

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

ESPECIALIZACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS FORESTALES

Facultad de Ciencias Agrarias

TRABAJO FINAL INTEGRADOR

**IMPACTO DE HORMIGAS CORTADORAS DE
HOJAS EN ECOSISTEMAS IMPLANTADOS DE
SUDAMÉRICA.**

Alumno

Ing. Agr. Julián A. Sabattini

Cátedra Ecología de los Sistemas Agropecuarios
Facultad de Cs. Agropecuarias - UNER

Tutor

Profesor Dr. Flavio Roces

Department of Behavioral Physiology and Sociobiology (Zoology II)
Biocenter - University of Würzburg (Würzburg, Germany)

Corrientes (Argentina), Noviembre 2017



RESUMEN

Las hormigas cortadoras de hojas (HCH) son conocidas por su actividad de cortar diversos fragmentos vegetales y capacidad de cultivar hongos, siendo consideradas "ingenieras de los ecosistemas" dado que modifican la estructura y función de los ecosistemas en que se hacen presente. Hormigas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* provocan daños irreversibles sobre los árboles en plantaciones forestales. Dada la importancia de estos insectos en el sector forestal, el objetivo del trabajo consistió en realizar una revisión bibliográfica sobre los aspectos taxonómicos, biogeográficos, biológicos, comportamentales y fundamentalmente sobre el impacto que tienen las HCH en ecosistemas forestales implantados de Sudamerica. Desde el punto de vista metodológico, el trabajo se sustenta en una detallada búsqueda de información en libros, trabajos de investigación y contactos con especialistas del tema. Estos insectos impactan significativamente en diferentes estadios de las forestaciones, fundamentalmente en *Pinus* spp y *Eucalyptus* spp, ocasionando pérdidas económicas de gran magnitud cuando se realiza un manejo incorrecto a causa de un plan de monitoreo equivocado. Es por ello que se presenta un esquema metodológico teórico que consta de siete etapas para monitorear y controlar las HCH en plantaciones que debe ser ajustado según requerimientos de cada empresa forestal.

ABSTRACT

Leaf cutting ants (LCA) are known for their activity of cutting fragments of a number of plant species and for their ability to grow fungi, being considered "ecosystem engineers" since they modify the structure and function of the ecosystems in which they are present. Ants of the genera *Atta* and *Acromyrmex* cause irreversible damages to the trees in forest plantations. Given the importance of these insects in the forest sector, the objective of the work was to carry out a bibliographic review on the taxonomic, biogeographical, biological, behavioral aspects and fundamentally on the impact of LCA in forest ecosystems implanted in South America. From the methodological point of view, the work is based on a detailed search of information in books, scientific publications and contacts with specialists of the subject. These insects have a significant impact on different stages of a forestation, mainly on *Pinus* spp and *Eucalyptus* spp, causing large economic losses when incorrect management is carried out due to a wrong monitoring plan. That is why a theoretical methodological scheme is presented, which consists of seven stages to monitor and control LCA in plantations that must be adjusted according to the requirements of each forest company.



AGRADECIMIENTOS

A mis padres Susana y Rafael, a mi hermano Ivan y la abuela Dora por su apoyo en todo momento, y a mis abuelos que están todos los días presentes (Tati, Danilo y José Luis). A todos ellos gracias por bancarme en esta nueva 'locura de las hormigas', sin ellos hubiera sido imposible!...

A la Cátedra de Ecología de los Sistemas Agropecuarios (FCA-UNER) por permitirme realizar este posgrado dado que ha sido el pilar de mi formación académica y científica, brindando el apoyo no sólo económico, sino también logístico y operativo para realizar los viajes.

A mis compañeros de cursado del posgrado, colegas y amigos que han sido parte de mi formación profesional. Rosa, Claudia, Silvia, Mayra, Gabriela, Guillermo, Carlos, Francisco, Santiago, Cristhian, Rubén y Martín... Gracias!...

A mi tutor, Flavio, quien me ha delimitado la 'cancha' y el recorrido para poder seguir en este nuevo mundo desconocido de las 'hormigas'. Su interés y tiempo dedicado en mi formación durante todo momento ha sido muy importante, pero sobre todo por los consejos y valores que me brindó en este tiempo durante nuestras charlas virtuales.

A todos los docentes y autoridades del posgrado de esta institución que contribuyeron en mi formación profesional y humana.



INDICE

	<i>Página</i>
INTRODUCCION	1
1. EL PROBLEMA Y SUS ANTECEDENTES	2
2. MATERIALES Y MÉTODOS	7
3. RESOLUCIÓN DEL PROBLEMA	8
3.1 Taxonomía, descripción y biogeografía de los géneros <i>Atta</i> y <i>Acromyrmex</i>	8
3.1.1. Taxnomía	8
3.1.2. Descripción morfológica y biogeográfica	14
3.1.2.1. <i>Acromyrmex</i> Mayr.	14
3.1.2.2. <i>Atta</i> Fabricius	17
3.2 Ecología de hormigas cortadoras de hojas	21
3.2.1. Organización social, ciclo de vida y población	21
3.2.2. Caracterización e identificación de los nidos de HCH	25
3.2.2.1. Nidos de <i>Acromyrmex</i>	26
3.2.2.2. Nidos de <i>Atta</i>	29
3.2.3. Función de las hormigas en los ecosistemas	31
3.3. Impacto ecológico y productivo en ecosistemas forestales	35
3.4. Metodologías para monitorear el daño de las HCH	43
3.5. Estrategias de manejo y control de HCH	46
3.5.1. Métodos de control químico	47
3.5.1.1. Cebos	49
3.5.1.2. Polvos	51
3.5.1.3. Termonebulización	51
3.5.2. Métodos biológicos	52
3.5.3. Métodos mecánicos y culturales	53
3.6. Conclusiones y Recomendaciones Técnicas	55
3.7. Bibliografía	61



INTRODUCCION

Es conocido que las hormigas cortadoras de hojas (HCH) ocasionan severos daños en los vegetales dado que cortan diversos fragmentos vegetales. Dentro de los nidos cultivan hongos del cual se origina una relación de convivencia mutua. Por otro lado estos organismos son consideradas “ingenieras de los ecosistemas” dado que modifican la estructura y función de los ecosistemas en que se hacen presente.

Los géneros más importantes de HCH son *Atta* y *Acromyrmex*. Numerosas investigaciones demuestran los daños sobre el establecimiento y el desarrollo de los árboles en plantaciones de pinos y de eucaliptos de Sudamérica, reduciendo la altura, y el diámetro. Estas alteraciones exigen en las empresas forestales realizar un programa de monitoreo y control sobre la plaga, provocando aumento de los costos y reduciendo los márgenes de ganancia.

En este sentido, y dada la importancia de estos insectos en el sector forestal, el objetivo del trabajo consistió en realizar una revisión bibliográfica sobre los aspectos taxonómicos, biogeográficos, biológicos, comportamentales de las hormigas, y fundamentalmente sobre conocer cuál el impacto que tienen en ecosistemas forestales implantados de Sudamerica.

Desde el punto de vista metodológico, el trabajo se sustenta en una detallada búsqueda de información en libros, trabajos de investigación y contactos con especialistas del tema. A los efectos de responder a los objetivos, este trabajo presenta un detalle de los aspectos taxonómicos, biogeográficos, biológicos y de comportamiento de las especies de HCH más importantes que afectan a las plantaciones. De esta manera es posible esbozar algunos esquemas para la evaluación de la diversidad y abundancia de estos insectos en plantaciones forestales, y posteriormente seleccionar y hacer una propuesta sobre la técnica de manejo más adecuada

Como resultado general, se puede afirmar que estos insectos impactan significativamente en diferentes estadios de las forestaciones, fundamentalmente en *Pinus* spp y *Eucalyptus* spp, ocasionando pérdidas económicas de gran magnitud cuando se realiza un manejo incorrecto a causa de un plan de monitoreo equivocado.

Es por ello que se presenta un esquema metodológico teórico general que consta de siete etapas que consisten en: determinar el objetivo de muestreo, caracterizar el sitio de estudio, describir las especies de HCH y cuantificar el daño, procesar la información, implementar una estrategia de control basado en el Manejo Integrado de Plagas, evaluar el tratamiento y generar protocolos locales ajustados a los requerimientos de cada empresa forestal.



DESARROLLO TEMÁTICO

1. EL PROBLEMA Y SUS ANTECEDENTES

Los insectos son animales que se encuentran mejor representados en la Tierra dado que abundan en la mayoría de los ambientes y explotan casi todas las fuentes de alimento posibles. Ocupan el 73% del total del Reino Animal, interactuando con otros organismos, fundamentalmente con el hombre en forma directa o indirecta, perjudicial o benéfica. Por otro lado, ayudan a mantener la diversidad y estabilidad de los ecosistemas continentales siendo responsables directos de su productividad (De Liñan, 1998). En ciertos casos, cumplen un rol conflictivo en la vida humana dado que en ambientes urbanos pueden actuar como vectores de patógenos, ocasionar picaduras o mordeduras, daños en las estructuras edilicias, contaminar alimentos, forrajear en los jardines, entre otros (Klotz et al., 1995, 2008; Robinson, 2005, Dhang, 2016).

El orden Hymenoptera (del griego υμεν hymen, "membrana" y πτερος pteros, "ala") ocupa el tercer puesto en cuanto a número de especies de los insectos en el mundo, y posee un importante efecto sobre otros organismos. En líneas generales, existen más de 200.000 especies conformadas por hormigas, abejorros, abejas y avispas, entre otros. En cuanto a la forma de vida es muy variada dentro del grupo, encontrándose especies parásitas como de vida libre. En este grupo se puede encontrar a los himenópteros sociales como todas las especies de hormigas y algunas especies de abejas y avispas que se diferencian morfológica y etológicamente en tres tipos de castas: machos, reina y obreras (hembras).

Las hormigas se originaron a partir de la segunda mitad de la Era Paleozoica (Carpenter, 1989), pero durante el Cretáceo ocurrió una serie de eventos que dio origen a la avanzada vida social de este grupo particular de insectos conocida como eusocialidad (Wilson, 1971). Este concepto consiste en el cuidado de la prole de una casta reproductora por una casta estéril de obreras, con la existencia de superposición de



generaciones dentro del nido (Hölldobler y Wilson, 2009). El hecho de que las hormigas y otros insectos sociales dominen y sean de gran importancia en los ecosistemas, deriva como resultado de su comportamiento grupal cooperativo. Las colonias de hormigas han logrado desplazar a organismos solitarios de los sitios más convenientes para anidar y forrajear, debido a que los insectos sociales ocupan el centro del ambiente terrestre constituido por espacios más amplios, con una vegetación y un suelo menos cambiante (Hölldobler y Wilson, 1990).

La importancia y el rol de los insectos sociales a nivel mundial son relevantes en los diversos ecosistemas (Lévieux, 1982; Raignier y van Boven, 1955; Higashi y Yamuachi; 1979; Room, 1971; Talbot, 1975; van Pelt, 1956). Estudios realizados en la selva amazónica indican que el 80% de su biomasa total está constituida por insectos sociales, y sólo las hormigas y termitas representan el 30% de la biomasa animal del total (Fittkau y Klinge, 1973), cuadruplicando la biomasa de los mamíferos, las aves, los reptiles y los anfibios. En los bosques de New York, las hormigas son responsables de la dispersión de un tercio de las plantas herbáceas que constituyen el 40% de la biomasa promedio de estos biomas (Handel et al., 1981). Por otro lado, contribuyen en la propagación de la vegetación forestal en las rocas desnudas en Finlandia (Oinonen, 1956), en el avance de la vegetación sobre dunas en lagos salados de la URSS (Pavlova, 1977) y en la modificación física de los suelos en Nueva Inglaterra, como producto a su intensa actividad subterránea. En zonas áridas y semiáridas presentan un rol importante, dado que contribuyen a la definición estructural de las comunidades vegetales y a las interacciones que se establecen con otros organismos (Rios-Casanova et al., 2004).

Sin embargo, las hormigas producen un impacto ambiental importante sobre algunos ecosistemas terrestres dado que son los principales depredadores de otros insectos e pequeños invertebrados (Wilson, 1971; Jeanne, 1979; Lévieux, 1982; Sörensen y Schmidt, 1987). En particular, las hormigas cortadoras de hojas (HCH) son conocidas



por su actividad de cortar diversos fragmentos vegetales como flores, hojas, tallos, entre otros; y por su capacidad de cultivar hongos (Holldobler y Wilson, 1990). Por otro lado son denominadas “ingenieras de los ecosistemas” (Jones et al., 1994; Meyer et al., 2013; Leal et al., 2014) dado que modifican la estructura y función de los ecosistemas en que se hacen presente. Su alta diversidad local y amplia distribución reflejan su tendencia evolutiva a ocupar una gran variedad de hábitats, definiendo la estructura de las comunidades vegetales en numerosos ecosistemas (Rios-Casanova et al., 2004).

Las HCH son uno de los grupo más diversos dentro de las hormigas. Estudios actuales estiman un total de 1.300 especies de hormigas, lo que representa más de la mitad de la fauna de hormigas del mundo (Hölldobler y Wilson, 1990; Agosti y Johnson, 2003). La fauna de hormigas de América del Sur es la más rica del mundo, representada principalmente por las subfamilias Myrmicinae, Dolichoderinae y Ponerinae. Existe un importante endemismo a nivel genérico, destacándose los géneros de la tribu Attini, *Crematogaster*, *Camponotus* y *Pheidole*. Las HCH que corresponden los géneros *Atta* Fabricius, 1804 y *Acromyrmex* Mayr, 1865, pertenecen a la tribu Attini y a la subfamilia Myrmicinae. Estas hormigas son los insectos sociales neotropicales más conocidos del mundo, por ser los principales herbívoros y plagas destructivas (Weber, 1972; Cherrett y Peregrine, 1976; Cherret, 1982) causando severos perjuicios en el sector forestal y agrícola de países de Sudamérica (Mariconi, 1970; Weber, 1972; Jaffé, 1993). Las denominaciones para este grupo de hormigas son numerosas: hormiga cortadora de hojas, saúva, quenquén, hormiga cabezuda, hormiga podadora, akeke, bachaco, cuschi, hormiga minera, hormiga parasol, para algunas de ellas (Della-Lucia, 2003; Zanetti, 2007).

El conocido comportamiento dominante de estos herbívoros como ingenieros del ecosistema (Fowler et al., 1986a, b; Wirth et al., 2003; Meyer, 2008; Corrêa et al., 2010) ha provocado la colonización en un amplio rango de nichos de alimentación en



diferentes tipos de suelo y vegetación (Holldobler y Wilson; 1990) estando presentes en casi todos los ambientes terrestres desde el ecuador hasta latitudes de 50° (Bolton, 1994; Cuezco, 1998). En este sentido, la biología, ecología y etología de estos insectos se viene estudiando desde el siglo pasado a la fecha (Eidmann, 1936; Stahel y Geijskes, 1939; Gonçalves, 1945; Autuori, 1941; Weber, 1966, 1969; Jonkman, 1977; Hölldobler y Wilson, 1990) pero en la actualidad se encuentran grandes vacíos de información sobre estas especies (Wirth et al., 2003; Côrrea et al., 2010) que obstaculiza encontrar estrategias de manejo adecuados (Della-Lucia, 2003).

Estas hormigas tienen la particularidad de cultivar un hongo del género *Leucoagaricus* o *Leucocoprinus* (Agaricales: Basidiomycota) dentro del nido (Chapela et al., 1994, Mueller et al., 1998), que es alimentado fundamentalmente por trozos de hojas y tallos frescos (Cherrett y Sims, 1968; Leal y Oliveira, 2000) producto de su actividad de corte de vegetales.

En los ecosistemas forestales nativos e implantados, se conoce con detalle la diversidad de especies arbóreas y del resto de los componentes que conforman la comunidad vegetal, pero todavía queda mucho por descubrir sobre las especies animales y microbianas, sus identidades, variación genética, interacciones y usos para el hombre. Frecuentemente se concentra la atención sobre especies visualmente atractivas frente a las menos visibles, y sin embargo pueden ser potencialmente importantes en el conjunto del ecosistema dado que se expresan más rápidamente frente a un cambio ambiental. En este sentido, las poblaciones de HCH se encuentran favorecidas en las situaciones de disturbio, como es el caso de la deforestación y fragmentación de hábitat en Latinoamérica (Della Lucía y Fowler, 1993; Wirth et al., 2007). Es por ello que estos insectos han sido utilizados como indicadores de perturbaciones naturales o antrópicas (Kremen, 1994; Read, 1996), en la rehabilitación de ecosistemas acelerando etapas



sucesionales (López et al., 1998), y de la riqueza vegetal en sistemas agroforestales (Power, 1996).

En particular, las plantaciones forestales son afectadas por numerosos insectos ocasionando severos daños en su crecimiento, pero las HCH de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* provocan daños irreversibles sobre los árboles (Della Lucia et al., 2014; Zanetti et al., 2014). En este sentido se han realizado numerosas investigaciones donde se demuestra los daños sobre el establecimiento y el desarrollo de los árboles en plantaciones de pinos y de eucaliptos de Sudamérica (Cantarelli et al., 2006; Zanetti et al., 2006; Poderoso et al., 2009; Villacide y Corley, 2009; Reis et al., 2010, 2015; Braga et al., 2010; Lasmar et al., 2012; Zanetti et al., 2014; Zanuncio et al., 2016). Las especies de del género *Atta* que cortan hojas de *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae) en Brasil incluyen *A. laevigata*, *A. sexdens* -incluyendo tres subespecies- y *A. cephalotes* (Lemes et al., 2016). Una sola colonia de hormigas cortadoras de hojas por hectárea de bosque puede reducir el crecimiento anual de árboles en un 5% en *Eucalyptus* y en un 10% en *Pinus* (Amante, 1967a, Zanetti et al., 2014), representando una pérdida del 2,1% en la producción anual de madera (Moraes, 1983).

Además las HCH representan una amenaza para otros cultivos forestales de Brasil como *Pinus* spp. (Hernández y Jaffé, 1995; Cantarelli et al., 2008), *Hevea brasiliensis* (Schroth et al., 2004), *Tectona grandis* (Passos et al., 2006), y otros aún no publicados. Estudios realizados en Brasil han demostrado que los árboles atacados por HCH reducen su altura un 32% y un 25% en el diámetro, provocando severas pérdidas en la producción de madera (Della Lucia y Oliveira, 1993). Es importante mencionar que sumado a las pérdidas de producción en términos de biomasa, se le suma el incremento en los costos asociados al control que impactan en la rentabilidad de la actividad forestal.



Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, es importante conocer la diferenciación taxonómica entre ambos géneros, dado que presentan particularidades. Por tal motivo las características morfológicas de las hormigas como también la descripción de los nidos, ayudan a identificar las especies. Dado que los géneros *Atta* y *Acromyrmex* presentan polimorfismos muy destacados, la identificación taxonómica se realiza por ejemplo, por soldados en el caso de *Atta*, y por obreras en *Acromyrmex*. Entender su comportamiento social tan particular, permitiría advertir las estrategias adaptativas frente a cambios ambientales, como también predecir cuál de estas especies presentaría mayor resistencia al control de su población.

Dada la importancia de estos insectos en el sector forestal, el **objetivo** del trabajo final integrador consiste en realizar una revisión bibliográfica sobre los aspectos taxonómicos, biogeográficos, biológicos, comportamentales y fundamentalmente sobre el impacto que tienen las HCH en ecosistemas forestales. Esta revisión tiene por finalidad, conocer cuál es el daño potencial de la plaga sobre las etapas de la producción forestal, qué técnicas agronómicas son necesarias aplicar para el manejo y control, y cuáles son las pautas que debe implementar una empresa forestal para el monitoreo y muestreo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Desde el punto de vista metodológico, el trabajo se sustenta en una detallada búsqueda de información en libros, trabajos de investigación y contactos con especialistas del tema.

A los efectos de responder a los objetivos, este trabajo presenta aspectos taxonómicos, biogeográficos, biológicos y de comportamiento de las especies de HCH más importantes del sector forestal. De esta manera es posible esbozar algunos esquemas



para la evaluación de la diversidad y abundancia de estos insectos en plantaciones forestales, y posteriormente seleccionar y hacer una propuesta sobre la técnica de manejo más adecuada.

3. RESOLUCIÓN DEL PROBLEMA

3.1. TAXONOMÍA, DESCRIPCIÓN Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS GÉNEROS *ATTA* Y *ACROMYRMEX*

3.1.1. Taxonomía

Los principales representantes del Orden Hymenoptera son las hormigas, avispas y abejas. El tamaño de los organismos es muy pequeño a mediano, raramente grande. El esqueleto externo está fuertemente esclerosado cubierto de pilosidad o cerdas. Tienen dos pares de alas membranosas, y en hormigas sólo presentan alas las castas reproductoras como las reinas y machos. Las piezas bucales son de tipo masticador o lamador, y en los grupos más avanzados presentan modificaciones según la especie. Las antenas generalmente son de diez o más segmentos y son relativamente largas. El tarso suele ser de cinco segmentos.

La reina –diploide- es el único individuo fecundo en la colonia y es capaz de producir progenie tanto diploide –obreras infértiles y reinas- como haploide representados por los machos de origen partenogenético.

Particularmente, las hormigas pertenecen a la familia *Formicidae* que contiene al grupo más abundante de insectos. La palabra “hormiga” aparece por primera vez en el siglo XIV y deriva de la palabra latina *formīca*, que tiene el mismo significado y lleva el nombre de la familia.

Según Wilson (1971) las hormigas son insectos altamente organizados en su estructura social denominándolos ‘organismos eusociales’ (griego *eu* “bueno o real” y *social*



“sociedad”). La característica principal es que los adultos cuidan a sus crías, pero además, en el nido viven más de dos generaciones, y los miembros están divididos en una casta reproductora “real” y una casta no reproductora “operaria”. Otra característica importante es que forman colonias desde muy pequeñas que viven en pequeñas cavidades naturales, hasta pudiendo ocupar grandes territorios compuestas por millones de individuos.

El comportamiento de las colonias grandes se ha denominado como “superorganismos”, dado que las hormigas parecen actuar como una entidad única trabajando colectivamente para mantener a la colonia (Oster y Wilson, 1978).

En general, las especies pertenecientes a esta familia de insectos presentan una organización social particular como: la división del trabajo, la comunicación entre individuos y la capacidad de resolver problemas complejos. Estos paralelismos con las sociedades humanas han sido durante mucho tiempo fuente de numerosos estudios.

