
Patrones de actividad forrajera y tamaño de nido de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) en una zona urbana de San Luis, Argentina

JOFRÉ, Laura E. y Ana I. MEDINA

Área de Zoología, Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. Universidad Nacional de San Luis, Chacabuco 917, San Luis, Argentina;
e-mail: lauelijofre@gmail.com; aim@unsl.edu.ar

Foraging activity patterns and nest size of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) in an urban zone of San Luis, Argentina

■ **ABSTRACT.** Many factors can affect the foraging activity of leaf-cutting ants. However, climatic factors, especially temperature, could be considered the most important in temperate regions. In this work, we measured foraging activity and nest size in four colonies of *Acromyrmex lobicornis* Emery located in Juana Koslay, San Luis. Foraging activity was determined by the number of ants carrying plant fragments that entered the nest per unit time during a year. In each opportunity air and soil temperature were measured. To estimate nest size we used foraging area, mound diameter and number of workers in each colony. Foraging activity and air and soil temperature correlated in every month of the year except February, July and December. However, the correlation was positive during October, May, June, August and September, and negative in November, January, March and April. The nests showed activity all the year, but diurnal in winter and nocturnal in summer. The temperature and the nest size are factors that influence the foraging activity of *A. lobicornis*.

KEY WORDS. Leaf-cutting ants. Attini. *Acromyrmex*. Foraging patterns. Nest size.

■ **RESUMEN.** Diversos factores pueden influir sobre la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Sin embargo, los factores climáticos, especialmente la temperatura, pueden ser considerados los más importantes en las regiones templadas. Se midió la actividad de forrajeo y el tamaño del nido en cuatro colonias de *Acromyrmex lobicornis* Emery en la localidad de Juana Koslay, San Luis. La actividad forrajera se determinó a partir del número de hormigas que ingresan al nido cargadas con fragmentos vegetales por unidad de tiempo, a lo largo de un año. Se midió la temperatura del aire y el suelo en cada oportunidad. Para estimar el tamaño del nido, se midió el área de forrajeo, el diámetro del túmulo y el número de obreras en cada colonia. Se encontraron asociaciones entre la actividad de forrajeo y las temperaturas del aire y del suelo en todos los meses del año, a excepción de febrero, julio y diciembre. Esta asociación fue positiva en los meses de octubre, mayo, junio, agosto y setiembre; pero negativa en los meses de noviembre, enero, marzo y abril. Las colonias mostraron actividad diurna en invierno y nocturna en verano. La temperatura y el tamaño del nido son

factores que influyen sobre la actividad de forrajeo de *A. lobicornis*.

PALABRAS CLAVE. Hormigas cortadoras de hojas. Attini. *Acromyrmex*. Actividad de forrajeo. Tamaño de nido.

INTRODUCCIÓN

Los géneros *Atta* Fabricius y *Acromyrmex* Mayr (Formicidae: Attini) son considerados como uno de los herbívoros más importantes de América, debido a la gran diversidad de plantas que atacan (Rico-Gray & Oliveira, 2007). El efecto de estas hormigas sobre la vegetación depende, entre otros factores, de los niveles de actividad y de la estrategia de forrajeo de la colonia (Roces y Hölldobler, 1994). Los niveles de actividad de forrajeo están relacionados con diversos factores, tanto bióticos como abióticos. Entre ellos, se encuentran la abundancia de las obreras, el tamaño de la colonia (Hölldobler & Wilson, 1990), el estado reproductivo, los requerimientos nutricionales (Lewis *et al.*, 1974a), la presencia de insectos parasitoides (Wetterer, 1995), la temperatura del aire y del suelo (Pilati & Quirán, 1996; Claver, 2000), la humedad relativa del ambiente, la intensidad de la luz y la presión atmosférica (Lewis *et al.*, 1974b). Sin embargo, las especies que habitan regiones templadas deberían verse afectadas en mayor medida por la estacionalidad, debido a las grandes variaciones térmicas de estas regiones (Farji-Brener, 2000). Así, la actividad forrajera puede ser diurna o nocturna y continua o discontinua según se tenga en cuenta la variación diaria o estacional de la temperatura (Pilati *et al.*, 1997; Araujo *et al.*, 2002). Por ejemplo, en latitudes templadas con marcada estacionalidad, el patrón de forrajeo es nocturno en verano y diurno en invierno, como encontró Gamboa (1975) para *Acromyrmex versicolor* Pergande, y Mintzer (1979) para *Atta mexicana* Smith.

