



**RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS EN HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS:
FACTORES IMPLICADOS EN LA RESOLUCIÓN INDIVIDUAL VERSUS
COLECTIVA**

*Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad Nacional del Comahue, Área
Ciencias Biológicas*

Andrea Marina Alma

Licenciada en Ciencias Básicas Orientación Biología - Universidad Nacional de Cuyo –

2013

Lugar de trabajo:

Laboratorio de Ecotono, CRUB-UNCOMA e INIBIOMA-CONICET.

San Carlos de Bariloche, Argentina

2017

EQUIPO DE DIRECCIÓN

Director de Tesis:

Alejandro Gustavo Farji-Brener

Lic. en Cs. Biológicas (UBA, Argentina)

Master en Ecología (ULA, Venezuela)

Doctor en Cs. Biológicas (UBA, Argentina)

Co-directora de Tesis:

Luciana Elizalde

Lic. en Biología (UNLP, Argentina)

Doctora en Cs. Básicas y Aplicadas (UNQ, Argentina)

“Si al franquear una montaña en la dirección de una estrella,
el viajero se deja absorber demasiado por los problemas de la escalada,
se arriesga a olvidar cuál es la estrella que lo guía”

- *Antoine de Saint-Exupery* -

AGRADECIMIENTOS

A mi comité consejero, Alejandro Farji-Brener y Luciana Elizalde. Su experiencia, guía y ayuda me hicieron crecer tanto profesional como personalmente.

A Juan Corley, Roxana Josens y Mariana Lozada por revisar esta tesis y por sus valiosos aportes.

A Yamila Sasal y Santiago Aisen por la discusión de ideas y consejos, y principalmente por su ayuda incondicional con R.

A Juan Gowda por cuestionar mis ideas y mostrarme otros puntos de vista.

Al Laboratorio Ecotono por el apoyo institucional, pero sobretodo por las discusiones de pasillo y en seminarios, académicas y personales.

A Francisco, Eder, Marina y Luciana por ayudarme en distintas instancias del trabajo de campo y acompañarme en la locura de muestrear de noche.

A la UNCo, CONICET y FONCyT por su apoyo institucional.

A mis amigas de toda la vida, Antonella y Andrea, que pese a la distancia estuvieron presentes con palabras de aliento y me apoyaron en cada una de mis decisiones.

A mis amigos patagónicos, Carolina, Orianne, Analía, Juan, Margarita, Juliana, Daiana, Silvina y Francisco, que me hicieron sentir en familia y con quienes construí un nuevo

hogar. Gracias por las eternas charlas de los “jueves de tejido” y las muchas cervezas compartidas que me hicieron superar cualquier problema.

A mis padres, Myriam y Jorge, hermanos, Alejandra y Maximiliano, y en especial a mi nona Carola por la contención, el aliento, la fuerza y por acompañarme día a día aún a la distancia. Siempre han sido muy comprensivos con mi trabajo.

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.”

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1.....	1
RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS: UNA REVISIÓN DE LAS RESPUESTAS INDIVIDUALES Y COLECTIVAS EN ORGANISMOS EUSOCIALES	1
INTRODUCCIÓN.....	1
CAMARÓN CHASQUIDO (<i>SNAPPING</i>).....	7
HEMÍPTERA	7
ISÓPTERA.....	8
HIMENÓPTERA.....	9
CONCLUSIONES.....	25
OBJETIVOS, MODELO DE ESTUDIO Y ESTRUCTURA DEL TRABAJO DE TESIS	26
CAPÍTULO 2.....	28
LO QUE EL VIENTO SE LLEVÓ: RESPUESTAS INDIVIDUALES Y COLECTIVAS AL EFECTO NEGATIVO DEL VIENTO SOBRE EL FORRAJEО DE UNA HORMIGA CORTADORA DE HOJA.....	28
RESUMEN	28
INTRODUCCIÓN	30
Especie de estudio	33
Sitios de estudio.....	34
SECCIÓN 1.....	38
RESPUESTAS DE CORTO Y LARGO PLAZO DE LAS HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS A LOS EFECTOS NEGATIVOS DEL VIENTO SOBRE LA ACTIVIDAD DE FORRAJEО	38
RESUMEN.....	38
INTRODUCCIÓN.....	40
METODOLOGÍA	43
RESULTADOS	50
DISCUSIÓN.....	56

SECCIÓN 2.....	62
RESPUESTA COLECTIVA DE LAS HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS A LOS EFECTOS NEGATIVOS DEL VIENTO SOBRE LA ACTIVIDAD DE FORRAJEO	62
RESUMEN.....	62
INTRODUCCIÓN.....	64
METODOLOGÍA	65
RESULTADOS	69
DISCUSIÓN.....	73
 SECCIÓN 3.....	 76
UNA BRISA DE AIRE FRESCO EN LA TEORÍA DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO: LA IMPORTANCIA DEL VIENTO PARA LA SELECCIÓN DE CARGAS EN UN FORRAJEADOR DE LUGAR CENTRAL	76
RESUMEN.....	76
INTRODUCCIÓN.....	78
METODOLOGÍA	81
RESULTADOS	92
DISCUSIÓN.....	95
 CAPÍTULO 3.....	 101
REMOCIÓN DE OBSTÁCULOS EN LOS SENDEROS DE FORRAJEÓ DE LAS HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS.....	101
RESUMEN.....	101
INTRODUCCIÓN.....	103

SECCIÓN 1	109
¿REMOVER O NO REMOVER OBSTÁCULOS? COSTOS Y BENEFICIOS DEL MANTENIMIENTO DE SENDEROS DE FORRAJE EN LAS HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS	109
RESUMEN.....	109
INTRODUCCIÓN.....	111
METODOLOGÍA	116
RESULTADOS	121
DISCUSIÓN.....	128
SECCIÓN 2.....	133
¿VARIAS CABEZAS SON MEJORES QUE UNA? EFECTIVIDAD INDIVIDUAL Y COLECTIVA EN LA RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS EN HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS	133
RESUMEN.....	133
INTRODUCCIÓN.....	135
METODOLOGÍA	139
RESULTADOS	147
DISCUSIÓN.....	151
CAPÍTULO 4.....	159
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	159
SÍNTESIS DE LOS PRINCIPALES RESULTADOS	159
RELEVANCIA CONCEPTUAL DE LOS RESULTADOS	162
FUTUROS ESTUDIOS	173
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	179

ANEXO.....	208
TABLAS.....	208
FIGURAS.....	231
VIDEOS.....	247

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behavioral Ecology* 27: 1017–1024.

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016. Collective response of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *The American Naturalist* 188:1–6.

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2017. Breath of fresh air in the foraging theory: the importance of wind for food size selection in a central place forager. *The American Naturalist* 190: 1–10.

RESUMEN

Una de las ventajas de vivir en grupo es la posibilidad de resolver de manera colectiva aquellos problemas que superan la capacidad cognitiva y/o física de los individuos. Definir qué factores determinan las estrategias de resolución (i. e., individual y/o colectiva) que los organismos sociales utilizan para resolver sus problemas es importante para comprender la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo. Sin embargo, los estudios al respecto son escasos. En esta tesis describí cómo las hormigas cortadoras de hojas resuelven individual y colectivamente dos tipos de problemas que afectan negativamente el ingreso de recursos a la colonia: el viento y la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo. Además, estudié los posibles factores que pueden afectar la decisión sobre qué estrategias de resolución utilizar. Encontré que el viento afecta negativamente el movimiento de las obreras provocando que el ingreso de material vegetal se reduzca un $\sim 70\%$ cuando el viento aumenta 1 km/h. Para mitigar estos efectos negativos, las obreras utilizan ambas estrategias de resolución: individual y colectiva. Individualmente, las obreras seleccionaron cargas que interceptan menos al viento; es decir, cargas de menor área, más livianas y alargadas. Gracias a este ajuste en el tamaño, masa y forma de las cargas, las obreras son capaces de ingresar material vegetal al nido pese a las condiciones ventosas. Mientras que colectivamente, las colonias asignaron obreras de mayor tamaño las cuales lidian mejor con los efectos negativos del viento. Esta respuesta colectiva redujo un 32% el efecto negativo del viento. En cuanto a la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo, encontré que tanto el tamaño del obstáculo como el flujo de hormigas determinan el costo para la colonia (medido como la reducción en el flujo de hormigas en el sendero). En concordancia, la

decisión sobre remover o no un obstáculo dependió de este costo. Cuando el costo superó el 50% de reducción en el flujo de hormigas, las hormigas siempre removieron los obstáculos. Además, al aumentar el tamaño del obstáculo el número de hormigas removiendo aumentó, pero cuando el obstáculo fue muy grande y el flujo de hormigas en el sendero alto, las colonias asignaron un menor número de hormigas a la remoción. Por último, el tamaño del obstáculo y el flujo de hormigas afectaron la eficacia de las resoluciones individuales y colectivas. Aquellos obstáculos muy grandes solo pudieron ser removidos colectivamente y al aumentar el flujo de hormigas aumentó la eficacia de las resoluciones colectivas pero disminuyó la eficacia de las individuales. Estos resultados resaltan que tanto características intrínsecas como extrínsecas al obstáculo determinan cuándo y cómo se resuelve un problema; y que las colonias ajustan el número de individuos asignados a la resolución de problemas de acuerdo a las limitaciones individuales (i.e., ineficiencia) y la interacción entre los individuos (i.e., interferencia). Esta tesis ilustra cómo los organismos que viven en grupo se ven beneficiados de la posibilidad de solucionar de manera colectiva aquellos problemas que exceden las capacidades individuales.

PALABRAS CLAVE: beneficios, costos, estrategias individuales y colectivas, forrajeo, organismos sociales.

ABSTRACT

One advantage of sociality is the option to collectively solve those problems that overcome cognitive and/or physical individual capacities. Defining what factors determine strategies-solving (i. e., individual or collective) used by social organisms is important to understand the evolution and maintaining of life in group. Even though, studies about this are limited. In this thesis, I described how leaf-cutting ants resolve two kinds of problems that negatively affect the amount of resources delivered to the nest: wind and presence of obstacle in the foraging trails. In addition, I studied the factors that can affect the decision about what strategies-solving is used. I found that wind negatively affected the ant movement reducing the foraging rate by ~70% when wind speed increased 1 km/h. To mitigate these negative effects, workers used both strategies: individual and collective. Individually, in windy conditions workers selected loads with less wind interception, that is, smaller, lighter and more rectangular loads. Thanks to this response, workers were able to deliver resources to the nest. While collectively, colonies increased the number of workers that deal better with windy conditions. This collective response reduces by 32% the negative effect of the wind on their foraging. Regarding the presence of obstacles in foraging trails, I found that both obstacle size and ant flux in the trail determine the cost for the colony (measured as reduction in ant flux). Accordingly, the decision about obstacle removing depended on this cost; when it was bigger than 50%, ants always removed. Furthermore, bigger obstacles were removed by a bigger number of ants, but when the obstacle was too big or the ant flux high colonies allocated a lower number of ants to remove. Finally, obstacle size and ant flux affected efficacy of individual and collective

solutions. Those obstacles too big could only be removed collectively, and efficacy of collective solutions increased with ant flux while efficacy of individual ones decreased. The results highlight that both intrinsic and extrinsic characteristic determine when and how a problem is resolved, and that colonies adjust the number of individuals assigned to a solution depending on individual limitation and interaction among individuals. To finish, the thesis illustrates one advantage of living in groups: the option of collectively solving those problems that exceed individual capacities thanks to collective solutions.

KEY WORDS: benefits, costs, foraging, individual and collective strategies, social organisms.

RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS: UNA REVISIÓN DE LAS RESPUESTAS INDIVIDUALES Y COLECTIVAS EN ORGANISMOS EUSOCIALES

INTRODUCCIÓN

Los organismos cotidianamente se enfrentan a situaciones que deben resolver para sobrevivir y reproducirse. Estas situaciones se denominan *conflictos* cuando dos o más individuos actúan siguiendo intereses contrapuestos (e. g., Aureli et al. 2002, Beekman et al. 2003) y *problemas* cuando los individuos se enfrentan con situaciones que impiden el desarrollo normal de sus actividades. Algunos ejemplos de problemas incluyen modificaciones físicas del ambiente, condiciones climáticas desfavorables y situaciones nuevas o desconocidas (Dussutour et al. 2009, Liker & Bókony 2009). Dado que la falta o inadecuada resolución de un problema tiene efectos negativos para los organismos, es de esperar que la selección natural haya favorecido aquellos comportamientos que logren resolver los problemas de la manera más adecuada posible.

Una ventaja de los organismos que viven en grupo es su capacidad para resolver problemas tanto individual como colectivamente (Krause et al. 2010). Incluso dentro de las respuestas de tipo colectiva, los organismos sociales pueden actuar en grupo, en equipo o particionadamente según cómo se dividan y organicen las tareas (Anderson & Franks 2001, Anderson et al. 2001). Los problemas se resuelven en grupo cuando los individuos actúan simultánea y cooperativamente; en equipo si cada individuo realiza una sub-tarea y actúa

simultáneamente con los otros, y particionadamente si cada individuo realiza una sub-tarea pero de manera secuencial con los otros. Por ejemplo, el transporte de recursos en las hormigas puede ser individual si un individuo lo transporta; en grupo si entre varios individuos lo transportan; en equipo si entre varios individuos lo transportan pero los que están delante de la presa la levantan y tiran o arrastran, mientras que los de atrás la levantan caminando hacia adelante y los individuos a los costados lo levantan o arrastran caminando de costado; y particionado si un individuo corta el recurso y otro lo transporta (Röschard & Roces 2011, McCreery & Breed 2013). Tanto las resoluciones individuales como colectivas poseen ventajas y desventajas determinadas por las características propias del problema y el contexto en el cual se desarrolla el mismo.

La principal ventaja de las resoluciones individuales es el bajo costo en número de individuos resolviendo. Sin embargo, los problemas que superan la capacidad cognitiva u operativa de cada individuo o requieren una considerable inversión energética en términos de tiempo y no pueden ser resueltos individualmente (Laland 2004, Krause et al. 2010, Czaczkes & Ratnieks 2013). Por el contrario, las resoluciones colectivas permiten resolver estos problemas complejos de manera rápida y efectiva (Melis et al. 2006, Liker & Bókony 2009). Por ejemplo, algunas especies de hormigas transportan presas más rápido en grupo o en equipo que individualmente (Czaczkes & Ratnieks 2013). Además, las resoluciones colectivas suelen ser súper-eficientes; es decir, el desempeño del grupo es mayor que la suma del desempeño de cada individuo actuando por separado. Por ejemplo, las hormigas transportan en grupo presas tan pesadas que si fuesen divididas por el número de individuos participando en el transporte, cada individuo sería incapaz de transportar los fragmentos (Franks 1986, Traniello & Beshers 1991, Robson & Traniello 1998, Franks et al. 2001,

Czaczkes & Ratnieks 2013). Otra ventaja de las resoluciones colectivas es que ofrecen mejores oportunidades de supervivencia y reproducción; por ejemplo, las cucarachas en grupo seleccionan refugios de mejor calidad que individualmente (Canonge et al. 2011), y algunas especies de hormigas al transportar sus recursos colectivamente disminuyen la competencia inter-específica (Czaczkes & Ratnieks 2013) y transfieren información relevante sobre la calidad de los recursos (Röschard & Roces 2011). Sin embargo, las resoluciones colectivas requieren cooperación y comunicación entre los individuos, lo que puede disminuir su eficiencia (Röschard & Roces 2003, Thomas & Framenau 2005), e involucran individuos que podrían estar desarrollando otras funciones.

Definir qué factores determinan las estrategias de resolución que los organismos sociales utilizan para resolver sus problemas (i. e., individual y/o colectiva) es importante para comprender la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo. Sin embargo, los estudios al respecto son escasos (Hart et al. 2002). El objetivo de esta revisión es determinar qué tipo de problemas admiten ambas formas de resolución y qué factores determinan que los organismos sociales actúen individual o colectivamente. Para cumplir con estos objetivos revisé la bibliografía que incluía a organismos eusociales como modelo de estudio debido a que el grado de sociabilidad (e. g., comunal, quasi-social, semi-social) puede afectar el comportamiento de los organismos. Definí como eusociales a los organismos que cumplieron los siguientes requisitos: (1) los individuos cooperan en el cuidado de las crías directa o indirectamente mediante tareas como la defensa o limpieza del nido que favorecen el crecimiento y reproducción de las crías, (2) hay una división entre casta reproductiva y no reproductiva o menos reproductiva, y (3) existe un solapamiento de dos o más generaciones (Hölldobler & Wilson 1990, Crespi & Yanegra 1995). De esta

forma, consideré como eusociales a las termitas, hormigas, algunas especies de abejas y avispas, 50 especies del orden Hemíptera, 6 especies del orden Tisanóptera (trips), una especie de escarabajo (*Austroplatypus incompertus*), los camarones chasquido del género *Synalpheus*, y como representantes del orden Mammalia, a la rata topo desnuda, *Heterocephalus glaber*, y la rata topo Damaraland, *Fukomys damarensis* (Plowes 2010; Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Especies de organismos eusociales (tabla extraída de Plowes 2010).

Filo	Detalles
Artrópoda	
<u>Clase:</u> Insecta	
Isóptera	Todas eusociales
Hemíptera	~ 50 spp esociales
Tisanóptera	~ 6 spp eusociales
Coleóptera	1 sp “escarabajo Ambrosia”
Himenóptera	
	Hormigas Todas eusociales
	Abejas Solo 300-400 de 4000 especies son eusociales
	Avispas Mayoría no sociales, solo ~ 900 son eusociales
<u>Subfilo:</u>	
Crustaceae	
Camarón chasquido (snapping)	<i>Synalpheus</i> spp.

Cordata

Clase:

Mamalia

Familia: Bathyergidae

(ratas desnudas africanas)

2 spp eusociales:

Rata topo desnuda

(*Heterocephalus glaber*)

Rata topo damaraland

(*Fukomys damarensis*)

Para describir los contextos en los cuales los organismos eusociales responden individual y colectivamente dividí el capítulo en función de las especies o grupos eusociales: (1) Camarón chasquido (*snapping*); (2) Hemíptera; (3) Isóptera; e (4) Himenóptera: Avispas, Abejas y abejorros y Hormigas (Fig. 1.1). La rata topo desnuda y la rata topo Damaraland, el escarabajo ambrosia (*Austroplatypus incompertus*) y los trips, fueron excluidos debido a que no encontré bibliografía sobre problemas que admitan respuestas individuales y colectivas. La falta de información en estas especies es consecuencia de la dificultad para estudiar sus comportamientos ya que desarrollan todas o la mayoría de sus actividades debajo del suelo o dentro de agallas (Crespi 1992, Kent & Simpson 1992, Burda et al. 2000). Para finalizar, resumo los resultados encontrados en una sección titulada *Conclusiones* y explico los objetivos, las especies de estudio y la estructura de la tesis en la sección *Objetivos, modelo de estudio y estructura del trabajo de tesis*.

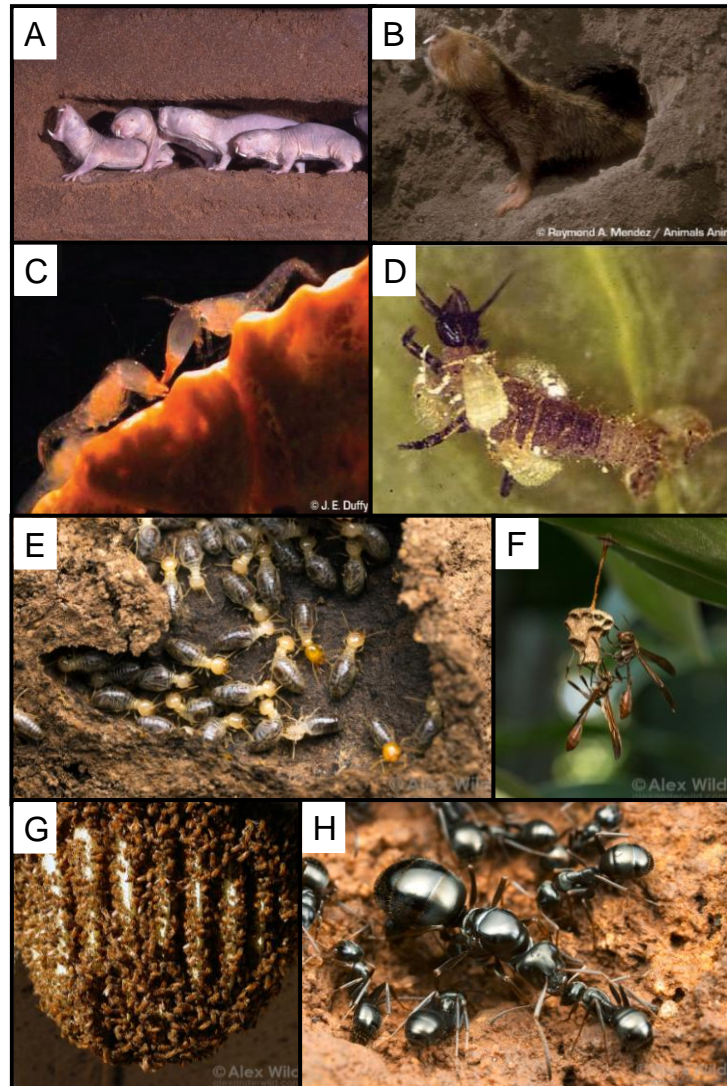


Figura 1.1. Fotos de los organismos eusociales revisados en el capítulo (A) sección transversal mostrando las cadenas de excavación de las ratita topo desnuda (crédito de la foto: Justin O'Riain); (B) ratita topo damaraland (créditos de la foto: Raymond A. Mendez); (C) encuentro entre el camarón chasquido, *Synalpheus regalis* (crédito de la foto: J. E. Duffy); (D) soldados de *Tuberaphis styraci*, un áfido eusocial, luchando contra una larva depredadora (imagen obtenida de Shibao et al. 2010); (E) una colonia de termitas en Yandoit, Victoria, Australia (créditos de la foto: Alex Wild); (F) *Mischoctytarus* sp, una avispa eusocial del trópico en Refugio Amazonas, Tambopata, Perú; (G) nido de la abeja melífera, *Apis mellifera*, en Davis, California, USA (créditos de la foto: Alex Wild); e (H) nido de *Formica fusca*, en la imagen se observa la reina y las obreras (créditos de la foto: Alex Wild).

CAMARÓN CHASQUIDO (*SNAPPING*)

Los camarones sociales del género *Synalpheus* son organismos diminutos (~ 5-10 mm) que viven y comen dentro de los canales internos de varias especies de esponjas tropicales (Fig. 1.1C). Sus colonias contienen una o pocas hembras reproductivas y de una decena a cientos de individuos genéticamente relacionados que no se reproducen (Duffy 1996). Pese a que la adecuación de una colonia depende de la coordinación del comportamiento de cada uno de sus individuos, en el caso del camarón chasquido solo se ha reportado un contexto en el cual los individuos adoptan respuestas coordinadas y cooperativas: la defensa contra intrusos (Tóth et al. 2005). Cuando un conspecífico de otra colonia es introducido en la colonia, un solo individuo produce un chasquido con su pinza para ahuyentar dicho intruso (chasquido individual; Duffy et al. 2002, Tóth et al. 2005). Cuando este mecanismo individual de defensa falla, se produce una respuesta cooperativa y coordinada en la cual varios individuos chasquean con sus pinzas produciendo un unísono (Tóth et al. 2005). Esta respuesta coordinada se produce gracias a que el primer defensor envía una señal específica a sus compañeros, la cual es seguida por el chasquido coordinado. Gracias a este tipo de respuestas, la colonia es efectiva en repeler aquellos intrusos que no pueden ser repelidos individualmente.

HEMÍPTERA

La característica más estudiada de los áfidos eusociales es la presencia de soldados, es decir, individuos estériles o que se reproducen menos, en algunos casos más grandes y que se diferencian comportamentalmente del resto (Fig. 1.1D; Stern & Foster 1996). Los soldados cumplen 3 funciones: defensa contra depredadores o competidores, y limpieza y reparación de la agalla donde vive la colonia (Foster 1990, Kurosu & Aoki 1991, Benton &

Foster 1992, Shiba 1998, Kurosu et al. 2003, Pike & Foster 2004). Si bien estas tareas son realizadas en grupo o en equipo, en algunos contextos la respuesta es individual. Por ejemplo, la limpieza de la agalla que incluye desechar melaza, áfidos muertos y exuvias es realizada individual o cooperativamente según el tamaño de la basura a remover; cuando el detrito es muy pequeño la remoción se produce individualmente (Benton & Foster 1992). Otro contexto que admiten ambos tipos de estrategias es la defensa. Se ha demostrado que el número de soldados que ataca está determinado por el tamaño del depredador, mientras más grande el depredador el número de soldados es mayor (Foster 1990). Las otras tareas que la colonia debe cumplir durante su ciclo, como por ejemplo la búsqueda del alimento, son realizadas individualmente.

ISÓPTERA

Las termitas se caracterizan por construir sus refugios, defenderse y coleccionar sus recursos de manera colectiva. El uso de comportamientos colectivos sea consecuencia de factores históricos, fisiológicos y ecológicos que habrían favorecido la cooperación (Fig. 1.1E). En cuanto a los factores históricos, se cree que la alimentación a base de madera es ancestral lo que podría haber predisposto a las termitas hacia la evolución del forrajeo colectivo (las termitas utilizan feromonas de reclutamiento que permiten la explotación colectiva del recurso). Mientras que en el caso de los factores fisiológicos y ecológicos, estos organismos poseen una fina cutícula que los hace susceptibles a la deshidratación y depredación. Para prevenir ambos, las termitas construyen sus refugios alrededor de los recursos; tarea que desarrollan eficientemente en grupo (Traniello & Leuthold 2000). Este sesgo hacia comportamientos colectivos ha limitado el estudio de los factores que afectan la decisión de actuar individual o colectivamente en las termitas.

Según esta revisión bibliográfica, en dos contextos las termitas adoptan estrategias individuales y colectivas: el forrajeo y la defensa de la colonia. En el caso del forrajeo, las ninfas colectan el recurso individualmente sin depender de otros individuos cuando intentan conseguir el estatus reproductivo de la colonia. En este estadio del ciclo del nido, la comunicación feromonal es utilizada únicamente para la defensa de la colonia y cada individuo se alimenta sin depender de otros (Traniello & Leuthold 2000). Además, la ocurrencia de comportamientos cooperativos (e. g., trofalaxis) es afectada negativamente por la abundancia de los recursos alimenticios. Por ejemplo, cuando los recursos son escasos aumenta la ocurrencia de comportamientos “egoístas” de adquisición del alimento (Korb & Schmidinger 2004). Mientras que en el caso de la defensa, cuando las termitas encuentran un depredador lo agarran con sus apéndices y lo rocían con una feromona que atrae a más soldados. Sin embargo, en algunas ocasiones es individual; por ejemplo, si el depredador es muy pequeño, el mismo es ejecutado por el primer soldado que lo encuentra y se produce reclutamiento únicamente si el depredador continúa moviéndose (Eisner et al. 1976).

HIMENÓPTERA

Avispas

Si bien las avispas resuelven muchos de sus problemas de manera colectiva o individual (Raveret-Richter 2000), pocos estudios han demostrado el uso de ambas estrategias para resolver un mismo problema (Fig. 1.1F). Las principales tareas que una colonia de avispas resuelve a lo largo de su vida incluyen la construcción del nido, la defensa del mismo y la búsqueda de alimento, entre otras. La construcción del nido se realiza colectivamente dividiendo la tarea en 3 sub-tareas: búsqueda y transporte de material vegetal, provisión de

agua para formar el material de construcción y construcción del nido. Estas sub-tareas son desempeñadas por diferentes obreras, las forrajeadoras de pulpa, las forrajeadoras de agua y las constructoras (Karsai & Wenzel 2000). Por lo tanto, la construcción del nido de las avispas es realizada particionadamente. En cuanto a la defensa, las avispas también suelen responder de manera colectiva ya que más de un individuo ataca al intruso o depredador (London & Jeanne 2003). Aunque no hay estudios que demuestren respuestas individuales de defensa, vale la pena remarcar que frente a una perturbación, al aumentar el tamaño de la colonia el número total de ataques aumenta y el número de ataques per cápita disminuye sugiriendo que un mayor número de individuos participan en la defensa (London & Jeanne 2003). Por último, comparado con el comportamiento de otros insectos eusociales, como las abejas, hormigas y termitas, la comunicación y el reclutamiento para explotar un recurso parece estar pobremente desarrollado en las avispas eusociales (Raveret-Richter 2000, Hrnecir et al. 2007, Taylor et al. 2012a, 2012b).

Utilizando diferentes especies de avispas y distintos recursos (proteicos y carbohidratos) se han demostrado dos tipos de comunicación que permiten que las avispas exploten un recurso colectivamente (Raveret-Richter 2000, Hrnecir et al. 2007, Taylor et al. 2012a, 2012b). El *local enhancement* consiste en forrajear en aquellos sitios que están siendo explotados por conspecíficos (sean o no de la misma colonia) en donde el olor de otro individuo provoca un aumento de la preferencia por dicho recurso (Raveret-Richter 2000, D'Adamo et al. 2003, D'Adamo & Lozada 2005). Este comportamiento depende del tipo de recurso y de la competencia (aunque el efecto de la competencia solo ha sido demostrado para una especie de avispa). Por ejemplo, las obreras inexperimentadas utilizan este tipo de comunicación con mayor frecuencia cuando explotan recursos proteicos que cuando

explotan recursos carbo-hidratados, posiblemente debido a que son más impredecibles. Además, cuando la competencia es baja las forrajeadoras prefieren sitios no ocupados por otros individuos (*local inhibition*; Wilson-Rankin 2014). Otro tipo de comunicación es el reclutamiento de obreras (i. e., la comunicación por parte de una forrajeadora sobre la disponibilidad de un recurso que provoca que sus compañeras abandonen el nido en busca de tal recurso); y solo se ha demostrado en *Vespula germanica*, *V. vulgaris*, *V. pennsylvanica* y *Polybia occidentalis* (Overmyer & Jeanne 1998, Jandt & Jeanne 2005, Hrnčíř et al. 2007, Taylor et al. 2010, Wilson-Rankin 2014, Santoro et al. 2015, Lozada et al. 2016). El único factor que se ha evaluado que afecta la decisión de las avispas de reclutar es el tamaño de la colonia: colonias anuales (~ 1000 individuos) cuyas forrajeadoras patrullan cerca del nido mostraron un incremento en la tasa de visita cuando las forrajeadoras exitosas volvieron al nido, mientras que las colonias perennes (~ 3000 individuos) no lo hicieron (Wilson-Rankin 2014). Futuros estudios deberían evaluar el efecto de las características del recurso (e. g., su cantidad, calidad, tipo y distancia al nido) sobre la decisión de reclutamiento.

Abejas y abejorros

Similar al comportamiento de las avispas, las abejas y abejorros resuelven la construcción de sus nidos, la defensa contra intrusos y depredadores y la búsqueda de recursos utilizando estrategias principalmente de tipo colectivas (Fig. 1.1G). El movimiento de un enjambre hacia un nuevo sitio de nidificación es una de las actividades grupales más llamativas entre las especies animales (Camazine et al. 1999, Sumpter 2010). En cuanto a la defensa contra intrusos y depredadores, los abejorros y en especial las abejas despliegan comportamientos donde la coordinación y cooperación son protagonistas. Por ejemplo, la fiebre social de las

abejas consiste en aumentar la temperatura del nido mediante el aumento simultáneo de la temperatura corporal de cientos de individuos (e. g., 500 obreras) lo que provoca la muerte de bacterias y otros patógenos por shock térmico (Ono et al. 1995, Starks et al. 2000, Cremer et al. 2007). Además, estos himenópteros se caracterizan por secretar feromonas de alerta que permiten ataques en masa y algunas especies poseen guardianas en las entradas del nido listas para atacar (Seeley & Seeley 1982, Wittmann 1985, Wittmann et al. 1990, Wager & Breed 2000, Cremer et al. 2007). Respecto al uso de ambas estrategias, en el contexto de la defensa se ha demostrado que *Apis mellifera* tiende a atacar colectivamente cuando encuentra un intruso con signos de alguna enfermedad pero individualmente cuando el intruso está sano (Drum & Rothenbuhler 1985). Además, la abeja melífera despliega comportamientos de defensa colectivos con mayor probabilidad cuando el néctar es escaso (Drum & Rothenbuhler 1985). Finalmente, el forrajeo es el contexto que ha ofrecido mayores oportunidades para estudiar qué factores determinan las estrategias de resolución que las abejas y abejorros utilizan.

Estos himenópteros presentan tres tipos de comunicación que permiten reclutar a más obreras para explotar un recurso colectivamente: feromonas de activación, danzas que informan sobre la calidad y distancia de un recurso y la presencia de conspecíficos explotando un recurso (*local enhancement*). La comunicación entre las obreras de un nido permite que las abejas y abejorros monopolicen rápidamente un recurso, disminuyan el tiempo de búsqueda y aumenten el éxito de forrajeo (Dornhaus & Chittka 2004, Kawaguchi et al. 2006, Dornhaus 2006). Considerando que la comunicación tiene un costo (e. g., en términos del tiempo que la abeja danza y no busca o transporta recursos) es de esperar que el reclutamiento se produzca en determinadas circunstancias. Los factores que aumentan el

reclutamiento y la comunicación entre las abejas incluyen la riqueza de los recursos, la experiencia de las obreras, la presencia de depredadores y la competencia (Nagamitsu & Inoue 1997, Seeley et al. 2000, De Marco & Farina 2001, Leadbeater & Chittka 2002, Dornhaus & Chittka 2004, Schmidt et al. 2006, Dornhaus 2006, Beekman & Lew 2007, Baude et al. 2008, 2011, Detrain & Deneubourg 2008, Nieh 2010, Donaldson-matasci & Dornhaus 2012). El reclutamiento aumenta cuando el recurso es rico en azúcares, abundante o la riqueza de especies en un parche es alta (e. g., De Marco & Farina 2001, Dornhaus & Chittka 2004, Schmidt et al. 2006, Baude et al. 2008, 2011); mientras que la depredación y competencia con conspecíficos afectan negativamente el reclutamiento. Cuando las abejas experimentan ataques durante el forrajeo emiten señales que disminuyen el reclutamiento hacia dicho recurso (Nieh 2010). Resumiendo, tanto la defensa del nido como el forrajeo son actividades que las abejas y abejorros desarrollan individual o colectivamente dependiendo de factores intrínsecos a la tarea o relacionados con el individuo (e. g., riqueza del recurso y experiencia de la forrajeadora) o el ambiente (e. g., depredación).

Hormigas

Las hormigas son un excelente modelo para estudiar qué tipo de problemas admiten ambas estrategias de resolución y los factores que determinan de qué forma son resueltos (Fig. 1.1H). Primero, presentan diferentes castas comportamentales y morfológicas que además de permitir la división de tareas (*obreras/tareas*) permiten la partición de tareas (*tarea/obreras*). Por ejemplo, *Eciton burchelli* transporta cooperativamente sus presas cuando el tamaño de las mismas excede las capacidades del individuo y cuando la forma de la presa dificulta el transporte el mismo es realizado por una casta de obreras de mayor

tamaño (Powell & Franks 2006). Segundo, en algunas especies de hormigas, sus colonias son tan complejas que pueden tener millones de individuos. Por ejemplo, una supercolonia de *Formica yessensis* en Japón está compuesta por 306 millones de obreras y más de un millón de reinas dispuestos en 45000 nidos interconectados que abarcan 2.7 km²; las colonias de *Dorylus wilverth* y *Pseudomyrmex venefica* poseen ~ 20 millones de individuos y las colonias de la hormiga cortadora de hojas *Atta sexdens rubropilosa* contienen entre 5-8 millones (Hölldobler & Wilson 1990). Tercero, las hormigas habitan muchos tipos de hábitats (e. g., desierto, bosque montano, bosque lluvioso, estepa) y presentan diferentes hábitos alimenticios (e. g., predadoras, granívoras, herbívoras) por lo que lidian con una gran diversidad de problemas; por ejemplo, el transporte de presas muy grandes, la presencia de predadores o intrusos, condiciones climáticas desfavorables y la presencia de elementos físicos que impiden la circulación de las obreras con sus cargas (Dussutour et al. 2009, Berman et al. 2011, Czaczkes & Ratnieks 2013, McCreery & Breed 2013, Alma et al. 2016a, 2016b). Sin embargo, en la literatura se ha prestado principal atención al transporte de presas y los factores que determinan su transporte individual o colectivo (Berman et al. 2011, Czaczkes & Ratnieks 2013, McCreery & Breed 2013), ignorando otros problemas como condiciones climáticas desfavorables y restricciones físicas en los senderos de forrajeo.

Para presentar los resultados de la revisión en hormigas dividí la sección en problemas relacionados con (1) el forrajeo; es decir, búsqueda, explotación y transporte de recursos; (2) el ambiente; y (3) la presencia de competidores y depredadores.

Problemas relacionados con el forrajeo durante la búsqueda, explotación y transporte de recursos

El forrajeo incluye buscar el recurso, explotarlo y transportar cada uno de los ítems de recurso hasta el nido (Fig. 1.2). La búsqueda del recurso es individual cuando los individuos de la colonia exploran el área de forrajeo por separado y colectiva cuando se mueven a través de senderos de forrajeo. La explotación del recurso se refiere al comportamiento de las hormigas una vez que el recurso es encontrado, en este sentido las hormigas pueden explotarlo individualmente o pueden reclutar a más obreras por medio de un reclutamiento de corto o largo alcance. En el reclutamiento de corto alcance, la obrera exploradora solo recluta a las obreras de alrededor, mientras que en el de largo alcance vuelve al nido para reclutar a más obreras y puede marcar un sendero o hacer reclutamiento en tándem (Schatz et al. 1997). Considerando que el recurso se explota simultánea y cooperativamente por varias obreras el tipo de resolución es grupal. Por último, el transporte de un recurso puede ser (1) individual, si el ítem es transportado por un individuo; (2) grupal, si el ítem es transportado por más de un individuo cooperativa y simultáneamente; (3) en equipo, si el transporte es dividido en sub-tareas y los individuos las desarrollan simultáneamente; o (4) particionado, si el transporte es dividido en sub-tareas y los individuos actúan de manera secuencial (Anderson & Franks 2001, Anderson et al. 2001). Diferentes factores determinan cómo las hormigas deciden buscar, explotar y transportar sus recursos.

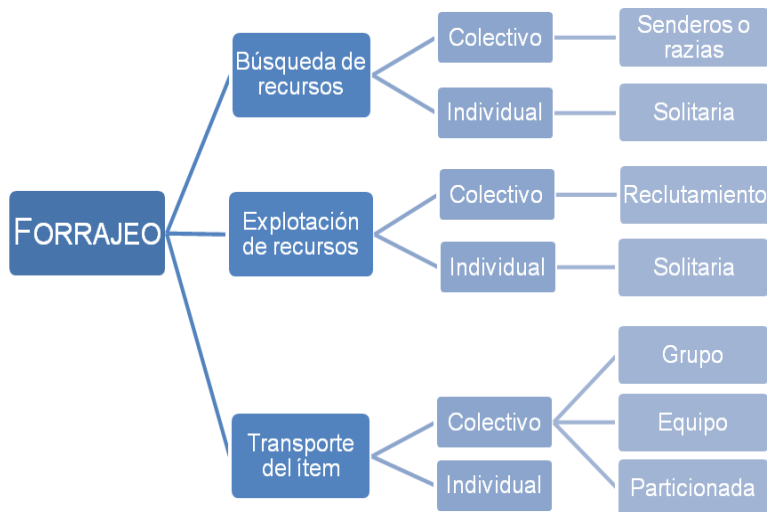


Figura 1.2. Etapas del forrajeo y tipos de resolución. Tanto la etapa de búsqueda como la de transporte pueden ser resueltas por un individuo o varios. La búsqueda de recursos es colectiva cuando los individuos circulan por senderos de forrajeo o forman razias; y el transporte puede ser grupal si más de un individuo transporta simultánea y cooperativamente, en equipo si los individuos realizan diferentes sub-tareas simultáneamente, o particionada si los individuos realizan sub-tareas de forma secuencial.

Los factores que determinan qué estrategia utilizan las hormigas para forrajear pueden estar relacionados con características del recurso, las hormigas y el contexto (Fig. 1.3). En el caso de la búsqueda de recursos la formación o no de senderos depende de la abundancia de los recursos y del tamaño de la colonia. Por ejemplo, algunas especies de hormigas como *Veromessor pergandei* buscan los recursos a través de senderos de forrajeo cuando los recursos son escasos, e individualmente cuando los recursos son abundantes (Bernstein 1975). Además, a medida que aumenta el número de obreras la colonia pasa de forrajear individualmente a forrajear por senderos bien establecidos lo cual se debe posiblemente a que las feromonas son volátiles y por lo tanto requieren de un número mínimo de obreras depositando feromonas (Beekman et al. 2001).

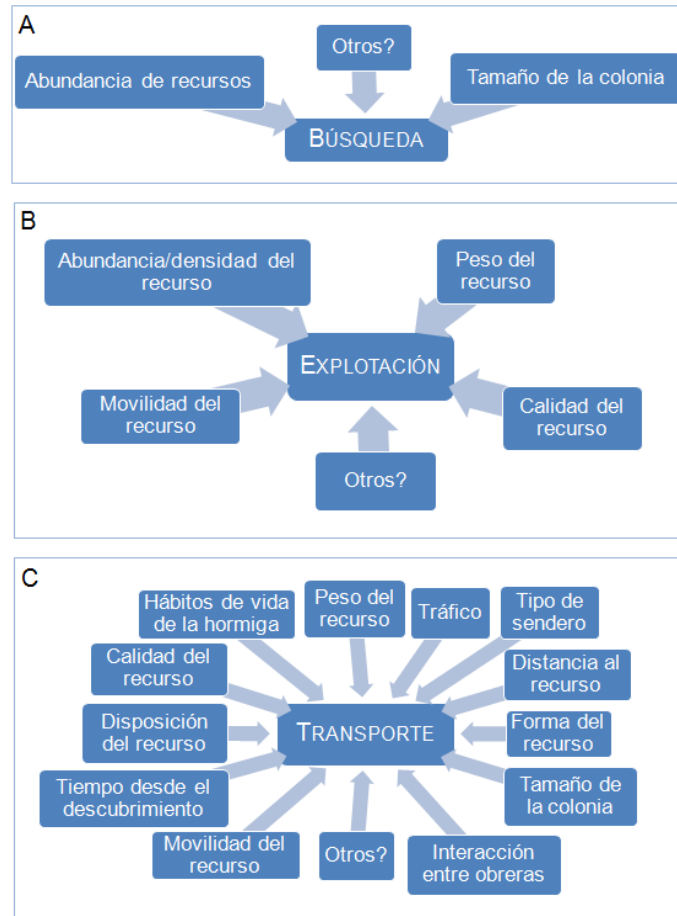


Figura 1.3. Factores que afectan las estrategias empleadas en (A) la búsqueda, (B) explotación y (C) transporte de recursos en hormigas.

En el caso de la explotación de recursos, la decisión que toma el individuo que encuentra un recurso sobre reclutar o no a más obreras depende de las características del recurso y la cantidad de colonias vecinas alrededor. Cuando su abundancia, peso o movilidad superan la capacidad del individuo, se produce el reclutamiento de más obreras (Hölldobler 1976, Hölldobler & Traniello 1980, Schatz et al. 1996, Richard et al. 2001, Deneubourg et al. 2002, Daly-Schweitzer et al. 2007, Sommer et al. 2013). Además, al aumentar el beneficio neto del recurso, el número de obreras reclutado aumenta (Crawford & Rissing 1983, Bestmann et al. 1995, Sommer et al. 2013). Por ejemplo, *Formica oreas*

recluta a un mayor número de obreras cuando encuentra recursos con alta concentración de azúcar (Crawford & Rissing 1983). Otro factor que determina el reclutamiento es la distancia recurso-nido; al aumentar la distancia la frecuencia de reclutamientos disminuye debido a que aumenta la probabilidad de que las feromonas se evaporen y no puedan ser percibidas por otras obreras (Hölldobler 1976). Por último, la presencia de colonias vecinas aumenta la probabilidad de que las hormigas recluten obreras porque al aumentar el número de obreras explotando un recurso, aumenta la probabilidad de colonizarlo y disminuye la chance de que pueda ser encontrado por otras colonias (Hölldobler 1976).

Por último, el transporte de recursos depende de algunos factores ya mencionados como el peso, la calidad, la movilidad y la distancia del recurso, el tamaño de la colonia y la competencia (Franks 1986, Anderson & Ratnieks 1999, Ratnieks & Anderson 1999, Richard et al. 2001, Hart et al. 2002, Lopes et al. 2003, Daly-Schweitzer et al. 2007, Witte et al. 2010, Röschard & Roces 2011, Nিকেle et al. 2015). Además, la forma del recurso y su disposición (e. g., su ángulo respecto al suelo) también afectan la estrategia de transporte utilizada por las hormigas. Algunas especies de hormigas legionarias pueden transportar presas cuya forma dificulta el transporte gracias a que poseen una casta de hormigas de mayor tamaño especializadas en esta tarea (Powell & Franks 2006); y en el caso de las hormigas cortadoras si las hojas a cortar se disponen de modo que el costo de transporte es muy alto (e. g., en posición vertical respecto del suelo), las obreras cortan los fragmentos dejándolos caer para que otras los transporten al nido (Burd 1996, Hart & Ratnieks 2001, Hart et al. 2002). Finalmente, el transporte puede ser individual o particionado (i. e., cuando un individuo corta el recurso y lo transfiere a otro individuo quien lo transporta hasta el nido o lo vuelve a transferir; Hart et al. 2002) según el flujo de hormigas en el sendero de

forrajeo, la presencia de embotellamientos, la tasa de interacción entre las obreras y el paso de un sendero secundario a uno principal (Hubbell et al. 1980b, López et al. 2000, Hart & Ratnieks 2000, 2001, Röschard & Roces 2011). En conclusión, la estrategia de transporte que utilizan las hormigas depende de factores relacionados con las características propias del recurso, de las colonias de hormigas y del contexto en cual se desarrolla el transporte.

Habiendo resumido los factores principales que determinan cuándo las obreras forrajean individualmente y cuándo colectivamente queda responder ¿cuáles son las ventajas de uno y otro tipo de forrajeo? Las ventajas principales de reclutar a más obreras y explotar un recurso colectivamente incluye (1) colonizar un recurso y defenderlo de colonias vecinas (Hölldobler 1976, Hölldobler et al. 1978, Detrain 1990); (2) aumentar la ganancia (Schatz et al. 1997); e (3) incrementar la eficiencia del forrajeo (Dejean et al. 1993). Mientras que la ventaja principal de transportar en grupo o en equipo un recurso es la disminución de la competencia con otras colonias y el aprovechamiento de presas que de otra forma no podrían ser transportadas al nido (Yamamoto et al. 2009, Czaczkes & Ratnieks 2012). Además, para algunas especies el desempeño del grupo es mayor al desempeño de cada individuo por separado (i. e., súper-eficiente); por ejemplo, en grupo se puede transportar presas que exceden la capacidad individual sumada de los individuos involucrados; si la presa transportada fuera dividida por el número de individuos participando en el transporte, cada individuo sería incapaz de transportar esos fragmentos (Franks 1986, Traniello & Beshers 1991, Robson & Traniello 1998, Franks et al. 2001, Czaczkes & Ratnieks 2013). Por último, diferentes hipótesis explican cuáles son las ventajas del transporte en cadena: la hipótesis del transporte económico y de la transferencia de información.

Según la hipótesis del transporte económico, el transporte en cadena permite maximizar la velocidad de transporte de los fragmentos de hojas y como consecuencia la tasa de entrada de alimento a la colonia aumenta. Apoyando esta hipótesis, las obreras de *Atta colombica* post-transferencia (i. e., las obreras a las cuales se les transfirió la carga) viajan más rápido que las obreras pre-transferencia (i. e., las obreras que transfirieron la carga) y a medida que la velocidad de la hormiga aumenta disminuye la probabilidad de que transfiera el fragmento que transporta (Anderson & Jadin 2001). Sin embargo, otros estudios han reportado que los fragmentos transportados en cadena tardan más tiempo en llegar al nido o el mismo tiempo que aquellos que son transportados por un individuo (Hart & Ratnieks 2000, Röschard & Roces 2003, Nickele et al. 2015). Por otro lado, la hipótesis de la transferencia de la información establece que el transporte en cadena favorece la transferencia de información entre las forrajeadoras permitiendo que las obreras exploren rápidamente un parche de recursos y aumenten la tasa de transporte de recursos (Röschard & Roces 2003, 2011, Nickele et al. 2015). A favor de esta hipótesis se ha encontrado que la ocurrencia del transporte en cadena aumenta con el aumento de la calidad del recurso; es decir, recursos de alta calidad (fragmentos de papel embebidos en una solución de tanino y jugo de naranja) son transferidos con mayor frecuencia que recursos de baja calidad (fragmentos de papel embebidos en una solución de tanino y agua; Röschard and Roces 2011). Además, las obreras tienden a transferir sus cargas con mayor frecuencia cuando han descubierto un nuevo recurso (Hubbell et al. 1980a).

Problemas relacionados con el ambiente

Además de decidir cómo buscar, explotar y transportar los recursos hasta el nido, las hormigas deben resolver problemas relacionados con propiedades físicas del terreno por el cual circulan, la presencia de obstáculos y condiciones climáticas desfavorables.

La mayoría de las hormigas conectan sus nidos al exterior por medio de orificios los cuales determinan el tamaño máximo de los recursos que ingresan al nido. La lluvia, la vegetación y el pisoteo pueden modificar el diámetro de estas entradas provocando embotellamientos y una disminución de la tasa de entrada de recursos a la colonia. Esta disminución es resuelta tanto individual como colectivamente (Prado 1973, Dussutour et al. 2009). Por un lado, para posibilitar el ingreso del material vegetal cada individuo ajusta o reajusta el tamaño y la forma de sus cargas; es decir, al momento del corte cortan fragmentos más chicos y con formas redondeadas o recortan los fragmentos ya cortados. Mientras que colectivamente, para evitar que la disminución en el tamaño de las cargas se traduzca en una disminución de la cantidad de material que ingresa al nido, las colonias aumentan el número de hormigas forrajeando (Prado 1973, Dussutour et al. 2009). Utilizando ambas estrategias de resolución, las hormigas son capaces de compensar la reducción del tamaño de sus cargas con un aumento en la cantidad de hormigas con cargas que ingresan al nido.

Otros problemas que han sido descriptos pero no estudiados en profundidad es el viento y la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas (Lugo et al. 1973, Shepherd 1982, Rudolph & Loudon 1986, Anderson & Jadin 2001, Howard 2001). Diferentes autores han observado que las ráfagas de viento desplazan a las obreras de las

hormigas cortadoras de hojas fuera de los senderos de forrajeo, disminuyen su velocidad de transporte e incluso provocan que se detengan (Rudolph & Loudon 1986, Anderson & Jadin 2001). Pese a que el viento podría disminuir la cantidad de material vegetal que ingresa a las colonias afectando la adecuación de las mismas, no hay estudios al respecto, y menos sobre qué estrategias de resolución utilizan las obreras para mitigar los posibles efectos del viento. Algunas estrategias de resolución podrían ser la selección de cargas cuyo tamaño, peso y forma disminuya la intercepción con el viento, la construcción de un sistema de senderos de forrajeo cuyo diseño permita que las obreras expongan lo menos posible sus carga al viento, y/o considerando que hormigas más grandes tienen mayor fuerza de adhesión al sustrato, el incremento en la frecuencia de actividad de las forrajeadoras más grandes en condiciones ventosas (para más detalles ver Capítulo 2).

En el caso de la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo, existe un único estudio empírico que evalúa cómo el número de obreras removiendo aumenta con la masa de obstáculo (Howard 2001). Además, Howard (2001) describe que las obreras de *Atta colombica* utilizan dos tipos de estrategias colectivas: una en la que las obreras remueven cooperativamente y otra en la que las obreras fragmentan el obstáculo y transportan los pedazos resultantes fuera del sendero. La utilización de una u otra estrategia depende del peso del obstáculo, obstáculo de > 0.7 g son removidos con fragmentación. Además de la masa del obstáculo, su tamaño o el porcentaje de sendero que obstruye, su forma (la cual afecta su maniobrabilidad; Moll et al. 2012, 2013) y el flujo de hormigas en el sendero (el cual aumenta la probabilidad de embotellamientos) podrían determinar qué tipo de estrategia es más ventajosa o menos costosa a la hora de removerlo (para más detalles ver Capítulo 3).

Presencia de intrusos y depredadores

Otro tipo de problema con el cual lidian las hormigas a diario es la presencia de intrusos y depredadores. Cuando *Oecophylla longinoda* se enfrenta con *Pheidole dentata* (una especie de hormiga pequeña) lo hace individualmente; mientras que cuando el tamaño del intruso (otras especies de *Oecophylla* y *Pogonomyrmex badius*) no permite que el mismo sea inmovilizado por una o dos hormigas, se produce un reclutamiento de corto alcance que resulta en un gran número de hormigas en el lugar de ataque (Hölldobler & Wilson 1978). Asimismo, otras especies de hormigas tejedoras cuando encuentran algún enemigo y fallan en el combate reclutan a más obreras para una captura más rápida del intruso (Hölldobler & Wilson 1977). Además del tamaño del intruso, en el caso de las hormigas de la especie *Colobopsis truncatus* el factor que determina cómo se defenderán es el tamaño de la entrada del hormiguero. Cuando estas hormigas se ven amenazadas bloquean la entrada de sus hormigueros con sus cabezas individualmente si el hueco es pequeño o colectivamente si es más grande (Anderson & Franks 2001). En conclusión, cuando la defensa contra el intruso supera las capacidades individuales, las hormigas proceden a utilizar comportamientos colectivos.

Otro problema que deben resolver las hormigas es el ataque de depredadores. Uno de los depredadores más estudiados son los fóridos. Estos dípteros de la familia Phoridae son parasitoides especializados que atacan a las obreras de varias especies de hormigas de los géneros *Pheidole*, *Solenopsis*, *Azteca*, *Linepithema*, *Atta* y *Acromyrmex* (Hsieh & Perfecto 2012). Las hembras oviponen en las hormigas que están realizando tareas fuera del nido provocando diferentes respuestas comportamentales de defensa. Individualmente, la obrera atacada adopta ciertas posturas corporales (en forma de C o pelota), abre sus

mandíbulas, camina más rápido, arroja su carga y huye del lugar o se protege con la carga que transporta (Fig. 1.4; Feener Jr. & Brown 1993, Elizalde & Folgarait 2012). Mientras que colectivamente las hormigas adoptan cuatro tipos de respuesta: (1) dado que los parasitoides atacan a cierto tamaño de obreras, cuando los fóridos están presentes forrajean obreras más pequeñas (Orr 1992, Hsieh & Perfecto 2012); (2) las hormigas presentes en el lugar de ataque, aunque no han sido atacadas directamente, también adoptan posturas de ataque (Fig. 1.4; Elizalde & Folgarait 2012); (3) la colonia aumenta su actividad de forrajeo cuando los fóridos no están activos, por ejemplo, durante la noche (Orr 1992, Bragança et al. 1998, Yackulic & Lewis 2007); y (4) las hormigas más pequeñas se suben a las cargas de las forrajeadoras y las defienden de los fóridos, principalmente de aquellos que se posan en la carga para oviponer (Vieira-Neto et al. 2006). Si bien las respuestas individuales y colectivas que adoptan las hormigas no son mutuamente excluyentes, hasta el momento no se ha estudiado si existen contextos en los cuales es más ventajoso responder de una u otra forma ante estos parasitoides.

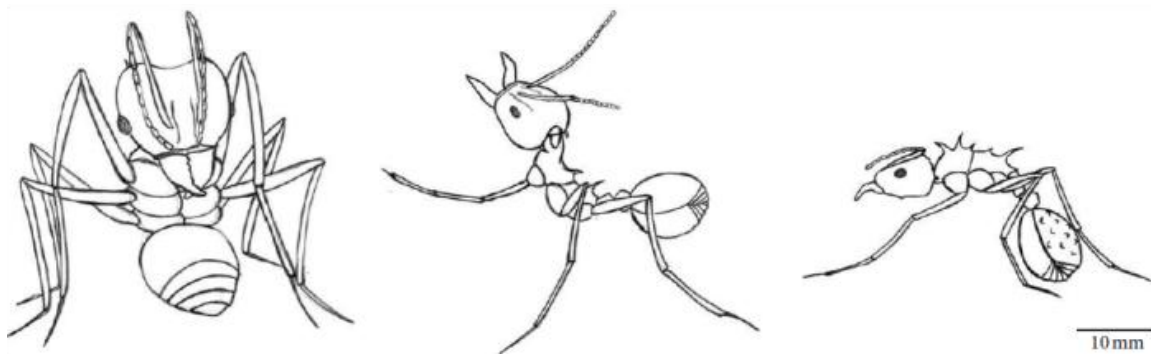


Figura 1.4. Diferentes posturas de defensa de hormigas cortadoras de hojas. De izquierda a derecha se observa una hormiga con postura en C con el gáster doblado hacia adelante, con postura de alarma frente a fóridos y bajando el abdomen para evitar la oviposición en el extremo del gáster (dibujo obtenido de Folgarait 2013).

CONCLUSIONES

Vivir en grupo trae aparejado costos y beneficios. Por ejemplo, una enfermedad infecciosa puede esparcirse rápidamente entre los miembros de un grupo debido a que al vivir en mayores densidades los individuos frecuentemente están en contacto y a que al ser genéticamente similares (e. g., hermanas) son susceptibles a los mismos parásitos (Cremer et al. 2007). Sin embargo, el comportamiento social beneficia a los individuos en muchos aspectos. Por ejemplo, los individuos son menos vulnerables a los depredadores (Sword et al. 2005), defienden mejor sus territorios (Packer et al. 1990) y obtienen información no solo del ambiente sino también de sus compañeros (Lachmann et al. 2000). Además, los organismos que viven en grupo son capaces de resolver eficientemente aquellos problemas que individualmente serían muy difíciles o incluso imposibles de ser resueltos (Krause et al. 2010). Por ejemplo, los organismos sociales pueden alimentarse de presas más grandes, defenderse eficientemente de los depredadores y/o remover obstáculos grandes o pesados (Cremer et al. 2007, McCreery & Breed 2013). Considerando que utilizar comportamientos colectivos tiene un costo para la colonia (e. g., mayor inversión en número de obreras o mayor tiempo para resolver un problema debido al tiempo de coordinación entre los individuos), los organismos eusociales emplean este tipo de resoluciones en muchas circunstancias.

Según el análisis cualitativo de esta revisión bibliográfica, los organismos eusociales utilizan ambos tipos de estrategias de resolución en el contexto de la defensa, el forrajeo y la limpieza del nido. La decisión de actuar individual o colectivamente depende de características propias del problema (e. g., tamaño del depredador, presa o detrito a remover), el organismo (e. g., número de individuos que conforma la colonia, experiencia

de los individuos) y el ambiente (e. g., la presencia de otras colonias o de depredadores). Obviando las particularidades de cada contexto, esta revisión sugiere que la decisión que los organismos eusociales toman sobre cómo responder frente a un problema y cuántos individuos asignar depende de (1) la dificultad del problema, cuando la tarea o problema superan la capacidad física o cognitiva del individuo entonces el organismo responde colectivamente, (2) el contexto social del organismo, es decir de la interacción con otros miembros del grupo y el tamaño de la colonia, y (3) del contexto en el cual se presenta el problema (e. g., condiciones ambientales) que puede afectar la efectividad de una u otra estrategia.

OBJETIVOS, MODELO DE ESTUDIO Y ESTRUCTURA DEL TRABAJO DE TESIS

El objetivo general de la tesis es comprender, en organismos sociales, los factores que determinan que la resolución de problemas se realice de forma individual o colectiva. Para esto utilicé a las hormigas cortadoras de hojas como modelo de estudio. Estas hormigas pertenecen a la tribu *Attini* e incluyen dos géneros, *Atta* y *Acromyrmex* (Hölldobler & Wilson 1990). Las hormigas cortadoras de hojas se caracterizan por recolectar fragmentos vegetales (e. g., hojas, flores, frutos) que utilizan para cultivar un hongo simbiote, el alimento principal de sus larvas. Poseen uno de los sistemas de comunicación más complejo conocido entre los animales, el más elaborado sistema de castas, una arquitectura de nido que les permite climatizarlo y poblaciones con millones de individuos (Hölldobler & Wilson 2008). Las obreras son altamente polimórficas, polimorfismo que se refleja en una compleja división de tareas; por ejemplo, las obreras que se dedican al cuidado de las hifas del hongo tienen cabezas de 0.8 mm de ancho mientras que las que forrajean de 2.0 a 2.2 mm (Hölldobler & Wilson 1990). Además, estas hormigas tienen un impacto

económico y ecológico importante debido a que pueden consumir hasta 2 toneladas anuales de material vegetal fresco por nido, la construcción de sus nidos modifica las propiedades físicas y químicas del suelo provocando cambios en la vegetación (e. g., en la riqueza de especies, sucesión vegetal y establecimiento de especies exóticas) y tienen categoría de plaga para la agricultura y silvicultura (Lugo et al. 1973, Hölldobler & Wilson 1990, Montoya-Lerma et al. 2012).

Para cumplir con el objetivo general de la tesis analizo dos problemas que afectan negativamente la entrada de alimento a las colonias de hormigas cortadoras de hojas y que potencialmente pueden resolverse de manera individual y colectiva. El primero de estos es el viento, el cual desplaza a las hormigas fuera de los senderos de forrajeo, disminuye su velocidad de transporte e incluso provoca que se detengan (Rudolph and Loudon 1986, Anderson and Jadin 2001; **Capítulo 2**); y el segundo es la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo que impiden que las hormigas accedan al recurso para explotarlo y lleguen al nido con los ítems de recurso (**Capítulo 3**). Finalmente, en el **Capítulo 4** realizo una síntesis de (1) los patrones comunes que surgen del estudio de estos dos problemas, (2) las estrategias que utilizan las hormigas cortadoras de hojas para resolver los problemas que afectan su actividad de forrajeo, y (3) los factores que determinan que actúen de manera individual y/o colectiva, todo esto bajo el contexto teórico planteado en el **Capítulo 1**. Al principio de los capítulos 2 y 3 desarrollo una breve introducción sobre la importancia del estudio de los dos problemas elegidos, los objetivos de cada trabajo, las especies de estudio y los sitios de muestreo. Luego en las secciones que incluyen cada capítulo desarrollo con mayor profundidad el marco conceptual, hipótesis, predicciones, metodología y resultados.

LO QUE EL VIENTO SE LLEVÓ: RESPUESTAS INDIVIDUALES Y COLECTIVAS AL EFECTO NEGATIVO DEL VIENTO SOBRE EL FORRAJEO DE UNA HORMIGA CORTADORA DE HOJA

RESUMEN

El éxito reproductivo y la supervivencia de los organismos dependen principalmente de su alimentación. Diferentes factores, bióticos y abióticos, pueden afectar negativamente la cantidad y calidad de los recursos afectando el comportamiento de forrajeo de los animales. Los organismos que viven en grupo cuentan con la ventaja de mitigar estos efectos negativos tanto individual como colectivamente. El objetivo general de este capítulo es estudiar un factor ambiental ignorado en la literatura que puede afectar negativamente el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas: el viento. Particularmente, evalué el efecto del viento en el movimiento de las obreras y qué respuestas (de corto y largo plazo, individuales y colectivas) adoptan las hormigas para mitigar estos efectos adversos. Además, integré este estudio empírico con conceptos de teoría de forrajeo óptimo en un modelo matemático que me permitió evaluar el efecto global del viento en la tasa de forrajeo de las colonias. Para cumplir con estos objetivos, trabajé con la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* porque habita tanto en regiones ventosas como no ventosas. En condiciones ventosas las hormigas cargadas redujeron su velocidad un 55% y fueron desplazadas del sendero 28 veces más que en condiciones no ventosas. En cuanto a

las repuestas comportamentales, encontré que las hormigas adoptan respuestas individuales de corto plazo mediante la selección de cargas más pequeñas, livianas o con formas más rectangulares y respuestas colectivas mediante la asignación de tamaños de obreras más grandes cuando las condiciones naturales fueron ventosas. Sin embargo, los senderos no mostraron una distribución espacial que reduzca el efecto del viento. Por último, el modelo matemático mostró que el viento reduce el rango de cargas que las obreras deberían seleccionar para mantener constante la tasa de ingreso de recursos y disminuye la tasa de forrajeo un $\sim 70\%$ cuando la velocidad del viento aumenta solo 1 km/h. Estos resultados sugieren que el viento reduce la adecuación de las colonias y puede limitar la distribución geográfica de las hormigas cortadoras de hojas. Además, ilustran cómo un organismo social puede mitigar los efectos adversos del ambiente mediante estrategias individuales y colectivas, resaltando una de las ventajas de la vida en grupo.

PALABRAS CLAVE: *Acromyrmex lobicornis*, actividad de forrajeo, estrategias de resolución, solución de problemas

INTRODUCCIÓN

Factores ambientales como la temperatura, la lluvia y la humedad son conocidos por sus efectos sobre la actividad y tasa de forrajeo de los animales (e.g., Porter and Tschinkel 1987). Un factor poco estudiado que podría disminuir la tasa de forrajeo de los organismos es el viento, en particular de aquellas especies que si bien se desplazan al ras del suelo (i. e., donde la intensidad del viento es menor) transportan cargas que pueden interceptar el viento y, por ende, exacerbar sus efectos (e. g., los fragmentos vegetales que transportan las hormigas cortadoras de hojas). Diferentes autores han observado que las ráfagas de viento desplazan a las obreras de las hormigas cortadoras de hojas fuera de los senderos de forrajeo, disminuyen su velocidad de transporte e incluso provocan que se detengan (Rudolph & Loudon 1986, Anderson & Jadin 2001). Pese a que estos efectos pueden transformarse en un problema para las especies que viven en ambientes caracterizados por vientos fuertes y constantes (e. g., Patagonia), los estudios empíricos al respecto son escasos e inconsistentes (e.g., Porter and Tschinkel 1987). Además, no existen estudios sobre qué tipo de respuestas comportamentales pueden adoptar los organismos sociales, en particular las hormigas cortadoras de hojas, para mitigar los efectos negativos del viento.

Estudiar el efecto que el viento tiene sobre el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas y las respuestas que las mismas adoptan para eludir estos posibles efectos negativos es importante porque el viento podría limitar la distribución geográfica de las hormigas cortadoras de hojas y de otras especies animales que se mueven al ras del suelo y transportan recursos. Además, evaluar las respuestas comportamentales (individuales y colectivas) de un organismo social como las hormigas cortadoras de hojas permite comprender el origen y el mantenimiento de la vida en grupo. En este contexto, los

objetivos de este capítulo fueron (1) cuantificar empíricamente el efecto del viento sobre la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras; (2) determinar si las hormigas muestran una respuesta de corto plazo mediante la selección de cargas que minimicen la intercepción del viento; (3) determinar si las hormigas muestran una respuesta de largo plazo mediante el diseño de su sistema de senderos de forrajeo que reduzca el potencial efecto negativo del viento; (4) evaluar si las hormigas responden colectivamente mediante la asignación de un tipo de obrera que lidie mejor con los efectos adversos del viento; (5) determinar si el patrón de selección de cargas de las hormigas coincide con el predicho por la teoría del forrajeo óptimo cuando incorporo los efectos del viento; y (6) cuantificar de manera integral el efecto del viento sobre la tasa de forrajeo de las hormigas (Fig. 2.1).

Para el desarrollo del marco conceptual, hipótesis, predicciones y métodos de estos objetivos dividí el Capítulo 2 en 3 secciones: (1) “Respuestas de corto y largo plazo de las hormigas cortadoras de hojas a los efectos negativos del viento en la actividad de forrajeo” (**Sección 1**); (2) “Respuesta colectiva de las hormigas cortadoras de hojas a los efectos negativos del viento en la actividad de forrajeo”(**Sección 2**); y (3) “Una brisa de aire fresco en la teoría del forrajeo óptimo: la importancia del viento para la selección de cargas en un forrajeador de lugar central” (**Sección 3**; Fig. 2.1).