Las HCH pertenecen específicamente a la tribu Attini F. Smith, 1858 de la subfamilia Myrmicinae Lepeletier, 1835. Esta subfamilia se divide en numerosas tribus que contienen más de 130 géneros y 7.000 especies (Bolton, 2003). En campo las mirmicinas presentan una diversidad de hábitos muy grande, acorde con la riqueza de especies en la subfamilia. Hay formas arborícolas como *Cephalotes*, *Procryptocerus*, *Crematogaster*, *Daceton*, *Allomerus*, y habitantes del suelo y hojarasca (Basicerotini, *Strumigenys*, *Pyramica*, *Leptothorax*, *Myrmicini*, *Ochetomyrmecini*, *Pheidologetonini*, *Pheidole*, *Solenopsidini*, *Stegomyrmecini*, *Stenammini*, *Adelomyrmex*, *Tatuidris*). Según Fernandez (2003), algunas presentan asociaciones con plantas (*Allomerus*, *Crematogaster*), hongos (*Attini*) o con otras hormigas (*Crematogaster*). En términos prácticos, Mariconi (1970) realiza una clasificación muy simple de las HCH dentro de la subfamilia Myrmicinae: las que cultivan hongos tanto cortadoras o no cortadoras de



hojas, y otras que no cultivan hongos. Sin embargo, estudios recientes han determinado la filogenia de las hormigas que cultivan hongos y han permitido actualizar (Branstetter et al., 2017) (Cuadro 3.1.1).

Cuadro 3.1.1. División de las hormigas de la subfamilia Myrmicinae. Tomado de Mariconi (1970) y Branstetter et al., 2017.

Hormigas que se alimentan y cultivan hongos	No cortan hojas	Familias de la Subtribu Dacetina	<i>Acanthognathus</i>
			<i>Daceton</i>
			<i>Lenomyrmex</i>
			<i>Microdaceton</i>
			<i>Orectognathus</i>
			<i>Colobostruna</i>
			<i>Epopostruma_quadridentata</i>
		Cultivan hongos del género <i>Leucocoprineae</i>	<i>Mycoepurus</i>
			<i>Myrmicoerypta</i>
			<i>Cyphomyrmex</i>
			<i>Cyatta</i>
			<i>Mycetarotes</i>
			<i>Mycetosorytiis</i>
			<i>Mycetophylax</i>
<i>Mycetagroicus</i>			
Cultivan hongos del género <i>Pterulaceae</i>	<i>Apterostigma</i>		
Cultivan hongos que se encuentran bajo la superficie	<i>Trachymyrmex</i>		
	<i>Sericomyrmex</i>		
Cortadoras de hojas	<i>Atta</i>		
	<i>Pseudoatta</i>		
	<i>Acromyrmex</i>		
	<i>Pheidole</i>		
	<i>Crematogaster</i>		
Hormigas que no se alimentan ni cultivan hongos	<i>Solenopsis</i>		
	<i>Monomorium</i>		

Las hormigas Myrmicinae de la tribu Attini comparten con las termitas Macrotermitinae de Africa y ciertos cucarrones Scolytinae perforadores de madera, el hábito de cultivar y alimentarse de hongos (Cherret y Cherret, 1989; Longino y Hanson, 1995). Attini presenta simbiosis mutualista con hongos basidiomicetos, los cuales se benefician de la asociación porque son propagados vegetativamente y cultivados por estas hormigas (Weber, 1972; Hölldobler y Wilson, 2011). La asociación conlleva la explotación de una gran variedad de vegetación, lo que convierte a las cortadoras en importantes



herbívoros naturales y plagas en agroecosistemas (Silva-Pinhati et al., 2005; Montoya-Lerma et al., 2012).

La tribu Attini es exclusiva de América y particularmente de la Región Neotropical; comprende 16 géneros descritos (Cuadro 3.1.2) y aproximadamente 256 especies distribuidas desde EE.UU. hasta Argentina (Fernandez et al., 2015). La filogenia interna de Attini, su coevolución con hongos, y su biología en general presentan un activo estudio en la actualidad de la mirmecología (Hölldobler y Wilson, 2011).

Cuadro 3.1.2. Lista de los géneros de la tribu Attini F. Smith, 1858. Tomado de Fernandez et al., 2015.

Géneros	Número de especies descritas	Distribución
<i>Acromyrmex</i> Mayr, 1865	32	Neotropical
<i>Apterostigma</i> Mayr, 1865	45	Neotropical
<i>Atta</i> Fabricius, 1804	15	Neotropical
<i>Cyatta</i> Sosa-Calvo et al., 2013	1	Brasil
<i>Cyphomyrmex</i> Mayr, 1862	39	Neotropical
<i>Kalathomyrmex</i> Klinberger & Brandão, 2009	1	Sudamerica
<i>Mycetagroicus</i> Brandão y Mayhé-Nunes, 2001	4	Brasil
<i>Mycetarotes</i> Emery, 1913	4	Brasil
<i>Mycetophylax</i> Emery, 1913	3	Puerto Rico a Brasil
<i>Mycetosoritis</i> Wheeler, 1907	5	Brasil y Argentina
<i>Mycocepurus</i> Forel, 1893	6	Neotropical
<i>Myrmicocrypta</i> F. Smith, 1860	27	Neotropical
<i>Paramyctophylax</i> Kusnezov, 1956	1	Argentina
<i>Pseudoatta</i> Gallardo, 1916	1	Argentina
<i>Sericomyrmex</i> Mayr, 1865	19	Neotropical
<i>Trachymyrmex</i> Forel, 1893	47	Neotropical

Los géneros *Trachymyrmex*, *Acromyrmex* y *Atta* se ubican como un clado derivado en Attini, llamado “agricultura superior” (Brandão y Mayhé-Nunes, 2001; Mehdiabadi y Schultz, 2010). La monofilia y relaciones de *Trachymyrmex* con *Acromyrmex* y *Atta* no son claras, pero sí está claro que estos dos últimos géneros forman un subclado monofilético, caracterizado por cortar material vegetal fresco para alimentar a sus hongos (Schultz y Meier, 1995).



En estos dos géneros -*Acromyrmex* y *Atta*- se manifiesta la complejidad de la biología de las atinas, con nidos grandes (hasta con ocho millones de individuos), de larga vida (una reina puede vivir más de 15 años), con obreras polimórficas, e interacciones muy diversas entre sí, con otros insectos y con las plantas (Hölldobler y Wilson, 2011). Schultz y Meier (1995) estudiaron la filogenia de los géneros de Attini, mientras que Branstetter et al., (2017) la evolución entre atinas y sus hongos. Actualmente no existe ningún estudio que explore la filogenia de *Acromyrmex*, y apenas hace poco se propuso la filogenia interna de *Atta* (Fernandez et al., 2015). Solomon et al., (2008) exploran la filogenia de *Atta* y su evolución según las hipótesis de diversidad de la biota de la cuenca del Amazonas.

Brandão y Mayhé-Nunes (2001) afirman que todas las hembras de Attini poseen un pelo clipeal medio, el cual se origina en el anteclipeo o en la unión del anteclipeo con el margen anterior clipeal, debajo de otros pelos clipeales (Bolton, 2003). Otras características son las mandíbulas triangulares con 7 o más dientes, lóbulos frontales relativamente anchos, en vista frontal, con las márgenes laterales claramente convexas y con constricción posterior; larva con vestigios de patas, labro corto y estrecho, mandíbulas blandas, subcónicas y, por supuesto, cultivadoras de hongos (Schultz y Meier, 1995; Bolton, 2003).

Fernandez et al., (2015) propone la siguiente clave dicotómica para separar las especies de los géneros *Acromyrmex* y *Atta*:



Carenas frontales cortas, extendiéndose sólo ligeramente hacia la parte posterior de la cabeza (Figura 3.1.3); surcos antenales ausentes. Funiculo antenal se ensancha paulatinamente hacia su ápice. Lóbulos frontales separados notablemente por la porción media posterior del clípeo (Figuras 3.1.4, 3.1.5). Cabeza al menos con un par de espinas o denticulos dorsales en el vértice, bien definidos.

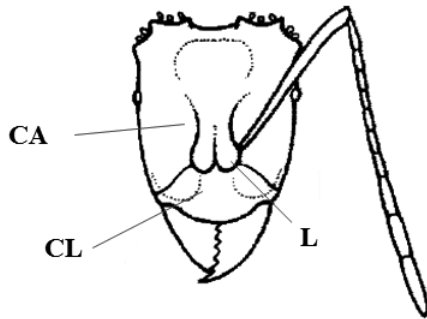


Figura 3.1.3.

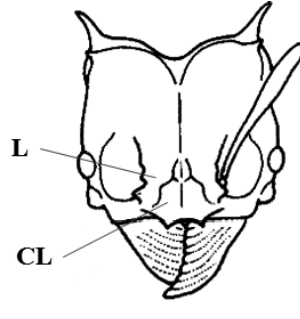


Figura 3.1.4.

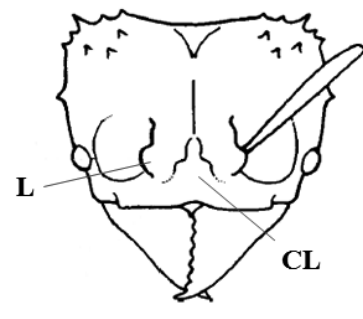


Figura 3.1.5.

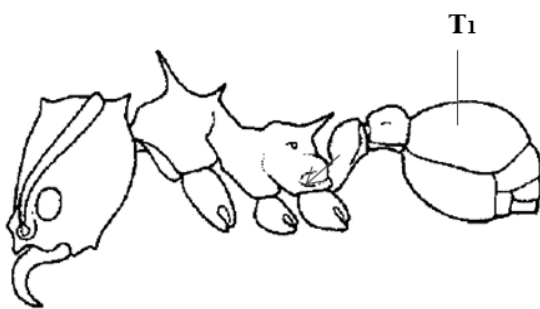
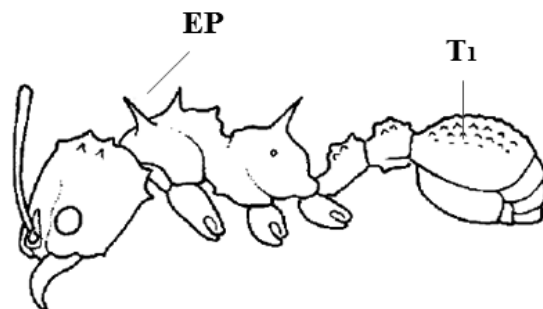
Nomenclatura: CA- Carenas, CL- Clípeo, L- Lóbulo. Esquemas tomados de Fernandez et al. (2015).

- A. Dorso del promesonoto con 2 pares de espinas (Figura 3.1.6). Primer tergo del opistogáster liso, sin tubérculos. Obreras polimorfas y de tamaño muy variable desde pequeño (menores a dos milímetros de largo) hasta grandes. Presencia de Soldados. Obrera mayor o soldado de 15-16 mm de largo, hembra hasta 20 mm o más. Hembras de tamaño mucho más grande que la obrera mayor.

Atta

- B. Dorso del promesonoto con 3 o más pares de espinas (Figura 3.1.7). Primer tergo del opistogáster conspicuamente tuberculado (Figura 3.1.7, T1=tergo 1). Mesosoma con la mayoría de las espinas uniformes (Figura 3.1.7, EP=espina pronotal). Obreras polimórficas. Obreras de talla menor con el polimorfismo poco acusado. Ausencia de Soldados. Hembra de tamaño un poco mayor en comparación con la obrera y de conformación semejante. Obrera hasta 9-10 mm de largo y la hembra entre 10-12 mm.

Acromyrmex

Figura 3.1.6 Esquema *Atta*Figura 3.1.7. Esquema *Acromyrmex*

Nomenclatura: T1- Tergo 1, EP- Espina Pronotal, L- Lóbulo. Esquemas tomados de Fernandez et al. (2015).



3.1.2. Descripción morfológica y biogeografía

3.1.2.1. *Acromyrmex* Mayr.

Forel (1885) ofrece la primera clave para las especies de entonces y para la Argentina publican Emery (1905), Gallardo (1916) y Kuznezov (1956). La primera y única revisión global del género es de Santschi (1925), quien propone una clave para especies y subespecies. Gonçalves (1961) revisa el género para Brasil presentando varias sinonimias, mientras que Kempf (1972) cataloga las especies del Neotrópico, Smith (1979) las del Neártico, y en la República Oriental del Uruguay Zolessi & Abenante (1974, 1977) ofrecen una sinopsis.

Las obreras se presentan como polimórficas, con antenas de 11 segmentos engrosadas hacia el ápice, sin formar una maza bien definida. Las mandíbulas con 8 a 11 dientes en el margen masticador. Las carenas frontales cortas y extendiéndose sólo ligeramente hacia la parte posterior de la cabeza, y surcos antenales ausentes. Los lóbulos frontales se encuentran separados notablemente por la porción media posterior del clípeo. En la cabeza tienen al menos un par de espinas o dentículos dorsales bien definidos; 4 palpos maxilares, 2 labiales. En el dorso del promesonoto se encuentran 3 o 4 pares de espinas, un par sobre el propodeo y puede haber un par inferior lateral en el pronoto. El primer tergo del opistogáster se presenta conspicuamente tuberculado (Figura 3.1.8), también llamado microtuberculado (Baccaro et al., 2015).

En cambio, las reinas presentan mayor tamaño con ocelos presentes, mesosoma robusto, con un prominente mesoscudo y mesoescudelo. El ala anterior con las celdas costal, subcostal, basal, sub-basal, marginal y submarginal presentes (2 o 3) y cerradas. Sin embargo, el ala posterior cuenta sólo una celda presente y cerrada.

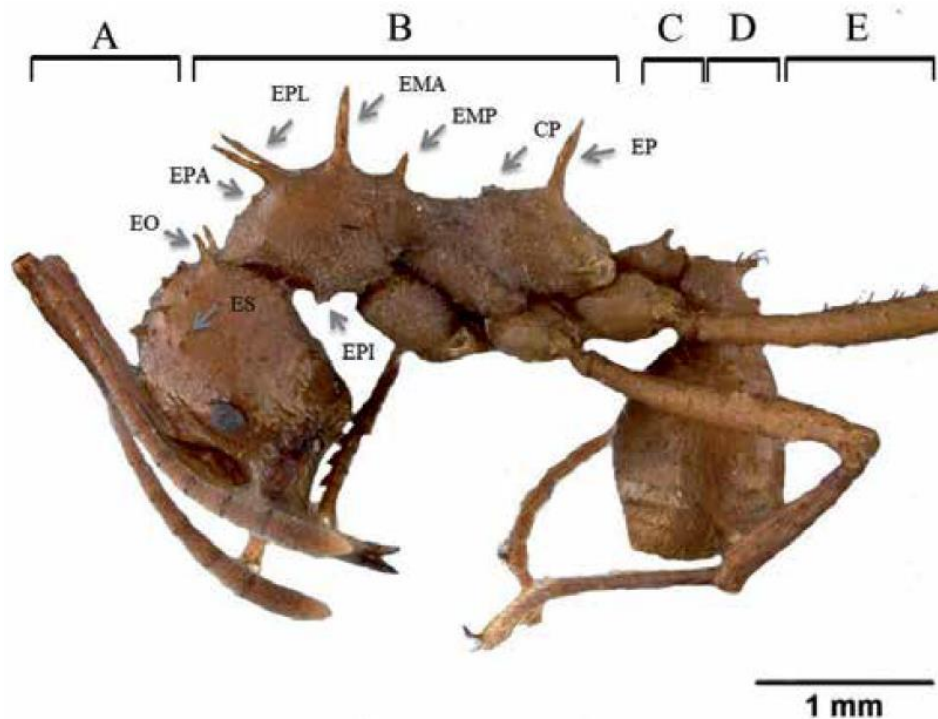


Figura 3.1.8. Morfología general de la obrera mayor de *Acromyrmex*. Referencias: A- Cabeza, B- Mesosoma (protorax, mesotórax, metatórax y propodeo), C-Peciolo, D- Pospeciolo, y E- Opistogaster. Abreviaturas: ES: Espina supraocular; EO: Espina occipital; EPA: Espina pronotal anterior; EPL: Espinal pronotal lateral; EPI: Espina pronotal inferior; EMA: Espina mesonotal anterior; EMP: Espina mesonotal posterior; CP: Crestas propodeales; EP: Espinas propodeales. Tomado de Fernandez et al. (2015).

Según Fernandez et al., (2015), las especies de éste género presentan polimorfismo marcado y más de tres pares de espinas en el mesosoma con la presencia de tubérculos en el opistotergo. Características distintivas que lo separan del resto de hormigas de la tribu Attini. Por otro lado, la construcción de los nidos en este género es particular a cada especie. En general, los nidos son pequeños con una o pocas cámaras fúngicas (Gonçalves, 1961; Fowler, 1979), y pueden o no tener montículo visible en superficie. Por otro lado, la entrada a las galerías suele ser característica de cada grupo, aunque presentan variaciones dependientes del tipo de suelo, ubicación del nido, características microclimáticas entre otras.

El género *Acromyrmex* cuenta 32 especies válidas a nivel mundial. En Argentina se presentan 12 especies en total (Kusnezov, 1956): 4 especies del subgénero *Moellerius* y 8 especies del subgénero *Acromyrmex*. En cambio, en Brasil Gonçalves (1961)



confirma la presencia de 19 especies y 8 subespecies. Zolessi et al., (1987) afirman la presencia de 12 especies en la República Oriental del Uruguay. Recientemente se ha publicado un listado actualizado donde se detallan 7 especies del subgénero *Moellerius* y 17 especies del subgénero *Acromyrmex* (Cuadro 3.1.3)

Cuadro 3.1.3. Distribución de las especies de *Acromyrmex* en America. Tomado de Della Lucia (2003).

Especie	Distribución
Subgénero <i>Acromyrmex</i>	
<i>Acromyrmex ambiguus</i>	Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. aspersus</i>	Argentina, Brasil, Peru, Colombia
<i>Ac. coronatus</i>	Argentina, Paraguay, Brasil hasta Costa Rica
<i>Ac. crassispinus</i>	Argentina (¿), Brasil, Paraguay
<i>Ac. diasi</i>	Brasil
<i>Ac. disciger</i>	Brasil, Paraguay
<i>Ac. gallardoii</i> (¿)	Argentina
<i>Ac. hispidus</i>	Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. hystrix</i>	Guyanas, Brasil, Perú, Paraguay
<i>Ac. laticeps</i>	Bolivia, Uruguay, Brasil, Argentina, Paraguay
<i>Ac. lobicornis</i>	Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. lundii</i>	Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. niger</i>	Brasil
<i>Ac. nobilis</i>	Brasil
<i>Ac. octospinosus</i>	México hasta l norte de Sudamerica, Guadalupe, Cuba
<i>Ac. rugosus</i>	Colombia hasta Argentina, Uruguay
<i>Ac. subterraneus</i>	Brasil y Perú hasta Argentina (¿), Paraguay
Subgénero <i>Moellerius</i>	
<i>Acromyrmex heyeri</i>	Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. landolti</i> (¿)	Norte de Sudamerica hasta Argentina (¿), Paraguay, Uruguay
<i>Ac. mesopotamicus</i> (¿)	Argentina
<i>Ac. pulvereus</i> (¿)	Argentina
<i>Ac. silvestrii</i>	Argentina (¿), Brasil
<i>Ac. striatus</i>	Argentina, Bolivia, Brsail, Paraguay
<i>Ac. versicolor</i>	Arizona y Texas (EEUU), norte de Mexico

En la región neotropical existen 63 especies nominales del género, las cuales solamente en Brasil están presentes 29 especies (Della Lucia, 2003). La mayoría de las especies descritas (desde EE.UU. hasta Argentina) se encuentra al sur de la cuenca del Amazonas, siendo muy rica en especies la región comprendida entre el sur de Brasil y norte de Argentina (Gonçalves, 1961; Fowler, 1988). En la Figura 3.1.9, se puede observar que en los estados del sur este brasilero, en Paraguay, en Bolivia, y en las provincias del centro de Argentina; se concentra la mayor diversidad de especies de este género.

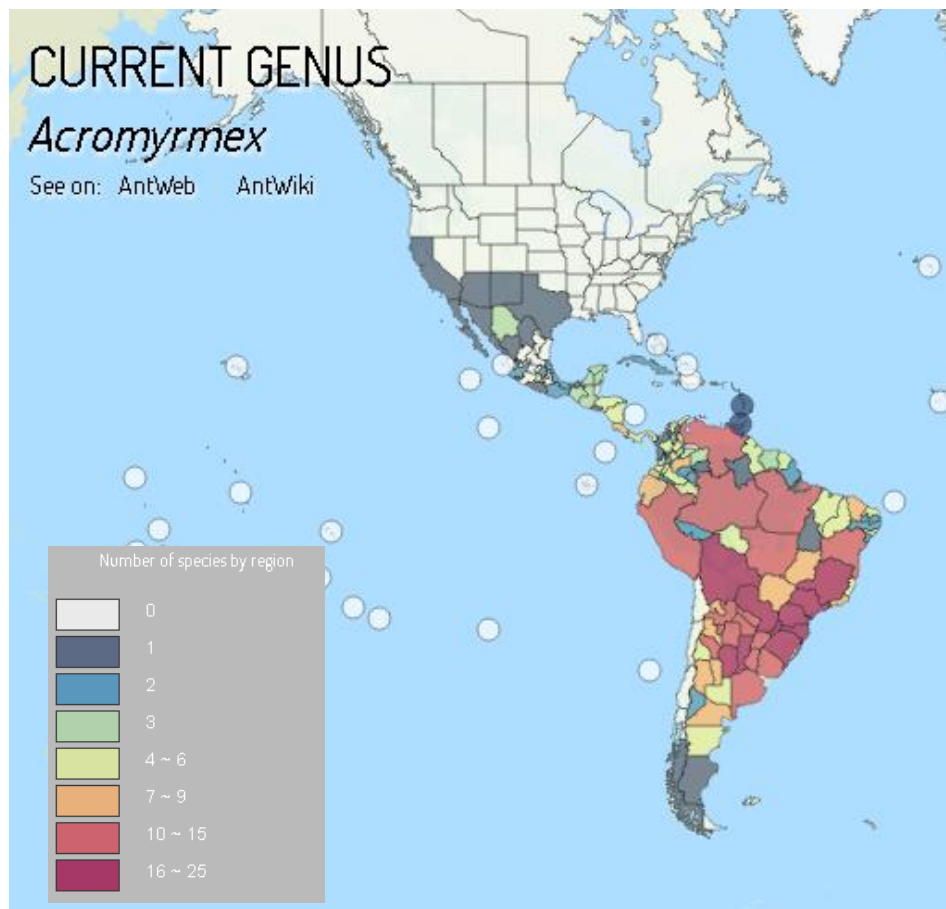


Figura 3.1.9. Distribución de especies de *Acromyrmex* en America
(Tomado de Janicki et al., 2016 - Plataforma Digital AntWeb, fecha de consulta: 20-04-2017)

3.1.2.2. *Atta* Fabricius.