El género *Acromyrmex* se extiende desde el norte del país hasta el paralelo 44° sur, en Chubut; este género marca los límites de distribución latitudinal y altitudinal de la tribu *Attini* en la Argentina. En el extremo sur de esta distribución, la única especie de hormiga cortadora que existe es

Acromyrmex lobicornis Emery (Farji-Brener & Ruggiero, 1994). Esta especie es ideal para estudiar los efectos de la temperatura sobre los patrones de forrajeo, porque su hábitat incluye ambientes con grandes variaciones térmicas como montes, desiertos y estepas (Farji-Brener & Ruggiero, 1994). De hecho, existen algunos trabajos que describen su dieta y comportamiento forrajero en distintos sectores de la Provincia Fitogeográfica de Monte (Pilati & Quirán, 1996; Claver, 2000) y en estepas patagónicas (Franzel & Farji-Brener 2000). Sin embargo, en estos trabajos no se consideró el tamaño del nido como un factor que también pudiera afectar los patrones de forrajeo.

Las hormigas cortadoras de hojas son propias de ambientes naturales y rurales, pero han expandido su colonización a las ciudades, lo que genera una fuerte presión de defoliación sobre la vegetación natural y cultivada, e incluso ocasiona daños estructurales cuando sus nidos subterráneos se ubican cerca de edificaciones (Chacón de Ulloa, 2003). Los estudios de forrajeo sobre *A. lobicornis* se han realizado en áreas protegidas o rurales en distintas regiones del país. Sin embargo, no hay registros publicados sobre patrones de forrajeo en ninguno de los ambientes mencionados para la provincia de San Luis.

El objetivo de este trabajo fue documentar el patrón de cosecha de la hormiga cortadora de hojas, *A. lobicornis*, en una zona urbana de la provincia de San Luis, y establecer la relación que existe entre la actividad, la temperatura, y el tamaño de la colonia.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se estudiaron cuatro nidos de la localidad de Juana Koslay (33° 16' 20" S y 66° 16' O), perteneciente al departamento Capital de la provincia de San Luis. El área de estudio

corresponde a la Provincia Biogeográfica del Chaco, Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera & Willink, 1980). El clima es continental, caracterizado como templado seco de sierras y bolsones. La precipitación media anual es de 500-600 mm. La temperatura media anual de enero es de 24-26°C y en julio de 8-9°C aproximadamente (Peña-Zubiate *et al.*, 1998).

Actividad forrajera

Para obtener un registro del patrón de cosecha de *A. lobicornis*, se utilizó como indicador el número de hormigas que ingresan al nido cargadas con fragmentos vegetales, en una unidad de tiempo preestablecida (Farji-Brener, 1993). En esta oportunidad, la unidad de tiempo establecida fue de cinco minutos, registrados cada 2 horas, durante 24 horas consecutivas (Claver, 2000). Los muestreos se realizaron mensualmente para cada colonia durante un año, desde octubre del 2008 hasta setiembre del 2009. Para cada muestreo se midió, además de la actividad forrajera, la temperatura del aire y del suelo, y se registraron los rangos de temperaturas óptimas, correspondientes a los intervalos de temperatura en que las obreras realizaban la máxima actividad de forrajeo. La matriz de los datos de la actividad forrajera se construyó con las medias del número de hormigas y las medias de las temperaturas para cada horario muestreado y por cada mes del año. Estos datos se analizaron con una correlación de Spearman.

Para comparar la actividad forrajera entre los nidos, se realizó un ANOVA en bloque de una vía no paramétrico, donde el bloque son los nidos y los meses de muestreo los tratamientos. A posteriori, se utilizó la prueba de Dunn para determinar las diferencias entre la actividad forrajera de cada nido. Se utilizó el programa Statistica 6.0 para los análisis estadísticos.