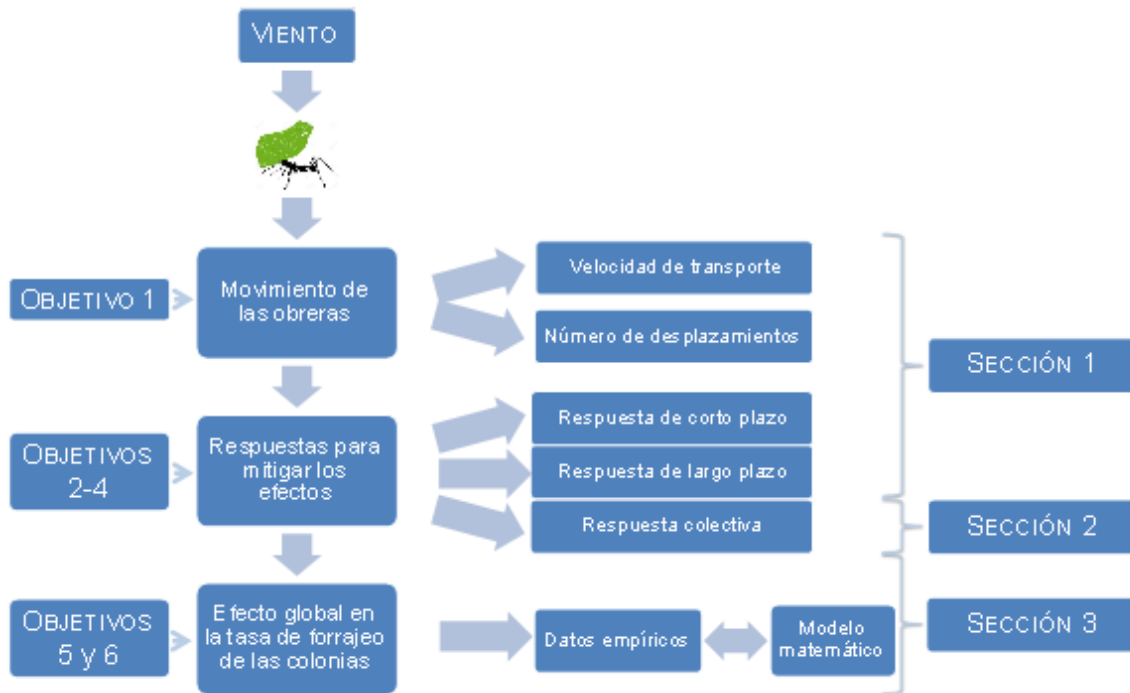


Figura 2.1. Esquema conceptual del estudio del viento como problema en las hormigas cortadoras de hojas. El viento afecta a las hormigas cortadoras de hojas a través de sus efectos sobre el movimiento de las obreras: disminuye la velocidad de transporte y desplaza a las obreras de los senderos de forrajeo. Al afectar el movimiento de las obreras, las mismas deberían adoptar respuestas que mitiguen estos efectos. Yo propongo 3 tipos de respuestas: respuestas de corto plazo mediante la selección de cargas cuyas características disminuyan la intercepción con el viento; respuestas de largo plazo mediante un diseño de su sistema de senderos de forrajeo que disminuya la intercepción de las cargas de las obreras; y dada la condición social de las hormigas cortadoras propongo un tercer tipo de respuesta a nivel colectivo mediante la asignación de una clase particular de obreras que lidie mejor con los efectos del viento. Por último, los efectos del viento en el movimiento de las obreras y en las respuestas que las hormigas adoptan para eludir estos efectos se conjugan y provocan un efecto global en la tasa de forrajeo de las colonias (i. e., en la cantidad de material vegetal que ingresa al nido). Para estudiar esto, utilicé un modelo matemático de simulación basado en los datos empíricos obtenidos previamente. Con las llaves indico los temas desarrollados en cada una de las secciones del capítulo.

En la primera sección explico por qué el viento representa un problema para las hormigas cortadoras de hojas a través de sus efectos sobre el movimiento de las obreras, es decir sobre la velocidad de transporte y el desplazamiento de las obreras de los senderos de forrajeo. Además, evalué si las obreras poseen respuestas de corto plazo mediante la selección de cargas con características que disminuyan la intercepción del viento, y

respuestas de largo plazo mediante el diseño de su sistema de sendero de forrajeo que permita a las obreras disminuir la resistencia que sus cargas ofrecen al viento (objetivos 1 al 3). En la segunda sección evalué si además de respuestas de corto y largo plazo, las hormigas cortadoras de hojas responden colectivamente mediante la asignación de una clase de obreras que lidie mejor con los efectos adversos del viento (objetivo 4). Por último, en la tercera sección desarrollo un modelo matemático determinista para evaluar de manera integrada el efecto del viento sobre la tasa de forrajeo de las colonias (objetivos 5 y 6). Con este modelo, conjugo conceptos clásicos de la teoría de forrajeo óptimo, características particulares del forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas y los efectos negativos del viento (para más detalles sobre las hipótesis y predicciones ver cada una de las secciones).

Especie de estudio

Para evaluar el efecto del viento sobre el forrajeo de las hormigas y cómo estos insectos reducen su potencial efecto negativo, trabajé con *Acromyrmex lobicornis* (Fig. 2.2) porque (1) corta especies mono y dicotiledóneas (Fowler 1979), por lo cual puede seleccionar cargas con un amplio rango de áreas, masas y formas; (2) habita ambientes principalmente abiertos (Goncalves 1961), donde es fácil seguir a las obreras y realizar experimentos; y (3) ocupa un rango geográfico amplio, habitando tanto en regiones con fuertes vientos provenientes de una dirección (i. e., Patagonia) como en regiones no ventosas (Farji-Brener & Ruggiero 1994), lo que me permitió comparar el diseño de sus senderos en regiones ventosas y no ventosas.



Figura 2.2. Especie de hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*. En la foto se observa una obrera transportando un fragmento vegetal. Créditos de la foto: AM Alma.

Sitios de estudio

Los muestreos fueron realizados en 3 sitios en Argentina con diferente intensidad de viento. Como sitio ventoso seleccioné El Chocón, Neuquén ($39^{\circ}16'S$ $68^{\circ}47'O$; Fig., 2.3), caracterizado por fuertes y constantes vientos predominantes del sudoeste (velocidad media \pm error estándar [EE]: 20 ± 0.2 km/h, velocidad máxima: 56 km/h, dirección principal: 236° ; fuente de datos Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, AIC). Adicionalmente, algunos muestreos fueron realizados en Dina Huapi, Provincia de Río Negro ($41^{\circ}04'S$ y $71^{\circ}09'O$), donde el régimen de viento es similar al de El Chocón (velocidad media anual del viento 23 km/h; Informe INTA y SPES, Estación Meteorológica Aeropuerto Bariloche). Como sitio poco ventoso seleccioné La Florida, San Luis ($33^{\circ}07'S$ y $66^{\circ}03'O$; Fig. 2.3), cuya intensidad de viento es significativamente menor a la de El Chocón ($t = 76$, $p < 0.001$; velocidad media \pm EE: 6 ± 0.1 km/h, velocidad máxima: 46 km/h, dirección principal: 48° ; fuente de datos Universidad Nacional de La Punta). Las velocidades medias reportadas

fueron medidas a 10 m sobre el nivel del suelo, pero al ras del suelo la intensidad del viento fue menor. En El Chocón, a ras del suelo la velocidad media del viento fue de 2.5 ± 1.6 km/h (\pm EE) y la velocidad media de las ráfagas fue de 4.1 ± 3.8 (\pm EE) con máximas de 20 km/h; y durante el periodo de actividad de *A. lobicornis* (octubre-mayo), el mes más ventoso fue diciembre con una media de 4.4 ± 1.7 km/h (\pm EE); medido con un anemómetro digital (Lutron LM-81AM rango 0.4 to 30 m/s, resolución 0.1 m/s). Los muestreos se realizaron en las estaciones de primavera y verano, entre los años 2013 y 2015.



Figura 2.3. Sitios de estudio: a la izquierda El Chocón, Neuquén ($39^{\circ}16'S$ $68^{\circ}47'O$) y a la derecha La Florida, San Luis ($33^{\circ}07'S$ y $66^{\circ}03'O$). Créditos de las fotos: AM Alma.

El Chocón se encuentra en una región templada con una precipitación anual media (MAP) entre 80 y 300 mm, con lluvias distribuidas a lo largo del año (Bucher 1987, Paruelo et al. 1998a, Roig-Juñent et al. 2001). La temperatura media anual ronda los $15^{\circ}C$, con una mínima absoluta registrada de $-12.8^{\circ}C$ durante el invierno y una máxima absoluta de $42.3^{\circ}C$ en verano (AIC, Estación Meteorológica de "El Chocón"). La combinación de bajas precipitaciones, altas temperaturas (particularmente en verano), y vientos fuertes del sudoeste hacen que esta zona sea una región xérica con un índice de aridez (MAP/Potencial

de evapotranspiración) alrededor de 0.15 (Paruelo et al. 1998a). Los índices que se encuentran en el rango de 0.05 y 0.2 se corresponden a una zona de bioclima árido (Le Houérou 1996, Paruelo et al. 1998b). Su vegetación pertenece a la provincia fitogeográfica del Monte (Fig. 2.3; Cabrera 1953). Se caracteriza por ser una estepa arbustiva dominada por *Larrea cuneifolia* (Cavanilles) y *L. divaricata* (Cavanilles) asociada a varias especies arbustivas xerofíticas como *Monttea aphylla* (Miers) Berthán et Hooker, *Bougainvillea spinosa* (Cavanilles) Heimerl, *Chuquiraga erinacea* (Don), *Prosopis alpataco* (Philippi), y *Atriplex lampa* (Gillies ex Moquin) D. Dietrich, entre otras (Cabrera 1953). Los pastos son muy escasos en esta región (menos del 6% de la cobertura) y generalmente están representados por especies del género *Stipa* (Tadey 2006).

Mientras que en La Florida, el clima se clasifica como templado seco de sierras y bolsones. La precipitación media anual oscila entre 500 y 600 mm. La temperatura media enero es de 23 °C, la media de julio es de 8,5 °C (Del Vitto et al. 1994). Florísticamente corresponde a la provincia fitogeográfica de Chaco, distrito Chaqueño Serrano (Fig. 2.3). En las quebradas y en los bordes de curso de agua la vegetación dominante es el molle de beber (*Lithraea molleoides*). También presenta relictos de *Prosopis nigra* y *P. flexuosa* (algarrobos) disminuidos por la explotación de su leña, y de *Prosopis caldenia* (caldén), *Geoffroea decorticans* (chañar), *Celtis ehrenbergiana* (tala). Además, se encuentran numerosos arbustos como *Fagara coco* (coco o cocucho), *Capparis atamisque* (atamisque), *Porlieria micropylla* (cucharero), *Acacia caven* (espinillo), *Condalia microphylla* (piquillín), *Aloysia gratissima* (usillo), *Rupectia apetala* (manzano del campo), *Abutilon* spp. Al ascender por las laderas de las sierras la vegetación es exclusiva de arbustos como *A. caven* (espinillo) y *Heterothalamus alienus* (romerillo de las sierras) y ocasionalmente

presencia de *Hedeoma multiflora* (peperina). El estrato herbáceo está representado mayoritariamente por gramíneas como *Briza subaristata* (tembladerilla), *Eragrostis lugens* (pasto ilusión), *Bouteloua curtipendula*, *Schizachyrium plumigerum* (pasto escoba), *Bothriochloa springfieldii* (penacho blanco), entre otras (Del Vitto et al. 1994).

**RESPUESTAS DE CORTO Y LARGO PLAZO DE LAS HORMIGAS
CORTADORAS DE HOJAS A LOS EFECTOS NEGATIVOS DEL VIENTO
SOBRE LA ACTIVIDAD DE FORRAJEO¹**

RESUMEN

Dado que la supervivencia y reproducción de los organismos dependen de su alimentación, el comportamiento de forrajeo debería estar seleccionado para maximizar sus beneficios y reducir sus costos. Una variable que podría afectar negativamente el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas es el viento, que al impactar sobre sus cargas, puede reducir su velocidad o desplazarlas fuera del sendero. En este trabajo cuantifiqué el efecto del viento sobre el forrajeo de las hormigas cortadoras y evalué si este efecto varía con 1) las características de las hojas tales como área, masa y forma, y 2) las características del sistema de senderos de forrajeo. Además, evalué si las hormigas muestran respuestas de corto plazo seleccionando cargas cuyas características reduzcan la intercepción con el viento, y de largo plazo mediante el diseño de sus senderos de forrajeo. Encontré que en condiciones ventosas las hormigas cargadas redujeron su velocidad un 55% y fueron desplazadas del sendero 28 veces más que en condiciones no ventosas. Sin embargo, el viento sólo afectó a las hormigas que circulaban por senderos sin vegetación

¹ Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behavioral Ecology* 27:1017–1024.

perpendiculares o paralelos en contra al viento; y mientras más grandes, pesadas o cuadradas las cargas el efecto negativo del viento fue mayor. En el corto plazo, las hormigas fueron capaces de reducir estos efectos mediante la selección de cargas más pequeñas, livianas o con formas más rectangulares. Sin embargo, los senderos no mostraron una distribución espacial que redujera el efecto del viento. Este es el primer trabajo que además de cuantificar los efectos adversos de un factor ambiental ignorado sobre el forrajeo, ilustra cómo respuestas comportamentales de corto plazo pueden mitigar dichos efectos.

PALABRAS CLAVE: *Acromyrmex*, factores abióticos, forrajeo, selección de recursos, senderos de forrajeo, viento

INTRODUCCIÓN

El éxito reproductivo y la supervivencia de los organismos dependen fundamentalmente de su alimentación. La calidad y cantidad de recursos afectan la producción de gametos, el número de descendientes, la tasa de crecimiento de los juveniles (Brett 1993, Pajk et al. 2012, Kant et al. 2012), y los comportamientos relacionados con la búsqueda y selección de pareja (Davies et al. 2012). Por lo tanto, el comportamiento de forrajeo debería estar seleccionado para maximizar los beneficios y reducir los costos. Tanto factores bióticos como abióticos pueden afectar el balance costo-beneficio del comportamiento de forrajeo. Entre los factores bióticos, los más estudiados son la depredación y la competencia, los cuales pueden reducir la tasa de forrajeo y restringir el acceso a los recursos, respectivamente (Milinski & Heller 1978, Tran et al. 2014). Uno de los factores abióticos más conocidos es la temperatura, la cual determina los periodos de actividad, el tipo de forrajeo (risk-adverse o risk-prone, en inglés) y disminuye la velocidad de movimiento y el éxito de captura de muchos animales (Avery & Krebs 1984, Caraco et al. 1990, Jayatilaka et al. 2011). Además de la temperatura, otro factor abiótico que puede afectar el forrajeo es el viento, sus efectos han sido estudiados principalmente en animales voladores (Furness & Bryant 1996, Gilchrist et al. 1998, Weimerskirch et al. 2012). Sin embargo, se conoce muy poco sobre sus posibles efectos en organismos caminadores.

El viento puede afectar el comportamiento de los organismos caminadores de maneras similares a las estudiadas en los voladores. Por ejemplo, en condiciones ventosas las cucarachas cambian su dirección de movimiento (Willis & Avondet 2005); los ciervos colorados modifican los parches de recursos que explotan (Conradt et al. 2000); y algunas especies de arañas cambian el tamaño, la estructura y la orientación de sus telas (Hieber

1984). En hormigas, el efecto del viento es notable; las ráfagas de viento pueden reducir la velocidad de las obreras e incluso desplazarlas de los senderos de forrajeo (Rudolph and Loudon 1986, Anderson and Jadin 2001; Video S2.1.1). Por ejemplo, en condiciones ventosas cuando las hormigas del desierto salen del nido, en vez de dirigirse directamente hacia la fuente de alimento (comportamiento que realizan en ausencia de viento), se mueven a favor del viento cierta distancia, y cuando perciben el olor del alimento cambian su dirección persiguiendo la pluma de olor a contra viento en zigzag hasta llegar al recurso (Wolf & Wehner 2000, 2005). A pesar de que otros estudios han determinado cómo el viento afecta el movimiento de las hormigas, un único trabajo cuantifica el efecto del viento sobre su forrajeo. Sin embargo, los resultados son inconclusos ya que la especie de hormiga estudiada circula por túneles debajo de la tierra (Porter & Tschinkel 1987). Si el viento disminuye la tasa de entrada de recursos a la colonia al dificultar el movimiento de las obreras, es esperable que las obreras adopten comportamientos que reduzcan este efecto.

Las hormigas cortadoras de hojas son un grupo ideal para analizar el efecto del viento sobre el comportamiento de forrajeo. Estas hormigas recolectan fragmentos vegetales que utilizan para cultivar un hongo simbiote, el alimento principal de las larvas. Típicamente, estos fragmentos vegetales son varias veces más grandes que las obreras. Por lo tanto, las cargas pueden incrementar la superficie de intercepción del viento, afectando la dirección y velocidad de las obreras cargadas. Adicionalmente, las hormigas son capaces de seleccionar el área, masa y forma de sus cargas en función del contexto (e.g., Lewis, Martin, & Czaczkes, 2008; Norton, Stevens-Wood, & Harris, 2013; Roces, 1994), y de esta manera incrementar o reducir el efecto potencial del viento. Finalmente, las hormigas cortadoras de hojas circulan por un complejo sistema de senderos libres de vegetación y

hojarasca, senderos que pueden variar en su grado de exposición al viento de acuerdo a su orientación espacial y ubicación. En resumen, las hormigas cortadoras de hojas permiten cuantificar las consecuencias potenciales del viento en el forrajeo y los comportamientos a corto y largo plazo que pueden reducir estos efectos.

En este trabajo: 1) cuantifiqué el efecto del viento sobre la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras; y determiné si las hormigas muestran 2) una respuesta de corto plazo mediante la selección de cargas que minimicen la intercepción del viento, y 3) una respuesta de largo plazo mediante el diseño de su sistema de senderos de forrajeo que reduzca el potencial efecto negativo del viento. Considerando que: 1) la intercepción del viento aumenta con el área, 2) la energía que necesitan las obreras para mantener sus cargas en una posición adecuada aumenta con la masa, y 3) el torque, es decir, la fuerza que causa o altera la rotación de un cuerpo, aumenta con la altura de la carga (Fig. S2.1.1), esperaba que las hormigas seleccionaran cargas de áreas pequeñas, livianas y/o con formas rectangulares en condiciones ventosas. En cuanto a la respuesta de largo plazo, dado que las hormigas llevan su carga en forma paralela a la dirección del sendero (Fig. 2.1.1; Röschard and Roces 2002), esperaba que en regiones ventosas los senderos no se orientaran de manera perpendicular al viento, y que en regiones no ventosas la orientación de los senderos fuese aleatoria.

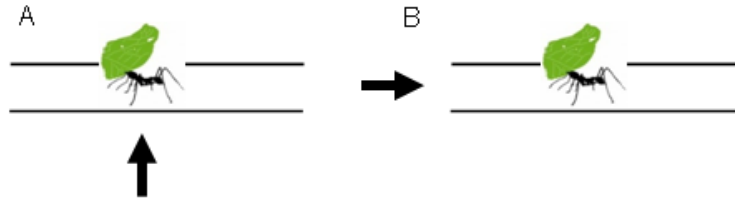


Figura 2.1.1. Posición de la carga según la dirección del sendero respecto al viento: (A) sendero perpendicular al viento, todo el área de la carga intercepta al viento; y (B) sendero paralelo al viento, solo el espesor de la carga intercepta al viento. Las flechas indican la dirección del viento.

METODOLOGÍA

Sitio de muestreo

Los muestreos fueron realizados en El Chocón, Neuquén ($39^{\circ}16'S$ $68^{\circ}47'O$) y La Florida, San Luis ($33^{\circ}07'S$ y $66^{\circ}03'O$) en las primaveras y veranos, entre 2013 y 2015 (ver Introducción del Capítulo 2 para más detalles). Durante los experimentos y muestreos de campo medí los siguientes parámetros del viento: la velocidad más frecuente, velocidad máxima y dirección al ras del suelo. Para caracterizar los días y momentos como ventosos o no ventosos, medí la velocidad del viento colocando un anemómetro digital (Lutron LM-81AM, rango: 0.4 a 30 m/s, resolución: 0.1 m/s) en posición perpendicular al viento en un área sin vegetación a 1 cm sobre el nivel del suelo. Para medir el viento que perciben las hormigas, coloqué el anemómetro en la misma dirección que el sendero a un 1 cm sobre el nivel del suelo.

Efecto del viento: evaluación en condiciones naturales

Para determinar si el viento afecta negativamente el forrajeo de *Acromyrmex lobicornis*, realicé estudios comparativos y experimentales. Primero evalué el efecto natural del viento filmando senderos de forrajeo de 19 nidos durante 150 s en días calmos y ventosos (0 y 4- 9

km/h, respectivamente). Para evaluar si el efecto del viento varía según la disposición del sendero y la presencia de vegetación alrededor del mismo (que puede actuar como cortina cortaviento), filmé hormigas cargadas circulando por senderos paralelos y perpendiculares a la dirección del viento ($180 \pm 20^\circ$ y $90 \pm 20^\circ$, respectivamente), con y sin vegetación alrededor. Con estos videos medí la velocidad de las hormigas y la proporción de hormigas por nido que fue desplazada del sendero. Para estimar la velocidad de las hormigas, seleccioné 10 hormigas de 4-5 mm de largo por video (el tamaño más abundante en los senderos de forrajeo; AM Alma, observación personal) y medí el tiempo que cada hormiga demoró en caminar 10 cm del sendero. Dado que el tamaño de la carga afecta la velocidad de las hormigas (Bollazzi & Roces 2011), seleccioné hormigas con cargas de tamaño similar. Para la estimación de la velocidad, consideré hormigas que no fueron desplazadas del sendero. Para calcular la proporción de hormigas desplazadas del sendero por nido, dividí el número de hormigas desplazadas del sendero al menos una vez por el número de hormigas total filmado. La velocidad del viento fue log-transformado para cumplir con los supuestos y analizada con modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) donde la condición de viento, orientación del sendero y presencia de vegetación fueron los factores fijos y el nido el factor aleatorio. La significancia del factor aleatorio fue probada con pruebas de máxima verosimilitud, los p-valores fueron corregidos para probar en las dos colas de la distribución (Zuur et al. 2009). La proporción de hormigas desplazadas por nido fue analizada con modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial, considerando los mismos factores fijos utilizados para la velocidad de las hormigas.

Efecto del viento: evaluación en condiciones experimentales

Determiné experimentalmente el efecto del viento sobre el forrajeo generando viento con ventiladores de PC en 13 senderos de 13 nidos (uno por nido). Los ventiladores soplaron perpendicularmente al curso de las hormigas. La velocidad máxima que pude generar fue de 4 km/h; a velocidades mayores las obreras se alejaban o pasaban por atrás de los ventiladores. Filmé en cada sendero una sección de 20 cm, una mitad expuesta y otra no expuesta al viento hasta que al menos 10 hormigas cargadas fueran filmadas (Fig. S2.1.2). En los dos sectores filmados (con y sin viento) medí para 126 hormigas su velocidad, el número de veces que cada hormiga fue desplazada al menos 1 cm de su trayectoria y el tiempo que demoraron en pasar de una condición no ventosa a una ventosa (tiempo de transición). Este tiempo de transición fue comparado con el tiempo que dicho individuo demoró en atravesar una línea imaginaria entre dos condiciones no-ventosas. Este tiempo me permitió evaluar el comportamiento natural de las hormigas que circulan por senderos expuestos al viento pero con sectores protegidos por la vegetación (i. e., cortina cortaviento). La velocidad fue medida cuando las hormigas no fueron desplazadas del sendero. Tanto la velocidad como el tiempo de transición fueron log-transformadas para cumplir con los supuestos y analizadas con un GLMM donde la condición de viento fue el factor fijo y el nido y el individuo los factores aleatorios. La significancia del factor aleatorio fue probada con pruebas de máxima verosimilitud, los p-valores fueron corregidos para probar en las dos colas de la distribución (Zuur et al. 2009). El número de desplazamientos fue analizado utilizando un GLMM donde la variable respuesta tuvo distribución de Poisson, la condición de viento fue el factor fijo y el nido y la hormiga los factores aleatorios.

Determiné si el área, la masa y la forma de la carga influyen el efecto del viento sobre el forrajeo de hormigas cargadas de manera correlativa y experimental. De manera correlativa, capturé las 10 hormigas que fueron filmadas durante el experimento con los ventiladores de PC y sus cargas. Los individuos capturados fueron conservados en alcohol 96°. Debido a que al aumentar el tamaño de la hormigas aumenta su velocidad de transporte (Burd 1983, Hurlbert et al. 2008), en el laboratorio medí el largo del cuerpo de cada hormiga (desde la punta de la cabeza hasta la punta del gáster) así como también la masa de la carga y tomé un foto de cada carga en el estereoscopio. Con estas fotos, medí el área y el perímetro de las cargas utilizando el software ImageJ®. Para controlar por el tamaño de la hormiga, solo incluí las hormigas entre 4-5 mm de largo en los análisis. Analicé si las características de la carga influyen el efecto del viento en el movimiento de las hormigas utilizando análisis de regresión. Como variable predictiva utilicé un coeficiente de intercepción (CI) de la carga calculado como:

$$CI = \frac{\textit{Superficie} \times \textit{Masa}}{\textit{Forma}}$$

donde la forma de la carga fue estimada como $\frac{\textit{Perímetro}}{\textit{Superficie}}$, valores cercanos a 4 significaron que la carga fue cuadrada y valores mayores a 4 que la carga fue alargada (Rapoport 1975). El CI aumenta cuando la carga tiene potencialmente mayor intercepción al viento, es decir, cuando la carga es más grande, pesada y/o tiene forma cuadrada. Asumí que (1) la intercepción al viento aumenta al aumentar la superficie; (2) la energía que la hormiga necesita para mantener la carga en equilibrio aumenta con la masa de la carga, por lo tanto cargas pesadas serían menos favorables que cargas livianas en condiciones ventosas; y (3) cargas cuadradas ofrecen mayor resistencia al viento que cargas rectangulares porque el

efecto de rotación de una fuerza aplicada (i. e., el torque) es mayor (Fig. S2.1.1). El efecto del CI sobre la velocidad de las hormigas fue analizado con una regresión lineal simple, mientras que su efecto sobre la presencia o ausencia de hormigas desplazadas del sendero con una regresión logística (0 cuando la hormiga no fue desplazada y 1 cuando lo fue). Los datos de velocidad fueron log-transformados para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

Respuesta de corto plazo mediante la selección de cargas

Para evaluar experimentalmente si la selección de cargas depende de las condiciones de viento en días ventosos/no ventosos y en momentos con/sin viento en un mismo día, ofrecí fragmentos de papel que difirieron solo en una de las variables de interés (área, masa o forma) manteniendo constante las restantes. Para determinar las condiciones de viento utilicé los datos meteorológicos de WindGuru (<http://www.windguru.cz/es>) y medí la velocidad media del viento al ras del suelo con el anemómetro digital. Los días ventosos y no ventosos fueron definidos como días caracterizados por viento o calma con 24 h de diferencia; mientras que los momentos ventosos y no ventosos fueron definidos como momentos dentro del mismo día que tuvieron o no viento (vientos de más de 2 km/h para las condiciones ventosas y 0 km/h para las condiciones no ventosas). Los fragmentos de papel fueron los siguientes: (1) pequeños y grandes (25 y 49 mm², cuadrados y 5 mg); (2) livianos y pesados (5 y 10 mg, usando papel de 75 y 150 g/m², respectivamente, de 60 mm² y cuadrados); y (3) rectangulares y cuadrados (20×3 y 7.8×7.8 mm, 60 mm² y 5 mg). Los fragmentos fueron embebidos en jugo de naranja durante 1 h y luego secados para hacerlos más atractivos a las hormigas (e.g., Röschard and Roces 2002). Los mismos fueron ofrecidos al costado de los senderos de forrajeo de diferentes nidos y a 1 m de la entrada al

hormiguero. Presenté los 3 tipos de fragmentos de a pares y los reemplacé hasta alcanzar 10 repeticiones per sendero por condición de viento, es decir, hasta que 10 fragmentos fueron seleccionados por las hormigas. Para evaluar el efecto de la variación del viento entre días repetí este procedimiento en 14 nidos; y para evaluar el efecto de la variación del viento dentro de un mismo día repetí el procedimiento en 12 nidos. La remoción de cada tipo de fragmento de papel (variable respuesta) fue analizada utilizando un GLMM con distribución binomial. Las condiciones de viento y el tipo de fragmento fueron considerados como factores fijos y el nido como factor aleatorio. Corrí 3 modelos, uno para cada tipo de fragmento de papel. Yo esperaba una interacción significativa entre los factores fijos si la selección de los diferentes tipos de fragmentos depende de las condiciones de viento. No pude obtener el p-valor para el factor aleatorio debido a que el GLMM y el GLM no son conmensurables, por lo tanto evalué la desviación estándar (Zuur et al. 2009).

Respuesta de largo plazo mediante el diseño espacial del sistema de senderos

Para analizar posibles respuestas de largo plazo a los efectos negativos del viento, analicé las orientaciones cardinales de los senderos permanentes de 43 nidos de *A. lobicornis* ubicados en El Chocón (sitio ventoso) y 38 en La Florida (sitio no-ventoso). Para ello, medí la orientación de todos los senderos de cada nido respecto al norte magnético y la distancia (en m) que se mantuvieron en dicha dirección. Además, medí el porcentaje de cada sendero protegido por vegetación. A partir de estos datos calculé la gran media (en inglés *grand mean*) de la dirección del vector resultante para cada sendero considerando todas las direcciones medidas y sus longitudes, o considerando solo la direcciones de los sectores del sendero con menos del 40% de su extensión protegida por vegetación. La gran media es

utilizada cuando los datos poseen mediciones circulares (dirección del sendero) y lineales (longitud en una dirección). Una vez que obtuve esta media para cada sendero con y sin vegetación analicé si la distribución de los senderos fue uniforme (i. e., aleatoria) mediante la significancia del vector medio r con un test de Rayleigh (Batschelet 1981). Mientras más grande el vector medio mayor es la concentración de los datos alrededor de una media y por lo tanto menor la probabilidad de que los datos tengan una distribución uniforme.

Debido a que la dirección de los senderos de forrajeo puede estar influenciada por la abundancia y calidad de los recursos que rodean al nido (Silva et al. 2013), estimé la cobertura vegetal de cada especie alrededor de los nidos muestreados. Calculé la longitud media de los senderos de forrajeo para cada nido y utilicé esta media para ubicar una parcela en cada punto cardinal. En El Chocón marqué parcelas de 10 x 10 m subdivididas en 10 cuadros de 1 x 1 m en las que medí la identidad y cobertura (%) de todas las especies vegetales. En La Florida, debido a que la estructura de la vegetación es diferente (mezcla entre pastizal y bosque serrano), utilicé una parcela de 1 x 1 m para registrar la identidad y cobertura de las especies herbáceas y otra de 4 x 4 m para las especies arbustivas y arbóreas. Con estos datos y considerando las especies preferidas por *A. lobicornis* en El Chocón y en La Florida (Tabla S2.1.1 y S2.1.2; AG Farji-Brener y LE Jofré, datos no publicados) obtuve la ubicación cardinal de los parches donde la cobertura de especies preferidas fue mayor al 50%. Luego conté el número de senderos que se dirigían hacia el parche más rico y aquellos que no lo hacían, considerando una variación angular de $\pm 30^\circ$. Por ejemplo, si el parche más rico estaba en el norte (0°) y el nido tenía 3 senderos a 25° , 180° y 300° entonces registré que 1 sendero estaba orientado hacia el parche más rico (i. e.,

el sendero a 25°) y 2 no. Todos los análisis estadísticos se realizaron con RStudio (R Development Core Team 2010).

En los casos en los que los datos fueron utilizados para más de un análisis estadístico (i. e., las mediciones de velocidad de transporte de las hormigas del experimento con los ventiladores de PC, la proporción de selección de cargas del experimento ofreciendo fragmentos de papel en días y momentos ventosos y calmos, y la orientación de los senderos de forrajeo considerando todos los senderos o solo aquellos desprotegidos de vegetación) corregí el valor de significancia según: $\alpha/(m+1-k)$, donde m es igual al número de contrastes realizados y k es el número de hipótesis evaluadas.

RESULTADOS

Efecto del viento sobre el forrajeo: mediciones comparativas y correlativas

El viento disminuyó la velocidad de transporte de las hormigas cargadas que circulan por senderos de forrajeo perpendiculares o paralelos en contra al viento y sin vegetación, pero no afectó a las hormigas que circulan por senderos cubiertos por vegetación o con orientación paralela a favor del viento sin vegetación (GLMM, $F = 6.37$, $p < 0.0001$; Fig. 2.1.2 y Tabla S2.1.3).

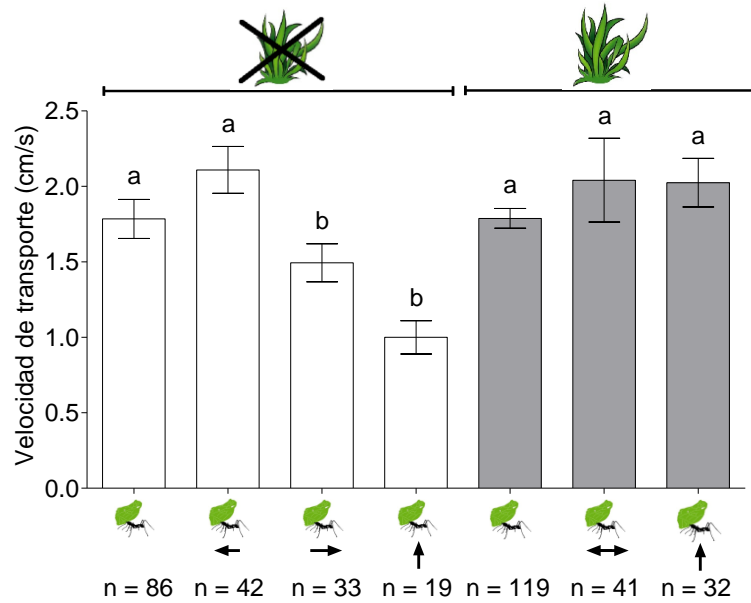


Figura 2.1.2. Velocidad de transporte de hormigas cargadas (media \pm EE) en días ventosos y calmos, en senderos paralelos y perpendiculares respecto a la orientación del viento, con y sin vegetación. La presencia de flechas indica la dirección del viento respecto a la dirección de movimiento de las obreras. Las barras blancas muestran los datos para senderos sin vegetación y las grises para senderos protegidos por vegetación. Letras distintas indican diferencias significativas (GLMM, $F = 6.37$, $p < 0.0001$).

Además, el viento desplazó más hormigas cuando estas circulan por senderos sin vegetación perpendiculares o paralelos en contra al viento que cuando circulan por senderos rodeados por vegetación o paralelos a favor del viento sin vegetación (GLM con distribución binomial, $\chi^2 = 485.9$, $p < 0.0001$; Fig. 2.1.3). El experimento con viento artificial arrojó resultados similares; el viento disminuyó un 55% la velocidad de transporte de las hormigas y aumentó 28 veces el número de veces que cada hormiga se desplazó del sendero (GLMM, velocidad de transporte: $F = 71.5$, $p < 0.0001$; número veces que cada individuo fue desplazado: $\chi^2 = 79.9$, $p < 0.0001$; Tabla S2.1.4 y Fig. S2.1.3A y B). Además, encontré que las hormigas demoraron 6.7 s más en pasar de una condición de calma a una

condición ventosa que en atravesar dos condiciones de calma (GLMM, $F = 82.5$, $p < 0.0001$; Tabla S2.1.4 y Fig. S2.1.3C).

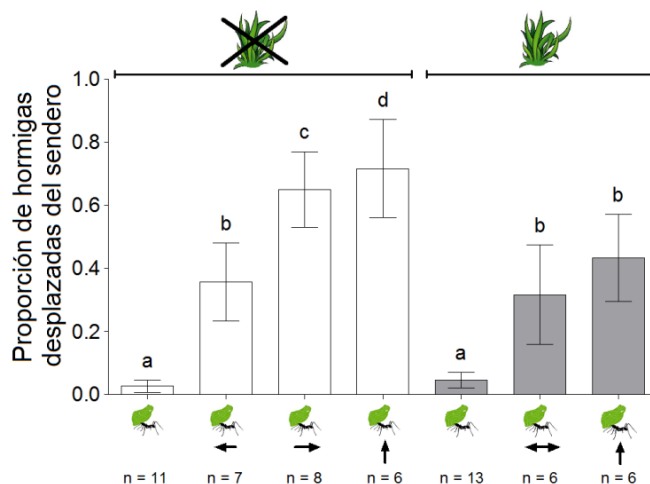


Figura 2.1.3. Proporción de hormigas desplazadas del sendero por nido (media \pm EE) en días ventosos y calmos, en senderos paralelos y perpendiculares respecto a la orientación del viento, con y sin vegetación. La presencia de flechas indica la dirección del viento respecto a la dirección de movimiento de las obreras. Las barras blancas muestran los datos para senderos sin vegetación y las grises para senderos protegidos por vegetación. Letras distintas indican diferencias significativas (GLM con distribución binomial, $\chi^2 = 485.9$, $p < 0.0001$). Debajo de cada barra se indica el tamaño de las muestras, es decir el número de nidos.

Como esperaba, la velocidad de las hormigas cargadas dependió de las características de sus cargas. Cargas más grandes, pesadas y cuadradas causaron una mayor reducción en la velocidad de las hormigas que cargas más pequeñas, livianas y rectangulares (modelo lineal simple [SLM], $F = 11.1$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.21$, $y = 0.13x - 0.2$; Fig. 2.1.4). Sin embargo, la probabilidad de que las hormigas fueran desplazadas del sendero fue independiente del área, masa o forma de las cargas (GLM distribución binomial, $\chi^2 = 1.13$, $p = 0.25$).

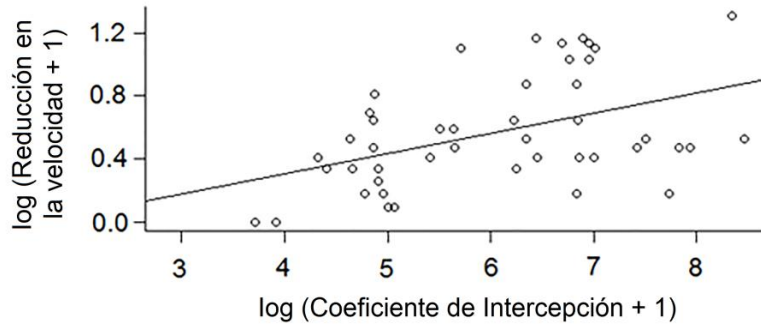


Figura 2.1.4. Modelo lineal simple de la reducción en la velocidad de transporte (velocidad sin viento menos velocidad con viento) de las hormigas cargadas y el coeficiente de intercepción ($CI = \frac{Superficie \times Masa}{Forma}$; SLM, $F = 11.1$, $p = 0.002$, $R^2 = 0.21$, $y = 0.13x - 0.2$).

Respuesta de corto plazo: efecto del viento sobre la selección de cargas

La frecuencia de selección de cargas de acuerdo a su área, masa y forma varió entre días calmos y ventosos, y dentro de un mismo día entre momentos calmos y ventosos. En días ventosos las hormigas seleccionaron mayor cantidad de fragmentos livianos y rectangulares, mientras que en días no ventosos la selección no dependió del peso y la forma (GLMM, livianos vs. pesados: $F = 12.6$, $p = 0.0004$; cuadrados vs. rectangulares: $F = 9.0$, $p = 0.003$; Fig. 2.1.5 y Tabla S2.1.5). En un mismo día, en momentos ventosos las hormigas seleccionaron menor cantidad de fragmentos pesados y cuadrados; mientras que en momentos calmos seleccionaron mayor cantidad de fragmentos grandes y la selección no dependió del peso y la forma (GLMM, grandes vs. pequeños: $F = 19.1$, $p < 0.0001$; livianos vs. pesados: $F = 3.2$, $p = 0.001$; cuadrados vs. rectangulares: $F = 46.5$, $p < 0.0001$; Fig. 2.1.5 y Tabla S2.1.6).

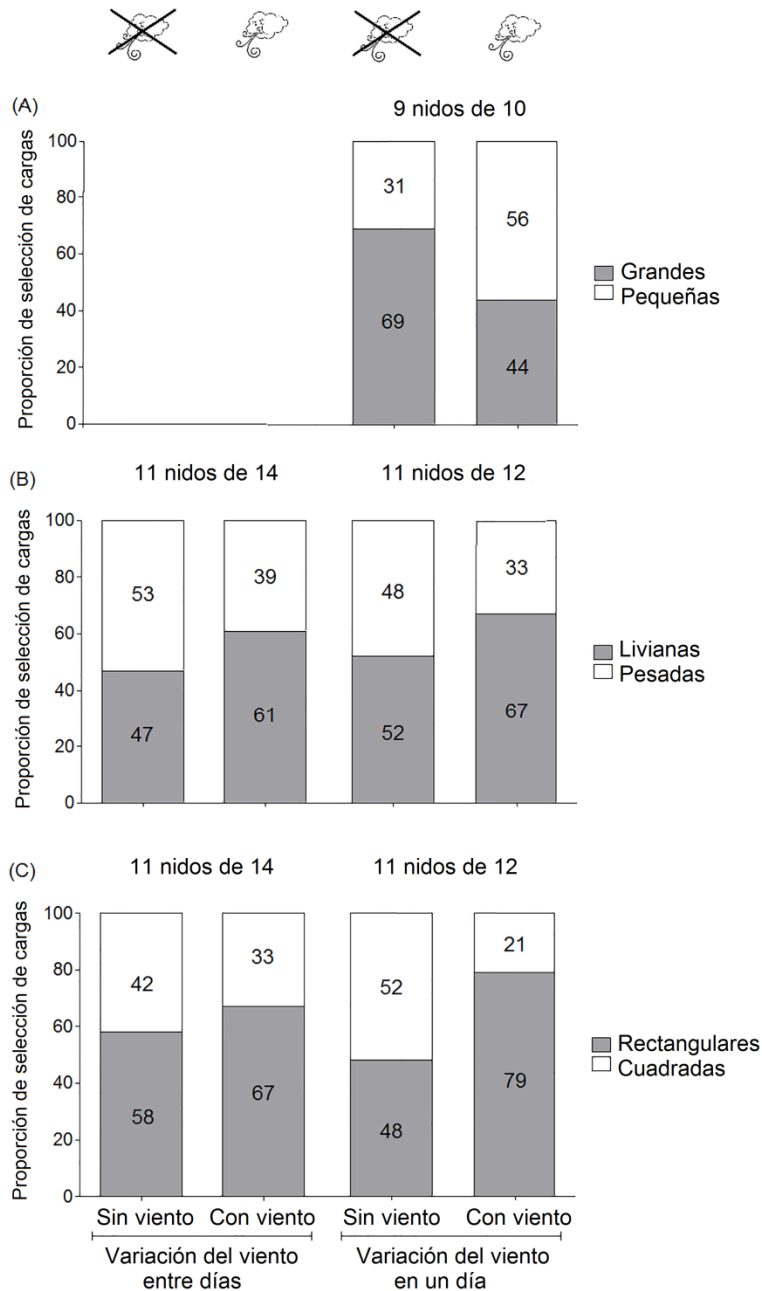


Figura 2.1.5. Proporción de selección de cargas para (A) fragmentos grandes y pequeños, (B) livianos versus pesados y (C) rectangulares y cuadrados en días sin y con viento (variación del viento entre días) y momentos sin y con viento (variación del viento en un día). Los números dentro de las barras indican la frecuencia de selección para cada tipo de fragmento de papel, y sobre las barras se indica en número de nidos que respondió como el patrón general reportado, es decir, que mostraron la misma tendencia considerando todos los nidos juntos.

Respuesta de largo plazo: efecto del viento sobre el diseño espacial del sistema de senderos

Contrario a mis predicciones, la orientación cardinal de los senderos de forrajeo no presentó un patrón claro respecto a la dirección del viento. Considerando todos los senderos (con y sin vegetación alrededor) encontré que en el sitio no ventoso (velocidad media del viento \pm EE: 6 ± 0.1 km/h) los senderos se concentraron en contra del viento (media \pm EE: $209 \pm 19^\circ$, Prueba de Rayleigh, $Z = 4.4$, $p = 0.01$, $r = 0.2$, Fig. 2.1.6); mientras que en el sitio ventoso (velocidad media del viento \pm EE: 20 ± 0.2 km/h) los senderos se orientaron uniformemente, aunque tendieron a concentrarse paralelos en contra y a favor del viento (media \pm EE: 55 y $235 \pm 13.9^\circ$; Prueba de Rayleigh, $Z = 2.1$, $p = 0.1$, $r = 0.2$; Fig. 2.1.6). Por otro lado, al considerar la dirección resultante de los senderos que tenían $\leq 40\%$ de su longitud protegida por vegetación, encontré que en el sitio no-ventoso los senderos también se concentraron en dirección paralela en contra al viento (media \pm EE : $217 \pm 14^\circ$, Prueba de Rayleigh, $Z = 6.8$, $p < 0.001$, $r = 0.5$; Fig. 2.1.6); mientras que en el sitio ventoso se concentraron en dirección paralela en contra y a favor (media \pm EE: $59 \pm 7^\circ$ y $240 \pm 7^\circ$, Prueba de Rayleigh, $Z = 8.3$, $p < 0.001$, $r = 0.4$; Fig. 2.1.6). Además, encontré que la proporción de senderos paralelos ($0-90^\circ$ y $180-270^\circ$) y perpendiculares ($90-180^\circ$ y $270-360^\circ$) respecto a la dirección del viento en el sitio no-ventoso y ventoso fue similar (todos los senderos: $\chi^2 = 0.5$, $p = 0.5$; senderos sin vegetación: $\chi^2 = 0$, $p = 1$). Por último, la orientación de los senderos de forrajeo no siempre fue hacia los parches con mayor cobertura de especies preferidas. El porcentaje de senderos orientados hacia los parches más ricos fue entre 20% y 40% en el sitio ventoso y no ventoso, respectivamente.

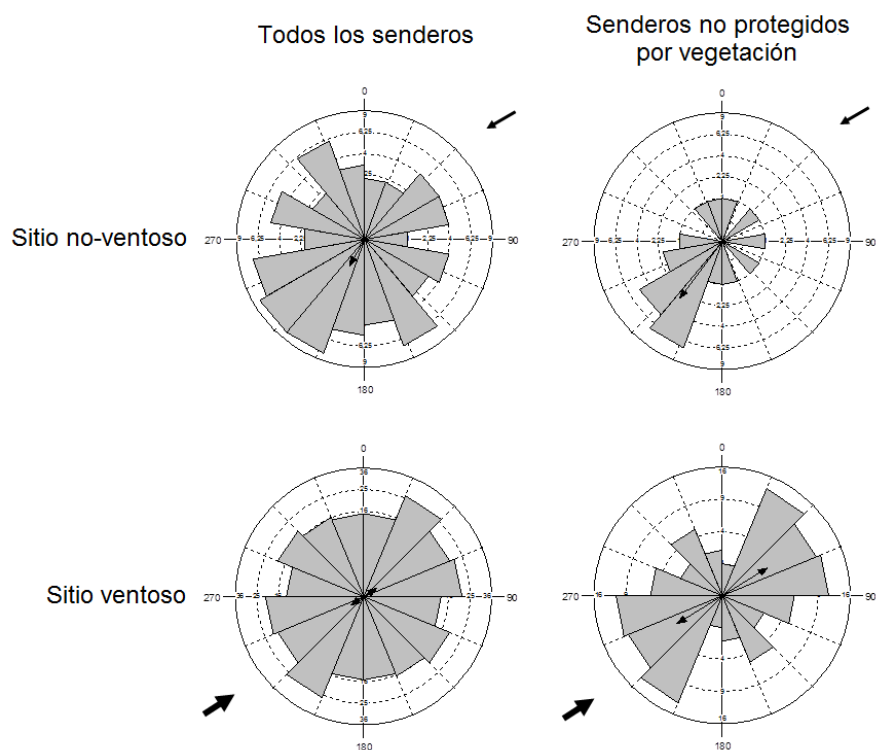


Figura 2.1.6. Orientación de los senderos de forrajeo en el sitio no-ventoso (gráficos superiores; La Florida, San Luis) y en el sitio ventoso (gráficos inferiores; El Chocón, Neuquén) con respecto al norte magnético. Las flechas fuera de los gráficos representan la dirección predominante del viento en El Chocón y La Florida; mientras que las flechas adentro indican la dirección y longitud de la gran media (r) considerando todos los senderos de forrajeo (gráficos a la izquierda; Prueba de Rayleigh, sitio no-ventoso: $209 \pm 19^\circ$, $Z = 4.4$, $p = 0.01$, $r = 0.2$; sitio ventoso: 55 y $235 \pm 13.9^\circ$, $Z = 2.1$, $p = 0.1$, $r = 0.2$) o solo aquellos que tenían $\leq 40\%$ de su longitud protegida por vegetación (gráficos a la derecha; Prueba de Rayleigh, sitio no-ventoso: $217 \pm 14^\circ$, $Z = 6.8$, $p < 0.001$, $r = 0.5$; sitio ventoso: 59 y $240 \pm 7^\circ$, $Z = 8.3$, $p < 0.001$, $r = 0.4$).

DISCUSIÓN

En este trabajo cuantifiqué el efecto negativo del viento sobre las hormigas cortadoras de hojas y analicé comportamientos de corto y largo plazo que podrían reducir estos efectos. Encontré que el viento reduce la velocidad de las hormigas cargadas y por lo tanto la tasa a la cual ingresan recursos al nido. De acuerdo con esto, las hormigas seleccionan el tipo de

carga que reduce este efecto. Sin embargo, el viento no parece modelar la orientación espacial de los senderos de forrajeo.

En condiciones naturales de viento, las hormigas cargadas caminaron un 78% más lento y la proporción de hormigas desplazadas del sendero fue un 93% mayor que en condiciones no ventosas; mientras que en condiciones experimentales las obreras redujeron un 55% su velocidad y fueron desplazadas 28 veces más que en condiciones sin viento. Además, la variación espacial del viento (como resultado de la ubicación de los ventiladores en una porción del sendero; Fig. S2.1.2) provocó un retraso extra, las hormigas demoraron 7 s en pasar de una condición sin viento a una con viento. Durante este tiempo, las hormigas retrocedían e intentaban atravesar el sector con viento desde una posición más alejada, incluso, en algunos casos las hormigas rotaron sus cargas de modo de exponer el borde de las cargas en vez de toda su superficie (Video S2.1.2). Estos retrasos extras podrían ocurrir naturalmente cuando las hormigas circulan por un sendero con sectores con y sin vegetación alrededor. En conjunto, estos efectos del viento aumentan el tiempo que cada individuo demora en llegar al nido provocando que la tasa de ingreso de recursos al nido disminuya. A partir de mis resultados, estimé que la cantidad de recursos que ingresan al nido se reduce un 50% debido al viento. El número de hormigas por minuto en condiciones sin viento fue 29 con una velocidad media de 1.46 cm/s, mientras que en condiciones ventosas el número de hormigas fue 26 hormigas/min con una velocidad de 0.94 cm/s. Considerando que la longitud media de los senderos fue de 13 m y que la masa media de las cargas que transportan es 3.9 mg (dato extraído del experimento con viento artificial), la cantidad de recursos que ingresa al nido con viento es 14.5 mg/h y sin viento

26.8 mg/h. Por lo tanto, en las regiones ventosas el viento podría representar una presión selectiva fuerte para las hormigas cortadoras de hojas.

En concordancia con esto, las hormigas mostraron comportamientos que podrían reducir el efecto negativo del viento. Debido a que las cargas con mayor coeficiente de intercepción (i. e., fragmentos más grandes, pesados y con formas cuadradas) retrasaron más a las hormigas, en condiciones ventosas las hormigas seleccionaron cargas más pequeñas, livianas y rectangulares, mientras que en condiciones no ventosas seleccionaron cargas más grandes, pesadas y cuadradas. Esto sugiere que en ausencia de las restricciones impuestas por el viento, las hormigas pueden optimizar su viaje de forrajeo transportando cargas más grandes (Rudolph & Loudon 1986) y evitando cargas alargadas que disminuyen la maniobrabilidad, estabilidad, velocidad y la tasa de transporte (Röschard & Roces 2002, Moll et al. 2012, 2013). Por último, las hormigas fueron capaces de cambiar su patrón de selección de cargas dentro de las 24 h, lo que sugiere que este tipo de respuesta es flexible e inmediata. Muchos ejemplos muestran cómo las hormigas cortadoras pueden rápidamente ajustar su comportamiento de forrajeo a las condiciones ambientales. Por ejemplo, cuando un obstáculo limita la altura de los senderos de forrajeo las hormigas cortan sus cargas más pequeñas y redondeadas que en ausencia de este tipo de obstáculos (Dussutour et al. 2009). Además, las obreras transportan cargas con diferente masa de acuerdo a la inclinación del sendero; cuando circulan por senderos cuesta arriba transportan cargas más livianas, mientras que cuando circulan por senderos cuesta abajo las obreras transportan cargas más pesadas (Lewis et al. 2008, Norton et al. 2013). Mis resultados ofrecen evidencia novedosa sobre cómo las hormigas cortadoras de hojas ajustan su comportamiento bajo situaciones

ambientales desventajosas, recalcando la importancia de la plasticidad comportamental de las hormigas.

El diseño del sistema de senderos de forrajeo podría atenuar el efecto negativo del viento sobre el forrajeo de las hormigas. Encontré que el viento no tuvo efecto sobre las hormigas que circulaban por senderos paralelos a favor del viento o protegidos por la vegetación. Estos resultados son similares a los encontrados en organismos voladores; por ejemplo, el viento disminuye la velocidad de vuelo de los albatros solo cuando estos se mueven en contra al viento (Weimerskirch et al. 2000) y afecta el forrajeo de los murciélagos cuando incide perpendicularmente o cuando vuelan por sitios sin vegetación (Verboom & Spoelstra 1999). Considerando esto, yo esperaba que las hormigas que habitan en regiones con fuertes vientos evitaran construir senderos perpendiculares a la dirección preponderante del viento. Por el contrario, los senderos no mostraron una distribución particular respecto al viento sugiriendo que la orientación de los senderos es modulada por otros factores. Un factor que podría explicar mejor la disposición de los senderos es la ubicación de los recursos preferidos debido a que este es el objetivo principal de la construcción de los senderos (Kost et al. 2005, Silva et al. 2013). Sin embargo, la mayoría de los senderos no se orientó hacia los parches con mayor cobertura de recursos palatables, posiblemente porque las hormigas no conocen la ubicación de todos los recursos dentro de su área de forrajeo (Brown & Gordon 2000) y/o porque la calidad de los recursos puede cambiar más rápido de lo que puede cambiar la orientación de un sendero. Por otro lado, la cobertura de especies palatables per se es un pobre estimador de la localización de recursos palatables efímeros como hojas nuevas, flores y frutos.

Adicionalmente, el diseño de los senderos (i.e., los ángulos de las bifurcaciones) puede responder a un compromiso entre reducir el tiempo de viaje, los costos de mantenimiento y la construcción de nuevos sectores en un sendero (Farji-Brener et al. 2015). Además, la orientación cardinal de los senderos puede ser afectada por la presencia de senderos de nidos adyacentes o particularidades del terreno (Brown & Gordon 2000, Farji-Brener et al. 2007, 2015). En consecuencia, la dirección de los senderos no responde inequívocamente a la dirección del viento y puede estar modelada por múltiples factores. Igualmente, es interesante que los senderos que carecían de vegetación se concentraron fuertemente en dirección paralela en contra y a favor al viento (sitio no ventoso: $r = 0.4$ y sitio ventoso: $r = 0.5$). Este resultado sugiere que tanto en el sitio ventoso como en el no-ventoso la intensidad y constancia del viento es suficiente para desencadenar una respuesta de largo plazo. Sin embargo, se requieren más estudios que evalúen la persistencia de la vegetación alrededor de los senderos y las características del suelo para determinar la importancia relativa del viento en el diseño del sistema de senderos.

Este estudio contribuye a una mejor comprensión de la alta variación en las características de las cargas que transportan las hormigas cortadoras (Fowler, 1979; Franzel & Farji-Brener, 2000), y reafirma la existencia de respuestas flexibles y de corto plazo frente a condiciones climáticas adversas (Lewis et al. 2008, Dussutour et al. 2009, Norton et al. 2013). Asimismo, este trabajo podría explicar por qué las hormigas cortadoras tienen bajas tasas de forrajeo y son raras en regiones con vientos fuertes y constantes (Cherrett 1972, Hölldobler & Wilson 1990, Farji-Brener & Ruggiero 1994). Algunos estudios ya habían descrito cómo los organismos voladores y caminadores modifican el movimiento o fenotipo extendido (e. g., telas de arañas) para reducir los efectos negativos del viento (e.

g., Hieber 1984, Wolf and Wehner 2005). Sin embargo, éste es el primer estudio que cuantifica el efecto del viento sobre el movimiento de insectos caminadores que se desplazan al ras del suelo y transportan cargas que exacerbaban este efecto; e ilustra cómo algunas respuestas comportamentales pueden mitigar los efectos negativos de condiciones ambientales impredecibles.

**RESPUESTA COLECTIVA DE LAS HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS A
LOS EFECTOS NEGATIVOS DEL VIENTO SOBRE LA ACTIVIDAD DE
FORRAJEO²**

RESUMEN

Una de las ventajas de los organismos sociales es que pueden mitigar restricciones impuestas por el ambiente de manera colectiva. En este trabajo documentamos una respuesta a nivel colonia a los efectos negativos del viento en las hormigas cortadoras de hojas. Considerando que hormigas más grandes tienen mayor fuerza de adhesión al sustrato, aumentar la frecuencia de actividad de las forrajeadoras más grandes en condiciones ventosas podría reducir el efecto negativo del viento. Yo probé esta hipótesis para *Acromyrmex lobicornis* en una región ventosa de la Patagonia. Evalué (1) si la fracción de hormigas grandes versus hormigas pequeñas aumenta en condiciones ventosas y (2) si el efecto del viento sobre el movimiento de las hormigas fue menor para las hormigas más grandes. La distribución de tamaños de las obreras estuvo sesgada hacia tamaños de hormigas más grandes cuando las condiciones naturales fueron ventosas. Cuando hubo viento, la movilidad de las hormigas más pequeñas fue más reducida que la de las hormigas más grandes. Este cambio hacia obreras de mayor tamaño en condiciones ventosas redujo el

² Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016. Collective response of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *The American Naturalist* 188:1–6.

efecto del viento en un 32%, ilustrando cómo un organismo social puede colectivamente mitigar los efectos adversos del ambiente.

PALABRAS CLAVE: *Acromyrmex lobicornis*, Patagonia, restricciones ambientales, soluciones colectivas

INTRODUCCIÓN

A diario los animales lidian con situaciones que interrumpen el desarrollo normal de sus actividades (de aquí en adelante, problemas) y que requieren determinadas respuestas para mitigarlas. La ausencia de soluciones apropiadas para estos problemas a menudo implica un costo para el organismo o grupo. Por ejemplo, si las hormigas no remueven la hojarasca que se acumula en sus senderos, la tasa de ingreso de recursos a la colonia disminuye (Howard 2001). Una ventaja de los organismos sociales es que pueden resolver sus problemas colectivamente (Anderson & Franks 2001). Ocasionalmente las hormigas transportan presas cooperativamente si estas exceden la capacidad de transporte de cada individuo (Czaczkes & Ratnieks 2013), y las hormigas cortadoras de hojas aumentan el número de obreras con cargas pequeñas cuando un objeto encima del sendero limita el paso de obreras con cargas de mayor tamaño (Dussutour et al. 2009). Las soluciones colectivas de las hormigas han sido estudiadas principalmente en circunstancias de forrajeo y defensa de la colonia (Hölldobler & Wilson 1978, Elizalde & Folgarait 2012, Czaczkes & Ratnieks 2013). En este trabajo, determiné cómo la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* responde colectivamente a los efectos negativos del viento, una restricción ambiental pobremente estudiada en artrópodos terrestres.

En regiones con vientos fuertes y constantes, el forrajeo de *A. lobicornis* es menor debido a que el viento reduce la velocidad de las hormigas y aumenta el número de hormigas desplazadas del sendero (Alma et al. 2016a; Sección 2.1). Recientemente, se ha descubierto que en las hormigas cortadoras de hojas el área de contacto del tarso de las patas y la fuerza total de adhesión aumentan con el tamaño corporal no solo por alometría sino que también debido a un aumento de la eficiencia de las “almohadillas” del tarso

(Labonte & Federle 2015). Considerando esto, una posible respuesta de la colonia para mitigar los efectos negativos del viento podría ser aumentar la frecuencia de forrajeadoras de gran tamaño en condiciones ventosas. Evalué esta predicción analizando (1) si la distribución de tamaños de las hormigas que salen y llegan al nido estuvo sesgada hacia tamaños de hormigas más grandes en condiciones ventosas y (2) si las obreras más grandes fueron menos afectadas por el viento que las obreras más pequeñas. Además, para evaluar si la asignación de obreras más grandes disminuye los efectos del viento, estimé la tasa de ingreso de recursos al nido considerando la distribución de hormigas encontrada bajo condiciones ventosas y no ventosas, y el efecto del viento sobre el movimiento de las hormigas y sobre el área de sus cargas.

METODOLOGÍA

El muestreo se realizó en las estaciones de primavera y verano, entre los años 2013-2014 en El Chocón, Neuquén (39°16'S 68°47'O).

Respuesta colectiva

Para evaluar si las hormigas más grandes forrajean más frecuentemente en condiciones ventosas que en condiciones no ventosas, filmé 10 nidos (un sendero por nido) en condiciones naturales con y sin viento (velocidad del viento: 4-9 y 0 km/h, respectivamente) durante 150 s con una regla ubicada al costado del sendero. Utilicé una cámara de video Cannon Rebel T3i a 60 cuadros por segundo y 1280 × 720 píxeles (alta definición). Las condiciones sin viento sucedieron en la mañana o tarde cuando el viento no sopló. Medí la velocidad media del viento al ras del suelo con un anemómetro digital (Lutron LM-81AM, rango: 0.4 a 30 m/s, resolución: 0.1 m/s) mientras filmaba. Para

determinar si el aumento en la frecuencia de hormigas grandes que vuelven al nido fue consecuencia de que las más pequeñas fueron más afectadas por el viento (e. g., fueron desplazadas del sendero por el viento mientras forrajeaban), filmé los senderos a 2 m de la entrada al hormiguero y medí el tamaño de las hormigas que volvían y salían del nido. Para evitar distorsiones axiales, coloqué la regla paralela a la dirección de movimiento de las hormigas y filmé desde arriba y perpendicular al sendero (Video 2.2.1). En total, seleccioné azarosamente y medí 206 hormigas cargadas y 354 hormigas que salían del nido en cada condición de viento. Medí el tamaño corporal de las hormigas (desde la punta de la cabeza hasta la punta del gáster) con la ayuda de la regla y el software Kinovea 0.8.15 (<http://www.kinovea.org/en>).

El efecto del viento varía con el tamaño de las hormigas

Para determinar si las hormigas más grandes son menos afectadas por el viento que las más pequeñas, generé viento artificial con ventiladores de PC en 12 senderos de 12 colonias adultas (un sendero por colonia) cuando naturalmente no hubo viento (0 km/h). Los ventiladores fueron colocados a 5 cm del sendero de modo de generar viento perpendicular a la dirección del movimiento de las hormigas (Fig. S2.1.2). La máxima velocidad de viento que pudimos generar fue 4 km/h (velocidad comparable con la velocidad natural del viento al ras del suelo), a velocidades mayores las obreras se alejaban o pasaban por atrás de los ventiladores. En cada sendero, filmé 10 cm protegidos del viento generado por los ventiladores y 10 cm adyacentes expuestos al viento. El anemómetro en el sector del sendero no expuesto al viento artificial siempre registró 0 km/h. A partir de los videos medí la velocidad de las hormigas, el número de veces que cada hormiga fue desplazada al menos 1 cm de su trayectoria y el tiempo que las hormigas demoraron en pasar de una

condición no ventosa a una ventosa (tiempo de transición). El retraso en atravesar de un sector sin viento a uno con viento fue evidentemente generado por el viento (Video 2.2.1). Estas medidas las tomé tanto en el sector sin viento como en el sector con viento para hormigas cargadas grandes (5-7 mm de largo, $n = 51$) y pequeñas (2-4 mm de largo, $n = 36$). Solo muestreé hormigas grandes y pequeñas porque encontré un cambio en la distribución de los tamaños de hormigas: hormigas muy pequeñas (< 3.5 mm) estuvieron prácticamente ausentes en condiciones ventosas, mientras que hormigas muy grandes (> 6.5 mm) solo estuvieron presentes en condiciones ventosas (ver “Resultados”). Utilizando los extremos de la distribución de tamaños logré focalizarme en los tamaños de hormigas que fueron menos abundantes pero más importantes para probar nuestra hipótesis. Estimé la velocidad de las hormigas (cm/s) utilizando el tiempo que demoraron en atravesar 10 cm del sendero en cada uno de los sectores (con y sin viento artificial). La velocidad de las hormigas fue medida cuando no fueron desplazadas del sendero por el viento para discriminar el efecto del viento en una y otra variable. El tiempo de transición fue comparado con el tiempo que cada individuo demoró en atravesar una línea imaginaria entre dos condiciones no-ventosas. Además, con los videos estimé el área de las cargas que transportaban las hormigas debido a que el efecto del viento aumenta con la superficie de carga expuesta (Alma et al. 2016; Sección 2.1). Para esto medí el largo y ancho de las cargas con la ayuda de una regla y el software Kinovea 0.8.15 (<http://www.kinovea.org/en>). Con estos datos calculé la superficie de las cargas como $\text{largo} \times \text{ancho}$ o $\pi \times \text{radio}^2$ dependiendo de la forma.

Para calcular el error de las mediciones en las variables estimadas a partir de los videos, filmé y colecté 49 hormigas forrajeando con sus cargas en 12 nidos. Con los videos,

medí el largo corporal de las hormigas como expliqué anteriormente; y en el laboratorio medí la misma variable con un estereoscopio. Luego calculé el error de la medición como la diferencia entre la longitud medida con los videos y la longitud medida con el estereoscopio. La media (\pm EE) del error para el tamaño corporal fue 0.4 ± 0.05 mm, representado aproximadamente un 8%.

Para determinar cómo la asignación de obreras más grandes en condiciones ventosas reduce los efectos negativos del viento estimé la tasa de ingreso de recursos (TIR) por minuto considerando el flujo proporcional de hormigas pequeñas y grandes en condiciones con y sin viento, ambos con los efectos del viento sobre el movimiento de las hormigas. Esto me permitió estimar la TIR en una situación hipotética en la que las colonias son afectadas por el viento pero no responden colectivamente. Para esto utilicé la siguiente ecuación:

$$TIR = \frac{\text{tamaño de carga}_{\text{hormigas chicas}} \times \text{flujo proporcional}_{\text{hormigas chicas}}}{\text{longitud del sendero} / \text{velocidad}_{\text{hormigas chicas}}} + \frac{\text{tamaño de carga}_{\text{hormigas grandes}} \times \text{flujo proporcional}_{\text{hormigas grandes}}}{\text{longitud del sendero} / \text{velocidad}_{\text{hormigas grandes}}}$$

Estimé el flujo medio de hormigas por minuto, la longitud del sendero y la velocidad media de hormigas grandes y chicas en condiciones ventosas. Además, para estimar el flujo proporcional de hormigas grandes y chicas en condiciones ventosas y no ventosas estimé el porcentaje de hormigas grandes y chicas basado en la distribución de tamaño encontrada en ambas condiciones (Tabla 2.2.1).

Análisis estadístico

Para evaluar si las hormigas grandes tienen mayor probabilidad de forrajear en condiciones ventosas que en condiciones no ventosas utilicé una prueba de Kolmogorov-Smirnov que compara la distribución de tamaños de hormigas cargadas y que salen del nido en ambas condiciones de viento. Para evaluar si las hormigas más grandes fueron menos afectadas por el viento que las hormigas más chicas, calculé la diferencia de la velocidad, el número de desplazamientos y el tiempo de transición entre los sectores sin y con viento (diferencias más grandes representan un efecto del viento mayor) para cada hormiga. De esta forma, cada hormiga fue considerada como su propio testigo (antes/después). Estas variables respuestas fueron log-transformadas y analizadas utilizando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM). El tamaño de las hormigas fue considerado un factor fijo categórico (hormigas grandes y chicas, 5-7 y 2-4 mm, respectivamente), el tamaño de las cargas una co-variable y el nido un factor aleatorio. Probé si el factor aleatorio tuvo un efecto significativo utilizando una prueba de máxima verosimilitud con los p-valores corregidos para probar en las dos colas de la distribución (Zuur et al. 2009). Finalmente, utilicé una prueba *t* para evaluar diferencias en el tamaño de las cargas de las hormigas grandes y chicas utilizando los datos de 71 hormigas y cargas colectadas (el largo y ancho de las cargas fue medido con el estereoscopio). Los análisis estadísticos fueron realizados con RStudio (R Development Core Team 2010).

RESULTADOS

La distribución de tamaños estuvo sesgada hacia tamaños de hormigas más grandes en condiciones ventosas respecto a condiciones sin viento, tanto para las hormigas que salían como para las que volvían al nido (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, hormigas cargadas: D

= 0.4, $p < 0.001$, 4.2 ± 0.07 y 5.2 ± 0.06 mm; hormigas saliendo del nido: $D = 0.27$, $p < 0.001$, 4.2 ± 0.05 y 5.2 ± 0.06 mm; Fig. 2.2.1). Las hormigas muy pequeñas (< 3.5 mm) estuvieron prácticamente ausentes en condiciones ventosas y las hormigas muy grandes (> 6.5 mm) estuvieron solo presentes cuando hubo viento.