Estas hormigas son muy conspicuas en las tierras bajas desde Texas a Argentina. Utilizan hojas, frutos, tallos y partes de flores para el cultivo de los hongos que constituyen su alimento (Wilson, 1971; Weber, 1972, 1982). Por esta razón tienen gran importancia económica, bien sea como enriquecedores del suelo o como plagas en agro-ecosistemas (Lofgren y Vander Meer, 1986). Las especies de este género presentan la particularidad de ser buenas excavadoras, construyendo nidos muy grandes, extendiéndose a más de 100 m² y a una profundidad de más de 5 m. Gallardo (1916) ofrece una clave para las especies de Argentina y posteriormente Gonçalves (1942) ofrece claves para las especies conocidas a nivel mundial y para las



del centro-sur de Brasil (Gonçalves 1945). Borgmeier (1959) publica la primera y única revisión del género incluyendo todas las especies. Posteriormente, Kempf (1972) ofrece el catálogo abreviado para el Neotrópico, Smith (1979) para Norte América y Mackay & Mackay (1986) presentan la primera sinopsis del género en Colombia.

En Colombia y Panamá las hormigas de este género se la conocen como hormiga arriera u hormiga cortadora, mientras que en México las reinas y obreras reciben nombres variados como: arriera, hormiga campestre, hormiga de San Juan, cuatalata, chicatana, chícatera, tziçatera, shícatera, jibijoa, mochomo, parasol, quiss, nacasma, nokú, tepeoani, zompopo, tziç-tziç, entre otros. Sin embargo, en la selva peruana son conocidas con el nombre de curuhuinsi las obreras o cortadoras y mamaco a los machos alados. En Costa Rica, Honduras, Nicaragua, Guatemala, El Salvador, se la llama zompopo, y a su nido se le llama zompopera. En la zona oriental de Bolivia se la conoce como cepe o cepe-culón, mientras que en el norte se lo conoce como tujo. En Brasil se conoce con los nombres de saúva, tanajura, tanajura-manteiga, y al macho le llaman bitu. En Paraguay se conoce como Ysaú.

Las obreras son polimórficas con al menos 2 pares de espinas o protuberancias (en algunas especies) pronotales y un par sobre el propodeo (Figura 3.1.10). El opistogáster es carente de tubérculos, moderadamente liso y brillante. Mandíbulas grandes. Las antenas tienen 11 segmentos y el cípeo es bicarenado. Por lo general los dientes clipeales están acompañados a cada lado por dientes o protuberancias. Las mandíbulas tienen 4 dientes en el borde masticador, por lo general el basal es el más pequeño. Los palpos maxilares son geniculados. Presentan ojos bien desarrollados.

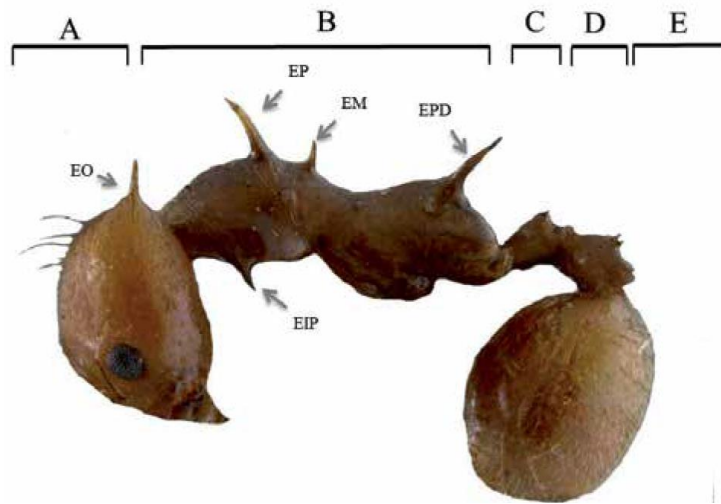


Figura 3.1.10. Morfología general de la obrera menor de *Atta*. Referencias: A- Cabeza, B- Mesosoma (protorax, mesotórax, metatórax y propodeo), C- Peciolo, D- Pospeciolo, E- Opistogaster. Abreviaturas EO: Espina occipital, EP: Espina pronotal, EIP: Espina inferior pronotal, EM: Espina mesonotal, EP: Espinas propodeales. Tomado de Fernandez et al. (2015).

En cambio, las reinas presentan mayor tamaño, ocelos presentes, mesosoma robusto, con un prominente mesoscudo y escudelo. Las alas anteriores presentan celdas costal, subcostal, basal, sub-basal, marginal y submarginal presentes y cerradas. Sin embargo, las alas posteriores tienen una sólo celda presente y cerrada.

La distribución geográfica, frecuencia y densidad de hormigas del género *Atta*, está ligado a condiciones ambientales como la vegetación, tipo de suelo, precipitación media anual, entre otros factores. Bolton (2015) confirma la presencia de 16 especies válidas a nivel mundial (Cuadro 3.1.4), dividida en 4 subgéneros: *Atta*, *Archeatta*, *Neoatta*, *Palaeatta* (Kempf 1972). En Brasil se encuentran 9 especies de *Atta* y 3 subespecies de *Atta sexdens* (Mariconi 1970, Baccaro et al. 2015). *Atta vollenweideri*, Forel (1893) es una especie que presenta una distribución particular, estando presente en Argentina, Paraguay, Bolivia, Perú, Uruguay y Brasil (Gallardo, 1916; Bruch, 1917; Costa, 1949; Mariconi, 1970; Gonçalves, 1971; Kempf, 1972). Estudios en Argentina indican la presencia de los nidos característicos de la especie en las provincias de Santa Fe, Santiago del Estero Chaco, Formosa, Entre Ríos, Corrientes, Salta, Catamarca y Tucumán (Gallardo, 1916; Daguerre, 1945; Vittar y Cuezco, 2008; Vittar, 2008).

**Cuadro 3.1.4.** Distribución de las especies de *Atta* en America. Tomado de Della Lucia (2003).

Especie	Distribución
<i>Atta bisphaerica</i>	Brasil
<i>A. capiguara</i>	Brasil
<i>A. cephalotes</i>	Sur de México hasta Ecuador, Brasil, Antillas menores hasta el norte de Barbados.
<i>A. colombica</i>	Guatemala a Colombia
<i>A. goiana</i>	Brasil
<i>A. insularis</i>	Cuba
<i>A. laevigata</i>	Colombia a Guayanas y Paraguay
<i>A. mexicana</i>	Arizona (USA) hasta El Salvador
<i>A. opaciceps</i>	Brasil
<i>A. robusta</i>	Brasil
<i>A. saltensis</i>	Argentina, Bolivia, Paraguay
<i>A. sexdens sexdens</i> (¿)	Costa Rica hasta Argentina y Paraguay
<i>A. sexdens rubropilosa</i> (¿)	Brasil, Argentina, Paraguay, Uruguay
<i>A. sexdens piriventris</i>	Sur de Brasil, Paraguay
<i>A. texana</i>	Lousiana, Texas (USA)
<i>A. vollenweideri</i>	Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay

En la Figura 3.1.11 se puede observar que la distribución de especies comienza en el centro sur de los Estados Unidos hasta el centro de la Argentina, siendo el estado de Mato Grosso en Brasil el que alberga la mayor diversidad de especies de Sudamérica.

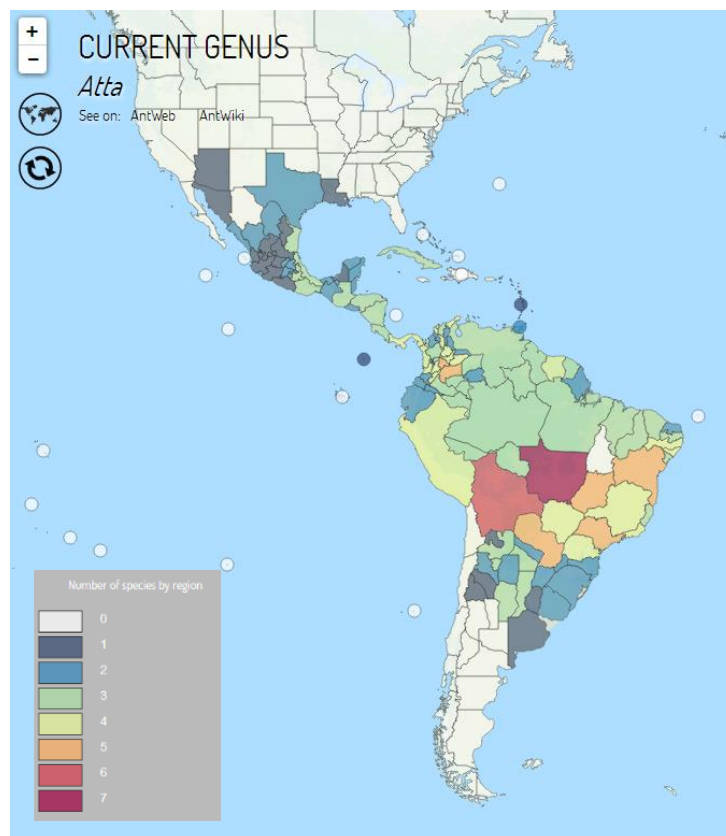


Figura 3.1.11. Distribución de especies de *Atta* en America (Tomado de Janicki et al., 2016 - Plataforma Digital AntWeb, fecha de consulta: 20-04-2017)



3.2. ECOLOGÍA DE HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS

3.2.1 Organización Social, ciclo de vida y población.

El nido es el sitio donde los miembros de la colonia pasarán gran parte de su vida. En él encontraremos primariamente a una reina, hembra fértil de mayor tamaño respecto a las obreras que puede vivir años. Es la única de las castas que es reproductiva y tiene una atención especial por el resto de la colonia dado que no explora las adyacencias del nido en búsqueda de alimento y queda aislada de depredadores. Las obreras son los miembros más activos de la colonia dado que buscan el alimento, reparan el nido, defienden el nido de enemigos e intrusos, pero no tienen la capacidad de dejar descendencia dado que son infértiles. Su tiempo de vida es más acotado, de un mes a un año. El macho participa en la fecundación de las hembras que intentarán fundar nuevas colonias (Fernandez, 2003). En general, las colonias de HCH son fundadas por una reina solitaria que en su tórax presenta reservas para afrontar un período largo hasta que sus hijas nazcan y permitan sustentar la colonia con su actividad de corte. Este proceso se denomina “haplometrosis”, y por lo general de monoginia primaria, es decir que no se añaden más reinas una vez formada la colonia. (Mariconi, 1970, Hölldobler y Wilson, 2011). Sin embargo, existen registros de fundación ocasional de colonias entre 3 o 4 reinas (pleometrosis) en especies tan derivadas como *Atta capiguara* o *A. texana* fenómeno más común en las Attini ancestrales, aunque la tendencia es a la monoginia en todos los grupos (Fernández-Marín et al., 2004).

El sistema de organización de las hormigas es complejo y se denomina “superorganismo”, es decir una colonia que tiene muchos atributos de un organismo pero que se encuentra situada a un paso superior en la jerarquía de la organización biológica. Los elementos fundamentales son individuos que cooperan entre si para garantizar la subsistencia de todos los miembros de la colonia (Hölldobler y Wilson, 2009). Estas formas de vida permite reemplazar rápidamente las bajas individuales -por ejemplo, que pueden suceder durante el forrajeo o mientras se defiende el nido- por



medio de una casta reproductora. Los superorganismos presentan un grado avanzado de eusocialidad (colonia verdaderamente social), es decir que: los individuos adultos estén divididos en castas reproductoras y castas obreras no reproductoras; coexisten en el mismo nido, individuos adultos con dos o más generaciones; y las obreras no reproductoras se encargan de cuidar a las crías. De esta manera, la ventaja de vivir en sociedad, les permite desplazar a los solitarios de los sitios más convenientes de anidar y forrajear, dado que pueden ser competidores directos.

Las HCH presentan una casta obrera caracterizada por especímenes de muy distintos tamaños, como se puede apreciar en una colonia de *Atta* (Weber, 1972; Mackay y Mackay, 1986; Serna y Correa, 2003; Hölldobler y Wilson, 2011). Sin embargo, en el género *Acromyrmex* no se encuentran las obreras mayores conocidas como “soldados” (Mariconi, 1970). En una colonia se presentan tres grupos de especímenes: reina, obreras y machos. La presencia de machos y hembras se debe a la facultad que posee la reina de colocar huevos no fertilizados (haploides) que darán origen a zánganos por partenogénesis, y huevos fertilizados (diploides) que originan las diferentes subcastas de obreras especializadas como jardineras, forrajeras, soldados, etc (Hölldobler & Wilson 1990). Es normal que los especímenes que primero salen en defensa de la colonia en hormigueros maduros cuando esta es disturbada, sean los soldados, que a su vez presentan un crecimiento alométrico muy notable entre su cabeza y resto del cuerpo.

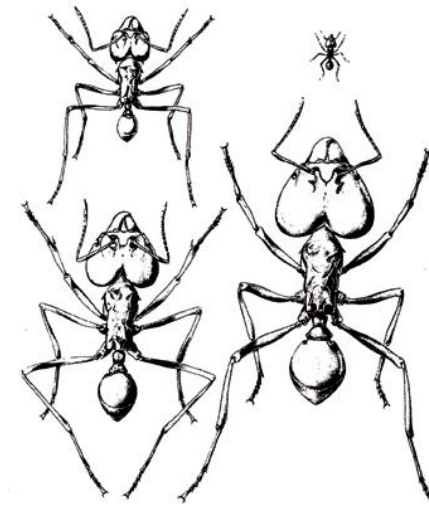


Figura 3.2.1 Subcastas de obreras de *Atta levigata* (Tomado de Hölldobler y Wilson, 2009).

El ciclo de vida de una colonia de hormigas se divide en tres fases: fundación, crecimiento y reproducción (Hölldobler & Wilson 1990). Normalmente, las HCH fundan una nueva colonia con una reina apareada que se aleja de su nido buscando un nuevo sitio. Durante el vuelo nupcial, las reinas fundadoras se acoplan con los machos en el aire (Hölldobler y Wilson, 1990; Cortés-Pérez y León-Sicard, 2003), y luego cada una de ellas aterriza y excava la primera cámara subterránea del nido en la cual empieza a cultivar el hongo simbiote (Weber, 1966; Mueller et al., 2001) que trajo del nido maternal (Hölldobler y Wilson, 1990). En esta etapa, la reina de *Atta* una vez que llega al suelo, realiza movimientos fuertes contra el suelo o con las mandíbulas para romper sus alas, y los músculos mesosomales son paulatinamente reabsorbidos, lo que marca la etapa inicial de un hormiguero (Cherret et al., 1989; Vélez, 1997). Seguidamente, *Atta* procede a la fundación claustral (Fernández-Marín et al., 2004), proceso en el cual se tapa el orificio de entrada a la cámara y en el fondo de esta coloca el trozo del hongo simbiote, que trae en su cavidad infrabucal (cibario) desde el hormiguero madre, y lo abona con excrementos y saliva. *Atta* deposita el hongo directamente en el suelo, en tanto que *Acromyrmex* y otros géneros de la tribu requieren un sustrato de forrajeo sobre el cual la reina deposita el hongo y para ello, las reinas



requieren que la primera cámara sea abierta al exterior (fundación no claustral) (Fernández-Marín et al., 2004).

Desde este momento, la colonia comienza a ser autosuficiente, y se inicia la etapa de crecimiento, donde la labor de la reina se reduce solamente a poner huevos. Luego de colocar los huevos de cría pequeños, en 10 días (Weber, 1972) eclosionan larvas que son alimentadas exclusivamente con el hongo durante 19 días aproximadamente. Este tiempo es el que se toma antes de transformarse en pupa, que inicialmente es blanca y luego se torna rojiza al momento de la écdisis imaginal (aproximadamente a los 40 días). En promedio, la prepupa tiene una duración de 5 días y la pupa de 14. Las obreras toman el control del cuidado de las crías, buscar el alimento, mantener y formar el nido, y de las tareas de defensa. La extensión de esta fase varía entre las especies y depende del clima, por ejemplo en el caso de hormigas cortadoras, se considera madura la colonia cuando lleva tres años de desarrollo aproximadamente, tiempo en el cual se encuentra preparada para formar nuevas colonias anualmente (Mariconi, 1970). Un dato importante es que la reina puede vivir más de 15 años, pero el macho tiene un tiempo de vida más corto, ya que muere luego del vuelo nupcial (Vélez, 1997).

La fase reproductora comienza cuando se colocan huevos no fertilizados (destinados a ser machos) y cuando algunos huevos fertilizados se destinan a convertirse en hembras aladas, es decir la reina coloca huevos haploides y diploides que van a dar origen a zánganos y reinas aladas respectivamente (Mariconi, 1970). Dado que los machos y hembras son más grandes que las obreras, la colonia puede detener su crecimiento. Los alados vuelan lejos del nido para buscar parejas de otros nidos, mientras que los machos perecen después de la cópula. Posteriormente la hembra busca un sitio para anidar, completándose el ciclo de vida de la colonia (Hölldobler y Wilson, 1990).



Los ciclos de vida de la colonia están sincronizados en hábitats que presentan estacionalidad de temperatura y lluvias. En este sentido, los alados comienzan a salir en la época cálida en climas templados, o bien al inicio del período lluvioso de climas tropicales (Kaspari, 2003). Las lluvias favorecen la humedad y friabilidad del suelo, cuya condición es necesaria para que la reina, después de ser fecundada en el vuelo nupcial, cave con facilidad y rápidamente su primera cámara, donde se oculta de los enemigos naturales (principalmente depredadores) y empieza con su nueva colonia. Este proceso es observado cuando hembras y machos salen a volar en forma de enjambres sobre los diferentes hormigueros, donde se produce la “zona de apareamiento”. Ahí se produce la cópula de la reina con varios zánganos que se presume proceden de hormigueros distintos (Mariconi, 1970), posibilitándose así la recombinación genética (Hölldobler y Wilson, 1990).

Un aspecto importante para que funcione ordenadamente la colonia, es su forma de comunicación. La misma es realizada por las feromonas y los aleloquímicos. Dentro de estos últimos se encuentran las alomonas que tienen acción interespecífica, tanto relación hormiga-planta o con otras especies animales (Serna y Correa, 2003). Por otro lado, la comunicación intraespecífica se produce a través de feromonas de alarma, de repelencia y de marcaje. Actividades como el forrajeo, el cuidado de la colonia y la distribución de desechos están reguladas en buena medida por esta comunicación química (Vélez, 1997; Hölldobler y Wilson, 2011).

3.2.2 Caracterización e identificación de los nidos de *Atta* y *Acromyrmex*.

Como se mencionó anteriormente, las hormigas viven en estructuras subterráneas de tierra y otros elementos inertes. La estructura y tamaño de los nidos son características importantes al momento de identificar las especies de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, ya que el tamaño de las colonias del primer género es significativamente mayor. A modo de ejemplo se estiman alrededor de $2,2 \times 10^6$ individuos en colonias de *Atta sexdens*



sexdens (Cherrett et al. 1989) y 7×10^6 en *A. vollenweideri* (Cherrett et al., 1989, Hölldobler y Wilson, 2011), mientras que las especies de *Acromyrmex* spp. se caracterizan por colonias con pocas cámaras y alcanzan poblaciones de obreras entre 10 y 20×10^3 .

A modo síntesis se describen a continuación la morfología de los nidos de las especies de HCH de los géneros *Acromyrmex* y *Atta* más conspicuas en el sector forestal considerando la distribución geográfica en Sudamérica (Sección 3.1.2). Por otro lado es importante mencionar que el aspecto externo de la colonia permite de forma rápida identificar entre géneros de especies, y en particular entre especies.

3.2.2.1. Nidos de *Acromyrmex*

Los nidos de *Acromyrmex* spp. poseen varias cámaras fúngicas -eventualmente poseen una sola-, cuya tierra suelta aparece o no en la superficie del suelo (Figura 3.2.1). Algunas especies hacen su nido en la superficie y cubierto de paja, fragmentos o residuos vegetales con tierra; mientras que otros construyen bajo tierra. Es por ello que pueden distinguir dos tipos de nido (Bonetto, 1959). Uno está caracterizado por la presencia de un túmulo de fragmentos vegetales y tierra, que puede ser perfectamente abovedado o presentarse como una simple cubierta que prácticamente no se destaca del suelo; y el otro corresponde a aquellas especies que no construyen túmulos y realizan excavaciones en el suelo en forma de galerías de mayor o menor extensión vertical o lateral.

Nidos de *Ac. crassispinus* son subterráneos (Gonçalves, 1961; Fowler, 1985), poco profundos, presentando un montículo de 30 a 60 cm de altura y 50 a 80 cm de diámetro. Generalmente presentan una sola cámara grande con una excavación superficial y totalmente cubierta por hojas secas o material vegetal que involucra el cultivo de hongos. En cambio los nidos de *Ac. subterraneus subterraneus* son más grandes,



alcanzando dos metros de diámetro y en ocasiones recubiertos por hojas secas. *Ac. landolti* presenta un nido en zonas abiertas con dos o tres cámaras pequeñas superpuestas en sentido vertical que puede alcanzar los 4 m de profundidad (Forti et al. 2006). Por otro lado, construyen un pequeño tubo de paja entrelazada que protege al nido contra la lluvia y la inundación (Espina y Timaure, 1977; Navarro y Jaffé, 1985).

Muy semejante a este último, los nidos de *Ac. balzani*, presentando un montículo de palos y otros residuos vegetales (Poderoso et al., 2009). La arquitectura de estos nidos responde a un único agujero de entrada formado por un tubo de paja con residuos vegetales, y una o más salidas con orificios, que junto a ellos se forman montículos semicirculares de suelo suelto. Construye nidos subterráneos con una profundidad máxima de 2 m. Sus nidos poseen un máximo de 5 cámaras, y rara vez hay un pequeño “tubo” o “torre” hecho de paja en el orificio de entrada del nido (Forti et al., 2006). *Ac. striatus* presenta varias cámaras pequeñas, localizando sus orificios sobre un área limpia de vegetación sin ninguna elevación o túmulo. En este caso, los restos vegetales y de tierra extraída se diseminan al azar a cierta distancia de las bocas del nido (Bonetto, 1959).