Tamaño de nido

El muestreo se efectuó en marzo del 2010, sobre los mismos nidos activos donde se midieron los patrones de forrajeo durante el periodo 2009-2010. De los cuatro nidos usados anteriormente, solo fue posible

realizar las mediciones en tres de ellos, ya que uno de los nidos estaba inactivo y mostraba evidencias de un gran deterioro. Para evaluar el tamaño de los nidos se determinó el área de forrajeo, el diámetro del túmulo y la cantidad de obreras de la siguiente manera:

- (1) Área de forrajeo. Se midió el área de forrajeo de cada hormiguero como un área circular centrada en el nido, de radio igual a la longitud de su camino de forrajeo más largo durante el mes de marzo. Así, el área de acción de los nidos incluye la superficie máxima en donde potencialmente las obreras pueden explorar y extraer su alimento (Hölldobler & Wilson, 1990).
- (2) Diámetro de túmulo. Se midió el diámetro de túmulo de cada hormiguero ya que este es un buen estimador tanto del tamaño de la colonia como de la producción de individuos reproductivos (Farji-Brener *et al.*, 2003). Estos autores separaron los nidos en tres categorías, utilizando como criterio de categorización el diámetro (ϕ) de sus túmulos. Nidos chicos con $\phi \leq 70$ cm; nidos medianos con $\phi > 70$ cm y $\phi < 100$ cm y nidos grandes con $\phi \geq 100$ cm.
- (3) Estimación del número de obreras. El número de obreras se determinó mediante la técnica de captura-recaptura sobre tres nidos activos. Esta técnica requiere de un evento de captura y marcaje y una posterior recaptura (Pollock *et al.*, 1990). Para ello, se contabilizaron las obreras que salen al exterior del nido, tanto en los caminos activos de forrajeo como las obreras encargadas de eliminar los residuos fuera del nido. Cabe destacar que las obreras encargadas de manipular los residuos no realizan otras funciones fuera del hormiguero, es decir, no interactúan con las forrajeras (Ballari *et al.*, 2007). En cada oportunidad, dos personas, en forma simultánea, registraron durante 5 minutos las obreras que circulaban cargadas en los caminos activos de forrajeo y en el basurero. En la primera captura, las hormigas se pintaron cuidadosamente sobre el abdomen o el

tórax con un marcador de pintura al óleo Uni Paint (Mitsubishi Pencil Co.). Este procedimiento no afecta directamente el comportamiento de las hormigas en actividad (Gordon *et al.*, 2005). A continuación, las hormigas pintadas fueron liberadas cerca del nido para facilitar su retorno al mismo. Luego de 2 horas, se llevó a cabo la recaptura visual de la siguiente manera: mientras un observador contaba las hormigas pintadas, el otro contaba las no marcadas. Esto se hacía continuamente sobre un punto fijo sobre las columnas y sobre el basurero según correspondiera. El número de obreras totales se estimó como la suma de ambos tipo de datos. El análisis se realizó mediante el método de Petersen, que implica un único evento de marcaje y una sola recaptura. El procedimiento básico es capturar una muestra aleatoria

de individuos que son marcados (n_1) y devueltos a la población original. Estos individuos, al cabo de cierto tiempo, se mezclan con los individuos no marcados. Posteriormente se captura otra muestra aleatoria de tamaño n_2 que contiene m_2 individuos marcados. Con estos datos, se puede estimar el tamaño de la población (N) teniendo en cuenta la siguiente relación (Pollock *et al.*, 1990):

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N} \quad N = \frac{n_1 \times n_2}{m_2}$$

RESULTADOS

Actividad de forrajeo

Se observaron variaciones estacionales marcadas en la actividad forrajera de *A.*

Tabla I. Actividad forrajera (n° de hormigas) de *Acromyrmex lobicornis* e intervalos de temperatura del aire y del suelo mensuales durante el periodo 2008-2009.

Meses	Número de hormigas						Intervalos de temperatura del aire (°C)		Intervalos de temperatura del suelo (°C)	
	N1	N2	N3	N4	Media	DE	Observado	Óptimo	Observado	Óptimo
Octubre*	2248	1917	1462	1874	1875	2553	10-23	18-20	10-32	21-27
Noviembre*	1649	2009	1317	995	1493	1378	17-32	17-26	19-43	19-27
Diciembre**	325	1504	2223	1829	1470	974	16-30	18-29	19-34	19-28
Enero*	1400	1263	1451	670	1196	1396	21-34	21-27	21-49	21-24
Febrero*	269	927	1886	1408	1122	1463	12-36	14-26	16-39	16-26
Marzo*	1399	866	2883	362	1378	1528	16-31	16-21	16-39	17-22
Abril**	950	655	2822	1306	1433	1446	14-30	16-20	13-38	15-19
Mayo*	45	179	780	1890	724	1130	6-21	18-21	7-25	18-25
Junio*	27	35	155	115	83	143	5-21	19-21	5-21	17-21
Julio*	0	0	8	0	2	7	-5-12	11	-6-13	13
Agosto*	7	4	64	14	22	41	2-16	14-15	2-20	18-19
Setiembre*	168	244	1191	540	536	797	3-27	13-25	4-32	19-29

