas pueden acarrear estos cebos.

Acromyrmex heyeri es una de las especies problemáticas debido al ataque que realiza en los cultivos y es necesario controlarla. Al ser cortadora de pasto, el vehículo que compone los cebos comerciales que se utilizan actualmente no le resulta atractivo. Las obreras podrían encontrar los cebos en el campo, pero si no les resultan atractivos, dejarán la dosis en parte o completamente. Es necesario encontrar un vehículo que componga el cebo que resulte más atractivo para las obreras de esta especie. Como trabajo a futuro pueden evaluarse diferentes matrices, naturales y artificiales para hacer el cebo más atractivo para las hormigas cortadoras de pasto sin que deje de ser atractivos para las cortadoras de hojas.

Las distancias con respecto al camino de forrajeo a la que se colocan los cebos en el control sistemático puede ser uno de los motivos por el que este método no resulta eficaz. Si la dosis de cebo queda cerca del camino de forrajeo, a menos de 1 metro, es probable que las obreras los encuentren y decidan acarrearlos. Si la distancia es mayor, existe una probabilidad que se reduce hasta el 50% de que los cebos sean encontrados. Se debería considerar la posibilidad de reducir el tamaño de las cuadrículas, el realizar

cuadrantes de menor tamaño puede ser positivo principalmente para especies cortadoras de pasto.

Un factor a considerar para futuros análisis es evaluar en mayor profundidad la relación del peso de la carga y la distancia de colocación del cebo con el tiempo total. El éxito del control sistemático depende de que las obreras encuentren los cebos y se lleven la dosis necesaria en un tiempo que no puede superar las 12 horas. Por lo que si se logra elaborar un cebo que sea más pesado, se debe evaluar si las obreras logran llevar el número de cebos suficiente, a través de la máxima distancia de alejamiento a la que pueden quedar los cebos dentro del tiempo máximo.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson C, Boomsma JJ, Bartholdi JJ. 2002. Task partitioning in insect societies: bucket brigades. *Insectes Sociaux*, 49: 1-10.
- Bennet WH. 1958. The texas leaf cutting ants. Forest pest leaflet. Estados Unidos, USDA. Forest Service, Issue 23.
- Boaretto MAC, Forti LC. 1997. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, Piracicaba, SP – Brasil. *Série Técnica*, 11 (30): 31-46.
- Bollazzi M. 2013. Descripción y metodología de los transectos. Segunda parte: tamaño y número de transectos. Informe de consultoría particular, 9 pp. (Sin publicar)
- Bollazzi M, Forti LC, Moreira S, Roces F. 2013. Efficiency and soil contamination during underground application of insecticides: control of leaf-cutting ants with thermal foggers. *Journal of Pest Science*, 87: 181-189.
- Bollazzi M, Roces F. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *PLoS ONE* 6(3): e17667.
- Britto JS, Forti LC, Oliveira MA, Zanetti R, Wilcken CF, Zanuncio JC, Loeck AE, Caldato N, Nagamoto NS, Lemes PG, Camargo RS. 2016. Use of alternatives to PFOS, its salts and PFOSF for the control of leaf-cutting ants *Atta* and *Acromyrmex*. *International Journal of Research in Environmental Studies*, 3: 11-92.
- Bruce AI, Burd M. 2012. Allometric scaling of foraging rate with trail dimensions in leaf-cutting ants. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 279: 2442–2447.
- Burd M. 2000. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology*, 11(2): 125-131.
- Burd M, Howard JJ. 2008. Optimality in a partitioned task performed by social insects. *Biology Letters*, 4: 627–629.
- Burd M, Howard JJ. 2005. Global optimization from suboptimal parts: foraging sensu lato by leaf-cutting ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 234-242.

- Camargo RS, Hastenreiter IN, Forti LC, Lopes JFS. 2015. Relationship between mandible morphology and leaf preference in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 41(2): 241-244.
- Castellani MA, Forti LC, Moreira AA, Andrade APP, Raetano CG, Lima JM, Nagamoto NS. 2010. Selectivity of workers of the grass-cutting ants *Atta bisphaerica* and *Atta capiguara* (Hymenoptera: Formicidae) to vegetable oils. *Sociobiology*, 55(2): 453-469.
- Cherrett JM. 1986a. History of the leaf-cutting ant problem. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants biology and management*. Boulder, Westview Press, pp. 10–17.
- Cherrett JM. 1986b. Chemical control and bait formulations for leaf-cutting ants. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants biology and management*. Boulder, Westview Press, pp. 357-366
- Da Silva Araújo M, Della Lucia TMC, Souza DJ. 2003. Estratégias alternativas de controle de formigas cortadeiras. *Pesquisa Agrícola*, 6: 71-74.
- Detrain C, Natan C, Deneubourg JL. 2001. The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, 88: 171–174.
- Dowd PF. 1992. Insect fungal symbionts: a promising source of detoxifying enzymes. *Journal of Industrial Microbiology*, Y: 149-161.
- Feener Jr DH, Moss KAG. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: A quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 17–29.
- Forti LC, Andrade ML, Andrade APP, Lopes JFS, Ramos VM. 2006. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. *Sociobiology*, 48(2): 1-18.
- Fowler HG, Bernardi JVE, Delabie JC, Forti LC, Pereira-da-Silva V. 1990. Major ant problems of South America. En R.K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeno (Eds). *Applied Myrmecology. A world perspective*. Boulder Westview Press, pp. 3-14.
- Fowler HG, Forti LC, Pereira-da-Silva V, Saes NB. 1986a. Economics of grass-cutting ants. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants biology and management*. Boulder, Westview Press, pp. 18-35.

- Fowler HG, Pereira-da-Silva V, Forti LC, Saes NB. 1986b. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). Fire ants and leaf-cutting ants biology and management. Boulder, Westview Press, pp. 123-145.
- FSC: Forest Stewardship Council. 2015. Principios y criterios del FSC para el manejo forestal responsable. FSC-STD-01-001 V5-2 ES [En línea]. 14 julio de 2016. <https://ic.fsc.org/en/document-center>
- Gaona Mena EF, Lajarthe AM. 2005. Constatación de la dosis más efectiva de cebos a base de fipronil, sulfluramida y clorpirifós para el control de *Acromyrmex rugosus* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera, Formicidae). Investigación Agraria, 7(1): 69-76.
- Gomides CHF, Della Lucia TMC, Araújo FS, Moreira DO. 1997. Velocidad de forrajeo y área foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). Revista de Biología Tropical, 45(4): 1663-1667.
- Hernández JV, Jaffe K. 1995. Dano economico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F.Smith) em plantações de Pinus caribaea Mor. e elementos para o manejo da praga. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, 24(2): 287-298.
- Herrera M, Valenciaga N. 2011. Peculiarities of leaf-cutter ants (Attini: *Acromyrmex* y *Atta*) that make difficult their control. Cuban Journal of Agricultural Science, 45(3): 217-225.
- Herz H, Hölldobler B, Roces F. 2008. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. Behavioral Ecology, pp.1-8.
- Hölldobler B, Wilson EO. 2011. The leafcutter ants. Civilization by instinct. New York, EEUU. WW Norton & Company, 160 pp.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The Ants. Cambridge, Massachusetts, EEUU. Harvard University Press, 746 pp.
- Howard JJ, Wiemer DF. 1986. Chemical ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). Fire ants and leaf-cutting ants biology and management. Boulder, Westview Press, pp. 260-271.

- Hughes WOH, Goulson D. 2002. The use of alarm pheromones to enhance bait harvest by grass-cutting ants. *Bulletin of Entomological Research*, 92: 213-218.
- Hughes WOH, Howse PE, Vilela EF, Knapp JJ, Goulson D. 2002. Field evaluation of potential of alarm pheromone compounds to enhance baits for control of grass-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, 95 (3): 537-543.
- Hughes WOH, Sumner S, Van Borm S, Boomsma JJ. 2003. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16): 9394–9397.
- Jaffe K. 1986. Control of *Atta* and *Acromyrmex* in pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants biology and management*. Boulder, Westview Press, pp. 409-416.
- Lee Murray S. 1972. Foraging of the leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor* Perg. in relation to season, temperature relative humidity and rainfall. EEUU, Arizona. Universidad de Arizona, Tesis de Maestría, 36 pp.
- Lewis OT, Martin M, Czaczkes TJ. 2008. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behavioral Ecology*, 805-809.
- Link D. 1997. Hormigas cortadoras: hábitos y su control. XII Jornadas Forestales de Entre Ríos. Concordia, 8 pp.
- Link FM. 2005. Desenvolvimento de formigueiros iniciais por *Acromyrmex heyeri*, Forel 1899, en Santa Maria, RS. Universidad Federal de Santa Maria, RS, Brasil. Maestría en Biodiversidad animal, 48 pp.
- Lopes JF, Camargo RS, Forti LC. 2003a. Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex spp.* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 42 (3): 1-13.
- Lopes JF, Forti LC, Camargo RS, Matos CAO, Verza SS. 2003b. The effect of trail length on task partitioning in three *Acromyrmex* species (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 42 (1): 87-91.