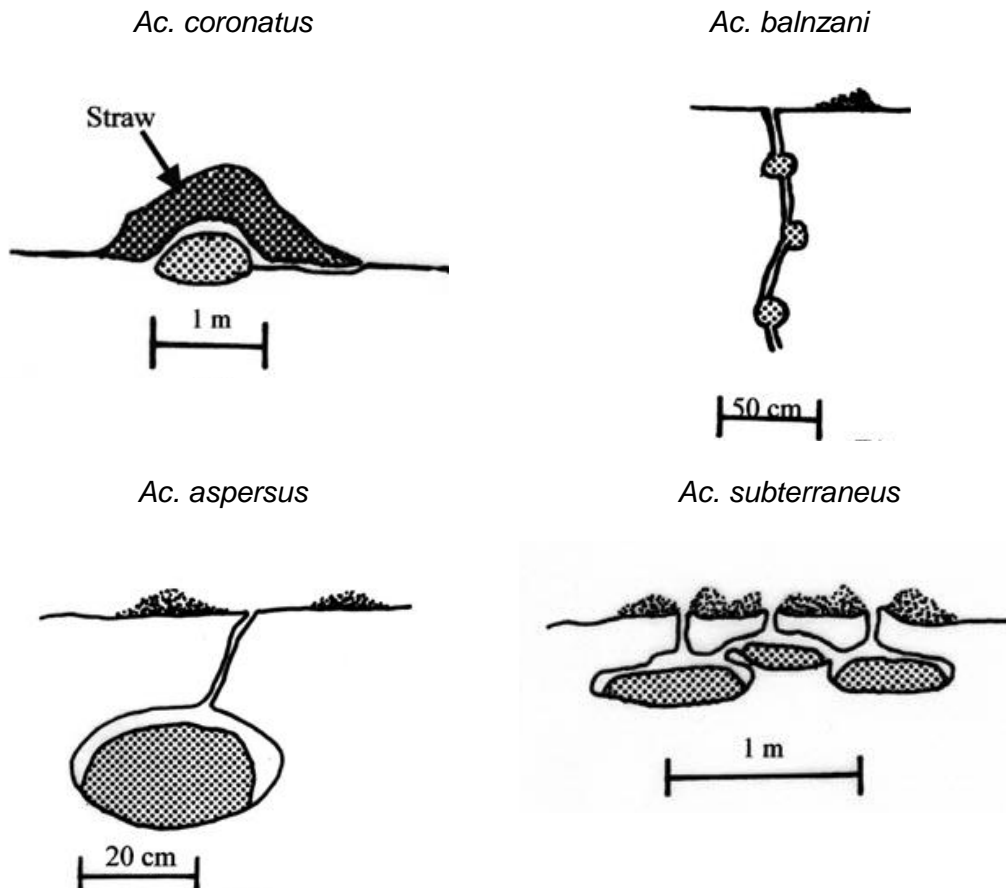


Figura 3.2.1. Esquemas generales de nidos de algunas especies de *Acromyrmex* spp. Tomado de Forti et al. 2006.

Los nidos de *Ac. lobicornis* presentan un túmulo bajo y ancho, de forma subconica; que en la zona puede medir hasta 80 cm de altura y 100 cm de diámetro (Farji-Brener, 2000). El montículo está construido con abundante tierra y algunos trozos de vegetales. Dentro de él, se alberga una gran cámara de hongos situados a escasa profundidad muy cerca de la superficie (Bonetto, 1959; Weber, 1982). En cambio *Ac lundii* presenta un comportamiento diferente dado que presenta una sola cámara de hongos llamada "olla" (Roces, *com. per.*). Al comienzo de su formación no presenta ninguna construcción superficial, apareciendo solo los orificios de ingreso, pero al poco tiempo comienzan a aparecer restos de vegetales y remanentes de hongos con tierra que ocupan la superficie del nido. La altura máxima ronda entre los 40 a 50 cm y un diámetro excepcional de 2 m, presentando un solo orificio en el ápice (eventualmente varios laterales a distinta altura) (Bonetto, 1959).



Ac heyeri construye nidos característicos con túmulos bien abovedados, que no sobrepasan una altura de 50 cm y su base presenta un contorno circular que puede medir hasta 1,5 m (Bonetto, 1959). Los materiales de la construcción son de paja de restos vegetales (preferentemente trozos de gramíneas) con tierra removida, y eventualmente recostado sobre algún árbol, que protegen al hongo.

3.2.2.2. Nidos de *Atta*

Los nidos del género *Atta* presentan la particularidad de tener decenas de cámaras subterráneas comunicadas entre sí por medio de túneles o galerías y con la superficie del suelo. Sobre la superficie de suelo, se presenta un montículo de tierra suelta que se forma por la extracción de tierra dentro de las cámaras (Figura 3.2.2 a, b). Generalmente se suele diferenciar una sede aparente (sobre la superficie de suelo) que es utilizado en la identificación de las especies, y otra sede real que corresponde a la toda la región subterránea donde se encuentran las cámaras bien agrupadas. En el caso particular de *Atta capiguara*, la sede real se encuentra fuera del perímetro de la sede aparente (Amante, 1967b). Sobre la superficie se pueden observar orificios con tierra suelta o compactada que sirve como una característica auxiliar en la identificación. Esos orificios son pequeñas aberturas que sirven de entradas y salidas para las obreras y pueden participar en la ventilación interna del nido. Además es posible que determinadas especies ubiquen esos orificios lejos del centro del nido, a unos 10, 30 o 50 metros (Mariconi, 1970). El aire caliente compuesto mayoritariamente por CO₂ sube por los conductos centrales principales, y simultáneamente el aire fresco es incorporado al interior por las aberturas externas. La ubicación de las “torretas de ventilación” –también denominados a estos orificios- varían en función de la época del año, y son característicos de *Atta vollenweideri*.



Las características morfológicas de los nidos de este género dependen de la edad de la colonia y de la profundidad de suelo efectivo. El área del nido y el número de bocas de ingreso al nido están altamente correlacionadas con la edad de la colonia (Jonkman, 1980a). En general las colonias llegan a su tamaño máximo a partir de los 3 años de edad donde es considerado como nido adulto, pero anualmente tienden a ensanchar su tamaño (Simas et al., 2002) por la zona activa del nido, caracterizada por tener tierra removida alrededor de las bocas de ingreso (Jonkman, 1980b) que acarrear de las excavaciones subterráneamente (Moreira et al., 2004a, b; Moser, 2006).

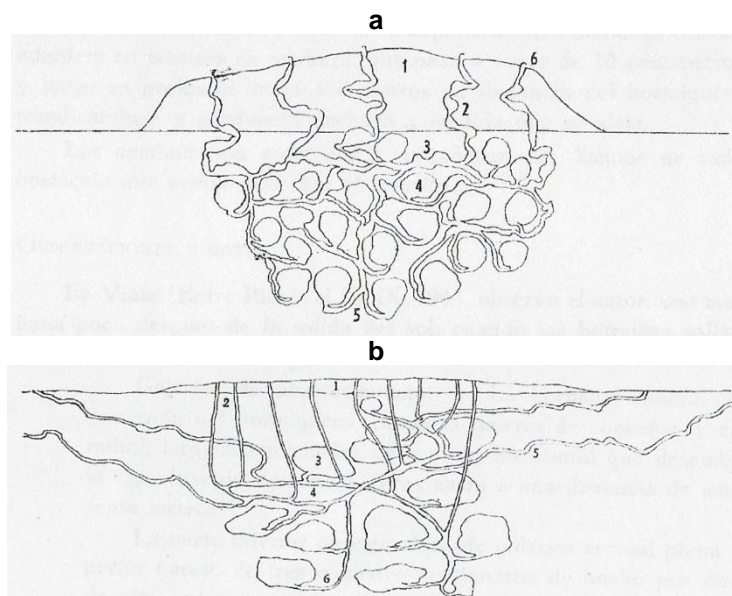


Figura 3.2.2. Esquema general de un nido de *Atta vollenweideri* (a) y *A sexdens* (b). Tomado de Daguerre (1945).

Atta vollenweideri, es una especie que presenta la particularidad de construir nidos tipos cónicos (Figura 3.2.2 a) con una parte aérea (sede aparente) que puede alcanzar el metro de altura y seis metros de diámetro, y una parte subterránea (sede real) que puede alcanzar cinco metros de profundidad (Bonetto, 1959; Jonkman, 1976). Externamente presentan un montículo de tierra de forma circular, con aspecto de cono truncado al que comúnmente se denomina en la literatura portuguesa como “murundú” (Simas et al., 2002). En la superficie externa de los nidos se localizan los caminos de acarreo y bocas de entrada, ambas utilizadas por las hormigas obreras, cargadoras y cortadoras para introducir el material cosechado, patrullar la periferia del nido, transportar tierra de las



excavaciones internas o bien, para retirar eventualmente residuos de la colonia (Holldobler y Wilson, 2011). En general los nidos se ubican en regiones topográficas planas, cercanos a ríos o arroyos, y próximos a la base de árboles y arbustos, raramente se encuentran a campo abierto (Carvalho y Tarragó, 1982).

En cambio *A. sexdens rubropilosa*, *A. laevigata* y *A. bisphaerica* presentan un montículo de tierra de escasa altura (Figura 3.2.2 b). Particularmente los orificios de *A. sexdens rubropilosa* presentan una forma de volcán, mientras que los de *A. laevigata* los orificios se encuentran al mismo nivel de la tierra suelta al igual que *A. bisphaerica*. Nidos de *A. laevigata* presentan un montículos de tierra importante y causan irregularidad en la superficie del área verde (Montoya-Lerma et al., 2006). Los nidos de *A. cephalotes* pueden tener un metro de altura y dos metros de diámetro (Weber, 1966; Gallo et al., 1988), se encuentran en sombríos y presentan túneles subterráneos.

3.2.3. Función de las hormigas en los ecosistemas.

Como se mencionó anteriormente, las HCH son considerados “ingenieros del ecosistema” dado que afectan directamente el flujo de energía y materia en los ecosistemas al construir y mantener sus nidos (Jones et al., 1994; Meyer et al., 2011, 2013; Leal et al., 2014). Además modifican positiva o negativamente los hábitats de otras especies (Farji-Brener y Illes, 2000; Della Lucia, 2003; Hull-Sanders y Howard, 2003; Meyer, 2008). En este sentido, muchos artrópodos viven dentro de los nidos, y hasta en algunos casos en los mismos cuerpos de las hormigas. Los nidos de hormigas pueden estar cubiertos con plantas, permitiendo el desarrollo de la fauna de la rizosfera, siendo posible crear parches de enriquecimiento micorríticos (Friese y Allen, 1993) que ayudan al establecimiento de plantas (Allen et al., 1989) debido a la dispersión de esporas de hongos (McIlveen y Cole, 1976). En este caso, ambos grupos de organismos actúan como ingenieros del ecosistema en forma sinérgica, con efectos diferentes sobre



los procesos del suelo, pero compartiendo el incremento las concentraciones de determinados nutrientes (Petal et al., 1977).

Es importante mencionar que durante años, la comunidad científica se ha concentrado en demostrar el impacto que tienen las HCH como consumidores de la comunidad vegetal en ambientes naturales como en ecosistemas implantados (ver punto 3.3). En la última década se ha comenzado a estudiar cual es el impacto -ya sea positivo o negativo- que provocan estos organismos sobre los componentes del ecosistema, fundamentalmente el suelo y la vegetación. En el caso de *Acromyrmex* spp, se ha demostrado que los nidos afectan a los ecosistemas templados, enriqueciendo el suelo, modificando los patrones de vegetación y siendo refugios de especies vegetales raras durante periodos de alto estrés hídrico (Farji-Brener y Ghermandi, 2000, 2004, 2008). En particular, *Ac lobicornis* es la única especie de HCH encontrada en la región árida de la Patagonia, y coloca su material de desecho en la superficie del suelo mejora sus condiciones para el establecimiento de plantas (Tadey y Farji-Brener, 2007)

Existen abundantes evidencias de que la construcción de los nidos modifica las propiedades física y químicas del suelo, diferenciándolo del suelo adyacente (Farji-Brener, 1992). La construcción de los nidos es una característica de la HCH, en particular las del género *Atta*, ya que movilizan gran cantidad de suelo al construir cavidades y túneles subterráneos para albergar a los individuos de la colonia, como también, para garantizar las condiciones ambientales adecuadas del hongo que cultivan (Kleineidam y Roces, 2000; Bollazzi et al., 2008). Un nido adulto de *Atta* puede contener entre 300 a 7800 cámaras desde la superficie de suelo hasta los 7 metros de profundidad (Stahel y Geijskes, 1939; Jonkman, 1980), y pueden movilizar entre 30 y 40 toneladas de suelo (Autuori, 1942; Bucher y Zuccardi, 1967; Bucher, 1982).



Se ha demostrado que desde el punto de vista edafológico, los nidos de HCH incrementan el contenido de nutrientes y materia orgánica del suelo (Haines, 1975; Sousa-Souto et al., 2007). Estas modificaciones podrían ser explicadas por los procesos de mineralización y descomposición de alimentos (Sternberg et al., 2007; Folgarait, 1998; Petal, 1978; Lobry de Bruyn y Conacher, 1990), y beneficiado por un aumento del drenaje y aireación a través de la formación de galerías subterráneas. En Costa Rica se determinó que la presencia de HCH es un elemento modificador importante en el desarrollo en los suelos (Alvarado et al., 1981; Cherret, 1989) afectando al drenaje local (Gotwald, 1986). En las sabanas tropicales de Venezuela, la presencia de *A laevigata* provocó un cambio en las propiedades químicas del suelo en los primeros 20 cm de profundidad (Farji-Brener y Silva, 1995). Estudios similares del Este amazónico indican que *A sexdens* no sólo modifica los horizontes superficiales, sino también en profundidad, mejorando la penetrabilidad del suelo (Alvarado et al., 1981; Moutinho et al., 2003). Similares resultados fueron obtenidos en *A vollenweideri* en bosques nativos de la ecorregión del Espinal en Argentina (Diaz et al., 2016).

Pocos estudios han revelado cuáles son las variables edáficas que pueden afectar a la colonización de las HCH (Bento et al., 1991, Diehl-Fleig y Rocha, 1998; Araújo et al., 2003). En este punto existe desconocimiento de la interacción suelo-hormiga, pero es ampliamente conocida la importancia directa del suelo para estos géneros de hormigas en los primeros meses del desarrollo del nido por parte de la reina fundadora, momento en el cual la colonia no depende de la vegetación (Eidmann, 1936; Stahel y Geijskes, 1939; Autuori, 1941; Hölldobler y Wilson, 1990; Fernández-Marín y Wcislo, 2005; Augustin y Lopes, 2008; Zanetti, 2007). Las hipótesis plantean que puede existir alguna incompatibilidad entre el hongo que las hormigas llevan para la fundación y compuestos orgánicos de la materia orgánica del suelo que provoquen la muerte de las hifas. Por estas hipótesis es que las HCH –en particular *Atta* spp.- preferirían suelos con bajos contenidos de materia orgánica para fundar la colonia.



Un aspecto importante en ecología de las HCH, es el efecto sobre la vegetación. La diversidad de las comunidades vegetales, y en especial, su organización en función de factores bióticos y abióticos constituye un tema central de la botánica y ecología (Begon et al. 2005). En particular, la herbivoría es un factor importante que genera mosaicos espaciales con variaciones en la composición y organización de una comunidad vegetal. En este sentido las HCH juegan un papel importante dado que pueden alterar la vegetación y la dinámica del paisaje (Farji-Brener, 1992). Estudios demuestran cambios en la vegetación adyacente a los nidos de HCH (Nowak et al., 1990; Brown y Human, 1997; Farji-Brener y Ghermandi, 2004; Sosa y Brazeiro, 2010; Farji-Brener y Werenkraut, 2015; Sabbattini et al., 2017), pero hasta el momento se desconoce si la causa y el origen de esas modificaciones es debida solamente a la perturbación edáfica, o por efectos de la herbivoría, o bien por una combinación de ambos.

Por otro lado, los cambios en la estructura de la vegetación (ejm. deforestación) provoca modificaciones sobre la demografía de *Atta* y *Acromyrmex*, lo que llevó a generar la hipótesis del forrajeo apetecible (Farji-Brener, 2001). Esta hipótesis plantea que un ecosistema situado en una sucesión secundaria amplifica el efecto de la herbivoría de las HCH, dado que presentaría preferencia por plantas pioneras (Blanton y Ewel, 1985; Berish, 1986; Nichols-Orians y Schultz, 1990) con pocas defensas químicas (Coley et al., 1985). Por ello, ambientes caracterizados por una vegetación secundaria joven, como son ambientes modificados eventos naturales o actividades antrópicas (ejm. bosques secundarios, bordes de bosque maduro, sitios de árboles caídos, entre otros), pueden sustentar altas densidades de nidos en comparación con hábitats caracterizados por una vegetación de sucesión avanzada (Farji-Brener, 2001). Las evidencias indirectas que apoyan a estas hipótesis enfatizan el significado de los cambios en la vegetación para este insecto (Haines, 1978; Farji-Brener y Illes, 2000; Farji-Brener, 2001; Peñaloza y Farji-Brener, 2003; Urbas, 2004; Urbas et al., 2007).



3.3 IMPACTO ECOLÓGICO Y PRODUCTIVO EN ECOSISTEMAS FORESTALES.

Teniendo en cuenta los múltiples roles ecológicos que las HCH desempeñan en los ecosistemas naturales, es útil preguntarse ¿por qué se han convertido en plagas dañinas para agroecosistemas?. En primer lugar, en ecosistemas naturales gobiernan fuerzas internas y externas que participan en el proceso de autoregulación, y que evitan el crecimiento desmedido de una población determinada. Por lo cual es necesario entender cuáles son los mecanismos ecológicos que determinan la distribución y abundancia de estos insectos (Camargo et al., 2006).

En segundo término, la selección de las plantas huésped es un punto clave en las HCH, dado que define el comportamiento de la actividad forrajera en función de la calidad de las hojas. La preferencia comienza por hojas jóvenes donde sus tejidos presentan alto contenido de humedad y nutrientes. Posteriormente las hojas maduras dado que tienen tejidos fibrosos con mayores concentraciones de lignina y carbohidratos estructurales, difíciles de cortar y digestión por parte del hongo. Desde el punto de vista nutricional, presentan menor calidad (Howard et al., 1988), siendo perjudicial la presencia de metabolitos secundarios como fenoles, alcaloides, terpenos, taninos y otros componentes químicos (Hubbell et al., 1984). Por estas razones, se explica por qué son pocas las especies de HCH, fundamentalmente *A. cephalotes*, *A. sexdens*, *A. laevigata* y *A. vollenweideri*, así como *Ac. balzani*, *Ac. rugosus*, *Ac. lobicornis*, *Ac. heyeri*, entre otras, ocasionan daños importantes en ecosistemas naturales, pero fundamentalmente antrópicos.

En sistemas cultivados, el uso de fertilizantes químicos favorece al ataque de HCH. Este comportamiento se produce a causa de las altas concentraciones de nitrógeno foliar y fósforo en las plantas, favoreciendo el crecimiento de los hongos. En cambio, bajos niveles de hierro, manganeso y aluminio, alteran su crecimiento (Berish, 1986). En este



sentido, se determinaron en áreas abiertas que las plantas fertilizadas de *Piper arieianum* Steyermer eran más propensas a ser defoliadas por *A. cephalotes* que las no fertilizadas. Resultados similares obtuvo Giraldo-Echeverri (2005) en las plantaciones de *Montanoa quadrangularis*. Un factor que puede favorecer el aumento de las poblaciones de HCH en los sistemas antrópicos, está relacionado con la preferencia intrínseca que tienen las HCH sobre especies vegetales que no se encuentran en ecosistemas naturales. Por esta razón, podría explicarse la hipótesis de que las HCH puedan o se hayan convertido como plagas importantes en cultivos de plantas domesticadas (Montoya-Lerma et al., 2012).

La información sobre la magnitud de los daños y perjuicios económicos causados por HCH es deficitaria (Della Lucia, 2003) y se encuentra muy dispersa. La mayoría de las especies de HCH cumplen con la definición de plaga vegetal dada por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO, 2010): “*cualquier especie, cepa o biotipo de planta, animal o agente patógeno nocivo para plantas o productos vegetales*”, pero no todas las especies de HCH son verdaderas plagas, sino endémicas y están geográficamente restringidas (Fowler et al., 1989). Es por ello que Montoya-Lerma et al. (2012) define a las HCH como plaga cuando “...su presencia y abundancia amenaza el retorno o el beneficio de una inversión de una producción agropecuaria”.

Teniendo en cuenta la clasificación de plagas, solo 5 de las 37 especies HCH estarían consideradas como plagas primarias: *Atta capiguara*, *A. cephalotes*, *A. laevigata*, *A. sexdens* y *Acromyrmex octospinosus* (Fowler et al., 1989). El número relativamente pequeño de estas especies que adquieren este estatus, probablemente se deba al hecho de que la polifagia amplia es inusual entre los herbívoros tropicales (Janzen, 1981). Se han hecho pocos intentos para cuantificar los umbrales económicos de HCH, debido a la dificultad inherente de manipular las poblaciones y la impredecibilidad de los



ataques de hormigas contra las plantas. Un método accesible y rápido de evaluar la tasa de herbivoría de HCH fue desarrollado para *A. colombica*, estimando el número de fragmentos de desecho depositados sobre los montículos de basura (Herz et al., 2007). Sin embargo este método tiene la limitante de que no todas las HCH que depositan el material de desecho fuera de sus nidos.

En pastizales neotropicales, los géneros *Atta* y *Acromyrmex* tienen el potencial de forrajear una cantidad considerable de gramíneas, reduciendo considerablemente la capacidad de carga (Robinson y Fowler, 1982; Lapointe, 1993; Serrano et al., 1993). Estudios realizados en Colombia indican que la instalación de pasturas artificiales se ven perjudicadas gravemente (Serrano et al., 1993). Sumado a esto, las cámaras huecas de los nidos abandonados presentan un peligro físico a los animales o maquinarias que transitan. Fowler y Saes (1986) indican que la presencia de estos nidos no solo compiten con el pastoreo bovino de Paraguay y Brasil en estos ambiente, sino que además reduce el valor de la tierra.

Investigaciones en Sudamérica afirman que las HCH forrajea el 15% anual de la vegetación de un bosque tropical (Wirth et al., 2003) y alrededor del 50% de ellas son especies herbáceas (Vasconcelos y Fowler, 1990). Esta herbivoría reduce la capacidad reproductiva de las especies (Barbosa, 2009), generando espacios sin vegetación en los bosques, promoviendo la entrada de luz, y modificando la estructura y adaptación de las especies presentes (Meyer, 2008; Correa et al., 2010). Por otro lado, el incremento del stock de nutrientes disponibles en las áreas cosechadas (Moutinho et al., 2003; Sousa-Souto et al., 2007) debido a una acumulación de material utilizado por los hongos (Sternberg et al., 2007), y sumado al aumento de la permeabilidad de suelo (Moutinho et al., 2003), provoca una alteración de la composición, estructura y dinámica de las especies de la comunidad vegetal en las adyacencias del nido (Garrettson et al., 1998; Correa et al., 2010; Meyer et al., 2011). Además, la actividad forrajera de las HCH



cambia la estructura de la comunidad arbórea durante el proceso de regeneración natural (Vasconcelos y Cherrett, 1997). Otros estudios demuestran este efecto de la herbivoría. En líneas generales, un nido puede cortar, cargar y procesar entre 22 y 940 kg de material vegetal anual en forma de millones de pedacitos de hojas y flores (Stahel y Geijskes, 1939; Herz et al., 2007). Esta cantidad puede representar el 2,5% de la vegetación a nivel de paisaje, 12,5 a 15% teniendo en cuenta el área de forrajeo de un nido (Wirth et al., 2003; Urbas et al., 2007), o una reducción de 18% en la cobertura del dosel arbóreo.

Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, las HCH no solo cortan grandes cantidades de vegetación en ecosistemas naturales, sino también concentran su actividad en los antrópicos, causando daños económicos importantes en los cultivos forestales (ejm. *Pinus* spp., *Eucalyptus* spp.), agrícolas (ejm. *Citrus* spp., *Theobroma cacao*, *Manihot esculenta*, *Coffea arabica*, *Zea mays*, *Gossypium hirsutum*) y en los pastizales naturales o pasturas implantadas donde se desarrolla la ganadería extensiva (Della Lucia, 2003; Zanetti, 2007; Meyer, 2008).

En varios países neotropicales, las HCH son un factor limitantes en la silvicultura, especialmente en las plantaciones jóvenes (Blanton y Ewel, 1985; Cherrett, 1986; Jaffe, 1986; Vilela, 1986; Fowler et al., 1986a; Folgarait et al., 1996; Della Lucia, 2003; Pérez et al., 2011). Son considerados las principales plagas de las plantaciones forestales brasileñas (Mariconi, 1981) causando pérdidas directas como la muerte de las plántulas y la reducción del crecimiento de los árboles, así como indirectas, por disminuir la resistencia de los árboles a los insectos y patógenos (Zanuncio et al., 1996). Vilela (1986) determinó que el control de hormigas representa el 75% de los gastos de una reforestación en empresa forestal de Brasil. Un reciente informe revela que *Acromyrmex* spp. ocupa el 98% de las áreas de *Pinus* spp. de la Mesopotamia Argentina, y su control



implica un 5% de los costos totales de plantación, representando el 75% del presupuesto total del manejo de plagas de una plantación (Cantarelli et al., 2006).

Teniendo en cuenta los impactos económicos, los estudios se concentran en determinar cuál es el impacto que tiene la actividad forrajera de las HCH en agroecosistemas. En plantaciones de coníferas en Brasil y Venezuela indican que las HCH desfoliaron entre 14% y 50% de plántulas (Jaffe, 1986; Vilela, 1986; Antunes y Della Lucia, 1999; Cantarelli et al., 2008). El daño sobre hojas de árboles jóvenes puede causar una reducción del 32% en altura, 25% en la circunferencia y hasta el 60% de pérdida de madera (Della Lucia, 2003). Ese daño en hojas provoca una reducción del área fotosintéticamente activa, asignando los recursos a la emisión de nuevas hojas a expensas de su crecimiento (Freitas y Berti Filho, 1994). Ahora bien, cuando el grado de defoliación es completa, la reducción del volumen del árbol puede ser alto, ya que el crecimiento depende principalmente de la fotosíntesis, y en ese punto las HCH provocaron un daño irreversible.

Una simulación de la defoliación artificial que causarían las HCH en *Gmelina arborea* y *Pinus caribaea*, demuestra que la especie de pino fue más afectada por defoliaciones sucesivas, reduciendo un 12% en el aumento de altura, un 17,4% en el crecimiento del diámetro, y produciendo la muerte del 11,7% (Ribeiro y Woessner, 1980). Sin embargo, la reducción en el crecimiento de altura y diámetro fue mayor en *P. taeda* durante los primeros 12 meses de crecimiento de la planta, pero si la defoliación ocurre entre los 12-24 meses de edad afecta sólo a la altura (Cantarelli et al., 2008). Otros estudios sobre la misma especie demuestran que una plantación 1 mes de edad con una defoliación completa presenta una pérdida de 13,3% en altura y 20,0% en diámetro 1 año después (Reis Filho et al., 2011). La misma metodología realizada en especies de *Eucaliptus grandis*, dieron como resultado una reducción en el diámetro de la planta y el aumento de altura (78,9% y 60,7%, respectivamente), cuando la intensidad de la



defoliación es del 100% durante el invierno (Freitas y Berti Filho, 1994). Una única defoliación redujo el volumen total de madera en un 37,9% mientras que tres defoliaciones reducen el 79,7% del volumen total (Mastrangolo et al., 2010).

Zanetti et al. (1999, 2000a) determinaron que altas densidades de nidos afecta directamente y negativamente a la productividad en plantaciones de eucaliptos. Existen registros sobre la densidad de los nidos, obteniendo 30 colonias.ha⁻¹ de *Atta* (Jaffe, 1986) y hasta 200 colonias.ha⁻¹ *Acromyrmex* en plantaciones forestales brasileñas (Cherrett, 1989). En este sentido, la bibliografía indica que *A sexdens* y *Ac laticeps nigrosetotus* son dos especies con altas densidades que anidan en las plantaciones forestales de eucaliptos en Minas Gerais (Aráujo et al., 1997). A pesar de que *Ac laticeps nigrosetotus* no fue catalogado como una plaga principal por Fowler et al. (1989), otros autores han considerado que esta hormiga es perjudicial en estas plantaciones (Marsaro et al., 2007). En la misma región se indican que el nivel de daño económico (NDE) sobre *Eucalyptus* spp varía según el estado fisiológico. Los resultados indican que el NDE es entre 13,4 y 39,2 m² de nidos.ha⁻¹ de *Atta* spp reduciendo la producción de madera hasta 0,13 m³.ha⁻¹ (Souza et al., 2011). En cambio Hernández y Jaffé (1995) encontraron que densidades superiores a 30 nidos.ha⁻¹ de *Atta laevigata* en plantaciones de *Pinus caribaea* de las Sabanas de Venezuela, pueden producir una reducción de más del 50% de la producción de madera.

Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, el impacto sobre la forestación varía en función del momento en que se realiza la defoliación. La intensidad de forrajero es mayor durante los tres primeros años de la plantación. Una defoliación completa durante los primer año de vida de *Eucalyptus grandis* redujo el crecimiento (Mastrangolo et al., 2010), mientras que dos consecutivos resultaron en la muerte del árbol (Lewis y Norton, 1973). Sin embargo, Mendes Filho (1979) demostró que la muerte de los árboles se produce si el ataque de la HCH perdura por tres años consecutivos.



La reducción promedio de la madera producida para todas las especies de eucaliptos fue del 0,87% para cada 2,76 m² de colonia de hormigas por hectárea, en la región de la Sabana Brasileña. *Corymbia citriodora* “eucaliptus moteado” presentó la mayor reducción (3,26%), seguida de *Eucalyptus tereticornis* (1,78%) y *E. camaldulensis* (0,68%), sin embargo no se observó efecto en *E. cloeziana* y *E. urophylla*, lo que indicaría mayor resistencia al ataque o una recuperación más rápida después de la defoliación (Zanetti et al., 2003).

Estudios particulares para *A sexdens* muestran que está ampliamente distribuida por Sudamérica y genera severos daños en plantaciones forestales. Su densidad disminuye en Paraguay, siendo casi inexistente en Argentina, donde *Ac. lobicornis* es la principal plaga de la agricultura y la silvicultura (Pilati et al., 1997; de Coll, 2003). Las tasas de defoliación de *Ac. lobicornis* se encuentran en el rango de 2,5-8,5 kg de material vegetal.colonia⁻¹.año⁻¹, mayor que cualquier otra especie *Acromyrmex* spp. (Pilati et al., 1997). Varias especies de este género, pero especialmente *Ac Landolti*, son responsables de los daños a diversos cultivos agrícolas (principalmente pastizales y árboles forestales) en Uruguay (Zolessi y Philippi, 1998). Un ataque de *Acromyrmex* spp. reduce el crecimiento en diámetro y altura de *P. taeda* durante los primeros 2 años de siembra en la región mesopotámica de Argentina (Cantarelli et al., 2008).

A modo de resumen, Fowler et al. (1990) elaboraron un primer listado de las HCH, presentando su distribución y estatus relativo de la plaga según la base bibliográfica. Posteriormente, Montoya-Lerma et al. (2012) presenta un listado actualizado sobre especies de HCH que afectan agroecosistemas de Sudamerica (Cuadro 3.3.1). En el caso de especies del género *Atta*, solamente *Atta capiguara* fue considerado como cortadora de monocotiledóneas pandémica, y *A. sexdens* no fue incluida en la lista. De igual modo *A. sexdens rubropilosa* es muy perjudicial en áreas forestales (Araujo et al.,



1997; Oliveira et al., 1998), lo cual debe considerarse como plaga (Della Lucia, 2003). En el mismo estatus se incluiría a *A. laevigata*. En el caso de *Acromyrmex* spp., ninguna de ella fue considerado como plaga severa, sin embargo, en Uruguay, *Ac. lundii* fue considerado plaga importante por Zolessi y Gonzáles (1978). En Brasil, *Ac. subterraneus* es considerado plaga en áreas reforestadas (Gomides et al., 1997). Otras especies de este género pueden convertirse en amenazas serias, cuando sus nidos son de difícil localización y su densidad es alta.

Cuadro 3.3.1. Listado de especies de HCH mas importantes consideradas plagas en agroecosistemas de Sudamerica. Tomado y modificado de Montoya-Lerma et al., 2012.

Especie de HCH	Preferencia de Corte	Impacto de la plaga
<i>A. cephalotes</i>	Cacao, citrus, café, algodón, maíz y mandioca. Plantaciones de pino y eucaliptus.	Muy amplio
<i>A. sexdens</i>	<i>Eucalyptus grandis</i> , <i>Pinus elliotii</i> , <i>P. taeda</i> , <i>P. caribaea</i> . Esta hormiga presenta un hábito forrajero de tipo oportunista, utilizando una amplitud de recursos vegetales (plántulas, juveniles, flores, hojas muertas, entre otros)	Amplio/Muy amplio
<i>A. laevigata</i>	<i>Eucalyptus</i> spp., <i>P. caribaea</i> , y plantaciones urbanísticas de <i>Clitoria fairchildiana</i> “sombbrero”, <i>Anacardium occidentale</i> “castaña de cajú” y <i>Schinus terebinthifolius</i> “pimentero brasileño”	Amplio
<i>A. capiguara</i>	Pastizales y caña de azúcar	Reducido
<i>A. bispherica</i>	Caña de azúcar, y pastizales de gramíneas	Reducido
<i>A. texana</i>	Plaga muy seria de <i>P. taeda</i> , especialmente durante la estación de invierno cuando en ausencia de pastizal comienzan a cortar los brotes del pino	Reducido
<i>A. vollenweideri</i>	Pastizales y bosques nativos	Reducido
<i>Ac. balzani</i>	Plantas herbáceas	Amplio
<i>Ac. laticeps</i>	Dicotiledóneas y gramíneas en general	Amplio
<i>Ac. rugosus</i>	Matorrales, bosques en regeneración de <i>Eucalyptus</i> spp.	Amplio
<i>Ac. landolti</i>	Domina en <i>P. elliotii</i> y <i>P. taeda</i> , y además en pastizales y arbustales	Amplio
<i>Ac. subterraneus</i>	<i>Pinus</i> spp. y <i>Eucalyptus</i> spp.	Reducido/Amplio
<i>Ac. crassispinus</i>	<i>Pinus</i> spp. y <i>Eucalyptus</i> spp.	Amplio
<i>Ac. lobicornis</i>	<i>P. taeda</i> , <i>P. ponderosa</i> “pino ponderosa”, <i>P. contorta</i> “pino murrayana”, <i>Pseudotsuga menziesii</i> “pino oregón” y <i>Austrocedrus chilensis</i> “ciprés de la cordillera”	Reducido/Amplio
<i>Ac. lundii</i>	Cultivos agrícolas (girasol, sorgo, maíz, y lino)	Amplio
<i>Ac. heyeri</i>	<i>P. taeda</i> , y pastizales naturales	Reducido



3.4 METODOLOGÍAS PARA MONITOREAR EL DAÑO DE LAS HCH.

Algunas empresas del sector forestal brasileño adoptan sistemas de monitoreo de HCH, con el objetivo de aumentar la eficiencia, disminuir los costos de control, y reducir el impacto ambiental de las sucesivas aplicaciones de insecticidas (Caldeira et al., 2005). El monitoreo permite estimar el número y el tamaño de los nidos por hectárea, así como las especies de HCH presentes. Estos parámetros mencionados anteriormente ayudan a tomar decisiones, como por ejemplo aspectos económicos de la plantación en relación al costo-beneficio del control de esta plaga determinado por el nivel de daño económico (Anjos et al., 1993; Zanetti et al., 2003). Es importante tener en cuenta que las empresas forestales deben convivir con un determinado nivel de daño de hormigas, dado que el manejo de plagas consiste en disminuir la población de insectos sin buscar erradicarla.

Los sistemas de monitoreo por productores forestales actuales resultan beneficiosos en comparación con las prácticas tradicionales de recorrida esporádicas por la forestación. Como resultado de ello, no sólo dan respuesta inmediata para el control, sino que proporcionan información sobre cuáles son los efectos en especies cultivadas y nativas (Zanetti et al., 1999, 2000a), y además permiten conocer la dinámica poblacional (Zanetti et al., 2000b).

Un sistema de utilizado en plantaciones de Brasil, consiste en realizar el control sobre el 70% del patrimonio forestal, mientras que el 30% restante sólo se realiza el monitoreo. En este caso el control se realiza cada seis meses a partir del sexto mes de edad. Otros sistemas realizan un monitoreo cada 14 meses, es decir, reducen el 58% de del control, seguido de los costos y contaminación al medio ambiente como de la exposición de los trabajadores responsables de la operación.

La selección en la metodología de muestreo depende de la definición clara de sus objetivos, entre los más importantes se destaca: el tiempo de intervención en el control,



la selección del método de control, la optimización de los recursos, la formación de una base de datos y, por último la evaluación de la eficiencia operativa (Laranjeiro, 1994; Laranjeiro y Lousada, 2000).

El diseño de muestreo de HCH en las áreas cultivadas se basan en método de muestreo aleatorio (Caldeira, 2002), por parcelas fijas (Oliveira et al., 1993; Reis y Zanetti, 2005), por cuadrantes (Reis et al., 2007), por transectas en fajas (Zanuncio et al., 2004; Sossai et al., 2005; Poderos et al., 2009; Reis et al., 2010), utilizando la técnica denominada “peor foco” (Anjos et al., 1993; Zanetti y Zanuncio, 2005), o bien por métodos geoestadísticos (Lasmar et al., 2012). Tales métodos de muestreo se han utilizado en los programas de gestión de HCH y el error de muestreo ha variado entre 10 y 30% con 95% de confianza (Zanetti et al., 2008). Sin embargo, todos estos métodos no pueden proporcionar una buena precisión en todas las superficies plantadas de eucalipto o pino, lo cual resulta necesario elaborar planes de muestreo regionalizados (Reis et al., 2010).

El muestreo aleatorio es el método más común utilizado, utilizando parcelas de tamaño fijo (entre 720 a 1.080 m²) con un ancho entre dos a tres líneas de árboles. Cada parcela se ubica aleatoriamente en el terreno cada 3 o 5 ha, y en ellas se evalúan todos los nidos de HCH identificando la especie y dividiendo por tamaño (Oliveira et al., 1993). Este método también evalúa el número de árboles defoliados y el grado de defoliación. Posterior al trabajo de campo, se analiza la densidad de los nidos por clase de tamaño y se lo vincula con el umbral de daño económico. Luego se procesa la información estadísticamente para determinar si justifica el control, qué tiempo operativo es necesario, y cuál es la metodología de control más adecuada. El tamaño de la parcela depende del error esperado, y de la disponibilidad de tiempo y dinero para realizar el muestreo (Reis y Zanetti, 2005). Es posible que estas parcelas se ubiquen en lugares fijos y sirven como puntos de control permanente cuando el programa de monitoreo es a largo plazo.



El método del cuadrante consiste en distribuir de forma sistemática los puntos de muestreo sobre el terreno, y dividir los sitios de análisis en cuatro cuadrantes. En cada cuadrante, se registra la distancia de la colonia más próxima. De esta manera quedan muestreados cuatro individuos por unidad de distancia entre los puntos. La distancia mínima debe ser un 20 % superior equivalente al doble de la máxima distancia entre colonias. Este método fue utilizado en plantaciones de eucaliptus en Mina Gerais (Reis et al., 2007).

Las transectas fijas en faja, varían en longitud (6-9 m de ancho), siguiendo la hilera de siembra (Figura 3.4.1). Generalmente se utiliza desde la tercera o quinta fila de la plantación, y con una equidistancia de entre 100 a 200 m entre ellos (Zanetti et al., 2008). En sabanas brasleñas, se utilizan transectas de 6 m de ancho por 120 m de largo para estimar la población de HCH (Zanetti et al., 2004).

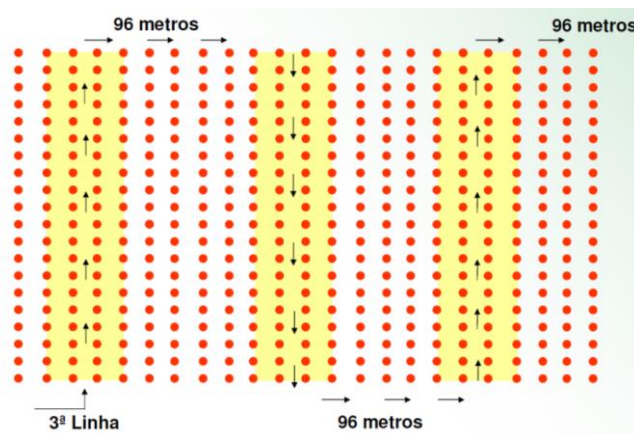


Figura 3.4.1. Esquema del sistema de muestreo en fajas

Por último, la técnica del “peor foco” consiste seleccionar áreas con alta defoliación de árboles. En cada sitio, se registra el tamaño del nido y intensidad del daño. Si la defoliación del árbol es mayor al 30%, entonces requiere un control.



Cada plantación debe ser muestreado a intervalos específicos, preferiblemente dos veces al año durante los primeros 12 meses de crecimiento, y anualmente en plantaciones mayores a 12 meses (Teixeira et al., 2003).

3.5 ESTRATEGIAS DE MANEJO Y CONTROL DE HORMIGAS CORTADORAS

A pesar de todo el trabajo sobre el manejo ambiental de las plantaciones, las HCH están ampliamente adaptadas a los cambios del manejo cultural, lo cual es necesario e importante un control permanente (Laranjeiro y Lousada, 2000). Las HCH se consideran difíciles de controlar, ya que poseen mecanismos físicos y de comportamiento que les permiten soportar la acción de todos los agentes químicos, biológicos, mecánicos y culturales (Dowd, 1992; Santos et al., 2006; Giraldo-Echeverri, 2009). El comportamiento social, las actividades de forrajeo, el cultivo de hongos, y los altos niveles de higiene de cada individuo de la colonia, generan un sistema de alta complejidad estructural. Estos factores, sumado al gran número de especies de HCH y a la preferencia sobre especies arbóreas no nativas, hacen aún más difícil el manejo de esta plaga. Esto se conoce desde hace mucho tiempo, a partir de la célebre frase del naturalista Auguste de Saint-Hilaire, donde afirma que “Brasil debe exterminar las HCH, o bien las HCH aniquilarán a Brasil” (Della Lucia et al., 2014).

Las pérdidas causadas por HCH pueden alcanzar miles de millones de dólares en todo el mundo (Montoya-Lerma et al., 2012), y los costos de controlar estos insectos pueden variar entre el 30 y el 75% de los costos totales de manejo forestal de las plantaciones (Alipio, 1986, 1989). Puntualmente se estimó que el 30% del gasto total en plantaciones de tres ciclos de cosecha de eucaliptus fue destinado al control de hormigas, reduciendo el precio de la madera en un 7,4% (Della Lucia, 2003).

Cuando se trata de grandes zonas boscosas, la descripción de los métodos de control contempla la especificación de productos y equipos de dosificación, y además implica



conocer las dosis de producto, el grado de cobertura del sotobosque para localizar los nidos; controlar las áreas adyacentes (cultivos o forestaciones). Sin embargo, cuando se diseña un sistema de manejo de HCH en bosques implantado, se puede dividir según Laranjeiro y Lousada (2000) en tres etapas: a) previo al corte de la forestación, basados en cebos tóxicos; b) inmediatamente después de la plantación, donde es necesario detener la actividad de corte y es posible utilizar por ejm. bromuro de metilo; y c) una vez establecida la plantación lo que requiere un control para mantener el impacto de las HCH por debajo del nivel de daño económico utilizando estrategias más económicas. Por lo tanto, las estrategias de manejo deben ser diseñadas tomando un criterio múltiple, y por ello la importancia de enfatizar en los productores sobre el monitoreo continuo.

Las prácticas tradicionales para el control de estos insectos se deben erradicar. Por ejemplo, en Santander (Colombia) los pobladores recolectan a las hormigas reinas durante la temporada nupcial de vuelo para ser consumidas. Por otro lado, el uso del fuego, utilización de gasoil sobre el nido (Escobar et al., 2002; Sunjian y Hongmei, 2006), o la introducción de cadáveres de animales en las colonias, son prácticas que no son factibles ni seguras para los trabajadores y el ambiente.

En este sentido, existe abundante información sobre estrategias de control químicas, mecánicas, físicas, biológicas y culturales que provocan una disminución de la población de las HCH y se detallan a continuación.

3.5.1. Métodos de control químico

En los agroecosistemas donde las relaciones estructurales y funcionales son más simples, la mayoría de los productores y empresas agropecuarias utilizan insecticidas químicos como el único método (Cherrett, 1986; Lemus et al., 2008), y aplican estos compuestos en diferentes formulaciones: cebos granulados o líquidos, y en forma de



gaseosa por medio de nebulizaciones (Boaretto y Forti, 1997). Sin embargo, se ha demostrado que el uso indiscriminado de grupos como sulfuramida, fipronil, dodecacloro u organofosforado, provoca grandes perjuicios ambientales de difícil cuantificación (Della Lucia, 2003; Zanetti, 2007) dado que altos niveles de toxicidad con bajo selectividad frente a otros organismos.