Temperatura observada: Intervalos de temperatura registradas a lo largo del día de muestreo. Temperaturas óptimas: Intervalo de temperaturas registradas en los cuatro nidos cuando el forrajeo es máximo. En los meses (*) actividad diurna, (•) actividad nocturna y (***) actividad continua.

Tabla II. Índices de correlación de Spearman entre las actividades de forrajeo versus las temperaturas del aire y del suelo.

Índice de correlación de Spearman		
Meses	Forrajeo/T°aire	Forrajeo/T°suelo
Octubre	0,77**	0,81**
Noviembre	-0,83***	-0,86***
Diciembre	0,04	-0,10
Enero	-0,85***	-0,94***
Febrero	-0,32	-0,37
Marzo	-0,77**	-0,71**
Abril	-0,80**	-0,77**
Mayo	0,91***	0,89***
Junio	0,80**	0,77**
Julio	0,39	0,48
Agosto	0,68*	0,65*
Setiembre	0,89***	0,91***

lobicornis. En los meses de noviembre, enero, febrero y marzo la actividad de forrajeo de esta especie fue prevalentemente nocturna; en cambio durante los meses de mayo, junio, julio, agosto, setiembre y octubre el patrón de forrajeo fue diurno. Mientras que en los meses de diciembre y abril se registró actividad de forrajeo durante toda la jornada de muestreo (Tabla I).

La actividad forrajera máxima se registró en el mes de marzo con 2.883 hormigas/hora/sendero (nido 3), con un rango de temperatura del aire de 16 a 21°C. No encontramos actividad durante el mes de julio para 3 de los 4 nidos (1, 2 y 4); el único que registró actividad fue el nido 3 a 11°C de temperatura del aire y a 13°C de temperatura del suelo (Tabla I).

Encontramos asociaciones significativas entre la actividad de forrajeo y las temperaturas del aire y del suelo en casi todos los meses, a excepción de febrero, julio y diciembre. Esta asociación fue positiva en los meses de octubre, mayo, junio, agosto

y setiembre, pero negativa en los meses de noviembre, enero, marzo y abril (Tabla II).

Los nidos difirieron en su actividad forrajera (Friedman $p=0,029$), en particular, entre los nidos 1 y 3 (Dunn $p<0,05$).

Tamaño de nido

El área de forrajeo de mayor tamaño fue de 10.568,3 m² (nido 3), le siguió el nido 1 con 6.082,1 m² y, finalmente, el nido 4 con 3.510,9 m². El tamaño de túmulo de los tres nidos mostró diámetros (ϕ) mayores a un metro: de 120 cm de ϕ en el nido 1, mientras que en los nidos 3 y 4 fue de 140 cm; por lo tanto, se encuentran dentro de la misma categoría de nido adulto (Farji-Brener *et al.*, 2003). Este parámetro no indicó diferencia de tamaño entre los mismos, o bien no está relacionado con el número de hormigas de la colonia, ya que mediante el método de Petersen, se encontró que el número de obreras varió ampliamente entre los nidos. Mientras el nido 3 tuvo 12.412 obreras, en el nido 4 fue de 11.040 y en el nido 1 solo

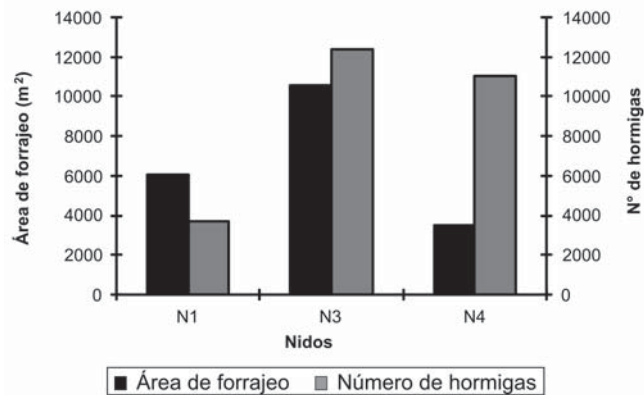


Fig. 1. Área de forrajeo y número de hormigas en los nidos N1, N3 y N4 para *Acromyrmex lobicornis* de Juana Koslay, San Luis. Nivel de significación: (*) $p < 0,05$; (**) $p < 0,01$; (***) $p < 0,001$.