- Lopes JF, Forti LC, Boaretto MAC, Camargo RS, Andrade APP, Ramos VM, Nagamoto NS. 2003c. Devolution rates of grass by *Atta capiguara* (Hymenoptera, Formicidae) in field conditions. *Pasturas Tropicales*, 25(1): 42-45.
- Mehdiabadi NJ, Schultz TR. 2010. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Myrmecological News*, 13: 37-55.
- Mendoza RG. 2004. Patrones de actividad de forrajeo de *Pogonomyrmex barbatus* en el valle semiárido intertropical de Zapotitlán Salinas, Puebla. Universidad Autónoma Metropolitana, México. Tesis de Maestría en Biología, 108 pp.
- Moll K, Federle W, Roces F. 2012. The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. *The Journal of Experimental Biology*, 215: 161-168.
- Moll K, Roces F, Federle W. 2013. How load-carrying ants avoid falling over: mechanical stability during foraging in *Atta vollenweideri* grass-cutting ants. *PLoS ONE*, 8(1): e52816. 9 pp.
- Montoya-Lerma J, Giraldo-Echeverri C, Armbrrecht I, Farji-Brener A, Calle Z. 2012. Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control. *International Journal of Pest Management*, 58 (3): 225-247.
- Moreira DDO, Erthal Jr. M, Carrera MP, Silva CP, Samuels RI. 2006. Oral trophallaxis in adult leaf-cutting ants *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 53: pp 4.
- Mudd A, Peregrine DJ, Cherrett JM. 1978. The chemical basis for the use of citrus pulp as fungus garden substrate by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of Entomological Research*, 68: 673-685.
- Nagamoto NS, Forti LC, Andrade APP, Boaretto AC, Wilcken CF. 2004. Method for the evaluation of insecticidal activity over time in *Atta sexdens rubropilosa* workers (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 44 (2): 413-431.
- Nagamoto NS, Forti Barbieri R, Forti LC, de Sousa Cardoso SR, Moreira SM, Santos Lopes JF. 2011. Attractiveness of copperleaf-based bait to leaf-cutting ants. *Ciência Rural*, 41(6).

- Nickele MA, Reis Filho W, de Oliveira EB, Iede ET, Caldato N, Strapasson L. 2012. Leaf-cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 47 (7): 892-899.
- Nobile A. 2008. Ant Web [En línea]. 15 de mayo de 2016. <https://www.antweb.org>
- Pérez SP, Corley JC, Farji-Brener A. 2011. Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. *Agriculture and Forest Entomology*, 13: 191-196.
- Poderoso JCM, Ribeiro GT, Barretto Gonçalves G, Mendonça PD, Polanczyk RA, Zanetti R, Serrão E, Cola Zanuncio J. 2009. Nest and foraging characteristics of *Acromyrmex landolti balzani* (Hymenoptera: Formicidae) in Northeast Brazil. *Sociobiology*, 54 (2): 361-371.
- Ramos VM, Cunha F, Khun KC, Leite RGF, Roma WF. 2013. Alternative control of the leaf-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) via homeopathic baits. *Sociobiology*, 60(2): 145-149.
- Reis MA, Rodrigues Cunha JPA, Zanetti R, Fernandes BV, Rodrigues Reis JM. 2015. Aplicação sistemática mecanizada de isca formicida granulada em eucaliptais em fase de manutenção. *CERNE*, 21(3): 423-428.
- Reis Filho W, dos Santos F, Strapasson P, Nickele MA. 2011. Damage caused by different levels of artificial defoliation, simulating the leaf-cutting ants attack on young plantations of *Pinus taeda* and *Eucalyptus grandis*. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 31 (65): 37-42.
- Richard FJ, Errard C. 2009. Hygienic behavior, liquid-foraging, and trophallaxis in the leaf-cutting ants, *Acromyrmex subterraneus* and *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Science*, 9 (63): 9pp.
- Roces F. 1990. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. *Animal Behaviour*, 40: 1181-1183.
- Roces F, Bollazzi M. 2009. Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. En: Jarau S, Hrcir M (Eds). *Food Exploitation by social insects. Ecological, behavioral and theoretical approaches*. CRC Press, pp. 261-275.

- 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.
- Roces F, Núñez J. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behavior*, 45: 135-143.
- Röschard J, Roces F. 2011. Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer? *Psyche*, ID 643127, 10 pp.
- Röschard 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.
- Röschard J, Würzburg WR. 2002. Cutter, carriers and bucket brigades. Foraging decisions in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. Alemania. Universität Würzburg, Tesis de Doctorado, 101 pp.
- Rudolph SG, Loudon C. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology*, 11: 401-410.
- Sch lindwein MN. 2004. Dinâmica do ataque de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 sobre a vegetação: uso de manipulação de recursos e armadilha de solo para se estimar o comportamento de forrageamento. *Revista Uniara*, 15: 153-165.
- Silva LC, Camargo RS, Lopes JFS, Forti LC. 2016. Mandibles of leaf-cutting ants: morphology related to food preference. *Sociobiology*, 63(3): 881-888.
- Souza A, Zanetti R, Calegario N. 2011. Nível de dano econômico para formigas-cortadeiras em função do índice de produtividade florestal de eucaliptais em uma região de Mata Atlântica. *Neotropical Entomology*, 40(4): 483-488.
- SPF (Sitio de la Sociedad de Productores Forestales) [En línea]. 2015. 24 octubre de 2015. <http://www.spf.com.uy/uruguay-forestal-plantaciones>
- Verza SS, Nagamoto NS, Forti LC, Noronha Jr NC. 2011. Preliminary studies on the effects of d-limonene to workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* and its implications for control. *Bulletin of Insectology* 64 (1): 27-32.
- Vilela EF. 1986. Status of leaf-cutting ant control in forest plantations in Brasil. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants biology and management*. Boulder, Westview Press, pp. 399-408.

- Waller DA. 1986. The foraging ecology of *Atta texana* in Texas. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). Fire ants and leaf-cutting ants biology and management. Boulder, Westview Press, pp. 146-158.
- Weber NA. 1972. Gardening ants. The Attines. EEUU, Philadelphia. The American Philosophical Society, 146 pp.
- Wetterer JK. 1999. The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 34(1): 119-144.
- Wetterer JK. 1991. Foraging ecology of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican rain forest. Psyche, 98: 361-371.
- Wilson EO. 1986. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. En: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds). Fire ants and leaf-cutting ants biology and management. Boulder, Westview Press, pp. 1-9
- Zanetti R, Carvalho GA, Santos A, Souza Silva A, Godoy MS. 2002. Manejo integrado de formigas cortadeiras. Universidade Federal de Lavras [En línea]. Brazil, MG, pp.16. 25 de mayo, 2015. <http://www.den.ufla.br/index.php/graduacao/get103-manejo-integrado-de-pragas-florestais>.
- Zanetti R, Zanuncio JC, Mayhé-Nunes A, Barros Medeiros AG, Souza-Silva A. 2003. Combate sistemático de formigas cortadeiras com iscas granuladas, em eucaliptais com cultivo mínimo. Sociedade de Investigações Florestais, 27 (3): 387-392.
- Zanetti R, Dias N, Reis M, Souza-Silva A, Moura MA. 2004. Eficiência de iscas granuladas (sulfluramida 0,3%) no controle de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). Ciência e Agrotecnologia, Lavras, 28(4): 878-882.
- Zanetti R, Zanuncio JC, Santos JC, Paiva da Silva WL, Ribeiro GT, Lemes PG. 2014. An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in brazilian forest plantations. Forests, 5: 439-454.
- Zanuncio JC, Lemes PG, Antunes LR, Maia JLS, Mendes JEP, Tanganelli KM, Salvador JF, Serrão JE. 2016. The impact of the Forest Stewardship Council (FSC) pesticide policy on the management of leaf-cutting ants and termites in certified forests in Brazil. Annals of Forest Science, 73: 205-214.

- Zanuncio JC, Lopes ET, Leite HG, Zanetti R, Sedyama CS, Queiroz Fialho MC. 2004. Sampling methods for monitoring the number and area of colonies of leaf cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. *Sociobiology*, 44(1): 1-8.
- Zerbino S. 2002. Cebos tóxicos para el control de las hormigas cortadoras. Uruguay. *Revista del Plan Agropecuario Julio*: 46-49.