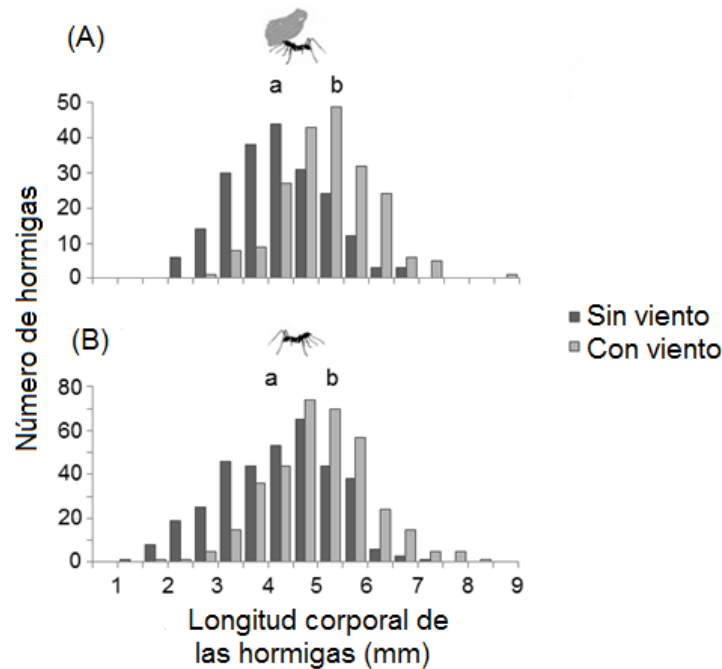


Figura 2.2.1. Distribución de la longitud corporal de las hormigas cargadas (A) y saliendo del nido (B) en condiciones sin y con viento (a: 0 km/h y b: 4-9 km/h). Letras distintas indican diferencias de distribución significativas (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, hormigas cargadas: $D = 0.4$, $p < 0.001$, 4.2 ± 0.07 y 5.2 ± 0.06 mm; hormigas saliendo del nido: $D = 0.27$, $p < 0.001$, 4.2 ± 0.05 y 5.2 ± 0.06 mm).

El efecto del viento en todas las variables respuesta medidas fue menor para las hormigas grandes que para las hormigas chicas (Tabla S2.2.2, Fig. 2.2.2). Mientras que el viento redujo un 43% la velocidad de las hormigas chicas, esta reducción fue del 21% para las hormigas grandes (media \pm EE, 0.53 ± 0.07 y 0.32 ± 0.12 cm/s, respectivamente; $F = 3.35$, $df = 73$, $p = 0.07$). El viento aumentó 1.2 ± 3.7 veces el número de desplazamientos

para las hormigas chicas pero solo 0.23 ± 0.01 veces para las hormigas grandes ($F = 9.97$, $df = 73$, $p = 0.002$). Por último, las hormigas más chicas tardaron 9.4 ± 3.47 s en atravesar un sector sin viento a uno con viento, mientras que las hormigas más grandes tardaron 1.7 ± 0.06 s ($F = 9.87$, $df = 73$, $p = 0.002$). En todos los modelos, el efecto del tamaño de las cargas que transportaban las hormigas fue no significativo (todos los $p > 0.12$, Tabla S2.2.2). Encontré diferencias en las variables mencionadas entre hormigas grandes y chicas a pesar de que las grandes transportaron cargas más grandes que las hormigas chicas (media \pm EE: 19 ± 2.1 vs. 11 ± 2.3 mm; $t = 2.24$, $df = 34.9$, $p = 0.03$).

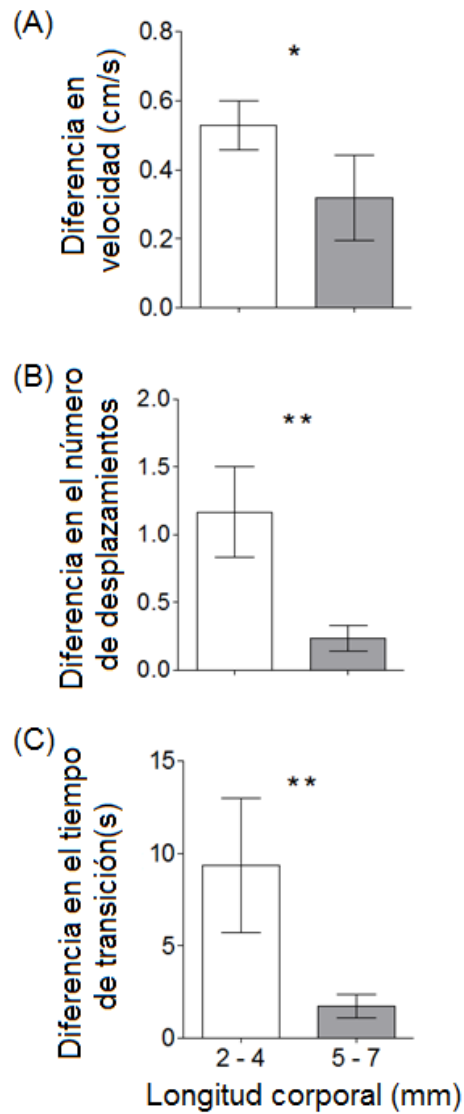


Figura 2.2.2. Diferencia (media \pm EE) en la velocidad (velocidad sin viento menos velocidad con viento; A), el número de desplazamientos (desplazamientos con viento menos desplazamientos sin viento; B) y el tiempo de transición (tiempo pasando de un sector sin viento a uno con viento menos el tiempo para atravesar dos sectores sin viento; C) de las hormigas chicas (2-4 mm, n = 36, barras blancas) y grandes (5-7 mm, n = 51, barras grises). Un asterisco indica p = 0.07, dos asteriscos indican p < 0.01 (ver tabla S2.2.2).

El aumento en la frecuencia de hormigas de mayor tamaño cuando hubo viento aumentó la tasa de ingreso de recursos (TIR) en un 32% comparado con mantener una frecuencia de tamaños similar a la encontrada cuando no hay viento (Tabla S2.2.1).

DISCUSIÓN

Una de las ventajas de los organismos que viven en grupo es que tienen la opción de resolver situaciones adversas de manera colectiva. En este trabajo, describí cómo las colonias de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* redujeron los problemas impuestos por el viento aumentando la frecuencia de actividad forrajera de la clase de obreras que mejor lidian con este factor ambiental. La distribución de tamaños de las hormigas cargadas y que salen del nido estuvo sesgada hacia hormigas de mayor tamaño en condiciones de viento, y las hormigas más grandes fueron menos afectadas por el viento que las hormigas más chicas respecto a su velocidad, frecuencia de desplazamientos y tiempo de transición. Estas diferencias no pueden explicarse meramente por alometría (i. e., patas más largas en hormigas más grandes; (Zollikofer 1994a, Kaspari & Weiser 1999, Farji-Brener et al. 2004) ya que en mi diseño experimental cada hormiga fue utilizada como su control. La frecuencia alta de hormigas más grandes en condiciones ventosas parece ser una respuesta a nivel colonia que reduce un 32% el efecto negativo del viento en el forrajeo.

Que tanto la distribución de tamaños de hormigas saliendo del nido como la de hormigas volviendo al nido fuera similar en condiciones ventosas sugiere que la presencia de una mayor cantidad de hormigas grandes volviendo no fue consecuencia de que las hormigas chicas fueran desplazadas de los senderos de forrajeo. El hecho de que en días ventosos salgan a forrajear una menor cantidad de hormigas chicas indica que algún tipo de comunicación sucede dentro del nido. Numerosos ejemplos evidencian la existencia de comunicación dentro del nido; por ejemplo, las hormigas cosechadoras de semillas regulan la activación de hormigas listas para salir a forrajear por medio de interacciones que

sucedan cerca de la entrada al nido (Pless et al. 2015) y en las hormigas cortadoras de hojas las hormigas “jardineras” que se encuentran dentro del nido informan a las forrajeadoras sobre la calidad del sustrato (North et al. 1999, Herz et al. 2008). Otro mecanismo que podría explicar los resultados es que las obreras censan el viento en los primeros centímetros de la entrada al hormiguero o se vean afectadas negativamente por el viento (en el caso de las obreras pequeñas), e individualmente decidan salir o no a forrajear. Para evaluar los posibles mecanismos que les permiten a las colonias modificar la frecuencia de tamaños de las obreras en situaciones ventosas se requieren estudios de laboratorio. La actividad de los fóridos parasitoides, la experiencia individual, el flujo de información, el manejo de los residuos y el tipo de recurso son conocidos por afectar la división de tareas en las hormigas (Orr 1992, Clark 2006, Evison & Ratnieks 2007, Ravary et al. 2007, Ballari et al. 2007, Burd & Howard 2008, Röschard & Roces 2011); sin embargo, este es el primer trabajo que muestra que un factor ambiental también puede afectar la división de tareas.

El retraso ocasionado por el viento en las obreras fue menor para las hormigas más grandes a pesar de que estas transportaron cargas más grandes que imponen mayor resistencia al viento (Alma et al. 2016; Sección 2.1) y reducen la estabilidad de las hormigas (Röschard and Roces 2002). Un mecanismo que podría explicar este resultado es que las hormigas más grandes comparado con las más chicas resisten fuerzas mayores debido a que tienen más fuerza de adhesión (Zollikofer 1994b, Labonte & Federle 2015). Entonces, cuando el viento sopla las hormigas más chicas paran y mantienen su patas en contacto con el suelo debido a su baja fuerza de adhesión (“reflejo congelado”, en inglés *freezing reflex*; Federle et al. 2000, ver Video S2.2.1). Respuestas de este tipo pueden

ayudar a explicar por qué bajo condiciones de viento las hormigas más chicas transportan sus recursos más lentamente que las más grandes.

En la sección anterior determiné que las hormigas cortadoras de hojas pueden disminuir los efectos del viento individualmente mediante la selección de cargas que reduzcan la interceptación del viento (e. g., cargas más chicas). Con este trabajo, documenté que las hormigas también pueden mitigar los efectos negativos del viento incrementando el número de obreras que mejor lidian con este factor (i e., hormigas más grandes). Además, esta respuesta colectiva podría compensar la reducción en el tamaño de las cargas (respuesta individual al viento) considerando que las hormigas más grandes resisten mejor los efectos del viento y transportan cargas de mayor tamaño que las más chicas. Los resultados de este trabajo ilustran cómo los organismos sociales pueden colectivamente mitigar los efectos negativos de un factor ambiental, resaltando una las ventajas más importantes de la vida en grupo.

UNA BRISA DE AIRE FRESCO EN LA TEORÍA DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO: LA IMPORTANCIA DEL VIENTO PARA LA SELECCIÓN DE CARGAS EN UN FORRAJEADOR DE LUGAR CENTRAL³

RESUMEN

El tamaño del recurso que naturalmente transportan los forrajeadores de lugar central a menudo no coincide con la teoría de forrajeo clásica. Tradicionalmente, las limitaciones bióticas, como el riesgo de depredación y la competencia, se han propuesto como los factores que explican esta discrepancia, dejando de lado el posible rol de los factores abióticos. En este trabajo documento cómo el viento afecta el tamaño de las cargas de un forrajeador de lugar central (las hormigas cortadoras de hojas) a través de un modelo matemático que incluye todas las etapas del forrajeo. El modelo mostró que cuando la velocidad del viento al ras de suelo aumenta de 0 a 2 km/h, el tamaño de las cargas disminuye de 91 a 30 mm², predicción que coincide con los datos empíricos extraídos de zonas ventosas; lo que resalta la importancia de los factores abióticos para predecir el comportamiento de forrajeo. Además, el viento redujo el rango de selección de cargas que las obreras deberían seleccionar para mantener constante la tasa de ingreso de recursos y disminuyó la tasa de forrajeo un ~ 70% cuando la velocidad del viento aumentó 1 km/h. Estos resultados sugieren que el viento reduce la adecuación de las colonias y puede limitar

³ Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2017. Breath of fresh air in the foraging theory: the importance of wind for food size selection in a central place forager. *The American Naturalist* 180: 1–10.

la distribución geográfica de las hormigas cortadoras de hojas. El modelo desarrollado ofrece una explicación complementaria de por qué el tamaño de las cargas de los forrajeadores de lugar central pueden no ajustarse a las predicciones teóricas y podría servir como base para estudiar los efectos de otros factores abióticos que afectan el forrajeo.

PALABRAS CLAVE: acumulación de recursos, factores ambientales, modelo matemático, tasa de forrajeo

INTRODUCCIÓN

La teoría del forrajeo óptimo establece que los organismos maximizan la tasa de entrada de alimento o la eficiencia energética de transporte (i. e., la masa o energía por unidad de tiempo o la ganancia energética por unidad de energía invertida, respectivamente) en función de los costos de viaje, manipulación y descubrimiento, entre otros. Una extensión de esta teoría, la teoría de forrajeo de lugar central (TFLC, o *central place foraging* en inglés), considera a los animales que forrajean en un parche y luego transportan los recursos a un lugar en particular (Orians & Pearson 1979). La teoría clásica predice la relación entre el tamaño del recurso y la distancia de transporte para una variedad de taxa como las hormigas, paseriformes, colibríes, aves marinas, roedores y humanos (Jenkins 1980, Andersson 1981, Bryant & Turner 1982, Tamm 1989, Holway & Case 2000, McAleer & Giraldeau 2006, Houston 2011, Patrick et al. 2014, Wakefield et al. 2014). A pesar de que la TFLC ha sido una de las bases de la ecología del comportamiento, muchos factores ecológicos y ambientales que afectan el forrajeo han sido omitidos (Rozen-Rechels et al. 2015).

Trabajos recientes han intentado resolver algunas de las discrepancias entre los datos empíricos y las predicciones teóricas sobre el tamaño óptimo de los recursos al incluir limitantes bióticas del forrajeo. Por ejemplo, Olsson et al. (2008) amplió la TFLC clásica al considerar que el riesgo de depredación puede aumentar con la distancia entre el parche de recursos y el nido o refugio. Otros trabajos han demostrado cómo la competencia, los costos de oportunidad y el forrajeo grupal pueden afectar la selección de los recursos (Shrader et al. 2012, Rozen-Rechels et al. 2015). Sin embargo, los estudios sobre los efectos de factores abióticos sobre la selección de las cargas son escasos y se limitan a

evaluaciones sobre cómo estos factores afectan el movimiento de los organismos (e. g., Bart and Summerlin, 2007; Wakefield et al., 2009; Weimerskirch et al., 2012).

Las hormigas cortadoras de hojas constituyen un buen modelo para estudiar los efectos de los factores ambientales sobre la selección de los recursos. Estas hormigas son forrajeadoras de lugar central, conspicuas y fáciles de manipular (Burd & Howard 2005a, 2005b). Las hormigas cortadoras de hojas cortan material vegetal (e. g., hojas, flores, frutos), lo transportan hasta el nido a través de un sistema de senderos libres de hojarasca, y cultivan un hongo simbiote con el cual alimentan a sus larvas (Hölldobler & Wilson 1990). Además son particularmente interesantes debido a que suelen transportar cargas de menor tamaño al esperado según la TFLC (Kacelnik 1993, Burd 1996, 2000, 2001, Burd & Howard 2005a).

Se han propuesto diferentes hipótesis para explicar por qué las hormigas cortadoras de hojas acarrean fragmentos vegetales más pequeños que lo propuesto por la TFLC. Primero, transportar fragmentos más pequeños agiliza la transferencia de información y permite reclutar más obreras (Roces 1994, Bollazzi & Roces 2011). Segundo, las obreras con fragmentos muy grandes reducen la velocidad de transporte de conspecíficas lo que genera embotellamientos (Farji-Brener et al. 2011). Tercero, el transporte de cargas de menor tamaño reduce el tiempo de procesamiento dentro del nido y facilita su transferencia entre las distintas cámaras del nido (Burd & Howard 2005b). Cuarto, transportar cargas más pequeñas ayuda a evitar los obstáculos en el sendero de forrajeo (Lewis et al. 2008, Norton et al. 2013). Además de estos factores, factores abióticos podrían explicar el comportamiento de forrajeo de estas hormigas.

Un factor ambiental que podría explicar el tamaño pequeño de las cargas que transportan las hormigas cortadoras es el viento. Las ráfagas de viento provocan que las obreras con grandes cargas se muevan más despacio, se detengan o incluso se desplacen fuera de los senderos de forrajeo (Rudolph and Loudon 1986, Anderson and Jadin 2001). Por ejemplo, en condiciones de viento la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* disminuye su velocidad un 78% y la proporción de hormigas desplazadas de los senderos de forrajeo es un 93% mayor que en condiciones no ventosas (Alma et al. 2016a; Sección 2.1). Estos efectos negativos del viento dependen de las características de las cargas que transportan las obreras: a mayor área, masa y/o mientras más cuadradas las cargas mayor es la reducción en la velocidad de las hormigas (Alma et al. 2016a; Sección 2.1). Por lo tanto, la relación entre las características de las cargas y el efecto negativo del viento podría explicar el tamaño sub-óptimo de las cargas.

Si bien los efectos del viento sobre la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras ha sido estudiado empíricamente (Alma et al. 2016a; Alma et al. 2016b; Secciones 2.1 y 2.2), es necesario un marco teórico analítico para entender por completo y estimar el efecto del viento sobre el comportamiento de forrajeo de las hormigas cortadoras. En este trabajo: (1) determiné si el tamaño de las cargas que seleccionan las obreras en la naturaleza coincide con el predicho por la teoría del forrajeo óptimo incorporando los efectos del viento, y (2) cuantifiqué el efecto del viento en la tasa de forrajeo de manera integral considerando los procesos que suceden externa e internamente. Desarrollé un modelo matemático basado en el de Burd & Howard (2005a), porque los modelos permiten evaluar la importancia relativa de diferentes factores y predecir el comportamiento de un sistema de manera integral. De esta forma, logré unificar la TFLC, el comportamiento

individual de las hormigas, el efecto del viento y las tareas internas del nido que determinan el tamaño de las cargas.

METODOLOGÍA

Realicé los muestreos en las estaciones de primavera y verano, entre los años 2013 y 2015 en El Chocón, Provincia de Neuquén ($39^{\circ}16'S$ y $68^{\circ}47'O$) y en Dina Huapi, Provincia de Río Negro ($41^{\circ}04'S$ y $71^{\circ}09'O$).

Modelo

Para determinar el área de carga que maximiza el forrajeo y cuantificar el efecto global del viento sobre el forrajeo de las hormigas cortadoras construí un modelo matemático basado en el trabajo de Burd & Howard (2005a). Las hormigas cortadoras de hojas obtienen su alimento luego de que un hongo procesa el material vegetal colectado por las obreras; por lo tanto, el forrajeo incluye el transporte del material vegetal al nido, su transferencia entre las cámaras con hongo y su procesamiento para convertirlo en el sustrato del hongo e implantarlo en sus hifas. Entonces, mi modelo incluye tanto las tareas que suceden fuera del nido como las que suceden dentro del mismo (i. e., el transporte de material vegetal y la transferencias y procesamiento, respectivamente), así como también el efecto del viento sobre estas tareas (Fig. 2.3.1).

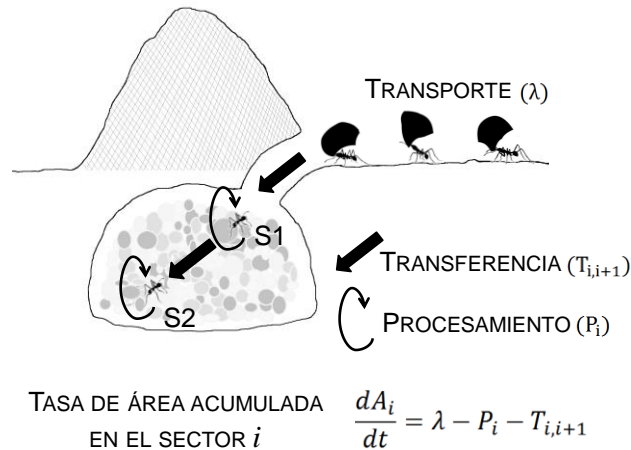


Figura 2.3.1. Diagrama de flujo de las tareas que componen el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Fuera del nido las obreras transportan los fragmentos de material vegetal que luego transfieren a las obreras dentro del nido, para que las mismas lo procesen y lo transfieran a otros sectores de la cámara con hongo. Las tres tareas fueron consideradas y modeladas matemáticamente. En el diagrama se grafica una cámara con 2 sectores indicadas como S1 y S2.

La hormiga cortadora estudiada posee una única cámara de ~ 30 cm de diámetro (Bollazzi et al. 2008). Consideré que el material vegetal ingresa por una única entrada y que la cámara está dividida en 2, 3 o 4 sectores conectados en secuencia (Fig. 2.3.1). Usé diferentes números de sectores debido a que no existen estudios previos sobre cómo *Acromyrmex lobicornis* transfiere el material vegetal dentro del nido. Debido a que colonias de laboratorio de *Atta colombica* cuyas cámaras tienen 12-17 cm de diámetro pueden acomodar hasta 5000 mm² de material vegetal (Burd & Howard 2005a, 2005b) consideré que cada sector tiene una capacidad de 5000 mm² para el caso del nido constituido por 2 o 3 sectores y de 2500 mm² para el nido con 4 sectores. Además, asumí que las colonias cuentan con la cantidad de obreras necesarias para procesar el material vegetal que llega al nido (Burd & Howard 2005a).

Para explicar cómo modelé el forrajeo de las hormigas cortadoras dividí esta sección en 3 sub-secciones: (1) *Modelo completo*, donde explico las tareas incluidas en el modelo y las unidades utilizadas; (2) *Tasa de transporte de recursos*, donde explico la tarea del forrajeo que sucede fuera del nido, las variables que incluye y cómo el viento afecta esas variables; (3) *Tasas de procesamiento y transferencia*, donde explico las tareas del forrajeo que suceden dentro del nido. En cada sección comienzo explicando la biología y luego las expresiones matemáticas que representan cada tarea.

Modelo completo

Cuantifiqué el forrajeo de las hormigas cortadoras como la cantidad de material vegetal (área foliar) que se acumula en cada sector de la cámara por unidad de tiempo (tasa de área foliar acumulada). Esta tasa depende de cuántos recursos llegan, se procesan y se transfieren al sector siguiente por unidad de tiempo (Fig. 2.3.1). Matemáticamente, la tasa de área foliar acumulada en un sector (dA_i/dt , donde A_i es la cantidad total de área foliar en el sector i en un instante t) es igual a la cantidad de recursos que llega a ese sector por unidad de tiempo o tasa de transporte (λ), menos la cantidad de recursos que se procesan por unidad de tiempo o tasa de procesamiento (P_i), menos la cantidad de recursos que se transfieren al sector siguiente por unidad de tiempo o tasa de transferencia ($T_{i,i+1}$):

$$\frac{dA_i}{dt} = \lambda - P_i - T_{i,i+1} \quad (1)$$

Tasa de transporte de recursos

La tasa de transporte de recursos depende del tamaño de las cargas que transporta cada obrera, el tiempo que demoran en llegar al nido y la cantidad de hormigas forrajeando. El

tiempo que demora una hormiga en llegar al nido depende de su velocidad y de la distancia entre el nido y el recurso. Además, la velocidad de una hormiga depende del tamaño de su carga, hormigas con cargas más grandes se mueven más lento que hormigas con cargas más chicas (Rudolph & Loudon 1986, Burd 2001). Si bien hormigas más grandes se desplazan más rápido que hormigas más chicas, solo incluí hormigas de entre 4-5 mm (desde la punta de la cabeza hasta la punta del gáster), el tamaño de obrera más común en *A. lobicornis* (Alma et al. 2016b; Sección 2.2). Por último, la tasa de transporte de recursos depende de cuántos recursos se hayan acumulado en el nido (control por retroalimentación negativa; Burd and Howard 2005b).

Matemáticamente, la tasa de transporte de recursos (λ) es igual al número de obreras forrajeando (N) multiplicado por el área de carga que transporta cada obrera (a) dividido por el tiempo que demoran en ir y volver del nido al recurso (t_f); todo esto menos un término que representa el control por retroalimentación negativa, la cantidad de material vegetal acumulado ($\sum A_i$) multiplicado por una constante (k_d) que especifica en cómo la cantidad de material acumulado disminuye lo que ingresa al nido:

$$\lambda = \frac{N * a}{t_f} - k_d * \sum A_i \quad (2)$$

Utilicé el valor de k_d que predijo mejor el tamaño de carga seleccionado por *Atta colombica* (Tabla 2.3.1, Burd & Howard 2005a).

Tabla 2.3.1. Valores de parámetros utilizados en el modelo de forrajeo completo (i .e., incluyendo las tareas internas y externas del forrajeo) para un nido de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis*, con una cámara de 30 cm de diámetro dividida en 2 sectores conectados lineal y secuencialmente.

Símbolo	Significado	Origen	Valor y unidad
d	Distancia entre el nido y el recurso	Muestreo	10200 mm
v_o	Velocidad de las hormigas descargadas saliendo del nido	Muestreo	25.4 mm/s
v_i	Velocidad de las hormigas descargadas llegando al nido	Muestreo	17.2 mm/s
f	Efecto del viento en v_o	Muestreo	0.005
h	Efecto del viento en v_i	Muestreo	0.0007
k_v	Cada mm^2 de carga reduce la velocidad de las hormigas por k_v mm/s	Muestreo	0.11
g	Aumento del efecto del área de las cargas por cada $\text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$ de viento adicional	Muestreo	0.0004
k_d	Cada mm^2 reduce la tasa de entrada de recursos por $k_d \text{mm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$	Burd & Howard (2005b)	0.0005
k_t	Constante en la ecuación (7)	Burd & Howard (2005a)	0.2
A_0	Valor estándar de diferencia entre A_i y A_{i+1}	Burd & Howard (2005b)	3000mm^2

C	Capacidad de un sector de la cámara	Burd & Howard (2005a)	5000 mm ²
---	-------------------------------------	--------------------------	----------------------

El tiempo que una obrera demora en ir y volver del nido al recurso es igual a la distancia (d) del nido al recurso dividido la velocidad de las hormigas que salen del nido (v_0), más la distancia desde recurso al nido dividido la velocidad de las hormigas cargadas (v_c ; $t_f = \frac{d}{v_0} + \frac{d}{v_c}$). Como la velocidad de las hormigas cargadas depende del tamaño de las cargas según: $v_c = v_0 - k_v * a$; donde k_v es una constante que especifica el efecto del área de la carga sobre la velocidad (Rudolph & Loudon 1986, Roces & Núñez 1993, Burd 1996, 2001), la tasa de entrada de recursos es igual a

$$\lambda = \frac{N * a}{d/v_0 + d/v_0 - k_v * a} - k_d * \sum A_i \quad (3)$$

Para estimar la distancia (d) entre el nido y el recurso, medí la longitud total de los senderos de forrajeo de 39 nidos localizados en El Chocón durante los periodos de mayor actividad de *A. lobicornis*. Utilicé la mediana como valor estimado de este parámetro debido a que no se ajustó a una distribución normal (Tabla 2.3.1).

Considerando que (a) la tasa de transporte de recursos depende del número de obreras que forrajean y de la velocidad de transporte de las hormigas, (b) ambas variables son afectadas negativamente por el viento (Alma et al. 2016a; Sección 2.1), y (c) mi objetivo fue cuantificar el efecto global del viento sobre el forrajeo de las hormigas

cortadoras, estudié empíricamente los efectos del viento. Para determinar cómo el viento afecta el número de obreras activas, seleccioné 43 nidos de tamaño similar (media \pm EE, diámetro: 61 ± 19 cm, altura: 24 ± 7 cm) y medí el flujo de obreras cargadas y descargadas durante 1 min en todos los senderos de forrajeo de cada nido, en condiciones con y sin viento (9.5 o 0 km/h). Para estimar la población de obreras activas en un segundo por nido multipliqué el flujo de hormigas por la longitud y el número de senderos y lo dividí por el ancho del sendero debido a que el flujo de hormigas fue medido como el número hormigas que cruzaron una línea imaginaria del sendero durante 1 min:

$$N = \frac{\text{flujo de hormigas} * \text{longitud del sendero} * \text{número de senderos}}{60 \text{ s} * \text{ancho del sendero}} \quad (4)$$

Para estimar la longitud, el ancho y el número de senderos utilicé la mediana de los nidos estudiados debido a que los datos no siguieron una distribución normal. Analicé en efecto del viento sobre N utilizando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) donde la variable respuesta fue el número de obreras activas con distribución binomial negativa, el factor fijo fue la velocidad del viento y el factor aleatorio el nido (por nido tuve más de una estimación según el sendero y la condición de viento). Debido a que la función de enlace que utilicé fue logarítmica, retro-transformé la ecuación con una exponencial. La relación entre el número de obreras activas y la velocidad del viento fue descrita por $N = e^{(5.78 - 0.0004 * v_{\text{viento}})}$ (la unidad de la velocidad del viento fue mm/s; efecto del factor fijo: $\chi^2 = 13.92$, $p = 0.0002$, Tabla S2.3.1).

Para determinar cómo el viento afecta la velocidad de las hormigas descargadas filmé un sendero de forrajeo por nido en 25 nidos localizados en El Chocón bajo diferentes condiciones de viento (0 a 7.5 km/h) durante 150 segundos. En cada video seleccioné entre

3 y 10 hormigas de tamaño similar (4-5 mm de largo) saliendo del nido y estimé su velocidad de transporte. Para esto, medí el tiempo que cada hormiga demoró en atravesar 10 cm del sendero. Además, durante el tiempo que duró cada filmación tomé datos de la velocidad del viento con un anemómetro digital (Lutron LM-81AM, rango: 0.4 a 30 m/s, resolución: 0.1 m/s). Para determinar cómo la velocidad de las hormigas descargadas disminuye con el viento utilicé un GLMM donde la variable respuesta fue la velocidad de las hormigas descargadas con distribución normal, el factor fijo fue la velocidad del viento y el factor aleatorio el nido (por nido tuve más de una hormiga y en diferentes condiciones de viento). La relación entre la velocidad de las hormigas descargadas y la velocidad del viento fue descrita por $v_{\text{descargadas}} = 25.4 - 0.005 * v_{\text{viento}}$ (las unidades de velocidad fueron mm/s; efecto del factor fijo: $\chi^2 = 18.8$, $p < 0.0001$, Tabla S2.3.1).

Para determinar el efecto del viento sobre la velocidad de las hormigas cargadas, generé viento con ventiladores de PC en 13 senderos de forrajeo de 13 nidos (un sendero por nido) en días sin viento (0 km/h). Los ventiladores fueron colocados a 5 cm del sendero de forrajeo para generar viento perpendicular a la dirección de movimiento de las hormigas. Para cada sendero, filmé una sección de 10 cm expuesta al viento y otra de igual tamaño no expuesta. La velocidad máxima del viento a la cual las hormigas siguieron forrajeando fue de 4 km/h (velocidad comparable con la del viento natural al ras del suelo); a velocidades de viento mayores las hormigas se alejaron o pasaron detrás de los ventiladores. El anemómetro en las secciones de sendero sin ventilador registró 0 km/h. De estos videos, seleccioné entre 2 y 9 hormigas de tamaño similar (4-5 mm de largo) y para estimar su velocidad medí el tiempo que cada hormiga demoró en atravesar 10 cm del sendero. Además, capturé las 73 hormigas seleccionadas junto con sus cargas y en el laboratorio

pesé las cargas. Con estos datos, estimé el efecto del peso de las cargas sobre la velocidad de las hormigas en condiciones sin y con viento. Para esto utilicé un GLMM, donde la variable respuesta fue la velocidad de las hormigas con distribución normal, el factor fijo fue el peso de las cargas y el factor aleatorio el nido (por nido tuvimos más de una hormiga y en diferentes condiciones de viento; Tabla S2.3.2). Con estos datos estimé el efecto de la masa de las cargas sobre la velocidad de las hormigas sin y con viento y con estos resultados (ver Tabla S2.3.2) calculé la tasa de transporte de recursos como:

$$\lambda = \frac{e^{(5.78 - 0.0004 * v_{viento}) * a}}{d / (25.4 - 0.005 * v_{viento}) + d / ((17.2 - 0.0007 * v_{viento}) - (0.11 + 0.0004 * v_v) * a)} - k_d * \sum A_i \quad (5)$$

Tasa de procesamiento y transferencia

Considerando que los procesos internos (i. e., el procesamiento y la transferencia del material vegetal) podrían explicar por qué las hormigas cortadoras transportan fragmentos de material vegetal pequeños (Burd & Howard 2005a, 2005b) y porque desconocía si el efecto del viento era mayor o menor al efecto de estos procesos, incluí estas tareas en el modelo. Como estas tareas ya han sido modeladas y estudiadas empíricamente y el viento no las afecta de manera directa (ocurren dentro del hormiguero), consideré los mismos parámetros y ecuaciones utilizados por Burd & Howard (2005a, b; Tabla 2.3.1). Ellos midieron el tiempo necesario para procesar fragmentos de diferentes tamaños desde que son recibidos en la cámara hasta que son implantados en las hifas. Los investigadores encontraron que la tasa media de procesamiento para un fragmento de área a es igual a

$p = \frac{a^{0.68}}{1088 \text{ mm}^2/\text{s}}$. Considerando que el número efectivo de fragmentos en una cámara es igual

a la cantidad de área acumulada dividida el área de esos fragmentos $\frac{A_i}{a}$, y que cada fragmento

es procesado a una tasa p , entonces la tasa de procesamiento total es $P = p * \frac{A_i}{a}$. Además,

como las colonias tienen una capacidad de material máxima que pueden procesar en un tiempo dado (C), la tasa de procesamiento es igual a

$$P_i = p * \frac{A_i}{a} \text{ si } A_i < C; \text{ o } P_i = p * \frac{C}{a} \text{ si } A_i \geq C \quad (6)$$

En cuanto a la tasa de transferencia entre los sectores de la cámara con hongo, Burd & Howard (2005b) determinaron por análisis de regresión que la transferencia de un sector al siguiente es descrita por la función $T = a * k_T * e^{-0.017*a}$, donde el parámetro k_T representa el tamaño de la colonia y el estado nutricional, entre otras condiciones (utilicé el mismo valor que Burd & Howard 2005a, Tabla 2.3.1). Además, los investigadores asumieron que las obreras están menos motivadas a transferir mientras menor sea la diferencia en la cantidad de material acumulado entre un sector y el siguiente; y escalaron esta diferencia $A_i - A_{i+1}$ a un estándar A_0 (el valor utilizado de referencia fue de 3000 mm^2 , Tabla 2.3.1). De esta forma, la tasa de transferencia de un sector de la cámara al siguiente (de i a la $i+1$), $T_{i,i+1}$ es igual a

$$T_{i,i+1} = \frac{A_i - A_{i+1}}{A_0} * a * k_T * e^{-0.017*a} \text{ si } A_i > A_{i+1}; \text{ de lo contrario } T_{i,i+1} = 0 \quad (7)$$

Solución del modelo

Una vez construido el modelo con las tres tareas del forrajeo, i. e., el transporte, el procesamiento y la transferencia de material vegetal, y el efecto del viento sobre el

transporte de los recursos, utilicé el método de Runge-Kutta (implementando el paquete deSolve en R 3.0.3) para obtener las soluciones numéricas del modelo simulado durante 24 hs de actividad. La cosecha de material vegetal y su procesamiento demoraron 12 hs, seguidos de 12 hs de solo procesamiento y transferencia. Esto representa un día típico de actividad para *A. lobicornis* (AM Alma, observación personal). Todos los valores de A_i comenzaron en 0, y fueron actualizados cada 10 segundos. La tasa de área foliar acumulada para el sistema fue calculada como la cantidad de área foliar acumulada en el nido durante las 12 hs de cosecha de material vegetal.

Para determinar el área de las cargas que maximiza el forrajeo en condiciones con y sin viento, corrí el modelo con velocidades de viento iguales a 0, 2 y 4 km/h, que representan las velocidades medias del viento (2 km/h) y de las ráfagas (4 km/h), para un rango de tamaño de carga de 2 a 160 mm² hasta que la tasa de acumulación de recursos fue igual a cero. Además, para determinar si las predicciones del modelo eran comprables al comportamiento real de las hormigas, analicé el tamaño de las cargas que transporta *A. lobicornis* naturalmente. Para esto, seleccioné en Dina Huapi 10 nidos y capturé 30 hormigas de 4-5 mm de largo con sus cargas durante un día ventoso (de 6 a 43 km/h, velocidad medida a 1.5 m sobre el nivel del suelo). En el laboratorio, fotografié las cargas en un estereoscopio y luego con el software ImageJ ® estimé el área de cada carga.

Para cuantificar el efecto del viento sobre el forrajeo, corrí el modelo para diferentes velocidades de viento (de 0 a 9 km/h) considerando que (1) las obreras transportan el mismo tamaño de carga en diferentes condiciones de viento (i. e., ellas no ajustan el tamaño de sus cargas a la condición de viento), o (2) las obreras ajustan el tamaño de sus cargas para maximizar el forrajeo y minimizar el efecto negativo del viento (Alma et al. 2016a;

Sección 2.1). Para el primer escenario utilicé la mediana del tamaño de carga que las obreras transportan naturalmente y el tamaño de carga óptimo predicho por el modelo en condiciones sin viento; mientras que para el segundo escenario, utilicé los tamaños de cargas que maximizan la tasa de forrajeo según el modelo para vientos de 0, 1, 2, 3 y 4 km/h (para los scripts del modelo ver Apéndice A).

RESULTADOS

Tamaño de carga óptimo

Según el modelo, el tamaño de carga que maximizó la tasa relativa de acumulación de área foliar fue de 91, 30 y 17.5 mm² para velocidades de viento de 0, 2 y 4 km/h, respectivamente (Fig. 2.3.2). Además, encontré que el viento redujo el rango de tamaños de las cargas que las obreras pueden seleccionar para mantener una tasa de acumulación de recursos similar (Fig. 2.3.2). Por ejemplo, en condiciones sin viento las obreras pudieron transportar cargas de entre 60 y 120 mm² y mantener la tasa de forrajeo relativa alrededor de 0.8; mientras que cuando el viento fue de 2 km/h las obreras pudieron mantener la misma tasa relativa transportando cargas solo de entre 20 y 40 mm².

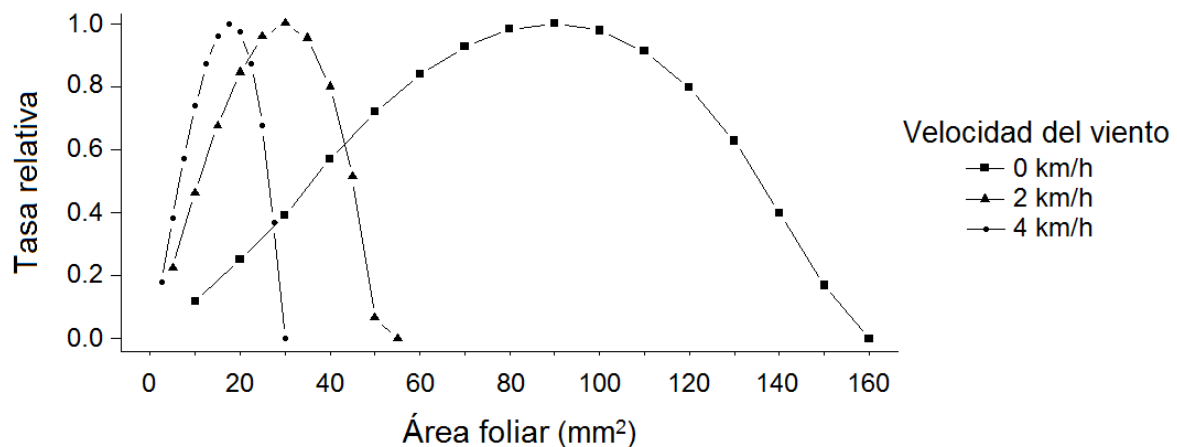


Figura 2.3.2. Relación entre el área foliar y la tasa de área foliar relativa (tasa de acumulación total dividida por el máximo en cada condición) para un nido constituido por una cámara de 30 cm de

diámetro dividida en 2 sectores conectados lineal y secuencialmente durante 12 hs de cosecha. Los símbolos representan diferentes velocidades de viento (0, 2 y 4 km/h). Los valores de parámetros utilizados están detallados en la Tabla 1. Encontré el mismo comportamiento para nidos con una cámara dividida en 3 y 4 sectores.

En condiciones naturales de viento (~ 2-4 km/h), las obreras de 4-5 mm de largo transportaron cargas de $40 \pm 1.54 \text{ mm}^2$ de área (media \pm EE), con una mediana de 34 mm^2 , es decir, transportaron cargas cuyo tamaño es similar al predicho por el modelo ($30 - 17.5 \text{ mm}^2$ para vientos de 2 – 4 km/h; Fig. 2.3.3).

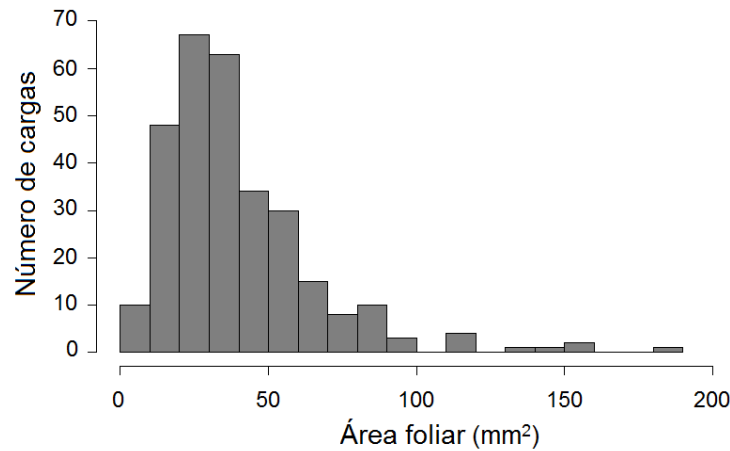


Figura 2.3.3. Histograma del tamaño de las cargas que transportan las obreras de 4-5 mm de largo en el campo en condiciones ventosas ~ 2-4 km/h (media \pm EE: $40 \pm 1.54 \text{ mm}^2$; mediana: 34 mm^2).

Efecto del viento sobre la tasa de forrajeo

El viento afectó negativamente la cantidad de área foliar acumulada en nidos constituidos por una única cámara dividida en 2, 3 y 4 sectores tanto cuando las obreras ajustaron como cuando no ajustaron el tamaño de sus cargas a las condiciones de viento (Fig. 2.3.4). Por ejemplo, los nidos con 2 sectores cuyas obreras ajustaron el tamaño de sus cargas al viento de 1 o 2 km/h acumularon un ~ 68 y ~ 82% menos, respectivamente, que en condiciones sin

viento. Además, el efecto negativo del viento fue mayor para los nidos con una mayor cantidad de sectores. Por ejemplo, los nidos con 2 sectores acumularon un ~ 68% menos cuando el viento aumentó de 0 a 12 km/h, mientras que los nidos con 4 sectores un ~ 74% menos.

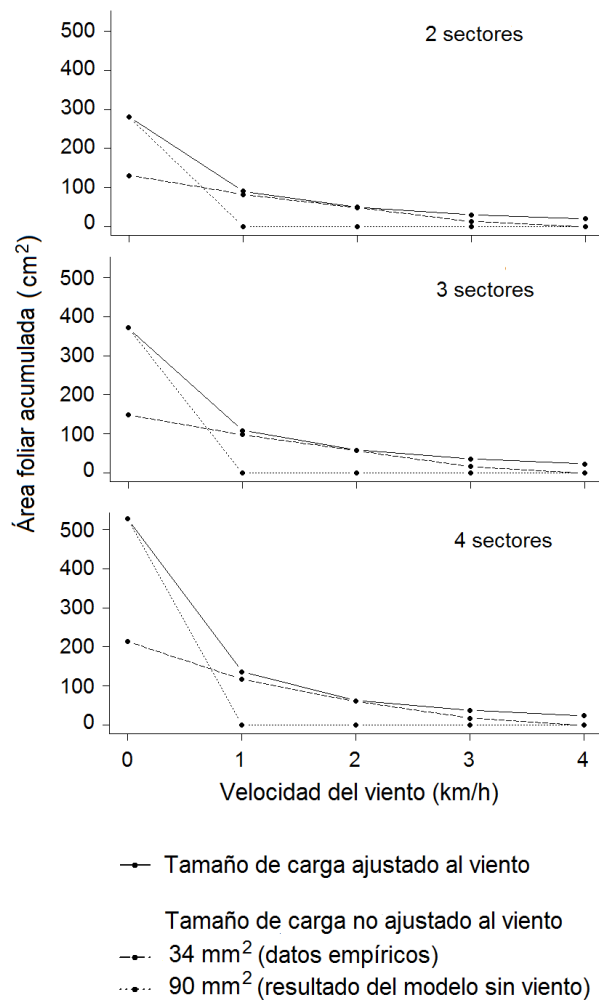


Figura 2.3.4. Relación entre la velocidad del viento y la cantidad de área foliar acumulada para un nido de una cámara de 30 cm de diámetro dividida en 2, 3 y 4 sectores conectados lineal y secuencialmente durante 12 hs de cosecha. La línea sólida representa el escenario donde las obreras ajustaron el tamaño de sus cargas a las condiciones de viento (el modelo fue corrido con tamaños de carga de 90, 45, 30, 22.5 y 17.5 mm² para vientos de 0, 1, 2, 3 y 4 km/h, respectivamente); mientras que las líneas discontinua y punteada representan los escenarios donde las obreras transportaron el mismo tamaño de carga para las diferentes condiciones de viento (34 y 90 mm², respectivamente). Los valores de parámetros utilizados están en la Tabla 2.3.1.

Encontré que cuando las obreras ajustaron sus cargas, las colonias acumularon una mayor cantidad de recursos que cuando las obreras no ajustaron sus cargas (Fig. 2.3.4). En condiciones sin viento, este comportamiento de ajuste aumentó la cantidad de área foliar acumulada un 115% comparado con el escenario en el que las obreras transportaron cargas de 34 mm^2 (tamaño de carga empírico, ver Fig. 2.3.3), mientras que en condiciones ventosas el incremento fue de ~ 10 , 3 y 121% para vientos de 1 , 2 y 3 km/h , respectivamente. Incluso cuando el viento fue de 4 km/h , transportar cargas de 34 mm^2 impidió a las colonias acumular recursos debido a las restricciones ocasionadas por el viento sobre el movimiento de las obreras (Fig. 2.3.4). En el escenario donde las obreras transportaron cargas de 90 mm^2 (tamaño de carga del modelo sin viento, ver Fig. 2.3.2), la tasa de forrajeo disminuyó a cero cuando el viento alcanzó 1 km/h .

DISCUSIÓN

En este trabajo desarrollé un modelo matemático que me permitió ampliar la teoría clásica del forrajeo de lugar central incluyendo el efecto de un factor ambiental, el viento. En particular, evalué el tamaño de carga que maximiza el forrajeo en condiciones con y sin viento considerando las tres tareas que incluye el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas; el transporte del material vegetal, su procesamiento y su transferencia dentro del nido, así como también el efecto del viento. Encontré que con vientos de 2 y 4 km/h el tamaño de carga que maximiza el forrajeo se reduce en un 67 y 81% , respectivamente. Además, las predicciones del modelo sobre el área de carga óptima coinciden con lo observado en la naturaleza. Este modelo me permitió cuantificar el efecto del viento de una manera integrada al considerar todas las tareas del forrajeo y medir las ventajas de una estrategia individual utilizada por las hormigas cortadoras para mitigar el efecto negativo

del viento (i .e., la selección de determinados tamaños de cargas; Alma et al. 2016a; Sección 2.1).

Los valores de carga predichos por el modelo y los encontrados en el campo fueron similares (30 mm^2 según el modelo y $34 \pm 1.54 \text{ mm}^2$ según el estudio de campo, mediana \pm EE). Esto sugiere que el modelo y los valores de parámetros utilizados son una buena aproximación del forrajeo natural de las hormigas cortadoras y que las tareas de procesamiento y transferencia en *Acromyrmex* son similares a las descritas en *Atta*, considerando que utilicé los mismos parámetros derivados directamente de los estudios con *Atta* (Burd and Howard 2005a, 2005b). Además, cuando las obreras transportaron cargas de 34 mm^2 , velocidades de viento mayores a 4 km/h redujeron la tasa de acumulación de recursos por completo. Esto concuerda con estudios de campo previos (Alma et al. 2016a; Alma et al. 2016b; Secciones 2.1 y 2.2), donde observé que vientos perpendiculares a la dirección de movimiento de las obreras mayores a 4 km/h provocaron que las obreras caminaran más lejos o pasaran por detrás de los ventiladores utilizados para generar viento. Sin embargo, el modelo también posee algunas limitaciones.

Una de las limitaciones es que el modelo considera solo el tamaño de obrera medio más abundante (4-5 mm de largo), a pesar de que las hormigas cortadoras son polimórficas (Hölldobler & Wilson 1990). En consecuencia, el efecto del viento podría ser sobrestimado. Las colonias pueden reducir el efecto del viento un 32% si forrajean aquellas obreras que son menos afectadas por el viento y transportan cargas más grandes al nido (Alma et al. 2016b; Sección 2.2). Por otro lado, el modelo considera que el nido tiene una única entrada, mientras que las colonias de *A. lobicornis* pueden tener hasta 7 entradas (AM Alma; observación personal). Finalmente, mi modelo asume que las obreras tienen disponibles

una variedad de recursos suficientemente amplia para seleccionar cargas de entre 17.5 y 90 mm². El sitio de muestreo (Patagonia) se caracteriza por abundantes plantas de hojas pequeñas por lo que es posible que la disponibilidad de recursos limite el tamaño de las cargas. Pese a estas limitaciones, los resultados encontrados demuestran que el modelo es una buena aproximación de lo que sucede en la naturaleza, ofreciendo una explicación alternativa y/o complementaria sobre por qué las hormigas cortadoras de hojas transportan cargas más pequeñas a lo esperado según la teoría de forrajeo óptimo.

La consistencia entre el tamaño óptimo de carga predicho por el modelo y el que naturalmente seleccionan las obreras indica que las hormigas cortadoras optimizan el forrajeo en función de la velocidad del viento más frecuente y que la frecuencia de las ráfagas no es suficiente para afectar el comportamiento de las obreras. Yo encontré que el modelo que mejor predice el tamaño de carga de *A. lobicornis* es el que simula vientos de 2 km/h; valores que coinciden con la velocidad promedio al ras del suelo en el sitio de estudio (2.5 ± 1.6 km/h, media \pm EE). Esto es esperable debido a que las ráfagas de viento solo afectan el movimiento de las obreras por unos segundos, y son menos predecibles que las velocidades medias. En consecuencia, la población de *A. lobicornis* presente en la región sería capaz de reducir los efectos negativos del viento y optimizar la ganancia de recursos ajustando el tamaño de sus cargas a la condición de viento más frecuente (i. e., más predecible).

En la primera sección de este capítulo mostré que las hormigas cortadoras de hojas seleccionan cargas más pequeñas, livianas y cuadradas (que ofrecen menos resistencia al viento) en condiciones ventosas que en condiciones sin viento (Alma et al. 2016a; Sección 2.1). Los resultados de esta sección muestran que esta estrategia individual permite a las

colonias acumular una mayor cantidad de recursos, lo que podría incrementar su adecuación. Por lo tanto, se espera que las hormigas cortadoras sean capaces de detectar el viento para ajustar el tamaño de sus cargas correctamente. Otros insectos, como grillos y cucarachas, detectan el viento con unos apéndices llamados cerci (Palka et al. 1977, Dagan & Volman 1982, Jacobs et al. 2008, Miller et al. 2011, Ogawa & Oka 2015). Si bien no se sabe cómo las hormigas cortadoras detectan la intensidad y dirección del viento, es conocido que se orientan a contra viento de los estímulos olfativos gracias a un sistema de detección ubicado en sus lóbulos antenales (Littledyke & Cherrett 1978, Kleineidam et al. 2005, Kelber et al. 2010, Kuebler et al. 2010). Para comprender cómo estas hormigas responden al viento es necesario determinar cómo lo detectan, cuál es el órgano responsable y qué tan rápido pueden ajustar el tamaño de sus cargas según este factor ambiental.

Considerando que vientos de 2 km/h disminuyeron la tasa de acumulación de recursos a más de la mitad y que conforme se avanza hacia el sur la velocidad del viento aumenta (Spinadel 2009), el viento podría limitar la distribución austral de esta especie en particular y la distribución geográfica de las hormigas cortadoras de hojas en general. Algunos resultados apoyan esta hipótesis. Primero, los nidos de *A. lobicornis* construidos sobre la base de las plantas crecen más rápido y tienen mayor tasa de supervivencia que los nidos construidos sobre el suelo desnudo (Farji-Brener 2000, Farji-Brener et al. 2003) y la densidad de nidos aumenta en zonas con vegetación frondosa (Farji Brener 1996). Independientemente de otras alternativas (soporte estructural y abundancia de plantas palatables, ver Farji Brener 1996, Farji-Brener 2000, Farji-Brener et al. 2003), en condiciones ventosas la vegetación alrededor de los senderos de forrajeo permite a las obreras caminar a la misma velocidad que en condiciones sin viento (Alma et al. 2016a;

Sección 2.1). De esta forma, los nidos podrían crecer más rápido bajo las plantas y ser más densos en zonas con mucha vegetación porque la misma protege a las obreras del viento y reduce los efectos negativos del mismo. Segundo, el viento afecta la capacidad de dispersión de las reinas, lo que podría tener consecuencias negativas sobre la colonización de nuevos sitios. Tercero, las zonas con menor intensidad de viento presentan mayor riqueza de hormigas cortadoras que las zonas con mayor intensidad de viento (Fig. S2.3.1). Si bien se ha estudiado el rol de las bajas temperaturas como factor limitante en la distribución de las hormigas cortadoras (Farji-Brener & Ruggiero 1994), este estudio ofrece bases para considerar que el viento podría limitar el avance de las hormigas cortadoras en zonas más australes o caracterizadas por fuertes vientos.

El efecto del viento sobre la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas ya había sido estudiado empíricamente (Alma et al. 2016a; Alma et al. 2016b; Secciones 2.1 y 2.2). Sin embargo, el modelo matemático desarrollado en este trabajo permitió cuantificar el efecto del viento de manera global considerando sus efectos sobre el transporte de recursos al nido, e incluyendo las tareas internas del forrajeo que determinan el tamaño de las cargas y por ende la tasa de ganancia de recursos (Burd & Howard 2005a, 2005b). Si bien es necesario ajustar los valores de los parámetros, mi modelo puede servir como base para el estudio de los efectos de otros factores ambientales (e.g., temperatura, lluvia, luz), bióticos (e. g., ataque de fóridos, competidores) o antrópicos (e. g., uso de pesticidas) que afectan el forrajeo de las hormigas cortadoras y/o de otras especies.

El movimiento y el forrajeo de muchas especies de forrajeadores centrales está negativamente afectado por el viento. La mayoría de los estudios se han enfocado en cómo la velocidad y los costos de vuelo de las aves marinas son afectados negativamente por el

viento. Por ejemplo, la energía y el tiempo de la planeación de los albatros depende de la dirección del viento, y su velocidad de vuelo disminuye con el aumento de la velocidad del viento (Weimerskirch et al. 2000, Wakefield et al. 2009). Además, el viento disminuye la tasa de captura, influyen en el método de captura y el hábitat de forrajeo, y aumenta la tasa metabólica de las golondrinas, gaviotas y fulmares (Taylor 1983, Furness & Bryant 1996, Gilchrist et al. 1998). Sin embargo, muchos organismos no-voladores también pueden ser afectados por el viento, especialmente en regiones como la Patagonia donde las ráfagas de viento pueden alcanzar los 100 km/h. A pesar de que mi modelo tiene algunas particularidades de la biología de las hormigas cortadoras de hojas (e. g., el procesamiento y la transferencia del material vegetal dentro del nido), sus bases podría ser utilizadas para modelar el forrajeo de otros organismos con forrajeo de tipo central. Este potencial uso permitirá predecir el comportamiento de forrajeo de forrajeadores de lugar central con importancia económica y ecológica en una amplia variedad de escenarios, ilustrando cómo los factores ambientales pueden afectar las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo.

**REMOCIÓN DE OBSTÁCULOS EN LOS SENDEROS DE FORRAJEO DE LAS
HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS**

RESUMEN

Diariamente los organismos lidian con situaciones que interrumpen el desarrollo normal de sus actividades. Tanto la decisión de resolver un problema como la decisión sobre cómo resolverlo (i. e., individual y/o colectivamente) dependen del balance costo-beneficio de las mismas. Los objetivos de este capítulo fueron estudiar qué factores afectan la remoción de los obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas, cuántas obreras participan en esta tarea y qué tipo de estrategias utilizan. Coloqué obstáculos de distintos tamaños y formas, en diferentes condiciones de flujo y tipos de sendero (i. e., sobre el suelo y sobre cemento) en los senderos de forrajeo de *Atta sexdens* y *A. cephalotes*. Para evaluar cómo los costos y beneficios determinan la decisión de remover y el número de obreras resolviendo, evalué el comportamiento natural de remoción. Para estudiar las estrategias de remoción realicé manipulaciones para obtener una remoción individual y otra colectiva para cada tratamiento y nido. Estimé el costo como la reducción de flujo relativa (i. e., proporción de hormigas que no circulan por el sendero debido al obstáculo) y la efectividad de las estrategias de remoción como la proporción de éxitos y fracasos en la remoción y el tiempo de remoción. Encontré que (1) la decisión de remover depende del costo, el cual depende del tamaño del obstáculo y del flujo de hormigas; (2) el número de

obreras removiendo aumenta con el tamaño del obstáculo pero disminuye con el flujo, y al aumentar el número de obreras removiendo el tiempo de remoción aumenta sugiriendo que las obreras interfieren entre sí; y (3) la efectividad de las remociones individuales y colectivas no varía para obstáculos de diferentes tamaños, formas y en distintos tipos de sendero, aunque obstáculos muy grandes solo fueron removidos colectivamente, y al aumentar el flujo de hormigas en el sendero la proporción de éxitos en las remociones individuales disminuyó, mientras que colectivamente aumentó. Estos resultados sugieren que la decisión sobre cuándo resolver un problema y cómo dependen de su dificultad (en este caso el tamaño del obstáculo) y del contexto en el cual se desarrolla (en este caso en flujo de hormigas en el sendero).

PALABRAS CLAVE: *Atta cephalotes*, *Atta sexdens*, actividad de forrajeo, estrategias de resolución, solución de problemas

INTRODUCCIÓN

Una característica notable de las hormigas cortadoras de hojas es su complejo sistema de senderos de forrajeo. Este sistema posee senderos permanentes los cuales son utilizados durante meses e incluso años, y senderos efímeros que se utilizan por ejemplo para explotar recursos temporales (Kost et al. 2005). Los nidos de las hormigas cortadoras del género *Atta* tienen de 3 a 10 senderos de hasta 30 cm de ancho y 200 m de largo cada uno (Lewis et al. 1974a, Fowler & Robinson 1979). A pesar de estar expuestos a la continua caída de hojarasca, los senderos se mantienen limpios lo que favorece el flujo de hormigas entre nido y los recursos (la velocidad de las hormigas que circulan por senderos es entre 4 y 10 veces mayor) y aumenta la tasa de descubrimiento de recursos (Lugo et al. 1973, Fowler & Robinson 1979, Shepherd 1982, Rockwood & Hubbell 1987, Howard 2001, Farji-Brener et al. 2007).

Los estudios sobre los costos y beneficios del mantenimiento de los senderos de forrajeo son escasos, e incluso presentan resultados contradictorios (Lugo et al. 1973, Shepherd 1982, Howard 2001, Bochynek et al. 2016). Por un lado, según Howard (2001) en *Atta colombica* las obreras más grandes limpian los senderos con mayor frecuencia y el costo debido a esta tarea puede ser saldado en unos pocos días. Mientras que Bochynek et al. (2016) demostraron que la limpieza de los senderos es beneficiosa según el número de obreras que integren la casta de mantenimiento. Sin embargo, estos resultados se basan en un modelo matemático que asume que la colonia posee una casta de hormigas a la espera de que algún obstáculo caiga sobre el sendero (supuesto que no se cumple para todas las especies de hormigas cortadoras). Para esclarecer cuándo es ventajoso el mantenimiento de

un sendero y cómo los costos y beneficios determinan la cantidad de obreras que resuelven esta tarea son necesarios nuevos estudios empíricos.

En términos conceptuales, la resolución y la forma de resolver problemas deberían estar modeladas por la selección natural para reducir sus costos y maximizar sus beneficios. Determinar cómo el balance costo-beneficio afecta la decisión de resolver o no este tipo de problemas y la estrategia de resolución utilizada, es decir, individual o colectiva permite comprender el proceso de toma de decisiones en los organismos sociales, en qué contextos el comportamiento social es ventajoso y cómo las características de cada individuo y del grupo determinan la inversión de la colonia en número de individuos resolviendo. En este contexto, los objetivos de este capítulo fueron (1) determinar si existe una casta de hormigas dedicada exclusivamente al mantenimiento de los senderos; (2) evaluar si las características intrínsecas y extrínsecas al obstáculo (particularmente el tamaño del obstáculo y el flujo de hormigas en el sendero, respectivamente) afectan la decisión de remover y el número de obreras participando en esta tarea; (3) poner a prueba un modelo conceptual sobre cómo los costos y beneficios de la tarea de remoción dependen de estas características intrínsecas y extrínsecas; y (4) determinar si la efectividad de las estrategias de remoción, individual y colectiva, dependen del tamaño y la forma del obstáculo, del flujo de hormigas y el tipo de sendero (i. e., sendero sobre el suelo o el cemento). Para el desarrollo del marco conceptual, hipótesis, predicciones y métodos de estos objetivos dividí el Capítulo 3 en 2 secciones. La primera “¿Remover o no remover obstáculos? Costos y beneficios del mantenimiento de senderos de forrajeo en las hormigas cortadoras de hojas” aborda los objetivos (1), (2) y (3); y la segunda sección “¿Varias cabezas son mejores que

una? Efectividad individual y colectiva en la resolución de problemas en hormigas cortadoras de hojas” desarrolla el objetivo (4) (Fig. 3.1).

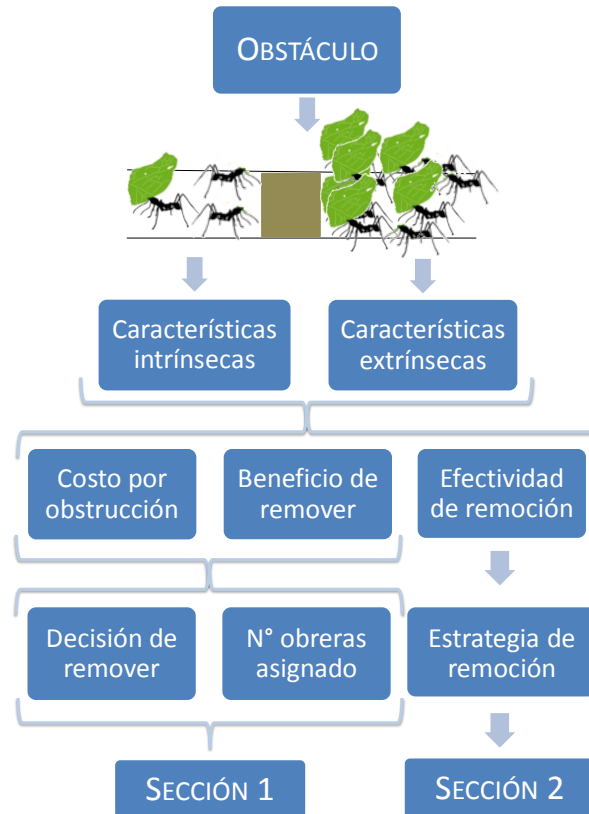


Figura 3.1. Esquema conceptual del estudio de la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Los obstáculos que caen en los senderos impiden la circulación de las hormigas provocando embotellamientos y una disminución en la cantidad de alimento que ingresa a la colonia. Propongo que las características intrínsecas y extrínsecas al obstáculo (i. e., el tamaño y forma del obstáculo, y el flujo de hormigas en el sendero y las características del suelo, respectivamente) determinan el costo debido a la obstrucción y el beneficio de removerlo y afectan el tiempo que las hormigas demoran en removerlo. A su vez el balance costo-beneficio determina cuándo un obstáculo es removido (decisión de remover) y el número de obreras que participan en dicha tarea. Mientras que la efectividad con la que las hormigas remueven determina la estrategia de remoción utilizada (i. e., individual o colectiva) porque varía diferencialmente con las características intrínsecas y extrínsecas según sea una o más hormigas removiendo (e. g., cuando un obstáculo es pequeño las hormigas lo remueven en más tiempo colectivamente que individualmente porque interfieren unas con otras, mientras que cuando es grande demoran más tiempo individualmente porque su tamaño excede la capacidad de transporte del individuo).

Especies de estudio

Para poner a prueba las hipótesis seleccioné dos especies de hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, *A. sexdens* y *A. cephalotes*, porque ambas especies poseen un complejo sistema de senderos libres de vegetación (Fig. 3.2).



Figura 3.2. Sendero de forrajeo de *Atta sexdens* (a la izquierda) y *Atta cephalotes* (a la derecha). Créditos de las fotos: A. M. Alma.

Atta sexdens presenta una amplia distribución desde Panamá hasta el norte de Argentina, tiene actividad forrajera durante todo el año y corta todos los tipos vegetales principalmente pastura, cultivos agrícolas y reforestaciones. Cada colonia posee una reina que funda la colonia entre setiembre y noviembre y que vive hasta 20 años y las obreras son altamente polimórficas. Debido a su condición de generalista, son consideradas la plaga más importante del sector agropecuario y forestal acarreando grandes perjuicios económicos (Matias & Marcal de Queiroz 2011). Mientras que *Atta cephalotes* es una de las especies de hormigas cortadoras más abundante de Costa Rica, ampliamente distribuida

desde México hasta Bolivia. Al igual que *A. sexdens* las colonias tienen una reina, obreras altamente polimórficas y cada colonia puede vivir más de 15 años.

Sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos sitios: la Reserva Ecológica de Guapiaçu—REGUA (22° 25'S, 42° 44'W), localizada en el municipio de Cachoeiras de Macacu en Río de Janeiro, Brasil, y en la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales (10°26' N, 83°59' O), localizada en Sarapiquí, Costa Rica (Fig. 3.3). Ambos sitios se caracterizan por la continua caída de hojarasca haciendo que las hormigas cortadoras de hojas tengan que limpiar continuamente sus senderos de forrajeo.



Figura 3.3. Sitios de estudio: a la izquierda la Reserva Ecológica de Guapiaçu—REGUA, Brasil (22° 25'S, 42° 44'W) y a la derecha la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (10°26' N, 83°59' O). Nótese en la existencia de senderos de cemento en la Estación Biológica La Selva. Créditos de las fotos: AM Alma.

La REGUA se encuentra bien preservada y la vegetación se clasifica como bosque lluvioso bajo y sub-montano (Oliveira-Filho & Fontes 2000). La temperatura media anual es de 20°C y la precipitación anual 2010 mm (Massera da Hora and & Gonçalves Costa, 2010). El clima de la región se caracteriza por una estación cálida y lluviosa desde octubre

a marzo y una fría y seca desde abril a setiembre (Francelino et al. 2012). La reserva presenta remanentes de Mata Atlántica en diferentes estadios de sucesión, la mayoría localizados en las áreas de mayor altitud e insertos en una matriz de uso agrícola. Es posible encontrar áreas cubiertas por pasturas, cultivos anuales y perennes. Por encima de los 400 msnm el bosque es primario, maduro, relativamente grande y maduro; mientras que las zonas de menor altitud están compuestas por un mosaico de bosque secundario y áreas agrícolas (Cabral et al. 2007). La flora está principalmente dominada por especies de los géneros *Eugenia*, *Miconia*, *Myrcia* y *Ocotea* (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

La Estación Biológica La Selva se encuentra en la vertiente Atlántica-Norte de Costa Rica, a 35-100 msnm y es un bosque maduro húmedo tropical con una precipitación media anual de 4000 mm caracterizado por una gran riqueza de especies y distintos estratos arbóreos compuestos de árboles, lianas y epífitos (McDade et al. 1994). El 55% de su área está compuesta por bosque primario, el 17% por pasturas de sucesión temprana y el resto por bosque secundario, plantaciones abandonadas, áreas en desarrollo, arboreto y hábitats manejados. El bosque primario está dominado por *Pentaclethra macroloba*. También presenta especies tales como *Socratea exorrhiza*, *Welfia georgii*, *Iriarte deltoidea*, *Protium pittieri* y *Warszewiczia coccínea*. Mientras que el bosque secundario está dominado por *Cecropia insignis* y *C. obtusifolia*, *Goethalsia meiantha*, *Laetia procera* y *Rollinia microsepala* (Hartshorn & Hammel 1994).