El control inicial debe realizarse 45 a 60 días antes de la preparación del suelo o, mejor aún antes del turno de corte de la forestación. Se debe recordar que las plántulas son altamente susceptibles a las hormigas y el monitoreo se debe concentrar en estas etapas susceptibles (primer año de la plantación). El primer control debe hacerse en el primer mes después de la plantación, o bien cuando aparecen los primeros brotes. A partir de entonces, muchos autores sugieren un tratamiento mensual hasta los seis meses de edad. Después de uno o dos años, los bosques alcanzarán la etapa de mantenimiento, y el control debe hacerse una o dos veces al año de implantación, luego de un muestreo preferiblemente durante la estación seca (Zanetti et al., 2002). Durante el año se deben concentrar los esfuerzos sobre los bordes del bosque, dado que allí se concentra la mayor densidad de nidos (Zanuncio et al., 2002; Ramos et al., 2008).

Los ingredientes activos más comunes utilizados en el control de las HCH son sulfuramida, fipronil, deltametrina y fenitrotión, pero también existen otros a base de fosfatos, carbamatos (Boaretto y Forti, 1997). El "Mirex" (conocido como dodecacloro pentaciclo decano) se utilizó durante varias décadas hasta que fue identificado como un contaminante orgánico persistente y fue prohibido en los Estados Unidos, Argentina, Brasil, Costa Rica, Ecuador, México, Perú y Uruguay. Desde 2005, el Forest Stewardship Council (FSC) comenzó a revisar su política de manejo y certificación de plantaciones y expresó su preocupación por el uso de pesticidas altamente peligrosos. Desde entonces, el FSC ha promovido la gestión integrada de plagas y el monitoreo a largo plazo de los impactos sobre la salud y el medio ambiente. Como consecuencia, el



FSC ha restringido el uso de productos como deltametrina, fenitrotión, fipronil y sulfluramida para el control de hormigas cortadoras (Isenring & Neumeister, 2010). Esta situación representa un serio problema para las empresas forestales que dependen de los insecticidas químicos para el control porque se les ha dejado sin un control alternativo efectivo. Por esta razón, muchas empresas privadas han pedido al FSC que aplase la restricción de algunos productos químicos, argumentando que hay pocas alternativas de manejo disponibles. Mientras tanto, las empresas promoverán la investigación dirigida a diseñar estrategias de control eficaces que tengan menos impacto ambiental (Montoya-Lerma et al., 2012).

3.5.1.1. Cebos

Respecto a las formulaciones se encuentran en el mercado plaguicidas como cebos granulados, polvos secos, o bien gasificados que implica el uso de una nebulizadora. La más utilizada hoy en día se basa en los cebos tóxicos granulados, ya que han demostrado ser eficientes, prácticos y económicos, proporcionan una mayor seguridad al operador y ayuda a dispensar la mano de obra y equipo especializado permitiendo el tratamiento de nidos en zonas de difícil acceso (Loeck y Nakano, 1984). Generalmente se distribuyen de manera sistemática (2 a 4 kg / ha) o en forma localizada si se encuentran los nidos. Se aplican en las bocas con mayor actividad, resulta más eficiente su transporte, y en consecuencia mejoran su control. Pueden ser aplicados manualmente en una dosis estimada en función del área del nido (m^2), o bien se puede dispersar de forma sistemática con una dosis específica por superficie de área plantada. Sin dudas que la aplicación de cebo basada en el monitoreo previamente mencionado, reduce los costos de control en un 80% en plantaciones comerciales (Mendes Filho, 1979).

Están compuestos por un sustrato atractivo mezclado con el ingrediente activo (tóxico) en pellets, el insecticida se disuelve generalmente en aceite de soja y posteriormente



es incorporado en el sustrato. El sustrato ampliamente utilizado, por su atractivo y eficacia es la pulpa de cítricos secos, particularmente el derivado de la naranja, aunque se han utilizado otros materiales orgánicos. La pulpa de naranja es altamente atractiva para las hormigas que cortan preferentemente dicotiledóneas, parece ser adecuado su uso como sustrato para el desarrollo del hongo simbiótico, presentando alto contenido de carbohidratos, nitrógeno y una variedad de vitaminas y microelementos.

Las hormigas aceptan los cebos como material atractivo y los transportan hasta los nidos (Lima et al., 2003; Teixeira et al., 2008). Estos cebos pueden ser utilizar en nidos de cualquier tamaño (Zanetti et al., 2002). Sin embargo, estos formulados presentan particularidades al momento de la aplicación, dado que no deben aplicarse en días de lluvia ya que se disuelven en el agua disminuyendo su eficiencia y aumentando los costos de control. Los cebos matan a las HCH lentamente, y llevan a una lenta disminución de la actividad de corte (Zanetti et al., 2004).

El insecticida formulado en cebo tóxico debe actuar por ingestión y presentar algunas características, entre ellas la acción tóxica retrasada con una mortalidad menor al 15% en el primer día de aplicado y mayor al 85% después de 14 días de ofrecido, debe ser letal a bajas concentraciones, no causar daños al medio ambiente, inodoro y no repelente. Los insecticidas más utilizados para el control de hormigas son, el fipronil que actúa sobre el sistema nervioso central, específicamente Sistema de GABA (ácido gamma-aminobutírico); sulfluramida, que actúa en el proceso de la fosforilación oxidativa en la mitocondria, lo que altera la producción de ATP (Schnellman y Manning, 1990) y deltametrina. Estos insecticidas no son específicos y pueden causar efectos tóxicos indeseables para las especies no objetivo, además, pueden contaminar fuentes de agua y suelo.



3.5.1.2. *Polvos*

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

Los polvos secos se aplican directamente en los agujeros activos de los nidos, utilizando espolvoreadores. Este es un proceso lento y sólo se recomienda para nidos pequeños de hasta 5 m² (Laranjeiro y Lousada, 2000) y durante la estación seca dado que en el suelo húmedo es más difícil que el producto penetre.

3.5.1.3. *Termonebulización*

Este método implica la atomización directa a través de calor de un hormiguicida (transportado por medio de aceite diesel o aceite mineral) en los puntos de entrada al hormiguero por medio de equipos denominados termonebulizadores. En este sistema de aplicación, se han probado muchos productos entre ellos clorados (heptacloro), carbamatos (isoprocarbe), piretroides (deltametrina, resmetrina, decametrina) y fósforo (clorpirifos).

La termonebulización se destaca por ser un método eficaz para combatir grandes nidos de hormigas y grandes áreas de reforestación, donde el uso de cebo no es económicamente factible, aunque el método tiene desventajas operativas, económicas y el mantenimiento del equipo es una importante barrera para su viabilidad. La nebulización –también llamado fogging- es una medida de control eficaz,



aunque el costo de mantenimiento del equipo lo hace más caro en comparación con los cebos granulados (Mendonca et al., 2003; Santos et al., 2007).

En este caso, las hormigas mueren rápidamente (Couto et al., 1977), debido a que el producto entra por todos las bocas por medio de una punta de lanza (Zanetti et al., 2002).

3.5.2 Métodos biológicos

Hasta ahora, con la excepción del control químico, ninguna de las estrategias ha producido resultados efectivos y operáticos. Por lo tanto, se buscan continuamente nuevos métodos alternativos de control. En este sentido, los parasitoides, depredadores (tanto vertebrados e invertebrados), como también los microorganismos juntos, pueden ocasionar severos problemas durante la fundación de una colonia de HCH. Además, las aves silvestres y domésticas -principalmente las insectívoras-, actúan como enemigos naturales, mientras que los ácaros y escarabajos son los principales depredadores (Boaretto y Forti, 1997)

Las opciones de control biológico por medio de microorganismos entomopatogenos como también de compuestos volátiles de extracto vegetal (Bittleston et al., 2011; Van Beal et al., 2012), se encuentran en proceso de investigación. Un enfoque innovador es la conjunción de extractos de plantas con agentes patógenos tóxicos como cebos, y dirigido a las hormigas y al hongo simultáneamente. Esto causa toxicidad para las obreras y el hongo con menor impacto ambiental que los insecticidas químicos tradicionales (Almeida et al., 2007). Aunque el método ha mostrado resultados interesantes y prometedores, se requieren más investigaciones para mejorar el atractivo de los cebos.



3.5.3 Métodos mecánicos y culturales

La eliminación de las reinas es un simple método de control mecánico. Este tiene en cuenta el momento del vuelo nupcial, pero para ello es importante aclarar que presenta una estacionalidad distinta según cada región. Consiste en excavar los montículos recién formados (15-20 cm de profundidad) para eliminar la hormiga reina, impidiendo así el crecimiento de la colonia (Giraldo, 2007). Este método se utiliza comúnmente a pequeña escala, donde existe un fácil acceso.

Otra alternativa mecánica es la instalación de “barreras” sobre los troncos de los árboles. Este método es uno de los más antiguos, pero solamente utilizado en pequeñas áreas (Moressi et al., 2007). Consisten en cintas plásticas recubiertas con grasa, cilindros de plástico, o tiras de aluminio, plástico que se sujetan alrededor de los troncos (Justi Júnior et al., 1996). Esta metodología presenta el inconveniente de que requieren inspecciones y reparaciones constantes.

Los tratamientos de remoción mecánica son considerados y promovidos como prácticas de manejo sostenibles y ecológicamente racionales, si bien ambos métodos son efectivos, económicos y ambientalmente seguros, su uso debe limitarse a pequeñas zonas geográficas.

Las HCH son polífagas utilizando diferentes especies de plantas como sustratos para su hongo simbiótico. Por lo tanto, el uso de material vegetativo lejos de sus nidos reduce su impacto en los árboles. En este sentido los aspectos culturales incluyen, la rotación de cultivos, o la siembra de cultivos en diferente fecha ayudan a disminuir el ataque del insecto a las plantas de interés.

La incorporación de árboles nativos se ha sugerido en pastizales silvopastoriles dado que aumenta el control biológico. En estos ambientes se aumenta la diversidad de



plantas favoreciendo el establecimiento de fauna benéfica -especialmente aves- y contribuyendo a la supresión natural de las hormigas cortadoras de hojas (Giraldo, 2007; Molina et al., 2010). Las HCH evitan determinadas sustancias que puedan afectar el crecimiento de hongos, tal como se demuestra en *Ac. ambiguus* (Saverschek y Roces, 2011).



3.6 CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES TÉCNICAS

En los apartados anteriores se ha comprobado que las HCH son insectos muy voraces sobre la vegetación, en especial en forestaciones monoespecíficas. Las condiciones agroclimáticas de las regiones forestales de Sudamérica son favorables para la fundación de nuevas colonias, dando una combinación extremadamente favorable para que se convierta en plaga. Tanto las especies del género *Atta* y *Acromyrmex* se encuentran distribuidas en toda el área forestal, dominando las del género *Atta* en la región tropical, mientras que *Acromyrmex* se distribuyen con mayor frecuencia en zonas más templadas (sur de Brasil y todo el territorio de Argentina).

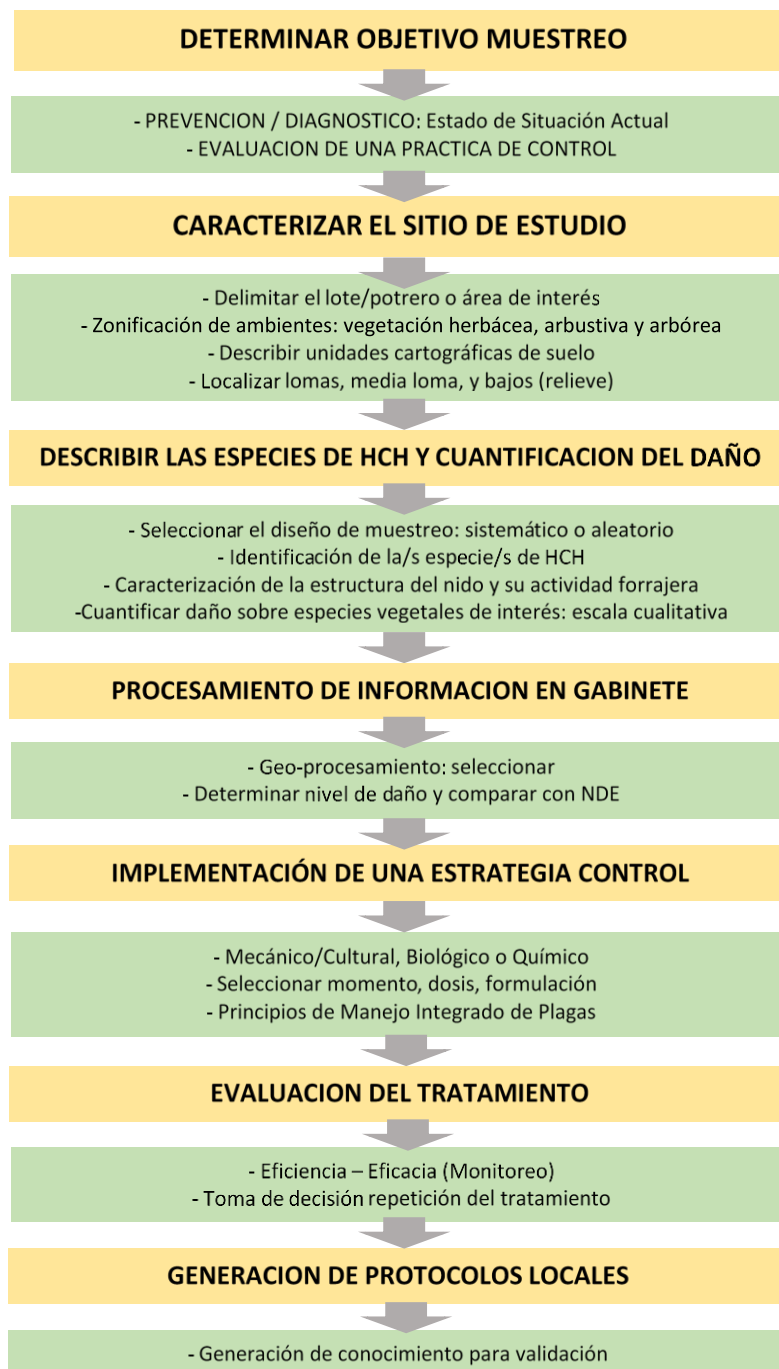
Por otro lado la comunidad científica ha demostrado la función que las HCH tienen en los diferentes biomas, y cómo impactan positivo o negativamente en los componentes del ecosistema, fundamentalmente el suelo y la vegetación. Hasta el momento se desconoce cuál es la causa por la que determinadas especies tienen preferencia sobre determinados tipos de suelo para fundar sus colonias. Esto genera incertidumbres sobre la selección de áreas para forestar dado que la presencia de las especies queda deliberado a factores biológico desconocidos.

Numerosas investigaciones han demostrado el impacto de las HCH sobre los diferentes estadios de las plantaciones forestales en Sudamérica, fundamentalmente en *Pinus* spp y *Eucalyptus* spp. Las pérdidas económicas son cuantiosas, sobre todo cuando se realiza un manejo incorrecto a causa de un plan de monitoreo equivocado. Es por ello que se presentaron cuáles pueden ser las técnicas de muestreo más adecuadas. En este punto se recomienda validar las metodologías según la región y las condiciones propias de cada establecimiento, teniendo en cuenta los objetivos, recursos económicos y logística (disponibilidad de personal y frecuencia de muestreo).



En este sentido, a continuación se detalla un esquema detallado del procedimiento teórico (Cuadro 3.7.1) que puede llevarse a cabo en el monitoreo y control de HCH en sistemas forestales. Es importante mencionar este esquema debe ser ajustado teniendo en cuenta la región y las especies de HCH presente.

Cuadro 3.7.1. Esquema teórico para aplicar en un programa de control de HCH. Elaboración propia.





DESCRIPCION DEL ESQUEMA PROPUESTO PARA EL MONITOREO Y CONTROL

DE HCH (Elaboración propia)

1.- Definición de los objetivos del muestreo.

- Definir si el monitoreo es para la prevención y/o diagnóstico, o bien para evaluar una práctica de control. Teniendo en cuenta la definición del objetivo se plantea la frecuencia, recomendando un muestreo cuatrimestral en el caso de un monitoreo preventivo -intensificando durante las estaciones intermedias como el otoño y primavera-, y cada dos meses si el objetivo es evaluar una práctica de control.

2.- Describir el sitio de estudio, que contempla:

- Ubicar espacialmente la parcela forestal utilizando imágenes satelitales o fotografías aéreas, y delimitar el area de monitoreo definiendo la superficie total.
- Realizar un mapa de zonificar de ambientes cuantificando la superficie en cada uno de ellos y describiendo los estratos vegetales de cada sitio: nombre científico de las especies presentes (herbáceas, arbustivas y arbóreas), estado fenológico (inicial, juvenil, o adulto), altura y aspectos visuales del estado sanitario en general.
- Caracterización y descripción de los tipos de suelos presentes en cada unidad cartográfica de suelos, preferentemente a nivel de serie.
- Describir el relieve por medio de un plano topográfico, para determinar las lomas, medias lomas y bajos.

3.- Describir las especies de HCH presentes y cuantificar el daño sobre el vegetal.

- Identificar y/o extraer ejemplares del campo –para posterior identificación- utilizando muestreos sistemáticos o en grillas regular o, utilizar una metodología aleatoria. La selección del método es multifactorial, pero dependerá de los tiempos y costos operativos de cada empresa, y además del momento en que se realiza el monitoreo. Se recomienda realizar un muestreo sistemático cuando



la plantación es mayor al año, pero si estamos haciendo muestreos preventivos es factible utilizar un método aleatorio para magnificar el impacto sobre la plantación.

- En cualquiera de los casos se recomienda registrar la ubicación geográfica de cada nido por medio de un GPS convencional. De esta manera se puede hacer un seguimiento para evaluar la dinámica de las colonias, y hacer simular correlaciones con el tipo de suelo, la topografía y la estructura de la vegetación.
- Las variables que se debieran registrar son: largo, ancho, y altura del nido; número de bocas activas, identificación del material acarreado y actividad forrajera utilizando una escala cualitativa (alta, mediana, o baja) en base a la entrada y salida de hormigas cargadas con material vegetal.
- La cuantificación del daño sobre el árbol puede estratificarse (sector inferior, medio y superior) y cada estrato se le asigna una escala porcentual cualitativa que puede dividirse en 5 escalas: 0% sin daño, menor al 25% daño leve, 26-50% daño moderado, 51-75% daño severo y mayor al 75% daño muy severo.

4.- Procesamiento de la información en gabinete.

- Utilizando sistemas de información geográfica, se puede procesar la información georreferenciada en términos espaciales, para delimitar zonas de mayor intensidad y severidad de ataque por estratos. Posteriormente, se estima un valor promedio del daño en función al estado fenológico de la plantación (pre-plantación, plantación incipiente –menor a 1 año-, plantación juvenil y adulta), y se lo compara con el Nivel de Daño Económico (NDE) de la plaga específica tomando como referencia la bibliografía más próxima al área de monitoreo. Si el valor supera el NDE, se recomienda seleccionar una práctica de control, caso contrario no se justifica económicamente la práctica.

5.- Implementación de una estrategia de control.

- Selección del método de control más adecuado teniendo en cuenta la operatividad y logística, principios ecológicos de sustentabilidad, y que sea económicamente



viable. Estos principios corresponden al Manejo Integrado de Plagas, que consiste en usar racionalmente todas las posibilidades de control sobre la plaga, reduciendo los efectos sobre otros organismos y el ambiente.

- En el caso de plantaciones comerciales, las metodologías se basarían sobre controles químicos, mientras si se encuentra dirigido en forestaciones de tipo ornamentales es posible utilizar otras estrategias menos costosas y de mayor efectividad.
- La selección, dosis, y momento de aplicación de cualquier fitosanitario se basa fundamentalmente en la correcta identificación taxonómica de la plaga. Posteriormente, se debe seleccionar la formulación mas adecuada (cebos tóxicos, polvos secos o sustancias gaseosas) teniendo en cuenta operatividad (riesgos de intoxicaciones de operarios o daños ambientales), momento de aplicación (previo o posterior a la plantación) y los costos de control.
- Es importante recordar que determinados productos se encuentran prohibidos en el caso que la forestación sea parte de del proceso de certificación bajos normas FSC. Finalmente, cualquier estrategia de control a utilizar se recomienda evaluar cuestiones legales, económicas, sociales y políticas.

6.- Evaluación del tratamiento

- Se recomienda chequear la eficiencia y eficacia operativa de las estrategias utilizadas para el manejo. Para ello es conveniente utilizar cualquier estrategia de monitoreo mencionada anteriormente y evaluar las variables sobre los nidos y la vegetación. En caso de mantener niveles elevados de intensidad y severidad se debiera repetir el control, utilizando la misma práctica u otra.

7.- Diseñar programas de control de cada ambiente

- Teniendo información de años pasados en diferentes ambientes, se sugiere establecer protocolos de monitoreo específicos.



En términos personales y basados en la bibliografía citada, queda claro la importancia de las hormigas cortadoras en un ecosistema forestal implantado. En este sentido, se observa una evolución muy acentuada en las investigaciones realizadas hasta el momento, existiendo numerosos estudios sobre: filogenia y taxonomía, estudios micológicos, fisiología del comportamiento, daño ecológico y económico sobre sistemas antrópicos/naturales, umbrales de acción, metodologías de control (químico, mecánico y biológico), monitoreo y planificación, entre otros aspectos.

Es muy factible que dicha evolución se incentive por los actores directos, las empresas forestales, que buscan soluciones prácticas y amigables con el medio ambiente a bajo costo.

En este sentido, es importante conocer la biología de las especies presentes en una plantación dado que permitiría desarrollar la tecnología adecuada para su “manejo” y “control”, teniendo en cuenta que la erradicación total es prácticamente imposible a causa de procesos adaptativos inherentes de cualquier organismo.

El contenido de los diferentes módulos del posgrado me ha brindado mucha información para el desarrollo de este Trabajo Final, dado que me permitieron integrar conceptos básicos y aplicados, fundamentalmente los relacionados con la ecología de insectos y el manejo de los recursos forestales. En este sentido me permitió generar un esquema metodológico teórico con una serie de elementos prácticos que pueden ser aplicados pro empresas forestales para la “gestión” de las HCH.