6. ANEXO

Evaluación del peso ideal y la eficiencia de transporte de cebos tóxicos para el control de *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae)¹

Listre Andrea, Bollazzi Martin

1 Este artículo se publicará en la revista de la Facultad de Agronomía, Udelar e INIA, AGROCIENCIAS.

Evaluación de cebos tóxicos para control de *A. lundii*.

Evaluación del peso ideal y la eficiencia de transporte de cebos tóxicos para el control de *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae)

RESUMEN

Las hormigas cortadoras de hojas son la principal plaga forestal de *Eucalyptus* en Sudamérica por los daños que causan principalmente en la fase de plantación. El método utilizado para su control es la aplicación sistemática de cebos tóxicos, pero ha mostrado problemas de eficacia que pueden deberse: i) al factor humano; ii) a la no adecuación del método a la forma de forrajeo. La no adecuación implica: que los cebos no sean encontrados por las hormigas mientras forrajean y que una vez que los encuentran, las obreras no transporten la suficiente cantidad de cebos para eliminar a toda la colonia. El objetivo fue determinar si el problema de eficacia del método de control puede deberse a que el peso de los cebos utilizados no es el que maximizaría la eficiencia del transporte. Para ello, se analizó la eficiencia del transporte al comparar cebos de pesos diferentes al peso del cebo comercial. En base a los resultados se pudo concluir que cebos más pesados que los cebos comerciales permiten maximizar la tasa de transporte, lo que se traduce en un mayor ingreso de ingrediente activo a la colonia, que se logró con un cebo 4 veces más pesado que el comercial. Para pesos más altos, el peso del cebo no compensó la reducción en la velocidad y la tasa de transporte comenzó a descender. Se plantea la necesidad de incrementar el peso de los cebos y modificar su forma como opciones para mejorar el método de control sistemático.

Palabras clave: *Acromyrmex*, cebos tóxicos, tasa de transporte, forestación, hormigas cortadoras.

Evaluation of the ideal weight and transport efficiency of toxic baits for the control of *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae)

Summary

Leaf-cutting ants cause economic losses to forestry companies due to damage caused by defoliation of seedlings. To control them, systematic control with toxic baits is the most widely accepted method. This method has efficiency problems that can be caused either by human factors during application or because the baits are not suitable for being transported by leaf cutting ants. The aim of this study was to determine if the problem of efficacy of the systematic control method can be due to the fact that the weight of the baits used does not maximize the efficiency of the transport. Thus, transport efficiency was analyzed in the laboratory and in the field by comparing transport efficiency of baits of different weights regarding that of the commercial bait. According to the results, it could be concluded that baits heavier than the current commercial baits allow maximizing the transport rate of insecticide into the colony, being the bait 4 times heavier than the commercial bait, the weight that maximized the transport rate. For higher weights, the weight of the bait did not compensate for the reduction in speed and the transport rate begins to fall. It is necessary to increase the weight of the baits and modify their shape as options to improve the method of systematic control.

Keywords: *Acromyrmex*, toxic baits, transport efficiency, forestry, leaf-cutting ants.

Introducción

Las hormigas cortadoras de hojas del género *Acromyrmex* representan un problema para la industria agrícola y forestal que se traduce en pérdidas económicas. Esto se debe a que por su biología y ecología se dificulta controlarlas principalmente en cultivos a gran escala, lo que las transforma en una de las principales plagas en Sudamérica (Cherrett, 1986, Fowler et al., 1986).

Durante el forrajeo, las obreras cortan la vegetación que se encuentra en los alrededores del nido, prefiriendo tejidos vegetales jóvenes, con alto contenido de humedad y nutrientes (Weber, 1972) y con bajo nivel de compuestos secundarios (Pérez, Corley y Farji-Brener, 2011). Para las plantaciones forestales, los daños durante el establecimiento del cultivo son los de mayor importancia: la defoliación provocada por las obreras causa disminución en el crecimiento, deformación y en caso de ataques severos puede provocar la muerte de la planta (Hernández y Jaffe, 1995, Herrera y Valenciaga, 2011). Si el árbol joven sobrevive al ataque algunas de las consecuencias finales pueden ser la reducción de la altura, de la circunferencia y hasta una pérdida del rendimiento de la madera (Jaffe, 1986, Zanetti et al., 2014) lo que se traduce en pérdidas económicas.

El cultivo forestal, tanto de pino como eucalipto, es de los cultivos más afectados por las hormigas cortadoras (Zanetti et al., 2003, Poderoso et al., 2009). Pocos nidos pueden provocar daños cuantificables: 4 nidos por hectárea de *Acromyrmex crassispinus* en plantaciones de pino pueden provocar la defoliación del 24% de las plantas (Nickele et al., 2012); una sola colonia madura de *Acromyrmex landolti* por hectárea puede provocar la muerte del 48% de plantas jóvenes de pino (Jaffe, 1986). Asimismo se evidenció que las hormigas cortadoras

reducen la productividad de madera entre 0,04 a 0,13 m³ por hectárea por cada m² de tierra suelta de hormiguero (Souza, Zanetti y Calegario, 2011).

Para las empresas forestales las hormigas cortadoras son las causantes de pérdidas económicas tanto por los daños producto de la defoliación como por los costos de su control. Se estima que un 75% del presupuesto total para el manejo de plagas se utiliza en el control de las hormigas cortadoras (Vilela, 1986). Para controlarlas uno de los métodos más utilizados es el control sistemático con cebos tóxicos.

Este método ha mostrado problemas de eficacia, principalmente en el control de especies de *Acromyrmex* (Bollazzi, 2013, Zanetti et al., 2003). Dos aspectos pueden afectar negativamente la eficacia de este método de control: el error humano al momento de la aplicación y la no adecuación del método a la forma de forrajeo de las hormigas cortadoras.

Un aspecto de la adecuación del método es que las obreras transporten la suficiente cantidad de cebos para eliminar a toda la colonia antes de que los cebos dejen de ser atractivos.

Durante el forrajeo, las obreras determinan el tamaño de la carga (y peso) al momento del corte, manteniendo una relación con el tamaño de la hormiga que corta, por lo que las cargas naturales permiten un equilibrio costo-beneficio (tasa de transporte), entre el peso de la carga y el tiempo de transporte, logrando un flujo de ingreso de material vegetal necesario para todo el desarrollo de la colonia (Hölldobler y Wilson, 2011, Rudolph y Loudon, 1986). El peso de la carga y el tiempo de transporte son los dos componentes que determinan la eficiencia de la actividad de forrajeo. Ambos se combinan en la tasa de transporte, que se calcula como el producto del peso de la carga y la velocidad a la que esa carga es transportada por la hormiga. Una tasa de transporte alta implica un ingreso alto de recursos al nido en el menor tiempo posible. Variaciones en estos componentes llevan a diversas consecuencias. Por ejemplo, un

aumento del tiempo de transporte (o la disminución de la velocidad) por una carga muy grande o pesada implican una mayor exposición a depredadores, parasitoides o parásitos (Feener y Moss, 1990); un mayor costo energético en la locomoción (Rudolph y Loudon, 1986); y lo más importante, un menor número de viajes por día, lo que representa menos ingreso de material vegetal para ser utilizado como sustrato para el hongo. La velocidad puede verse reducida además de por el peso, por el tamaño de la carga, aunque el peso permanezca constante. Los fragmentos de mayor tamaño, independientemente del peso, pueden ser difíciles de transportar, principalmente si se debe transitar por caminos de forrajeo que no están totalmente despejados o con obstáculos (Lewis, Martin y Czaczkes, 2008, Moll, Federle y Roces, 2012, Röschard y Roces, 2002, Röschard y Würzburg, 2002).

Los cebos utilizados comercialmente fueron diseñados (en cuanto a su tamaño y peso) para las hormigas cortadoras del género *Atta*, de mayor tamaño que las *Acromyrmex* (Bennet, 1958, Hughes et al., 2003). Es decir, los cebos comerciales pueden ser demasiado pesados para las obreras de *Acromyrmex*, lo que implica que no puedan transportar al nido la dosis completa o en el tiempo necesario para eliminar a toda la colonia (Fowler et al., 1986, Zanetti et al., 2003). Por lo tanto, para determinar si la baja eficiencia del método de control sistemático puede explicarse por un peso de cebo muy superior al peso de las cargas naturales, este trabajo comparará la eficacia del transporte de las cargas naturales en el campo con la eficacia del transporte de los cebos utilizados comercialmente. Asimismo se intentará determinar cual es el peso de cebo que permita maximizar el transporte hacia el nido.

Materiales y métodos

Características de la especie utilizada

Se trabajó con la especie *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae). Es una de las especies más abundantes y está distribuida por todo el país. Asimismo es considerada la especie más dañina para la agricultura (Zolessi y González, 1978).