**¿REMOVER O NO REMOVER OBSTÁCULOS? COSTOS Y BENEFICIOS DEL
MANTENIMIENTO DE SENDEROS DE FORRAJEO EN LAS HORMIGAS
CORTADORAS DE HOJAS**

RESUMEN

Ante la ocurrencia de un evento que interrumpe el desarrollo de una actividad (i. e., un problema), los organismos sociales deben tomar una serie de decisiones relacionadas con su resolución. La teoría de forrajeo óptimo propone que estas decisiones serán modeladas en función de reducir los costos y maximizar los beneficios. El objetivo de esta sección fue estudiar qué factores afectan la remoción de obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas y cuántas obreras participan en esta tarea. Para esto, coloqué en 10 nidos de *Atta sexdens* obstáculos de diferentes tamaños en condiciones de flujo bajo y alto. Medí el flujo de hormigas sin y con obstáculo, si hubo o no remoción, el número de hormigas removiendo y el tiempo de remoción. El costo fue estimado como la reducción de flujo relativo (i. e., el flujo de hormigas sin obstáculo menos el flujo de hormigas con obstáculo dividido por el flujo de hormigas sin obstáculo). Encontré que este costo aumentó con el tamaño del obstáculo y el flujo de hormigas; y al aumentar el costo la probabilidad de remover el obstáculo aumentó. Además, el número de hormigas removiendo aumentó con el tamaño del obstáculo, pero disminuyó cuando el flujo de hormigas fue alto. Esto sugiere que el número de obreras removiendo depende, por un lado de la dificultad del problema (i. e., al aumentar el tamaño del obstáculo aumenta la fuerza que las obreras

deben hacer para moverlo) y, por el otro del contexto del problema (i. e., interferencia entre removedoras y forrajeadoras). Por último, al aumentar el número de hormigas removiendo, el tiempo de remoción aumentó, lo que sugiere que demasiadas obreras atendiendo un problema interfieren entre sí. Este trabajo resalta que tanto características intrínsecas como extrínsecas determinan cuándo y cómo se resuelve un problema; y que el número de individuos que participan en la resolución de problemas es afectado por las limitaciones individuales y la interacción entre los individuos.

PALABRAS CLAVE: *Atta sexdens*, comportamiento, factores intrínsecos y extrínsecos, resolución de problemas, toma de decisiones

INTRODUCCIÓN

Las decisiones que toman los organismos pueden afectar directa o indirectamente su supervivencia y reproducción. Por ejemplo, una mosca de la fruta debe elegir si pondrá sus huevos en un sitio rico en sacarosa, el cual aumenta la probabilidad de supervivencia de las larvas (Yang et al., 2008), o una colonia de abejas debe decidir si mudarse a un sitio de nidificación más grande cuando la densidad de individuos alcanza cierto umbral para evitar el hacinamiento y eventual muerte de la colonia (Seeley et al. 2006). Dado que muchas de esas decisiones afectan la adecuación de los organismos que deciden, las habilidades para sopesar las opciones deberían haberse seleccionado de forma de reducir sus costos y aumentar sus beneficios. En general, estas decisiones atraviesan por una primera etapa donde se decide si se realiza o no determinada actividad, seguida de una segunda etapa donde se decide cómo se realiza. Dado que una mala decisión puede afectar negativamente la adecuación de quien decide, es esperable que los organismos sean capaces de escoger las opciones menos costosas y/o más ventajosas.

Diferentes especies de animales han sido utilizados como modelos para estudiar los factores que afectan la toma de decisiones (e. g., el hombre, la mosca de la fruta, diferentes especies de hormigas, entre otros; McCreery and Breed, 2013; Sumpter et al., 2012; Yang et al., 2008). Estos factores pueden ser clasificados como intrínsecos o extrínsecos dependiendo de si están relacionados con el organismo per se o con el contexto en el que el organismo se encuentra. Entre los factores intrínsecos los más significativos son la edad, el género, las preferencias y la experiencia (Clement et al. 2000, Walton et al. 2006, Yang et al. 2008, Witte et al. 2010, Starcke & Brand 2012). Mientras que entre los extrínsecos, el contexto ambiental y social en el que se encuentra un organismo son los más relevantes

(Fehr & Fischbacher 2003, Röschar & Roces 2003, Amé et al. 2006, Walton et al. 2006, Amor et al. 2010, Sumpter et al. 2012, Czaczk & Ratnieks 2012). Considerar ambos factores es entonces fundamental para comprender en profundidad los mecanismos de toma de decisiones.

Los organismos que viven en grupo constituyen un sistema interesante para estudiar los factores que afectan la toma de decisiones ya que además de decidir qué hacer, deben decidir si van a actuar de manera individual o colectiva. Por ejemplo, los chimpancés reclutan colaboradores cuando el problema que se les presenta no puede ser resuelto individualmente (Melis et al. 2006). Entre los diferentes problemas que deben resolver algunos organismos sociales, uno particularmente interesante es el mantenimiento de senderos. Si bien muchas especies animales circulan por senderos (e. g., los humanos, ganado y varias especies de hormigas; Helbing et al., 1997; Hölldobler and Wilson, 1990; Seoane, 2016); las hormigas cortadoras de hojas constituyen un excelente modelo porque sus senderos (1) son vitales para la colonia debido a que por los mismos circulan las obreras desde el nido al recurso y viceversa, disminuyen encuentros agonistas con otros individuos y aumentan la velocidad de transporte de las obreras, la tasa de descubrimiento de recursos y el reclutamiento (Lugo et al. 1973, Fowler & Robinson 1979, Shepherd 1982a, Rockwood & Hubbell 1987, Howard 2001, Farji-Brener et al. 2007); (2) son ubicuos y libres de vegetación, frecuentemente exceden los 100 m y están expuestos a la continua caída de hojarasca la cual constituye un obstáculo para la circulación de las hormigas (Lugo et al. 1973, Lewis et al. 1974b, Shepherd 1982b, Howard 2001, Farji-Brener et al. 2015); y (3) son fáciles de manipular permitiendo la realización de experimentos a campo.

Los estudios sobre los costos y beneficios que implica el mantenimiento de senderos de forrajeo son escasos, e incluso presentan resultados contradictorios (Lugo et al. 1973, Shepherd 1982a, Howard 2001, Bochynek et al. 2017). Según Howard (2001) el costo debido a la limpieza de los senderos podría ser saldado en unos pocos días ya que la remoción de hojas del sendero tiene un costo anual equivalente a ~ 8000 fragmentos de hojas y una colonia adulta ingresa fácilmente más de 8000 fragmentos en un solo día de forrajeo (Lugo et al. 1973). Mientras que Bochynek et al. (2016) propone que para estimar los costos de la limpieza de los senderos es necesario considerar el costo asociado a mantener una casta que continuamente patrulle los senderos. Agregando esta variable a un modelo de costos y beneficios, Bochynek et al. (2016) demuestran que la limpieza de los senderos es beneficiosa dependiendo de cuántas hormigas integren la casta de mantenimiento: mientras más hormigas compongan la casta de mantenimiento mayor es el costo, generando un contexto en el cual no es adaptativo limpiar los senderos. Aunque en algunas especies de hormigas las obreras más grandes limpian los senderos con mayor frecuencia, éstas también transportan recursos al nido (*Atta colombica*, Howard 2001). Por lo tanto, para esclarecer cuándo es ventajoso limpiar un sendero y cómo los costos y beneficios del mantenimiento de un sendero influyen sobre el número de obreras que participan en esta tarea son necesarios nuevos estudios empíricos.

El objetivo de este trabajo fue determinar si existe una casta de hormigas dedicada exclusivamente al mantenimiento de los senderos, y evaluar los factores que determinan la remoción de un obstáculo en los senderos de forrajeo y el número de obreras que participan en esta tarea. Planteo que tanto la decisión de remover un obstáculo cómo el número de hormigas removiendo dependen de los costos que ocasiona el obstáculo, los cuales a su vez

dependen de características intrínsecas y extrínsecas al mismo. Como característica intrínseca analicé el tamaño del obstáculo, mientras que como extrínseca el flujo de hormigas en el sendero. Para una colonia, la presencia de un obstáculo en un sendero de forrajeo provoca una disminución en el número de hormigas con alimento que llegan al nido y en aquellas que van a cosecharlo. Entonces, a medida que el tamaño del obstáculo o el tráfico en el sendero aumentan, el costo aumenta porque la obstrucción es mayor o porque hay mayor probabilidad de embotellamiento por el obstáculo en sí mismo y las obreras removiendo. En consecuencia, un incremento en el tamaño del obstáculo o del flujo de hormigas puede determinar la decisión de remover debido al costo que genera a la colonia. Además, el número de hormigas en la remoción aumentaría con el tamaño del obstáculo debido a que aumenta la fuerza necesaria para moverlo, y disminuiría con el flujo de hormigas debido a que la interferencia entre las hormigas forrajeando y removiendo se incrementa con el flujo.

También planteo un modelo conceptual para analizar cómo los costos y beneficios de la tarea de remoción dependen de las características intrínsecas y extrínsecas al obstáculo (Fig. 3.1.1). Para una colonia el beneficio de forrajear es igual a la cantidad de material vegetal que ingresa al nido, la cual puede ser estimada como el flujo de hormigas total ya que las hormigas descargadas que salen del nido a cosechar eventualmente transportarán material vegetal de regreso al nido. Cuando no hay obstáculos, el flujo de hormigas (i. e., el beneficio bruto) se mantiene constante; pero cuando un obstáculo interrumpe el flujo de hormigas el número de hormigas que atraviesan el obstáculo (i. e., el beneficio neto) disminuye. Mientras más grande el obstáculo, menor es el beneficio neto (o sea, menos hormigas logran atravesarlo). Al disminuir el beneficio neto, el costo (i. e., el

beneficio bruto menos el beneficio neto) aumenta. Conforme el obstáculo es más grande, el beneficio neto disminuye y el costo aumenta, ambos hasta un umbral determinado por el ancho del sendero. Como consecuencia de este balance costo-beneficio, al aumentar el tamaño del obstáculo el número de hormigas removiendo debería ser mayor (Fig. 3.1.1A). En cuanto al flujo de hormigas en el sendero, espero que en condiciones de bajo flujo los beneficios y costos varíen de manera similar que en condiciones de alto flujo pero con magnitudes menores; y que por lo tanto, el número de hormigas removiendo sea menor debido a que la probabilidad de embotellamientos es menor (Fig. 3.1.1B).

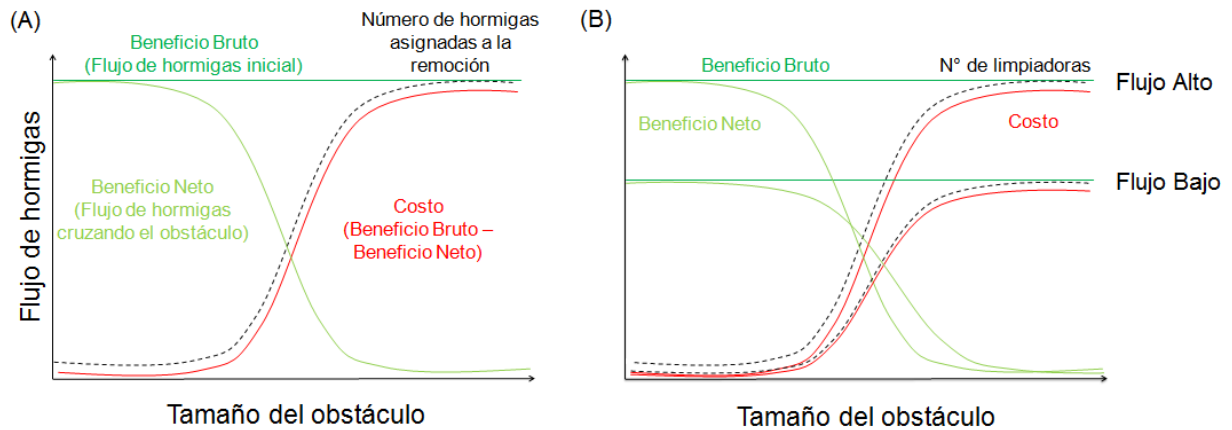


Figura 3.1.1. Modelo conceptual sobre costos y beneficios para una colonia en función del tamaño del obstáculo (A) y del flujo de hormigas en el sendero (B). Para una colonia, el beneficio bruto de forrajear es igual a la cantidad de recursos que ingresan al nido, que puede ser estimada como el flujo total de hormigas. Cuando un obstáculo obstruye el flujo de hormigas, el beneficio que la colonia percibe (i. e., el beneficio neto) es igual al flujo de hormigas que atraviesan dicho obstáculo. A medida que el tamaño del obstáculo aumenta, el beneficio neto disminuye, y el costo (i. e., flujo de hormigas que no pueden llegar al nido) aumenta, ambos hasta un umbral determinado por el ancho del sendero. Como consecuencia, el número de hormigas removiendo es mayor para obstáculos de mayor tamaño (A). Cuando el flujo de hormigas en el sendero es bajo, los beneficios y costos varían de igual forma con el tamaño del obstáculo pero sus magnitudes son menores. En consecuencia, el número de hormigas removiendo es menor cuando el flujo es bajo que cuando es alto (B).

METODOLOGÍA

Para poner a prueba las hipótesis de esta sección trabajé con la especie de hormiga cortadora *Atta sexdens* en la Reserva Ecológica de Guapiaçu—REGUA (22° 25'S, 42° 44'W), localizada en el municipio de Cachoeiras de Macacu en Río de Janeiro, Brasil, de setiembre a octubre de 2015 (para más detalles ver Introducción del Capítulo 3).

Casta de mantenimiento

Para determinar si existe una casta dedicada exclusivamente al mantenimiento de los senderos seleccioné 4 nidos de *A. sexdens*. En cada nido marqué con diferentes colores 50 hormigas que estaban forrajeando (i. e., transportando material vegetal) y 50 que estaban limpiando el sendero de forrajeo. Para esto utilicé pintura para aeromodelismo que en ningún caso afectó el comportamiento de las hormigas. Durante 4 días consecutivos, en 4 observaciones por día de 30 min cada una, conté el número de hormigas marcadas transportando recursos y limpiando el sendero. Para determinar si existen diferencias morfológicas entre las obreras que forrajean y limpian, medí en 3 nidos el largo de 90 hormigas forrajeando y 90 hormigas limpiando en total. Para medir las obreras, filmé diferentes senderos de forrajeo utilizando una filmadora Cannon Rebel T3i a 60 cuadros por segundo y 1280×720 pixeles (alta definición). Los senderos fueron filmados con una regla colocada paralela a la dirección de movimiento de las hormigas y para evitar distorsiones filmé desde arriba y perpendicularmente al sendero. Luego, utilicé el software Kinovea 0.8.15 ([http:// www.kinovea.org/en](http://www.kinovea.org/en)) y medí las hormigas desde la cabeza hasta la punta del gáster.

Características intrínsecas, extrínsecas y modelo conceptual

Para evaluar el efecto del tamaño de los obstáculos y el flujo de hormigas en el sendero, seleccioné un sendero por nido en 10 nidos de *A. sexdens* (ancho de los senderos 6.7 ± 0.41 cm, media \pm ES) y coloqué en el medio del mismo los siguientes tamaños de obstáculo: (1) pequeño, de 4 cm^2 (2×2 cm); (2) chico, de 10 cm^2 (3.2×3.2 cm); (3) mediano, de 20 cm^2 (4.5×4.5 cm); y (4) grande, de 40 cm^2 (6.3×6.3 cm); en dos condiciones de flujo: (a) bajo, de 2 a 33 hormigas por minuto; y (b) alto, de 65 a 156 hormigas por minuto. Los obstáculos fueron realizados con la especie vegetal más común de la hojarasca. Coloqué los diferentes tamaños de obstáculo en segmentos diferentes de cada sendero, en forma secuencial y aleatoria (i.e., los obstáculos se elegían al azar hasta completar los 4 tamaños), a intervalos de tiempo de al menos una hora entre uno y otro. Decidí colocarlos en diferentes segmentos del sendero para evitar que los efectos de un obstáculo pudiesen perturbar el comportamiento de las obreras frente a otro obstáculo. Para evitar que las obreras consideraran los obstáculos como recurso, dejé los fragmentos de hoja al sol durante 2 días. En ningún caso observé que los obstáculos fueran transportados en dirección al nido.

Para estimar los beneficios y costos debido a la presencia de obstáculos, conté el número de hormigas total durante 1 min antes de colocar el obstáculo (flujo inicial) e inmediatamente después de colocarlo (flujo con obstáculo). Para medir el flujo de hormigas inicial conté el número de hormigas cargadas y descargadas, en ambos sentidos, que pasaban por un punto del sendero, y para medir el flujo con obstáculo conté el número de hormigas cargadas y descargadas, en ambos sentidos, que atravesaban el obstáculo. Además, observé si hubo o no remoción, el número de hormigas que participaron en la

remoción y el tiempo de remoción. Para medir estas variables consideré las remociones colectivas con cooperación (i. e., cuando el transporte fue cooperativo entre 2 o más hormigas) y con fragmentación (i. e., cuando el obstáculo fue cortado en fragmentos que luego fueron transportados individualmente fuera del sendero). El tiempo de remoción fue medido desde la primera hormiga que tocó el obstáculo hasta que el mismo fue movido del sendero por completo. En los casos en los que no hubo remoción, esperé 30 min ya que las remociones comenzaron como máximo a los 16 min y en promedio a los ~ 5 min de colocar el obstáculo.

Debido a que el flujo de hormigas inicial para cada nido fue variable, estimé el costo proporcional al flujo inicial como:

$$\text{Costo Proporcional} = \frac{\text{Flujo}_{\text{Inicial}} - \text{Flujo}_{\text{Obstáculo}}}{\text{Flujo}_{\text{Inicial}}}$$

Este costo representó la *proporción* de hormigas que no llegan al nido ni alcanzan el recurso debido a la presencia del obstáculo. Para estimar el beneficio bruto y neto que la colonia percibe utilicé el flujo de hormigas inicial y el flujo de hormigas con obstáculo, respectivamente.

Por último, calculé la densidad de hormigas óptima para cada tamaño de obstáculo, es decir, el número de hormigas por cm^2 que removió el obstáculo sin provocar un aumento del tiempo de remoción. Para estimar el número de obreras, grafiqué para cada tamaño de obstáculo el tiempo de remoción en función del número de hormigas removiendo. Luego, dividí este número de obreras por los cm^2 de cada obstáculo (e. g., los obstáculos de 4 cm^2

fueron removido más rápido por una hormiga, entonces la densidad de hormigas óptima fue 0.25 hormigas/cm²).

Análisis estadístico

Para determinar si las hormigas que limpian solo cumplen esta tarea utilicé una Prueba de independencia (χ^2); y para evaluar si estas hormigas difieren en tamaño con las que forrajean utilicé un Prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para evaluar si el costo es diferente para cada tamaño de obstáculo, utilicé un ANOVA de una vía donde la variable respuesta fue el costo proporcional y la variable predictiva el tamaño del obstáculo (con cuatro niveles; 4, 10, 20, 40 cm²). Para determinar si la decisión de remover el obstáculo depende del costo, utilicé modelos lineales generalizados (GLM) donde la variable respuesta fue la decisión de remover con distribución binomial (1 si hubo remoción y 0 si no hubo) y la variable predictiva el costo proporcional. Además, analicé si el número de hormigas removiendo fue diferente para cada tamaño de obstáculo con un ANOVA de una vía y si el tiempo de remoción aumentó con el número de hormigas removiendo (i. e., si hay interferencia entre las hormigas que remueven) con un modelo lineal simple (MLS) donde la variable respuesta fue el tiempo de remoción y la predictiva la interacción entre el número de hormigas removiendo y el tamaño del obstáculo. Como el flujo de hormigas inicial varió entre los nidos y esto afecta el número de hormigas que remueven (ver resultados), el número de hormigas removiendo fue dividido por el flujo inicial de hormigas (i. e., estimé la proporción de hormigas en el sendero que participan en la remoción).

Para evaluar si el costo varía con el flujo de hormigas en el sendero utilicé para cada tamaño de obstáculo un MLS donde la variable respuesta fue el costo proporcional y la

variable predictiva el flujo de hormigas inicial. Para evaluar si la decisión de remover depende del flujo de hormigas en el sendero, utilicé un GLM para cada tamaño de obstáculo donde la variable respuesta fue la decisión de remover con distribución binomial (1 si hubo remoción y 0 si no hubo) y la variable predictiva fue el costo proporcional. Además, para evaluar si el flujo de hormigas en el sendero afecta el número de hormigas removiendo categoricé el flujo de hormigas inicial como bajo o alto (de 2 a 33 y de 65 a 156, respectivamente) y utilicé para cada tamaño de obstáculo un GLM donde la variable respuesta fue el número de hormigas removiendo con distribución Poisson y la variable predictiva el flujo de hormigas (bajo o alto). Por último, para evaluar si el tiempo de remoción dependió del flujo de hormigas utilicé un MLS donde la variable respuesta fue el tiempo de remoción, la predictiva la interacción entre las categorías de flujo y el número de hormigas removiendo y la co-variable el tamaño de obstáculo.

Para evaluar el modelo conceptual sobre los costos y beneficios de la remoción, utilicé MLS y modelos aditivos generalizados (GAM). Primero, separé los datos en función del flujo de hormigas inicial (bajo y alto). Luego, analicé el beneficio bruto (i. e., el flujo de hormigas inicial) en función del tamaño del obstáculo con un MLS; y el beneficio neto (i. e., el flujo de hormigas con obstáculo), el costo (i. e., el beneficio bruto menos el neto) y el número de hormigas removiendo con un GAM ya que en todos los casos las relaciones fueron no-lineales. En todos los casos la variable predictiva fue el tamaño del obstáculo. Los análisis estadísticos fueron realizados con RStudio (R Development Core Team 2010).

En los casos en los que los datos fueron utilizados para más de un análisis estadístico (i.e., las evaluaciones sobre la decisión de remover, el número de hormigas removiendo, el tiempo de remoción, el flujo de hormigas inicial y el flujo de hormigas con

obstáculo) corregí el valor de significancia corregí el valor de significancia según: $\alpha/(m+1-k)$, donde m es igual al número de contrastes realizados y k es el número de hipótesis evaluadas.

RESULTADOS

Casta de mantenimiento

No encontré una casta de hormigas dedicada exclusivamente al mantenimiento de los senderos. Las hormigas que limpiaron los senderos de forrajeo también transportaron recursos al nido y viceversa. En particular, el 77% de las hormigas que marqué el primer día como limpiadoras, en los días siguientes transportaron recursos al nido y el 22% de las hormigas que marqué como forrajeadoras, en los días siguientes removieron obstáculos ($\chi^2 = 0.0002$, $p = 0.99$; Fig. S3.1.1). Sin embargo, encontré que las hormigas que limpian los senderos son más pequeñas que las que forrajean (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, $D = 0.39$, $p < 0.0001$; Fig. S3.1.2). Además, las hormigas que removieron el obstáculo provenían tanto del nido como del recurso (61.2 y 38.8 % de los casos de remoción, respectivamente).

Comportamiento de las obreras frente a la presencia de un obstáculo

Ante la presencia de un obstáculo observé que el comportamiento de las obreras dependió del flujo de hormigas en el sendero y del tamaño del mismo. En condiciones de flujo bajo y frente a obstáculos chicos (4 y 10 cm²), las obreras consiguieron bordearlo e incluso en algunos casos simplemente pasaban por encima de los mismos. Sin embargo cuando el obstáculo era grande y el flujo de hormigas alto, se producían grandes embotellamientos. Estos embotellamientos se formaron del lado del obstáculo donde se encontraban las

hormigas provenientes de los recursos, posiblemente debido a que (1) el flujo de hormigas que regresan al nido es mayor al flujo de hormigas que salen del nido (Bollazzi & Roces 2011); y (2) las hormigas que regresan cargadas ocupan más espacio que las descargadas. En un caso (en condiciones de flujo alto y con el obstáculo de 40 cm²) observé que el tumulto de obreras fue tan grande que la inercia de las mismas corrió el obstáculo del sendero permitiendo que pudieran pasar por un costado. Además, algunas veces observé que las obreras pasaban por encima de los obstáculos, principalmente cuando transcurrieron más de 15 min desde la colocación del obstáculo.

El comportamiento de las hormigas para remover fue individual o colectivo. En el caso de las remociones colectivas, fueron realizadas de manera cooperativa o por fragmentación. En general las hormigas intentaban mover el obstáculo repetidas veces antes de fragmentarlo. En los casos en lo que la remoción fue por transporte cooperativo, observé que las obreras demoraban un tiempo hasta que lograban coordinar sus movimientos; tiempo en el cual las hormigas cambiaban la dirección en la que tiraban o empujaban, o el lugar donde agarraban el obstáculo.

Características intrínsecas: tamaño del obstáculo

Como esperaba, el costo proporcional (i. e., $\frac{\text{Flujo Inicial} - \text{Flujo Obstáculo}}{\text{Flujo Inicial}}$) aumentó con el tamaño del obstáculo. Los obstáculos de 20 y 40 cm² provocaron una mayor reducción en el flujo de hormigas comparado con los obstáculos de 4 y 10 cm² (ANOVA, $F_{3,34} = 11.11$, $p < 0.0001$; Fig. 3.1.2). El aumento del costo se reflejó en la decisión de remover el obstáculo; al aumentar el costo proporcional la probabilidad de remover aumentó (GLM, devianza = 4, $p = 0.04$, $R^2 = 0.11$; Fig. S3.1.3). Además, los obstáculos de 40 cm² fueron

removidos por más hormigas que los obstáculos de 4, 10 y 20 cm² (ANOVA, $F_{3,22} = 7.58$, $p = 0.001$; Fig. S3.1.4).

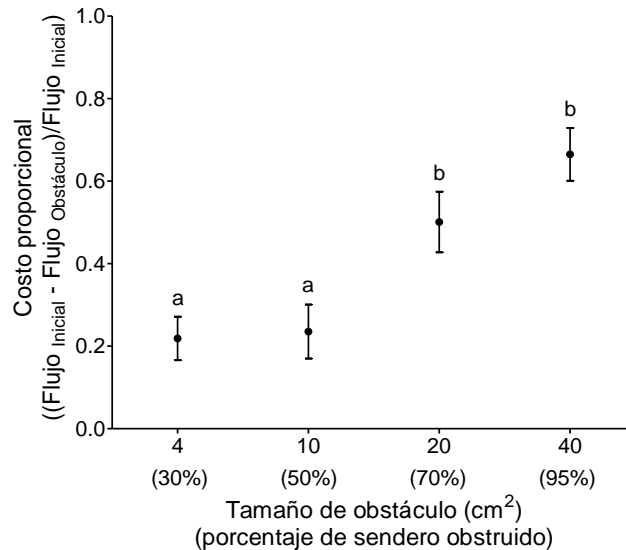


Figura 3.1.2. Costo proporcional en función del tamaño de obstáculo o del porcentaje del sendero obstruido por cada obstáculo. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, $F_{3,34} = 11.11$, $p < 0.0001$). Entre paréntesis se indica el porcentaje del sendero que fue obstruido por el obstáculo.

Por último, encontré que el tiempo de remoción aumentó con el número de hormigas removiendo para cada tamaño de obstáculo (MLS, $F_{26} = 6.46$, $p = 0.0007$, $R^2 = 0.60$, Tabla S3.1.1); y la densidad de hormigas óptima (i. e., el número de hormigas por cm² que removió el obstáculo sin provocar un aumento del tiempo de remoción) fue similar entre los diferentes tamaños de obstáculos (0.15-0.25 hormigas/cm²; Fig. 3.1.3).

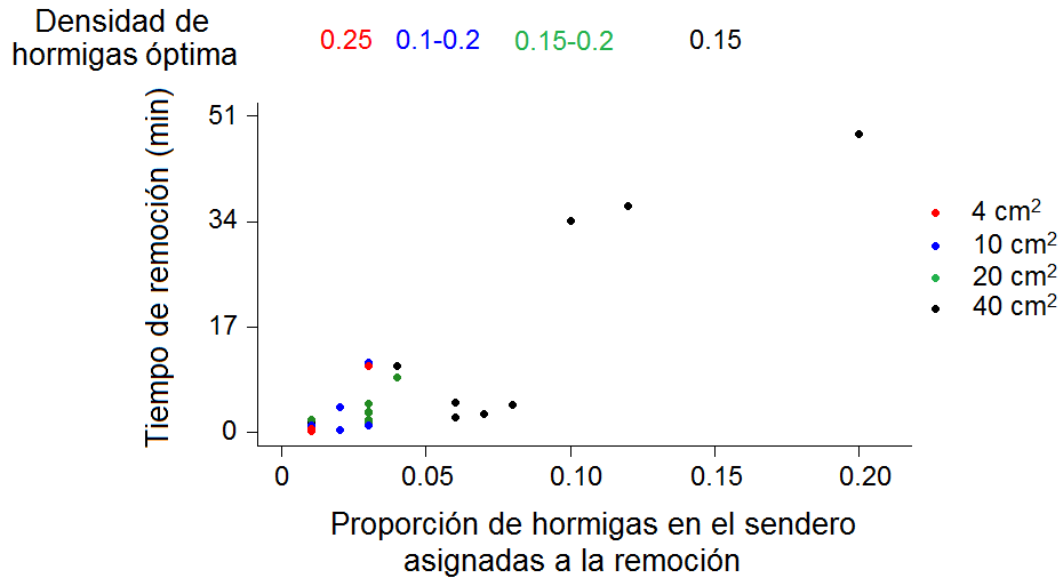


Figura 3.1.3. Tiempo de remoción en función de la proporción de hormigas en el sendero removiendo (número de hormigas removiendo dividido el flujo inicial de hormigas) para cada tamaño de obstáculo (MLS, $F_{26} = 6.46$, $p = 0.0007$, $R^2 = 0.60$). En el gráfico se indica la densidad de hormigas óptima por cm^2 (horm/ cm^2) calculada a partir del número absoluto de hormigas removiendo para cada tamaño de obstáculo. La densidad óptima para cada tamaño de obstáculo se indica con el color del obstáculo que figura en la leyenda.

Características extrínsecas: flujo de hormigas en el sendero

El costo proporcional solo aumentó con el flujo de hormigas inicial cuando los obstáculos midieron 40 cm^2 (MLS, obstáculo de 4 cm^2 : $F_{17} = 0.11$, $p = 0.74$; obstáculo de 10 cm^2 : $F_{16} = 0.0002$, $p = 0.99$; obstáculo de 20 cm^2 : $F_{17} = 0.95$, $p = 0.34$; obstáculos de 40 cm^2 : $F_{17} = 10.58$, $p = 0.005$; Fig. S3.1.5). Aunque para todos los tamaños de obstáculo el flujo de hormigas con obstáculo aumentó linealmente con el flujo de hormigas inicial, al aumentar el tamaño del obstáculo la relación se diferenció más de una relación lineal con pendiente igual a 1. (MLS, obstáculo de 4 cm^2 : $F_{17} = 32.23$, $p < 0.0001$; obstáculo de 10 cm^2 : $F_{16} = 53.3$, $p < 0.0001$; obstáculo de 20 cm^2 : $F_{17} = 49.42$, $p < 0.0001$; obstáculo de 40 cm^2 : $F_{18} = 11.75$, $p = 0.003$; Fig. 3.1.4). Esto sugiere que mientras más grande el obstáculo mayor es la obstrucción independientemente del flujo de hormigas inicial.

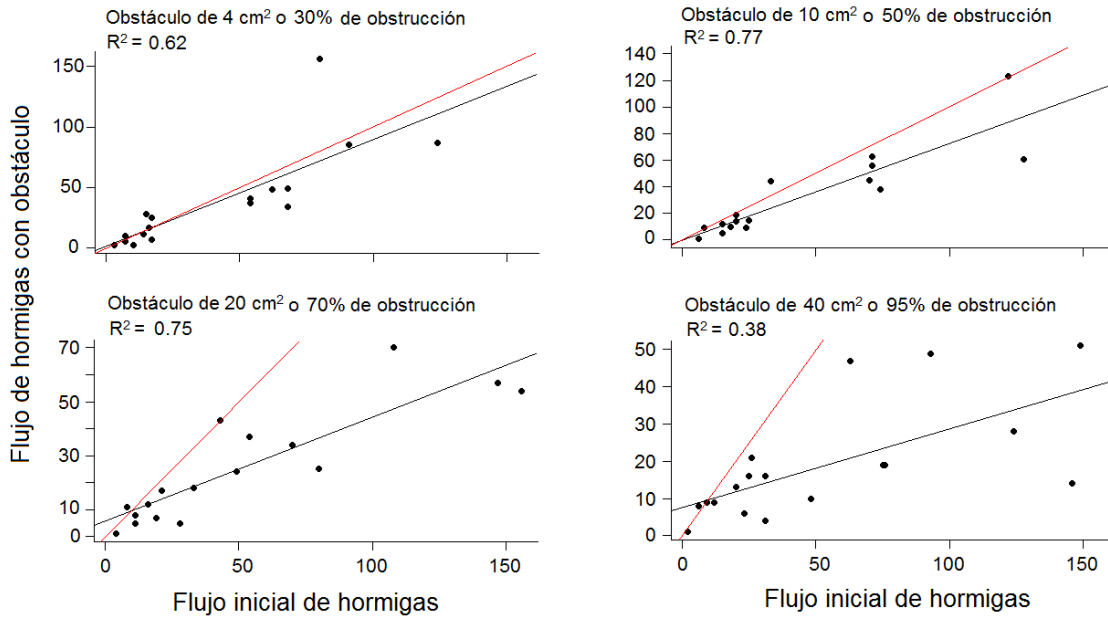


Figura 3.1.4. Relación entre el flujo de hormigas con obstáculo y el flujo inicial de hormigas (hormigas por minuto) para cada tamaño de obstáculo (MLS, obstáculo de 4 cm²: $F_{17} = 32.23$, $p < 0.0001$; obstáculo de 10 cm²: $F_{16} = 53.3$, $p < 0.0001$; obstáculo de 20 cm²: $F_{17} = 49.42$, $p < 0.0001$; obstáculo de 40 cm²: $F_{18} = 11.75$, $p = 0.003$). La línea negra representa el resultado del modelo lineal simple, mientras que la línea roja representa el modelo lineal con pendiente igual a 1 (i. e., la relación esperada si la obstrucción que produce el obstáculo dependiera únicamente del flujo de hormigas inicial en el sendero).

En concordancia, la probabilidad de remover un obstáculo dependió del costo solo cuando los obstáculos midieron 20 y 40 cm² (GLM, obstáculo de 4 cm² $D = 2.19$, $p = 0.14$; obstáculo de 10 cm² $D < 0.0001$, $p = 0.99$; obstáculo de 20 cm² $D = 7.01$, $p = 0.008$; obstáculo de 40 cm² $D = 12.5$, $p = 0.0004$; Fig. 3.1.5).

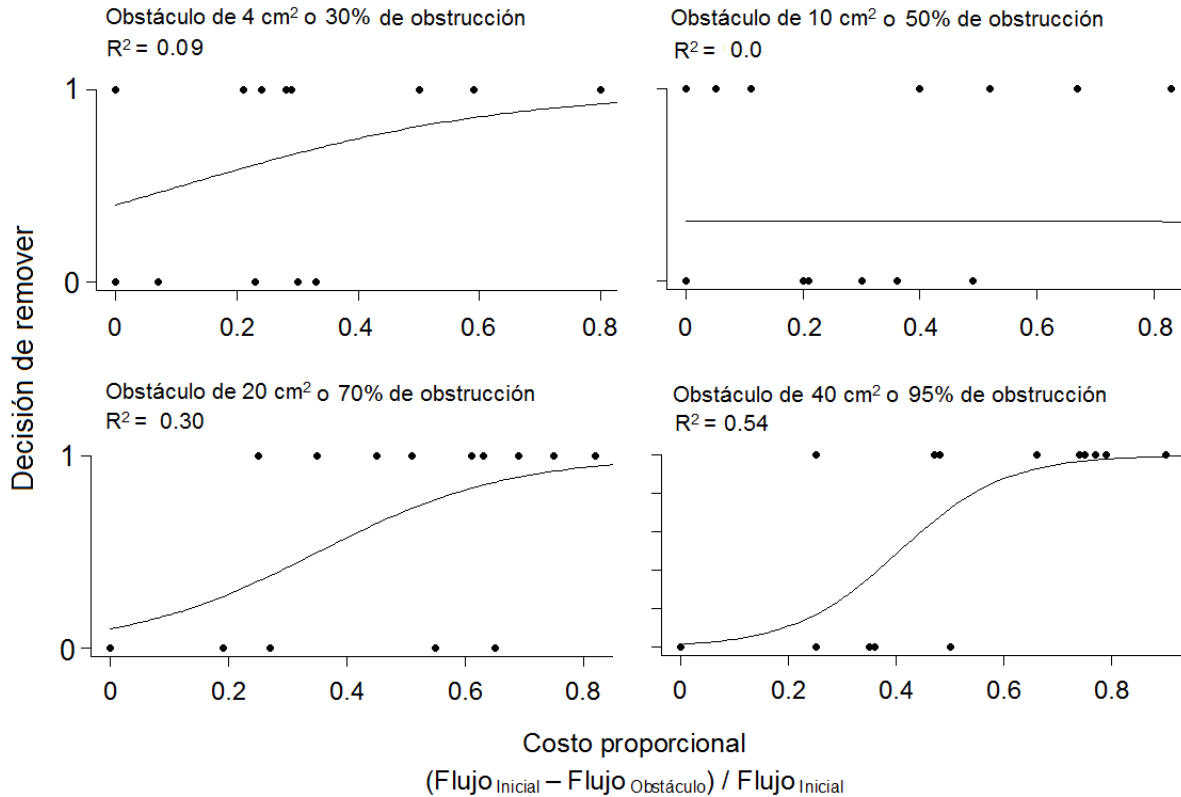


Figura 3.1.5. Decisión de remover un obstáculo (1 si hubo remoción y 0 si no) en función del costo proporcional para cada tamaño de obstáculo (GLM, obstáculo de 4 cm² D = 2.19, p = 0.14; obstáculo de 10 cm² D < 0.0001, p = 0.99; obstáculo de 20 cm² D = 7.01, p = 0.008; obstáculo de 40 cm² D = 12.5, p = 0.0004).

Por otra parte, esperaba que al aumentar el flujo de hormigas en el sendero el número de obreras removiendo disminuyera debido a la interferencia entre forrajeadora y limpiadora. En concordancia, encontré que el número de hormigas removiendo disminuyó con el aumento del flujo solo para los obstáculos de 40 cm² (GLM, obstáculos de 4 cm² D = 0.08, p = 0.96; obstáculo de 10 cm² D = 1.28, p = 0.26; obstáculos de 20 cm² D = 2.29, p = 0.32; obstáculos de 40 cm² D = 11.86, p = 0.002; Fig. S3.1.6). Pese a que al aumentar el número de hormigas removiendo aumentó el tiempo de remoción, para condiciones de flujo alto este aumento fue menor que para condiciones de flujo bajo (MLS, F₂₂ = 43.58, p < 0.0001, R² = 0.91; Fig. S3.1.7 y Tabla S3.1.2).

Modelo conceptual

Encontré que el beneficio bruto de la colonia (i. e., el flujo de hormigas inicial) fue constante con el tamaño de obstáculo para condiciones de flujo bajo y alto (MLS, flujo bajo: $F_{36} = 1.16$, $p = 0.28$, $R^2 = 0.005$ y flujo alto: $F_{38} = 0.3$, $p = 0.58$, $R^2 = 0.02$; Fig. 3.1.6). En condiciones de flujo alto, el beneficio neto (i. e., el número de hormigas por min que atravesaron el obstáculo) disminuyó, mientras que el costo (i. e., el número de hormigas por min que no pudieron atravesar el obstáculo) aumentó con el tamaño del obstáculo (GAM, beneficio neto: $F_{38} = 16.08$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.31$; costo: $F_{38} = 16.48$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.31$; Fig. 3.1.6). Acorde a esto, el número de hormigas removiendo aumentó con el tamaño del obstáculo (GAM, $F_{38} = 14.01$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.43$; Fig. 3.1.6). Por el contrario, en condiciones de flujo bajo el beneficio neto y el costo no fueron afectados por el tamaño del obstáculo (GAM, $F_{36} = 0.41$, $p = 0.52$, $R^2 = 0.01$ y $F_{36} = 1.18$, $p = 0.23$, $R^2 = 0.07$; respectivamente; Fig. 3.1.6), aunque el número de obreras removiendo aumentó con el tamaño del obstáculo (GAM, $F_{36} = 306.8$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.99$; Fig. 3.1.6).

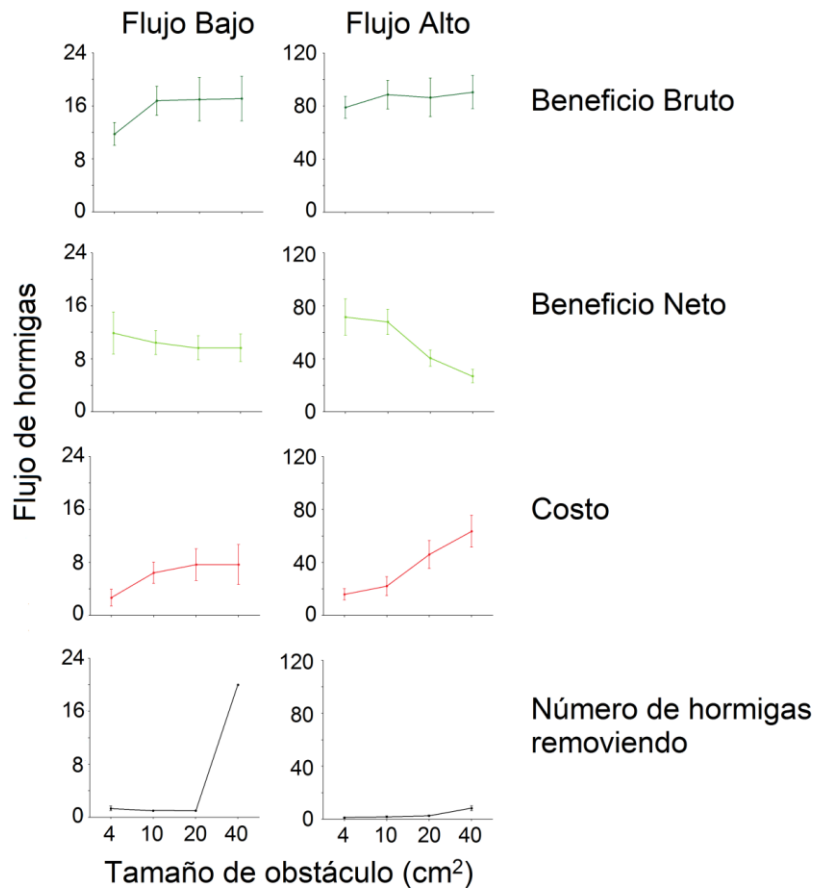


Figura 3.1.6. Relación entre el beneficio bruto, el beneficio neto, el costo, el número de hormigas removiendo y el tamaño de los obstáculos para condiciones de flujo bajo y alto (2 a 33 y 62 a 156 hormigas por minuto). En condiciones de flujo alto el beneficio neto, el costo y el número de hormigas removiendo dependió del tamaño de los obstáculos (beneficio bruto, MLS, $F_{38} = 0.3$, $p = 0.58$, $R^2 = 0.02$; beneficio neto, GAM, $F_{38} = 16.08$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.31$; costo, GAM, $F_{38} = 16.48$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.31$; número de limpiadoras, GAM, $F_{38} = 14.01$, $p = 0.0002$, $R^2 = 0.43$); mientras que en condiciones de flujo bajo el tamaño de los obstáculos no afectó los beneficios y costos aunque sí afectó el número de limpiadoras (beneficio bruto, MLS, $F_{36} = 1.16$, $p = 0.28$, $R^2 = 0.005$; beneficio neto, GAM, $F_{36} = 0.41$, $p = 0.52$, $R^2 = 0.01$; costo, GAM, $F_{36} = 1.18$, $p = 0.23$, $R^2 = 0.07$; número de limpiadoras, GAM, $F_{36} = 306.8$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.99$).

DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue evaluar los factores que determinan cuándo las hormigas deciden remover un obstáculo y cómo los costos y beneficios de la tarea de remoción determinan el número de obreras que remueven. Encontré que siempre que la reducción del flujo de hormigas superó el 50%, las hormigas removieron los obstáculos (i. e., cuando los

obstáculos midieron 20 y 40 cm² y las condiciones de flujo fueron altas). Además, al aumentar el tamaño del obstáculo el número de hormigas que remueven se cuadruplicó; mientras que al aumentar el flujo de hormigas en el sendero el número de hormigas removiendo disminuyó a la mitad. Esto sugiere que tanto factores intrínsecos como extrínsecos influyen sobre la decisión de resolver un problema y la forma en la cual se realiza dicha resolución.

Mis resultados sugieren que no existe una casta específica que exclusivamente realiza la limpieza de senderos, pese a que las obreras que limpian son más pequeñas que las que forrajean. Esto podría tener implicancias en los costos para la colonia, ya que según Bochynek et al. (2016) el costo de mantener una casta de hormigas diferente a la casta de forrajeadoras provoca que en algunas circunstancias el mantenimiento de un sendero sea desventajoso. Si bien en otras especies de *Atta* (e. g., *Atta colombica*, Howard, 2001) se ha demostrado que las obreras marcadas como limpiadoras tienen mayor probabilidad de desempeñar esta tarea que las obreras marcadas como forrajeadoras, ambos grupos transportan recursos al nido. En consecuencia, si bien existe un costo debido a que las obreras que remueven obstáculos no transportan recursos al nido durante la remoción, estas obreras no se encuentran inactivas a la espera de que un obstáculo interrumpa el flujo de hormigas sino que participan del forrajeo.

Considerando que las hormigas que removieron los obstáculos provenían del nido y del recurso (61.2 y 38.8 % de los casos de remoción, respectivamente), un exceso o una reducción significativa en las interacciones entre co-específicas cada lado del obstáculo podría ser dos tipos de mecanismos mutuamente no excluyentes que determinan la decisión de remover cuando el flujo de hormigas supera el 50%. Salvo en el momento de inicio del

forrajeo, el flujo de hormigas provenientes del nido es menor que el flujo de hormigas cargadas y descargadas que regresan (Bollazzi & Roces 2011). En consecuencia, cuando un obstáculo es colocado en medio de un sendero, genera embotellamiento de un lado y reducción de flujo del otro. En este caso, la tasa de interacción entre co-específicas aumenta en el lado del obstáculo opuesto al nido y disminuye en el sector más cercano a la entrada de la colonia. Cambios relevantes en el nivel de interacciones entre co-específicos (i. e., > al 50%) podrían ser una señal que dispare el comportamiento de remover. A favor de esta hipótesis sobre el papel de las interacciones, encontré que cuando los obstáculos fueron pequeños o cuando el flujo de hormigas fue bajo las hormigas no removieron; esto podría deberse a que las mismas pasaron por encima del obstáculo o lo bordearon y por lo tanto el flujo de hormigas y la tasa de interacción se mantuvieron similares a la condición sin obstáculo (ver Fig. S3.1.5). Las interacciones entre co-específicos son conocidas en insectos sociales por regular muchas funciones de la colonia. Por ejemplo, la elección de un sitio de nidificación, la deposición de feromonas, la ubicación de un nuevo recurso a explotar e incluso la remoción de obstáculos que limitan la altura del sendero (Gordon et al. 1993, Deneubourg et al. 2002, Depickère et al. 2004, 2008, Dussutour et al. 2009, Farji-Brener et al. 2010, Czaczkes et al. 2013, Bruce 2016). Nuevos estudios deberían poner a prueba esta hipótesis manipulando la densidad de hormigas en ambos lados del obstáculo para comprender mejor el mecanismo por el cual se decide remover el mismo.

Por otra parte, la densidad de hormigas óptima calculada para remover cada tamaño de obstáculo fue similar (~ 0.2 hormigas/cm², ver Fig. 3.1.3), lo que sugiere que el número de obreras se ajusta al tamaño del obstáculo. Este ajuste podría ser consecuencia de las capacidades de transporte de los individuos y de la interacción entre los mismos. Los

resultados sugieren que obstáculos muy grandes (de 40 cm²) requirieron un mayor número de hormigas para ser removidos. Otras tareas, como el transporte de presas, también están reguladas por las limitaciones o la ineficiencia de los individuos; por ejemplo, cuando el tamaño de la presa es muy grande el transporte es realizado por un número mayor de individuos (McCreery & Breed 2013). En cuanto a las interacciones entre los individuos, encontré que (1) paradójicamente, al aumentar el número de individuos removiendo, el tiempo de remoción aumentó (o sea, se redujo la eficiencia); y (2) cuando el flujo de hormigas fue alto y el obstáculo de 40 cm², el número de hormigas removiendo disminuyó a la mitad comparado con condiciones de flujo bajo. Por un lado, el primer resultado sugiere que pasado cierto umbral, existe interferencia entre las hormigas dedicadas a la remoción del obstáculo. Esto puede deberse a que la comunicación entre las obreras es poco efectiva para coordinar movimientos en común, incrementando la probabilidad de que se intente trasladar el obstáculo hacia diferentes direcciones y aumentando así el tiempo de remoción (Jarecki 2016). Por otro lado, el segundo resultado sugiere que las forrajeadoras y limpiadoras se interfieren entre sí. Cuando el flujo es alto, además de la obstrucción generada por el obstáculo, el incremento de hormigas ejerciendo tareas de remoción representa en sí mismo otro obstáculo para las obreras forrajeando, generando una mayor obstrucción. Un incremento en la cantidad de obreras removiendo incrementaría el nivel de embotellamiento y así, reduciría el ingreso de alimento a la colonia. Entonces, cuando el flujo es alto sería menos costoso asignar un menor número de obreras a la remoción porque reduciría el nivel de embotellamiento general ocasionado por la remoción del obstáculo. En conclusión, características propias de cada individuo y de las interacciones entre éstos podrían afectar la cantidad de individuos que resuelven un problema.

Muchos trabajos proponen que las hormigas cortadoras de hojas deberían regular su inversión en el mantenimiento de los senderos (Bochynek et al., 2016; Bruce, 2016; Farji-Brener et al., 2015; Howard, 2001; Lugo et al., 1973; Shepherd, 1982). Sin embargo, este es el primer trabajo que evalúa empíricamente cómo los costos y beneficios del mantenimiento de los senderos regulan la decisión de las hormigas de remover y el número de hormigas que participan en dicha tarea. Este estudio revela que tanto características intrínsecas como extrínsecas al problema determinan cuándo y cómo se resuelve, es decir, si los organismos sociales actúan individual o colectivamente. Además, ilustra cómo las limitaciones individuales (impuestas por la capacidad de cada individuo) y las sociales (impuestas por la interacción entre éstos) regulan el número de individuos que resuelven un problema, afectando los costos y beneficios que la colonia percibe.

¿VARIAS CABEZAS SON MEJORES QUE UNA? EFECTIVIDAD INDIVIDUAL Y COLECTIVA EN LA RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS EN HORMIGAS CORTADORAS DE HOJAS

RESUMEN

Una de las ventajas de los organismos que viven en grupo es que pueden resolver sus problemas de manera individual o colectiva. Conocer esto es importante para comprender mejor el origen y el mantenimiento de la vida en grupo. Sin embargo, los estudios sobre cuándo es más ventajosa una u otra estrategia son escasos. El objetivo de esta sección fue estudiar qué factores determinan las estrategias individuales y colectivas que las hormigas cortadoras de hojas utilizan para la limpieza de sus senderos de forrajeo. Particularmente, para cada estrategia de remoción evalué cómo la proporción de obstáculos removidos y el tiempo de remoción varían con el tamaño y la forma del obstáculo (características intrínsecas) y el flujo de hormigas en el sendero y el tipo de sendero (suelo o cemento; características extrínsecas). Coloqué en 10 nidos de *Atta cephalotes* obstáculos de diferentes tamaños y formas, en diferentes condiciones de flujo y tipos de sendero y comparé remociones individuales y colectivas (1 o 2-3 individuos, respectivamente). Encontré que la efectividad de ambas estrategias fue similar para obstáculos de diferentes tamaños y formas y en diferentes tipos de senderos, aunque los obstáculos muy grandes solo pudieron ser removidos colectivamente. Además, la proporción de éxitos en las remociones colectivas aumentaron mientras que para las individuales disminuyeron ante

incrementos en el flujo de hormigas en el sendero. Esto sugiere que la interferencia entre las hormigas forrajeando y 1 o 2-3 hormigas removiendo es similar pero que 2-3 hormigas tienen la capacidad para superar la resistencia al movimiento que ofrece el obstáculo y lidiar con las hormigas alrededor del mismo. Este trabajo ilustra una de las ventajas de la vida en grupo; la posibilidad de solucionar aquellos problemas que exceden las capacidades individuales mediante resoluciones colectivas.

PALABRAS CLAVE: *Atta cephalotes*, estrategias individuales y colectivas, factores intrínsecos y extrínsecos, resolución de problemas

INTRODUCCIÓN

Diariamente los organismos lidian con situaciones que interrumpen el desarrollo normal de sus actividades (i. e., problemas) y cuya falta de resolución puede generar costos para el individuo o grupo. Una ventaja de los organismos que viven en grupo es que pueden resolver un mismo problema de manera individual o colectiva; es decir, pueden invertir uno o más de un individuo a las actividades de resolución. Considerando que la falta o inadecuada resolución de un problema puede afectar negativamente la supervivencia y reproducción de los organismos, es de esperar que los mismos utilicen las estrategias más adecuadas para resolverlo. Por ejemplo, algunas especies de hormigas realizan transporte individual o cooperativo de las presas en función del tamaño de la mismas; presas pequeñas son transportadas individualmente mientras que presas grandes son transportadas colectivamente (Detrain & Deneubourg 1997, Powell & Franks 2006, Cerdá et al. 2009). Ambos tipos de estrategias poseen costos y beneficios los cuales, dependiendo del problema y su contexto, determinan cuándo es más ventajoso responder de una u otra manera.

La principal ventaja de las resoluciones individuales en animales sociales es el bajo costo asociado al número de individuos que participan. Sin embargo, los problemas que superan la capacidad cognitiva o física de cada individuo no pueden ser resueltos individualmente, puesto que requieren una considerable inversión energética en términos de tiempo (Laland 2004, Krause et al. 2010, Czaczkes & Ratnieks 2013). En cambio, las resoluciones colectivas permiten resolver problemas complejos de manera rápida y efectiva (Melis et al. 2006, Liker & Bókony 2009). Por ejemplo, algunas especies de hormigas transportan presas más rápido en grupo que individualmente (Czaczkes & Ratnieks 2013).

Además, las resoluciones colectivas suelen ser súper-eficientes; es decir, el desempeño del grupo es mayor a la suma del desempeño de cada individuo actuando por separado (Franks 1986, Traniello & Beshers 1991, Robson & Traniello 1998, Franks et al. 2001, Czaczkes & Ratnieks 2013). Otra ventaja de este tipo de resoluciones es que ofrecen mejores oportunidades de supervivencia y reproducción; por ejemplo, las cucarachas en grupo seleccionan refugios de mejor calidad que individualmente (Canonge et al. 2011). Sin embargo, este tipo de resoluciones tiene también costos: requiere cooperación y comunicación entre los individuos, lo que puede disminuir su eficiencia debido a la falta de sincronización o de quórum (Röschard & Roces 2003, Thomas & Framenau 2005), y asigna individuos a una tarea cuando podrían estar involucrados en otra. Discernir en qué contextos es más adecuada una u otra estrategia es importante para comprender la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo.

La limpieza de los senderos de forrajeo que realizan las hormigas cortadoras de hojas es un comportamiento que permite estudiar las estrategias de resolución de los problemas. Como fue descrito en capítulos anteriores, estas hormigas poseen un extenso sistema de senderos de forrajeo que mantienen libres de hojarasca (Hölldobler & Wilson 1990). Pueden limpiar hasta 2730 m de sendero cada año (Howard 2001), lo cual incluye remover material vegetal de diferente tamaño y forma que cae naturalmente sobre el sendero (e. g., hojas, palos, frutos), en distintas condiciones de flujo de hormigas y tipos de terreno (e. g., flujo alto o bajo, en senderos construidos sobre suelos más o menos irregulares). La remoción de estos obstáculos puede ser desempeñada por uno o varios individuos que transportan cooperativamente el obstáculo o lo fragmentan en pequeños pedazos que luego mueven del sendero (Howard 2001). El número de hormigas que

participan de la remoción de un obstáculo depende del tamaño del mismo y del flujo de hormigas en el sendero (ver Sección 3.1). La cantidad de obreras removiendo se incrementa ante aumentos en el tamaño del obstáculo y se reduce con incrementos en el flujo. Además, para un mismo tamaño de obstáculo y condición de flujo, mientras más hormigas remuevan mayor es el tiempo de remoción (Sección 3.1). Teniendo en cuenta estos resultados, el objetivo de esta sección fue estudiar cómo características intrínsecas y extrínsecas al obstáculo afectan las estrategias de remoción determinando en qué contextos es más adecuada una estrategia individual o una colectiva.

En este trabajo planteo que las estrategias de remoción dependen del tamaño y la forma del obstáculo (características intrínsecas), y del flujo de hormigas en el sendero y el tipo de sustrato sobre el cual está construido el sendero (características extrínsecas) porque la efectividad (definida como la combinación entre eficacia y eficiencia, es decir, entre la capacidad de lograr un resultado y la capacidad de lograr dicho resultado con el mínimo de recursos posibles, respectivamente) varía según la estrategia empleada (Fig. 3.2.1). Por un lado, a medida que un obstáculo aumenta su tamaño o su forma es más rectangular, la efectividad con la que una hormiga lo remueve disminuye porque el obstáculo ofrece mayor resistencia al movimiento o afecta la maniobrabilidad. Por ejemplo, fragmentos más rectangulares poseen más probabilidad de rozar con el suelo o trabarse en la vegetación lindante al sendero que fragmentos más cuadrados, aparte de imponer a las hormigas un mayor gasto energético para mantener equilibrio (Detrain & Deneubourg 1997, Moll et al. 2010, 2012, 2013). Mientras que cuando la remoción es colectiva, la efectividad varía según una función cuadrática con el tamaño y la forma (Fig. 3.2.1A). Al principio la efectividad es baja porque al ser pequeño o cuadrado varios individuos removiendo

interfieren entre sí. A medida que el obstáculo es más grande o rectangular la interferencia entre los individuos disminuye, entonces la efectividad aumenta hasta cierto umbral y luego disminuye cuando se superan las capacidades de transporte de los individuos involucrados. Según esta lógica, obstáculos pequeños o cuadrados serán removidos individualmente y obstáculos grandes o rectangulares serán removidos colectivamente (Fig. 3.2.1A).

Por otro lado, a medida que el flujo de hormigas en el sendero aumenta o el terreno del sendero es más irregular, la efectividad de la remoción disminuye debido a la interferencia entre limpiadoras y forrajeadoras y a la dificultad de mover el obstáculo en un terreno irregular, respectivamente (Fig. 3.2.1B). Además, esta variación en la efectividad de la remoción será diferente según el tipo de estrategia utilizada. Así la pendiente de la relación efectividad-flujo será menor cuando las hormigas remuevan colectiva en vez de individualmente porque la interferencia entre forrajeadoras y limpiadoras es mayor (hay más hormigas removiendo). La relación efectividad-irregularidades en el terreno también será menor cuando las hormigas remuevan colectivamente debido a que hay mayor probabilidad de que las características individuales (“taras”) de cada individuo imposibiliten el transporte (e. g., Amador-Vargas 2012, Modlmeier et al. 2014a). Considerando que en general las resoluciones colectivas son más efectivas que las individuales (humanos: Pavitt 1998, chimpancé: Melis et al. 2006, gorrión: Liker & Bókony 2009, cucarachas: Canonge et al. 2011, hormigas: Czaczkes & Ratnieks 2013), en condiciones de flujo bajo o en senderos sobre terreno regular, las remociones colectivas serán más efectivas que las individuales. Mientras que cuando el flujo sea alto o en senderos sobre terreno irregular los obstáculos serán removidos individualmente (Fig. 3.2.1B). Siguiendo estos modelos conceptuales, en esta sección evalúo cómo varía la

efectividad de la remoción de obstáculos individual o colectivamente de acuerdo a las características intrínsecas (tamaño y forma) y extrínsecas (flujo de hormigas e irregularidades del sendero) al obstáculo.

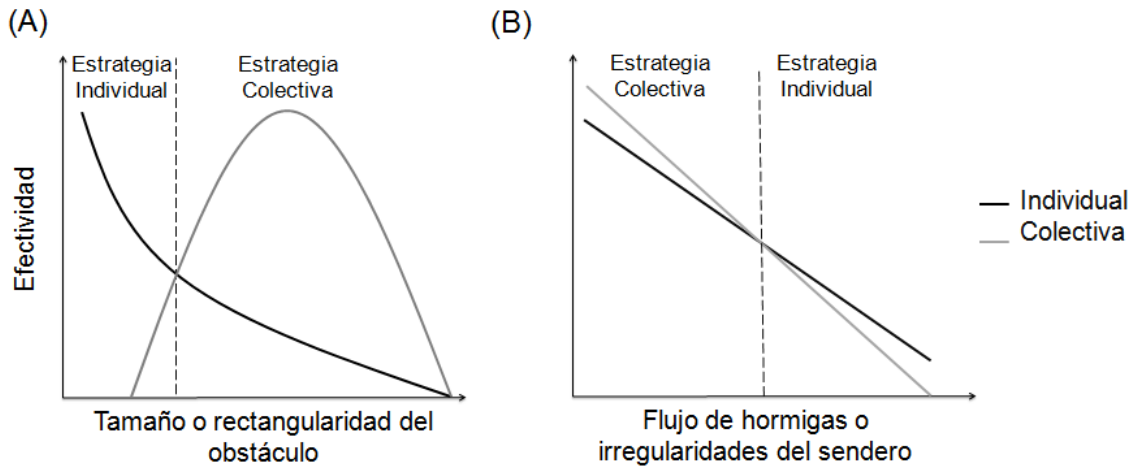


Figura 3.2.1. Modelo conceptual sobre cómo varía la efectividad con el tamaño y la forma del obstáculo (características intrínsecas; A) y el flujo de hormigas y la irregularidad del sendero (características extrínsecas; B) para las remociones individuales y colectivas. La línea punteada indica cuándo es más ventajosa una remoción individual (I) o una colectiva (C). En el panel (A) se observa que mientras más grande o rectangular un obstáculo, menos efectivo es un individuo en removerlo porque el obstáculo ofrece mayor resistencia al transporte o tiene menor maniobrabilidad. Por el contrario, cuando la remoción es colectiva, al principio la efectividad es menor que en una respuesta individual porque al ser el obstáculo pequeño o cuadrado los individuos removiendo interfieren entre sí. A medida que el obstáculo es más grande o rectangular la interferencia entre los individuos disminuye hasta cierto umbral ya que luego el tamaño y la forma del obstáculo superan las capacidades de transporte de los individuos involucrados. En el panel (B) se observa que al aumentar el flujo de hormigas o las irregularidades del sendero, la efectividad individual y colectiva disminuyen debido a la interferencia entre las forrajeadoras y limpiadoras o a las irregularidades del sendero que dificultan el transporte. Al principio, la efectividad es mayor colectivamente si consideramos que las resoluciones colectivas suelen ser más eficaces y/o eficientes que las individuales; pero la relación efectividad-flujo y efectividad-irregularidades disminuyen más rápido cuando la remoción es colectiva porque la interferencia entre forrajeadoras y limpiadoras es mayor o hay mayor probabilidad que las tasas de cada individuo imposibiliten el transporte.

METODOLOGÍA

Para estudiar las estrategias de remoción que utilizan las hormigas cortadoras de hojas trabajé con 10 nidos de *Atta cephalotes* en la Estación Biológica La Selva de la

Organización para Estudios Tropicales (10°26' N, 83°59' O) entre febrero y marzo de 2016 (para más detalles del área de estudio ver Introducción del Capítulo 3).

En cada nido seleccioné senderos de ancho similar (media \pm EE, 8.8 ± 0.4 cm) y en el medio de cada uno a unos 5-20 m del nido coloqué diferentes tamaños y formas de obstáculos, en diferentes condiciones de flujo y en senderos con diferente grado de irregularidad (liso vs rugoso). Los obstáculos fueron realizados con hojas de la especie vegetal más común de la hojarasca (*Protium pittieri*). Para evitar que las obreras consideraran los obstáculos como recurso dejé los fragmentos de hoja al sol durante 2 días. En ningún caso observé que los obstáculos fueran transportados en dirección al nido. Para obtener diferentes condiciones de flujos realicé los ensayos en momentos con diferente actividad de hormigas. Para medir el flujo de hormigas conté el número de hormigas cargadas y descargadas, en ambos sentidos, que pasaban por un punto imaginario del sendero. Para muestrear sobre senderos lisos o rugosos, aproveché una situación natural que ocurre en el área de estudio: las hormigas utilizan los caminos de cemento (terreno liso) que existen en el sitio, además de sus tradicionales senderos en el suelo de la selva (terreno rugoso; Fig. 3.2). Evalué una remoción individual y una colectiva por nido para todos los tratamientos. Para lograr esto, comencé el experimento en el momento en el que un individuo decidió remover el obstáculo. Dado que al aumentar el número de individuos removiendo aumenta el tiempo de remoción (ver Fig. 3.1.3), para que las comparaciones fueran equivalentes en el caso de las remociones colectivas permití que 2-3 hormigas movieran el obstáculo y en el caso de las individuales 1 hormiga para todos los tratamientos y nidos. Decidí que las remociones colectivas fueran realizadas por 2 o 3 individuos porque los obstáculos más chicos, de 10 y 20 cm², fueron removidos en promedio por 2 ± 0.45 y

2.7 ± 0.47 hormigas respectivamente (media \pm EE; ver Sección 3.1). Para lograr esto retiré con una pinza los individuos de más que intentaban remover el obstáculo. En ningún caso observé que esto modificara el comportamiento de la/as hormigas removiendo.

Para determinar cómo afecta el tamaño del obstáculo, coloqué obstáculos cuadrados de (1) 10 cm^2 ($3.1 \times 3.1 \text{ cm}$); (2) 20 cm^2 ($4.5 \times 4.5 \text{ cm}$); (3) 40 cm^2 ($6.3 \times 6.3 \text{ cm}$); y (4) 60 cm^2 ($7.7 \times 7.7 \text{ cm}$), en condiciones de flujo alto (197 ± 9.1 hormigas por min, media \pm EE) y senderos sobre el suelo (Fig. 3.2.2). El obstáculo más chico que utilicé fue de 10 cm^2 porque tamaños más chicos (e. g., 4 cm^2) provocaron una disminución mínima en el flujo de hormigas ($\sim 20\%$) y por lo tanto no siempre fueron removidos del sendero (ver Sección 3.1). Mientras que el obstáculo más grande fue de 60 cm^2 para evaluar un caso extremo en el que ambas estrategias de remoción se verían afectadas negativamente.



Figura 3.2.2. Fotos de los obstáculos utilizados para evaluar el efecto de su tamaño sobre las estrategias de remoción. Se observa cada uno de los tamaños utilizados en relación con el ancho del sendero. Créditos de la foto: A. M. Alma.

Para determinar cómo afecta la forma del obstáculo, el flujo y el suelo, utilicé obstáculos de 20 cm^2 ya que la probabilidad de concretar la tarea de remoción y el tiempo de remoción fueron similares entre las remociones colectivas e individuales (ver sección “Resultados”). Esto me permitió evaluar el efecto que otros factores tienen sobre la efectividad de las estrategias de resolución. Para determinar cómo afecta la forma del obstáculo, coloqué obstáculos de 20 cm^2 con las siguientes relaciones entre largo y ancho:

(1) 1 (4.5×4.5 cm); (2) 2 (3.15×6.3 cm); (3) 4 (2.2×9.0 cm); y (4) 11 (1.3×15.0 cm), en condiciones de flujo alto (205 ± 2.01 , media \pm EE) y senderos sobre el suelo. Los obstáculos rectangulares fueron colocados de manera perpendicular al sendero (Fig. 3.2.3).



Figura 3.2.3. Fotos de los obstáculos utilizados para evaluar el efecto de su forma sobre las estrategias de remoción. Se observa cada uno de las formas utilizados en relación con el ancho del sendero. En el extremo superior izquierdo se observa la relación entre el largo y el ancho del obstáculo. Créditos de la foto: A. M. Alma.

Para determinar cómo afecta el flujo de hormigas sobre las estrategias de remoción de obstáculos, coloqué obstáculos de 20 cm^2 (4.5×4.5 cm) en condiciones de flujo que variaron de 32 a 572 hormigas por minuto. Utilicé senderos construidos sobre el suelo. Por último, para determinar cómo afectan las irregularidades del sendero coloqué obstáculos

cuadrados de 20 cm² en senderos construidos sobre el suelo y sobre el cemento. Los nidos seleccionados presentaban senderos con ambas condiciones. Para determinar si estos dos tipos de sendero generan diferencias en la velocidad de transporte de las hormigas analicé la velocidad de 3 individuos por nido en cada una de las condiciones en los 10 nidos de *A. cephalotes*. Para estimar la velocidad medí el tiempo que cada individuo demoró en atravesar 10 cm del sendero en el suelo y en el cemento.