3.7 BIBLIOGRAFÍA

- Agosti D, Johnson NF (2003) La nueva taxonomía de hormigas. In: Fernández F (ed.). Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp 45-48.
- Allen MF (1989) Mycorrhizae and rehabilitation of disturbed arid soils: Processes and practices. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 3:229-241.
- Almeida RNA, Penãflor MFGV, Simote SY, Bueno OC, Hebling MJA, Pagnocca FC, Fernandes JB, Vieira PPC, Da Silva MFGF (2007) Toxicity of substances isolated from *Helietta puberula* RE Fr. (Rutaceae) to the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. (Hymenoptera: Formicidae) and the symbiotic fungus *Leucoagaricus gongylophorus* (Singer) Möller. *Bioassay*, 2:1-8
- Alvarado A, Berish CW, Peralta F (1981) Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on soil morphology of anedepts in Cost Rica. *Soil Sci. Soc. Amer.*, 45:790-794.
- Amante E (1967a) Prejuízos causados pela formiga saúva em plantações de *Eucalyptus* e *Pinus* no Estado de São Paulo. *Silvicultura* 6:355-363
- Amante E (1967b) A formiga saúva *Atta capiguara*, praga das pastagens. *O Biológico*, 3:113-120
- Anjos N, Moreira DD, Della Lucia TMC (1993) Manejo integrado de formigas em reflorestamentos. In: Della Lucia TMC (ed) *As Formigas Cortadeiras*, Viçosa, pp 212–241
- Antunes EC, Della Lucia TM (1999) Comunicacao consumo foliar em *Eucalyptus urophylla* por *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera-Formicidae) leaf-consumption in *Eucalyptus urophylla* by *Acromyrmex laticeps*. *Ciencia Agrotec.*, 23:208-211
- Araújo MS, Della Lucia TM, Mayhé-Nunes AJ (1997) Levantamento de Attini (Hymenoptera, Formicidae) em povoamento de *Eucalyptus* na regio de Paraopeba, Mina Gerais, Brasil. *Rev Bras Zool.*, 14:323–328.
- Araújo MS, Della Lucia TMC, Ribeiro GA, Kasuya MCM (2003) Impacto da queima controlada da cana-de-açúcar na nidificação e estabelecimento de colônias de *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 32:685– 691
- Augustin JO, Lopes-Santos JF (2008) Behavior of early generations of *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) workers during preparation of leaf substrate for symbiont fungus gardens. *Sociobiology*, 51:265-281
- Autuori M (1941) Contribucao para a conhecimento da saúva (*Atta* sp. Hymenoptera: Formicidae). 1 Evolucao de saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Archivos Instituto Biológico Sao Pablo*, 12:197-228.
- Autuori M (1942) Contribucao para o conocimiento da saúva (*Atta* spp) 3. Excavacao de un saúveiro. (*Atta sexdens*). *Archivos do Instituto Biológico do Sao Pablo* 13:137-148.
- Baccaro FB, Feitosa RM, Fernandez F, Fernandes IO, Izzo TJ, de Souza JLP, Solar R (2015) Guia Para os Gêneros de Formigas do Brasil. Editora INPA, Manaus, pp 386
- Barbosa VS (2009) Influência da herbivoria de formigas cortadeiras no sucesso reprodutivo de espécies arbustivo-arbóreas da Floresta Atlântica Nordeste. Thesis Doctoral, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2005) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th Edition, Blackwell Publishing, pp 752
- Bento JMS, Della Lucia TMC, Muchovej RMC, Vilela EF (1991) Influência da composição química e da população microbiana de diferentes horizontes do solo no estabelecimento de saúveiros iniciais de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em laboratório. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 20:307-317
- Berish CW (1986) Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *Am Midl Nat.*, 115:268-276
- Bittleston LS, Brockmann F, Wcisio W, van Bael SA (2011) Endophytic fungi reduce leaf-cutting ant damage to seedlings. *Biol. Lett*, 7:30-32
- Blanton CM, Ewel JJ (1985) Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* 66:861-869
- Boaretto MAC, Forti LC. 1997. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. *Série Técnica IPEF*, 11:31-46



- Bollazzi M, Kronenbitter J, Roces F (2008) Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia* 158:165–175.
- Bolton B (1994) Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, pp 222
- Bolton, B. (2003). Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71:1-370
- Bonetto AA (1959) Las hormigas “cortadoras” de la provincia de Santa Fe (Géneros: *Atta* y *Acromyrmex*). Ministerio de Agricultura y Ganadería, Provincia de Santa Fe; Argentina.
- Borgmeier T (1959) Revision der Gattung *Atta* Fabricius (Hymenoptera, Formicidae). *Stud. Entomol. (n.s.)* 2: 321-390
- Braga DL, Louzada JN, Zanetti R, Delabie J (2010) Avaliação Rápida da Diversidade de Formigas em Sistemas de Uso do Solo no Sul da Bahia. *Neotropical Entomology* 39(4):464-469.
- Brandão CRF, Mayhe-Nunes AJ (2001) A new fungus-growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 38(3B): 639-665.
- Branstetter MG, Jesovnik A, Sosa-Calvo J, Lloyd MW, Faircloth BC, Brady SG, Schultz TR (2017) Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. *Proc. R. Soc. B*. 284: 20170095
- Brown MJF, Human KG (1997) Effects of harvester ants on plant species distribution and abundance in a serpentine grassland. *Oecologia* 112:237-243
- Bruch C (1917) Costumbres y nidos de hormigas. *An. Soc. Cient. Argent.* 83: 302-316
- Bucher EH (1982) Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and and Thickets. In: Huntley BJ, Walker BH (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Berlin Heidelberg, pp 48-79
- Bucher EH, Zuccardi RB (1967) Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel como alteradores del suelo en la provincia de Tucumán. *Acta Zoológica Lilloana* 23:83-96.
- Caldeira MA (2002) Planos de amostragem de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em reflorestamentos. Master Thesis, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brazil.
- Caldeira MA, Zanetti R, Moraes JC, Zanuncio JC (2005) Distribuição espacial de saúveiros (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais. *Cerne* 11:34–39
- Camargo RS, Forti LC, Lopes JFS, Nagamoto NS (2006) Studies on leaf-cutting ants, *Acromyrmex* spp. (Formicidae, Attini): Behavior, reproduction and control. *Recent Res Devel Entomol.* 5. Research Signpost 37/661 (2).
- Cantarelli EB, Correa Costa E, Pezzutti R, da Silva Oliveira R (2008) Losses quantification in *Pinus taeda* development after leaf cutting ants attack. *Ciência Florestal*, Santa Maria, 18:39–45.
- Cantarelli EB, Correa Costa E, Pezzutti R, da Silva Oliveira R (2008) Losses quantification in *Pinus taeda* development after leaf cutting ants attack. *Ciencia Florestal*, 18:39-45.
- Cantarelli EB, Corrêa Costa E, Zanetti R, Pezzutti R (2006) Plano de amostragem de *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de pré-plantio de *Pinus* spp. *Ciência Rural* 36(2):385-390.
- Cantarelli EB, Costa EC, Zanetti R, Pezzutti R (2006) Plano de amostragem de *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de pre-plantio de *Pinus* spp. *Cienc Rural*, 36:385-390
- Carpenter JM (1989) The phylogenetic system of the Gayellini (Hymenoptera: Vespidae; Masarinae). *Psyche*, 95:211-241
- Carvalho S, Tarragó MFS (1982) *Atta (Neoatta) vollenweideri* Forel, 1893, no Brasil: ocorrência, aspectos externos e internos do saúveiro (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Centro de Ciencias Rurais*. 12(1):1-20.
- Chapela IH, Rehner SA, Schultz TR, Mueller UG (1994) Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science*, 9:266(5191):1691-1694.



- Cherrett JM (1982) The economic importance of leaf-cutting ants. In: Breed MD, Michener CD, Evans HE (eds) The biology of social insects. Westview Press, Boulder, Colorado, pp 114-118.
- Cherrett JM, Cherrett FJ (1989) A bibliography of the leaf-cutting ants, *Atta* spp. and *Acromyrmex* spp., up to 1975. Overseas Dev. Nat. Resour. Inst. Bull. 14: 1-58
- Cherrett JM, Peregrine DJ (1976) A review of the status of leaf-cutting ants and their control. *Annals of Applied Biology*, 84:124-133.
- Cherrett JM, Powell RJ, Stradling DJ (1989) The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus. In: Wilding N, Collins NM, Hammond, PM. Insect-fungus interactions. 14th Symposium of the Royal Entomological Society of London in Collaboration with the British Mycological Society, pp 93-120.
- Cherrett JM, Sims BG (1968) Some costs for leaf-cutting ant damage in Trinidad. *J Agric Soc Trinidad Tobago*. 68:313–322
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899
- Correa MM, Silva PSD, Wirth R, Tabarelli M, Leal IR (2010) How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162:103-115
- Cortés-Pérez F, León-Sicard T (2003) Modelo conceptual del papel ecológico de la hormiga arriera (*Atta laevigata*) en los ecosistemas de sabana estacional (Vichada, Colombia). *Caldasia*. 25 (2): 403-417.
- Costa RG (1949) *Atta (Neoatta) vollenweideri* Forel, 1893. *Rev. Agronomica*, 13(150):180
- Couto L, Zanuncio JC, Alves JEM, Campinhos E, Soresini L, Vargas JA (1977) Avaliação da eficiência e custo do controle de *Atta sexdens rubropilosa* através do sistema termonebulizador, na região de Aracruz, ES. *Revista Árvore*, 2:9-16
- Cuezco F (1998) Formicidae. In: Morrone JJ, Coscarón S (eds.) Biodiversidad de artrópodos argentinos. Ediciones SUR, La Plata, pp 452-462
- Daguere JB (1945) Hormigas del género *Atta* Fabricius de la Argentina. *Rev. Soc. Ent. Argentina*, 12:438-460.
- de Coll OR (2003) Identificación, bioecología y forrajeo de hormigas cortadoras de hojas en ambientes agropecuarios y forestales en Misiones, Argentina. [PhD Thesis]. Universidad Nacional del Nordeste, Argentina.
- De Liñán V (1998) Entomología Agroforestal. Insectos y ácaros que dañan montes, cultivos y jardines. *Agrotécnicas*, Madrid pp 1309
- Della Lucia TM, Gandra LC, Guedes RN (2014) Managing leafcutting ants: peculiarities, trends and challenges. *Pest Management Science* 70:14–23.
- Della Lucia TMC, Fowler HG (1993) As formigas cortadeiras. In: Della Lucia TCM (ed) *As formigas cortadeiras*. Viçosa, Folha de Viçosa, pp 1-3
- Della Lucia TMC, Oliveira MA (1993) Forrageamento. In: Della Lucia TCM (ed) *As formigas cortadeiras*. Viçosa, Folha de Viçosa, pp 84-105
- Della-Lucia TMC (2003). Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. In: Fernandez F (ed) *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexer von Humboldt, Bogota, pp 337-349
- Dhang P (2016) *Climate Change Impacts on Urban Pests*. CAB International, London, pp 200
- Diaz EL, Sabattini JA, Hernandez JP, Sabattini IA, Cian JC, Sabattini RA (2016) Efecto de los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Atta vollenweideri* sobre las propiedades físicas del suelo en un bosque nativo *Ecología Austral*, 26:229-235
- Diehl-Fleig E, Rocha ES (1998) Escolha de solo por fêmeas de *Acromyrmex striatus* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) para construção de ninho. *Anais da Sociedade de Entomologia do Brasil*, 27: 41-45
- Dowd PF (1992) Insect fungal symbionts: a promising source of detoxifying enzymes. *J. Ind. Microbiol.* 9:149-161
- Eidman H (1936). Zur Kenntnis der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L., insbesondere ihrer Ökologie. *Journal of Applied Entomology*, 22(2):185-241.
- Emery C (1905) Revisione delle specie del genere *Atta* appartenenti ai sottogeneri *Moellerius* e *Acromyrmex*. *Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna* (6)2:39-54



- Escobar R, Cossio FG, Rentería NY, Neita JC (2002) Manejo y control de hormiga arriera (*Atta* spp. & *Acromyrmex* spp.) en sistemas de producción de importancia económica en el departamento de Chocó 2000–2002. Universidad Tecnológica del Chocó. Quibdó, Colombia.
- Espina ER, Timaure A (1977) Características de los nidos *Acromyrmex landoti* (Forel) en el oeste de Venezuela. Rev. Agrom., Univ. Zulia, 4:53-62.
- FAO [Food and Agriculture Organization]. 2010. International Standards for Phytosanitary Measures 05: Glossary of phytosanitary terms. Rome, Italy. Available at: https://www.ippc.int/file_uploaded/1273490046_ISPM_05_2010_E.pdf
- Farji-Brener AG (1992) Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. Ecología Austral, 2(1):87- 94.
- Farji-Brener AG (2000) Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. Studies on Neotropical Fauna and Environment 35(2):131-138
- Farji-Brener AG (2001) Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. Oikos, 92(1):169-177
- Farji-Brener AG, Ghermandi L (2000) Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of Northern Patagonia. J Veg Sci., 11:453-460
- Farji-Brener AG, Ghermandi L (2004) Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. J Veg Sci., 15:823-830
- Farji-Brener AG, Ghermandi L (2008) Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. Proc R Soc Lond Ser B: Biol Sci., 275:1431-1440
- Farji-Brener AG, Illes AE (2000) Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence. Ecology Letters 3:219-227.
- Farji-Brener AG, Silva JF (1995) Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. Biotropica 27(2):250-254
- Farji-Brener AG, Werenkraut V (2015) A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. Ecological Entomology, 40(2):150-158
- Fernandez F (2003) Breve introducción a la biología social de hormigas. In: Fernandez F (ed) Introducción a las hormigas de la Región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexer von Humboldt, Bogota, pp 89-96
- Fernandez F, Castro-Huertas V, Serna F (2015) Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* & *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, pp 352.
- Fernández-Marín H, Wcislo WT (2005) Production of minima workers by gynes of *Atta colombica* Guérin-Ménéville (Hymenoptera: Formicidae: Attini) that lack a fungal pellet. Journal of the Kansas Entomological Society, 78(3):290-292
- Fernández-Marín H, Zimmerman JK, Wcislo WT (2004) Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungusgrowing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). Biological Journal of the Linnean Society 81: 39–48.
- Fittkau EJ, Klinge H (1973) On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. Biotropica 5(1):2-14
- Folgarait P, Dyer L, Marquis R, Broker E (1996) Leafcutting ant preferences for five native tropical plantation tree species growing under different light conditions. Entomol Exp Appl., 80:521-530
- Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. Biodiversity and Conservation 7:1221-1244.
- Forel A (1885) Études myrmécologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. 20:316-380.z
- Forti LC, Andrade ML, Andrade APP, Juliane FSL, Ramos VM (2006) Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. Sociobiology 48:135 – 153
- Forti LC, Camargo RS, Fujihara RT, Lopes JFS (2007) The nest architecture of the ant, *Pheidole oxyops* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). Insect Science 14: 437-442



- Fowler HG (1979) Variacion sexual diferencial en *Acromyrmex rugosus rugosus* (Hymenoptera - Formicidae - Attini). *Neotropica* (La Plata). 24(72): 141-144.
- Fowler HG (1985) Leaf-cuttings ants of the genera *Atta* and *Acromyrmex* of Paraguay (Hymenoptera Formicidae) *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 32(1-3):19-34
- Fowler HG (1988) Taxa of the neotropical grass-cutting ants, *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Científica* (Jaboticabal) 16: 281-295
- Fowler HG, Bernarde JVE, Delabie JC, Forti LC, Pereira-da-Silva V (1990) Major ant problemas of South America. In: Vander Meer RK, Jaffé K, Cedeno A (Eds.) *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview studies in Insect Biology.
- Fowler HG, Forti LC, Pereira-Da-Silva V, Saes NB (1986a) Economics of Grass-Cutting Ants. In: Lofgren SC, Vander MRK (Eds). *Fire ants and leaf- cutting ants. Biology and Management*. Westview Press, pp 18-33
- Fowler HG, Pereira-Da-Silva V, Forti LC, Saes NB (1986b) Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: Lofgren SC, Vander MRK (Eds). *Fire ants and leaf- cutting ants. Biology and Management*. Westview Press, pp
- Fowler HG, Saes NB (1986) Dependence of the activity of grazing cattle on foraging grass-cutting ants (*Atta* spp.) in the southern neotropics. *J Appl Entomol*, 101:154-158
- Freitas S, Berti Filho E (1994) Efeito do desfolhamento no crescimento de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden (Myrtaceae). 47:36-43.
- Friese CF, Allen MF (1993) The interaction of harvester ants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in patchy semi-arid environment: the effects of mound structure on fungal dispersion and establishment. *Funct. Ecol*, 7:13-20.
- funcional como reguladora de insectos plaga en los sistemas silvopastoriles durante la sequía del fenómeno de El Niño 2009–2010. In: Ibrahim M, Murgueitio E (Eds.) *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de agroforestería para la producción pecuaria sostenible*. Panamá, September 28–30. CIPAV, CATIE, pp 29-30
- Gallardo A (1916) Notes systématiques et éthologiques sur les fourmis attines de la République Argentine. *An. Mus. Hist. Nat. B. Aires* 28:317-344
- Gallo D, Nakano O, Silveira-Neto S, Carvalho RPL, Batista GC, Berti-Filho E, Parra JRP, Zucchi RA, Alves SB, Vendramim JD (1988) *Manual de Entomologia Agrícola*. Agronômica Ceres, São Paulo.
- Garrettson M, Stetzel JF, Halpern BS (1998) Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *J Trop Ecol* 14:17-26
- Giraldo C (2007) Manejo integrado de la hormiga arriera *Atta cephalotes* en fincas ganaderas. *Rev Carta Fedegan*, 99:58-65
- Giraldo-Echeverri C (2005) Efecto del botón de oro *Tithonia diversifolia* sobre la herbivoría de hormiga arriera *Atta cephalotes* en una plantación de arboloco *Montanoa quadrangularis*. BSc Reseach Report. Universidad del Valle, Departamento de Biología, Cali, Colombia, pp 66
- Giraldo-Echeverri C (2009) Microbiota asociada a la casta obrera de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae). MSc Thesis. Universidad de Antioquia, Instituto de Biología, Medellín, Colombia, pp 86
- Gomides CHF, Della Lucia TMC, Araujo FS, Moreira DDO (1997) Velocidad de forrajeo y area foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Biología Tropical*, 45:1663-1667
- Gonçalves CR (1942) Contribuição para o conhecimento do gênero *Atta* Fabr., das formigas saúvas. *Bol. Soc. Bras. Agron.* 5:333-358
- Gonçalves CR (1945) Saúvas do sul e centro do Brasil. *Bol. Fitossanit* 2:183-218
- Gonçalves CR (1961) O genero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Stud. Entomol.* 4:113-180
- Gonçalves CR (1964) As formigas cortadeiras. *Bol. Campo* 28:181-202.
- Gonçalves CR (1971) As saúvas do Mato Grosso, Brasil. *Hymenoptera, Formicidae*. *Arquivos do Mus. Nac.*, 54:249-253
- Gotwald WH (1986) The Beneficial Economic Role of Ants. In: Vinson SB (Ed.) *Economic Impact and Control of Social insects*. Praeger Special Studies, New York, pp 290-313
- Haines BL (1975) Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In: Golley FG, Medina E (Eds) *Tropical ecology systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer, New York, pp 99-111.



- Haines BL (1978) Element and energy grow through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta Colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10:270-277
- Handel SN, Fisch SB, Schatz GE (1981) Ants disperse a majority of herbs in a mesic forest community in New York State. *Bull. Torrey Bot. Club* 108(4):430-437
- Hernández JV, Jaffe K (1995) Dano económico causado por populacoes de formigas *Atta laevigata* em plantacoes de *Pinus caribaea* Mor. *Elementos para o manejo da praga*. *Annales Sociedad Entomologica de Brasil*, 24:287-298
- Herz H, Beyschlag W, Holldobler B (2007) Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. *Biotropica*, 39(4):476-481.
- Higashi S, Yamauchi K (1979) Influence of a supercolonial ant *Formica* (*Formica*) *yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Japanese Journal of Ecology*, 29:257-264
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., pp 732
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W.W. Norton, pp 544
- Hölldobler B, Wilson EO (2011) *The leafcutter ants. Civilization by Instinct*. W.W. Norton & Company, Inc. China, pp 160
- Howard JJ (1988) Leaf-cutting ant diet selection: relative influence of leafchemistry and physical features. *Ecology* 69:250-260.
- Hubbell SP, Howard JJ, Wiemer DF (1984) Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65:1067–1076
- Hull-Sanders HM, HowardJJ (2003) Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a Neotropical Forest. *Biotropica* 35(3):441-445
- Isenring R, Neumeister L (2010) Recommendations regarding derogations to use alpha-Cypermethrin, Deltamethrin, Fenitrothion, Fipronil and Sulfluramid in FSC CertifiedForests in Brazil, pp 99
- Jaffé K (1986). Control of *Atta* and *Acromyrmex* in pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. In: Lofgren CS, Vander Meer RK, editors. *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Boulder (CO): Westview Press.
- Jaffé K (1993) *El mundo de las hormigas*. Equinoccio (Ediciones de la Universidad Simón Bolívar), Venezuela, pp 188.
- Janicki J, Narula N, Ziegler M, Guénard B, Economo EP (2016) Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32: 185-193.
- Janzen DH (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 13:271-282
- Jeanne RL (1979) Social biology of the Neotropical wasp *Mischocytlarus dreweseni*. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology, Harvard* 144(3):63-150.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jonkman JCM (1976) Biology and ecology of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*. 81:140–148.
- Jonkman JCM (1977) Determination of the vegetative material intake and refuse production ratio in two species of grass-cutting ants (Hym: Attini). *Journal of Applied Entomology*, 84(1-4):440-443
- Jonkman JCM (1980a) Average vegetative requirement, colony size and estimated impact of *Atta vollenweideri* on cattle/raising in Paraguay. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*. 89:135-143.
- Jonkman JCM (1980b) The external and internal structure and growth of nests of leafcutting ants *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hym: Formicidae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*. 89:158-173.
- Justi Júnior J, Imines SL, Bregmann EC, Campos-Farinha AEC, Zorzenon FJ (1996) Formigas cortadeiras. *Boletim Técnico do Instituto Biológico*, 4:5-31
- Kaspari M (2003) Introducción a la ecología de hormigas. In: Fernandez F (ed) *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexer von Humboldt, Bogota, pp 97-112