Comparación de la eficiencia del transporte de cargas naturales con cebos comerciales y experimentales

Inicialmente, fue necesario establecer si el peso de los cebos de venta comercial es equivalente o está incluido dentro del rango de las cargas naturales. Posteriormente, se evaluó el efecto del peso de la carga en la velocidad y como consecuencia en la tasa de transporte, comparando las cargas naturales con los cebos comerciales (peso promedio: 13 mg) e incluyendo en la comparación una nueva versión de cebo experimental (peso promedio: 10 mg). Estos cebos experimentales fueron creados y donados por el Laboratorio de Insectos Sociales Plaga de la Universidad Estadual Paulista de Brasil. Debido a que las hormigas del género *Acromyrmex* son más pequeñas que las *Atta*, se intentó comprobar si un cebo más liviano podía permitir un transporte más eficaz del mismo.

Sitio de estudio

Los experimentos se realizaron en el departamento de Montevideo. Se eligieron sitios en el sureste (34.882078 S, 56.094162 W), el noreste (34.801302 S, 56.091163W) y en el noroeste (34.838504 S, 56.219969 W). Los ensayos se realizaron durante la primavera, fines del verano y otoño de los años 2013 y 2014. Se trabajó durante las primeras horas de la mañana y al atardecer, evitando las temperaturas extremas y coincidiendo con los horarios en que las

hormigas forrajean. El sitio de estudio consistía en un predio con abundancia de gramíneas y árboles y arbustos dispersos.

Diseño experimental

Se trabajó con 10 colonias de *A. lundii*. En cada colonia se tomaron datos de 10 hormigas llevando cada tipo de cebo: i) cargas naturales, ii) cebos comerciales y iii) cebos experimentales.

Para cada colonia se marcó una porción de camino de 30 cm, alejada como mínimo 1 m de la entrada del nido. Allí se realizaron las mediciones de velocidad de las obreras que transportaban los tres tipos de carga. Se cronometró el tiempo en recorrer los 30 cm por el camino. El cebo comercial y el cebo experimental se colocaron a una distancia de 50 cm con respecto al final de la porción de camino marcado. Como forma de hacer el muestreo aleatorio, se tomó el tiempo a una cada cinco obreras que pasaba transportando la carga que se estaba midiendo. Posteriormente tanto las hormigas como las cargas fueron pesadas en una balanza analítica de precisión Mettler AE200 ($\pm 0,1$ mg). En base a esto para cada caso se calculó la velocidad y la tasa de transporte.

Determinación del peso ideal para el cebo

Si bien la premisa inicial es que los cebos comerciales son muy pesados para las obreras, existe la posibilidad de que un aumento del peso del cebo mejore la eficiencia del transporte y por lo tanto la tasa de ingreso de material al nido, ya que si la carga no afecta negativamente la velocidad, la eficiencia no solo no se vería afectada negativamente, sino incluso incrementada. Para determinar si cargas más pesadas pueden maximizar la eficiencia del transporte, se evaluaron cebos de pesos progresivamente más altos, con el fin de llegar a un

peso que permita a las obreras llevar la mayor cantidad de material al nido en el menor tiempo posible.

Sitio de estudio.

Este experimento se desarrolló en el laboratorio de la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía, UdelaR durante la primavera de 2014 y verano de 2015. El experimento fue realizado en condiciones de laboratorio a 25°C y 60 HR.

Diseño experimental.

Se trabajó con 3 colonias de *Acromyrmex lundii*. Para estudiar el efecto de un incremento de la masa de los cebos en la eficiencia de transporte se elaboraron cebos artificiales cuyos pesos corresponden a múltiplos del peso del cebo comercial (13 mg). Las categorías de pesos evaluadas se encuentran detalladas en el Cuadro 1, permitiéndose un margen de error de ± 5 mg para cada categoría de peso.

Cuadro 1. Categorías de peso de cebos experimentales.

x2	dos veces el peso del cebo comercial	26 \pm 5 mg
x4	cuatro veces el peso del cebo comercial	52 \pm 5 mg
x6	seis veces el peso del cebo comercial	78 \pm 5 mg
x8	ocho veces el peso del cebo comercial	104 \pm 5 mg
x10	diez veces el peso del cebo comercial	130 \pm 5 mg

Estos cebos artificiales se elaboraron con cables de diferentes grosores a los que se les quitó el cobre dejando únicamente la envoltura plástica. Los segmentos de cable fueron aplastados con una pinza para disminuir el volumen, macerados en pulpa de naranja durante dos horas y posteriormente se dejaron secar.

Los experimentos se llevaron a cabo utilizando hormigueros artificiales conectados a una arena de forrajeo mediante un puente elevado. En un recipiente plástico donde se encontraba la

colonia con la honguera se colocaba uno de los extremos del puente, el cual constaba de una tabla de aluminio de medio centímetro de espesor, 3 cm de ancho y una superficie horizontal de 1,60 m de largo. En la parte horizontal del puente se delimitó un segmento de 30 cm para poder realizar las medidas del tiempo de transporte. El otro extremo del puente se colocó en una caja de igual tamaño que actuaba como arena de forrajeo, donde se colocaron hojas para atraer a las hormigas de la colonia. Una vez establecido el forrajeo, evidenciado por el transporte de hojas hacia la colonia, se comenzaron a colocar los cebos artificiales en una plataforma unida lateralmente al puente.

En esta plataforma se colocaron 20 cebos de la primer categoría de peso (x2) y se tomó el tiempo que demoraron las hormigas en llevarse todos los cebos. Asimismo se cronometró el tiempo de tránsito por los 30 cm delimitados en el puente. Luego, cada hormiga y cebo fueron pesados utilizando una balanza analítica de precisión Mettler AE200 ($\pm 0,1$ mg). Este procedimiento se realizó con cada categoría de los pesos establecidos en la Cuadro 1. Se elaboró una planilla de datos que vinculó el peso de la hormiga, peso del cebo, el tiempo que le llevó recorrer los 30 cm, así como el tiempo total en llevar los 20 cebo. En base a estos datos se realizaron cálculos de velocidad y tasa de transporte.

Resultados y discusión

Comparación de la eficiencia del transporte de cargas naturales con cebos comerciales y experimentales

En base a las pruebas a campo desarrolladas, se obtuvieron datos que permiten comparar la eficiencia del transporte de cargas naturales (CN) con la eficiencia de transporte de los cebos comerciales (CC) y los cebos experimentales (CE, cebos de menor peso que los comerciales).

En la Figura 1 se representan las regresiones lineales de los pesos de los tres tipos de carga en función del peso de la hormiga. Las medias varían significativamente entre los tres tipos de carga ($p < 0,0001$, $n=100$ para cada tipo de carga). Para las cargas naturales, la media fue de entre 3 y 4 mg aproximadamente, mientras que para los cebos experimentales fue de 10 mg aproximadamente y de 13 mg para los cebos comerciales. La correlación entre el peso de la carga y el peso de las obreras fue muy baja (CN $r^2 = 0,01$, CC $r^2 = 0,007$, CE $r^2 = 0,028$). Para los tres tipos de carga la pendiente fue no significativa (CN $b = 0,222$, $p = 0,331$; CC $b = 0,168$, $p = 0,414$; CE $b = 0,435$, $p = 0,099$). Esto implica que una gran parte de la variación es explicada por otros factores, además del peso de las obreras.

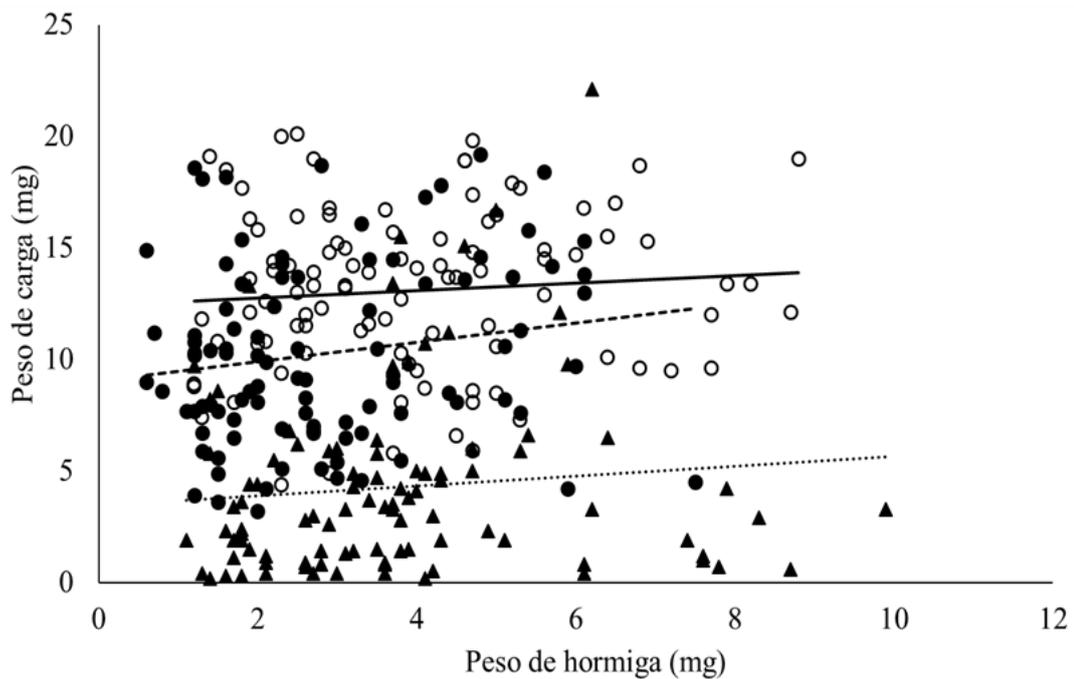


Figura 1. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal del peso de la carga (mg) en función del peso de la hormiga (mg), $n=300$. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲---); cebo experimental (-●-); cebo comercial (-○-).