Para evaluar la efectividad de las remociones individuales y colectivas filmé la remoción desde que se acercó la primera hormiga hasta que el obstáculo fue removido del sendero o abandonado. Utilicé una filmadora Cannon Rebel T3i a 30 cuadros por segundo y 1280×720 pixeles (alta definición). Los senderos fueron filmados con una regla colocada paralela a la dirección de movimiento de las hormigas, y para evitar distorsiones filmé desde arriba y perpendicularmente al sendero (Figs. 3.2.2 y 3.2.3). Para analizar los videos utilicé el software Kinovea 0.8.15 ([http:// www.kinovea.org/en](http://www.kinovea.org/en)). Para estimar la efectividad estimé la eficacia y eficiencia de las remociones. La *eficacia* de remoción fue estimada como la proporción de éxitos en la remoción de obstáculos del sendero. Si bien en todos los experimentos 1 o 2-3 hormigas empezaron a remover, en algunos tratamientos la/s hormigas abandonaron el obstáculo en el sendero (i. e., fracasaron en la remoción). La *eficiencia* de remoción fue estimada como el tiempo desde que la primera hormiga empezó la remoción hasta que el obstáculo fue removido del sendero (los casos en los que el obstáculo, entero o fragmentado, fue abandonado no fueron considerados para esta variable). Estos dos componentes de la efectividad revelan procesos y características diferentes de la actividad de remoción, por lo que fueron evaluados por separado. La eficacia revela si las hormigas son capaces de concretar la tarea, mientras que la eficiencia -

medida en términos de tiempo- revela la capacidad de transporte (i. e., cuánta masa son capaces de transportar las obreras) y coordinación cuando las hormigas actúan colectivamente. Además, en el caso de los tratamientos con diferentes formas de obstáculo calculé la proporción de obstáculos removidos por el extremo o el costado del obstáculo (Fig. S3.2.1). Los casos en los que fue imposible diferenciar si la/s hormigas removían de uno y otro lugar y en los que hubo fragmentación del obstáculo fueron excluidos de esta medición. Por último, considerando que la velocidad de transporte aumenta con el tamaño de la hormiga medí a las hormigas que removieron desde la cabeza hasta el extremo del gáster; y para los casos en los que las hormigas fragmentaron el obstáculo medí la forma (largo/ancho), el área y la masa de los fragmentos.

Análisis estadístico

A pesar de que mis predicciones establecían una relación cuadrática entre la efectividad de las remociones colectivas y las características intrínsecas y extrínsecas, para analizar estos datos utilicé modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) porque los datos mostraron tendencias lineales. Utilicé el programa estadístico RStudio (R Development Core Team 2010) y los paquetes estadísticos MASS (Venables & Ripley 2002) y nlme (Pinheiro et al 2016). Para analizar el efecto del tamaño del obstáculo utilicé GLMMs donde las variables respuestas fueron la proporción de éxitos y fracasos en la remoción con distribución Binomial o el tiempo de remoción con distribución Normal (la variable fue log-transformada). Como factores fijos usé la interacción entre las estrategias de remoción (i. e., individual o colectiva) y el tamaño del obstáculo, como co-variables el tamaño de las hormigas que removieron (en el caso de las remociones colectivas utilicé la media del tamaño) y el flujo de hormigas en el sendero y como factor aleatorio el nido. Para analizar

el efecto de la forma del obstáculo usé GLMMs donde las variables respuestas fueron la proporción de éxitos y fracasos en la remoción con distribución Binomial, la proporción de obstáculos removidos por el extremo o el costado con distribución Binomial o el tiempo de remoción con distribución Normal. Como factores fijos usé la interacción entre las estrategias de remoción y la forma del obstáculo, como co-variables el tamaño de las hormigas que removieron y el flujo de hormigas y como factor aleatorio el nido. Para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad en el caso del modelo del tiempo de remoción modelé la varianza en función del flujo de hormigas.

Para analizar el efecto del flujo de hormigas en el sendero categoricé el flujo como: (1) bajo (de 31 a 96 hormigas por minuto); (2) medio (de 103 a 181 hormigas por minuto); y (3) alto (de 208-572 hormigas por minuto). Para analizar su efecto utilicé GLMMs donde las variables respuestas fueron la proporción de éxitos y fracasos en la remoción con distribución Binomial o el tiempo de remoción con distribución Normal. Como factor fijo usé la interacción entre las estrategias de remoción y las categorías de flujo, como co-variable el tamaño de las hormigas removiendo y como factor aleatorio el nido. Además, en el modelo del tiempo de remoción incluí la masa de los obstáculos debido a que en algunos casos las hormigas solo removieron un pedazo del obstáculo, y para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad modelé la varianza en función del flujo de hormigas. Finalmente, para analizar el efecto del tipo de sendero (i. e., cemento versus suelo) usé GLMMs donde las variables respuestas fueron la proporción de éxitos y fracasos en la remoción con distribución Binomial o el tiempo de remoción con distribución Normal (la variable fue log-transformada). Como factores fijos usé la interacción entre las estrategias de remoción y el tipo de sendero, como co-variables el tamaño de las hormigas

removiendo, el flujo de hormigas y para el caso del tiempo de remoción la masa de los obstáculos y como variable aleatoria el nido. Las variables predictivas tamaño de obstáculo, forma de obstáculo y flujo de hormigas en el sendero fueron introducidas en los modelos como factores ordenados.

Considerando que los datos provenientes del muestreo con el obstáculo de 20 cm², cuadrado, en condiciones de flujo alto y sobre el suelo fueron utilizado para los análisis de las hipótesis propuestas, corregí el valor de significancia según: $\alpha/(m+1-k)$, donde m es igual al número de contrastes realizados y k es el número de hipótesis evaluadas.

RESULTADOS

Características intrínsecas

El tamaño del obstáculo afectó la proporción de éxitos en la remoción de obstáculos; al aumentar el tamaño la proporción de éxitos en la remoción disminuyó (GLMM, tamaño del obstáculo: $\chi^2 = 12.61$, $p = 0.01$; Fig. 3.2.4A y Tabla S3.2.1). Sin embargo, si bien los obstáculos de 60 cm² solo pudieron ser removidos colectivamente no encontré interacción entre el tipo de estrategia y el tamaño del obstáculo (GLMM, interacción: $\chi^2 = 0.43$, $p = 0.93$; Fig. 3.2.4A y Tabla S3.2.1). Además, tanto para las estrategias individuales como para las colectivas, al aumentar el tamaño del obstáculo, el tiempo de remoción aumentó (GLMM, L-Ratio = 27.74, $p < 0.0001$; Fig. 3.2.4B y Tabla S3.2.2) aunque para las estrategias individuales y colectivas fue similar independientemente del tamaño del obstáculo (interacción: $\chi^2 = 3.82$, $p = 0.15$; Tabla S3.2.2).

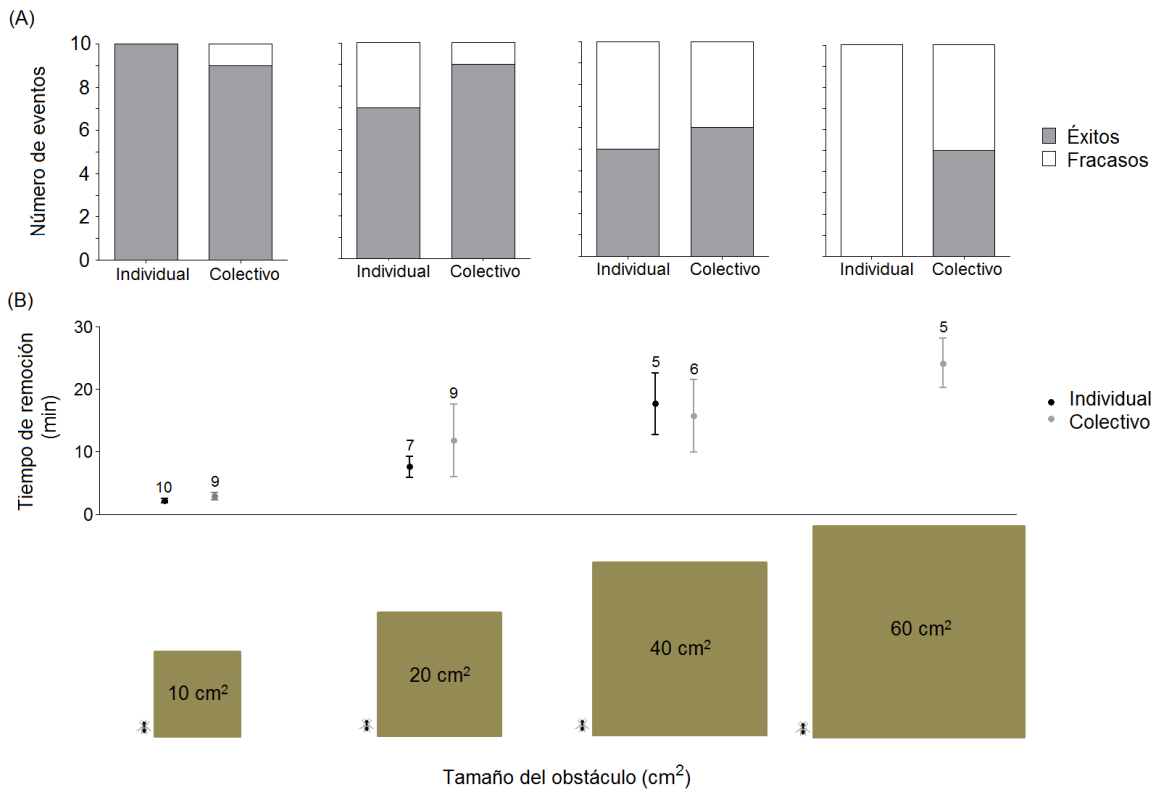


Figura 3.2.4. Frecuencia de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero para cada tamaño de obstáculo (10, 20, 40 y 60 cm²) cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (A) y tiempo de remoción (media ± EE) en función del tamaño de obstáculo cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (B). Debajo de los paneles se representa cada tamaño de obstáculo en relación al tamaño medio de las obreras de *Atta cephalotes* (~ 6 mm, AMA datos no publicados). Los números encima de cada punto en el panel B corresponden al número de muestras que obtuve. Los obstáculos de 60 cm² fueron siempre abandonados en el caso de las remociones individuales, por lo que no obtuve datos de tiempo de remoción.

Con respecto a la forma del obstáculo, encontré que la proporción de éxitos en la remoción de obstáculos fue mayor cuando las hormigas removieron colectivamente que cuando lo hicieron individualmente para todas las formas evaluadas (GLMM, estrategia de remoción: $\chi^2 = 11.21$, $p = 0.0008$; interacción: $\chi^2 = 2.57$, $p = 0.46$; Fig. 3.2.5A y Tabla S3.2.3). Sin embargo, el tiempo de remoción fue similar entre las estrategias de remoción conforme el obstáculo fue más alargado (GLMM, interacción: $\chi^2 = 4.38$, $p = 0.22$; Fig. 3.2.5B y Tabla S3.2.4). Por último, la proporción de remociones por el extremo y el

costado del obstáculo fue similar entre las estrategias de remoción y las formas del obstáculo (GLMM, interacción: $\chi^2 = 5.10$, $p = 0.16$; Fig. S3.2.2 y Tabla S3.2.5).

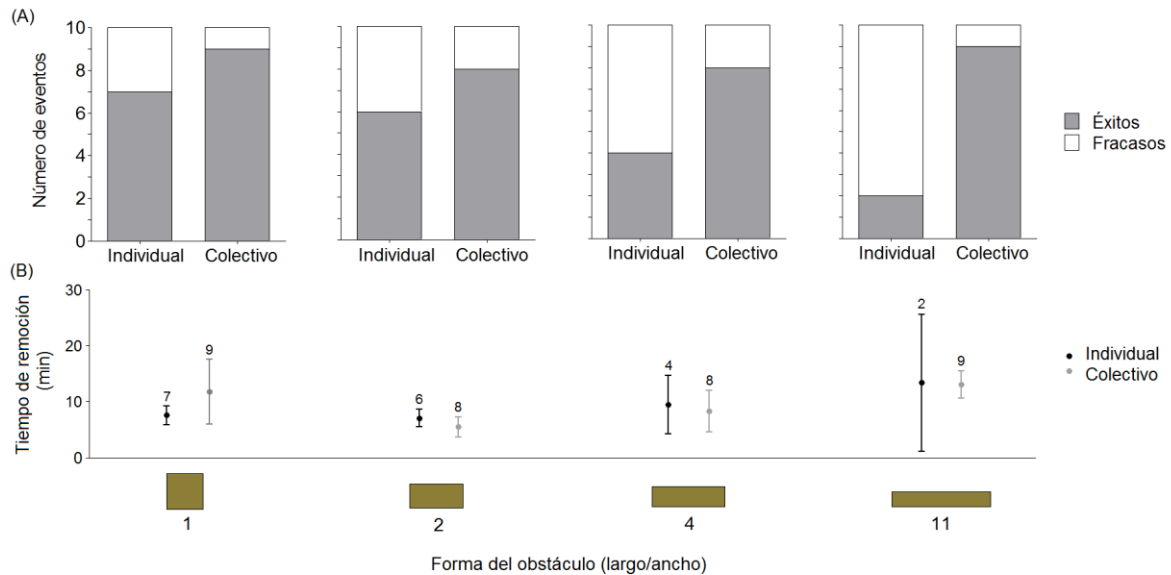


Figura 3.2.5. Frecuencia de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero para cada forma de obstáculo (1: 4.5×4.5 cm, 2: 3.15×6.3 cm, 4: 2.25×9 cm y 11: 1.3×15 cm) cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (A) y tiempo de remoción (media \pm EE) en función de la forma del obstáculo cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (B). La forma fue medida como el largo dividido por el ancho del obstáculo. Los números encima de cada punto en el panel B corresponden al número de muestras que obtuve.

Características extrínsecas

El flujo de hormigas en el sendero y la estrategia de remoción afectaron la proporción de éxitos en la remoción de obstáculos. Al aumentar el flujo de hormigas la proporción de éxitos de remoción de forma individual disminuyó, mientras que para las remociones colectivas la proporción de éxitos aumentó (GLMM, interacción: $\chi^2 = 6.17$, $p = 0.04$; Fig. 3.2.6A y Tabla S3.2.6). Sin embargo, para ambas estrategias de remoción el tiempo de remoción tendió a aumentar con el incremento en el flujo de hormigas en el sendero (GLMM, flujo de hormigas: $\chi^2 = 4.59$, $p = 0.10$; Fig. 3.2.6B y Tabla S3.2.7).

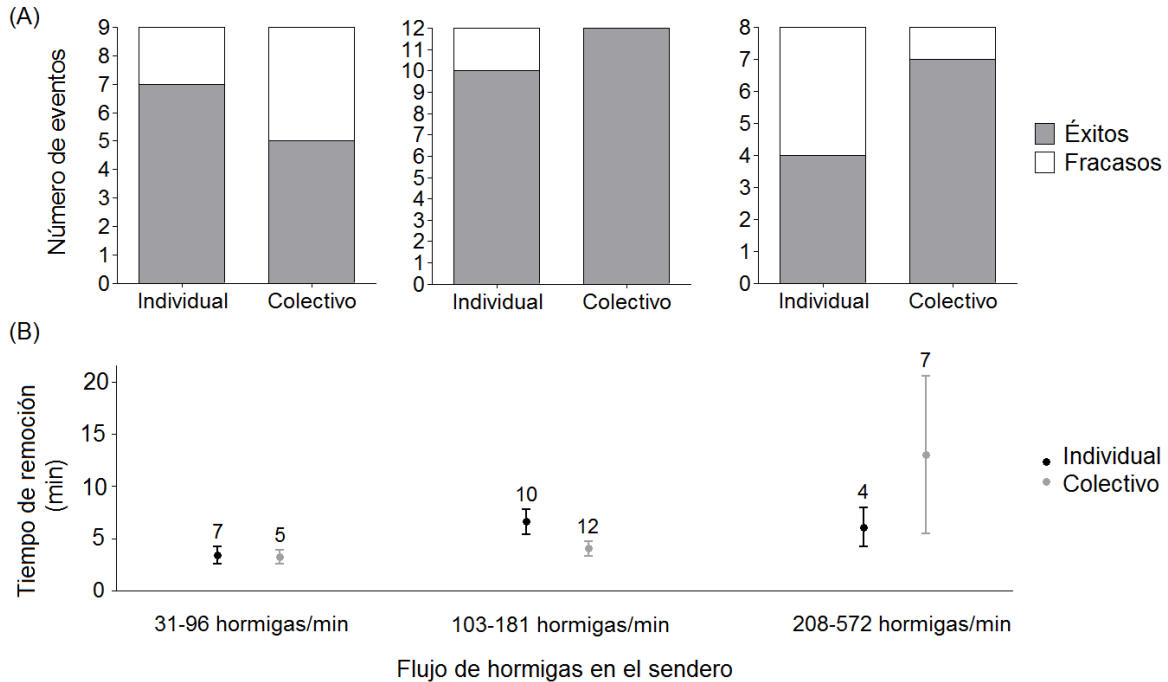


Figura 3.2.6. Frecuencia de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero para cada condición de flujo de hormigas en el sendero cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (A) y tiempo de remoción (media \pm EE) en función del flujo de hormigas en el sendero cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (B). Los números encima de cada punto en el panel B corresponden al número de muestras que obtuve.

Por último, el tipo de sendero (i. e., si el sendero estaba construido sobre el suelo o el cemento) afectó la velocidad de transporte de las hormigas: sobre el cemento las hormigas caminaron un 45% más rápido que sobre el suelo (Prueba t pareada, $t = 5.52$, $df = 29$, $p < 0.001$). Sin embargo, la proporción de éxitos en la remoción de obstáculos fue similar entre ambos tipos de sendero y las estrategias de remoción (GLMM, interacción: $\chi^2 = 0$, $p = 1$; Fig. S3.2.3A y Tabla S3.2.8), y para ambos tipos de estrategias el tiempo de remoción fue mayor en los senderos sobre el suelo que sobre el cemento (GLMM, tipo de sendero: $\chi^2 = 5.78$, $p = 0.02$ e interacción: $\chi^2 = 0.005$, $p = 0.94$; Fig. S3.2.3B y Tabla S3.2.9).

DISCUSIÓN

La hipótesis de este trabajo planteaba que las estrategias que las hormigas emplean para remover obstáculos del sendero dependían de las características intrínsecas y extrínsecas del obstáculo, las cuales afectan diferencialmente la efectividad de las remociones individuales y colectivas. Para estudiar esto analicé la eficacia como la proporción de remociones exitosas (i. e., de remociones que se concretaron) y la eficiencia de las remociones como el tiempo de remoción. Encontré que (1) los obstáculos muy grandes solo pudieron ser removidos del sendero de manera colectiva; (2) sin importar la forma del obstáculo, colectivamente las hormigas tuvieron mayor probabilidad de éxito que individualmente; (3) al aumentar el flujo de hormigas en el sendero la probabilidad de éxito aumentó para las remociones colectivas y disminuyó para las remociones individuales; y (4) el tipo de sendero no afectó diferencialmente la efectividad de las remociones individuales y colectivas. Estos resultados se ilustran en la Figura 3.2.7.

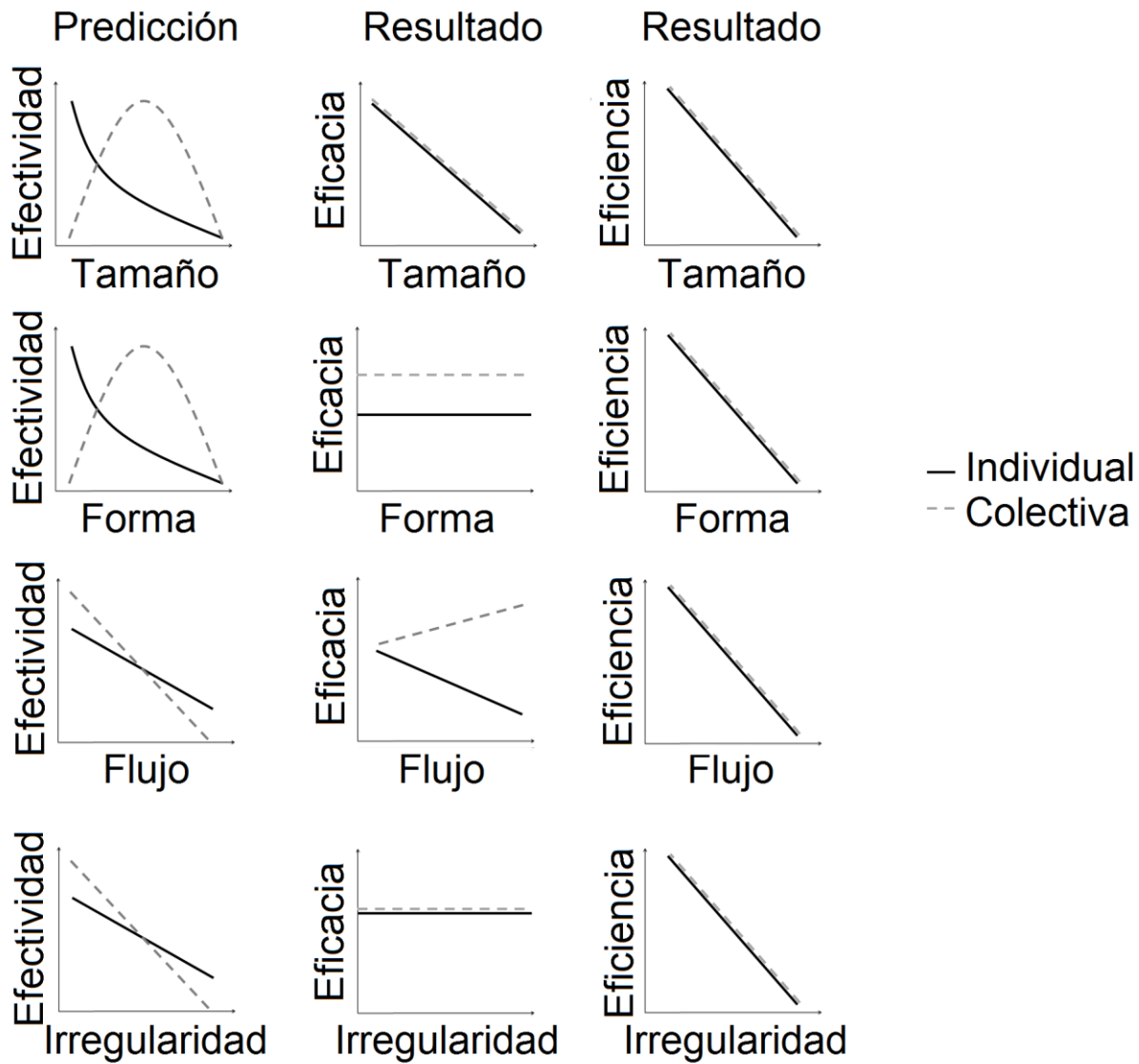


Figura 3.2.7. Esquema de las predicciones según la hipótesis del trabajo y los resultados obtenidos. Se muestra la relación esperada entre la efectividad (i. e., eficacia y eficiencia) y las características intrínsecas y extrínsecas al obstáculo y los resultados de eficacia y eficiencia para las remociones individuales (línea negra) y colectivas (línea punteada gris). La pendiente de las rectas es solo a modo ilustrativo.

Con respecto a las características intrínsecas, los obstáculos más grandes (de 60 cm²) solo pudieron ser removidos con éxito cuando las hormigas actuaron colectivamente, los intentos individuales terminaron siempre en fracasos. Otros trabajos demuestran que las hormigas transportan colectivamente aquellos ítems que por su tamaño ofrecen mayor resistencia al movimiento superando la capacidad individual de cada hormiga (Czaczkes & Ratnieks 2013, McCreery & Breed 2013). El tamaño máximo de las cargas que transportan las obreras de *A. cephalotes* es 3.5 cm² (Farji-Brener et al. 2011), es decir cargas ~ 17 veces más chicas que el obstáculo más grande que coloqué en el sendero. Por lo tanto, es posible que estos obstáculos solo pudieran ser removidos colectivamente debido a que superan la capacidad de transporte individual. Además, esperaba que cuando el obstáculo fuese muy pequeño las remociones colectivas fueran menos efectivas que las individuales porque los individuos interfieren entre sí. Sin embargo, encontré que para los obstáculos de 10 a 40 cm² la efectividad de las remociones colectivas e individuales fue similar. Esto podría deberse a que un obstáculo de 10 cm² y/o la cantidad de hormigas en los experimentos (entre 2 o 3 individuos) son insuficientes para que las obreras interfieran entre sí. Sin embargo, estudios con obstáculos más pequeños o comparar remociones individuales con remociones realizadas por más de 2 o 3 individuos es inviable considerando que la presencia de obstáculos más chicos representa un bajo costo para la colonia y por lo tanto no son removidos y que los obstáculos de 10 y 20 cm² son removidos en promedio por 2 o 3 hormigas en condiciones naturales (ver resultados de la Sección 3.1).

Además del tamaño del obstáculo, esperaba que la forma del mismo afectara diferencialmente a cada una de las estrategias de remoción provocando que (1) obstáculos cuadrados fueran removidos individualmente debido a que colectivamente las hormigas

interfieren entre sí, y (2) obstáculos rectangulares fueran removidos colectivamente debido a que la forma dificulta la maniobrabilidad de los transportes individuales (modifica el centro de gravedad de las obreras provocando que estas se muevan más despacio: Röschard & Roces 2002, Moll et al. 2010, 2013). Contrario a esto, encontré que para las distintas formas de obstáculo las hormigas tuvieron mayor probabilidad de éxito cuando los removieron colectivamente. Por un lado, no encontré que la efectividad de las estrategias de remoción variara con la forma del obstáculo posiblemente porque el comportamiento de remoción no fue el esperado. Mi hipótesis asumía que las obreras removerían los obstáculos de igual forma que transportan sus recursos, es decir, levantando el mismo con sus mandíbulas por sobre sus cabezas. Sin embargo, en todos los casos observé que las obreras arrastraban los obstáculos; solo levantaron el obstáculo luego de fragmentarlo, en cuyo caso transportaron fragmentos cuadrados (media \pm EE de la longitud dividida por el ancho del fragmento: 1.44 ± 0.05). De esta manera, el mayor potencial de desequilibrar el transporte de los fragmentos más rectangulares fue inexistente. Por otro lado, las remociones colectivas fueron más efectivas (i. e., tuvieron mayor probabilidad de concretar la remoción) posiblemente debido a que los obstáculos más rectangulares sobrepasaron los límites del sendero (medían 9 y 15 cm de largo, ver Fig. 3.2.3) dificultando el transporte individual. En resumen, la resolución colectiva para remover obstáculos parece ser la más efectiva independientemente de características del mismo, como su tamaño y forma, al menos en las condiciones medidas para este trabajo.

En cuanto a las características extrínsecas, esperaba que en condiciones de flujo alto la efectividad de las remociones colectivas fuese menor a la efectividad de las individuales porque la interferencia con las hormigas forrajeando sería mayor. Contrario a lo esperado,

encontré que al aumentar el flujo de hormigas en el sendero la proporción de remociones exitosas aumentó cuando las remociones fueron colectivas y disminuyó cuando fueron individuales (i. e, individualmente si bien las hormigas comenzaron a remover no terminaron la tarea). Esto sugiere que la interferencia que se genera entre las forrajeadoras y 1 o 2-3 hormigas removiendo es similar. A favor de esta hipótesis, encontré que el tiempo de remoción aumentó, al menos en tendencia, con el flujo de hormigas de igual forma para ambos tipos de remociones. Entonces, si la eficiencia de la remoción (i. e., el tiempo) es similar entre las estrategias individuales y colectivas ¿por qué colectivamente las hormigas son más efectivas para remover? Un mecanismo que podría explicar esto es que el tiempo que las hormigas invierten en intentar remover un obstáculo sea mayor cuando actúan colectivamente que cuando lo hacen individualmente, considerando que el comportamiento de un individuo puede ser afectado por la interacción con otros individuos (e. .g, Modlmeier et al. 2014b). Sin embargo, el tiempo que las hormigas intentan remover un obstáculo fue similar entre las remociones colectivas e individuales (ver Fig. S.3.2.4). Por otro lado, si consideramos al flujo de hormigas como un fluido, un incremento del flujo de hormigas aumenta su “viscosidad”; por ende, se necesitaría más “fuerza” para atravesarlo en pos de remover el obstáculo al costado del sendero (Hugh et al. 2009). Al haber mayor flujo de hormigas en el sendero, las hormigas forman grandes embotellamientos alrededor del obstáculo que dificultan el movimiento del mismo (Fig. S3.2.5). Esto provocaría que las removedoras no solo deben superar la resistencia al movimiento que ofrece el obstáculo sino que también deben lidiar con el flujo de hormigas alrededor del mismo. Entonces, si bien colectivamente las hormigas deben coordinar (lo que hace que el tiempo de remoción sea similar al tiempo de las remociones individuales), 2 o 3 hormigas tienen más fuerza que una y por lo tanto tienen mayor probabilidad de éxito que una sola para atravesar un flujo

más “viscoso” (i.e., con mayor densidad de forrajeras) que uno menos “viscoso”. A favor de esta hipótesis, encontré que las obreras que consiguieron remover el obstáculo individualmente fueron 14% más grandes que las que abandonaron el obstáculo y al aumentar el tamaño de las obreras aumentó la probabilidad de éxito en la remoción (ver Tabla S3.2.6). En conclusión, cuando el flujo de hormigas en el sendero aumenta, las estrategias de resolución colectivas son más ventajosas en términos de eficacia que las individuales.

Finalmente, pese a que la velocidad de transporte de las hormigas fue mayor en el cemento que en el suelo, ninguna estrategia de remoción fue más ventajosa que la otra al cambiar la rugosidad del sendero (senderos sobre el cemento versus sobre el suelo). Al aumentar la rugosidad del suelo ambas estrategias fueron menos eficientes. Es sabido que los individuos dentro de una colonia tienen diferentes umbrales de respuesta o responden de manera diferente; por ejemplo, algunas obreras responden más rápido a un determinado estímulo o son más agresivas que otras obreras (Wilson 1985, Amador-Vargas 2012, Modlmeier et al. 2014a). Considerando esto, esperaba que las remociones colectivas fueran afectadas negativamente por las características individuales de las obreras involucradas debido a que al haber más individuos participando mayor es la probabilidad de que alguna limitación individual afecte negativamente la remoción. La ausencia de diferencias entre las remociones realizadas por 1 o 2-3 individuos sugiere que no existen tales características individuales que limiten a las remociones colectivas, o que al menos las características de solo 2-3 individuos no interactúan negativamente. Por lo tanto, pese a que la rugosidad de suelo afecta la velocidad de transporte de las hormigas, las estrategias de remoción individual y colectivas son igualmente ventajosas.

Las resoluciones individuales y colectivas tienen costos y beneficios que determinan los contextos en los cuales es más ventajoso utilizar una u otra estrategia. En el caso de la remoción de obstáculos, el costo está dado por la cantidad de obreras que participan en la remoción y, por ende, no forrajean y por la cantidad de obreras que no pueden atravesar el obstáculo (ver Sección 3.1 para más detalles):

$$\text{Costo} = N^{\circ} \text{ obreras}_{\text{removiendo}} + (N^{\circ} \text{ obreras}_{\text{forrajeando}_{\text{sin obstáculo}}} - N^{\circ} \text{ obreras}_{\text{forrajeando}_{\text{con obstáculo}}})$$

Este costo disminuye con el incremento de la eficacia y de la eficiencia porque el obstáculo deja de interrumpir el flujo de hormigas y obstruye el sendero por menos tiempo, respectivamente. Considerando solo los resultados sobre eficiencia (i. e., tiempo de remoción) una colonia debería utilizar en cualquier contexto estrategias individuales puesto que la eficiencia es similar entre ambas estrategias de remoción pero el costo debido al número de individuos removiendo es menor para las estrategias individuales. Sin embargo, teniendo en cuenta los resultados de eficacia, cuando el obstáculo o el flujo de hormigas en el sendero es muy grande, la colonia debería utilizar estrategias colectivas porque el costo debido a una mayor cantidad individuos removiendo se compensa con una mayor eficacia de remoción (tienen mayor probabilidad de concretar la tarea). Este trabajo abre un nuevo interrogante sobre por qué las hormigas cortadoras, a diferencia de otras especies de hormigas (e. g., hormigas legionarias), tienen dificultades para coordinar cuando deben solucionar problemas de forma colectiva y si esto es consecuencia de los escasos contextos en los que las hormigas tienen que cooperar fuera del hormiguero.

Una de las ventajas de los organismos sociales es su capacidad de resolver un mismo problema de manera individual y/o colectiva. A pesar de la importancia de entender los contextos en los cuales es más ventajoso una u otra estrategia para comprender el mantenimiento de la vida en grupo, este es uno de los primeros trabajos que utiliza este enfoque. Aquí demostré que colectivamente las hormigas son más eficaces a la hora de remover obstáculos muy grandes o cuando el flujo de hormigas en el sendero es alto. Esto podría ser consecuencia de las limitaciones individuales para transportar obstáculos que requieren mayor fuerza ya sea por su tamaño o por la perturbación que producen los embotellamientos de hormigas alrededor del mismo. Sin embargo, en términos de eficiencia las estrategias colectivas e individuales son similares, lo cual podría ser consecuencia del costo (en términos de tiempo) que implica la coordinación motora entre varios individuos en las resoluciones colectivas. En otros contextos como la selección de un sitio de nidificación o un parche de recursos, se ha demostrado que la interacción entre dos o más individuos juega un rol positivo para la colonia o grupo (Gordon et al. 1993, Deneubourg et al. 2002, Depickère et al. 2004, 2008, Dussutour et al. 2009, Farji-Brener et al. 2010, Czaczkes et al. 2013, Bruce 2016). Los resultados de este trabajo muestran otro contexto (la limpieza de los senderos de forrajeo) en el que la interacción entre las obreras puede beneficiar a la colonia, resaltando una de las ventajas de vivir en grupo.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

SÍNTESIS DE LOS PRINCIPALES RESULTADOS

Una de las ventajas de vivir en grupo es la posibilidad de resolver de manera colectiva los problemas que superan la capacidad cognitiva y/o física de los individuos. Definir qué factores determinan las estrategias de resolución (i. e., individual y/o colectiva) que emplean los organismos sociales para resolver sus problemas es importante para comprender la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo. Sin embargo, los estudios al respecto son escasos (Hart et al. 2002). En este trabajo describí cómo las hormigas cortadoras de hojas resuelven individual y colectivamente dos tipos de problemas que afectan negativamente el ingreso de recursos a la colonia: el viento y la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo. Además, estudié los posibles factores que pueden afectar la decisión sobre qué estrategias de resolución utilizar.

El viento afecta negativamente el movimiento de las obreras provocando que el ingreso de material vegetal se reduzca un $\sim 70\%$ cuando su velocidad aumenta 1 km/h. Para mitigar estos efectos negativos las obreras utilizan ambas estrategias de resolución: individual y colectiva. Individualmente, las obreras seleccionan cargas que interceptan menos al viento, es decir, cargas de menor área, más livianas y alargadas. Sin este ajuste en el tamaño, peso y forma de las cargas, a la colonia se le dificultaría ingresar material

vegetal al nido debido a que la intercepción de las cargas con el viento retrasa o impide el movimiento de las obreras (ver Fig. 2.3.4). Mientras que colectivamente, aumenta la frecuencia de obreras de mayor tamaño forrajearo, las cuales lidian mejor con los efectos negativos del viento. Esta respuesta reduce el efecto del viento en un 32% comparado con la situación hipotética en la que las colonias son incapaces de incrementar la presencia de obreras mayores al momento de forrajear. Estos resultados ilustran cómo un organismo social puede individual y colectivamente mitigar los efectos adversos del ambiente.

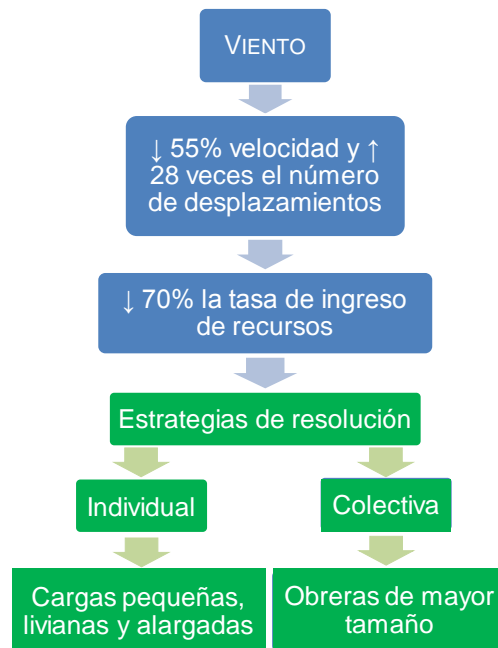


Figura 4.1. Esquema conceptual de los resultados encontrados sobre el efecto del viento y las respuestas que las hormigas cortadoras de hojas utilizan para mitigar dichos efectos negativos. Vientos de 4 km/h reducen un 55% la velocidad de transporte y aumentan 28 veces el número de desplazamiento de las obreras. Esto se traduce en una disminución del ~ 70% en la tasa de ingreso de recursos a la colonia cuando el viento aumenta 1 km/h. Para mitigar estos efectos negativos, las obreras responden individualmente mediante la selección de cargas más pequeñas, livianas y alargadas que interceptan menos el viento; y colectivamente mediante la asignación de obreras de mayor tamaño que son menos afectadas por el viento. En azul resalto lo que concierne al problema y en verde a la resolución del mismo.

En cuanto a la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas, encontré que tanto el tamaño del obstáculo como el flujo de hormigas en el sendero determinan el costo para la colonia, es decir, la reducción en la cantidad de hormigas que transitan por el sendero. En relación con esto, la decisión sobre remover el obstáculo dependió de su costo; cuando el mismo superó el 50% de reducción en el flujo de hormigas, las hormigas siempre lo removieron. Además, al aumentar el tamaño del obstáculo el número de hormigas removiendo aumentó, pero cuando el obstáculo fue muy grande y el flujo de hormigas en el sendero alto, el número de hormigas que removió fue menor. Esto podría ser consecuencia de la interferencia entre las hormigas forrajeando y removiendo; cuando el flujo es alto, además de la obstrucción generada por el obstáculo, el incremento de hormigas ejerciendo tareas de remoción representa en si mismo otro obstáculo para las obreras forrajeando, generando una mayor obstrucción. Por último, el tamaño del obstáculo y el flujo de hormigas afectaron la eficacia de las resoluciones individuales y colectivas. Aquellos obstáculos muy grandes solo pudieron ser removidos colectivamente y al aumentar el flujo de hormigas aumentó la eficacia de las resoluciones colectivas y disminuyó la de las individuales. Estos resultados resaltan que tanto características intrínsecas como extrínsecas determinan cuándo y cómo se resuelve un problema, y que el número de individuos que participan en la resolución de los problemas depende de las limitaciones individuales y el contexto. Además, ilustra una de las ventajas de la vida en grupo, es decir, la posibilidad de solucionar aquellos problemas que exceden las capacidades individuales mediante resoluciones colectivas.

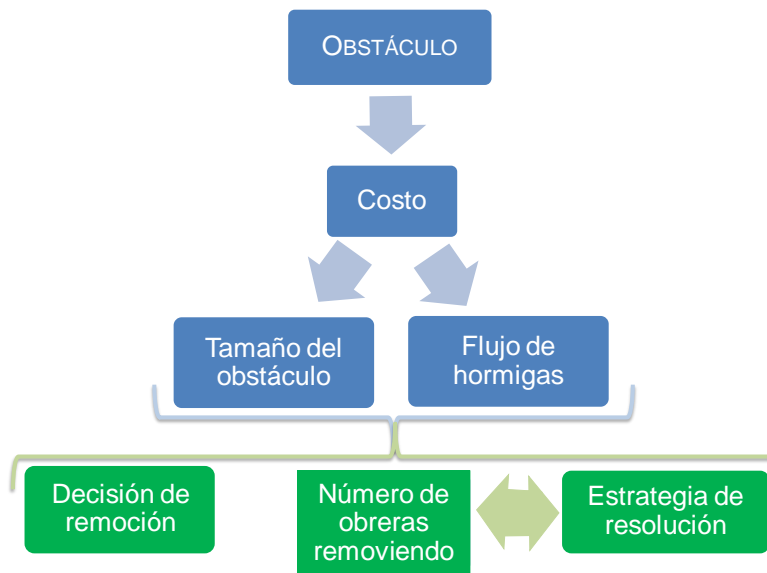


Figura 4.2. Esquema conceptual de los resultados encontrados sobre la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Los obstáculos en el sendero obstruyen la circulación de las obreras provocando que el flujo de hormigas disminuya, es decir provocan un costo para la colonia. Este costo aumenta con el tamaño del obstáculo y el flujo de hormigas en el sendero principalmente cuando el obstáculo es muy grande (e. g., 40 cm²). En concordancia, estas características determinan la decisión de las hormigas sobre remover el obstáculo, el número de obreras asignadas a dicha tarea y la estrategia de remoción (i .e., individual o colectiva). Cuando el costo en el flujo supera el 50% de reducción, el obstáculo es siempre removido. Además, mientras más grande el obstáculo mayor es el número de hormigas removiendo pero obstáculos muy grandes son removidos por un número menor de obreras si el flujo es muy alto. Por último, los obstáculos muy grandes solo pueden ser removidos colectivamente; y cuando el flujo de hormigas es muy alto las resoluciones colectivas son más efectivas que las individuales. En azul resalto lo que concierne al problema y en verde a la resolución del mismo.

RELEVANCIA CONCEPTUAL DE LOS RESULTADOS

La relevancia conceptual de los resultados de esta tesis puede analizarse a dos escalas: una particular, en donde se resaltan la relevancia para las especies de estudio y los problemas particulares abordados; y una general, relacionada con los factores que determinan que la resolución de problemas se realice de forma individual o colectiva en organismos sociales y

cómo estos resultados pueden ayudar a entender mejor la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo.

En el Capítulo 2 cuantifiqué por primera vez el efecto del viento sobre el movimiento y el forrajeo de insectos caminadores que se desplazan al ras del suelo y transportan cargas que potencian este efecto. La mayoría de los estudios sobre el efecto del viento se habían enfocado en cómo la velocidad y los costos de vuelo de las aves marinas son afectados negativamente (Weimerskirch et al. 2000, Wakefield et al. 2009), y en el caso de los organismos caminadores los estudios se reducían a describir cómo cambia la dirección de movimiento y el uso de parches de recursos (Hieber 1984, Conradt et al. 2000, Willis & Avondet 2005). Así como las hormigas cortadoras, otras especies de hormigas e incluso otros insectos (e. g., escarabajos) que habitan regiones ventosas como la Patagonia podrían ser afectados negativamente por el viento.

Además, desarrollé un modelo matemático que me permitió cuantificar el efecto global del viento y explicar por qué el tamaño de carga que seleccionan las hormigas cortadoras de hojas es más chico que el predicho según la teoría de forrajeo óptimo. Pese a que esta teoría ha sido cuestionada por ser tautológica y considerar el comportamiento de forrajeo de los organismos independiente de otras actividades, entre otras críticas (Pyke 1984, Pierce & Ollason 1987), el marco conceptual y las predicciones que surgen de la misma me permitieron estudiar y comprender el comportamiento de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Algunos trabajos recientes habían intentado resolver algunas de las discrepancias entre los datos empíricos y las predicciones teóricas sobre el tamaño óptimo de los recursos que transportan los organismos, considerando principalmente los efectos de limitantes bióticas (Olsson et al. 2008, Shrader et al. 2012, Rozen-Rechels et al.

2015) y dejando de lado los efectos abióticos. Mis resultados demuestran que para explicar un comportamiento se requiere unificar la teoría incluyendo las particularidades de la especie de estudio (en este caso las tareas internas que suceden en el nido) y el efecto de los factores ambientales. Además, resaltan el beneficio de utilizar modelos matemáticos en combinación con datos empíricos para tal propósito.

Incluso, con las modificaciones pertinentes, el modelo desarrollado en esta tesis puede servir de base para estudiar el efecto de otros factores bióticos y abióticos que afectan el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas, e incluso de otros organismos con forrajeo central. Las hormigas cortadoras de hojas son especies clave e ingenieros ecosistémicos (Hölldobler & Wilson 1990), dominan en número y en biomasa (Costa et al. 2008, Leal et al. 2014), afectan fuertemente procesos a nivel de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Farji-Brener & Ghermandi 2008) y constituyen una de las plagas agrícolas más importantes de la región neotropical (Montoya-Lerma et al. 2012). Considerando la importancia ecológica y económica de estas hormigas, el modelo desarrollado ofrece una herramienta útil (con fines de control y/o conservación) para estudiar los efectos de otros factores ambientales (e. g., temperatura, lluvia, luz), bióticos (e. g., ataque de parasitoides, competidores, depredadores) o antrópicos (e. g., uso de pesticidas) que pueden afectar el forrajeo de estas hormigas.

Además de cuantificar el efecto de un factor ambiental ignorado, en el Capítulo 2 describí dos tipos de estrategias que las hormigas podrían utilizar para mitigar los efectos negativos del viento. Una por medio del comportamiento individual de selección de cargas y otra mediante la asignación a la tarea de aquellos individuos que mejor lidian con el problema. Respecto a esta última respuesta de las hormigas cortadoras, si bien la actividad

de los fóridos parasitoides, la experiencia individual, el flujo de información, el manejo de los residuos y el tipo de recurso son conocidos por afectar la división de tareas en las hormigas (Orr 1992, Clark 2006, Evison & Ratnieks 2007, Ravary et al. 2007, Ballari et al. 2007, Burd & Howard 2008, Röschar & Roces 2011); este es el primer trabajo que muestra que un factor ambiental también puede afectar la división de tareas.

Respecto a los resultados del Capítulo 3 de esta tesis, muchos trabajos proponen que las hormigas cortadoras de hojas deberían regular su inversión en el mantenimiento de los senderos (Bochynek et al., 2016; Bruce, 2016; Farji-Brener et al., 2015; Howard, 2001; Lugo et al., 1973; Shepherd, 1982). Sin embargo, este es el primer trabajo que evalúa empíricamente cómo los costos y beneficios del mantenimiento de los senderos regulan la decisión de las hormigas de remover obstáculos y el número de hormigas que se asigna a dicha tarea. Estos resultados esclarecen los contextos en los cuales es beneficioso el mantenimiento de los senderos de forrajeo, resaltando que esta actividad y la asignación de obreras a la misma dependen del costo relativo que representa el obstáculo para la colonia (e. g., siempre que el costo supere el ~ 50% de reducción en el flujo de hormigas en el sendero, la obreras remueven el obstáculo).

Respecto a la relevancia de mis resultados a escala general, es conocido que una de las ventajas de vivir en grupo es la posibilidad de resolver un mismo problema de manera individual y colectiva. Definir qué factores determinan el empleo de estas estrategias de resolución es importante para comprender la evolución y el mantenimiento de la vida en grupo en organismos sociales. Sin embargo, los estudios al respecto son escasos (Hart et al. 2002). En el Capítulo 1 de esta tesis revisé la literatura al respecto encontrando que (1) los organismos eusociales utilizan ambas estrategias para resolver problemas relacionados con

el forrajeo (búsqueda, explotación y transporte de recursos), la defensa y la limpieza del nido; y (2) el uso de una u otra estrategia depende de factores intrínsecos y extrínsecos al problema que se debe resolver.

En cuanto a los factores intrínsecos al problema, encontré que en líneas generales cuando el problema supera la capacidad cognitiva u operativa del individuo, el mismo se resuelve colectivamente. De esta forma, los organismos sociales son capaces de defenderse de un depredador o aprovechar un recurso que de manera individual no podrían. Mientras que entre los factores extrínsecos al problema que influyen sobre esta decisión, algunos ejemplos son: el tamaño de la colonia, la experiencia de las obreras, el estatus reproductivo de la colonia y la interacción entre los individuos. En general, frente a un mismo problema o tarea las colonias de mayor tamaño responden colectivamente, mientras que las pequeñas lo hacen individualmente debido a que las estrategias colectivas requieren coordinación y un número mínimo de individuos (e. g., la utilización de senderos de forrajeo marcados con feromonas; Beekman et al. 2001). Los individuos con experiencia o aquellos que experimentan situaciones agresivas con depredadores tienden a actuar individualmente y cesar el reclutamiento de más obreras (e. g., las abejas cuando explotan un recurso; Nieh 2010, Baude et al. 2011). El estatus reproductivo de la colonia también afecta la decisión de los organismos sociales debido a que genera conflictos entre los individuos de la colonia (e. g., las ninfas de termitas colectan el recurso individualmente cuando intentan conseguir el estatus reproductivo; Traniello & Leuthold 2000). Finalmente, la interacción entre los individuos es otro factor extrínseco que determina cuándo los organismos actúan colectivamente: el encuentro con otros individuos promueve la utilización de estrategias de

resolución colectivas (e. g., los recursos son transportados en cadena cuando el individuo que lo transporta se encuentra con otras obreras; López et al. 2000).

En concordancia con estos estudios, en el Capítulo 2 de esta tesis describí cómo las colonias de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* redujeron los problemas impuestos por el viento aumentando la frecuencia en la actividad forrajera de la clase de obreras que mejor lidian con este factor ambiental. Esta respuesta colectiva podría compensar la reducción en el tamaño de las cargas (respuesta individual al viento) considerando que las hormigas más grandes resisten mejor los efectos del viento y transportan cargas de mayor tamaño que las más chicas. Entonces, las colonias son capaces de mitigar los efectos del viento utilizando ambas estrategias de manera simultánea. Otro tipo de problema que también admite ambas formas de resolución es la presencia de obstáculos aéreos sobre los senderos de forrajeo que pueden impedir o dificultar el paso de hormigas cargadas (e. g., prolongación de ramas u hojas). Este problema es resuelto individualmente mediante la selección de cargas más pequeñas y redondeadas, pero además el número de forrajeadoras aumenta a fin de compensar la reducción en el tamaño de la cargas (Dussutour et al. 2009). Tanto el viento como los obstáculos aéreos que “traban” la carga de las hormigas tienen una característica en común: limitan las cargas que los individuos pueden transportar. Por lo tanto, para ser resueltos es necesario que cada individuo modifique su patrón de selección de cargas, pero para mitigar el efecto negativo que trae aparejado este comportamiento (disminución en la cantidad de material que ingresa al nido) es necesario que forrajeen determinada casta de obreras o aumente la cantidad de individuos forrajeando.

Además, en el Capítulo 3 determiné que los costos de un problema y los beneficios de resolverlo determinan cuándo se resuelve el mismo, y que el número de individuos que participan de dicha tarea depende de las limitaciones individuales y la interacción entre los individuos. Es decir, según la ineficacia individual y la potencial interferencia entre los individuos “encargados” de resolver el problema y el resto que sigue realizando sus actividades (i. e., obreras alrededor del problema). Así como otros organismos sociales (Benton & Foster 1992, Tóth et al. 2005, McCreery & Breed 2013), las hormigas cortadoras de hojas invierten más individuos en resolver un problema cuando el mismo supera la capacidad operacional del individuo o, dicho de otra forma, cuando un individuo es ineficaz para su resolución. Además, cuando la densidad de individuos en el lugar del problema es muy alta, se asignan menos individuos a la resolución posiblemente debido a la interferencia entre los individuos resolviendo y los individuos de alrededor. Por último, gracias al trabajo colectivo, las hormigas son capaces de remover aquellos obstáculos muy grandes y con mayor eficacia cuando el flujo de hormigas alrededor es alto. Este resultado contra intuitivo ilustra cómo un contexto que teóricamente dificulta la resolución de una tarea puede convertirse en un estímulo que promueva una mayor eficacia de resolución. Esto implica que los organismos sociales deben poseer un sofisticado sistema de comunicación que les permita (1) la coordinación entre los individuos resolviendo un problema, (2) la transmisión de información sobre el contexto en el cual se desarrolla el problema (e. g., el nivel de urgencia para resolver el problema), y (3) un control de la densidad de individuos alrededor del problema para evitar que interfiera negativamente con la resolución del mismo.

En conjunto, los resultados de esta tesis pueden ser generalizados en el siguiente modelo conceptual. El costo de cualquier problema o tarea a resolver puede ser cuantificado en términos de la cantidad de recursos que la colonia pierde debido al problema *per se* y a la inversión de individuos (“mano de obra”) que debe hacer para resolverlo:

$$\textit{Costo total} = \textit{Costo per se} + \textit{Costo por mano de obra}$$

El costo *per se* representa los recursos que la colonia pierde debido a que el problema interrumpe el comportamiento normal de los individuos. Por ejemplo, el viento afecta negativamente el movimiento de las obreras que ingresan alimento al nido, un obstáculo en el sendero de forrajeo impide la circulación de los individuos, o un depredador se alimenta de los miembros de la colonia. Mientras que el costo por mano de obra se refiere a los recursos que la colonia invierte debido a que los individuos que participan de la resolución del problema dejan de forrajear. Ambos costos definen el *costo total* de un problema, el cual aumenta con el tiempo en tanto el problema continúe sin ser resuelto. Este incremento del costo total con el tiempo puede ser consecuencia del incremento con el tiempo del costo *per se* o de que ambos, el costo *per se* y por *mano de obra*, aumentan. En el primer escenario (aumento solo del costo *per se*) el número de individuos resolviendo el problema es fijo; mientras que el segundo escenario, el número de individuos aumenta en tanto el problema continúe irresoluto. En la figura 4.3A muestro la relación entre el costo total y el tiempo desde que surge un problema; es decir que el tiempo cero representa la situación normal de actividad del organismo (cuando no hay problema). Asumo que el costo llega a un máximo y que pese a que el problema continúa irresoluto el costo no aumenta. Esto considerando que la cantidad de recursos que una colonia puede obtener en una situación

hipotética ideal (sin problema) es finita y está limitada por la cantidad de individuos que forrajean, el sitio de almacenamiento de los recursos, su capacidad de procesamiento, entre otros. Por ejemplo, el costo debido a la presencia de un obstáculo en el sendero está limitado por el número de obreras total que fueron asignadas al forrajeo en dicho sendero y el número de obreras disponibles para remover el obstáculo; o el efecto del viento sobre la tasa de forrajeo depende de la cantidad de material que la colonia puede ingresar y procesar dentro del nido.

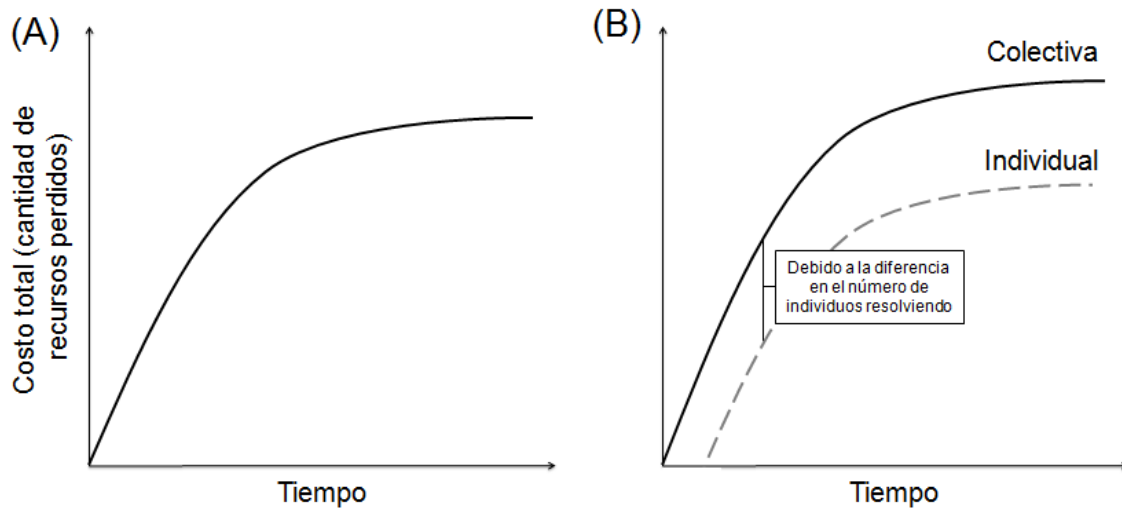


Figura 4.3. Relación entre el costo (medido como la cantidad de recursos que la colonia pierde) y el tiempo desde que surge un problema. En el panel A, se puede ver que el costo llega a un máximo y que pese a que el problema continúa irresoluto el mismo no aumenta. Este máximo está determinado por el número de individuos forrajeando, la capacidad de almacenamiento y procesamiento de la colonia, entre otros. En el panel B, se muestra la relación costo-tiempo para ambas estrategias de resolución. Colectivamente el costo es mayor porque la colonia asigna un mayor número de individuos a la resolución (individuos que dejan de forrajear). Además asumo que la cantidad de individuos que participan de la resolución es fija y no aumenta con el tiempo.

Una vez definidos los costos que un organismo social percibe debido a un problema, la siguiente pregunta es ¿cómo cambia esta relación según las estrategias de resolución que la colonia utilice? El costo de una resolución colectiva es mayor al de una individual debido a que la resolución colectiva involucra más de un individuo, los cuales potencialmente

podrían estar forrajeando (Fig. 4.3B). Esta diferencia puede ser constante (como se muestra en el Fig. 4.3B) si el número de individuos resolviendo es fijo. Si por el contrario, conforme el problema no se resuelve, el número de individuos continúa aumentando, la diferencia en costo entre las estrategias de resolución debería aumentar con el tiempo. Por ejemplo, para remover obstáculos muy pequeños el número de individuos que removía parecía fijo ya que para que 2 o 3 individuos lo removieran (Capítulo 3.2) tuve que sostener el obstáculo sobre el sendero; mientras que para remover obstáculos muy grandes continuamente llegaban hormigas a remover.

Si las resoluciones colectivas son más costosas que las individuales ¿por qué los organismos sociales utilizan este tipo de estrategia? En el Capítulo 3 de esta tesis demostré que el tamaño de un obstáculo y el flujo de hormigas en el sendero determinan cuándo es más ventajosa una estrategia colectiva. Estos resultados pueden ser generalizados de la siguiente forma: la dificultad de un problema y la densidad de individuos en el lugar donde se desarrolla un problema afectan la eficacia (i. e., capacidad de resolver el problema) de ambas estrategias de resolución, determinando contextos en los cuales es más ventajoso responder individual o colectivamente (Fig. 4.4). Al aumentar la dificultad de un problema, la eficacia de las resoluciones colectivas aumenta, mientras que la eficacia de las resoluciones individuales disminuye debido a que el problema supera la capacidad física y/o cognitiva individual (Fig. 4.4A). Entonces, a medida que la dificultad del problema aumenta, las resoluciones individuales (si bien tienen menor inversión de mano de obra) son incapaces de resolver el problema y por lo tanto su costo total es mayor comparado con las resoluciones colectivas (Fig. 4.4B). En cuanto a la densidad de individuos en el sitio donde se desarrolla un problema, el patrón es similar con la diferencia que el mecanismo

que lo explica es la *interferencia* entre los individuos alrededor del problema y el o los individuos intentando resolver el problema (Fig. 4.4A). Cuando la densidad de individuos alrededor de un problema es baja, la efectividad de las resoluciones colectivas e individuales es similar pero el costo de resolverlo colectivamente es mayor; por lo tanto, en este contexto es más ventajoso responder individualmente. Por el contrario, cuando la densidad de individuos alrededor del problema es alta, las resoluciones colectivas tienen mayor probabilidad de resolver un problema y por lo tanto tienen menor costo comparado con las resoluciones individuales (Fig. 4.4B). Esta mayor capacidad de resolución colectiva ante altas densidades de individuos alrededor del problema puede deberse a que los grupos pueden atravesar mejor una “multitud” que un individuo (i. e., la suma de fuerzas individuales permiten atravesar “flujos” más densos). Esto está bien ilustrado en el caso de obreras moviendo obstáculos del sendero en situaciones de flujo de forrajeo alto. Entonces, el aumento en la densidad de individuos alrededor de un problema puede considerarse como un incentivo externo que potencia la eficacia de las resoluciones colectivas. Por ejemplo, en el caso de la remoción de obstáculos, el aumento en el flujo de hormigas significa un aumento en la probabilidad de embotellamientos y un incremento en la cantidad de recursos que la colonia pierde. Dicho de otra forma, el aumento en el flujo de hormigas aumenta la urgencia o necesidad de la colonia de remover el obstáculo.

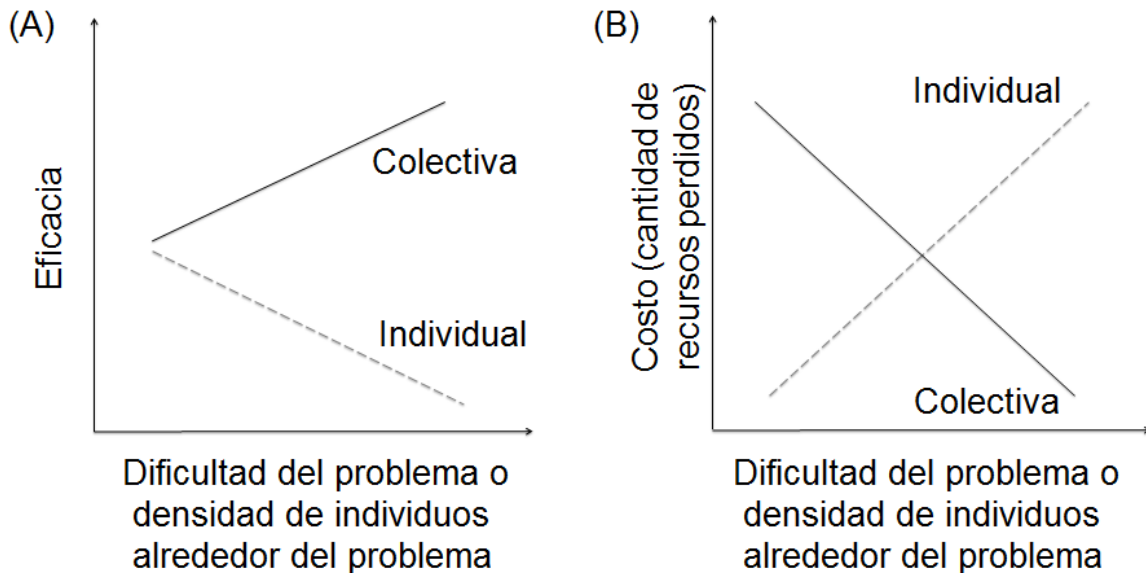


Figura 4.4. Relación entre la eficacia (capacidad de resolver un problema) y la dificultad de un problema o la densidad de individuos alrededor del problema (A) y relación entre el costo (medido como la cantidad de recursos perdidos) y la mismas características intrínsecas y extrínsecas mencionadas (B). A medida que la dificultad de un problema o la densidad de individuos en el sitio del problema aumentan, la eficacia de las resoluciones colectivas aumenta y de las individuales disminuye debido a que el problema supera la capacidad cognitiva y/o física individual o los individuos interfieren unos con otros. Producto de esta variación, el costo de las resoluciones colectivas disminuye y el de las individuales aumenta (el problema no es resuelto). Entonces, cuando el problema es fácil o la densidad de individuos baja es más ventajoso responder individualmente y cuando el problema es difícil o la densidad de individuos alta es más ventajoso responder colectivamente.

FUTUROS ESTUDIOS

Todo estudio abre nuevos interrogantes, tanto particulares como generales. En el Capítulo 2 de la tesis estudié el efecto del viento sobre el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas y cómo las mismas responden para mitigar sus efectos negativos. Sin embargo, a nivel fisiológico se desconoce cuál es el órgano responsable de detectar el viento y cuáles son los umbrales de velocidad de viento que disparan cada una de las estrategias de resolución. Incluso, las obreras podrían aprovechar el viento para desplazarse más rápido. Por ejemplo, articulando sus cabezas podrían colocar las cargas de tal forma que intercepte el viento e impulse al individuo hacia el nido (efecto “velero”). Para estudiar esto, considero necesario

la realización de estudios de laboratorio que controlen factores como velocidad y dirección del viento y que permitan filmar con más detalles y precisión a las obreras.

En relación con el Capítulo 2, debido a que las hormigas llevan su carga en forma paralela a la dirección del sendero (Fig. 2.1.1; Röschard & Roces 2002), esperaba que en regiones ventosas los senderos no se orientaran de manera perpendicular al viento, y que en regiones no ventosas la orientación de los senderos fuese aleatoria. Sin embargo, en ambas regiones (ventosa y no ventosa) encontré que los senderos desprotegidos de vegetación estuvieron fuertemente concentrados en dirección paralela a la dirección del viento. La ausencia de un efecto del viento sobre el diseño del sistema de senderos podría estar modelado por otros factores como la distribución de los recursos o los costos de construcción y mantenimiento de los senderos, entre otros (ver Capítulo 2 Sección 1). Si bien la selección natural no es el único mecanismo evolutivo, este tipo de construcciones que dependen del accionar de varios individuos y que no se refieren a una característica morfológica individual, resultan complejas de ser explicadas por medio de mecanismos no adaptacionistas (Gould & Lewontin 1979). No obstante, es importante recalcar que la dirección de los senderos solo fue medida una vez, por lo que se requieren más estudios que evalúen la persistencia de la vegetación alrededor de los senderos y las características del suelo para determinar la importancia relativa del viento sobre el diseño del sistema de senderos.

En relación a la respuesta colectiva de las hormigas a los efectos negativos del viento, considero necesario evaluar los mecanismos de comunicación interna que les permiten a las colonias modificar la frecuencia de tamaños de las obreras en situaciones ventosas. Numerosos ejemplos evidencian la existencia de comunicación dentro del nido;

por ejemplo, las hormigas cosechadoras de semillas regulan la activación de hormigas listas para salir a forrajear por medio de interacciones que suceden cerca de la entrada al nido (Pless et al. 2015) y en las hormigas cortadoras de hojas las hormigas “jardineras” que se encuentran dentro del nido informan a las forrajeadoras sobre la calidad del sustrato (North et al. 1999, Herz et al. 2008). Considerando estos antecedentes, postulo que la asignación de determinado tamaño de obrera sucede gracias a la comunicación entre las obreras dentro del nido. Para estudiar esto serían necesarios estudios de laboratorio que permitan observar el comportamiento de las hormigas dentro del nido.

En cuanto al mantenimiento de los senderos, se desconoce el mecanismo que provoca que las hormigas remuevan un obstáculo. Mis resultados demuestran que cuando el costo en el flujo de hormigas es mayor al 50% (i. e., cuando el obstáculo no deja pasar al 50% de las forrajeras) las hormigas siempre lo remueven. Pero ¿qué desencadena este comportamiento? Una hipótesis es que la densidad de individuos es la disparadora del comportamiento de remover obstáculos. Cuando el obstáculo impide el paso de más del 50% del flujo, hay un incremento sustancial de un lado del obstáculo como así una gran reducción del otro lado. Quizas cambios drásticos en la densidad de individuos sean la señal que dispara el comportamiento de reclutar obreras para remoción. Las interacciones entre co-específicos son conocidas en insectos sociales por regular muchas funciones de la colonia. Por ejemplo, la elección de un sitio de nidificación, la deposición de feromonas, la ubicación de un nuevo recurso a explotar e incluso la remoción de obstáculos que limitan la altura del sendero (Gordon et al. 1993, Deneubourg et al. 2002, Depickère et al. 2004, 2008, Dussutour et al. 2009, Farji-Brener et al. 2010, Czaczkes et al. 2013, Bruce 2016). Futuros estudios de campo deberían manipular la densidad de hormigas a ambos lados de

un obstáculo, estimar si la interacción entre los individuos aumenta y si, como consecuencia, se realizan comportamientos de remoción.

El objetivo general de esta tesis era comprender, en organismos sociales, los factores que determinan que la resolución de problemas se realice de forma individual o colectiva. Para cumplir este objetivo elegí a las hormigas cortadoras de hojas como modelo de estudio y estudié dos problemas que afectan negativamente su forrajeo: el viento y la presencia de obstáculos en los senderos de forrajeo. Existe una creciente cantidad de trabajos científicos que, utilizando diferentes especies de organismos sociales (sean comunales, quasisociales, semisociales o eusociales), han estudiado cuándo responden de manera individual y/o colectiva y los costos y beneficios de ambas respuestas. En consecuencia, considero que el siguiente paso debería ser sintetizar la información actual empleando meta-análisis.

Una línea de investigación general que se desprende de este trabajo es el estudio de los mecanismos comportamentales que determinan la coordinación entre los individuos que resuelven un problema. En el Capítulo 3 encontré que cuando un obstáculo es muy grande o el flujo de hormigas alto, las colonias son más eficaces removiendo colectiva que individualmente. Este aumento en la eficacia sería imposible si los individuos fueran incapaces de coordinar sus acciones en pos de mover el obstáculo en una misma dirección. De hecho encontré que el tiempo que demoran los individuos en coordinar sus movimientos (i. e., tiempo de coordinación) es menor cuando el flujo de hormigas en el sendero es alto que cuando es bajo (Fig. 4.5).

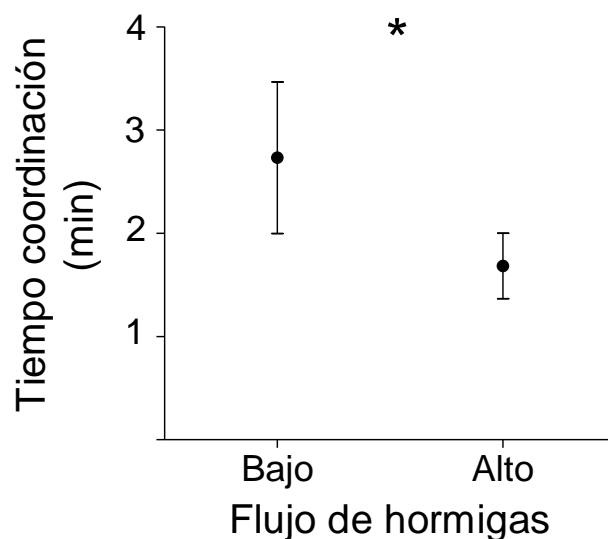


Figura 4.5. Tiempo de coordinación (media \pm EE) para las remociones colectivas cuando el flujo de hormigas en el sendero fue bajo y alto. El tiempo de coordinación representa el tiempo que los individuos demoraron en coordinar sus acciones para mover el obstáculo del sendero ($n = 14$ y 24 para flujo bajo y alto, respectivamente; GLS, $\chi^2 = 6.06$, $p = 0.01$).