3.706 individuos (Fig. 1).

DISCUSIÓN

Todas las colonias estudiadas de *A. lobicornis* presentaron actividad de forrajeo durante las cuatro estaciones del año. Sin embargo, estos patrones mostraron variaciones estacionales relacionadas con la temperatura. La actividad forrajera fue nocturna en verano y diurna en invierno, al igual que lo encontrado por Claver (2000) para la misma especie en la región de Monte. Además, esto coincide con lo hallado para otras especies pertenecientes a la tribu *Attini* de zonas templadas (Gamboa, 1975; Mintzer, 1979). Aunque algunas especies de *Acromyrmex* no presentan actividad en invierno, como por ejemplo *A. striatus* Roger, *A. hispidus* Santschi (Farji Brener & Protomastro, 1992) y *A. lobicornis* en regiones más australes (Pilati & Quirán 1996, Pilati *et al.* 1997, Tadey & Farji-Brener, 2007), en esta oportunidad, *A. lobicornis* mostró actividad durante todo el año. Probablemente, esto se deba a que en este estudio se tomaron registros en forma mensual y durante todo el año, mientras que Pilati & Quirán (1996) y Pilati *et al.* (1997) realizaron muestreos durante un solo mes en representación de cada estación del año. También, puede inferirse que la actividad de esta especie se reduce en invierno solo

en regiones más australes que la provincia de San Luis, como sucede en el sur de La Pampa, Neuquén, Río Negro y Chubut.

Durante el período estudiado, se observó una tendencia a la disminución de la actividad de forrajeo a medida que comienza a decrecer la temperatura en los meses de mayo, junio y agosto; lo que muestra una correlación positiva y significativa entre estas variables. En los meses siguientes, setiembre y octubre, aumentó la actividad de forrajeo y la temperatura, dando como resultado correlaciones positivas y significativas. En contraste, durante los meses de noviembre, enero, marzo y abril, el cambio de patrón de forrajeo de diurno a nocturno o continuo, se corresponde con la correlación negativa entre la actividad forrajera y la temperatura. Estas variaciones sugieren una relación entre la temperatura y la actividad de forrajeo, que sigue una distribución normal, observándose un máximo de actividad a temperaturas medias y un mínimo de actividad en muy bajas y muy altas temperaturas. Los meses donde no se encontró correlación significativa entre la actividad y la temperatura corresponden generalmente a los períodos de interrupción de la actividad, sea por factores climáticos (temperatura y precipitación) o presiones de parasitoidismo (i.e., Phoridae) (Jofré, obs. pers.). Si bien la temperatura es una variable que explicaría los cambios en los patrones de forrajeo, también existen otros factores importantes, como el estado reproductivo

de la colonia, la defensa ante la presencia de insectos parasitoides y las condiciones ambientales como las lluvias, entre otros (Hölldobler & Wilson, 1990; Farji-Brener, 1993; Bragança, 1998; Quirán & Corró Molas, 1998).

El intervalo de temperatura del aire en el que se observaron los valores máximos de forrajeo anuales fue de 11 a 29°C y similar al intervalo de temperatura encontrado para el suelo (13-29°C, ver Tabla I). En la reserva de Ñacuñan, Claver (2000) registró rangos de temperaturas óptimas entre 12-19°C para el aire y de 18-35°C para el suelo, esto indica que la temperatura del suelo es el factor limitante para la actividad de forrajeo. Esta variabilidad encontrada para una misma especie que habita zonas geográficas diferentes indica que *A. lobicornis* posee una gran plasticidad, que le permite adaptarse al clima desértico (Kusnezov, 1963; Farji Brener & Ruggiero, 1994). Además, esta diferencia de comportamiento respecto de las temperaturas podría deberse a que se comparan dos ambientes distintos; uno urbano y otro natural. En un ambiente urbano, las construcciones generan un aumento de calor y una reducción de la amplitud térmica, que parecería favorecer la actividad de forrajeo de esta especie. A su vez, si consideramos que todas las especies de *Acromyrmex* son capaces de explotar la mayoría de las plantas cultivadas, nidificar en zonas urbanas les permitiría alcanzar fácilmente el nivel de plaga (Della Lucia, 2003).