El test no paramétrico Kruskal-Wallis demuestra diferencias significativas entre los tres tipos de carga ($K=138,6$, $p<0,0001$, $n=300$). El test pos-hoc discriminó que la diferencia entre la carga natural y los dos tipos de cebo es mayor que la diferencia entre los dos tipos de cebo. Es decir, los pesos de ambos tipos de cebo son significativamente más altos que los de las cargas naturales.

No se observó una correlación clara de los pesos de las cargas (cargas naturales y cebos) con la velocidad a la que las transportan (Figura 2). Los coeficientes de determinación fueron muy bajos, con $n=100$ para cada tipo de cebo, al igual que en el caso anterior (CN $r^2 = 0,02$, CC $r^2 = 0,004$, CE $r^2 = 0,067$). La pendiente fue no significativa, salvo para el cebo experimental, con pendiente negativa (CN $b = -0,2$, $p=0,159$; CC $b = 0,096$, $p=0,524$; CE $b = -0,47$, $p=0,01$). En lo que refiere a la comparación entre las cargas, las velocidades a las que son transportados los 3 tipos de carga se mantuvieron dentro de un rango entre 12 y 15 mm por segundo, pero con diferencias significativas ($p<0,0001$). Para los 3 tipos de carga los datos no tienen distribución normal. El test Kruskal-Wallis y el pos-hoc Dunn's, dieron diferencias significativas únicamente entre la carga natural y el cebo comercial ($K=10,88$, $p = 0,0043$, $n=300$).

En cuanto a la tasa de transporte, se observan diferencias significativas de las medias para los tres tipos de carga ($p<0,0001$) y valores para la carga natural de hasta una tercera parte de la tasa de transporte lograda con los cebos.

En la regresión lineal se observa una correlación significativamente positiva únicamente para el cebo experimental, con $n=100$ para cada tipo de carga (CN $b = 6,246$, $p=0,066$; CC $b=1,224$, $p=0,8$; CE $b=18,24$, $p=0,0003$).

A pesar de esto, no puede concluirse una relación entre las variables, debido a la dispersión de los datos y el bajo ajuste a la pendiente (CN $r^2 = 0,034$, CC $r^2 = 0,0007$, CE $r^2 = 0,132$) (Figura 3).

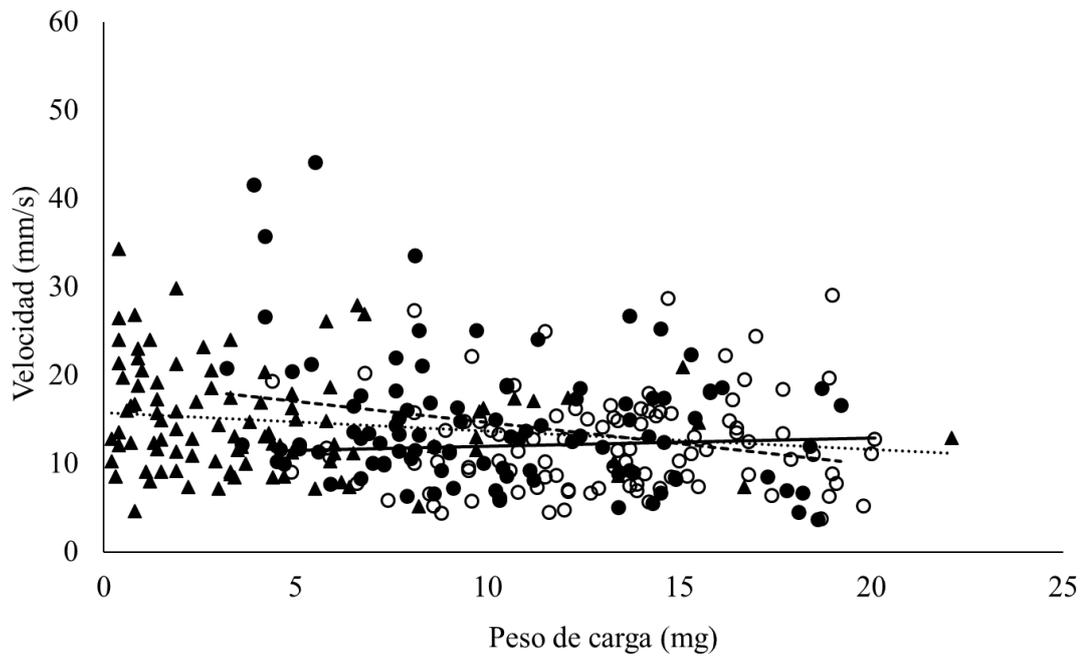


Figura 2. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal de la velocidad de la hormiga (mm/s) en función del peso de la carga (mg), $n=300$. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲---); cebo experimental (—●—); cebo comercial (—○—).

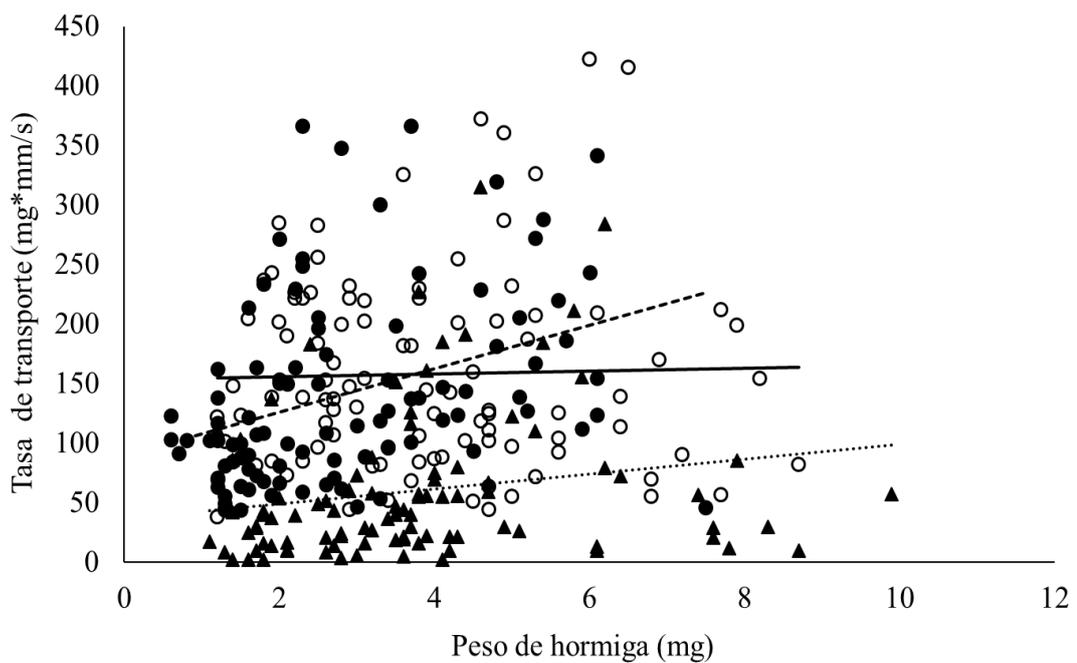


Figura 3. *Acromyrmex lundii*. Regresión lineal de la tasa de transporte ($\text{mg} \cdot \text{mm/s}$) en función del peso de la hormiga (mg), $n=300$. Comparación entre tres tipos de carga: carga natural (---▲---); cebo experimental (—●—); cebo comercial (—○—).