Estos resultados junto con los del Capítulo 3 sugieren que la coordinación es un proceso clave para los organismos sociales a la hora de resolver un problema colectivamente. Varios interrogantes surgen de esta hipótesis. ¿Cuál es el mecanismo que favorece la coordinación cuando la densidad de individuos alrededor de un problema es alta? ¿Cómo las obreras perciben este incremento? ¿Cuál es el rol de las interacciones entre individuos resolviendo y el resto de los individuos? Por último, otro tema interesante a explorar es cómo la frecuencia de un problema afecta la coordinación y comunicación entre los individuos. Las hormigas cortadoras de hojas y la presencia de obstáculos ofrecen un excelente sistema para estudiar esta temática porque dentro de un mismo género existen especies sometidas a la continua caída de hojarasca (e. g., *Atta sexdens* y *A. cephalotes* que habitan bosques lluviosos tropicales) y especies donde la caída de hojarasca es infrecuente (e. g., *Atta vollenweideri* que habita pastizales subtropicales en donde las plantas leñosas

son escasas). Es razonable suponer que si un problema es frecuente, la selección natural haya actuado más fuertemente sobre los comportamientos de resolución que cuando un problema es infrecuente, generando variaciones en la eficiencia de las respuestas. En consecuencia, en el ejemplo anterior se esperaría encontrar comportamientos más eficientes de remoción (incluyendo una mejor coordinación) en especies que habitan bosques que aquellas que habitan pastizales. El estudio de ambos tópicos, los mecanismos de coordinación y el efecto de la frecuencia de un problema, serán clave para permitir entender mejor cómo la coordinación y las interacciones entre individuos afectan la resolución de problemas en los organismos sociales.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016a. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behavioral Ecology* 27:1017–1024.

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, & L. Elizalde. 2016b. Collective response of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *The American Naturalist* 188:1–6.

Amador-Vargas, S. 2012. Behavioral responses of acacia ants correlate with age and location on the host plant. *Insectes Sociaux* 59:341–350.

Amé, J.-M., J. Halloy, C. Rivault, C. Detrain, & J. L. Deneubourg. 2006. Collegial decision making based on social amplification leads to optimal group formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:5835–5840.

Amor, F., P. Ortega, X. Cerdá, & R. Boulay. 2010. Cooperative prey-retrieving in the ant *Cataglyphis floricola*: an unusual short-distance recruitment. *Insectes Sociaux* 57:91–94.

Anderson, C., & F. Ratnieks. 1999. Task partitioning in foraging: general principles, efficiency and information reliability of queueing delays. Pages 31–51 *Information Processing in Social Insects*. Switzerland.

Anderson, C., & J. L. V Jadin. 2001. The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. *Insectes Sociaux* 48:404–405.

Anderson, C., & N. R. Franks. 2001. Teams in animal societies. *Behavioral Ecology* 12:534–540.

Anderson, C., N. R. Franks, & D. W. McShea. 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. *Animal Behaviour* 62:643–651.

Andersson, M. 1981. Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology* 62:538–544.

Aureli, F., M. Cords, & C. P. van Schaik. 2002. Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour* 64:325–343.

Avery, M. I., & R. Krebs. 1984. Temperature and foraging success of Great Tits *Parus major* hunting for spiders. *IBIS* 126:33–38.

Ballari, S., A. G. Farji-Brener, & M. Tadey. 2007. Waste Management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: division of Labour, aggressive behaviour, and location of external refuse dumps. *Journal of Insect Behavior* 20:87–98.

Bart, B., & B. Summerlin. 2007. Foraging activity and temperature relationship for the red imported fire ant 32:149–155.

Baude, M., E. Danchin, M. Mugabo, & I. Dajoz. 2011. Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 278:2806–2813.

Baude, M., I. Dajoz, & E. Danchin. 2008. Inadvertent social information in foraging bumblebees: effects of flower distribution and implications for pollination. *Animal Behaviour* 76:1863–1873.

Beekman, M., & J. B. Lew. 2007. Foraging in honeybees-when does it pay to dance? *Behavioral Ecology* 19:255–261.

Beekman, M., D. J. Sumpter, & F. L. Ratnieks. 2001. Phase transition between disordered and ordered foraging in Pharaoh's ants. *PNAS* 98:9703–9706.

Beekman, M., J. Komdeur, & F. L. W. Ratnieks. 2003. Reproductive conflicts in social animals: who has power? *Trends in Ecology & Evolution* 18:277–282.

Benton, T. G., & W. a. Foster. 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 247:199–202.

Berman, S., Q. Lindsey, M. S. Sakar, V. Kumar, & S. C. Pratt. 2011. Experimental study and modeling of group retrieval in ants as an approach to collective transport in swarm robotic systems. *Proceedings of the IEEE* 99:1470–1481.

Bernstein, R. A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56:213–219.

Bestmann, H. J., E. Janssen, F. Kern, & B. Liepold. 1995. All-trans geranylgeranyl acetate and geranylgeraniol, recruitment pheromone components in the dufour gland of the Ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Naturwissenschaften* 82:334–336.

Bochynek, T., B. Meyer, & M. Burd. 2016. Energetics of trail clearing in the leaf-cutter ant *Atta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

Bollazzi, M., & F. Roces. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *PLoS ONE* 6:1–9.

Bollazzi, M., J. Kronenbitter, & F. Roces. 2008. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia* 158:165–75.

Bragança, M. A. L., A. Tonhasca Jr., & T. M. C. D. Lucia. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89:305–311.

Brett, M. T. 1993. Resource quality effects on *Daphnia longispina* offspring fitness.

Journal of Plankton Research 15:403–412.

Bromham, L., & P. H. Harvey. 1996. Behavioural ecology: naked mole-rats on the move. *Current Biology* 6:1082–1083.

Brown, M. J. F., & D. M. Gordon. 2000. How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:195–203.

Bruce, A. I. 2016. Regulation of building behaviour relating to nest space and transport in leaf-cutting ants. Pages: 125.

Bryant, D. M., & A. K. Turner. 1982. Central place foraging by swallows (*Hirundinidae*): the question of load size. *Animal Behaviour* 30:845–856.

Bucher, E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:265–273.

Burd, M. 1983. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology* 11:125–131.

Burd, M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica* a leaf-cutting ant. *The American Naturalist* 148:597–612.

Burd, M. 2000. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. *Animal Behaviour* 60:781–788.

Burd, M. 2001. Leaf tissue transport as a function of loading ratio in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology* 26:551–556.

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

Burd, M., & J. J. Howard. 2005b. Central-place foraging continues beyond the nest entrance: the underground performance of leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* 70:737–744.

Burd, M., & J. J. Howard. 2008. Optimality in a partitioned task performed by social insects. *Biology letters* 4:627–9.

Burda, H., R. L. Honeycutt, S. Begall, O. Locker-Grutjen, & A. Scharff. 2000. Are naked mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:293–303.

Cabral, D., S. Freitas, & J. Fiszon. 2007. Combining sensors in landscape ecology: imagery-based and farm-level analysis in the study of human-driven forest fragmentation. *Sociedade & Natureza* 19:69–87.

Camazine, S., P. K. Visscher, J. Finley, & R. S. Vetter. 1999. House-hunting by honey bee swarms : collective decisions and individual behaviors. *Insectes Sociaux* 46:348–360.

Canonge, S., J.-L. Deneubourg, & G. Sempo. 2011. Group living enhances individual resources discrimination: the use of public information by cockroaches to assess shelter quality. *PloS One* 6:1–6.

Caraco, T., W. U. Blanckenhorn, G. M. Gregory, J. A. Newman, G. M. Recer, & S. M. Zwicker. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behaviour* 39:338–345.

Cerdá, X., E. Angulo, R. Boulay, & A. Lenoir. 2009. Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:551–562.

Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal*

Ecology 41:647–660.

Clark, E. 2006. Dynamic matching of forager size to resources in the continuously polymorphic leaf-cutter ant, *Atta colombica* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecological Entomology* 31:629–635.

Clement, T. S., J. R. Feltus, D. H. Kaiser, & T. R. Zentall. 2000. “Work ethic” in pigeons: reward value is directly related to the effort or time required to obtain the reward. *Psychonomic Bulletin & Review* 7:100–106.

Conradt, L., T. Clutton-Brock, & F. Guinness. 2000. Sex differences in weather sensitivity can cause habitat segregation: red deer as an example. *Animal behaviour* 59:1049–1060.

Costa, A. N., H. L. Vasconcelos, E. H. M. Vieira-Neto, & E. M. Bruna. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19:849-U14.

Crawford, D. L., & S. W. Rissing. 1983. Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 30:177–183.

Cremer, S., S. A. O. Armitage, & P. Schmid-Hempel. 2007. Social Immunity. *Current Biology* 17:693–702.

Crespi, B. J. 1992. Eusociality in australian gall thrips. *Nature* 355:724–726.

Crespi, B. J., & D. Yanegra. 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology* 6:109–115.

Czaczkes, T. J. C., & F. L. W. R. Ratnieks. 2013. Cooperative transport in ants (Hymenoptera : Formicidae) and elsewhere. *Myrmecological News* 18:1–11.

Czaczkes, T. J., & F. L. W. Ratnieks. 2012. Pheromone trails in the brazilian ant

Pheidole oxyops: extreme properties and dual recruitment action. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:1149–1156.

Czaczkes, T. J., C. Grüter, & F. L. W. Ratnieks. 2013. Negative feedback in ants: crowding results in less trail pheromone deposition. *Journal of the Royal Society: Interface* 10:1–6.

D’Adamo, P., & M. Lozada. 2005. Conspecific and food attraction in the wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae), and their possible contributions to control. *Behavior* 98:236–240.

D’Adamo, P., M. Lozada, & J. Corley. 2003. Conspecifics enhance attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers to food baits. *Annals of the Entomological Society of America* 96:685–688.

Dagan, D., & S. Volman. 1982. Sensory basis for directional wind detection in first instar cockroaches, *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Physiology* 147:471–478.

Daly-Schveitzer, S., G. Beugnon, & J.-P. Lachaud. 2007. Prey weight and overwhelming difficulty impact the choice of retrieval strategy in the neotropical ant *Gnamptogenys sulcata* (F. Smith). *Insectes Sociaux* 54:319–328.

De Marco, R. J., & W. M. Farina. 2001. Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:441–449.

Dejean, A., J.-P. Lachaud, & G. Beugnon. 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *Journal of Ethology* 11:43–53.

Del Vitto, L. a, E. M. Petenatti, M. M. Nellar, & M. E. Petenatti. 1994. Las áreas naturales protegidas de San Luis, Argentina. *Multequina* 3:141–156.

Deneubourg, J. L., A. Lioni, & C. Detrain. 2002. Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *The Biological Bulletin* 202:262–267.

Depickère, S., D. Fresneau, & J. L. Deneubourg. 2004. A basis for spatial and social patterns in ant species: Dynamics and mechanisms of aggregation. *Journal of Insect Behavior* 17:81–97.

Depickère, S., D. Fresneau, & J. L. Deneubourg. 2008. Effect of social and environmental factors on ant aggregation: a general response? *Journal of Insect Physiology* 54:1349–1355.

Detrain, C. 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant species, *Pheidole pallidula*. *Insectes Sociaux* 37:315–332.

Detrain, C., & J. Deneubourg. 1997. Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour* 53:537–547.

Detrain, C., & J. L. Deneubourg. 2008. Collective decision-making and foraging patterns in ants and honeybees. *Page Advances in Insect Physiology* 35:123–173

Donaldson-Matasci, M. C., & A. Dornhaus. 2012. How habitat affects the benefits of communication in collectively foraging honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:583–592.

Dornhaus, a. 2006. Benefits of recruitment in honey bees: effects of ecology and colony size in an individual-based model. *Behavioral Ecology* 17:336–344.

Dornhaus, A., & L. Chittka. 2004. Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:395–401.

Drum, N. H., & W. C. Rothenbuhler. 1985. Differences in non-stinging aggressive responses of worker honeybees to diseased and healthy bees in May and July. *J. Apic. Res.* 24:184–187.

Duffy, J. E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* 381:512–514.

Duffy, J. E., C. L. Morrison, & K. S. Macdonald. 2002. Colony defense and behavioral differentiation in the eusocial shrimp *Synalpheus regalis*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 51:488–495.

Dussutour, A., J.-L. Deneubourg, S. Beshers, & V. Fourcassié. 2009. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition* 12:21–30.

Eisner, T., I. Kriston, & D. J. Aneshansley. 1976. Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1:83–125.

Elizalde, L., & P. J. Folgarait. 2012. Behavioral strategies of phorid parasitoids and responses of their hosts, the leaf-cutting ants. *Journal of Insect Science* 12:1–26.

Evison, S. E. F., & F. L. W. Ratnieks. 2007. New role for majors in *Atta* leafcutter ants. *Ecological Entomology* 32:451–454.

Farji Brener, A. G. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral* 6:144–150.

Farji-Brener, a. G., S. Amador-Vargas, F. Chinchilla, S. Escobar, S. Cabrera, M. I. Herrera, & C. Sandoval. 2010. Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? *Animal Behaviour* 79:343–349.

Farji-Brener, A. G. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds , mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Studies on Neotropical*

Fauna and Environment 138:131–138.

Farji-Brener, A. G., & L. Ghermandi. 2008. Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 275:1431–1440.

Farji-Brener, A. G., F. a. Chinchilla, S. Rifkin, A. M. Sánchez Cuervo, E. Triana, V. Quiroga, & P. Giraldo. 2011. The “truck-driver” effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology* 36:128–134.

Farji-Brener, A. G., F. Chinchilla, M. N. Umaña, M. E. Ocasio-Torres, A. Chautamellizo, D. Acosta-Rojas, S. Marinaro, M. Torres de Curth, & S. Amador-Vargas. 2015. Branching angles reflect a tradeoff between reducing trail maintenance cost or travel distance in leaf-cutting ants. *Ecology* 96:510–517.

Farji-Brener, A. G., G. Barrantes, & A. Ruggiero. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* 104:165–171.

Farji-Brener, A. G., G. Barrantes, O. Laverde, K. Fierro-Calderón, F. Bascopé, & A. López. 2007. Fallen branches as part of leaf-cutting ants trails: their role in resource discovery and leaf transport rates in *Atta cephalotes*. *Biotropica* 39:211–215.

Farji-Brener, A. G., M. I. de Torres Curth, P. V. Casanovas, & P. N. Naim. 2003. Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales. *Ecologia Austral* 13:183–194.

Farji-Brener, a. G., S. Amador-Vargas, F. Chinchilla, S. Escobar, S. Cabrera, M. I. Herrera, & C. Sandoval. 2010. Information transfer in head-on encounters between leaf-

cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? *Animal Behaviour* 79:343–349.

Farji-Brener, A., & A. Ruggiero. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography* 21:391–399.

Feener Jr., D., & B. Brown. 1993. Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 6:675–688.

Fehr, E., & U. Fischbacher. 2003. The nature of human altruism. *Nature* 425:785–791.

Folgarait, P. J. 2013. Leaf-cutter ant parasitoids: current knowledge. *Psyche* (New York) 2013.

Foster, W. A. 1990. Experimental evidence for effective and altruistic colony defence against natural predators by soldiers of the gall-forming aphid *Pemphigus spyrothecae* (Hemiptera : Pemphigidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:421–430.

Fowler, H. G., & S. Robinson. 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecological Entomology* 4:239–247.

Francelino, M. R., E. M. C. de Rezende, & L. D. B. da Silva. 2012. Proposta de metodologia para zoneamento ambiental de plantio de eucalipto. *Cerne* 18:275–283.

Franks, N. R. 1986. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:425–429.

Franzel, C., & A. Farji-Brener. 2000. ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia.

Ecología Austral 10:159–168.

Furness, R. W., & D. M. Bryant. 1996. Effect of wind on field metabolic rates of breeding northern fulmars. *Ecology* 77:1181–1188.

Gilchrist, H. G., A. J. Gaston, & J. N. M. Smith. 1998. Wind and prey nest sites as foraging constraints on an avian predator, the *Glaucous gull*. *Ecology* 79:2403–2414.

Goncalves, C. R. 1961. O genero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 4:113–180.

Gordon, D. M., R. E. Paul, & K. Thorpe. 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Animal Behaviour* 45:1083–1100.

Gould, S., & R. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceeding Royal Society of London Biology* 205:581–598.

Griffin, A. S. 2008. Naked mole-rat. *Current Biology* 18:R844–R845.

Hart, A. G., & F. L. W. Ratnieks. 2001. Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job. *Animal Behaviour* 62:227–234.

Hart, A., & F. Ratnieks. 2000. Leaf caching in *Atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. *Animal Behaviour* 59:587–591.

Hart, A., C. Anderson, & F. Ratnieks. 2002. Task partitioning in leaf-cutting ants. *Acta Ethologica* 5:1–11.

Hartshorn, G. S., & B. E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pages 73–89 *La Selva: Ecology and Natural history of a neotropical rain forest*.

Helbing, D., J. Keltsch, & P. Molnár. 1997. Modelling the evolution of human trail

systems. *Nature* 388:47–50.

Herz, H., B. Hölldobler, & F. Roces. 2008. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Behavioral Ecology* 19:575–582.

Hieber, C. S. 1984. Orb-web orientation and modification by the spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in response to wind and light. *Z. Tierpsychol.* 65:250–260.

Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1:3–44.

Hölldobler, B. K., & E. O. Wilson. 1977. Weaver Ants. *Scientific American* 237:146–154.

Hölldobler, B., & E. O. Wilson. 1978. The multiple recruitment systems of the african weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:19–60.

Hölldobler, B., & E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Berlin (Germany): Springer-Verlag

Hölldobler, B., & E. O. Wilson. 2008. *The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. New York (USA): W. W. Norton & Company

Hölldobler, B., & J. F. A. Traniello. 1980. The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *laevigata*. *Journal of Chemical Ecology* 6:883–893.

Hölldobler, B., R. C. Stanton, & H. Markl. 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4:163–181.

Holway, D., & T. Case. 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the argentine ant. *Animal behaviour* 59:433–441.

Houston, A. I. 2011. Central-place foraging by humans: transport and processing. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:525–535.

Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:348–356.

Hrnčir, M., S. Mateus, & F. S. Nascimento. 2007. Exploitation of carbohydrate food sources in *Polybia occidentalis*: social cues influence foraging decisions in swarm-founding wasps. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:975–983.

Hsieh, H.-Y., & I. Perfecto. 2012. Trait-mediated indirect effects of phorid flies on ants. *Psyche* 2012:1–11.

Hubbell, S. P., L. K. Johnson, E. Stanislav, & B. Wilson. 1980. Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. *Biotropica* 12:210–213.

Hugh, D. Y., R. A. Freedman, & A. L. Ford. 2009. *Física Universitaria Volumen 1*. Page Pearson Educación.

Hurlbert, A. H., F. Ballantyne IV, & S. Powell. 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology* 33:144–154.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, & Z. Aldworth. 2008. Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket. *The Journal of Experimental Biology* 211:1819–1828.

Jandt, J. M., & R. Jeanne. 2005. German yellowjacket (*Vespula germanica*) foragers use odors inside the nest to find carbohydrate food sources. *Ethology* 111:641–651.

Jayatilaka, P., A. Narendra, S. F. Reid, P. Cooper, & J. Zeil. 2011. Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *The Journal of Experimental Biology* 214:2730–8.

Jenkins, S. H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61:740–746.

Kacelnik, A. 1993. Leaf-cutting ants tease optimal foraging theorists. *Trends in Ecology and Evolution* 8:346–348.

Kant, R., M. a. Minor, S. a. Trewick, & W. R. M. Sandanayaka. 2012. Body size and fitness relation in male and female *Diaeretiella rapae*. *BioControl* 57:759–766.

Karsai, I., & J. W. Wenzel. 2000. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps. *Journal of Insect Behavior* 13:111–140.

Kaspari, M., & M. D. Weiser. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530–538.

Kawaguchi, L. G., K. Ohashi, & Y. Toquenaga. 2006. Do bumble bees save time when choosing novel flowers by following conspecifics? *Functional Ecology* 20:239–244.

Kelber, C., W. Rössler, & C. J. Kleineidam. 2010. Phenotypic plasticity in number of glomeruli and sensory innervation of the antennal lobe in leaf-cutting ant workers (*Atta vollenweideri*). *Developmental Neurobiology* 70:222–234.

Kent, D. S., & J. A. Simpson. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften* 79:86–87.

Kleineidam, C. J., M. Obermayer, W. Halbich, & W. Rössler. 2005. A macroglomerulus in the antennal lobe of leaf-cutting ant workers and its possible functional significance. *Chemical Senses* 30:383–392.

Korb, J., & S. Schmidinger. 2004. Help or disperse? Cooperation in termites influenced by food conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:89–95.

Kost, C., E. G. de Oliveira, T. A. Knoch, & R. Wirth. 2005. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology* 21:677–688.

Krause, J., G. D. Ruxton, & S. Krause. 2010. Swarm intelligence in animals and humans. *Trends in Ecology & Evolution* 25:28–34.

Kuebler, L. S., C. Kelber, & C. J. Kleineidam. 2010. Distinct antennal lobe phenotypes in the leaf-cutting ant (*Atta vollenweideri*). *Journal of Comparative Neurology* 518:352–365.

Kurosu, U., & S. Aoki. 1991. Gall cleaning by the aphid *Hormaphis betulae*. *Journal of Ethology* 9:51–55.

Kurosu, U., S. Aoki, & T. Fukatsu. 2003. Self-sacrificing gall repair by aphid nymphs. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 270:S12–S14.

Labonte, D., & W. Federle. 2015. Scaling and biomechanics of surface attachment in climbing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of B: Biological sciences* 370:20140027.

Lachmann, M., G. Sell, & E. Jablonka. 2000. On the advantages of information sharing. *Proceedings of The Royal Society B: Biological sciences* 267:1287–1293.

Laland, K. N. 2004. Social learning strategies. *Learning & Behavior* 32:4–14.

Le Houérou, H. N. 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments* 34:133–185.

Leadbeater, E., & L. Chittka. 2002. A new mode of information transfer in foraging

bumblebees? *Current Biology* 15:447–448.

Leal, I. R., R. Wirth, & M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica* 46:516–528.

Lewis, O. T., M. Martin, & T. J. Czaczkes. 2008. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behavioral Ecology* 19:805–809.

Lewis, T., G. V. Pollard, & G. C. Dibley. 1974a. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology* 43:143–153.

Lewis, T., G. V. Pollard, & G. C. Dibley. 1974b. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta Cephalotes* (L .) (Formicidae : Attini). *Journal of Animal Ecology* 43:129–141.

Liker, A., & V. Bókony. 2009. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:7893–8.

Littledyke, M., & J. M. Cherrett. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Bulletin of Entomological Research* 68:273.

London, K. B., & R. L. Jeanne. 2003. Effects of colony size and stage of development on defense response by the swarm-founding wasp *Polybia occidentalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:539–546.

Lopes, J. F., L. C. Forti, R. S. Camargo, C. A. O. Matos, & S. S. Verza. 2003. The effect of trail length on task partitioning in three *Acromyrmex* species (Hymenoptera:

Formicidae). *Sociobiology* 42:87–91.

López, F., C. Agbogba, & I. Ndiaye. 2000. Prey chain transfer behaviour in the african stink ant, *Pachycondyla tarsata* Fabr. *Insectes Sociaux* 47:337–342.

Lozada, M., P. D. Adamo, M. Buteler, & M. N. Kuperman. 2016. Social learning in *vespula germanica* wasps: Do they use collective foraging strategies? *Plos One* 11:1–17.

Lugo, A. E., E. G. Farnworth, D. Pool, & P. Jerez. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical west forest. *Ecology* 54:1292–1301.

Matias, G. da S., & J. Marcal de Queiroz. 2011. Análise da dinamica de forrageamento da formiga cotadeira *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). Pages: 28

McAleer, K., & L. A. Giraldeau. 2006. Testing central place foraging in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, by altering loading functions. *Animal Behaviour* 71:1447–1453.

McCreery, H. F., & M. D. Breed. 2013. Cooperative transport in ants: a review of proximate mechanisms. *Insectes Sociaux* 61:99–110.

Melis, A. P., B. Hare, & M. Tomasello. 2006. Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science* 311:1297–1300.

Milinski, M., & R. Heller. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* 275:642–644.

Miller, J. P., S. Krueger, J. J. Heys, & T. Gedeon. 2011. Quantitative characterization of the filiform mechanosensory hair array on the cricket cercus. *Plos One* 6:1–19.

Modlmeier, A. P., C. N. Keiser, T. a. Shearer, & J. N. Pruitt. 2014a. Species-specific influence of group composition on collective behaviors in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68.

Modlmeier, A. P., K. L. Laskowski, A. E. DeMarco, A. Coleman, K. Zhao, H. A.

Brittingham, D. R. McDermott, & J. N. Pruitt. 2014b. Persistent social interactions beget more pronounced personalities in a desert-dwelling social spider. *Biology letters* 10:20140419.

Moll, K., F. Roces, & W. Federle. 2010. Foraging grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*) maintain stability by balancing their loads with controlled head movements. *Journal of Comparative Physiology. A* 196:471–80.

Moll, K., F. Roces, & W. Federle. 2013. How load-carrying ants avoid falling over: mechanical stability during foraging in *Atta vollenweideri* grass-cutting ants. *PloS One* 8:1–9.

Moll, K., W. Federle, & F. Roces. 2012. The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. *The Journal of Experimental Biology* 215:161–168.

Montoya-Lerma, J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrecht, A. Farji-Brener, & Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58:225–247.

Nagamitsu, T., & T. Inoue. 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an asian tropical rainforest. *Oecologia* 110:432–439.

Nickele, M. A., W. Reis Filho, & M. R. Pie. 2015. Sequential load transport during foraging in *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News* 21:73–82.

Nieh, J. C. 2010. Report a negative feedback signal that is triggered by peril curbs honey bee recruitment. *Current Biology* 20:310–315.

North, R. D., C. W. Jackson, & P. E. Howse. 1999. Communication between the

fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. *Physiological Entomology* 24:127–133.

Norton, V., B. Stevens-Wood, & W. E. Harris. 2013. Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior* 27:370–384.

Ogawa, H., & K. Oka. 2015. Direction-specific adaptation in neuronal and behavioral responses of an insect mechanosensory system. *Journal of Neuroscience* 35:11644–11655.

Oliveira-Filho, A. T., & M. A. L. Fontes. 2000. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793–810.

Olsson, O., J. S. Brown, & K. L. Helf. 2008. A guide to central place effects in foraging. *Theoretical Population Biology* 74:22–33.

Ono, M., T. Igarashi, E. Ohno, & M. Sasaki. 1995. Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature* 377: 334-336.

Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera : Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:395–402.

Overmyer, S. L., & R. L. Jeanne. 1998. Recruitment to food by the german yellowjacket, *Vespula germanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:17–21.

Packer, C., D. Scheel, & A. E. Pusey. 1990. Why lions form groups: food is not enough. *The American Naturalist* 136:1–19.

Pajk, F., E. Von Elert, & P. Fink. 2012. Interaction of changes in food quality and temperature reveals maternal effects on fitness parameters of a keystone aquatic herbivore.

Limnology and Oceanography 57:281–292.

Palka, J., R. Levine, & M. Schubiger. 1977. The cereus-to-giant interneuron system of crickets. *Journal of Comparative Physiology A* 317:267–283.

Paruelo, J., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. Sala, & R. Golluscio. 1998a. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral* 8:85–101.

Paruelo, J., E. Jobbágy, & O. Sala. 1998b. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8:145–153.

Patrick, S. C., S. Bearhop, D. Grémillet, A. Lescroël, W. J. Grecian, T. W. Bodey, K. C. Hamer, E. Wakefield, M. Le Nuz, & S. C. Votier. 2014. Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos* 123:33–40.

Pavitt, C. 1998. Groups Versus Individuals : Which is “ Better ”? Pages 26–64 In *Small group communication: a theoretical approach*.

Pierce, G. J., & J. G. Ollason. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49:111–117.

Pike, N., & W. Foster. 2004. Fortress repair in the social aphid species *Pemphigus spyrothecae*. *Animal Behaviour* 67:909–914.

Pless, E., J. Queirolo, N. Pinter-Wollman, S. Crow, K. Allen, M. B. Mathur, & D. M. Gordon. 2015. Interactions increase forager availability and activity in harvester ants. *Plos One* 10:e0141971.

Plowes, N. 2010. An Introduction to Eusociality. *Nature Education Knowledge* 3:7.

Porter, S. D., & W. R. Tschinkel. 1987. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season. *Environmental Entomology*

16:802–808.

Powell, S., & N. R. Franks. 2006. Ecology and the evolution of worker morphological diversity: a comparative analysis with *Eciton* army ants. *Functional Ecology* 20:1105–1114.

Prado, L. 1973. Le comportement de decoupage des feuilles chez *Atta sexdens*. *Insectes Sociaux* 20:133–144.

Pyke, G. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523–575.

Ratnieks, F. L. W., & C. Anderson. 1999. Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux* 46:95–108.

Ravary, F., E. Lecoutey, G. Kaminski, N. Châline, & P. Jaisson. 2007. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology* 17:1308–1312.

Raveret-Richter, M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45:121–150.

Richard, F.-J., A. Fabré, & A. Dejean. 2001. Predatory behavior in dominant arboreal ant species: the case of *Crematogaster* sp . (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 14:271–282.

Richter, M. R. 2000. Social wasp (hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45:121–150.

Robson, S. K., & J. F. A. Traniello. 1998. Resource assessment, recruitment behavior, and organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 11:1–22.

Roces, F. 1994. Cooperation or individualism: how leaf-cutting ants decide on the size of their loads. *Trends in Ecology & Evolution* 9:230.

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

Rockwood, L. L., & S. P. Hubbell. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia* 74:55–61.

Roig-Juñent, S., G. Flores, S. Claver, G. Debandi, & A. Marvaldi. 2001. Monte desert, insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77–94.

Röschar, J., & F. Roces. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia* 131:319–324.

Röschar, J., & F. Roces. 2003. Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux* 50:237–244.

Röschar, J., & F. Roces. 2011. Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer? *Psyche: A Journal of Entomology*:1–10.

Rozen-Rechels, D., F. M. van Beest, E. Richard, A. Uzal, S. A. Medill, & P. D. Mcloughlin. 2015. Density-dependent, central-place foraging in a grazing herbivore: competition and tradeoffs in time allocation near water. *Oikos* 124:1142–1150.

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

Santoro, D., S. Hartley, D. M. Suckling, & P. J. Lester. 2015. Nest-based information transfer and foraging activation in the common wasp (*Vespula vulgaris*). *Insectes Sociaux*

62:207–217.

Schatz, B., J. P. Lachaud, & G. Beugnon. 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux* 43:111–118.

Schatz, B., J.-P. Lachaud, & G. Beugnon. 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:337–349.

Schmidt, V., D. Schorkopf, M. Hrncir, R. Zucchi, & F. Barth. 2006. Collective foraging in a stingless bee: dependence on food profitability and sequence of discovery. *Animal Behaviour* 72:1309–1317.

Seeley, T. D., A. S. Mikheyev, & G. J. Pagano. 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186:813–819.

Seeley, T., & R. Seeley. 1982. Colony defense strategies of the honey bees in Thailand. *Ecological Monographs* 52:43–63.

Seeley, T., P. K. Visscher, & K. Passino. 2006. Group decision making in honey bee swarms. *American Scientist* 94:220.

Seoane, N. F. 2016. Patrones de actividad y uso de hábitat de ganado semi-silvestre en el bosque andino patagónico.

Shepherd, J. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11:77–84.

Shibao, H. 1998. Social structure and the defensive role of soldiers in a eusocial bamboo aphid, *Pseudoregma bambucicola* (Homoptera: Aphididae): a test of the defence-

optimization hypothesis. *Researches on Population Ecology* 40:325–333.

Shibao, H., M. Kutsukake, S. Matsuyama, T. Fukatsu, & M. Shimada. 2010. Mechanisms regulating caste differentiation in an aphid social system. *Communicative and Integrative Biology* 3:39–41.

Shrader, A. M., G. I. H. Kerley, J. S. Brown, & B. P. Kotler. 2012. Patch use in free-ranging goats: does a large mammalian herbivore forage like other central place foragers? *Ethology* 118:967–974.

Silva, P. S. D., A. G. D. Bieber, T. A. Knoch, M. Tabarelli, I. R. Leal, & R. Wirth. 2013. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 147:110–119.

Sommer, S., D. Weibel, N. Blaser, A. Furrer, N. E. Wenzler, W. Rössler, & R. Wehner. 2013. Group recruitment in a thermophilic desert ant, *Ocymyrmex robustior*. *Journal of Comparative Physiology A* 199:711–722.

Spinadel, E. 2009. Energia eólica en Argentina.

Starcke, K., & M. Brand. 2012. Decision making under stress: a selective review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 36:1228–1248.

Starks, P. T., C. A. Blackie, & P. T. Thomas D Seeley. 2000. Fever in honeybee colonies. *Naturwissenschaften* 87:229–231.

Stern, D. L., & W. A. Foster. 1996. The evolution of soldiers in aphids. *Biological Reviews* 71:27–79.

Sumpter, D. J. T. 2010. *Collective animal behavior*. New Jersey (USA): Princeton University Press Published

Sumpter, D. J. T., N. Zabzina, & S. C. Nicolis. 2012. Six prediction about the decision making of animal and human groups. *Managerial and Decision Economics* 33:295–309.

Sword, G. A., P. D. Lorch, & D. T. Gwynne. 2005. Insect behaviour: migratory bands give crickets protection. *Nature* 433:703.

Tadey, M. 2006. Grazing without grasses: effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Applied Vegetation Science* 9:109–116.

Tamm, S. 1989. Importance of energy costs in central place foraging by hummingbirds. *Ecology* 70:195–205.

Taylor, B. J., D. R. Schalk, & R. L. Jeanne. 2010. Yellowjackets use nest-based cues to differentially exploit higher-quality resources. *Naturwissenschaften* 97:1041–1046.

Taylor, B. J., E. V Nordheim, & R. L. Jeanne. 2012a. Allocation of colony-level foraging effort in *Vespula germanica* in response to food resource quantity, quality, and associated olfactory cues. *Ethology* 118:594–605.

Taylor, E. J., R. L. Brus, & B. J. Jeanne. 2012b. Introduction of a scented carbohydrate resource into the nest increases departure rate in *Polybia occidentalis*. *Insectes Sociaux* 59:151–157.

Taylor, I. R. 1983. Effect of wind on the foraging behaviour of common and sandwich terns. *Ornis Scandinavica* 14:90–96.

Thomas, M. L., & V. W. Framenau. 2005. Foraging decisions of individual workers vary with colony size in the greenhead ant *Rhytidoponera metallica* (Formicidae, Ectatomminae). *Insectes Sociaux* 52:26–30.

Tóth, E., J. E. Duffy, & J. E. Duffy. 2005. Coordinated group response to nest intruders in social shrimp. *Biology Letters* 1:49–52.

Tran, M. V, M. O’Grady, J. Colborn, K. Van Ness, & R. W. Hill. 2014. Aggression and food resource competition between sympatric hermit crab species. *Plos One* 9:1–16.

Traniello, J. F. a., & S. N. Beshers. 1991. Maximization of foraging efficiency and resource defense by group retrieval in the ant *Formica schaufussi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:283–289.

Traniello, J., & R. Leuthold. 2000. Behavior and ecology of foraging in termites. Pages 141–168. In *Termites, evolution, sociality, symbioses, ecology*.

Venables, W. N. & B. D. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.

Verboom, B., & K. Spoelstra. 1999. Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Canadian Journal of Zoology* 77:1393–1401.

Vieira-Neto, E. H. M., F. M. Mundim, & H. L. Vasconcelos. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: an experimental evaluation of three hypotheses. *Insectes Sociaux* 53:326–332.

Wager, B. R., & M. D. Breed. 2000. Does honey bee sting alarm pheromone give orientation information to defensive bees? *Annals of the Entomological Society of America* 93:1329–1332.

Wakefield, E. D., R. a Phillips, & J. Matthiopoulos. 2014. Habitat-mediated population limitation in a colonial central-place forager: the sky is not the limit for the black-browed albatross. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:1–9.

Wakefield, E. D., R. A. Phillips, M. Jason, F. Akira, H. Hiroyoshi, G. J. Marshall, & P. N. Trathan. 2009. Wind field and sex constrain the flight speeds of central-place foraging albatrosses. *Ecological Monographs* 79:663–679.

Walton, M. E., S. W. Kennerley, D. M. Bannerman, P. E. M. Phillips, & M. F. S. Rushworth. 2006. Weighing up the benefits of work: behavioral and neural analyses of effort-related decision making. *Neural Networks* 19:1302–1314.

Weimerskirch, H., M. Louzao, S. de Grissac, & K. Delord. 2012. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science* 335:211–214.

Weimerskirch, H., T. Guionnet, J. Martin, S. a Shaffer, & D. P. Costa. 2000. Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:1869–1874.

Willis, M. a, & J. L. Avondet. 2005. Odor-modulated orientation in walking male cockroaches *Periplaneta americana*, and the effects of odor plumes of different structure. *The Journal of experimental biology* 208:721–35.

Wilson, E. O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. *Science* 228:1489–1495.

Wilson-Rankin, E. E. 2014. Social context influences cue-mediated recruitment in an invasive social wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:1151–1161.

Witte, V., D. Schliessmann, & R. Hashim. 2010. Attack or call for help? Rapid individual decisions in a group-hunting ant. *Behavioral Ecology* 21:1040–1047.

Wittmann, D. 1985. Aerial defense of the nest by workers of the stingless bee *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (Latreille) (Hymenoptera: Apidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:111–114.

Wittmann, D., R. Radtke, J. Zeil, G. Lübke, & W. Francke. 1990. Robber bees

(*Lestrimelitta limao*) and their host chemical and visual cues in nest defense by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (Apidae: Meliponinae). *Journal of Chemical Ecology* 16:631–641.

Wolf, H., & R. Wehner. 2000. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *The Journal of experimental biology* 203:857–68.

Wolf, H., & R. Wehner. 2005. Desert ants compensate for navigation uncertainty. *The Journal of Experimental Biology* 208:4223–30.

Yackulic, C. B., & O. T. Lewis. 2007. Temporal variation in foraging activity and efficiency and the role of hitchhiking behaviour in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125:125–134.

Yamamoto, A., S. Ishihara, & F. Ito. 2009. Fragmentation or transportation: mode of large-prey retrieval in arboreal and ground nesting ants. *Journal of Insect Behavior* 22:1–11.

Yang, C., P. Belawat, E. Hafen, L. Y. Jan, & Y. Jan. 2008. *Drosophila* egg-laying site selection as a system to study simple decision-making processes. *Science* 319:1679–1683.

Zollikofer, C. P. E. 1994a. Stepping patterns in ants. III Influence of load. *Journal of Experimental Biology* 192:119–127.

Zollikofer, C. P. E. 1994b. Stepping patterns in ants. II. Influence of body morphology. *Journal of Experimental Biology* 106:95–106.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, & G. M. Smith. 2009. Mixed effects model and extensions in ecology with R. Page Saudi Med J.

TABLAS

Tabla 2.1.1. Especies vegetales que constituyen el 72% de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en El Chocón, Neuquén (Farji-Brener AG, datos no publicados).

Especies	Porcentaje en la dieta (%)
<i>Stipa sp.</i>	25
<i>Guierrezia solbrigii</i>	20
<i>Larrea cuneifolia</i>	18
<i>Larrea divaricata</i>	9

Tabla 2.1.2. Especies vegetales que constituyen el 55% de la dieta de *Acromyrmex lobicornis* en La Florida, San Luis (Jofré LE, datos no publicados).

Especies	Porcentaje en la dieta (%)
<i>Tripodanthus flagellaris</i>	18
<i>Salix viminalis</i>	12
<i>Cynodon sp.</i>	10
<i>Ailanthus altissima</i>	7
<i>Robinia pseudoacacia</i>	5
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	4

Tabla 2.1.3. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM) para evaluar el efecto natural del viento en la velocidad de las hormigas.

<u>Velocidad de las hormigas</u>			
	Estadístico	n	p-valor
Condiciones de viento, orientación del sendero y presencia de la vegetación	6.37	37 2	<0.0001
Nido	74.68	19	<0.0001

Las condiciones de viento, la orientación del sendero respecto al viento y la presencia de vegetación fueron considerados como factores fijos con 7 categorías: sin viento sin vegetación, sin viento con vegetación, con viento paralelo en contra sin vegetación, con viento paralelo a favor sin vegetación, con viento paralelo con vegetación, con viento perpendicular sin vegetación y con viento perpendicular con vegetación. La columna “Estadístico” muestra los valores de F para los factores fijos y el valor de máxima verosimilitud (Likelihood ratio) para la variable aleatoria “nido”.

Tabla 2.1.4. Modelo lineal generalizado con efecto mixto para evaluar el efecto del viento en la velocidad de las hormigas, el número de veces que cada hormiga fue desplazada del sendero y el tiempo de transición desde una condición sin viento a una con viento experimental.

	Velocidad			Número de desplazamientos por hormiga			Tiempo de transición		
	Estadístico	n	p-valor	Estadístico	n	p-valor	Estadístico	n	p-valor
Condición de viento	71.5	126	<0.0001	79.9	126	<0.0001	82.5	126	<0.0001
Nido	15.8	13	<0.0001	3.5	13	0.06	15.5	13	<0.0001

La condición de viento fue considerada como factor fijo con 2 categorías (con y sin viento), y el nido y la hormiga como factores aleatorios. La columna “Estadístico” muestra los valores de F para el factor fijo y los valores de Chi-cuadrado para la variable aleatoria “nido”. Todos los p-valor ≤ 0.07 están en negrita.

Tabla 2.1.5. Modelo lineal generalizado con efecto mixto para evaluar el efecto del viento en la selección de diferentes tipos de fragmentos de papel (rectangulares versus cuadrados y livianos versus pesados) en días con y sin viento (variación del viento entre días).

	Rectangulares vs. cuadradas			Livianas vs. pesadas		
	Estadístico	n	p-valor	Estadístico	n	p-valor
Condiciones de viento	0.0	514	>0.99	0.0	500	>0.99
Tipo de fragmento	34.5	514	<0.0001	1.8	514	0.18
Interacción	9.0	514	0.003	12.6	514	0.0004
Nido	0.00006	14	-	0.00006	14	-

Las condiciones de viento y el tipo de fragmento fueron considerados como factores fijos y el nido como factor aleatorio. La columna “Estadístico” muestra los valores de F para las condiciones de viento y el tipo de fragmento. No pude obtener el p-valor para el factor aleatorio debido a que el GLMM y el GLM no son conmensurables, por lo tanto evalué la desviación estándar. Todos los p-valor ≤ 0.05 están en negrita.

Tabla 2.1.6. Modelo lineal generalizado con efecto mixto para evaluar el efecto del viento en la selección de diferentes tipos de fragmentos de papel (rectangulares versus cuadrados, livianos versus pesados y pequeños versus grandes) en momentos con y sin viento (variación del viento entre días).

	Rectangulares vs. cuadrado			Livianos vs. pesados			Pequeños vs. grandes		
	Estadístico	n	p-valor	Estadístico	n	p-valor	Estadístico	n	p-valor
Condiciones de viento	0.0	460	>0.99	0.0	460	>0.99	0.0	340	>0.99
Tipo de fragmento	35.9	460	<0.0001	16.7	514	<0.0001	0.0	340	>0.99
Interacción	46.5	460	<0.0001	3.2	460	0.001	19.1	340	<0.0001
Nido	0.00007	12	-	0.00005	12	-	0.00005	10	-

Las condiciones de viento y el tipo de fragmento fueron considerados como factores fijos y el nido como factor aleatorio. La columna “Estadístico” muestra los valores de F para las condiciones de viento y el tipo de fragmento. No pude obtener el p-valor para el factor aleatorio debido a que el GLMM y el GLM no son conmensurables, por lo tanto evalué la desviación estándar. Todos los p-valor ≤ 0.05 están en negrita.

Tabla 2.2.1. Datos (media \pm EE) utilizados para estimar la tasa de ingreso de recursos a la colonia (TIR) considerando la distribución de tamaños encontrada en condiciones ventosas y no ventosas, ambas con los efectos del viento sobre el movimiento de las hormigas.

Variable	Condición no ventosa	Condición ventosa	Metodología
Flujo de hormigas	30 \pm 4.31 hormigas por min	26 \pm 3.9 hormigas por minuto	Medí el número de hormigas durante 1 min en 17 nidos en condiciones naturales con y sin viento.
Longitud del sendero	13 \pm 0.96 m	13 \pm 0.96 m	Medí la longitud de todos los senderos en 38 nidos en condiciones naturales con y sin viento.
Velocidad de las hormigas		Hormigas grandes: 1.20 \pm 0.08 cm/s Hormigas chicas: 0.69 \pm 0.06 cm/s	Medí en 12 nidos la velocidad de hormigas grandes (5-7 mm de largo, n = 51) y chicas (2-4 mm de largo, n = 36) en condiciones ventosas (el viento fue generado artificialmente con ventiladores de PC). La velocidad de las hormigas fue estimada a partir del tiempo que cada individuo demoró en pasar 10 cm del sendero.
Tamaño de la carga	Hormigas grandes: 19 \pm 2.3 mm ²	Hormigas grandes: 7 \pm 2.3 mm ²	Filmé 12 senderos de 12 nidos en condiciones naturales no ventosas (n = 87); y medí el largo y ancho de las cargas con una regla y el software Kinovea 0.8.15. Estimé la superficie de la carga como largo \times ancho. Para estimar el tamaño de las cargas en condiciones estimé el porcentaje de reducción en el tamaño de las cargas cuando hubo viento utilizando un modelo de simulación (ver capítulo 2, sección 3). El modelo estimó el tamaño de carga que maximiza el forrajeo en condiciones con y sin viento. Con esto calculé el porcentaje de reducción en el tamaño de las cargas.
	Hormigas chicas: 11 \pm 2.2 mm ²	Hormigas chicas: 4 \pm 2.2 mm ²	

Estimé la tasa de ingreso de recursos (TIR) como:

$$\begin{aligned}
 TIR &= \frac{\text{tamaño de carga}_{\text{hormigas chicas}} \times \text{flujo proporcional}_{\text{hormigas chicas}}}{\text{longitud del sendero} / \text{velocidad}_{\text{hormigas chicas}}} \\
 &+ \frac{\text{tamaño de carga}_{\text{hormigas grandes}} \times \text{flujo proporcional}_{\text{hormigas grandes}}}{\text{longitud del sendero} / \text{velocidad}_{\text{hormigas grandes}}}
 \end{aligned}$$

Basada en la distribución actual de tamaño (en condiciones con y sin viento), calculé el número de hormigas de 2-4 y 5-7 mm de largo en cada condición y obtuve el porcentaje de cada clase de hormiga. En el caso de las condiciones ventosas, encontré 88 hormigas chicas y 118 hormigas grandes (43 y 57%, respectivamente), mientras que el caso de las condiciones no ventosas encontré 163 y 43 hormigas chicas y grandes, respectivamente (79 y 27%, respectivamente). Entonces, calculé el flujo proporcional de hormigas grandes y chicas en ambas condiciones.

Estimé la TIR por min considerando el flujo proporcional de hormigas chicas y grandes en condiciones ventosas con los efectos del viento en el movimiento de las hormigas como:

$$TIR = \frac{4 \text{ mm}^2 * 11 \text{ hormigas/min}}{\frac{13000 \text{ mm}}{414 \text{ mm/min}}} + \frac{7 \text{ mm}^2 * 15 \text{ hormigas/min}}{\frac{13000 \text{ mm}}{720 \text{ mm/min}}} = 7.22 \text{ mm}^2/\text{s}$$

Y la TIR por min considerando el flujo proporcional de hormigas chicas y grandes en condiciones no ventosas con los efectos del viento en el movimiento de las hormigas como:

$$TIR = \frac{4 \text{ mm}^2 * 23 \text{ hormigas/min}}{\frac{13000 \text{ mm}}{414 \text{ mm/min}}} + \frac{7 \text{ mm}^2 * 6 \text{ hormigas/min}}{\frac{13000 \text{ mm}}{720 \text{ mm/min}}} = 5.26 \text{ mm}^2/\text{s}$$

El aumento en la frecuencia de hormigas grandes cuando hay viento incrementa la tasa de ingreso de recursos un 27% comparado con mantener la misma distribución de tamaño de hormigas encontrada en las condiciones sin viento.

Tabla 2.2.2. Modelo lineal generalizado con efecto mixto para evaluar la diferencia en la velocidad, el número de desplazamientos y el tiempo de transición desde un sector sin viento a uno con viento.

	Diferencia en velocidad				Diferencia en desplazamientos				Diferencia en tiempo de transición			
	Media ± DE	Estadístico	df	p-valor	Media ± DE	Estadístico	df	p-valor	Media ± DE	Estadístico	df	p-valor
Tamaño de las hormigas	-0.18 ± 0.09	3.35	73	0.07	-0.32 ± 0.09	9.97	73	0.002	-0.70 ± 0.21	9.87	73	0.002
Tamaño de las cargas	0.005 ± 0.008	0.43	73	0.51	0.01 ± 0.008	2.42	73	0.12	0.02 ± 0.02	1.34	73	0.25
Nido	0.20	4.38	1	0.01	0.10	0.45	1	0.25	0.68	5.65	1	0.009

El tamaño de las hormigas fue considerado un factor fijo con dos categorías (hormigas grandes y chicas), el nido un factor aleatorio y la superficie de las cargas una co-variable. La columna “Estadístico” muestra los valores de F para el tamaño de las hormigas y de las cargas y el Chi-cuadrado para el factor aleatorio “nido”. Todos los p-valores ≤ 0.07 están en negrita.

Tabla 2.3.1. Modelos lineales generalizados con efecto mixto para evaluar el efecto del viento en el número de obreras activas y en la velocidad de las hormigas descargadas de *Acromyrmex lobicornis*.

	Número de obreras activas		Velocidad de hormigas descargadas	
	Estadístico	p-valor	Estadístico	p-valor
Velocidad del viento	12.9	0.0003	18.41	< 0.0001
Nido	20.12	< 0.0001	101.47	< 0.0001

La velocidad del viento fue considerada como factor fijo y el nido como factor aleatorio. La columna “Estadístico” muestra los valores de devianza o el cociente de máxima verosimilitud. Todos los p-valores ≤ 0.05 están negrita.

Tabla 2.3.2. Modelos lineales generalizados con efecto mixto para evaluar el efecto de la masa de las cargas sobre la velocidad de las hormigas cargadas de *Acromyrmex lobicornis* en condiciones sin y con viento.

	Velocidad de hormigas cargadas sin viento		Velocidad de hormigas cargadas con viento	
	Estadístico	p-valor	Estadístico	p-valor
Masa de las cargas	4.69	0.03	4.08	0.04
Nido	14.55	< 0.0001	2.99	0.08

La velocidad del viento fue considerada como factor fijo y el nido como factor aleatorio. La columna “Estadístico” muestra el cociente de máxima verosimilitud. Todos los p-valores ≤ 0.05 están negrita.

En condiciones sin viento la relación fue $v_{\text{cargadas}} = 17.2 - 0.54 * \text{peso}$ (la unidad de velocidad fue mm/s; efecto del factor fijo: $\chi^2 = 4.99$, $p = 0.02$); mientras que con viento $v_{\text{cargadas}} = 9.3 - 0.35 * \text{peso}$ (la unidad de velocidad fue mm/s; efecto del factor fijo: $\chi^2 = 4.23$, $p = 0.03$). Asumiendo que la densidad de las cargas es de 0.2 mg/mm^2 (Wetterer 1994) y reemplazando en las ecuaciones anteriores, la relación entre velocidad de las hormigas cargadas y el área de las cargas sin viento es igual a $v_{\text{cargadas}} = 17.2 - 0.11 * \text{área}$; mientras que con viento es igual a $v_{\text{cargadas}} = 9.3 - 0.55 * \text{área}$. Considerando que un incremento de 4 km/h en la velocidad del viento redujo la velocidad de las hormigas que regresan de 17.2 a 9.3 mm/s, y aumentó el efecto negativo del tamaño de las cargas de 0.11 a 0.55, el efecto del viento sobre la velocidad de las hormigas cargadas es igual a $v_{\text{cargadas}} = (17.2 - 0.0007 * v_{\text{viento}}) - (0.11 + 0.0004 * v_{\text{viento}}) * a$; donde v_{viento} es la velocidad del viento.

Tabla 3.1.1. Modelo lineal simple (MLS) donde la variable respuesta fue el tiempo de remoción y la predictiva la interacción entre el número de hormigas removiendo y el tamaño del obstáculo.

	Estadístico	p-valor
Número de hormigas removiendo	34.45	< 0.0001
Tamaño del obstáculo	0.51	0.68
Interacción	3.08	0.05

La columna Estadístico muestra los valores de F. Todos los p-valores ≤ 0.05 están en negrita.

Tabla 3.1.2. Modelo lineal simple (MLS) donde la variable respuesta fue el tiempo de remoción, la predictiva la interacción entre las categorías de flujo y el número de hormigas removiendo y la co-variable el tamaño de obstáculo.

	Estadístico	p-valor
Número de hormigas removiendo	237.19	< 0.0001
Flujo de hormigas	12.29	0.002
Tamaño del obstáculo	0.08	0.97
Interacción	11.76	0.003

La columna Estadístico muestra los valores de F. Todos los p-valores ≤ 0.05 están en negrita.

Tabla 3.2.1. Modelo lineal generalizado mixto de la proporción de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero con distribución binomial en función del tamaño de los obstáculos y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormiga usé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variable	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
	Estrategia		4.49	0.10
Factores fijos	Tamaño del obstáculo		12.64	0.01
	Interacción		0.46	0.93
Co-variables	Flujo de hormigas	0.003 ± 0	0.94	0.33
	Tamaño de hormiga	0.47 ± 0.2	4.04	0.04
Factor aleatorio	Nido		0.65	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.2. Modelo lineal generalizado mixto del tiempo de remoción con distribución Normal en función del tamaño de obstáculo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormiga utilicé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variable	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
	Estrategia		0.0009	0.97
Factores fijos	Tamaño del obstáculo		58.28	<0.0001
	Interacción		3.82	0.15
Co-variables	Flujo de hormigas	0.005 ± 0.001	14.97	0.0001
	Tamaño de hormiga	-0.16 ± 0.07	4.72	0.03
Factores aleatorios	Nido		2.07	0.15

En el caso del nido el estadístico es el L-Ratio, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.3. Modelo lineal generalizado mixto de la proporción de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero con distribución binomial en función de la forma del obstáculo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormiga utilicé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variables	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
Factores fijos	Estrategia		11.21	0.0008
	Forma del obstáculo		3.29	0.35
	Interacción		0.63	0.92
Co-variables	Flujo de hormigas	0.002 ± 0.003	2.78	0.09
	Tamaño de hormiga	0.32 ± 0.21	2.57	0.46
Factor aleatorio	Nido		0.0001	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.4. Modelo lineal generalizado mixto del tiempo de remoción con distribución Normal en función de la forma del obstáculo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria los nidos.

	Variables	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
Factores fijos	Estrategia		1.97	0.16
	Forma del obstáculo		10.11	0.02
	Interacción		4.38	0.22
Co-variables	Flujo de hormigas	1.82 ± 0.76	5.79	0.02
	Tamaño de hormiga	-90.25 ± 30.66	8.67	0.003
Factores aleatorios	Nido		6.29×10 ⁻⁵	0.99

En el caso del nido el estadístico es el L-Ratio, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.5. Modelo lineal generalizado mixto para la proporción de remociones por la punta y por el costado con distribución binomial en función de la forma del obstáculo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variab les	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
Factores fijos	Estrategia		0.07	0.79
	Forma del obstáculo		1.48	0.68
	Interacción		5.10	0.16
Co-variables	Flujo de hormigas	0.0009 ± 0.002	0.18	0.67
	Tamaño de hormiga	-0.33 ± 0.20	3.4	0.06
Factores aleatorios	Nido		0.40	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.6. Modelo lineal generalizado mixto de la proporción de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero con distribución binomial en función del flujo de hormigas en el sendero y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y como variable aleatoria los nidos.

	Variab les	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
Factores fijos	Estrategia		0.44	0.51
	Flujo de hormigas		2.40	0.30
	Interacción		6.17	0.04
Co-variable	Tamaño de hormiga	0.61 ± 0.31	4.57	0.03
Factores aleatorios	Nido		1.95	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.7. Modelo lineal generalizado mixto del tiempo de remoción con distribución Normal en función del flujo de hormigas en el sendero y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y la masa de los obstáculos; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variab les	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
	Estrategia		3.30	0.07
Factores fijos	Flujo de hormigas		4.59	0.10
	Interacción		2.79	0.25
Co-variables	Masa del obstáculo	400 ± 369	1.17	0.28
	Tamaño de hormiga	-34.24 ± 14.86	5.31	0.02
Factor aleatorio	Nido		16.57	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.8. Modelo lineal generalizado mixto de la proporción de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero con distribución binomial en función del tipo de suelo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variables	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
Factores fijos	Estrategia		1.86	0.17
	Tipo de suelo		1.80	0.18
	Interacción		0	1
Co-variables	Tamaño de hormiga	0.21 ± 0.3	0.5	0.48
	Flujo de hormigas	-0.0003 ± 0.0	0.005	0.94
Factor aleatorio	Nido		0.0002	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

Tabla 3.2.9. Modelo lineal generalizado mixto del tiempo de remoción con distribución Normal en función del tipo de suelo y la estrategia de remoción. Como co-variables utilicé el tamaño de las hormigas que removieron (cuando hubo más de una hormigas usé la media) y el flujo de hormigas en el sendero; y como variable aleatoria usé los nidos.

	Variab les	Estimación ± EE	Estadístico	p-valor
	Estrategia		1.66	0.20
Factores fijos	Tipo de suelo		5.78	0.02
	Interacción		0.005	0.94
	Tamaño de hormiga	-0.21 ± 0.12	2.97	0.08
Co-variables	Flujo de hormigas	0.001 ± 0.001	1.02	0.31
	Masa del obstáculo		0.19	0.66
Factor aleatorio	Nido		0.30	

En el caso del nido el estadístico es la desviación estándar, mientras que para el resto de las variables reporto el χ^2 . También reporto la estimación del efecto y el error estándar (EE) para las variables continuas. Los valores de $p < 0.05$ están resaltados en negrita.

FIGURAS

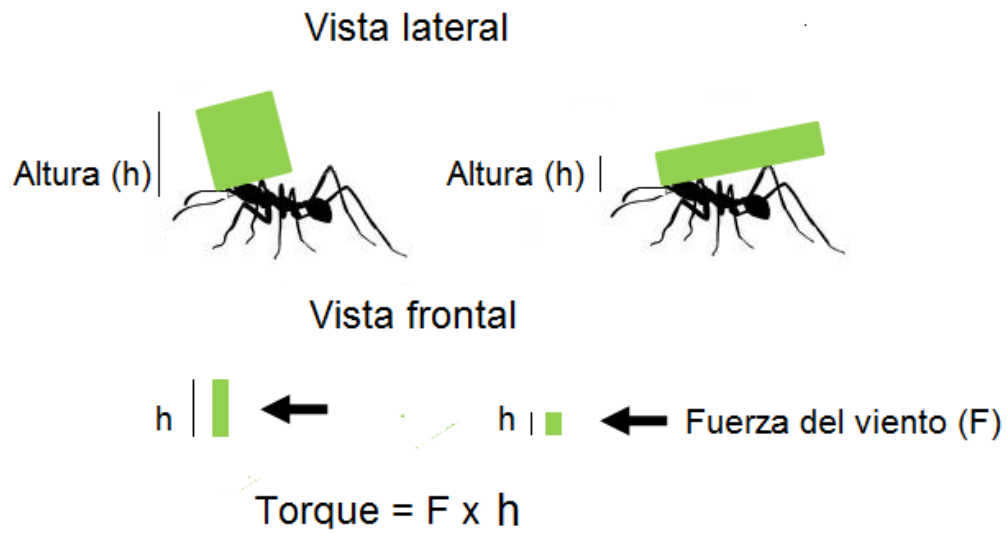


Figura 2.1.1. Torque, fuerza que causa o altera la rotación de un cuerpo, en función de la forma de la carga. Debido a que el torque depende de la altura del objeto, las cargas cuadradas tienen mayor torque que las rectangulares y por lo tanto el viento afecta más a las hormigas con cargas cuadradas que a las hormigas con cargas rectangulares. Las flechas indican la dirección del viento.



Figura 2.1.2. Experimento para evaluar el efecto del viento utilizando ventiladores de PC. En cada sendero filmé 10 cm expuestos al viento y 10 cm no expuestos. Los ventiladores fueron colocados a 5 cm del sendero.

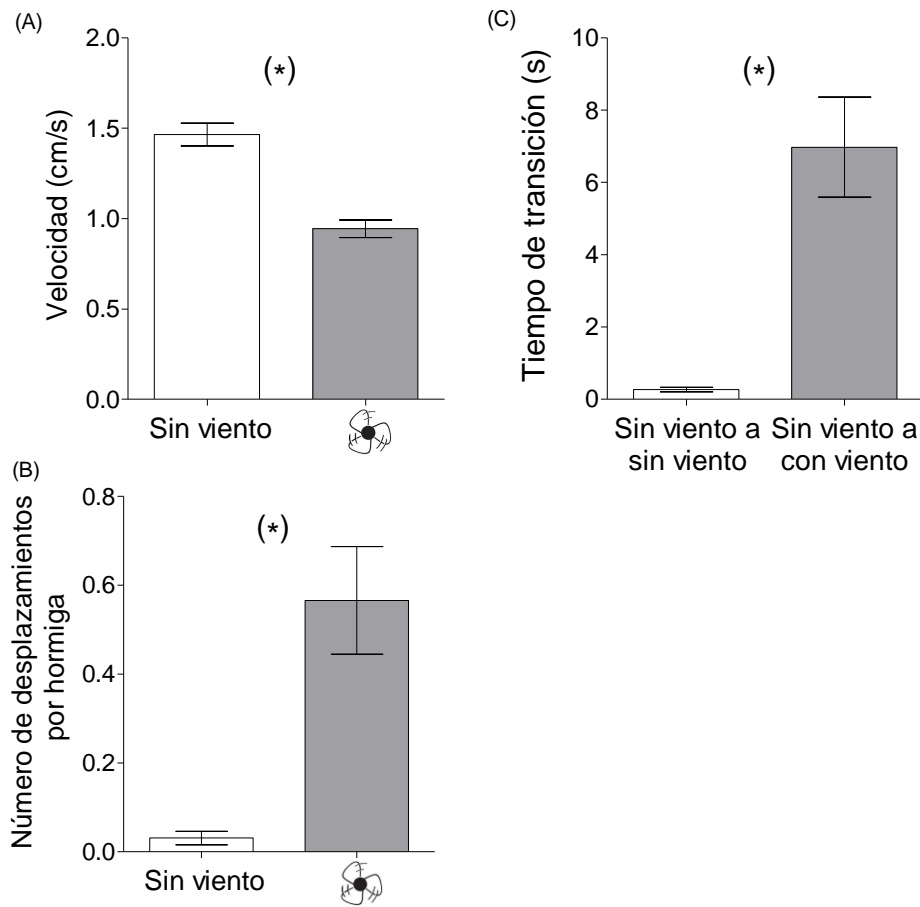


Figura 2.1.3. Velocidad (A), número de desplazamientos por hormiga (B) y tiempo de transición (C, media \pm EE) de las hormigas cargadas sin y con viento (0 and 4 km/h) y cruzando desde una zona sin viento a una con viento o entre dos condiciones sin viento. Los asterísticos indican diferencias significativas (GLMM, velocidad: $F = 71.5$, $p < 0.0001$; número de desplazamientos por hormiga: $\chi^2 = 79.9$, $p < 0.0001$; y tiempo de transición: $\chi^2 = 82.5$, $p < 0.0001$).

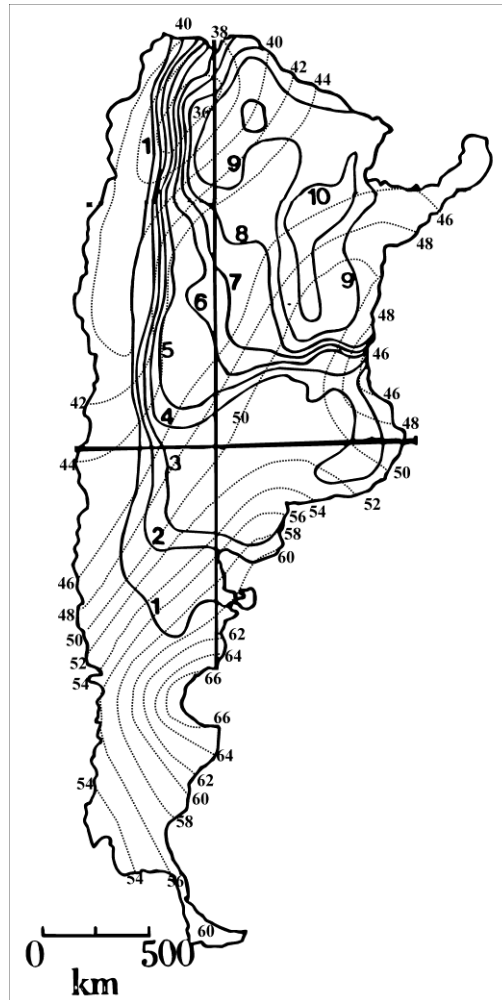


Figura 2.3.1. Mapa de líneas de isoriqueza de hormigas cortadoras de hojas (líneas gruesas que indican una riqueza de 1 a 10 especies) y de isolíneas de velocidad de viento (líneas discontinuas que indican valores de 36–66 m/s) utilizando valores puntuales de velocidad básica (velocidad de las ráfagas de 3 s a 10 m sobre el ras del suelo) en Argentina (mapa Farji-Brener & Ruggiero 1994; Altinger de Schwarzkopf 2005). La ubicación norte-sur (línea vertical) y este-oeste (línea horizontal) están indicadas.

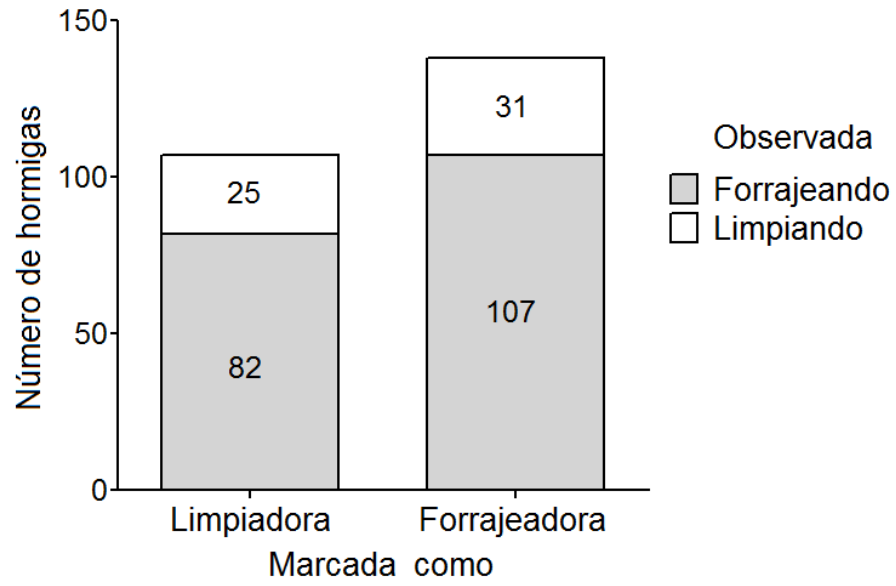


Figura 3.1.1. Número de hormigas marcadas como obreras de mantenimiento y forrajadoras que se observaron forrajeando y limpiando el sendero (barra gris y blanca, respectivamente) en los siguientes días de muestreo ($\chi^2 = 0.0002$, $p = 0.99$).