Las variaciones de la actividad de forrajeo no solamente estuvieron relacionadas con la temperatura, sino con las características propias de cada colonia. Estas diferencias pueden ser explicadas por el tamaño de sus nidos. Por ejemplo, el nido 3 posee una mayor área, un mayor número de obreras y posee una gran actividad forrajera. Los nidos de mayor tamaño remueven cantidades mayores de tierra, aumentan la porosidad de los perfiles, disminuyen la densidad del suelo y permiten la mayor infiltración de agua; características que contribuyen a conservar una temperatura y humedad estable dentro del nido (Quirán & Pilati, 1998). Como

consecuencia de este mecanismo de retro alimentación positiva, un mayor tamaño y una mayor estabilidad de las condiciones internas puede favorecer una mayor actividad de forrajeo y la permanencia, sin interrupción, de esa actividad durante todo el año.

El tamaño del túmulo medido en las tres colonias no se relacionó con la variación del número de obreras forrajeras, probablemente porque la construcción de domos está asociada a los efectos de termorregulación en los hormigueros. Los túmulos amortiguan los efectos de la temperatura externa y mantienen una temperatura interna estable para el funcionamiento de la colonia a lo largo del año, esto genera un microclima óptimo para el cultivo del hongo de la que esta especie se alimenta (Farji-Brener, 2000). Adicionalmente, el tamaño del túmulo quizás no sea un buen indicador del tamaño de la colonia, o el método utilizado para estimar el número de hormigas por colonia no sea el adecuado para este tipo de organismos.

En el caso del nido 1, se observó que, pese a poseer un menor número de obreras, explotaba casi el doble de superficie de forrajeo que el nido 4 (Fig. 1), sin encontrarse diferencias significativas entre las actividades de forrajeo de los mismos. Esto escapa a la tendencia encontrada para los demás nidos, posiblemente porque estaba ubicado en un bulevar entre dos calles asfaltadas y con poca vegetación alrededor. Asimismo, tenía dos caminos de forrajeo situados en la misma dirección, pero dirigidos en sentido opuesto que atravesaban las calles para llegar hasta los lugares de forrajeo (Jofré, obs. pers.). Por esta razón, el área de forrajeo era mayor para poder satisfacer las necesidades nutricionales de la colonia, aunque presentó un número menor de obreras que el resto de los nidos estudiados. Evidentemente, el contexto urbano de los nidos muestreados hace que la longitud de sus senderos no sea el mejor parámetro para estimar el área de forrajeo.

Este trabajo revela que tanto la temperatura como el tamaño de la colonia pueden influir sobre los patrones de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. A su