El test de Kruskal-Wallis y el pos-hoc Dunn's mostraron diferencias significativas entre las cargas naturales y los dos tipos de cebo ($K=99,6$, $p < 0,0001$, $n=300$), con tasas de transporte significativamente superiores para los cebos. Entre los dos tipos de cebo las diferencias fueron no significativas.

Se verificó que el cebo comercial es significativamente más pesado que las cargas naturales. Esto concuerda con lo planteado por varios autores (Forti et al., 2006, Fowler et al., 1986, Zanetti et al., 2003) que proponen que el peso del cebo, superior a las cargas naturales, representaría un problema para el transporte y podría ser uno de los motivos por los que el control sistemático no resulta eficiente a nivel de campo.

Los cebos comerciales resultaron ser tres veces más grandes que las cargas naturales que transportan las obreras de *A. lundii* evaluadas en este trabajo. La propuesta de evaluar un nuevo cebo experimental de menor peso que el cebo comercial para que se aproxime más a las cargas naturales no resultó en lo esperado. Si bien el peso fue menor que el del cebo comercial, sigue siendo significativamente más pesado que las cargas naturales.

A pesar de las diferencias entre los tres tipos de carga, no se pudo probar una relación lineal entre el peso de la carga y el peso (tamaño) de las hormigas. La suposición de la relación entre el peso de las cargas con el tamaño de las obreras (Weber, 1972) permitía inferir lo planteado anteriormente, que los cebos más pesados no serían adecuados para las obreras más pequeñas de *Acromyrmex*. De acuerdo a la forma de corte del tejido vegetal, principalmente para las cortadoras de hojas (Lopes, Camargo y Forti, 2003, Hölldobler y Wilson, 2011) se esperaba que existiera una relación entre la carga natural y el peso de la obrera que finalmente

no se logró concluir en base a los datos. Cabe destacar que muchos de los estudios que proponen una relación entre el tamaño de la obrera y el peso de la carga se basan en especies de *Atta* que presentan un mayor grado de polimorfismo que las especies de *Acromyrmex* (Burd, 2000, Hughes et al., 2003, Wetterer, 1999) y esto puede afectar la relación peso corporal-peso de la carga.

Las diferencias de peso entre los tipos de carga determinaron diferencias significativas en la velocidad de transporte entre la carga natural y el cebo comercial, pero de acuerdo a los datos no se pudo determinar un efecto negativo concluyente del peso de la carga en la velocidad. Por lo tanto, para este rango de pesos evaluados la velocidad no se vio afectada negativamente y esto concuerda con lo planteado por algunos autores, que hasta un determinado peso de carga la velocidad no disminuye significativamente (Rudolph y Loudon, 1986; Roces y Nuñez, 1993).

El que los pesos de los cebos fueran significativamente más altos que los pesos de las cargas naturales, sumado al bajo efecto de las cargas en la velocidad, determinaron que las tasas de transporte fueran significativamente más altas para los cebos que para las cargas naturales. Esto significa que con el cebo comercial la disminución de velocidad provocada por el peso se ve compensada por la cantidad de masa transportada.

Esto implica que la teoría de forrajeo óptimo no se cumple (Roces y Bollazzi, 2009; Burd, 2000), es decir, las cargas naturales que transportan las obreras no son las que maximizan la entrega de recursos al nido, sino que se trata de cargas sub-óptimas, ya que se probó que podrían llevar cargas mayores, maximizando la tasa de transporte y de entrega de material a la colonia. Para el cebo comercial, la posible disminución de velocidad se ve compensada por el peso de

la cargas, logrando una tasa de transporte significativamente más alta que para las cargas naturales.

Existen varios factores por los que las cargas naturales no son las que maximizan la tasa de entrega de material al nido, por ejemplo: la forma de corte, definido por el tamaño corporal (Hölldobler y Wilson, 2011); recursos cercanos al nido (Roces, 1990); material vegetal denso (Roces y Hölldobler, 1994; Rudolph y Loudon, 1986); necesidad de transmitir información (Roces y Bollazzi, 2009); restricción por la dinámica dentro del nido (partición de tareas) (Burd y Howard, 2005; Burd y Howard, 2008). Esto implica que los tamaños de las cargas naturales están basados en factores variables y definidos al momento del corte, pero esta variabilidad tiene como máximo el tamaño corporal para delimitar el tamaño de la carga, principalmente en las cortadoras de hojas.

Pero en el caso de que la etapa de corte no exista, sino que deban simplemente levantar la carga, como es el caso de los cebos, es posible que puedan transportar cargas mayores. Es decir, las obreras pueden transportar eficientemente cargas más pesadas de las que están aptas para cortar. Es así que, al contrario de lo que se consideraba al inicio de este trabajo, para determinar la eficacia de los cebos comerciales, no debe realizarse la comparación con las cargas naturales, ya que son cargas que están definidas por factores diferentes a la capacidad de transporte de las obreras y que no maximizan la tasa de entrega de material vegetal al nido. Debe analizarse por lo tanto, la capacidad de transporte de las obreras.

Para el control sistemático esto puede significar que no es necesario la utilización de un cebo de menor tamaño ya que el cebo comercial maximiza la tasa de transporte, que como consecuencia implicaría una mayor cantidad de ingrediente activo de insecticida que ingresa a la colonia por unidad de tiempo. En base a estas suposiciones, se plantea la posibilidad de que

un cebo de mayor tamaño que el cebo comercial pueda maximizar aún más la tasa de transporte. Esto puede ser un factor determinante en aumentar la eficacia del método de control sistemático, ya que sería posible que las obreras tengan que acarrear menor cantidad de cebos para llegar a la dosis necesaria para eliminar a toda la colonia.

Determinación del peso ideal para el cebo

Para la determinación del peso ideal de cebo se comparó la eficiencia del transporte del cebo comercial con la eficiencia de transporte de las cinco categorías de cebos artificiales (x2, x4, x6, x8, x10). Primeramente, se midió el tiempo que les llevó a las obreras recorrer los 30 cm sobre el puente con los diferentes pesos de cebo. Las medias de tiempo para el cebo comercial y las categorías x2 y x4 estuvieron en un rango entre 29 y 36 segundos. Para cargas de cebo superiores los promedios de tiempo se duplican. Asimismo, para las tres categorías de cebos más pesadas el desvío es mucho mayor que para las más livianas y esto puede deberse al tamaño de las obreras que transportan las cargas. Para las cargas de las categorías más livianas, las obreras transportan las cargas en un tiempo similar independientemente del tamaño de la hormiga. Cuando las cargas son más pesadas, las obreras de menor tamaño demoran más tiempo en transportar las cargas que las obreras más grandes. El análisis con el test Kruskal-Wallis y Dunn's mostraron tiempos de transporte significativamente superiores ($K=168$, $p<0,0001$) para las categorías x6, x8 y x10 en comparación con el cebo comercial. Pero para las categorías x2 y x4 las diferencias fueron no significativas con respecto al cebo comercial.

La velocidad de transporte para el cebo comercial y las categorías x2 y x4 se ubicaron en un rango entre 10 y 13 mm/s y para las categorías x6, x8 y x10 la velocidad disminuye a la mitad

(Figura 4). El test Kruskal-Wallis ($K= 167,9$, $p < 0,0001$) y el test Dunn's revelaron que la velocidad alcanzada por las obreras con los cebos de las categorías x6, x8 y x10 fue significativamente menor que la del cebo comercial. Por otra parte, con respecto a las categorías x2 y x4, las diferencias fueron no significativas.

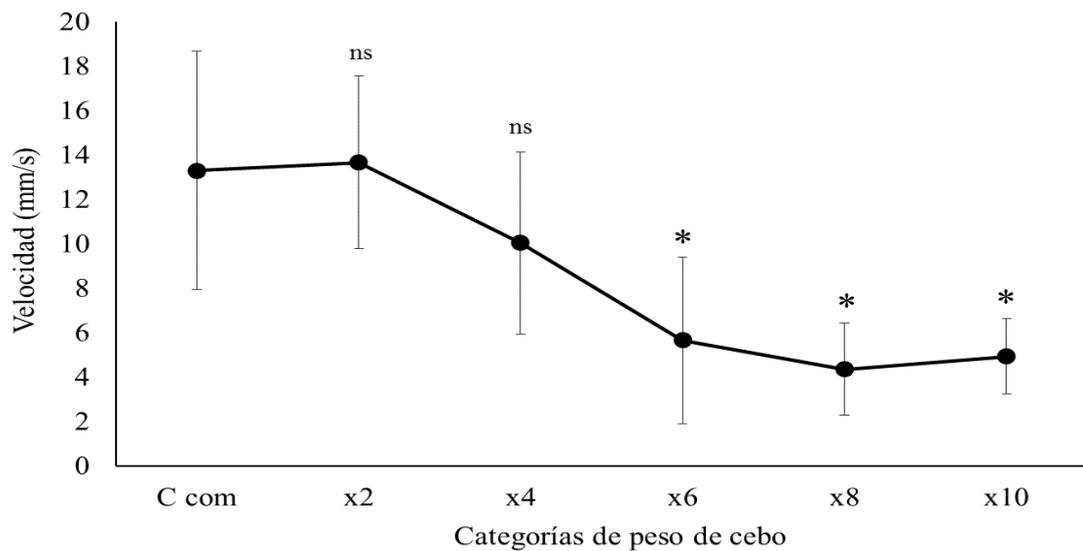


Figura 4. Velocidad de transporte (mm/s) en función de las categorías de peso de cebo. Puntos de valor promedio con desvío estándar. C com: cebo comercial. x2, x4, x6, x8, x10: categorías de peso de los cebos artificiales, representan cebos de dos veces, cuatro veces, seis veces, ocho veces y diez veces el peso del cebo comercial respectivamente. ns: representa diferencia no significativa con respecto al cebo comercial. *: representa diferencia significativa con respecto al cebo comercial