- Kempf WW (1972) Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. Stud. Entomol. 15:3-344
- Kleineidam C, Roces F (2000) Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. Insectes sociaux, 47(3):241-248.
- Klotz JH, Mangold JR, Vail KM, Davis Jr LR, Patterson RS (1995) A survey of the urban ant pests (Hymenoptera: Formicidae) of peninsular Florida. Florida Entomol 78 (1):109-118
- Klotz JH, Rust MK, Field HC, Greenberg L, Kupfer K (2008) Controlling Argentine ants in residential settings (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology 51:579-588.
- Kremen C (1994) Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. Ecological Applications, 4:407-422.
- Kusnezov N (1956) Claves para la identificación de las hormigas de la fauna argentina. Idia 104-105:1-56
- Lapointe SL (1993) Manejo de dos plagas clave para forrajes de las sabanas neotropicales. Pasturas Tropicales, 15:1-8
- Laranjeiro AJ (1994) Manejo integrado de formigas cortadeiras na Aracruz Celulose. Anais do III Curso de Atualização no Controle de Formigas Cortadeiras, pp 28-33
- Laranjeiro AJ, Lousada RM (2000) Manejo de formigas cortadeiras em florestas. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais, 13:115-124
- Lasmar O, Zanetti R, Dos Santos O, Fernandes BV (2012) Use of Geostatistics to Determine the Spatial Distribution and Infestation Rate of Leaf-Cutting Ant Nests (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus Plantations. Neotropical Entomology 41:324-331
- Lasmar O, Zanetti R, Santos A, Fernandes BV (2012) Use of Geostatistics to Determine the Spatial Distribution and Infestation Rate of Leaf-Cutting Ant Nests (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus Plantations. Neotropical Entomology, 41:324-332
- Leal IR, Oliveira PS (2000) Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. Insectes Sociaux 47:376-382
- Leal IR, Wirth R, Tabarelli M (2014) The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. Biotropica 46:516-528.
- Lemes PG, Zanuncio JC, Serrao E, Lawson SA (2016) Forest Stewardship Council (FSC) pesticide policy and integrated pest management in certified tropical plantations. Environmental Science and Pollution Research, 24(2):1283-1295
- Lemus Y, Rodríguez G, Cuervo R, Durán JA, Zuluaga CL, Rodríguez G (2008) Determinación de la factibilidad del hongo *Metarhizium anisopliae* para ser usado como control biológico de la hormiga arriera (*Atta cephalotes*). Rev Cient Guillermo de Ockham, 6:91-98
- Lévieux J (1982) A comparison of ground-dwelling ant population between a Guinea savanna and evergreen rainforest of the Ivory Coast. In: Breed MD (ed.) The Biology of social Insects. Boulder Colorado, Westview Press, pp 48-51
- Lewis T, Norton G (1973) An aerial baiting to control leaf-cutting ants (Formicidae: Attini) in Trinidad. Bull. Entomol. Res., 63:289-303
- Lima CA, Della Lucia TMC, Guedes RNC, Da Veiga CE (2003) Desenvolvimento de iscas granuladas com atraentes alternativos para *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) e sua aceitação pelas operárias. Neotrop. Entomol., 32:497-501
- Lobry de Bruyn LA, Conacher AJ (1990) The role of termites and ants in soil modification: a review. Aust. J. Soil Res., 28:55-93.
- Loek AE, Nakano O (1984). Efeito de novas substâncias visando o controle de saúveiros novos de *Atta laevigata* (Smith, 1858) (Hymenoptera - Formicidae). O Solo. 1:25-30.
- Lofgren CS, Vander Meer RK (1986) Fire ants and leaf-cutting ants. Biology and management. Westview Press, Boulder, pp 435
- Longino JT, Hanson PE (1995) The ants (Formicidae) In: Hanson PE, Gauld ID (Eds). The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University, Oxford, UK, pp 588-620.
- López D, Montealegre F, Rocha R, Mosquera C, González P (1998) Análisis de diversidad y composición de hormigas en el área de concesión forestal de Bajo Calima, Buenaventura. En: Resúmenes XXV Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología. Cali, Colombia, pp 19



- Mackay W, Mackay E (1986) Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 12:23-30.
- Mariconi FAM (1970) As saúvas. Ed. Agronômica Ceres, Sao Pablo, pp 167
- Mariconi FAM (1981) Inseticidas e seu emprego no combate às pragas. In *Defensivos; Agronomica Ceres: São Paulo, Brazil*, pp 607
- Marsaro LA, Molina-Rugama AJ, Lima CA, Della Lucia TM (2007) Preferencia de corte de *Eucalyptus* spp. por *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae) em condições de laboratorio. *Cienc Florestal*, 17:171-174
- Matrangolo CAR, Castro RVO, Della Lucia TMC, Della Lucia RM, Mendes AFN, Costa JMFN, Leite HG (2010) Crescimento de eucalipto sob efeito de desfolhamento artificial. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45:952-957
- McIlveen WD, Cole H (1976) Spore dispersal of endogonaceae by worms, ants, wasps and birds. *Canadian Journal of Botany* 54:1486-1489
- Mehdiabadi NJ, Schultz TR (2010) Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Myrmecological News*, 13:37-55.
- Mendes Filho JMA (1979) Técnicas de combate à formiga. *Circular Técnica. Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais*, 75:1-19
- Mendonça LA, Zanetti R, Souza Silva A, Santos A, Zanuncio JC, Medeiros AGB (2003) Eficiência e análise econômica de combate à *Atta* spp. com termonebulização. In *abstracts of XXI International Congress of Entomology; Embrapa Soja: Londrina, PR, Brazil*, pp 525-526
- Meyer S, Neubauer M, Sayer EJ, Leal IR, Tabarelli M, Wirth R (2013) Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology*. 38:497-504
- Meyer ST (2008) Ecosystem engineering in fragmented forests: edge-mediated hyperabundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. PhD thesis. University of Kaiserslautern, Kaiserslautern.
- Meyer ST, Leal IR, Tabarelli M, Wirth R (2011) Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecol Entomol* 36:14-24
- Molina EJ, Molina CH, Giraldo C, Villota H, Montoya-Lerma J, Calle Z, Murgueitio E (2010) Biodiversidad
- Montoya-Lerma J, Chacón de Ulloa P, Manzano MR (2006) Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia). *Rev. Col. Entomol.* 32:151-158.
- Montoya-Lerma J, Giraldo-Echeverri C, Armbrecht 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
- Moraes JSA (1983) Conhecimentos básicos para o combate às formigas cortadeiras. *Boletim Técnico da CAF*, pp 25
- Moreira AA, Forti LC, Andrade APP, Boaretto MA, Lopes J. (2004a). Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39:109-116.
- Moreira AA, Forti LC, Boaretto MA, Andrade APP, Lopes J, Ramos VM (2004b) External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests. *Journal Applied Entomology* 128: 204-211.
- Moressi M, Neto MA, Crepaldi RA, Carbonari V, Demétrio MF, Silvestre R (2007) Eficiência do controle mecânico de formigas cortadeiras (*Atta laevigata*) no reflorestamento com espécies nativas. *O Biológico*, 69:471-473
- Moser JC (2006) Complete excavation and mapping of a Texas leafcutting ant nest. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 99(5):891-897
- Moutinho P, Nepstad DC, Davidson EA (2003) Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84(5):1265-1276
- Mueller UG, Rehner SA, Schultz TR (1998) The evolution of agriculture in ants. *Science* 281:2034-2038.
- Mueller UG, Schultz TR, Currie CR, Adams RMM, Malloch D (2001) The origin of the attine ant-fungus symbiosis. *Q. Rev. Biol.* 76:169-197.
- Navarro JG, Jaffé K (1985) On the adaptive value of nest features in the grass-cutting ant *Acromyrmex landolti*. *Biotropica* 17:347-348.



- Nichols-Orians CM, Schultz JC (1990) Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants. *Ecol. Entomol.*, 15:311-320.
- Nowak R, Nowak C, De Rocher T, Cole N, Jones M (1990) Prevalence of *Oryzopsis hymenoides* near harvester ant mounds: indirect facilitation by ants. *Oikos* 58:190-198
- Oinonen E (1956) On the ants of the rocks and their contribution to the afforestation of rocks in southern Finland. *Acta Entomologica Fennica*, 12, pp 212.
- Oliveira MA, Della Lucia MT, Anjos N (1998) Occurrence and nest density of leaf-cutting ants under eucalypt plantations in southern Bahia. *Rev. Bras. Entomol.* 42:17-21
- Oster G, Wilson EO (1978) *Caste and Ecology in the Social Insects*. University Press, Princeton, New Jersey, pp 352
- Passos CAM, Junior LB, Goncalves MR (2006) Avaliação silvicultural de *Tectona grandis* L.f., em Cárceres-MT, Brasil: Resultados preliminares. *Ciência Florestal* 16:225–232
- Pavlova ZF (1977) Microstructure of the biogeocoenoses of coastal lake shores. *Ekologia*, 5:62-7
- Penalzoza C, Farji-Brener AG (2003) The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19(5):603-605
- Pérez SP, Corley JC, Farji-Brener AG (2011) Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. *Agric For Entomol.*, 13:191-196
- Petal J (1978) The role of ants in Ecosystems. In: Brain MV (Ed). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 293-325
- Petal J, Nowak E, Jakubczyk H, Czerwinski Z (1977) Effect of ants and earthworms on soil habitat modification. *Ecol. Bull.*, 25:501-503.
- Pilati A, Quirán E, Esterlich H (1997) Actividad forrajera de *Acromyrmex lobicornis* en un pastizal natural semiárido de la provincia de La Pampa (Argentina). *Ecol Austral*, 7:49-56
- Poderoso JCM, Genésio Tâmara Ribeiro, Gonçalves GB, Mendonça PD, Polanczyk RA, Zanetti R, Serrão JE, Zanuncio JC (2009) Nest and Foraging Characteristics of *Acromyrmex landolti balzani* (Hymenoptera: Formicidae) in Northeast Brazil. *Sociobiology* 54(2):361-371.
- Power A (1996) Arthropod diversity in Forest Patches and Agroecosystems of Tropical Landscapes. In: Schelas J, Greenberg R (Eds) *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Islands Press, Washington, pp 91-110
- Raignier A, van Boven JKA (1955) Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). *Annales Musée Royal du Congo Belge Nouvelle Série in Quarto Sciences Zoologiques*, 2: 1-359.
- Ramos VM, Forti LC, Andrade APP, Noronha NC, Camargo RS (2008) Density and spacial distribution of *Atta sexdens rubropilosa* and *Atta laevigata* colonies (Hym., Formicidae) in *Eucalyptus* spp. forests. *Sociobiology*, 51:1-7
- Read JJ (1996) Use of ants to monitor environmental impacts of salt spray from a mine in arid Australia. *Biodiversity and Conservation*, 5:1533-1543.
- Reis Filho W, Iede ET, Nickle MA, Caldato N, Ferreira AC (2007) Reconhecimento dos danos causados por formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em plantios iniciais de *Pinus taeda* no Sul do Brasil. *Circular técnica* 189. Embrapa/Florestas
- Reis Filho W, Santos F, Strapasson P, Nickle MA (2011) Danos causados por diferentes níveis de desfolha artificial para simulação do ataque de formigas cortadeiras em *Pinus taeda* e *Eucalyptus grandis*. *Pesqui Florest Bras* 31:37–42
- Reis MA, Arantes Rodrigues Cunha JP, Zanetti R, Vique Fernandes B, Rodrigues Reis JM (2015) Aplicação sistemática mecanizada de isca formicida granulada em eucaliptais em fase de manutenção. *Cerne*. 21(3):423-428.
- Reis MA, Zanetti R, Scolforo JRS, Ferreira MZ (2010) Amostragem de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais pelos métodos de transectos em faixa e em linha. *Revista Árvore*, 34:1101-1108
- Reis MA, Zanetti R, Soares Scolforo JR, Ferreira MZ (2010) Amostragem de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais pelos métodos de transectos em faixa e em linha. *Árvore* 34(6):1101-1108
- Ribeiro GT, Woessner RA (1980) Efeito de diferentes níveis de desfolha artificial, para avaliação de danos causados por saúvas (*Atta* spp.) em árvores de *Gmelina arborea*



- Linnée e de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barre Golf. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, 9:261-272.
- Rios-Casanova L, Valiente-Banuet A, Rico-Gray V (2004). Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1):37-54.
 - Robinson SW, Fowler HG (1982) Foraging and pest potential of Paraguayan grass-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) to the cattle industry. *J Appl Entomol*, 93:42-54
 - Robinson WH (2005) Handbook of Urban Insects and Arachnids. University Press, Cambridge, pp 472
 - Room PM (1971) The relative distributions of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol*, 40:735–751.
 - Sabattini, J.A., Sabattini, R.A., Cian, J.C., & Sabattini, I.A. (2018) Vegetation Changes in a Native Forest Produced by *Atta vollenweideri* Forel 1893 (Hymenoptera: Formicidae) Nests. *Neotropical Entomology*, 47, 53-61.
 - Santos G, Della Lucia T, Picanco MC (2006) Fatores que dificultam o controle das formigas cortadeiras. *Revista Bahia Agricola*, 7:18.21
 - Santos VA, Oliveira BL, Samuels RI (2007) Selection of entomopathogenic fungi for use in combination with sub lethal doses of imidacloprid perspectives for the control of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Mycopathologi*, 163:233240
 - Santschi F (1925) Revision du genre *Acromyrmex* Mayr. *Rev. Suisse Zool*. 31:355-398
 - Saverschek N, Roces F (2011) Foraging leafcutter ants: olfactory memory underlies delayed avoidance of plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Anim Behav*, 82:453-458
 - Schnellman RG, Manning RO (1990) Perfluorooctane sulfonamide; a struture novel uncoupler of oxidative phosphorylation. *Biophysical Acta*. 1060: 344-348.
 - Schroth G, Harvey C, Vincent G (2004) Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation. In: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, Gascon C, Vasconcelos HL, Izac AMN (Eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C., pp 227–26
 - Schultz TR, Meier R (1995) A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology*, 20(4):337-370
 - Serna FJ, Correa JA (2003) Extractos de hojas de tomate *Lycopersicon esculentum* como fagoinhibidores de *Atta cephalotes*. *Revista Agronomia Colombiana* 21: 142-153.
 - Serrano MS, Lapointe SL, Villegas A (1993) Caracterización del daño de la hormiga cortadora de pastos *Acromyrmex landolti* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) sobre el establecimiento de *Andropogon gayanus* en los Llanos Orientales de Colombia. *Rev Col Entomol*, 19:21-26
 - Silva-Pinhati A, Bacci Jr. M, Siqueira CG, Silva A, Pagnocca FC, Bueno OC, Hebling MJA (2005) Isolation and Maintenance of Symbiotic Fungi of Ants in the Tribe Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 34(1):1-5.
 - Simas Rodrigues V, Costa Correa E, Simas Aires C (2002) Características externas do ninho de *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hymenoptera: Formicidae). *Revista da FZVA*. 9(1):1-10.
 - Smith DR (1979) Superfamily Formicoidea. In: Krombein KV, Hurd PD, Smith DR, Burks BD (Eds.) *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Volume 2. Apocrita (Aculeata). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, pp 1323-1467
 - Solomon SE, Bacci M Jr, Martins J Jr, Vinha GG, Mueller UG (2008) Paleodistributions and Comparative Molecular Phylogeography of Leafcutter Ants (*Atta* spp.) Provide New Insight into the Origins of Amazonian Diversity. *PLoS ONE* 3(7): e2738
 - Sörensen U, Schmidt GH (1987) Vergleichende Untersuchungen zum Beuteeintrag der Waldameisen (Genus *Formica*, Formicidae) in der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein). *Zeitschrift fr Angewandte Entomologie* 103(2):153-177
 - Sosa B, Brazeiro A (2010) Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata*. *Journal of Vegetation Science* 21:597-605.



- Sossai MF, Zanuncio JC, Leite HG, Zanetti R, Serrão JE (2005) Transects to estimate the number of leaf-cutting ant nests (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus urophylla plantations. *Sociobiology* 46:667-676
- Sousa-Souto L, Schoereder JH, Schaefer CEGR, Silva WL (2007) Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. *Austral Ecol.*, 32:758-765.
- Souza A, Zanetti R, Calegario N (2011) Economic damage level for leafcutting ants in function of the productivity index of eucalyptus plantations in an Atlantic Forest region. *Neotrop Entomol* 40:483-488.
- Stahel GV, Geijskes DC (1939) Ueber den Bau der nester von *Atta cephalotes* L. Und *Atta sexdens* L. (Hyn. Formicidae). *Revista de Entomología*, 10:27-28
- Sternberg LD, Pinzon MC, Moreira MZ (2007) Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proc Roy Soc B: Biol Sci*, 274:315-321.
- Sunjian A, Hongmei LI (2006) A survey of *Atta texana* on the southern tip of Texas. Notes from *Underground* 11(2). Available at: http://www.blueboard.com/nfu/survey_rio_grande_texas.htm
- Tadey M, Farji-Brener A (2007) Indirect effects of exotic grazers: livestock decreases the nutrient content of refuse dumps of leaf-cutting ants through vegetation impoverishment. *J App Ecol.*, 44:1209-1218
- Talbot M (1975) Habitats and populations of the ant *Stenammina diecki* Emery in southern Michigan. *Great Lakes Entomologist*, 8:241-244
- Teixeira UR, Zanetti R, Rezende AMPP (2003) Software para gerenciamento do manejo de formigas cortadeiras. In *Anais do Congresso de iniciação científica da UFLA; Universidade Federal de Lavras: Lavras, MG, Brazil*, pp 192-192
- Urbas P (2004) Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cutting ants. [PhD thesis]. Technische Universität Kaiserslautern, Germany.
- Urbas P, Araujo Jr. MV, Leal IR, Wirth R (2007) Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39:489-495.
- Van Bael SA, Seid MA, Wcislo WT (2012) Endophytic fungi increase the processing rate of leaves by leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecol. Entomol*, 37:318-321
- van Pelt AF Jr (1956) The ecology of the ants of the Welaka Reserve, Florida (Hymenoptera:Formicidae) *The American Midland Naturalist*: 56:358-387
- Vasconcelos HL, Fowler HG (1990) Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. In: Vander Meer RK, Jaffe K, Cedeno A (Eds) *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press, Boulder, pp 411-419
- Vélez AR (1997) Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Universidad de Antioquia. Medellín, pp 480
- Vilela EF (1986) Status of leaf-cutting ant control in forest plantations in Brazil. In: Lofgren CS, Vander Meer RK, editors. *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Boulder (CO): Westview Press, pp 399-408
- Villacide J, Corley J (2009) Riesgo potencial de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* para las plantaciones forestales de la Patagonia. *Serie Técnica: Manejo Integrado de Plagas Forestales*. Cuadernillo N°6. ISSN: 1851-4103, pp 15
- Vittar F (2008) Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la Mesopotamia Argentina. *Insugeo* 17(2): 447-466.
- Vittar F, Cuezco FC (2008) Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 67(1-2):175-178.
- Weber NA (1966) The fungus growing ants. *Science* 153:587-604
- Weber NA (1969). Ecological relations of three *Atta* species in Panama. *Ecology* 50:141-147
- Weber NA (1972) *Gardening Ants the Attines*. The American Philosophical Society, Philadelphia, 146 pp.
- Weber NA (1982) Fungus ants. In: Hermann HR (ed.) *Social Insects*. New York: Academic Press, pp 255-363
- Wilson EO (1971) *The insect societies*. Cambridge: Belknap Press, Harvard University, pp 548
- Wirth R, Herz H, Ryel RJ, Beyschlag W, Hölldobler B (2003). *Herbivory of Leaf-Cutting Ants. A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 233



- Wirth R, Meyer ST, Almeida WR, Araujo MV, Barbosa VS, Leal IR (2007) Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J Trop Ecol.* 23:501–505.
- Zanetti R (2007) Monitoramento de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em florestas cultivadas. *Biológico*, 69:129-131
- 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*, 28:878-882
- Zanetti R, Jaffé K, Vilela EF, Zanuncio JC, Leite HG (2000a) Efeito da densidade e do tamanho de saueiros sobre a produção de madeira em eucaliptais. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29:105-117
- Zanetti R, Vilela EF, Zanuncio JC, Leite HG, Freitas GD (2000b) Influência da espécie cultivada e da vegetação nativa circundante na densidade de saueiros em eucaliptais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35:1911-1918
- Zanetti R, Zanuncio JC (2005) Plagas Forestales Neotropicales: Monitoramento de formigas cortadeiras em florestas cultivadas no Brasil. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, 75:90-92
- Zanetti R, Zanuncio JC, Mayhé Nunes AJ, Medeiros AGB, Souza Silva A (2003) Combate sistemático de formigas cortadeiras com iscas granuladas, em eucaliptais com cultivo mínimo. *Revista Árvore*, 27:387-392
- Zanetti R, Zanuncio JC, Santos JC, Silva WLP, Ribeiro GT, Lemes PG (2014) An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian forest plantations. *Forest* 5:439-454
- Zanetti R, Zanuncio JC, Souza Silva A, Mendonça LA, Mattos JOS, Rizental MS (2008) Eficiência de produtos termonebulígenos no controle de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em plantio de eucalipto. *Ciência e Agrotecnologia*: 32:1313-1316
- Zanetti R, Zanuncio JC, Souza-Silva A, Mendonca LA, Sousa Mattos JO, Rizental MS (2006) Eficiência de produtos termonebulígenos no controle de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em plantio de eucalipto. *Ciência e Agrotecnologia* 32(4)
- Zanetti R, Zanuncio JC, Vilela EF, Leite HG, Della Lucia TMC, Couto L (1999) Efeito da espécie de eucalipto e da vegetação nativa circundante sobre o custo de combate a saueiros em eucaliptais. *Revista Árvore*, 23:321-325
- Zanuncio JC, Lemes P, Antunes LR, Maia JL, 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* 73:205-215.
- Zanuncio JC, Lopes ET, Leite HG, Zanetti R, Sedyama CS, Fialho MDCQ (2004) Sampling methods for monitoring the number and area of colonies of leaf cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. *Sociobiology*, 44:337-344
- Zanuncio JC, Lopes ET, Zanetti R, Pratisoli D, Couto L (2002) Spatial distribution of nests of the leaf cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) in plantations of *Eucalyptus urophylla* in Brazil. *Sociobiology*, 39:231-242
- Zanuncio JC, Torres, JB, Gasperazzo WL, Zanuncio TV (1996) Aferição de dosagens de iscas granuladas para controle de *Atta laevigata* (F. Smith) pelo número de olheiros ativos. *Revista Árvore*, 20:241-246
- Zolessi LC de, Abenante YP de (1974) Nidificación y mesoetología de *Acromyrmex* en el Uruguay III. *Acromyrmex* (A.) *hispidus* Santschi, 1925 (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Urug.* 1:151-165
- Zolessi LC de, Abenante YP de (1977) Estudio Comparativo de la genitalia del macho de las especies de *Acromyrmex* del Uruguay. *Revista de Biología del Uruguay.* 3(1):73-86
- Zolessi LC de, Abenante YP de, Phillipi ME (1987) Lista sistemática de las especies de formicidos del Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo.* 165(3):1-9.
- Zolessi LC, González LA. (1978) Observaciones sobre el género *Acromyrmex* en el Uruguay. IV. A. (*Acromyrmex*) *lundi* (Guérin, 1838) (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias. Serie Ciencias Biológicas* 1:9-28



- Zolessi LC, Philippi M. 1998. Las hormigas cortadoras del Uruguay del género *Acromyrmex* Hymenoptera: Formicidae). In: Berti-Fho E, Mariconi FAM, Fontes LR (Eds.) Formigas cortadeiras dos países do Mercosul. Piracicaba: FEALQ, pp 93-98