vez, las colonias de hormigas cortadoras, en ambientes urbanos, se ven favorecidas debido a que las variaciones térmicas son menores que en ambientes naturales y esto se refleja directamente porque la actividad forrajera se mantiene durante todo el año. Tanto por su plasticidad como por su adaptabilidad a los ambientes perturbados, y por su preferencia por plantas exóticas, esta especie podría convertirse en una plaga de importancia económica en los ambientes urbanos que colonice.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARAÚJO, M. S., T. M. C. DELLA LUCIA, C. A. LIMA, D. J. DE SOUZA & E. F. PETTERNELLI. 2002. Foraging activity of *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera, Formicidae) in *Eucalyptus* stands. *Maringá* 24 (5): 1321-1325.
- BALLARI, S., A. G. FARJI-BRENER & M. TADEY. 2007. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: division of labour, aggressive behaviour, and location of external refuse dumps. *J. Ins. Behav.* 20: 87-98.
- BECKERS, R., S. GOSS, J. L. DENEUBOURG & J. M. PASTEELS. 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche* 96: 239-256.
- BRAGANÇA, M. A. L., A. TONHASCA JR. & T. M. C. DELLA LUCIA. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomol. Exp. Appl.* 89: 305-311.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2^o ed. O.E.A., Washington D. C.
- CHACÓN DE ULLOA, P. 2003. Hormigas urbanas. En: Fernández, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, pp. 351-359.
- CLAVER, S. Inéd. *Ecología de Acromyrmex lobicornis* (E.) (Hymenoptera: Formicidae) en la Reserva de Biosfera Nacuñán, provincia Biogeográfica del Monte. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 2000, 160 pp.
- DELLA LUCIA, T. M. C. 2003. Hormigas de importancia económica de la región Neotropical. En: Fernández, F. (eds), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, pp 337-350.
- FARJI-BRENER, A. G. 1993. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. *Rev. Biol. Tropical* 41 (3): 897-899.
- FARJI-BRENER, A. G. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecol. Austral* 6: 144-150
- FARJI-BRENER, A. G. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and mortality rates in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotrop. Faun. & Environm* 35: 131-138.
- FARJI-BRENER, G. & J. PROTOMASTRO. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, *Acromyrmex*) en un bosque subtropical seco. *Ecotropicos* 5 (1): 32-43.
- FARJI-BRENER, A. G. & A. RUGGIERO. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: Patterns in species richness and geographical range sizes. *J. Biogeogr.* 21: 391-399.
- FARJI-BRENER, A., M. I. TORRES CURTH, V.P. CASANOVAS & N. P. NAIM. 2003. Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales. *Ecol. Austral* 13: 183-194.
- FRANZEL, C. & FARJI-BRENER A. G. 2000. ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hoja *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. *Ecol. Austral* 10: 159-168.
- GAMBOA, G. J. 1975. Foraging and leaf-cutting of the desert gardening ant *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* (Berl.) 20 (1): 103-110.
- GORDON, D. M., J. CHU, A. LILLIE, M. TISSOT & N. PINTER. 2005. Variation in the transition from inside to outside work in the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Insect. Soc.* 52:212-217.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O WILSON. 1990. *The ants*. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- KUSNEZOV, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zool. Lilloana* 19: 25-186.
- LEWIS, T., G. V. POLLARD & G. C. DIBLEY. 1974a. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. Anim. Ecol.* 43: 143-145.
- LEWIS, T., G. V. POLLARD & G. C. DIBLEY. 1974b. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. Anim. Ecol.* 43: 129-141.
- MINTZER, A. 1979. Foraging activity of Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a Sonora Desert habitat (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Soc.* 26: 364-372.
- PEÑA ZUBIATE, C. A.; D. L. ANDERSON, M. A. DEMMI, J. L. SAENZ & A. D'HIRIART. 1998. *Carta de suelos y vegetación de la provincia de San Luis*. Payne Publishing, San Luis, Argentina.
- PILATI, A. & E. QUIRÁN. 1996. Patrones de cosecha de *Acromyrmex lobicornis* (Formicidae: Attini) en un pastizal del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Ecol. Austral* 6: 123-126.
- PILATI, A., E. M. QUIRÁN & H. D. ESTELRICH. 1997. Actividad forrajera de *Acromyrmex lobicornis* Emery (Hymenoptera: Formicidae) en un pastizal natural semiárido de la provincia de La Pampa (Argentina). *Ecol. Austral* 7: 49-56.
- POLLOCK, K. H., J. D. NICHOLS, J. E. HINES, A & C. BROWNIE. 1990. *Statistical inference for capture-recapture experiments*. Wildlife Monographs 107.
- QUIRÁN, E. & A. PILATTI 1998. Estructura de los hormigueros de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) en un sitio natural semiárido de La Pampa, Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 57(1-4): 45-48.
- QUIRÁN, E. M. & B. M. CORRÓ MOLAS. 1998. Vuelo nupcial y fundación de colonias de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae) en el laboratorio, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 57(1-4): 67-70.
- RICO-GRAY, V. & P.S. OLIVEIRA. 2007. *The Ecology an Evolution Ant-Plant Interactions*. The University of Chicago Press.
- ROCES, F. & B. HÖLLDOBLER. 1994. Leaf density and a trade-off between load size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 97: 1-8.
- TADEY, M. & FARJI-BRENER A. G. 2007. Indirect effects of exotic grazers: livestock decreases the nutrient content of refuse dumps of leaf-cutting ants through vegetation impoverishment. *J. Appl. Ecol.*: 44: 1209-1218.
- WETTERER, J. K. 1995. Forager size and ecology of *Acromyrmex coronatus* and other leaf-cutting ants in Costa Rica. *Oecologia* 104: 409-415.