Por último, en base a los datos de velocidad y con el peso de los cebos se calculó la tasa de transporte para cada categoría (Figura 5). Todas las categorías de cebos artificiales (x2, x4, x6, x8, x10) mostraron tasas de transporte significativamente superiores a la del cebo comercial ($K= 95,57$, $p < 0,0001$), a diferencia de lo que sucedió con el tiempo y la velocidad. Esto se explica, porque el peso del cebo está incluido en el cálculo de la tasa de transporte.

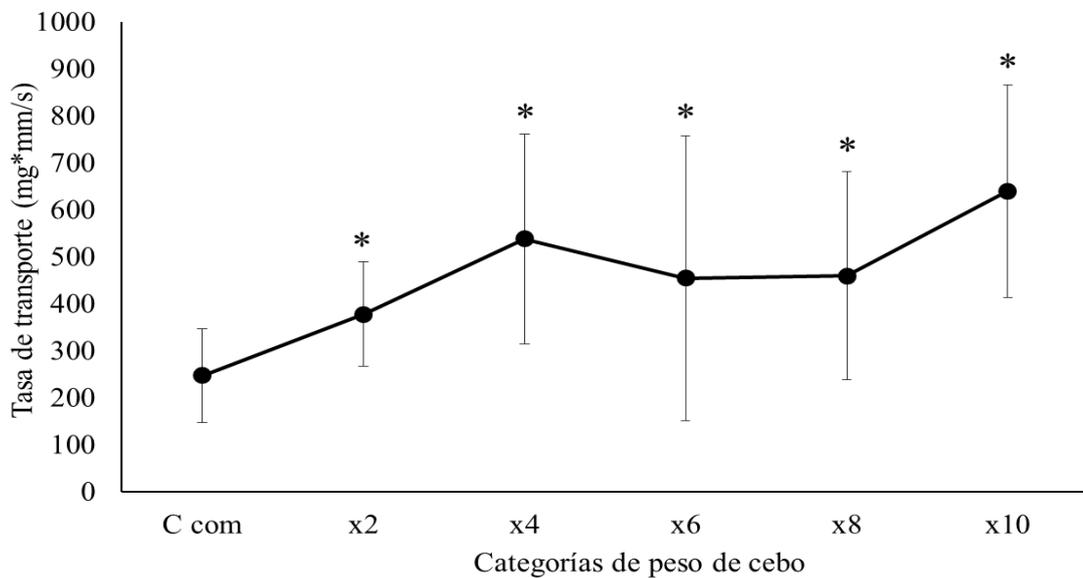


Figura 5. Tasa de transporte (mg*mm/s) en función de las categorías de peso de cebo. Puntos de valor promedio con desvío estándar. C com: cebo comercial. x2, x4, x6, x8, x10: categorías de peso de los cebos artificiales, representan cebos de dos veces, cuatro veces, seis veces, ocho veces y diez veces el peso del cebo comercial respectivamente. *: representa diferencia significativa con respecto al cebo comercial.

Para determinar cuál sería el peso de cebo el ideal para el control de hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*, se debe de tener en cuenta no solo la tasa de transporte sino el posible efecto que los dos componentes de ésta tendrán en todo el proceso de forrajeo. Como se mencionó en la parte anterior, existe un rango de pesos de carga que no provocan una variación significativa en la velocidad (Gomides et al., 1997, Moll, Federle y Roces, 2012, Roces y Núñez, 1993) y que por lo tanto un aumento en el peso no se traduce en la disminución de la velocidad de transporte. Mediante este ensayo se logró detectar el valor de carga a partir del cual se comienza a evidenciar una disminución significativa de la velocidad. Este valor resultó ser seis

veces el peso del cebo comercial utilizado actualmente. Incluso a pesar de las diferencias en la velocidad, todas las categorías de cebos artificiales probados mostraron un transporte más eficiente, con tasas significativamente superiores a la del cebo comercial, por lo que se compensa la disminución de la velocidad con el peso de las cargas. Para cargas del doble, e incluso cuatro veces el peso del cebo comercial, no se vería afectada significativamente la velocidad. Es decir, un aumento en el peso de la carga a estos valores no lleva a un decrecimiento proporcional en la velocidad. Estas dos categorías de peso (x2 y x4) mostraron tasas de transporte significativamente superiores a las del cebo comercial y a esto se le suma que las diferencias en el tiempo de transporte fueron no significativas. Esto implicaría que las obreras lleven el doble o el cuádruple de peso y que no se vea afectado significativamente el tiempo de transporte.

La relación del peso de la carga con la eficiencia de transporte también fue analizado en el trabajo de Rudolph y Loudon (1986), donde en base a experimentos de manipulación del peso de la carga, llegaron a la conclusión de que la masa de la hormiga y la masa de la carga explican la mitad de la varianza de la velocidad. Por lo tanto, un aumento de la carga podría aumentar la tasa bruta de transporte. También plantean que aunque se aumente el peso de la carga a un nivel que provoque una disminución significativa de la velocidad, la tasa de transporte puede mantenerse o incluso aumentar, hasta un determinado límite. De acuerdo a los datos de los pesos evaluados en este trabajo, se puede inferir que la categoría de peso x4 sería el punto de inflexión, ya que hasta ese incremento de peso la velocidad no se vería afectada negativamente por el aumento de la masa.

Si bien para todas las categorías de cebo artificial la tasa de transporte es significativamente superior a la del cebo comercial, a partir de la categoría x6 los tiempos de transporte también

aumentan significativamente, lo que se traduce en una reducción significativa de la velocidad. Esto podría implicar para las obreras un costo energético, es decir un aumento de la tasa metabólica que no compensa la alta entrega de material al nido (Moll, Federle y Roces, 2012, Rudolph y Loudon, 1986) o por ejemplo, implicaría aumentar el tiempo de exposición a depredadores o parasitoides (Feener y Moss, 1990). Pero lo más importante es que para cada obrera el número de viajes potenciales en el periodo diario de forrajeo se verían reducidos, llevando a un descenso en el número de cebos forrajeados en el día. Esto puede tener como consecuencia que las obreras decidan no llevar las cargas mayores a x4 o que las abandonen como sucede en algunos casos con las cargas naturales (Roces y Bollazzi, 2009).

Las cargas x2 y x4 parecen ser una opción a considerar como forma de optimizar los cebos utilizados para control de las hormigas cortadoras, ya que no se observó una variación significativa del tiempo de transporte y se estaría duplicando o cuadruplicando la masa transportada por obrera. El elaborar cebos más pesados puede ser ventajoso para el control sistemático, en el sentido de que para lograr que las obreras lleven los 10 gr necesarios para eliminar a toda la colonia se necesitaría un menor número de cebos. Asimismo, se ha probado que cuanto más lejos del nido, las obreras tienden a levantar cargas más pesadas (Roces, 1990), por lo que si la dosis de cebo quedara alejada del nido, esto no afectaría negativamente. Para poder aumentar el peso de los cebos comerciales (agregar más vehículo junto con el insecticida) sería necesario aumentar su tamaño. Los cebos comerciales son cilindros de 2 mm de diámetro y entre 3 a 5 mm de largo. El diámetro de los cebos comerciales es el adecuado para que las obreras puedan tomarlos con sus mandíbulas, ya que contemplan el largo de las mandíbulas y el máximo de apertura al que pueden llegar (Camargo et al., 2015, Silva et al., 2016). Esto implica que no es posible generar cebos de mayor diámetro. Los cebos artificiales