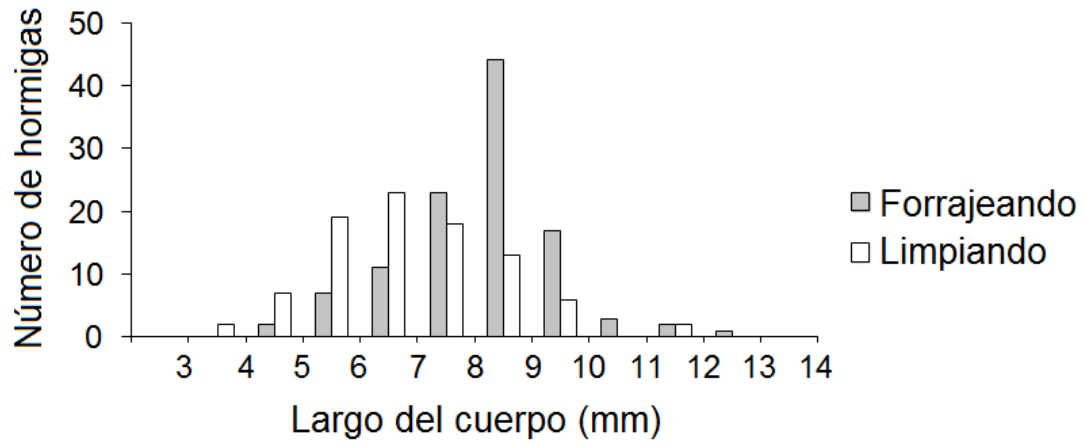


Figura 3.1.2. Histograma del tamaño de las hormigas (largo del cuerpo de las hormigas desde la cabeza hasta la punta del gáster) forrajeando y limpiando los senderos de forrajeo (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, $D = 0.39$, $p < 0.0001$).

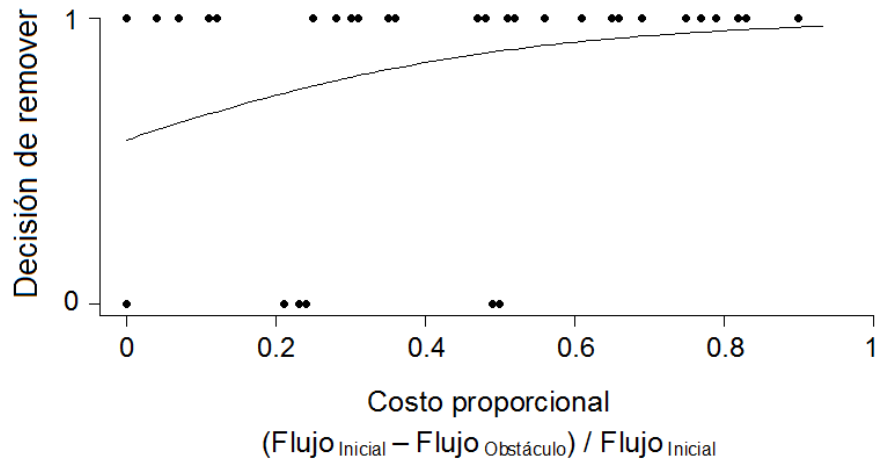


Figura 3.1.3. Decisión de remover un obstáculo (1 si hubo remoción y 0 si no) en función del costo proporcional (GLM: $D = 4$, $p = 0.04$, $R^2 = 0.11$).

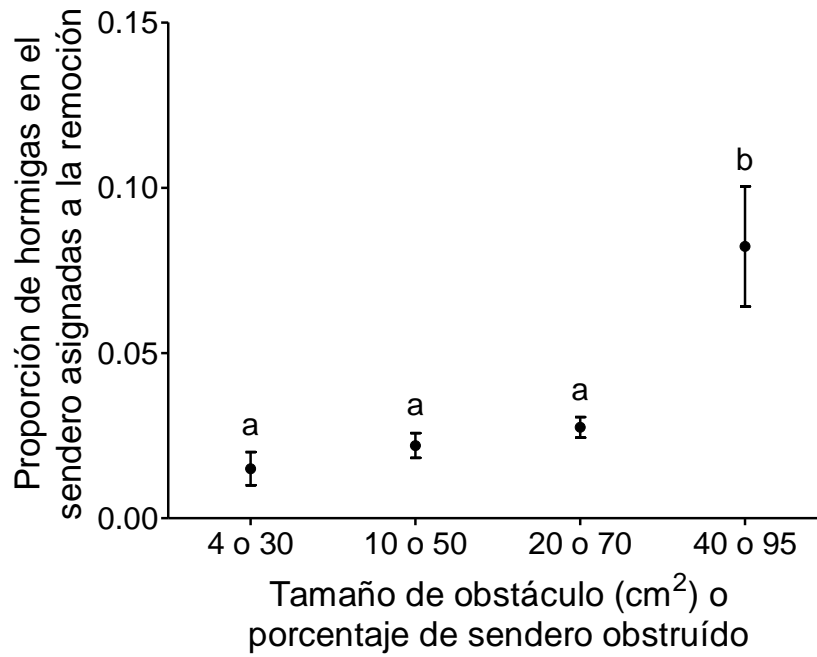


Figura 3.1.4. Número de hormigas removiendo un obstáculo relativo al flujo de hormigas inicial en función del tamaño de obstáculo o del porcentaje del sendero obstruido. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, $F_{3,22} = 7.58$, $p = 0.001$).

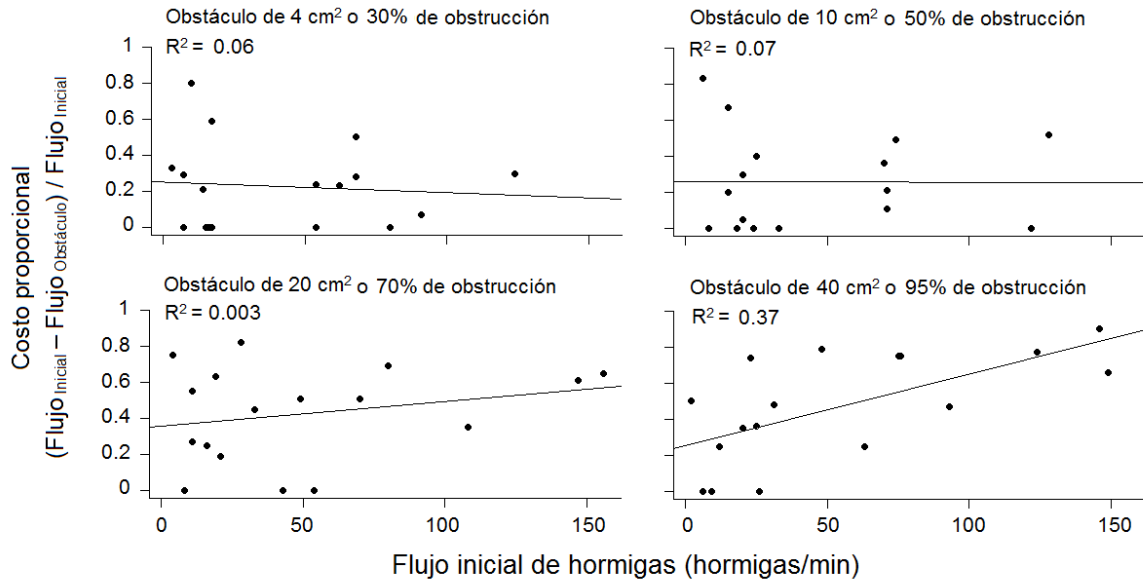


Figura 3.1.5. Costo proporcional en función del flujo inicial de hormigas para cada tamaño de obstáculo (MLS, obstáculo de 4 cm²: $F_{17} = 0.11$, $p = 0.74$; obstáculo de 10 cm²: $F_{16} = 0.0002$, $p = 0.99$; obstáculo de 20 cm²: $F_{17} = 0.95$, $p = 0.34$; obstáculos de 40 cm²: $F_{17} = 10.58$, $p = 0.005$).

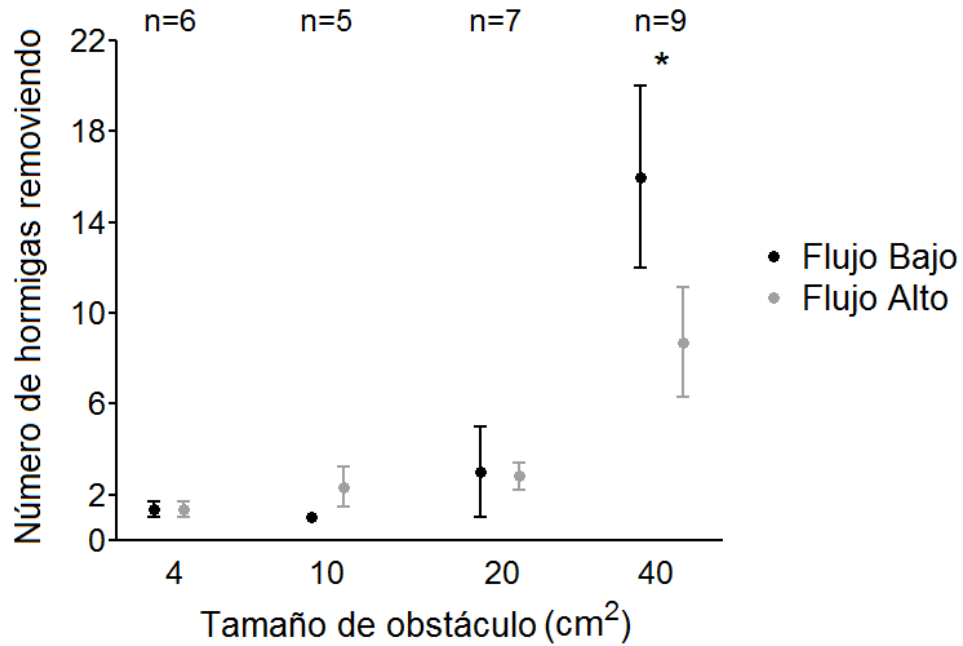


Figura 3.1.6. El número de hormigas asignadas a la remoción de los obstáculos en función del tamaño de obstáculo para condiciones de flujo bajo y alto (2 a 33 y 62 a 156 hormigas por minuto, respectivamente). El asterisco indica diferencias significativas (GLM, obstáculos de 4 cm² D = 0.08, p = 0.96; obstáculo de 10 cm² D = 1.28, p = 0.26; obstáculos de 20 cm² D = 2.29, p = 0.32; obstáculos de 40 cm² D = 11.86, p = 0.002).

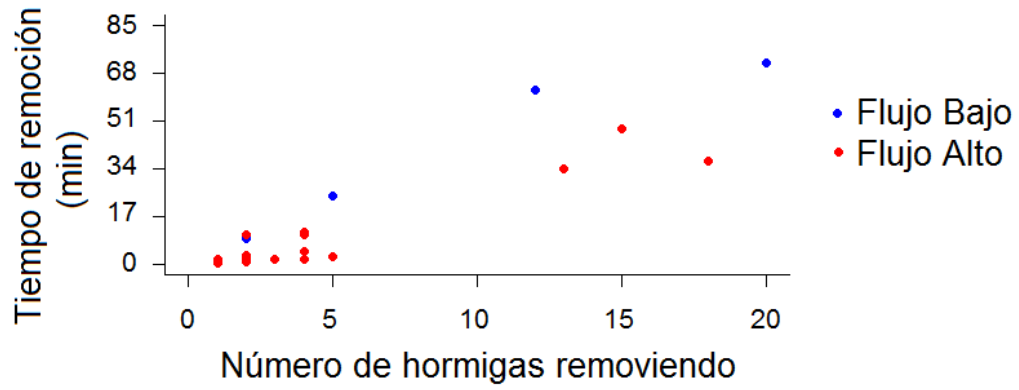


Figura 3.1.7. Relación entre el tiempo de remoción y el número de hormigas removiendo para condiciones de flujo bajo y alto (MLS, $F_{22} = 43.58$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.91$).

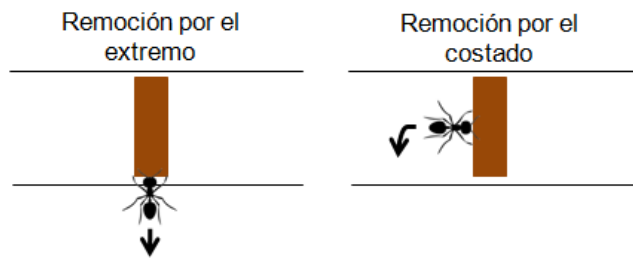


Figura 3.2.1. Esquema de un obstáculo removido por su extremo a la izquierda y por su costado a la derecha. La distancia y esfuerzo que realiza el individuo removiendo por el extremo del obstáculo es menor que por el costado.

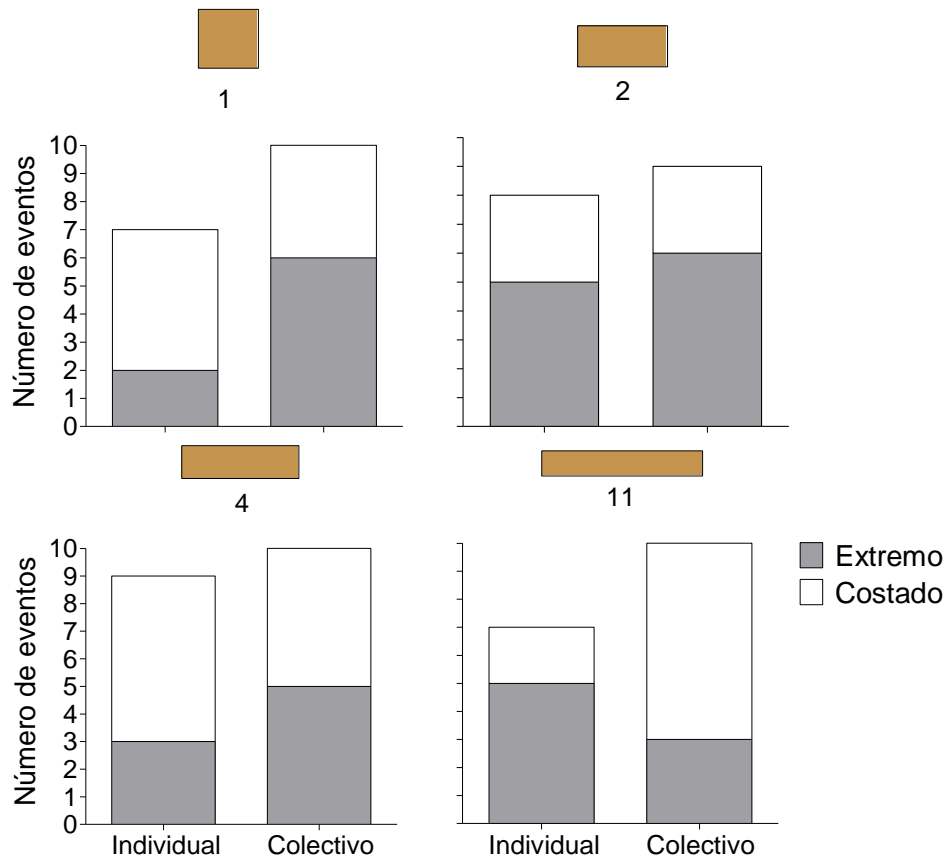


Figura 3.2.2. Frecuencia de obstáculos removidos desde el extremo o el costado del mismo para cada forma de obstáculo (1: 4.5×4.5 cm, 2: 3.15×6.3 cm, 4: 2.25×9 cm y 11: 1.3×15 cm) cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva.

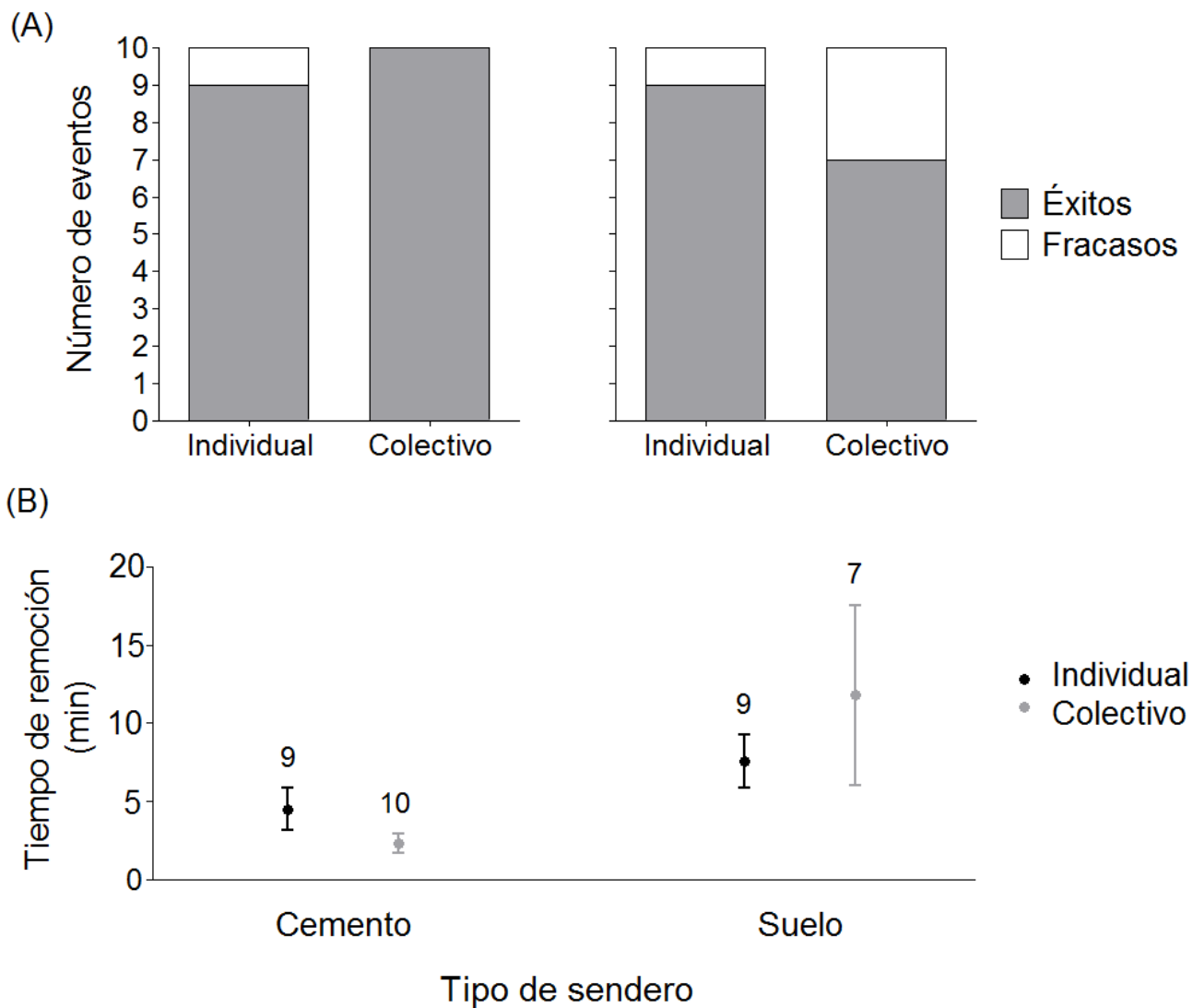


Figura 3.2.3. Frecuencia de éxitos y fracasos en la remoción de obstáculos del sendero para cada tipo de sendero (i. e., senderos construidos sobre el cemento o el suelo) cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (A) y tiempo de remoción (media \pm EE) en función del tipo de sendero (sobre el cemento o el suelo) cuando la estrategia de remoción fue individual y colectiva (B). Los números encima de cada punto en el panel B corresponden al número de muestras que obtuve.

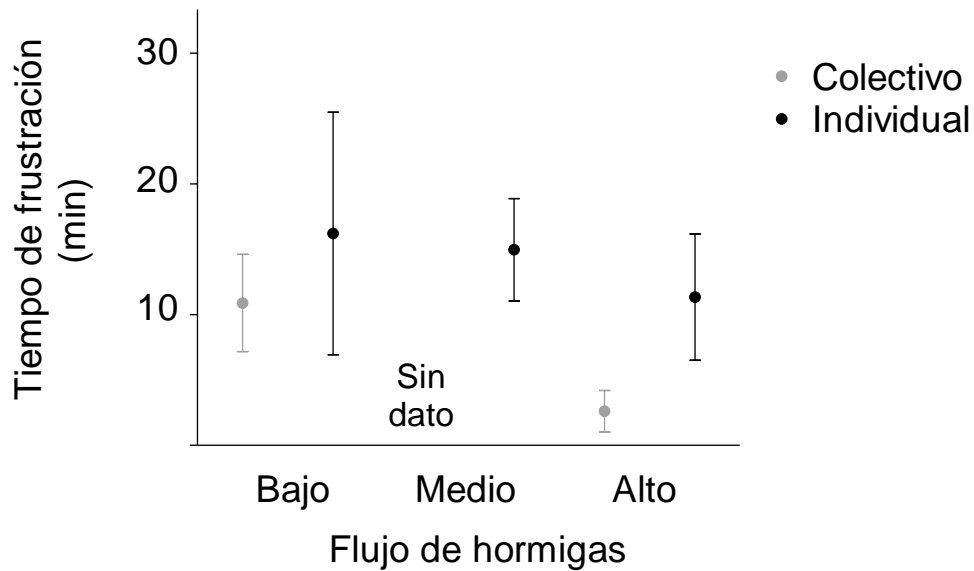


Figura 3.2.4. Tiempo de frustración (i. e., el tiempo que intentan remover un obstáculo antes de abandonarlo; media \pm EE) en función del flujo de hormigas en el sendero categorizado como bajo, medio y alto para la remociones colectivas e individuales. En el caso de las remociones colectivas para flujo de hormigas medio no tengo datos debido a que los obstáculos fueron removidos siempre (ANOVA de una vía, $F_4 = 0.58$, $p = 0.68$, Prueba a posteriori de Tukey, para todas las comparaciones $p > 0.05$).



Figura 3.2.5. Foto de un obstáculo de 20 cm² en condiciones de flujo bajo (60 hormigas/min a la izquierda) y en condiciones de flujo alto (230 hormigas/min a la derecha). Se observa que en la condición de flujo alto las hormigas se embotellan alrededor del obstáculo. Créditos de la foto: A. M. Alma.

VIDEOS

<https://youtu.be/ehfwfbznAI>

Video 2.1.1. Efecto del viento en el movimiento de las obreras de *Acromyrmex lobicornis*. Las ráfagas de viento provocan que las hormigas caminen más despacio, paren y las desplaza del sendero de forrajeo.

<https://youtu.be/Fr7KZntHV18>

Video 2.1.2. Comportamiento de una obrera de *Acromyrmex lobicornis* cuando llega a la zona de transición (i. e., zona entre el sector sin viento y el sector con viento).

https://youtu.be/4IX_yNXCYPQ

Video 2.2.1. Experimento con los ventiladores de PC. En video se observa la posición en la que se filmó a *Acromyrmex lobicornis* (para evitar distorsiones axiales coloqué la regla paralela a la dirección de movimiento de las hormigas y filmé desde arriba y perpendicular al sendero) y cómo el viento afecta el movimiento de las obreras.



Behavioral Ecology (2016), 00(00), 1–8. doi:10.1093/beheco/arw007

Original Article

Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity

Andrea Marina Alma, Alejandro G. Farji-Brener, and Luciana Elizalde

Laboratorio Ecotono, Department of Ecology, INIBIOMA-CONICET-UNCOMA, Quintral 1250, 8400 S.C. de Bariloche, Río Negro, Argentina

Received 30 July 2015; revised 30 December 2015; accepted 5 January 2016.

The fitness and survival of organisms ultimately depend on their feeding. Therefore, foraging behaviors should be selected to maximize cost-benefit ratio. Wind may restrict and modify animal movements increasing the cost of foraging, especially when the animal carries resources that intercept wind. We quantified the effect of wind on the foraging of leaf-cutting ants and evaluated whether this effect varies with 1) leaf fragment traits, such as area, mass, and shape, and 2) the characteristics of the foraging trail system. We also tested whether these ants show a short-term response to wind by selecting loads with characteristics that reduce wind interception, and a long-term response, by arranging the spatial design of the trail system in a way that reduces that effect. We found that in windy conditions, the speed of loaded ants was reduced by 55%, and ants were blown off the trail 28 times more than in windless conditions. However, wind only affected ants walking along trails that were perpendicular to wind direction or parallel upwind. Wind effect increased with area, mass, and shape of loads. At the short term, ants reduced the negative effect of wind by selecting smaller, lighter, or more elongated loads. However, trails showed no particular spatial distribution in relation to wind direction. This is the first study that quantifies the negative consequences of wind on leaf-cutting ants' foraging and reports behaviors that can reduce this effect. Our work illustrates how short-term behavioral responses can mitigate the negative effect of an understudied environmental factor on ant foraging.

Key words: abiotic factors, *Acromyrmex*, forage, resource selection, speed, trail system.

INTRODUCTION

The fitness and survival of organisms ultimately depend on their feeding. It is known that food quality and quantity affect total egg production, number of offspring, growth rate (Brett 1993; Kant et al. 2012; Pajk et al. 2012), and sexual selection (Davies et al. 2012). Therefore, foraging behaviors should be selected to maximize benefits and reduce costs. Biotic and abiotic factors may influence the cost-benefit ratio of foraging behaviors. The most studied biotic factors are predation risk and competition, which can reduce foraging rate and limit access to food, respectively (Milinski and Heller 1978; Tran et al. 2014). Among abiotic factors the effect of temperature on foraging behavior is widely known, influencing activity periods, the type of behavior (risk averse and risk prone), or decreasing walking speed and foraging success (Avery and Krebs 1984; Caraco et al. 1990; Jayatilaka

et al. 2011). Another abiotic factor that may affect foraging is wind, whose effects have been mostly studied on flying organisms (Furness and Bryant 1996; Gilchrist et al. 1998; Weimerskirch et al. 2012). However, the effect of wind on foraging of walking organisms is far-less studied.

The wind may affect the behavior of walking organisms just as it affects flying organisms. For example, in windy conditions, cockroaches change their walking direction (Willis and Avondet 2005); red deer use lower-quality foraging patches (Conradt et al. 2000); and spiders modify the size, structure, and orientation of their webs (Hieber 1984). In ants, the effect of wind on behavior is notorious; wind gusts reduce ant speed and can even blow ants off the foraging trail (Rudolph and Loudon 1986; Anderson and Jadin 2001; Supplementary MOV. S1). For example, in windy conditions, desert ants wander some distance downwind of the food source, and when they detect the odor stream emanating from the food, they change direction and walk upwind on a slightly zigzag path until they reach the food (Wolf and Wehner 2000, 2005). Although other studies have determined how the wind affects ant movements, only one study quantified the effect of wind on ant foraging activity.

Address correspondence to A.M. Alma, who is now at Laboratorio Ecotono, CONICET-UN Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 S.C. de Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: almamarina8@gmail.com.

However, their results were nonconclusive because they studied the effect of wind on an ant species that forages in tunnels below ground (Porter and Tschinkel 1987). If wind can decrease food delivery rate to the colony as it hinders ant movements, we expect ants to show behaviors that reduce the negative effect of wind.

Leaf-cutting ants are good models for analyzing the effect of wind on foraging behavior. First, workers cut and collect plant fragments to use them as substrate to cultivate a mutualistic fungus, the source of food for the larvae. Typically, workers carry plant fragments that are several times larger than their bodies. Therefore, these loads greatly increase the area of wind interception potentially affecting movement, walking direction, and speed of loaded ants. Second, ants adjust the area, mass, and shape of their loads depending on the context (e.g., Roces 1994; Lewis et al. 2008; Norton et al. 2013); thus, they may be able to decrease the wind interception surface of their loads. Finally, leaf-cutting ants travel along a system of foraging trails that they maintain clear of vegetation. Foraging trails vary in the spatial orientation and location (Kost et al. 2005), which could also modify the level of wind exposition of the ants walking along them. In sum, leaf-cutting ants allow a useful quantification of the potential consequences of wind on foraging and the behaviors that may reduce these effects.

In this work, we 1) quantified the effect of wind on the foraging activity of leaf-cutting ants and determined whether ants show 2) a short-term response by selecting loads that minimize wind interception and 3) a long-term response by designing permanent trunk-trail system that reduce the potential negative effect of wind. Considering that 1) wind interception increases with load area, 2) the energy that ants need to maintain the load in the adequate position increases with load mass, and 3) the torque, that is, the twisting effect of a force applied to a rotating object, increases with the height of the load (Supplementary Figure S1), we expected that in windy conditions ants select smaller, lighter, and more elongated loads. Regarding the long-term response, because ants carry their loads almost parallel in relation to the main axis of the trail (see Figure 1; Röschard and Roces 2002), we expected that in windy regions trails will not be oriented perpendicular to the prevailing wind direction and that in windless regions trails will be oriented randomly.

METHODS

To evaluate the effect of wind on ant foraging and how ants reduce this potential negative effect, we worked with *Acromyrmex lobicornis* because it 1) cuts monocotyledonous and dicotyledonous species (Fowler and Robinson 1979), and thus, it may select loads with a wide range of characteristics; 2) inhabits open environments (Farji-Brener and Ruggiero 1994) where it is easy to follow workers and perform experiments; and 3) has a wide geographic distribution, inhabiting regions with strong winds mostly from one direction as well as windless regions (Farji-Brener and Ruggiero 1994), which

allows us to compare the spatial design of the trail system in windy and windless regions.

Fieldwork was carried out in 2 sites with contrasting wind intensity located in Argentina. The windy site was El Chocón, Neuquén (39°16'S, 68°47'W), characterized by strong winds prevailing from the southwest (speed mean \pm standard error [SE]: 20 \pm 0.2 km/h, maximum speed: 56 km/h; main direction: 236°; data source Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas). The windless site was La Florida, San Luis (33°07'S, 66°03'W), which has significantly lower wind intensity ($t = 76$, $P < 0.001$; speed mean \pm SE: 6 \pm 0.1 km/h, data source Universidad Nacional de La Punta). The speed means showed are measured at 10 m above the ground, but at ground level, the wind intensity is lower. In the windy site at ground level, the mean speed of wind is 2.5 \pm 1.6 km/h (\pm SE) with gusts of 20 km/h; and during the activity period of *A. lobicornis* (October–May), the windiest month is December, whose mean is 4.4 \pm 1.7 km/h (\pm SE). We conducted the study during Austral spring–summer in 2013–2015. In all field measurements and experiments, we recorded the following wind parameters: the most frequent speed, maximum speed, and direction at ground level. To characterize days and moments as windy or windless, we measured wind speed placing an anemometer perpendicular to the wind in an area without vegetation; to measure the wind speed sensed by ants, we placed it in the same direction of the trail at 1 cm above ground.

To evaluate whether the wind affects the *A. lobicornis* foraging, we carried out comparative and experimental studies. We first evaluated the natural wind effect by filming foraging trails from 19 nests during 150 s in windy and windless days (4–9 and 0 km/h, respectively). To assess whether the effect of wind varies with trail orientation and vegetation around trails (which might work like a wind barrier), we filmed loaded ants along trails parallel and perpendicular to the wind direction (180 \pm 20° and 90 \pm 20°, respectively), and with/without surrounding vegetation that potentially act as “wind-breaks.” We measured ant speed and the proportion of ants that were blown off the trail. To estimate ant speed, we selected 10 ants of 4–5 mm of length per video (the most abundant ant size in the foraging trails; Alma AM, personal observation) and measured the time spent by each ant to walk 10 cm of trail. Considering that fragment size affects ant running speed (Bollazzi and Roces 2011), we chose ants whose loads were similar in size. We only considered ants that were not blown off the trail for ant speed estimation. To calculate the proportion of ants that were blown off the trail per nest, the number of ants that were blown off at least once was divided by the total number of ants that were video recorded. Ant speed was log-transformed to meet analysis assumptions and analyzed using linear mixed-effect models. For each model, wind condition, trail orientation, and vegetation presence were considered as fixed factors and nest identity as random factor. We tested whether the random effect was significant using log-likelihood ratio tests, with P values corrected for testing on the boundary (Zuur et al. 2009). The

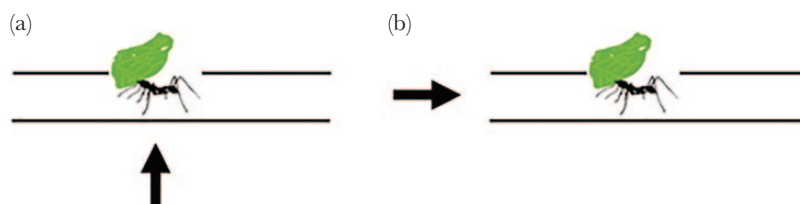


Figure 1

Load position according to trail location in relation to wind direction: (a) perpendicular to wind, where the greatest surface of the load intercepts the wind and (b) parallel to wind, only the thickness of the load intercepts the wind. Arrows indicate wind direction.

proportion of ants that were blown off the trail was analyzed using generalized linear model (GLM) with binomial error distribution of the response variable, with the same fixed factors that for ant speed.

We experimentally assessed the effect of wind by generating wind with computer coolers on 13 trails of 13 nests. The coolers blew wind perpendicular to the ant course. We filmed, for each trail, a 20-cm section with half of it exposed and the other half unexposed to wind until 10 loaded ants were recorded (Supplementary Figure S2). The maximum speed that we could use was 4 km/h because at higher wind speeds ants walked away or passed behind the coolers. In the 2 trail sectors (with and without wind), we measured for each of 126 ants the speed, the number of times that ants were blown off the trail, and the “transition time,” that is, the time that each ant spent crossing from a windless sector to a windy sector. The transition time was compared with the time that each individual spent crossing an imaginary line between 2 windless conditions. The transition time depicts the natural situation when ants move along a trail exposed to wind but with sectors protected by vegetation (i.e., windbreaks). We measured ant speed when ants were not blown off the trail. The ant speed and transition time were log-transformed to meet analysis assumptions and analyzed using linear mixed-effect models. Wind condition was considered as fixed factor and nest and ant identity as random factors. We tested whether the random effect was significant using log-likelihood ratio tests, with *P* values corrected for testing on the boundary (Zuur et al. 2009). The number of times that each ant was blown off the trail was analyzed using generalized linear mixed-effect model with Poisson error distribution of the response variable, wind condition as fixed factor, and nest and ant identity as random factors.

We evaluated correlatively and experimentally whether area, mass, and shape of loads influence wind effect. First, we collected the 10 ants filmed in the experiment with computer coolers and their loads. Because ant size influences its speed (Burd 1983; Hurlbert et al. 2008), in the laboratory, we measured the body length (from the tip of the head to the tip of the gaster) as well as the load mass and took a photo of each load in a stereoscopic microscope. With these photos, we measured the area and perimeter of loads using the software ImageJ®. To control for ant size, we only included ants of 4–5 mm of length in the analyses. We analyzed whether load characteristics influence the effect of wind delaying ants using regression analyses. The response variables were the difference in speed without and with wind, and the presence/absence of ants blown off the trail. As explanatory variable, we used an interception coefficient (IC) of load and calculated as:

$$IC = \frac{\text{Area} \times \text{mass}}{\text{Shape}}$$

where the load shape was estimated as $\frac{\text{Perimeter}}{\sqrt{\text{Area}}}$, with a value near 4 meaning a square load and higher than 4 indicating an elongated load (Rapoport 1975). The IC increases with a greater potential of loads to intercept more wind, that is, with increments of area and/or mass, and/or squarer shapes. We assumed that 1) wind interception increases with load area; 2) the energy that ants need to maintain the load in equilibrium increases with load mass, so heavier loads should be more unfavorable in windy conditions than lighter loads; and 3) circular or square loads offer more resistance to wind than rectangular loads of similar area because the twisting effect of a force applied to a rotating object, known as torque, is stronger. The effect of IC on the ant's speed was analyzed with a simple linear regression, and on the presence/absence of ants blown

off the trail with a logistic regression (0 when ant was not blown off and 1 when was blown off the trail). The data of ant's speed were log-transformed to satisfy the normal and homogeneity assumptions.

To experimentally assess if load selection depended on wind conditions in windy and windless days and moments with and without wind on the same day, we offered paper fragments that differed 2-fold either in area, mass, or shape but not in the other parameters (e.g., same area and mass but different shapes). We used the meteorological data from WindGuru (<http://www.windguru.cz/es>) and recorded the average wind speed at ground level with a digital anemometer (range of precision: 1.4–108 km/h). Windy and windless days were defined as days characterized by wind and calm separated by 24 h, and moments with and without wind on the same day were defined as windy and windless moments on the same day (wind speed greater than 2 and 0 km/h at the ground level, respectively). The paper fragments were 1) large and small (49 and 25 mm²; square and 5 mg); 2) light and heavy (5 and 10 mg cut out of paper of 75 and 150 g/m², respectively; 60 mm² and square); and 3) rectangular and square (20 × 3 and 7.8 × 7.8 mm, respectively; 60 mm² and 5 mg). The fragments were soaked with orange juice for at least 1 h and then dried to attract ants (e.g., Röscher and Roces 2002). Paper fragments were placed at the side of trails from different nests and at 1 m from nest entrance. We presented separately the 3 fragment types by couples and replaced them until we achieved 10 repetitions per trail per wind condition, that is, until 10 fragments were picked up by the ants. To evaluate the effect of wind variation among days, we performed this in 14 nests; to evaluate the effect of wind variations on the same day, we repeated this in 12 nests. The removal of each type of paper (response variable) was analyzed using generalized linear mixed-effect models with binomial error distribution. Wind condition and type of paper were considered as fixed factors, and nest identity was a random factor; we run 3 models, one for each type of paper fragment. We expected a statistical significant interaction among the fixed factors if the selection of the type of fragment depends on wind condition. We could not obtain the *P* value of the random variable because the generalized linear mixed model (GLMM) and GLM are not commensurate; instead of this, we evaluated its standard deviation (Zuur et al. 2009).

To analyze the long-term response to the effect of wind, we assessed cardinal orientations of trails from 43 *A. lobicornis* nests located in El Chocón (windy site) and 38 in La Florida (windless site). We measured the trail direction with respect to the magnetic north and the trail length (meter) in such direction; we also measured the percent of each trail wind-protected by vegetation. With these data, we calculated the grand mean vector for each trail considering all directions and their lengths, or considering only those that had 40% or less of the length protected by vegetation. The grand mean angle is used when data are composed of circular (angle direction of trails) and linear (their associated lengths) measurements. Once we obtained the grand mean angle for each trail with and without vegetation, we analyzed whether trail distribution was uniform (i.e., random) determining the statistical significant of the mean vector *r* with a Rayleigh's test (Batschelet 1981). A longer mean vector implies greater concentration of the data around the mean and thus less likelihood of the data being uniformly distributed.

Because trail direction may be also influenced by the abundance and quality of resources around the nest (Silva et al. 2013), we estimated the cover of palatable plant species around our sampled nests. We calculated the mean length of trails for each nest and used this mean to place a quadrat in each cardinal point. In El Chocón, we marked a 10 × 10 m quadrat divided into 10 individual units of

1 × 1 m in which the identity and cover (%) of all plant species were recorded. In La Florida, because the plant structure differs from El Chocón (it is a mixture of meadow and Serrano forest), we used a 1 × 1 m quadrat to record the identity and cover (%) of herbaceous species, and a 4 × 4 m quadrat for shrubs and tree species. With these data and the preferred species by *A. lobicornis* in El Chocón and La Florida (Supplementary Tables S1 and S2; Farji-Brener AG and Jofré LE, unpublished data), we obtained the cardinal locations of patches where the cover of preferred plant species was higher than 50%. Then, we counted the number of trails spatially directed or not toward the richest patches, considering an angular variation of ± 30°. For example, if the richest patch was located toward north (0°) and the nest had 3 trails of 25°, 180°, and 300°, we recorded 1 trail as oriented toward the richest patch (i.e., the 25° one) and the other as not oriented toward the richest patch.

RESULTS

Wind effect on foraging: comparative and correlative measurements

Wind decreased the speed of loaded ants traveling along trails perpendicular to the wind direction and without vegetation, but not on perpendicular trails to the wind with vegetation or parallel to the wind without vegetation (GLMM, $F = 6.37$, $P < 0.0001$; Figure 2 and Supplementary Table S3). In addition, the wind blew more ants off on trails without vegetation that were perpendicular to the wind or upwind than on trails protected by vegetation or downwind without vegetation (GLM binomial error distribution, $\chi^2 = 485.9$, $P < 0.0001$; Figure 3). The experiment with simulated wind showed similar results; the wind decreased 55% ant speed and increased 28 times the number of times that each ant was blown off the trail (GLMM, transport speed: $F = 71.5$, $P < 0.0001$; and number of time that each ant was blown off the trail: $\chi^2 = 79.9$, $P < 0.0001$; Supplementary Figure S3A,B). We also found that ants spent 6.7 s more to cross from a windless to a windy condition than to cross

among 2 windless conditions (GLMM: $F = 82.5$, $P < 0.0001$; Supplementary Figure S3C).

As expected, the speed of loaded ants depended on load characteristics. Larger, heavier, and more square loads caused higher reduction in speed than smaller, lighter, or more elongated loads (simple linear model [SLM], $F = 11.1$, $P = 0.002$, $R^2 = 0.21$, $y = 0.13x - 0.2$; Figure 4). However, the probability of ants to be blown off the trail did not depend on the area, mass, or shape of loads (GLM binomial distribution, $\chi^2 = 1.3$, $P = 0.25$).

Short-term response: wind effect on load selection

The selection of load according to the area, mass, and shape of fragments varied between windless and windy days, and on the same day between windless and windy moments. In windy days, ants selected against heavy and square fragments, whereas in windless days, they selected heavy over light and square over rectangular fragments (GLMM, heavy vs. light fragments: $F = 12.6$, $P = 0.0004$; square vs. rectangular fragments: $F = 9.0$, $P = 0.003$; Figure 5 and Supplementary Table S5). Within a day, in windy moments, ants selected against heavy and square fragments, whereas in windless moments, ants selected larger quantity of large, heavy, and square fragments (GLMM, large vs. small fragments: $F = 19.1$, $P < 0.0001$; heavy vs. light fragments: $F = 3.2$, $P = 0.001$; square vs. rectangular fragments: $F = 46.5$, $P < 0.0001$; Figure 5 and Supplementary Table S6).

Long-term response: wind effect on the spatial design of the trail system

Contrary to our expectation, cardinal orientation of trails did not show a clear pattern with respect to wind direction. Considering all trails (with and without surrounding vegetation), we found that in the windless site (mean wind speed ± SE: 6 ± 0.1 km/h) trails were concentrated upwind (mean ± SE: $209 \pm 19^\circ$, Rayleigh's test, $\zeta = 4.4$, $P = 0.01$, $r = 0.2$; Figure 6), whereas in the windy site

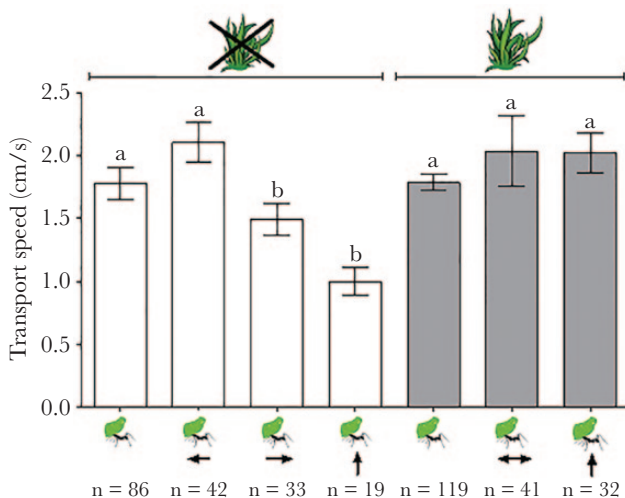


Figure 2

Speed (centimeter per second) of loaded ants (mean ± SE) in windy and windless days, in parallel or perpendicular trails regarding wind direction, and surrounded or not by vegetation. Presence of arrows indicates wind direction with respect to ant walking direction. White bars show trails without vegetation, and gray bars indicate trails surrounded by vegetation. Different letters indicate significant statistical differences (GLMM, $F = 6.37$, $P < 0.0001$).

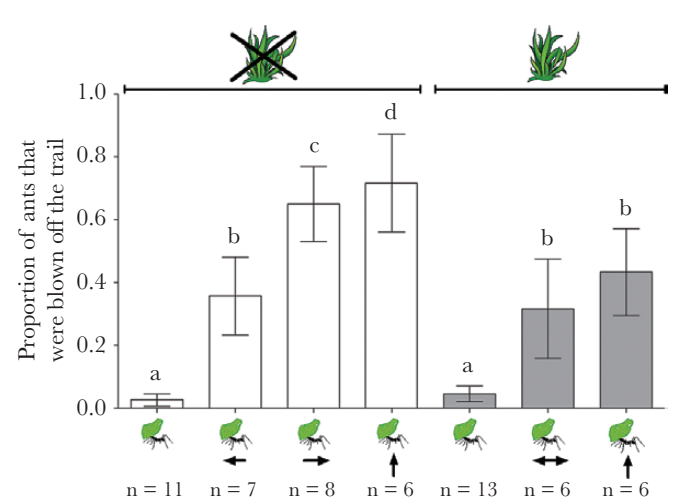


Figure 3

Proportion of ants that were blown off the trail (mean ± SE) in windy and windless days, in parallel or perpendicular trails regarding wind direction, and surrounded or not by vegetation. The presence of arrows indicates the presence of wind and its direction with respect to ant-walking direction. White bars represent trails without vegetation, and gray bars show trails surrounded by vegetation. Different letters indicate significant statistical differences (GLM binomial error distribution, $\chi^2 = 485.9$, $P < 0.0001$).

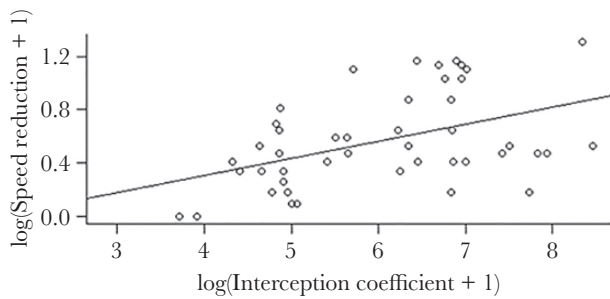


Figure 4

Linear regression for speed reduction of loaded ants with the IC of loads (greater IC implies more wind interception; SLM, $F = 11.1$, $P = 0.002$, $n = 44$; $R^2 = 0.21$, $y = 0.13x - 0.2$).

(mean wind speed \pm SE: 20 ± 0.2 km/h) trails were oriented uniformly, but tended to concentrate upwind and downwind (mean \pm SE: 55 and $235 \pm 13.9^\circ$; Rayleigh's test, $\zeta = 2.1$, $P = 0.1$, $r = 0.2$; Figure 6). On the other hand, considering the orientation of trails with 40% or less of their length protected by vegetation, we found that in the windless site trails were also concentrated upwind (mean \pm SE: $217 \pm 14^\circ$, Rayleigh's test, $\zeta = 6.8$, $P < 0.001$, $r = 0.5$; Figure 6), and in the windy site, trails were concentrated upwind and downwind (mean \pm SE: $59 \pm 7^\circ$ and $240 \pm 7^\circ$, Rayleigh's test, $\zeta = 8.3$, $P < 0.001$, $r = 0.4$; Figure 6). In addition, we found that the number of parallel ($0-90^\circ$ and $180-270^\circ$) and perpendicular ($90-180^\circ$ and $270-360^\circ$) trails with regard to wind direction in the windless and windy sites was similar (all trails: $X^2 = 0.5$, $P = 0.5$; trails without vegetation: $X^2 = 0$, $P = 1$). Finally, trails were not always oriented toward the patches with higher cover of preferred plant species. The percent of trails oriented toward sectors with higher cover of palatable species ranged from 20% to 40% in the windy and windless sites, respectively.

DISCUSSION

Here, we quantified the negative effect of wind on leaf-cutting ants, and analyzed short- and long-term behaviors that could reduce this effect. Wind reduced the speed of loaded ants and thus the rate at which plant material enters the nest. Accordingly, ants selected load characteristics that reduce this effect. However, wind direction does not appear to model the spatial orientation of trails.

In natural wind conditions, loaded ants walked 78% slower and the proportion of ants that were blown off the trails was 93% greater than in windless conditions, whereas in experimental wind conditions, workers reduced their speed by 55% and were blown off the trail 28 times more than in windless conditions. We also found that the spatial variation of wind (as a result of cooler location in a portion of the trail; Supplementary Figure S2) caused an extra delay; ants spent 7 s to cross from a windless to a windy condition. During this time, ants went back and tried to cross the windy zone from a furthest position from coolers. Moreover, in some cases, ants rotated the carried fragment exposing to the wind direction the edge of the load instead its side (see Supplementary MOV. S2). This extra delay occurred naturally when ants travelled along a trail characterized with sectors with and without surrounding vegetation. Altogether, wind increased the time of arrival to the nest and thus strongly decreased the rate of food input. We estimated that the amount of food delivery to the nest was reduced in 50% because of wind. The number of ants per minute in windless conditions was 29 with a mean speed of 1.46 cm/s, whereas in windy

conditions, the number of ants was 26 ants/min with a speed of 0.94 cm/s. Considering that the mean length of trails was 13 m and that the mean mass of vegetal fragment was 3.9 mg (data from the experiment with computer coolers and effect of load characteristics on wind effect), the amount of food delivered to nest in windy conditions was 14.5 g/h and in windless condition was 26.8 g/h. Therefore, in this region, wind potentially represents a strong selective pressure for leaf-cutting ants.

Accordingly, ants showed behaviors that reduced this negative effect of wind. Because loads with higher IC (i.e., larger, heavier, and squarer fragments) caused more delay, in windy conditions, ants selected small, light, and rectangular loads; whereas in windless conditions, ants selected large, heavy, and square loads. This suggests that in the absence of the constraints imposed by wind ants can optimize their foraging trips by transporting bigger loads (Rudolph and Loudon 1986) and avoid elongated loads that decrease maneuverability, stability, speed, and transport rate (Röschard and Roces 2002; Moll et al. 2012, 2013). Finally, ants were able to select load characteristics that reduce the negative effect of wind depending on the presence of wind blowing on the same day, suggesting that this behavioral response is flexible and immediate. There are other examples showing how leaf-cutting ants can rapidly adjust their foraging behavior to adverse conditions. For example, when a height constraint is placed 1 cm above part of the trail, ants cut smaller and rounder fragments than in its absence (Dussutour et al. 2009). Also, ants can select fragments by their mass when transporting loads along different trail gradients; for example, on uphill gradients, they transport loads with lower mass, whereas on vertical downhill gradients, they transport heavier loads (Lewis et al. 2008; Norton et al. 2013). Our results offer novel evidence of how leaf-cutter ants adjust their behavior under disadvantageous environmental situations, reinforcing the relevance of behavior plasticity in ants.

Trail characteristics may attenuate the negative effect of wind on ant foraging. We found that wind had no effect on ants that were walking along downwind parallel trails or protected by vegetation. These results are similar to those found in flying organisms; for example, wind only decreases albatrosses' flying speed when they are flying against the wind direction (Weimerskirch et al. 2000) and affects bats' foraging only when wind blows perpendicularly to wind direction in sites that are unprotected by vegetation (Verboom and Spoelstra 1999). Accordingly, we expected that ants inhabiting regions with strong winds avoid building trails perpendicular to the main wind direction. Contrary to our expectation, trails did not show a particular spatial distribution in relation to wind direction, suggesting that trail orientation is modulated by other factors different from wind. An obvious factor that could better explain the spatial design of the trail system is the location of preferred food patches because that is the main goal of the trunk-trail system (Kost et al. 2005; Silva et al. 2013). Surprisingly, most of the trails did not orient toward the patches with higher cover of preferred plant species, possibly because ants did not know location of all resources within their foraging area (Brown and Gordon 2000) and/or because resource quality can vary along time faster than the trail system. On the other hand, the cover of palatable species per se may be a poor estimator of the location of palatable ephemeral resources such as young leaves, flowers, and fruits.

The spatial design of trails (i.e., bifurcation angles) can also respond to a context dependent trade-off between reducing travel time, maintenance cost, and the creation of new trail sections (Farji-Brener et al. 2015). Moreover, cardinal orientation of trails can be affected by trails of neighboring nests or ground

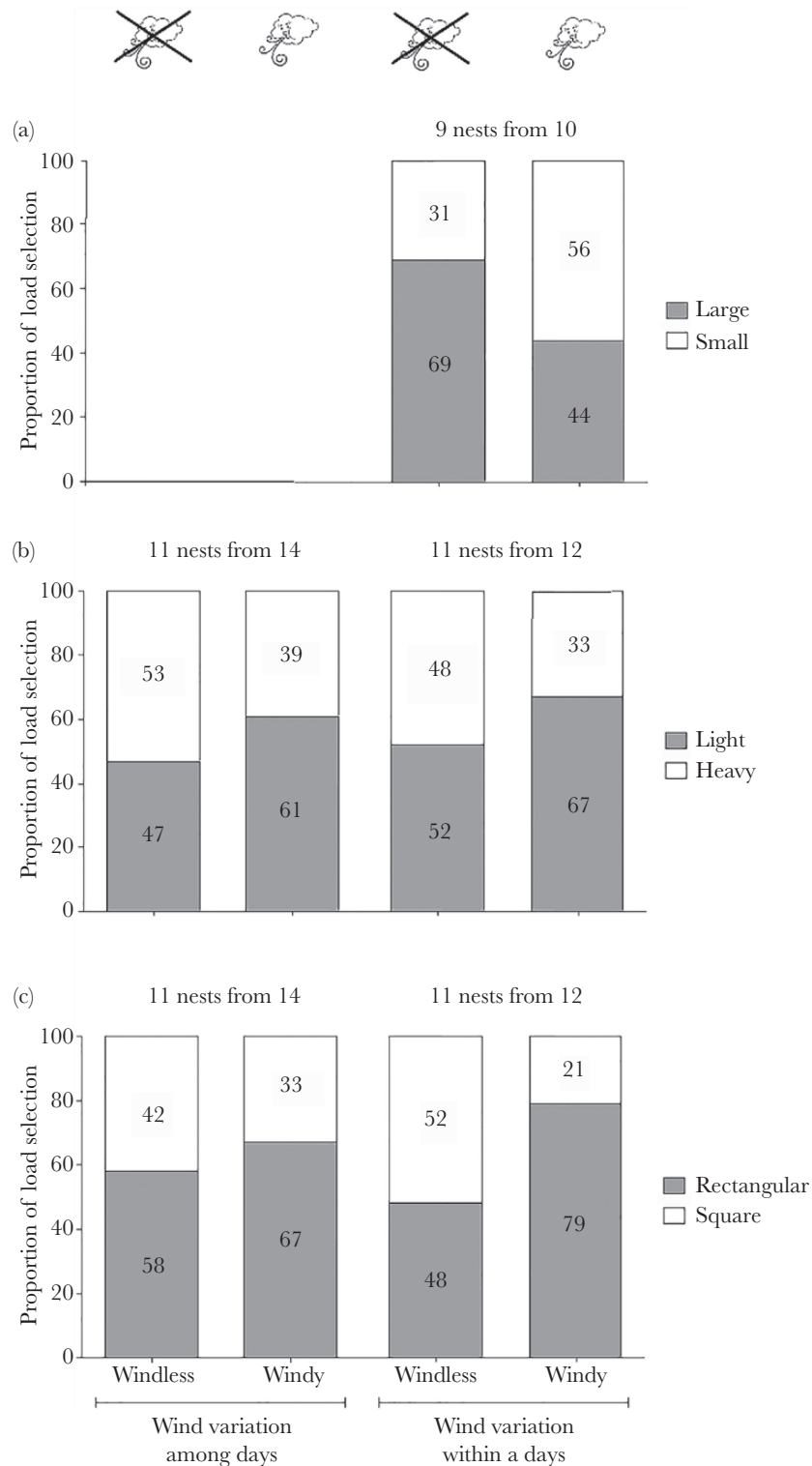


Figure 5

Relative proportion of loads that were (a) large or small; (b) light or heavy; and (c) rectangular or square; in windy and windless days (wind variation among days), and within a day in windy and windless moments (wind variation within a day). Inside the bars are indicated frequencies of selection for every type of paper fragment, and above the bars are indicated the number of nests that responded as the general pattern found, that is showing the same tendency considering all nests together.

characteristics (Brown and Gordon 2000; Farji-Brener et al. 2007). In consequence, the cardinal direction of trails does not respond unequivocally to wind direction and may be modeled by multiple

factors. Nevertheless, it is noteworthy that trails mostly unprotected by vegetation were strongly concentrated parallel to the wind direction in both sites (windless site: $r = 0.4$ and windy site: $r = 0.5$). This

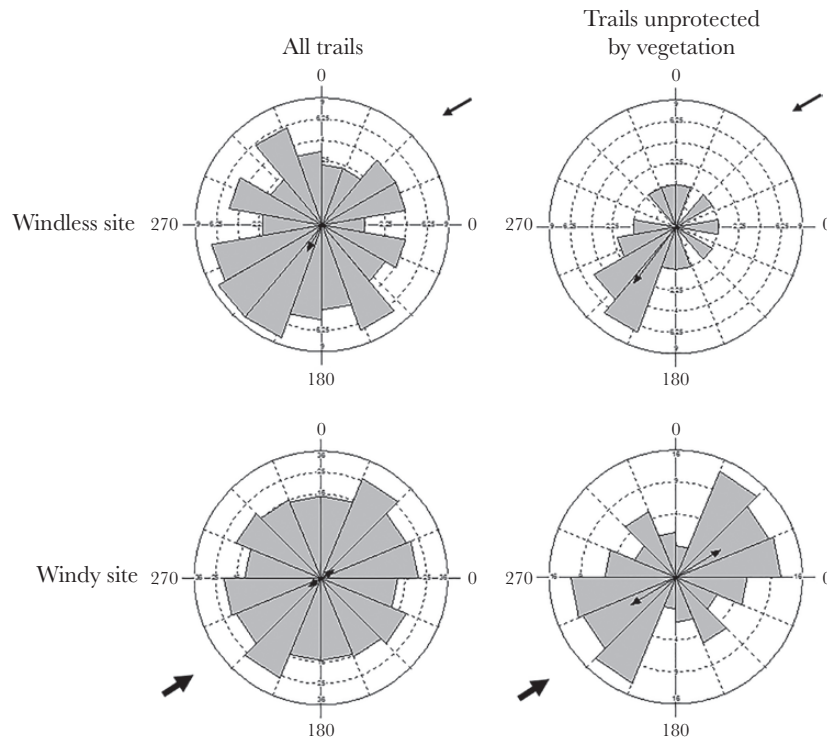


Figure 6

Trail orientation in the windless (upper panels; La Florida, San Luis) and windy sites (lower panels; El Chocón, Neuquén) with regard to magnetic north. Arrows outside circular diagrams represent the prevailing wind direction at El Chocón and La Florida; arrows on the circular diagram indicate the direction and length of the grand means (r), considering all trails (left panels; Rayleigh's test, windless site: $209 \pm 19^\circ$, $Z = 4.4$, $P = 0.01$, $r = 0.2$; windy site: 55 and $235 \pm 13.9^\circ$, $Z = 2.1$, $P = 0.1$, $r = 0.2$) or trails with 40% or less of their length protected by vegetation (right panels; Rayleigh's test, windless site: $217 \pm 14^\circ$, $Z = 6.8$, $P < 0.001$, $r = 0.5$; windy site: 59 and $240 \pm 7^\circ$, $Z = 8.3$, $P < 0.001$, $r = 0.4$).

result suggests that intensity and prevalence of wind are sufficient to trigger a long-term response both in windy and windless sites. Nevertheless, more studies evaluating persistence of vegetation around trails and ground characteristics are necessary to determine the relative importance of wind on the design of the trunk-trail system.

Our results contribute to a better understanding of the high variation in load characteristics carried by leaf-cutting ants (Fowler and Robinson 1979; Franzel and Farji-Brener 2000), in addition to reaffirming the flexible and short-term response of these ants to adverse climatic conditions (Lewis et al. 2008; Dussoutour et al. 2009; Norton et al. 2013). Furthermore, this work may help explaining why leaf-cutting ants show low foraging rate and are uncommon in regions with strong and frequent winds (Cherrett 1972; Hölldobler and Wilson 1990; Farji-Brener and Ruggiero 1994). Some studies have already described how flying and walking organisms change their movement and their extended phenotype (e.g., spider webs) to reduce the negative effects of wind (e.g., Hieber 1984; Wolf and Wehner 2005). However, this is the first study that quantifies the effect of wind in walking insects that move at the ground level and transport loads that magnifies this effect, illustrating how behaviors may mitigate transient environmental conditions that negatively influence foraging.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material can be found at <http://www.behco.oxfordjournals.org/>

FUNDING

This work was supported by Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT; PICT-2011-1406). A.M.A. was supported by a fellowship from AGENCIA.

We thank J.F. Minati and L.E. Jofré for help during fieldwork. We thank S. Vargas and 2 anonymous reviewers for helpful comments on an earlier version of this manuscript. We thank Miguel and Martha Luengos for allow us to work in their field.

Handling editor: Glauco Machado

REFERENCES

- Anderson C, Jadin JLV. 2001. The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. *Insect Soc.* 48:404–405.
- Avery MI, Krebs R. 1984. Temperature and foraging success of great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis.* 126:33–38.
- Batschelet E. 1981. *Circular statistics in biology*. London: Academic Press.
- Bollazzi M, Roces F. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *PLoS One.* 6:1–9.
- Brett MT. 1993. Resource quality effects on *Daphnia longispina* offspring fitness. *J Plankton Res.* 15:403–412.
- Brown MJF, Gordon DM. 2000. How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behav Ecol Sociobiol.* 47:195–203.
- Burd M. 1983. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behav Ecol.* 11:125–131.

- Caraco T, Blanckenhorn WU, Gregory GM, Newman JA, Recer GM, Zwicker SM. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Anim Behav*. 39:338–345.
- Cherrett JM. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J Anim Ecol*. 41:647–660.
- Conradt L, Clutton-Brock T, Guinness F. 2000. Sex differences in weather sensitivity can cause habitat segregation: red deer as an example. *Anim Behav*. 59:1049–1060.
- Davies NB, Krebs JRK, Stuart AW. 2012. An introduction to behavioural ecology. London: Wiley-Blackwell.
- Dussutour A, Deneubourg J-L, Beshers S, Fourcassié V. 2009. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Anim Cogn*. 12:21–30.
- Farji-Brener AG, Barrantes G, Laverde O, Fierro-Calderón K, Bascopé F, López A. 2007. Fallen branches as part of leaf-cutting ants trails: their role in resource discovery and leaf transport rates in *Atta cephalotes*. *Biotropica*. 39:211–215.
- Farji-Brener AG, Chinchilla F, Umaña MN, Ocasio-Torres ME, Chautamellizo A, Acosta-Rojas D, Marinero S, Torres de Curth M, Amador-Vargas S. 2015. Branching angles reflect a tradeoff between reducing trail maintenance cost or travel distance in leaf-cutting ants. *Ecology*. 96:510–517.
- Farji-Brener AG, Ruggiero A. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *J Biogeogr*. 21:391–399.
- Fowler HG, Robinson S. 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol Entomol*. 4:239–247.
- Franzel C, Farji-Brener A. 2000. Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. *Ecol Austral*. 10:159–168.
- Furness RW, Bryant DM. 1996. Effect of wind on field metabolic rates of breeding northern fulmars. *Ecology*. 77:1181–1188.
- Gilchrist HG, Gaston AJ, Smith JNM. 1998. Wind and prey nest sites as foraging constraints on an avian predator, the *Glaucous gull*. *Ecology*. 79:2403–2414.
- Hieber CS. 1984. Orb-web orientation and modification by the spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in response to wind and light. *Z Tierpsychol*. 65:250–260.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The ants. Berlin (Germany): Springer-Verlag.
- Hurlbert AH, Ballantyne F IV, Powell S. 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecol Entomol*. 33:144–154.
- Jayatilaka P, Narendra A, Reid SF, Cooper P, Zeil J. 2011. Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *J Exp Biol*. 214:2730–2738.
- Kant R, Minor MA, Treweek SA, Sandanayaka WRM. 2012. Body size and fitness relation in male and female *Diaeretiella rapae*. *BioControl*. 57:759–766.
- Kost C, de Oliveira EG, Knoch TA, Wirth R. 2005. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *J Trop Ecol*. 21:677–688.
- Lewis OT, Martin M, Czaczkes TJ. 2008. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behav Ecol*. 19:805–809.
- Milinski M, Heller R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature*. 275:642–644.
- Moll K, Federle W, Roces F. 2012. The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. *J Exp Biol*. 215:161–168.
- Moll K, Roces F, Federle W. 2013. How load-carrying ants avoid falling over: mechanical stability during foraging in *Atta vollenweideri* grass-cutting ants. *PLoS One*. 8:1–9.
- Norton V, Stevens-Wood B, Harris WE. 2013. Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *J Insect Behav*. 27:370–384.
- Pajk F, Von Elert E, Fink P. 2012. Interaction of changes in food quality and temperature reveals maternal effects on fitness parameters of a keystone aquatic herbivore. *Limnol Oceanogr*. 57:281–292.
- Porter SD, Tschinkel WR. 1987. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season. *Environ Entomol*. 16:802–808.
- Rapoport EH. 1975. Areografía: estrategias geográficas de las especies. Mexico city (Mexico): Fondo de Cultura Económica.
- Roces F. 1994. Cooperation or individualism: how leaf-cutting ants decide on the size of their loads. *Trends Ecol Evol*. 9:230.
- Röschard J, Roces F. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia*. 131:319–324.
- Rudolph SG, Loudon C. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecol Entomol*. 11:401–410.
- Silva PSD, Bieber AGD, Knoch TA, Tabarelli M, Leal IR, Wirth R. 2013. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. *Entomol Exp Appl*. 147:110–119.
- Tran M V, O'Grady M, Colborn J, Van Ness K, Hill RW. 2014. Aggression and food resource competition between sympatric hermit crab species. *PLoS One*. 9:1–16.
- Verboom B, Spoelstra K. 1999. Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Can J Zool*. 77:1393–1401.
- Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP. 2000. Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proc Biol Sci*. 267:1869–1874.
- Weimerskirch H, Louzao M, de Grissac S, Delord K. 2012. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science*. 335:211–214.
- Willis MA, Avondet JL. 2005. Odor-modulated orientation in walking male cockroaches *Periplaneta americana*, and the effects of odor plumes of different structure. *J Exp Biol*. 208:721–35.
- Wolf H, Wehner R. 2000. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J Exp Biol*. 203:857–868.
- Wolf H, Wehner R. 2005. Desert ants compensate for navigation uncertainty. *J Exp Biol*. 208:4223–4230.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. Mixed effects model and extensions in ecology with R. New York: Springer.

Collective Response of Leaf-Cutting Ants to the Effects of Wind on Foraging Activity

Andrea Marina Alma, Alejandro G. Farji-Brener,* and Luciana Elizalde

Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas–Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina

Submitted October 27, 2015; Accepted May 25, 2016; Electronically published September 15, 2016

Online enhancements: appendix, video. Dryad data: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.d22f7>.

ABSTRACT: One advantage of sociality is to mitigate environmental restrictions through collective behavior. Here we document a colony-level response of leaf-cutting ants to wind, an environmental factor that impedes foraging. Given that larger ants adhere more strongly to the substrate, increasing forager size in windy conditions should reduce the negative effect of wind. We tested this idea for *Acromyrmex lobicornis* in windy regions of Patagonia. We examined (1) whether the fraction of larger ants versus smaller ants increased in windy conditions and (2) whether the effect of wind on the ants' movement was lower for larger ants. The size-frequency distribution of foragers was skewed more toward larger ants in nature under more windy conditions. Under windy conditions in the field, the mobility of smaller ants was more reduced than that of larger ants. The change toward larger foragers in windy conditions reduced the negative effect of wind by 32%, illustrating how a social organism can collectively mitigate the adverse effects of the environment.

Keywords: *Acromyrmex lobicornis*, collective solutions, environmental restrictions, Patagonia.

Introduction

Animals deal with situations that alter the normal progress of their activities and require special responses (hereafter, problems). The absence of appropriate solutions for these problems often implies a cost. For example, if ant workers do not remove the litter that falls on a trunk trail, the rate of food delivery to the nest is reduced (Howard 2001). One advantage of social organisms is that they can solve problems collectively (Anderson and Franks 2001). For instance, ants can cooperatively transport prey that exceed their individual carrying capacity (Czaczkes and Ratnieks

2013), and leaf-cutting ants increase the number of ants with small loads when an object above their trails limits the passage of ants with larger loads (Dussutour et al. 2009). Collective solutions in ants have been studied mainly in circumstances of foraging and colony defense (Hölldobler and Wilson 1978; Elizalde and Folgarait 2012; Czaczkes and Ratnieks 2013). Here, we determined how the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* collectively responds to the negative effect of wind, an environmental constraint poorly studied in terrestrial arthropods.

In regions with frequent strong winds, foraging of *A. lobicornis* decreases, because wind reduces the ants' speed and increases the number of ants displaced from the trail (Alma et al. 2016a). Recently, it has been discovered that, in leaf-cutting ants, contact area per tarsus and the total force of adhesion increase with body size not only because of the positive allometry of the ants' adhesive pads but also due to an increase in pad efficiency (Labonte and Federle 2015). Accordingly, one possible colony response to mitigate the negative effect of wind could be to increase the frequency of larger foragers under windy conditions. We tested this prediction by analyzing (1) whether the size distribution of both outbound and inbound laden ants was more skewed toward larger ants under windy conditions and (2) whether larger ants were less affected by wind than smaller ants. In addition, to test whether the allocation of larger ant foragers mitigates the effect of wind, we estimated the rate of food input (RFI) on the basis of ant size distributions found under windy and windless conditions and the effect of wind on movement of ants and load area.