utilizados en este trabajo se elaboraron en base a cables, a los que se les quitó el interior de cobre, transformándose en cilindros huecos. Para todas las cargas se logró un largo de cebo similar o levemente mayor al de los cebos comerciales, pero con un diámetro mayor. Cuando las obreras levantaron estos cebos artificiales, colocaron una mandíbula en el exterior y la otra en el interior hueco del cebo. Los cebos comerciales son macizos y como se debe mantener fijo el diámetro deberían ser más largos para poder llegar al peso que se pretende. Estudios han probado que el tamaño de las cargas, independientemente del peso de las mismas, afecta la velocidad de desplazamiento, y por lo tanto la tasa de transporte. Al llevar cargas de mayor tamaño pueden existir problemas de maniobrabilidad, atascos por obstáculos del camino y además el centro de gravedad cambia y esto se debe compensar apoyando más patas a la vez, reduciendo la velocidad y aumentando el costo neto de transporte (Moll, Federle y Roces, 2012, Röschard y Roces, 2002, Röschard y Würzburg, 2002). Para poder aumentar el peso de los cebos comerciales la solución de hacerlos más largos no parece viable ya que deberían hacerse de un tamaño que no solo provocaría el efecto contrario al deseado, disminuyendo la eficiencia del transporte sino que debido a la composición de los mismos (pulpa de citrus deshidratada y prensada) podrían quebrarse al momento de manipularlos, reduciendo por lo tanto el aumento de peso buscado. Una solución a este problema puede ser cambiar la forma de los cebos, realizarlos en forma de disco o moneda. Donde las obreras tomarían el cebo por el ancho o la altura del disco. De esta forma puede generarse un aumento de peso sin que vaya acompañando de un aumento de tamaño que dificulte el transporte. Si bien se ha demostrado, que es posible que un cebo de mayor peso que el comercial maximice el transporte y por lo tanto la tasa de ingreso de material al nido, debido a la forma en que se elaboran los cebos comerciales, el elaborar cebos de mayor tamaño puede provocar el efecto

contrario al deseado. Por lo tanto la forma y tamaño que adopten los nuevos cebos es tan importante como el peso.

Se considera que el aumento del cebo debe ser de dos a cuatro veces el peso del cebo comercial actual, la elección del peso dependerá del tamaño al que se llegue. En cuanto a los cebos de pesos superiores, éstos no serían adecuados, ya que si bien logran tasas de transporte superiores al cebo comercial, el tiempo de transporte es significativamente superior. Esto representa un problema para el método de control ya que si bien se reduce el número de cebos a transportar para completar la dosis, se corre el riesgo de que no se logren llevar todos los cebos antes de que los mismos comiencen a degradarse en el campo y dejen de ser atractivos (Vilela, 1986, Zanetti et al., 2014).

Bibliografía

Bennet, W.H. (1958). The texas leaf cutting ants. Forest pest leaflet. Forest Service, USDA. Estados Unidos: Issue 23.

Bollazzi, M. (2013). Descripción y metodología de los transectos. Segunda parte: tamaño y número de transectos. Informe de consultoría particular, pp.9.

Burd, M. (2000). Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. Behavioral Ecology, 11(2), 125-131.

Burd, M. & Howard, J.J. (2005). Global optimization from suboptimal parts: foraging sensu lato by leaf-cutting ants. Behavioral Ecology and Sociobiology, 59, 234-242.

Burd, M. & Howard, J.J. (2008). Optimality in a partitioned task performed by social insects. Biology Letters, 4, 627–629.

- Camargo, R.S., Hastenreiter, I.N., Forti, L.C. & Lopes, J.F.S.** (2015). Relationship between mandible morphology and leaf preference in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 41(2), 241-244.
- Cherrett, J.M.** (1986). History of the leaf-cutting ant problem. En: Fire ants and leaf-cutting ants biology and management (10-17). Boulder, Westview Press: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds).
- Feener Jr, D.H. & Moss, K.A.G.** (1990). Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: A quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 17–29.
- Forti, L.C., Andrade, M.L., Andrade, A.P.P., Lopes, J.F.S. & Ramos, V.M.** (2006). Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. *Sociobiology*, 48(2), 1-18.
- Fowler, H.G., Forti, L.C., Pereira-da-Silva, V. & Saes, N.B.** (1986). Economics of grass-cutting ants. En Fire ants and leaf-cutting ants biology and management (18-35). Boulder, Westview Press: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds).
- Gomides, C.H.F, Della Lucia, T.M.C., Araújo, F.S. & Moreira, D.O.** (1997). Velocidad de forrajeo y área foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Biología Tropical*, 45(4), 1663-1667.
- Hernández, J.V. & Jaffe, K.** (1995). Dano economico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F.Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. e elementos para o manejo da praga. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 24(2), 287-298.
- Herrera, M. & Valenciaga, N.** (2011). Peculiarities of leaf-cutter ants (Attini: *Acromyrmex* y *Atta*) that make difficult their control. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 45(3), 217-225.

- Hölldobler, B. & Wilson, E.O.** (2011). The leafcutter ants. Civilization by instinct. New York, EEUU: WW Norton & Company, pp.160.
- Hughes, W.O.H., Sumner, S., Van Borm, S. & Boomsma, J.J.** (2003). Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100(16). 9394–9397.
- Jaffe, K.** (1986). Control of *Atta* and *Acromyrmex* in pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. En Fire ants and leaf-cutting ants biology and management (409-416). Boulder, Westview Press: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds).
- Lewis, O.T., Martin, M. & Czaczkes, T.J.** (2008). Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. Behavioral Ecology, 805-809.
- Lopes, J.F., Camargo R.S. & Forti, L.C.** (2003). Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 42 (3), 1-13.
- Moll, K., Federle, W. & Roces, F.** (2012). The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. The Journal of Experimental Biology 215, 161-168.
- Nickele, M.A., Reis Filho, W., de Oliveira, E.B., Iede, E.T., Caldato, N. & Strapasson, L.** (2012). Leaf-cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. Pesquisa Agropecuaria Brasileira, 47 (7), 892-899.
- Pérez, S.P., Corley, J.C. & Farji-Brener, A.** (2011). Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. Agriculture and Forest Entomology, 13, 191-196.
- Poderoso, J.C.M., Ribeiro, G.T., Barretto Gonçalves, G., Mendonça, P.D., Polanczyk, R.A., Zanetti R., Serrão, E. & Cola Zanuncio, J.** (2009). Nest and foraging characteristics of

Acromyrmex landolti balzani (Hymenoptera: Formicidae) in Northeast Brazil. *Sociobiology*, 54 (2), 361-371.

Roces, F. (1990). Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. *Animal Behaviour*, 40, 1181-1183.

Roces, F. & Bollazzi, M. (2009). Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. En *Food Exploitation by social insects. Ecological, behavioral and theoretical approaches* (261-275). CRC Press: Jarau S, Hrcir M (Eds).

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.

Roces, F. & Núñez, J. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behavior*, 45, 135-143.

Röschard, 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.

Röschard, J. & Würzburg, W.R. (2002). Cutter, carriers and bucket brigades. Foraging decisions in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. Universität Würzburg, Alemania: Tesis de Doctorado, pp.101.

Rudolph, S.G. & Loudon, C. (1986). Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology*, 11, 401-410.

Silva, L.C., Camargo, R.S., Lopes, J.F.S. & Forti, L.C. (2016). Mandibles of leaf-cutting ants: morphology related to food preference. *Sociobiology*, 63(3), 881-888.

Souza, A., Zanetti, R. & Calegario, N. (2011). Nível de dano econômico para formigas-cortadeiras em função do índice de produtividade florestal de eucaliptais em uma região de Mata Atlântica. *Neotropical Entomology*, 40(4), 483-488.

Vilela, E.F. (1986). Status of leaf-cutting ant control in forest plantations in Brasil. En Fire ants and leaf-cutting ants biology and management (399-408). Boulder, Westview Press: Lofgren CS, Vander Meer RK (Eds).

Weber, N.A. (1972). Gardening ants. The Attines. The American Philosophical Society, Philadelphia, pp.146.

Wetterer, J.K. (1999). The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 34(1), 119-144.

Zanetti, R., Zanuncio, J.C., Mayhé-Nunes, A., Barros Medeiros, A.G & Souza-Silva, A. (2003). Combate sistemático de formigas cortadeiras com iscas granuladas, em eucaliptais com cultivo mínimo. Sociedade de Investigações Florestais, 27 (3), 387-392.

Zanetti, R., Zanuncio, J.C., Santos, J.C., Paiva da Silva, W.L., Ribeiro, G.T. & Lemes, P.G. (2014). An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in brazilian forest plantations. Forests, 5, 439-454.

Zolessi, L.C. & González, L.A. (1978). Observaciones sobre el género *Acromyrmex* en el Uruguay, IV. A. (*Acromyrmex*) *lundii* (Guérin, 1838) (Hymenoptera: Formicidae). Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo 1(2),9-28.