Methods

Study Area and Ants

Acromyrmex lobicornis inhabits windy regions of Patagonia (Farji-Brener and Ruggiero 1994). Fieldwork was performed during Austral spring and summer during 2013–2014 in El

* Corresponding author. Present address: Laboratorio Ecotono, CONICET-UN Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 S.C. de Bariloche, Río Negro, Argentina; e-mail: alefarji@yahoo.com.

ORCID: Farji-Brener, <http://orcid.org/0000-0001-7251-3866>.

Am. Nat. 2016. Vol. 188, pp. 000–000. © 2016 by The University of Chicago. 0003-0147/2016/18805-5661\$15.00. All rights reserved.
DOI: 10.1086/688419

Chocón, Neuquén (39°16' S, 68°47' W), where the mean wind speed (\pm SE) is 20 ± 20 km/h with a maximum of 56 km/h (measurements at 10 m above the ground; Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas). At ground level, the mean speed of wind (\pm SE) is 2.5 ± 1.6 km/h with gusts of 20 km/h, and during the activity period of *A. lobicornis* (October–May), the windiest month is December, which has a mean wind speed (\pm SE) of 4.4 ± 1.7 km/h.

Collective Response

To evaluate whether larger ants are more likely to forage in windy conditions than in windless conditions, we filmed 10 nests (one trail per nest) in naturally windless and windy conditions (wind speed: 0 and 4–9 km/h, respectively) for 150 s with a ruler placed alongside the trail; we used a Canon Rebel T3i video camera at 60 frames per second and $1,280 \times 720$ pixels (high definition). Windless conditions occurred during mornings or afternoons when no wind was blowing. We recorded the average wind speed at ground level with a digital anemometer (Lutron LM-81AM, range: 0.4 to 30 m/s, resolution: 0.1 m/s) while recording. To determine whether the higher frequency of larger inbound foragers was a consequence of smaller ants being more affected by wind (e.g., blown off the trail by the wind while foraging), we filmed trails 2 m from the nest entrance and measured the size of inbound loaded ants and outbound ants. In total, we randomly selected and measured 206 loaded ants and 354 outbound ants in each wind condition, and we measured the body length (from the head to the tip of the gaster) with the aid of the ruler using Kinovea 0.8.15 software (<http://www.kinovea.org/en>). To avoid off-axis distortion, we placed the ruler parallel in relation to ant walking direction and filmed from above and perpendicular to the trail (video A1, available online).

Wind Effect Varies with Ant Size

To assess whether larger ants were less affected by wind than smaller ants, we generated wind with small fans (from computers) that allowed wind speed to be adjusted in 12 trails from 12 adult colonies (one trail per colony) on windless days (wind speed: 0 km/h). The fans were placed 5 cm from the trail to generate wind perpendicular to the ant movement (fig. A1, available online). For each trail, a 10-cm section was protected from the wind generated by the fans, and an adjacent section of 10 cm was exposed. The maximum wind speed at which ants continued foraging was 4 km/h (speed comparable to natural wind at ground level); at higher wind speeds, ants either walked away from the trail or went behind the fans. Anemometers on trail sections that were not exposed to artificial wind always registered

0 km/h. We measured ant speed, number of times that each ant fell or was displaced at least 1 cm from its trajectory, and time spent by ants to cross from a windless to a windy condition (hereafter, crossing time). Delays crossing from a windless to a windy section were evidently generated by wind (see video A1). We obtained these measurements in the trail sectors with and without wind for large (5–7-mm body length, $n = 51$) and small (2–4-mm body length, $n = 36$) loaded ants. We sampled only larger and smaller ants, because we found a shift in the distribution of ant sizes, where very small ants (<3.5 mm) were almost entirely absent in windy conditions, and very large ants (>6.5 mm) were present only in windy conditions (see “Results” below). Using the extremes of ant size distribution allowed us to focus on sizes that were less abundant but were the ones that were more important to testing our hypothesis. We estimated ant speed (in centimeters per second) using the time spent by each ant to walk 10 cm of trail in both sections (with and without artificial wind). Ant speed was measured when the ant was not displaced by wind to discriminate the effect of wind on speed and displacements. The crossing time was compared with the time that each individual spent crossing an imaginary line between two windless sections. In addition, we estimated from the videos the area of the load carried by each ant, because the effect of wind increases with the exposed area (Alma et al. 2016a). We measured the length and width of loads with the aid of a ruler, using Kinovea 0.8.15 software (<http://www.kinovea.org/en>). We calculated the load area as length \times width or $\pi \times$ radius² depending on its shape.

To calculate the measurement error of the variables estimated from the videos, we filmed and collected 49 ants foraging with their loads from 12 nests. From the videos, we measured the body length of ants as explained above. In the laboratory, we obtained the same measurements with a stereoscopic microscope. Then we calculated the measurement error as the difference between the value measured from the videos and its value measured with the microscope. Mean (\pm SE) measurement error for ant body length was 0.4 ± 0.05 , representing $\sim 8\%$.

To determine how assignment of larger ants in windy conditions mitigates the negative effect of wind, we estimated the RFI per minute considering the proportional flux of small and large ants in windy and windless conditions, both with the effect of wind on ant’s movement. This approach allowed us to estimate the RFI if the colonies were affected by wind but did not respond collectively. We used the following equation:

$$\text{RFI} = \frac{\text{load size}_{\text{small ants}} \times \text{proportional flux}_{\text{small ants}}}{\text{trail length}/\text{speed}_{\text{small ants}}} + \frac{\text{load size}_{\text{large ants}} \times \text{proportional flux}_{\text{large ants}}}{\text{trail length}/\text{speed}_{\text{large ants}}}$$

We estimated the mean flux of ants per minute, trail length, load sizes, and mean speed of large and small laden ants in windy conditions. In addition, to estimate the proportional flux of large and small ants found in windy and windless conditions, we estimated the percentage of large and small ants on the basis of the actual distributions of ant sizes in windy and windless conditions (table A1; tables A1, A2 available online).

Statistical Analysis

To evaluate whether larger ants are more likely to forage in windy conditions than in windless conditions, we used a Kolmogorov-Smirnov test to compare the distributions of body lengths in windless and windy conditions for both laden and outbound ants. To assess whether larger ants were less affected by wind than smaller ants, we calculated the differences in speed, number of displacements, and crossing time between windless and windy sections (i.e., larger values representing stronger wind effect) for every ant. These response variables were log transformed and analyzed using

linear mixed-effect models. Ant size was considered as a categorical fixed factor (small and large ants, 2–4 and 5–7 mm, respectively), load area as a covariate, and nest identity as a random factor. We tested whether the random effect was significant using log-likelihood ratio tests, with P values corrected for testing on the boundary (Zuur et al. 2009). Finally, we used a t -test to evaluate differences in load size between large and small ants using data from 71 ants and load collected (load length and width were measured in a stereoscopic microscope). Statistical analyses were performed in the R environment (R Development Core Team 2010).

Results

The distribution of ant size was skewed toward larger ants in windy conditions, compared with windless conditions, for both outbound and loaded inbound ants (Kolmogorov-Smirnov test, loaded ants: $D = 0.4$, $P < .0001$, 4.2 ± 0.07 and 5.2 ± 0.06 mm; outbound ants: $D = 0.27$, $P < .0001$, 4.2 ± 0.05 and 5.0 ± 0.06 mm; fig. 1). Very small ants (<3.5 mm) were almost absent in windy conditions, and

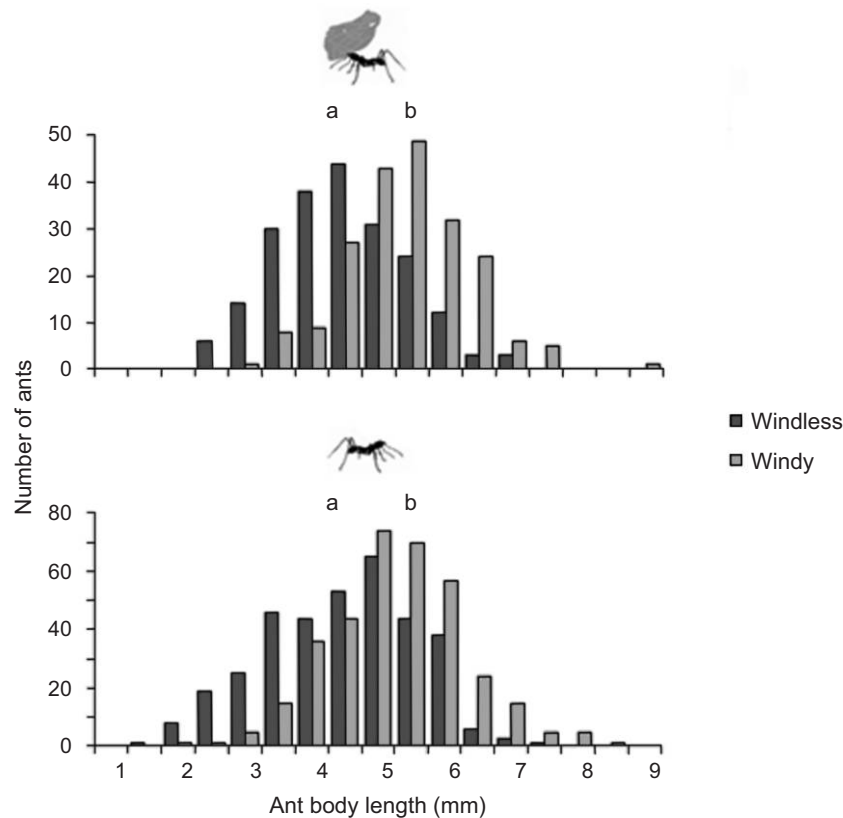


Figure 1: Body-length distribution of loaded ants (*top*) and outbound ants (*bottom*) in windless (*a*) and windy (*b*) conditions (wind speed: 0 and 4–9 km/h, respectively). Different letters denote statistically different groups and distributions (Kolmogorov-Smirnov test, loaded ants: $D = 0.4$, $P < .0001$; outbound ants: $D = 0.27$, $P < .0001$). Data underlying this figure are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.d22f7> (Alma et al. 2016b).

very large ants (>6.5 mm) were present only in windy conditions. The effects of wind on all behavioral response variables were lower for larger ants than for smaller ants (fig. 2; table A2). Thus, while wind reduced the speed of smaller ants by 43%, this reduction was only 21% for larger ants (mean \pm SE, 0.53 ± 0.07 and 0.32 ± 0.12 cm/s, respectively; $F = 3.35$, $df = 73$, $P = .07$). Wind increased by 1.2 ± 0.3 times the number of displacements per ant for smaller ants but only by 0.23 ± 0.01 times for larger ants ($F = 9.97$, $df = 73$, $P = .002$). Finally, smaller ants took 9.4 ± 3.7 s to cross from a windless to a windy section, whereas larger ants took 1.7 ± 0.06 s ($F = 9.87$, $df = 73$, $P = .002$). In all models, the ant load was not significant (all $P > .12$; table A2), and these differences occurred despite the fact that large ants, compared with small ants, transported loads with larger areas (mean area \pm SE: 19 ± 2.1 vs. 11 ± 2.3 mm²; $t = 2.24$, $df = 34.9$, $P = .03$). Data are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.d22f7> (Alma et al. 2016b). The higher frequency of larger foragers under windy conditions increased the RFI by an estimated 32% compared with that if the same ant size frequency had occurred in windless conditions (table A1).

Discussion

One advantage of group living is the option to collectively solve adverse conditions. Here, we described how colonies of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* reduced the problems imposed by wind by increasing the frequency of the type of workers that are better able to deal with this environmental factor. The size distribution of loaded and outbound ants was skewed toward larger sizes in windy conditions, and larger ants were less affected by wind than smaller ants with respect to speed, frequency of displacement from the trail, and crossing time. These differences are not attributable to ant allometry (i.e., larger legs in bigger ants; Zollikofer 1994b; Kaspari and Weiser 1999; Farji-Brener et al. 2004), because in our experimental design, each ant was used as its own control. The high frequency of larger foragers in windy conditions appears to be a colony response that reduces by 32% the negative effect of this environmental factor on their foraging.

The size distributions of both laden and outbound ants in windy conditions were similar, which suggests that the higher representation of larger ingoing foragers in windy periods was not a consequence of smaller ants having been blown away by wind when foraging. The fact that fewer smaller ants left the colony to forage on windy days suggests that some kind of communication occurred inside the nest. There are many examples where interactions and communication occur inside the nest. Harvesting ants regulate the activation of waiting foragers and the number of

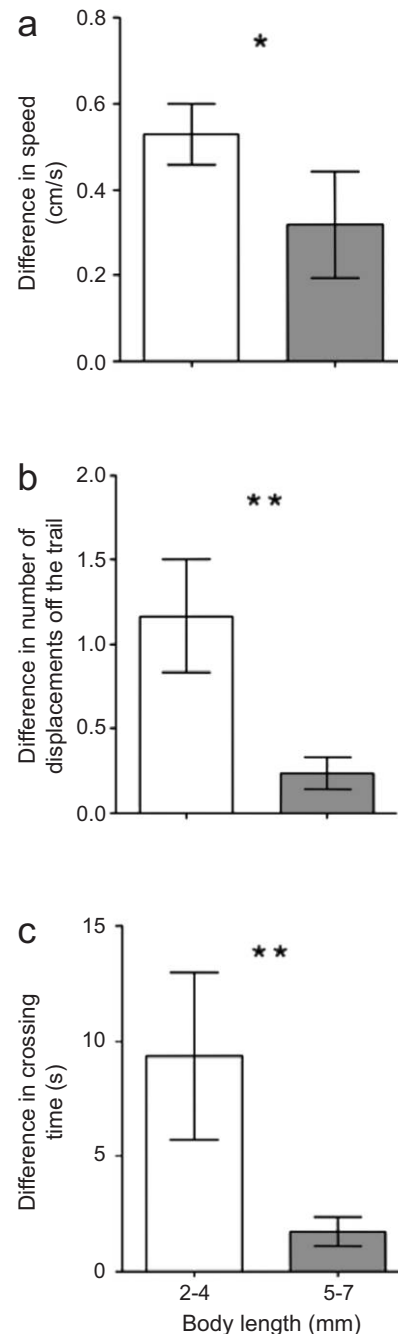


Figure 2: Differences in speed (speed without wind minus speed with wind; *a*), number of displacements (number with wind minus number without wind; *b*), and crossing time (i.e., crossing time from windless to windy condition minus crossing time between two windless conditions expressed as mean \pm SE; *c*), for smaller (2–4 mm; $n = 36$; gray bars) and larger (5–7 mm; $n = 51$; white bars) ants. One asterisk indicates $P = .07$, two asterisks indicate $P < .01$; see table A2. Data underlying this figure are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.d22f7> (Alma et al. 2016b).

foragers available to be activated through interaction near the nest entrance (Pless et al. 2015), and in leaf-cutting ants, gardening ants may transmit information on the unsuitability of a substrate to foragers inside the nest (North et al. 1999; Herz et al. 2008). Laboratory studies will be necessary to evaluate possible mechanisms of communication inside the nest regarding changes in the ant size frequency correlated with wind conditions. The activity of parasitic phorid flies, individual experience, information flow, waste management, and type of resource are known to affect division of labor in ants (Orr 1992; Clark 2006; Ballari et al. 2007; Evison and Ratnieks 2007; Ravary et al. 2007; Burd and Howard 2008; Röschard and Roces 2011). As far as we know, this is the first study showing that environmental factors may also affect division of labor.

The delaying effect of wind on foragers was lower for larger ants, despite the fact that they carried bigger loads. This was so even though it is known that large loads impose higher resistance to wind (Alma et al. 2016a) and reduce an ant's stability (Röschard and Roces 2002). The mechanism behind this pattern is probably that large ants, compared with small ants, can resist stronger detachment forces, such as wind gusts, because their adhesion to the ground is stronger (Zollikofer 1994a; Labonte and Federle 2015). When wind blows, the lower adhesion force of smaller ants may make it necessary to keep larger areas of their legs in contact with the ground (Moll et al. 2013), maybe adopting a "freezing reflex" (i.e., standing motionless with their legs spread in contact with the ground; Federle et al. 2000; see also video A1). Responses of these sorts could help to explain why, under windy conditions, smaller ants transport food more slowly than larger ants.

A previous study determined that leaf-cutting ants can individually decrease the effect of wind by selecting loads that reduce the wind interception (e.g., smaller loads; Alma et al. 2016a). Here, we documented that ant colonies can also reduce the negative effect of wind on foraging by increasing the number of workers that deal better with windy conditions (i.e., larger foragers). Furthermore, this collective solution might compensate for the reduction in load size (individual response to wind), because large ants are able to better resist the effect of wind and carry larger loads than small ants. This illustrates how social organisms can collectively mitigate the negative effect of environmental factors, highlighting one of the most important advantages of group living.

Acknowledgments

We thank W. Eberhard for helpful comments on an earlier version of this manuscript. This work was supported by the Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (PICT-2011-1406 to A.G.F.B.) and Consejo Nacional de Investi-

gaciones de Ciencia y Tecnología (CONICET; PIP 0665/14 to A.G.F.B.). A.M.A. was supported by a fellowship from Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. A.G.F.B. and L.E. are researchers of CONICET-Argentina.

Literature Cited

- Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, and L. Elizalde. 2016a. Gone with the wind: short and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behavioral Ecology* 27:1017–1024. doi:10.1093/beheco/arw007.
- . 2016b. Data from: Collective response of leaf-cutting ants to the effects of wind on foraging activity. American Naturalist, Dryad Digital Repository, <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.d22f7>.
- Anderson, C., and N. R. Franks. 2001. Teams in animal societies. *Behavioral Ecology* 12:534–540.
- Ballari, S., A. G. Farji-Brener, and M. Tadey. 2007. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: division of labour, aggressive behaviour, and location of external refuse dumps. *Journal of Insect Behavior* 20:87–98.
- Burd, M., and J. J. Howard. 2008. Optimality in a partitioned task performed by social insects. *Biology Letters* 4:627–629.
- Clark, E. 2006. Dynamic matching of forager size to resources in the continuously polymorphic leaf-cutter ant, *Atta colombica* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecological Entomology* 31:629–635.
- Czaczkas, T. J. C., and F. L. W. R. Ratnieks. 2013. Cooperative transport in ants (Hymenoptera: Formicidae) and elsewhere. *Myrmecological News* 18:1–11.
- Dussutour, A., J.-L. Deneubourg, S. Beshers, and V. Fourcassié. 2009. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition* 12:21–30.
- Elizalde, L., and P. J. Folgarait. 2012. Behavioral strategies of phorid parasitoids and responses of their hosts, the leaf-cutting ants. *Journal of Insect Science* 12:1–26.
- Evison, S. E. F., and F. L. W. Ratnieks. 2007. New role for majors in *Atta* leafcutter ants. *Ecological Entomology* 32:451–454.
- Farji-Brener, A., and A. Ruggiero. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography* 21:391–399.
- Farji-Brener, A. G., G. Barrantes, and A. Ruggiero. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* 104:165–171.
- Federle, W., K. Rohrseitz, and B. Hölldobler. 2000. Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better "wax-runners" have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology* 203:505–512.
- Herz, H., B. Hölldobler, and F. Roces. 2008. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Behavioral Ecology* 19:575–582.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:19–60.
- Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:348–356.
- Kaspari, M., and M. D. Weiser. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530–538.

- Labonte, D., and W. Federle. 2015. Scaling and biomechanics of surface attachment in climbing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370:20140027.
- Moll, K., F. Roces, and W. Federle. 2013. How load-carrying ants avoid falling over: mechanical stability during foraging in *Atta vollenweideri* grass-cutting ants. *PLoS ONE* 8:1–9.
- North, R. D., C. W. Jackson, and P. E. Howse. 1999. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. *Physiological Entomology* 24:127–133.
- Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:395–402.
- Pless, E., J. Queirolo, N. Pinter-Wollman, S. Crow, K. Allen, M. B. Mathur, and D. M. Gordon. 2015. Interactions increase forager availability and activity in harvester ants. *PLoS ONE* 10:e0141971.
- Ravary, F., E. Lecoutey, G. Kaminski, N. Châline, and P. Jaisson. 2007. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology* 17:1308–1312.
- R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Röschard, J., and F. Roces. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia* (Berlin) 131:319–324.
- . 2011. Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer? *Psyche*. doi:10.1155/2011/643127.
- Zollikofer, C. P. E. 1994a. Stepping patterns in ants. II. Influence of body morphology. *Journal of Experimental Biology* 106:95–106.
- . 1994b. Stepping patterns in ants. III. Influence of load. *Journal of Experimental Biology* 192:119–127.
- Zuur, A., E. Ieno, N. Walker, and A. Saveliev. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.

References Cited Only in the Online Appendixes

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

Natural History Editor: Mark A. McPeck



Foraging activity of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* in Patagonia. Photo credit: Alejandro G. Farji-Brener.

A Breath of Fresh Air in Foraging Theory: The Importance of Wind for Food Size Selection in a Central-Place Forager

Andrea Marina Alma,* Alejandro G. Farji-Brener, and Luciana Elizalde

Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad–Unidad Ejecutora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas–Universidad Nacional del Comahue, Bariloche 8400, Argentina

Submitted December 30, 2016; Accepted March 22, 2017; Electronically published June 21, 2017

Online enhancements: appendix, supplemental material. Dryad data: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n0g90>.

ABSTRACT: Empirical data about food size carried by central-place foragers do not often fit with the optimum predicted by classical foraging theory. Traditionally, biotic constraints such as predation risk and competition have been proposed to explain this inconsistency, leaving aside the possible role of abiotic factors. Here we documented how wind affects the load size of a central-place forager (leaf-cutting ants) through a mathematical model including the whole foraging process. The model showed that as wind speed at ground level increased from 0 to 2 km/h, load size decreased from 91 to 30 mm³, a prediction that agreed with empirical data from windy zones, highlighting the relevance of considering abiotic factors to predict foraging behavior. Furthermore, wind reduced the range of load sizes that workers should select to maintain a similar rate of food intake and decreased the foraging rate by ~70% when wind speed increased 1 km/h. These results suggest that wind could reduce the fitness of colonies and limit the geographic distribution of leaf-cutting ants. The developed model offers a complementary explanation for why load size in central-place foragers may not fit theoretical predictions and could serve as a basis to study the effects of other abiotic factors that influence foraging.

Keywords: environmental factors, foraging rate, mathematical model, resource accumulation.

Introduction

Optimal foraging theory establishes how organisms maximize the rate of food delivery or energetic efficiency (i.e., mass or energy per unit of time or energy gained per unit of energy expended, respectively) according to the costs of transport, manipulation, and discovery, among others (MacArthur and Pianka 1966; Pyke et al. 1977). One extension of this theory, the central-place foraging theory (CPFT), con-

siders animals that forage in a patch at some distance and then return resources to a central place (Orians and Pearson 1979). The classical theory predicts the relationship between the size of a food item taken and the travel distance for a variety of taxa, such as ants, passerines, hummingbirds, seabirds, rodents, and humans (Jenkins 1980; Andersson 1981; Bryant and Turner 1982; Tamm 1989; Holway and Case 2000; McAleer and Giraldeau 2006; Houston 2011; Patrick et al. 2014; Wakefield et al. 2014). Although CPFT has been foundational for behavioral ecology, many ecological and environmental factors that affect foraging behaviors, such as predation, social interaction, and temperature, have been overlooked, driving a wedge between empirical data and theoretical predictions (Rozen-Rechels et al. 2015).

Recent studies have tried to resolve some disagreements between empirical data and theoretical predictions about the optimal size of carried food by including biotic constraints on foraging (e.g., Rocas 1994; Burd and Howard 2005*b*; Olsson et al. 2008; Bollazzi and Rocas 2011; Farji-Brener et al. 2011; Shrader et al. 2012; Rozen-Rechels et al. 2015). For example, Olsson et al. (2008) extended the classical CPFT by considering that predation risk may increase with the distance from the central place. Other works have demonstrated how competition, missed opportunity costs, and social foraging may affect food selection (Shrader et al. 2012; Rozen-Rechels et al. 2015). However, studies about the effects of abiotic factors on loading prey selection are few and limited to evaluations of how these factors affect animal movement not using the CPFT framework (e.g., Bart and Summerlin 2007; Wakefield et al. 2009; Weimerskirch et al. 2012).

Leaf-cutting ants (LCAs) are a good model for studying the effect of environmental factors on resource item selection. They are central-place foragers, conspicuous, and easy to manipulate (Burd and Howard 2005*a*, 2005*b*). LCAs cut vegetal material, carry it back to the nest through a trail system cleared of vegetation, and cultivate a mutualist fungus whose specialized hyphal structures are fed to the colony's larvae (Hölldobler and Wilson 1990). More importantly, these organisms have been found to carry smaller loads than that

* Corresponding author. Present address: Laboratorio Ecotono, Unidad Ejecutora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas–Universidad Nacional del Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 S.C. de Bariloche, Río Negro, Argentina; e-mail: almamarina8@gmail.com.

ORCID: Farji-Brener, <http://orcid.org/0000-0001-7251-3866>; Elizalde, <http://orcid.org/0000-0002-9929-1957>.

Am. Nat. 2017. Vol. 190, pp. 000–000. © 2017 by The University of Chicago. 0003-0147/2017/19003-57469\$15.00. All rights reserved.

DOI: 10.1086/692707

predicted by the CPFT (Kacelnik 1993; Burd 1996, 2000, 2001; Burd and Howard 2005a).

Different hypotheses have been proposed to explain why LCAs transport loads below their predicted optimum. First, transporting small leaf fragments increases information transfer and allows workers a higher recruitment rate (Roces 1994; Bollazzi and Roces 2011). Second, workers with larger fragments reduce the walking speed of conspecifics along trails, generating bottlenecks (Farji-Brener et al. 2011). Third, the delivery of small loads reduces the handling time on fungal gardens and facilitates their transfer among fungal chambers (Burd and Howard 2005b). Fourth, carrying small loads helps to avoid obstacles through trunk trails (Lewis et al. 2008; Norton et al. 2013). However, abiotic factors may also help to explain this foraging behavior (Rudolph and Loudon 1986; Anderson and Jadin 2001; Alma et al. 2016a, 2016b).

One abiotic factor that could explain the small size of leaf-cutting ants' loads is wind. Gusts of wind reduce ant speed and can even blow ants off the foraging trail (Rudolph and Loudon 1986; Anderson and Jadin 2001). For example, in windy conditions, the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* decreased its speed by 78%, and the proportion of ants blown off the trail was 93% greater than in windless conditions (Alma et al. 2016b). These negative effects of wind on foraging depend on load characteristics: larger, heavier, and more square loads cause a higher reduction in speed than smaller, lighter, or more elongated loads (Alma et al. 2016b). Hence, the relation between the load characteristics and the negative effect of wind could explain apparently suboptimal loads.

Although the effect of wind on the foraging activity of leaf-cutting ants has been studied empirically, an analytical framework is still needed to fully understand and quantify the effect of wind on the foraging behavior of LCAs at the colony level. Here we (1) determine whether load size that workers select in nature matches the predictions of optimal foraging theory that incorporates the effects of wind and (2) quantify the wind effect on the foraging rate in an integrated way by taking into account both aboveground foraging behavior and belowground resource processing. We developed a mathematical model based on those proposed by Burd and Howard (2005a), because models allow us to evaluate the relative significance of multicausal effects and to make predictions about a system. The model was designed to predict the effect of wind and the load size selected by workers, unifying CPFT, individual ant behavior, the effect of wind, and the underground tasks that determine load size.

Methods

Organisms and Sampling Sites

We worked with the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* because it inhabits regions with strong winds as well as windless regions (Farji-Brener and Ruggiero 1994) and builds

its nests in open environments (Gonçalves 1961) where it is easy to follow workers and perform experiments. Sampling was carried out in spring and summer between 2013 and 2015 in El Chocón, Neuquén, in Argentina (39°16'S, 68°47'W). The mean speed of wind is 20 ± 0.2 km/h (\pm SE), and the maximum is 56 km/h (data source: Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas), while at ground level the mean speed of wind is 2.5 ± 1.6 km/h (\pm SE) and the mean speed of gusts is 4.1 ± 3.8 (\pm SE) with a maximum of 20 km/h, measured with a digital anemometer (Lutron LM-81AM; range: 0.4–30 m/s; resolution: 0.1 m/s). In addition, some samplings were carried out in Dina Huapi, Río Negro (41°04'S, 71°09'W), where wind regime is similar to El Chocón (annual wind speed mean: 23 km/h; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria and Sistemas de Producción, Economía y Sociología Rural, Bariloche Airport Meteorological Station).

Model

To determine the load size that maximizes LCA foraging and quantify the global effect of wind on leaf-cutting ants' foraging, we developed a mathematical model based on the work of Burd and Howard (2005a). LCAs obtain their food after a fungus processes the vegetal material that workers collect. Hence, their foraging includes the delivery of vegetal material to the nest, distribution of this material to chambers with fungal gardens, and processing to convert it to fungal substrate and implant it among the fungal hyphae. Our model therefore included both the aboveground and belowground tasks (i.e., delivery, distribution, and processing) as well as the effect of wind on these tasks (fig. 1). The studied leaf-cutting ant has a unique fungus chamber of ~30-cm diameter (Bollazzi et al. 2008). Keeping in mind that *Atta* colonies transfer the vegetal material among chambers and that the unique chamber in *A. lobicornis* is too large to assume that there is no transfer within it, we considered that there are sectors within the chamber where minor workers process vegetal material. We considered that the nest has one entrance and the chamber is divided among two, three, and four sectors connected in linear sequence (fig. 1). We used different numbers of sectors because it is unknown how *A. lobicornis* transfers vegetal material within the nest. Because laboratory colonies of *Atta colombica*, whose chambers have diameters of 12–17 cm, can accumulate a maximum of about 5,000 mm² of vegetal material (Burd and Howard 2005a, 2005b), we considered that each sector has a capacity of 5,000 mm² in the case of nests with two or three sectors and 2,500 mm² for nests with four sectors. We also assumed that colonies have enough workers to maintain the same maximum processing capacity of leaf material (Burd and Howard 2005a).

To explain how we modeled the foraging of leaf-cutting ants, we divided the presentation below into three subsec-

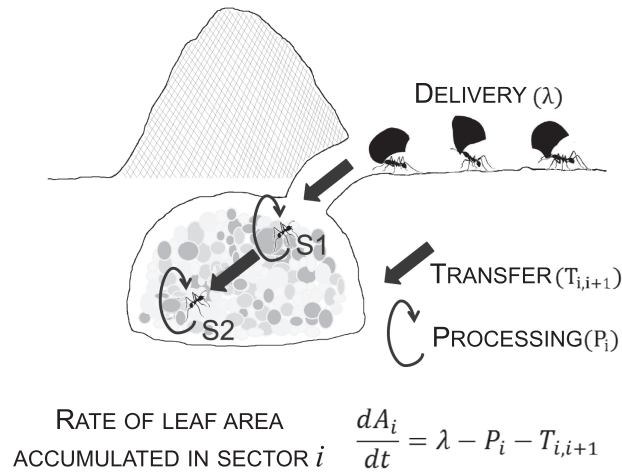


Figure 1: Diagram for the foraging of leaf-cutting ants, including external (delivery) and internal (processing and transfer) processes. Outside the nest workers transport vegetal fragments that then transfer to other workers inside the nest whose tasks are processing and transferring the vegetal material to another sector of the fungal chamber (in this figure, the chamber has two sectors: S1 and S2). The rate of leaf area accumulated in sector i depends on the rate of delivery, processing, and transfer in the way shown in the equation.

tions: (1) complete model, which includes how the foraging tasks were taken into account and units used; (2) delivery rate, which models tasks that happen outside the nest and includes several variables affected by wind; and (3) processing and transfer rates, which model the underground tasks. In each section we explain the biological significance of terms at the beginning and then the mathematical expression that represents each task.

Complete Model. We quantified the foraging rate as the amount of vegetal material (as leaf area) accumulated in each chamber sector per unit of time (rate of leaf area accumulated). This rate depends on the quantity of resources delivered, processed, and transferred into the nest per unit of time (fig. 1). Mathematically, the rate of change of leaf area accumulated in one sector (dA_i/dt , where A_i is the total leaf area in sector i at any instant of time t) is equal to the leaf area arriving at this sector per unit of time, or delivery rate (λ), minus the leaf area processed into the fungal garden per unit of time, or processing rate (Pr_i), minus the leaf area transferred to the next sector per unit of time, or transfer rate ($T_{i,i+1}$):

$$\frac{dA_i}{dt} = \lambda - Pr_i - T_{i,i+1}. \quad (1)$$

Delivery Rate λ . The delivery rate of resources depends on the load size transported by each worker, the round-trip travel time spent in arriving with a load at the nest, and the

number of ants foraging. The time spent by one ant to arrive at the nest depends on their speed and the distance between the nest and the resource. Furthermore, ant speed depends on the load size: ants with larger loads move more slowly than ants with smaller loads (Rudolph and Loudon 1986; Burd 2001). Speed also depends on ant size, but we included only the most common worker size of *A. lobicornis*, 4–5 mm from the tip of the head to the tip of the gaster (Alma et al. 2016a). Finally, the delivery rate is regulated by the amount of resources accumulated in the nest (negative feedback control; Burd and Howard 2005b).

Mathematically, the delivery rate of resources (λ) is equal to the number of ants foraging (N) multiplied by the load area (a) transported by each worker (i.e., the load size in mm^2) divided by the time spent in going out to the resource and returning to the nest (t_f), all this minus a term representing the negative feedback control, the amount of vegetal material accumulated ($\sum A_i$) multiplied by a constant (k_d) that specifies how accumulated leaf material depresses delivery to the nest:

$$\lambda = \frac{N \times a}{t_f} - k_d \times \sum A_i. \quad (2)$$

We used a k_d value that provided good predictions of load size selection by *A. colombica* (table 1; Burd and Howard 2005a).

The time spent by one worker in a foraging round trip is equal to the distance (d) from the nest to the resource divided by the outbound ant's speed (v_0) plus the same distance on the return divided by the ant's laden speed (v_c ; $t_f = d/v_0 + d/v_c$). As the laden speed depends on the load size according to $v_c = v_0 - k_v \times a$, where k_v is a constant specifying the effect of load area on ant speed (Rudolph and Loudon 1986; Rocas and Núñez 1993; Burd 1996, 2001), the delivery rate is equal to

$$\lambda = \frac{N \times a}{d/v_0 + (d/v_0 - k_v \times a)} - k_d \times \sum A_i. \quad (3)$$

To estimate the distance (d) nest resource, we measured the total length of foraging trails in 39 nests located in El Chocón during the activity period of *A. lobicornis*. We used the median of these lengths as the estimated value of this parameter due to nonnormal distribution (table 1).

Considering that (a) the delivery rate depends on the number of workers foraging and ant speed, (b) both variables are negatively affected by wind (Alma et al. 2016b), and (c) our objectives were to quantify the global effect of wind on leaf-cutting ant foraging, we studied the effect of wind empirically. Although it is expected that in regions characterized by strong directional winds trails will not be oriented perpendicular to the prevailing wind direction, cardinal orientation of trails from *A. lobicornis* did not show a pattern

Table 1: Parameter values used in the complete model of foraging (i.e., including external and internal tasks involved) for a nest of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* with a chamber 30 cm in diameter divided into two sectors connected linearly and sequentially

Symbol	Meaning	Origin	Value and units
d	Distance between the nest and resource	Sampling	10,200 mm
v_o	Outbound unladen ant speed	Sampling	25.4 mm/s
v_i	Inbound ant speed	Sampling	17.2 mm/s
f	Effect of wind on v_o	Sampling	.005
h	Effect of wind on v_i	Sampling	.0007
k_v	Each mm ² of load reduces ant speed by k_v , mm/s	Sampling	.11
g	Increment in the effect of load area per each mm ² of wind	Sampling	.0004
k_d	Each mm ² reduces the delivery of resource by k_d mm ² s ⁻¹	Burd and Howard 2005b	.0005
k_t	Constant in equation (7)	Burd and Howard 2005a	.2
A_0	Standard value for the difference between A_i and A_{i+1}	Burd and Howard 2005b	3,000 mm ²
C	Capacity of a fungal sector	Burd and Howard 2005a	5,000 mm ²

with respect to wind direction (Alma et al. 2016b). Considering this, we did not vary wind direction in the model. To determine how wind affects the number of workers foraging, we selected 43 nests of similar size (mean \pm SE; diameter: 61 \pm 19 cm; height: 24 \pm 7 cm) and measured the flux of laden and unladen ants during 1 min on all foraging trails of all nests in windy and windless conditions (9.5 and 0 km/h, respectively). We measured the wind speed at ground level with a digital anemometer. To estimate the population of active workers per nest at 1 s, we multiplied the ant flux by trail length and number and divided by trail width, because we measured ant flux as the number of ants crossing an imaginary line of one trail per nest:

$$N = \frac{\text{flux} \times \text{trail length} \times \text{trail number}}{60 \text{ s} \times \text{trail width}}. \quad (4)$$

We used the median of our empirical measurements of trail length, width, and number due to nonnormal distributions of these variables. We analyzed the effect of wind on N using generalized linear mixed models where the response variable was the number of active workers with negative binomial distribution, the fixed factor was the wind speed, and the random factor was the nest (per nest, we had more than one estimation according to trail and wind condition). Since the link function was logarithmic, we retro-transformed the function to an exponential form. The relation between the number of active workers and the wind speed was $N = e^{(5.78 - 0.0004 \times v_{\text{wind}})}$ (unit of wind speed: v_{wind} mm/s; fixed factor effect: $\chi^2 = 13.92$, $P = .0002$; table A1; tables A1, A2 are available online).

To determine how wind affects unladen ant speed, we filmed one foraging trail from each of 25 nests located in El Chocón in different wind conditions (0–7.5 km/h) for 150 s. In each video, we selected between three and 10 outbound ants of similar size (4–5 mm in length) and estimated their speed by measuring the time that each ant spent crossing 10 cm of the trail. We also measured the wind speed with the digital anemometer during the video. To determine how

unladen ant speed decreases with wind, we used generalized linear mixed models where the response variable was the unladen ant speed with normal distribution, the fixed factor was the wind speed, and the random factor was the nest (per nest, we had more than one ant and different wind conditions). The relation between the unladen ant speed and the wind speed was $v_{\text{unladen}} = 25.4 - 0.005 \times v_{\text{wind}}$ (units of speed: mm/s; fixed factor effect: $\chi^2 = 18.8$, $P < .0001$; table A1).

To determine the effect of wind on laden ant speed, we generated artificial wind with computer fans in 13 foraging trails from 13 nests during days without wind (0 km/h). The fans were placed at 5 cm from the trail and oriented so that the artificial wind was blowing perpendicular to the trail. For each trail, we filmed a sector exposed and not exposed to the artificial wind (10 cm in length for each sector). The maximum wind speed at which the ants continued foraging on trails was 4 km/h (wind speed similar to natural wind speed at ground level); at higher wind speeds, ants walked away or passed behind the fans. The anemometer registered 0 km/h at the sector not exposed to the computer fans. From each video, we selected between two and nine ants of similar size (4–5 mm in length) and measured the time that each ant spent crossing 10 cm of trail to estimate their speed. We also removed the 73 selected ants with their loads to weigh the loads in the laboratory. With these data, we estimated the effect of load weight on ant speed in windless and windy conditions. We used generalized linear mixed models where the response variable was the laden ant speed with normal distribution, the fixed factor was the load weight, and the random factor was the nest (per nest, we had more than one ant and different wind conditions; see table A2). Data are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n0g90> (Alma et al. 2017). With these data, we estimated the effect of load weight on ant speed in windless and windy conditions, and with the results (see the appendix, available online) we could calculate the net rate of resource delivery as

$$\lambda = \frac{\frac{\exp(5.78 - 0.0004 \times v_{\text{wind}}) \times a}{d}}{25.4 - 0.005 \times v_{\text{wind}} + \frac{\exp(5.78 - 0.0004 \times v_{\text{wind}}) \times a}{d}} - k_d \times \sum A_i \quad (5)$$

Processing and Transfer Rates. Because the underground processes (i.e., the processing and transfer of vegetal material inside the nest) may explain why leaf-cutting ants transport small vegetal fragments (Burd and Howard 2005a, 2005b) and because we did not know whether the effect of wind would be greater or lower than the effect of these processes, we included these tasks in our model. The process and transfer have already been modeled, and wind does not affect them directly, because these tasks occur inside the nest. Thus, we considered the same parameters and equation used by Burd and Howard (2005a, 2005b; table 1). They measured the time required for processing fragments of different sizes from the moment they are placed into the nest until the tissue has been implanted among the hyphae. The researchers found that the mean rate of processing a fragment of area a is equal to $p = a^{0.68}/(1,088 \text{ mm}^2/\text{s})$. When we consider that the effective number of fragments in the chamber is equal to the amount of accumulated area divided by the area of these fragments (A_i/a) and that every fragment is processed at a rate p , the total rate of processing is $\text{Pr} = p \times A_i/a$. In addition, the colonies have a maximum capacity of vegetal material (C) that can be processed at a given time, so the rate of processing is

$$\text{Pr}_i = p \times \frac{A_i}{a} \text{ if } A_i < C \text{ or } \text{Pr}_i = p \times \frac{C}{a} \text{ if } A_i \geq C. \quad (6)$$

Regarding the rate of transfer among the sectors of the fungal chamber, Burd and Howard (2005b) determined by regression analysis that the transference from one sector to the next is described by $T = a \times k_T \times e^{-0.017 \times a}$, where the parameter k_T represents the colony size and their nutritional state, among other conditions (we used the same value as Burd and Howard 2005a; table 1). In addition, the researchers assumed that workers are less motivated to transfer between sectors as the difference in vegetal accumulation between one sector and its next decreases, and they scaled the rate of transfer by the difference $A_i - A_{i+1}$ relative to a standard A_0 (the used value was 3,000 mm^2 ; table 1). Thus, the rate of transfer $T_{i,i+1}$ between one sector and the next (from i to $i + 1$) is equal to

$$T_{i,i+1} = \frac{A_i - A_{i+1}}{A_0} \times a \times k_T \times e^{-0.017 \times a} \text{ if } A_i > A_{i+1} \text{ and} \\ T_{i,i+1} = 0 \text{ otherwise.} \quad (7)$$

Model Solution

Once we developed the model including the three foraging tasks (i.e., delivery, processing, and transfer of vegetal material as well as the effect of wind on the delivery of resources), we used the Runge-Kutta method (implementing the deSolve package in R version 3.0.3) to obtain the numerical solutions that simulated 24 h of activity. As modeled by Burd and Howard (2005a), harvesting and underground processes take place for 12 h, followed by 12 h of processing and transferring alone. This represents a typical day of activity for *A. lobicornis* (A. M. Alma, personal observation). All values of A_i started in 0 and were updated every 10 s of simulated time. The rate of leaf area accumulated for the system was calculated as the amount of leaf area incorporated into the nest during the 12 h of harvesting.

To determine the load size that maximizes the foraging in windless and windy conditions, we ran the model with wind speeds of 0, 2, and 4 km/h, corresponding to calm, mean speed of wind (2 km/h), and gust speed (4 km/h), for a range of leaf area between 2 and 160 mm^2 until the leaf accumulation in the sectors reached 0. Furthermore, to determine whether the model predicts the real behavior of ants, we analyzed the load area transported by *A. lobicornis* in the field. We selected 10 nests in Dina Huapi and captured 30 laden ants of 4–5 mm in length per nest during a windy day (from 6 to 43 km/h, measured at 1.5 m above ground level). In the laboratory, we photographed the loads in a stereoscopic microscope and estimated the area of every load with the ImageJ software. Data are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n0g90> (Alma et al. 2017).

To quantify the effect of wind on the foraging rate, we ran the model with different wind speeds (from 0 to 9 km/h) under the assumption that (1) workers transported the same load size in the different wind conditions (i.e., they did not adjust their load size) or (2) workers adjusted their load size to maximize the foraging rate, thus minimizing the negative effect of wind if this was present (Alma et al. 2016a). For the first scenario, we used the median of load area that workers transported naturally and the load size predicted by the model in windless conditions, while for the second scenario, we used the load area that maximized the foraging rate according to the model for wind speeds of 0, 1, 2, 3, and 4 km/h (for the model script, see the supplemental material, available online¹).

Results

Optimal Load Size

In natural windy conditions (~2–4 km/h), workers of 4–5 mm in length transported loads of $40 \pm 1.54 \text{ mm}^2$ in area

1. Code that appears in the *American Naturalist* is provided as a convenience to the readers. It has not necessarily been tested as part of the peer review.

(mean \pm SE) with a median of 34 mm² (fig. 2). According to the model, the load size that maximized the relative rate of leaf area accumulation was 91, 30, and 17.5 mm² for wind speeds of 0, 2, and 4 km/h, respectively (fig. 3). This result indicates a match between the empirical median (34 mm² for winds of 2–4 km/h) and the model prediction (30–17.5 mm² for winds of 2–4 km/h).

In addition, we found that wind reduced the range of load sizes that workers could select and still maintain a similar rate of resource accumulation (fig. 3). For example, in windless conditions, workers could transport loads between 60 and 120 mm² and maintain a relative foraging rate of at least 0.8, while in winds of 2 km/h, they could maintain at least that same relative rate only by transporting loads between 20 and 40 mm².

Effect of Wind on Foraging Rate

Wind negatively affected the amount of leaf area accumulated in nests with gardens of two, three, and four sectors whether workers did or did not adjust their load size (fig. 4). The amount of resources accumulated in the nest decreased exponentially as wind speed increased. For example, nests with two sectors whose workers adjusted their load size to wind of 1 or 2 km/h accumulated ~68% and ~82% less, respectively, than in windless conditions. Furthermore, the negative effect of wind was larger for nests with the chamber divided into a larger number of sectors. For example, comparing nests with two sectors with nests with four, we found that the first accumulated ~68% less when wind in-

creased from 0 to 1 km/h, while the second accumulated ~74% less.

We found that when workers were allowed to adjust their loads, colonies accumulated more resources compared to a scenario where workers were not (fig. 4). In windless conditions, the adjustment increased the accumulated area by 115% compared to a scenario where workers transported loads of 34 mm² (empirical data; see fig. 2), while in windy conditions the increment was ~10%, 3%, and 121% for winds of 1, 2, and 3 km/h, respectively. Even when wind was 4 km/h, transporting loads of 34 mm² did not allow the colonies to accumulate resources because of restrictions imposed by wind on laden ant movement (fig. 4). In the scenario where workers transported loads of 90 mm² (model result without wind; see fig. 3), foraging rate decreased to 0 when wind reached 1 km/h.

Discussion

In this work, we developed a mathematical model that allowed us to widen the classical central-place foraging theory by including the effect of one environmental factor: wind. In particular, we evaluated the load size that maximizes the foraging rate in windless and windy conditions considering the three tasks involved in LCA foraging, the delivery of resources and their processing and transfer inside the nest, as well as the effect of wind. We found that with winds of 2 and 4 km/h at ground level, the optimal load size is reduced by 67% and 81%, respectively. We also found that the model's predictions about the optimal load size are consistent with

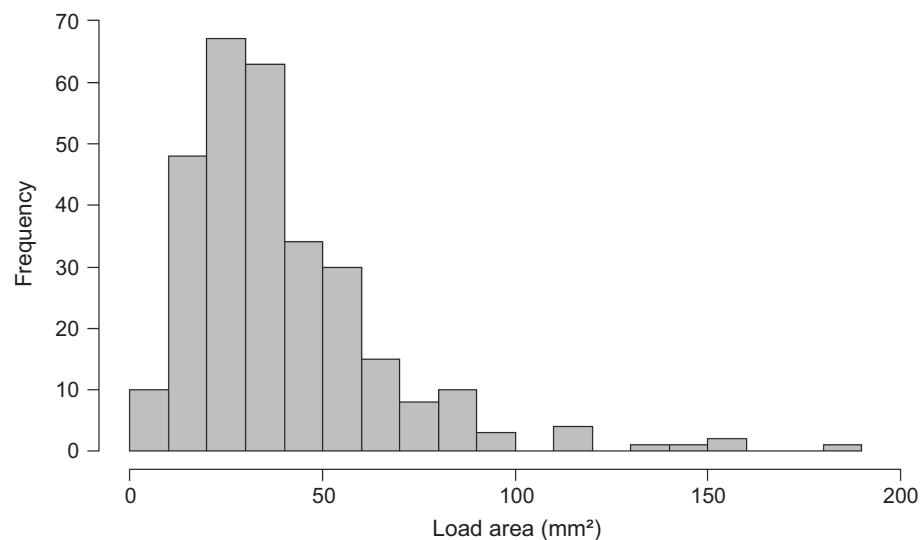


Figure 2: Histogram of the load size transported by workers of 4–5-mm length in the field under winds of ~2–4 km/h (mean \pm SE: 40 \pm 1.54 mm²; median: 34 mm²). Data underlying figure 2 are deposited in the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n0g90> (Alma et al. 2017).

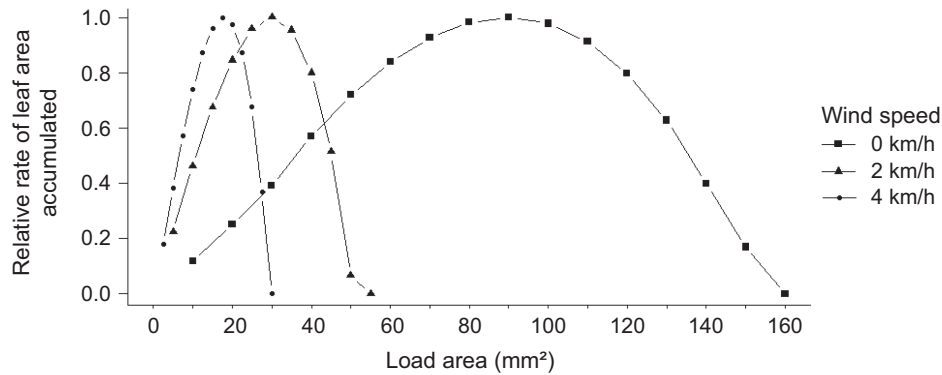


Figure 3: Relationship between load area and relative rate of leaf area accumulated (the rate of leaf area accumulated divided by the maximum for every condition) for a nest with one chamber of 30-cm diameter divided into two sectors connected linearly and sequentially during 12 h of foraging. Symbols represent different wind speeds (0, 2, and 4 km/h). Parameter values are detailed in table 1. We found the same behavior for nests with a chamber divided into three and four sectors.

those observed in the field. In addition, the model allowed us to measure the effect of wind in a comprehensive way, considering all the foraging tasks, and to quantify the advantages of an individual strategy used by leaf-cutting ants to mitigate the negative effect of wind (i.e., selections of particular load sizes; Alma et al. 2016a).

The load size predicted by the model and the size found in the field study were similar (30 and 34 ± 1.54 mm², respectively; median \pm SE). This suggests that the model itself and the values of the parameters used are a good approximation of leaf-cutting ant foraging in nature. In addition, it suggests that the processing and transfer tasks in *Acromyrmex* are similar to those described in *Atta*, since we used some parameters derived directly from *Atta* foraging (Burd and Howard 2005a, 2005b). Furthermore, when workers transported loads of 34 mm², wind speeds higher than 4 km/h reduced the rate of resources accumulated completely. This also compares well with previous studies (Alma et al. 2016a, 2016b), where we observed that winds stronger than 4 km/h caused ants to either walk away from the trail or go behind the fans used to generate artificial wind. However, the model may show some limitations.

One of the limitations is that the model considers only the most abundant medium worker size class (4–5 mm in length), although leaf-cutting ants are polymorphic (Hölldobler and Wilson 1990). As a consequence, the effect of wind may be overestimated. Colonies can reduce the negative effect of wind by 32% by assigning larger foragers that are less affected by wind and can deliver larger loads to the nest (Wetterer 1994; Alma et al. 2016a). On the other hand, the model considers nests with only one entrance connecting with its interior, while *Acromyrmex lobicornis* colonies can have up to seven foraging nest entrances (A. M. Alma, personal observation). Finally, our model assumes that ants have a resource supply broad enough to allow them to select

load sizes from 17.5 to 90 mm². The sampling site (Patagonia) is characterized by an abundance of plants with small leaf sizes, so it is possible that the available resources restrict the load size selection. Despite these limitations, the results show that the model is a good approximation of what happens in nature, offering an alternative or complementary explanation about why leaf-cutting ants transport loads smaller than expected by the optimal foraging theory.

The consistency between the load size predicted by the model and the load size that workers selected naturally suggests that leaf-cutting ants optimize their foraging according to the most frequent wind speed and that the frequency of the gusts is insufficient for affecting worker behavior. We found that the best model to predict the load area of *A. lobicornis* is the one with winds of 2 km/h, values that compare well with the mean speed of wind at ground level in the study site (2.5 ± 1.6 km/h; mean \pm SE). This is expected because gusts of wind affect the worker movement for only a few seconds and are less predictable than the mean speed of wind. In consequence, *A. lobicornis* in Patagonia would be able to reduce the negative effect of wind and optimize resource gain by adjusting their load size at the most frequent (i.e., predictable) wind condition.

It has previously been discovered that leaf-cutting ants selected smaller, lighter, and more square fragments (that offer less resistance to wind) in windy than in windless conditions (Alma et al. 2016b). Our results show that this individual strategy allows colonies to accumulate more resources that could increase their fitness. Therefore, it is expected that leaf-cutting ants have the ability to detect wind to accurately adjust their load size. Other insects, such as crickets and cockroaches, detect wind with appendages called cerci (Palka et al. 1977; Dagan and Volman 1982; Jacobs et al. 2008; Miller et al. 2011; Ogawa and Oka 2015). Although it is unknown how leaf-cutting ants detect the intensity and direction of

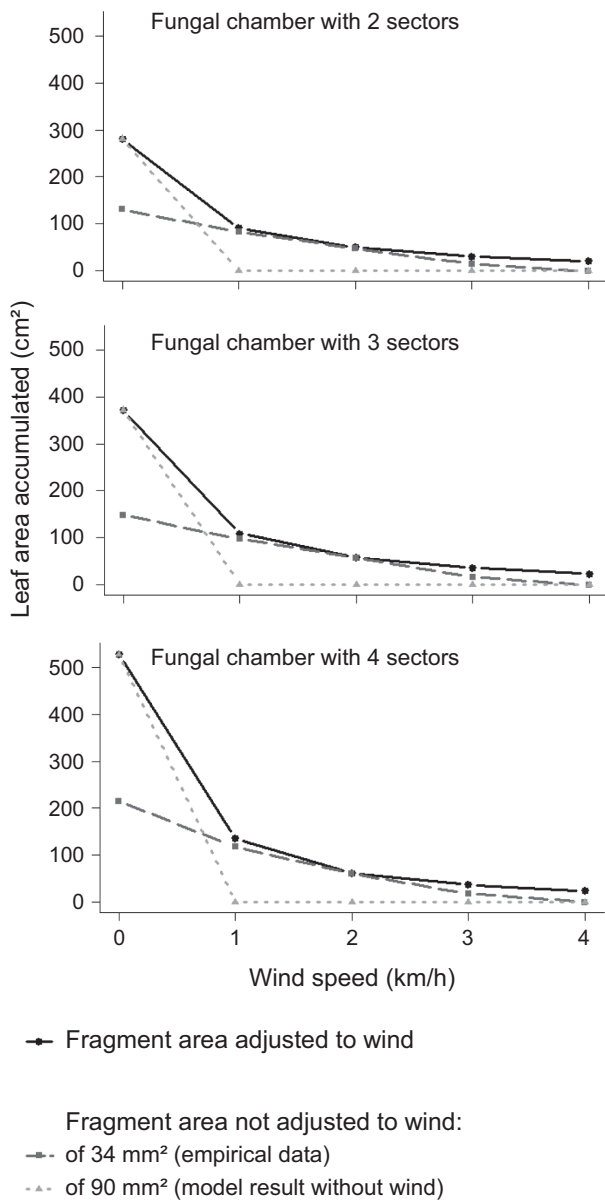


Figure 4: Relationship between wind speed (km/h) and amount of leaf area accumulated (cm²) for a nest with one chamber divided into two, three, and four sectors connected linearly and sequentially during 12 h of foraging. The solid black line represents the scenario where workers adjusted their load size to wind conditions (model run with load area of 90, 45, 30, 22.5, and 17.5 mm² for wind speeds of 0, 1, 2, 3, and 4 km/h, respectively), while the dashed and dotted lines represent the scenario where workers transported the same load area for different wind conditions (34 and 90 mm²). Parameter values are detailed in table 1.

wind, they orient upwind to odor stimuli by a system located in their antennal lobules (Littledyke and Cherrett 1978; Kleineidam et al. 2005; Kelber et al. 2010; Kuebler et al. 2010). To understand how these ants respond to wind, it is necessary to determine how they detect it, which organs are responsible,

and how fast they can adjust their load size while cutting a vegetation fragment according to this environmental factor.

Wind negatively affected the amount of resources that model colonies can accumulate and, more surprisingly, reduced the range of load sizes that workers could select to maintain the foraging rate between 80% and 100% of its maximum. Thus, in windy conditions, workers would have less flexibility to cut or select their loads. This leaf-cutting ant species builds a nest mound composed of primarily vegetal material more than other resources (A. M. Alma, personal observation). These materials are of key importance in regulating the climatic conditions within the nest (Farji-Brener 2000; Bollazzi et al. 2008), but wind limits the transport of bigger loads. Thus, it is possible that beside its negative effect on foraging, wind could also negatively affect nest mound construction and repair. In favor of this hypothesis, in summer (when wind is stronger and more constant), ants use small pieces of debris from their refuse to repair mounds, while in spring, autumn, and winter, ants repaired their nest with larger vegetal material (Farji-Brener and Tadey 2012). Therefore, wind could affect colony fitness because of its negative effects on the ability of workers to accumulate resources and maintain a suitable temperature and humidity for their fungus culture.

Considering that winds of 2 km/h decreased the amount of resources accumulated in the model by more than half and that wind speed increases toward the south in Argentina (Spinadel 2009), wind could limit the austral distribution of this species in particular (which is the leaf-cutting ant species with the southernmost distribution; Farji-Brener and Ruggiero 1994) and the geographic distribution of the leaf-cutting ants in general. Some preliminary evidence supports this hypothesis. First, *A. lobicornis* nests built above the base of plants grow faster than nests built over neck soil (Farji-Brener 2000; Farji-Brener et al. 2003), and nest density increases in zones with dense vegetation that baffles wind (Farji-Brener 1996). Independent of other alternatives (structural support and higher palatable plant species; see Farji-Brener 1996, 2000; Farji-Brener et al. 2003), in windy conditions, vegetation around foraging trails allows workers to walk as fast as in windless conditions (Alma et al. 2016b). In this way, nests can grow faster under plants and attain higher density in areas with many plants, because vegetation protects them against wind and reduces the negative effect of wind. Second, wind affects the dispersion capacity of ant queens (Vogt et al. 2000), which could have negative consequences for colonization of new sites. Third, less windy zones present greater richness of leaf-cutting ant species (fig. A1, available online). Although the role of temperature constraining the distribution of leaf-cutting ants has been studied (Farji-Brener and Ruggiero 1994), here we offer a basis to consider that wind could also limit the advance of leaf-cutting ants in more austral regions or windy zones.

Movement and foraging of many central-place forager species are negatively affected by wind. Most previous studies have focused on how the flight speed and costs of seabirds are negatively influenced by wind. For example, energy and time costs of gliding for albatrosses depend on wind direction, and their flight speed decreases as the wind speed increases (Weimerskirch et al. 2000; Wakefield et al. 2009). In addition, wind decreases the capture rate, influences the capture method and foraging habitat, and increases the metabolic rate of terns, gulls, and fulmars (Taylor 1983; Furness and Bryant 1996; Gilchrist et al. 1998). Nevertheless, many non-flying organisms can also be affected by wind, especially in a region such as Patagonia, where gusts of wind can reach up to 100 km/h. Although our model has some particularities of leaf-cutting ant biology (e.g., processing and transfer of vegetal material inside the nest), we think that it could be used as a basis for model foraging of other central-place foragers beside ants.

The effect of wind on the foraging activity of leaf-cutting ants had already been studied empirically (Alma et al. 2016a, 2016b); however, this mathematical model allowed us to quantify the effect of wind in a global way, considering its effects on the delivery rate, including the underground tasks that determine the load size and hence the rate of resource accumulated (Burd and Howard 2005a, 2005b). Although it is necessary to adjust some parameter values, our model could serve as a basis to study the effects of other environmental (e.g., temperature, rain, light), biotic (e.g., parasitoid attack, competitors), or anthropic (e.g., pesticides) factors that influence the leaf-cutting ants' foraging or other central-place foragers beside ants. These potential uses will allow predictions of the foraging behavior of central-place foragers with ecological and economic importance in a wide range of scenarios, illustrating how environmental factors can affect the predictions of the optimal foraging theory.

Acknowledgments

We thank M. Burd for helpful comments on an earlier version of this article. This work was supported by the Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT; PICT-2011-1406 to A.G.F.-B.) and Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET; PIP 2014-2016, 11220130100665-CO) to A.G.F.-B. and L.E. A.M.A. was supported by a fellowship from AGENCIA. A.G.F.-B. and L.E. are researchers of CONICET-Argentina.

Literature Cited

Alma, A. M., A. G. Farji-Brener, and L. Elizalde. 2016a. Collective response of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *American Naturalist* 188:576–581.

- . 2016b. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behavioral Ecology* 27:1017–1024.
- . 2017. Data from: A breath of fresh air in foraging theory: the importance of wind for food size selection in a central-place forager. *American Naturalist*, Dryad Digital Repository, <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n0g90>.
- Anderson, C., and J. L. V. Jadin. 2001. The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. *Insectes Sociaux* 48:404–405.
- Andersson, M. 1981. Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology* 62:538–544.
- Bart, B., and B. Summerlin. 2007. Foraging activity and temperature relationship for the red imported fire ant. *Southwestern Entomologist* 32:149–155.
- Bollazzi, M., J. Kronenbitter, and F. Roces. 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.
- Bollazzi, M., and F. Roces. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *PLoS ONE* 6:1–9.
- Bryant, D. M., and A. K. Turner. 1982. Central place foraging by swallows (Hirundinidae): the question of load size. *Animal Behaviour* 30:845–856.
- Burd, M. 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist* 148:597–612.
- . 2000. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. *Animal Behaviour* 60:781–788.
- . 2001. Leaf tissue transport as a function of loading ratio in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology* 26:551–556.
- Burd, M., and J. J. Howard. 2005a. Global optimization from sub-optimal parts: foraging sensu lato by leaf-cutting ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:234–242.
- . 2005b. Central-place foraging continues beyond the nest entrance: the underground performance of leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* 70:737–744.
- Dagan, D., and S. Volman. 1982. Sensory basis for directional wind detection in first instar cockroaches, *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Physiology* 147:471–478.
- Farji-Brener, A. G. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral* 6:144–150.
- . 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 138:131–138.
- Farji-Brener, A. G., F. A. Chinchilla, S. Rifkin, A. M. Sánchez Cuervo, E. Triana, V. Quiroga, and P. Giraldo. 2011. The “truck-driver” effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology* 36:128–134.
- Farji-Brener, A. G., M. I. de Torres Curth, P. V. Casanovas, and P. N. Naim. 2003. Consecuencias demográficas del sitio de nidificación en la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis*: un enfoque utilizando modelos matriciales. *Ecología Austral* 13:183–194.
- Farji-Brener, A. G., and A. Ruggiero. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography* 21:391–399.
- Farji-Brener, A. G., and M. Tadey. 2012. Trash to treasure: leaf-cutting ants repair nest-mound damage by recycling refuse dump materials. *Behavioral Ecology* 23:1195–1202.

- Furness, R. W., and D. M. Bryant. 1996. Effect of wind on field metabolic rates of breeding northern fulmars. *Ecology* 77:1181–1188.
- Gilchrist, H. G., A. J. Gaston, and J. N. M. Smith. 1998. Wind and prey nest sites as foraging constraints on an avian predator, the glaucous gull. *Ecology* 79:2403–2414.
- Gonçalves, C. R. 1961. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 4:113–180.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Springer, Berlin.
- Holway, D., and T. Case. 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour* 59:433–441.
- Houston, A. I. 2011. Central-place foraging by humans: transport and processing. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:525–535.
- Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth. 2008. Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket. *Journal of Experimental Biology* 211:1819–1828.
- Jenkins, S. H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61:740–746.
- Kacelnik, A. 1993. Leaf-cutting ants tease optimal foraging theorists. *Trends in Ecology and Evolution* 8:346–348.
- Kelber, C., W. Rössler, and C. J. Kleineidam. 2010. Phenotypic plasticity in number of glomeruli and sensory innervation of the antennal lobe in leaf-cutting ant workers (*Atta vollenweideri*). *Developmental Neurobiology* 70:222–234.
- Kleineidam, C. J., M. Obermayer, W. Halbich, and W. Rössler. 2005. A macroglomerulus in the antennal lobe of leaf-cutting ant workers and its possible functional significance. *Chemical Senses* 30:383–392.
- Kuebler, L. S., C. Kelber, and C. J. Kleineidam. 2010. Distinct antennal lobe phenotypes in the leaf-cutting ant (*Atta vollenweideri*). *Journal of Comparative Neurology* 518:352–365.
- Lewis, O. T., M. Martin, and T. J. Czaczkes. 2008. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behavioral Ecology* 19:805–809.
- Littledyke, M., and J. M. Cherrett. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Bulletin of Entomological Research* 68:273–282.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603–609.
- McAleer, K., and L. A. Giraldeau. 2006. Testing central place foraging in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, by altering loading functions. *Animal Behaviour* 71:1447–1453.
- Miller, J. P., S. Krueger, J. J. Heys, and T. Gedeon. 2011. Quantitative characterization of the filiform mechanosensory hair array on the cricket cercus. *PLoS ONE* 6:1–19.
- Norton, V., B. Stevens-Wood, and W. E. Harris. 2013. Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior* 27:370–384.
- Ogawa, H., and K. Oka. 2015. Direction-specific adaptation in neuronal and behavioral responses of an insect mechanosensory system. *Journal of Neuroscience* 35:11644–11655.
- Olsson, O., J. S. Brown, and K. L. Helf. 2008. A guide to central place effects in foraging. *Theoretical Population Biology* 74:22–33.
- Orians, G. H., and N. E. Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. Pages 154–177 in D. J. Horn, R. D. Mitchell, and G. R. Stairs, eds. *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus.
- Palka, J., R. Levine, and M. Schubiger. 1977. The cereus-to-giant interneuron system of crickets. *Journal of Comparative Physiology A* 317:267–283.
- Patrick, S. C., S. Bearhop, D. Grémillet, A. Lescroëil, W. J. Grecian, T. W. Bodey, K. C. Hamer, et al. 2014. Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos* 123:33–40.
- Pyke, G. H., H. Pulliam, and E. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137–154.
- Roces, F. 1994. Cooperation or individualism: how leaf-cutting ants decide on the size of their loads. *Trends in Ecology and Evolution* 9:230.
- Roces, F., and J. Núñez. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* 45:135–143.
- Rozen-Rechels, D., F. M. van Beest, E. Richard, A. Uzal, S. A. Medill, and P. D. Mcloughlin. 2015. Density-dependent, central-place foraging in a grazing herbivore: competition and tradeoffs in time allocation near water. *Oikos* 124:1142–1150.
- Rudolph, S. G., and C. Loudon. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology* 11:401–410.
- Shrader, A. M., G. I. H. Kerley, J. S. Brown, and B. P. Kotler. 2012. Patch use in free-ranging goats: does a large mammalian herbivore forage like other central place foragers? *Ethology* 118:967–974.
- Spinadel, E. 2009. *Energía eólica: desafíos para Argentina*. Asociación Argentina de Energía Eólica.
- Tamm, S. 1989. Importance of energy costs in central place foraging by hummingbirds. *Ecology* 70:195–205.
- Taylor, I. R. 1983. Effect of wind on the foraging behaviour of common and sandwich terns. *Ornis Scandinavica* 14:90–96.
- Vogt, J. T., A. G. Appel, and M. S. West. 2000. Flight energetics and dispersal capability of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Journal of Insect Physiology* 46:697–707.
- Wakefield, E. D., R. A. Phillips, M. Jason, F. Akira, H. Hiroyoshi, G. J. Marshall, and P. N. Trathan. 2009. Wind field and sex constrain the flight speeds of central-place foraging albatrosses. *Ecological Monographs* 79:663–679.
- Wakefield, E. D., R. A. Phillips, and J. Matthiopoulos. 2014. Habitat-mediated population limitation in a colonial central-place forager: the sky is not the limit for the black-browed albatross. *Proceedings of the Royal Society B* 281:1–9.
- Weimerskirch, H., T. Guionnet, J. Martin, S. A. Shaffer, and D. P. Costa. 2000. Fast and fuel efficient? optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B* 267:1869–1874.
- Weimerskirch, H., M. Louzao, S. de Grissac, and K. Delord. 2012. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science* 335:211–214.
- Wetterer, J. K. 1994. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology* 19:57–64.

References Cited Only in the Online Appendixes

- Altinger de Schwarzkopf, M. L. 2005. Fundamentos meteorológicos que sustentan el trazado de isoclinas de la velocidad básica del viento del reglamento CIRSOC 102-2005. Universidad de Buenos Aires.

Associate Editor: Uta Berger
Editor: Alice A. Winn