

## DISTANCIAS DE FORRAJEO DE *Atta cephalotes* (L.) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL JARDÍN BOTÁNICO DE CALI

**José Andrés Sánchez Galarza**

*Universidad Autónoma de Occidente, Departamento de Ciencias Ambientales, A. A. 2790 – 3119 Cali, Colombia; correo electrónico: mytrejack@hotmail.com*

**Andrés Mauricio Urcuqui Bustamante**

*Correo electrónico: c4\_eagle@yahoo.com*

### RESUMEN

Se realizó un estudio de las distancias de forrajeo de seis colonias de *Atta cephalotes* (L.) en un área de 120.000 m<sup>2</sup> con régimen bimodal de bs-T ubicado en la cuenca media del río Cali (Departamento del Valle del Cauca, Colombia), perteneciente al Jardín Botánico de Cali (JBC). Las distancias recorridas por dos de los hormigueros escogidos en el periodo de lluvias (marzo – mayo de 2004) fueron en promedio de 46.05 y 22.44 m mientras que en el de sequía (junio – agosto de 2004), fueron de 35.43 y 17.30 m. Por tanto, al obtener una comparación de los caminos de forrajeo en los periodos de lluvia y de sequía, se pudo establecer que existe relación entre dichas distancias con respecto al régimen bimodal que caracteriza el área de estudio. En época de verano las hormigas recorren una menor distancia, posiblemente debido a estrés fisiológico y menor disponibilidad del recurso.

*Palabras Clave: Hormiga arriera, nidos, estación seca, estación húmeda, Colombia.*

### SUMMARY

A study about the foraging distances of six colonies of *Atta cephalotes* (L.) was carried out in a 120.000 m<sup>2</sup> area of tropical dry forest with a bimodal regime, located at the mid-basin of the Cali river (Department of the Valle del Cauca, Colombia), belonging to the Botanical Garden of Cali. Ants from two nests traveled average distances at the wet period (march - may of 2004) of 46.05 and 22.44 m respectively, while during the dry period (june – august of 2004) the trails were 35.43 and 17.3 m. Therefore, a comparison of foraging trails in the periods of rain and drought showed a relationship between these distances and the precipitation bimodal régime that characterizes the study area. The distances were shorter in the dry season presumably because physiological stress and shortage of foraging resources.

*Key Words: Leaf cutting ants, nests, dry season, wet season, Colombia.*

### INTRODUCCIÓN

Las hormigas arrieras o cortadoras de hojas están agrupadas en la tribu Attini de poco más de 190 especies en el continente americano (Weber 1972, citado por Cherrett 1992). Estas hormigas poseen una gran habilidad adaptativa gracias a la simbiosis desarrollada con un hongo que les ha servido como sustento básico durante 50 millones de años de evolución (Hölldobler & Wilson 1990, Müeller *et al.* 1998). Según Hölldobler & Wilson (1990), las hormigas arrieras tienen una gran importancia ecológica, principalmente en los bosques tropicales donde consumen entre el 12 y el 17% de las hojas producidas en el mismo, convirtiéndose en el mayor y más importante herbívoro del neotrópico.

Algunos investigadores como Stevens (1983), Hölldobler & Wilson (1990) y Schultz (1993) han estudiado a las hormigas arrieras, documentando generalidades de la especie, su división social (o castas), su relación con el hongo simbiótico y, en especial, el proceso de reproducción de la reina en el vuelo nupcial. Sobre la actividad de forrajeo de *Atta* en bosque húmedo tropical (bh-T), bosque seco tropical (bs-T) y pastizales, entre otros, se encuentran las investigaciones de Wirth *et al.* (1997), Cherrett (1992) y Vasconcelos & Fowler (1990). En cuanto a la selección alimentaria, Cherrett (1983) plantea la teoría sobre forrajeo conservacionista que emplean los nidos de *Atta* para mantener las áreas de corte. Rockwood (1976) realizó un estudio sobre la dieta

alimentaria y patrones de forrajeo en *A. colombica* y *A. cephalotes*, encontrando que estas dos especies tienden a ser selectivas en términos de especies de plantas atacadas y tipo de material cortado. Giraldo & Vanegas (2002) estudiaron las distancias de forrajeo y escogencia de vegetación en *A. colombica* y *A. cephalotes* en diferentes clases de estratos en sucesionales, encontrando que existe una relación directamente proporcional entre el área, las distancias de corte y la actividad de los nidos. Wirth *et al.* (1997) encontraron que la cantidad de cortes de hoja transportada por las obreras de los nidos de *A. colombica* era mayor en la estación húmeda que en el período seco, sin embargo, la cantidad de biomasa era superior en la temporada seca debido a que el tipo de material principalmente colectado por los hormigueros eran flores, semillas y frutos.

Wirth *et al.* (1997), Cherrett (1992) y Vasconcelos & Fowler (1990) han trabajado sobre el nexo existente entre los factores del clima y la actividad de forrajeo de la hormiga arriera en diferentes tipos de ambientes naturales. Según una recopilación de varias investigaciones de Cherrett (1992) no se encontró ninguna relación evidente entre la actividad de forrajeo y el tipo de clima del área de estudio. No obstante, pese a la gran variedad de publicaciones sobre forrajeo de *Atta* y *Acromyrmex*, son pocos los trabajos que se han realizado en bosques secos tropicales.

De esta necesidad de información se derivó el presente estudio que busca contribuir al conocimiento de los hábitos alimentarios de la hormiga arriera en ecosistemas naturales, en

especial el bosque seco tropical. Eventualmente, con ello se pueden obtener indicios de la influencia de factores ambientales, tales como el clima y la actividad antrópica, sobre la densidad y tamaño de los nidos, crecimiento poblacional y actividad de forrajeo de las colonias de hormigas arrieras.

En el presente trabajo se evaluaron algunos aspectos de la dinámica de forrajeo de *A. cephalotes*, específicamente enfocando la relación existente entre dichas distancias de forrajeo y el factor clima (régimen bimodal) de un bosque seco tropical.

### Área de estudio

El estudio fue realizado en el Jardín Botánico de Cali cuya zona de vida se clasifica como bosque seco Tropical (bs-T) de acuerdo con el sistema de Holdridge (1967). La temperatura promedio varía de 26° a 28° C, la precipitación anual entre los 600 y 700 mm (Bustamante 2004), la elevación desde los 1.100 hasta los 1.125 msnm (Orejuela com. pers.) y un área de 120.000 m<sup>2</sup>. La precipitación tiene una distribución de tipo bimodal, con dos períodos lluviosos de marzo a mayo, y de septiembre a noviembre, siendo julio el mes de menor precipitación (CVC 2000). La vegetación natural de esta área está compuesta en un 80% por una arborización dominada por especies nativas del valle del río Cauca y de una regeneración natural típica del bosque seco tropical, y de plantas propias de las riberas del río Cali (Figura 1).



**Figura 1.** Fotografía aérea del Jardín Botánico de Cali, ubicado en la cuenca media del río Cali. Escala desconocida. Fuente: Jardín Botánico de Cali. Las claves para cada una de las zonas delimitadas son: Carretera (c), Sendero (s) e Investigación (I)

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Caracterización de hormigueros e identificación de *Atta Fabricius*

Para la identificación y ubicación de los nidos de hormiga arriera en el bs-T del Jardín Botánico de Cali (JBC), se realizaron recorridos diurnos dos veces por semana durante un mes (enero de 2004), en los cuales se hizo observación de los conglomerados centrales detectados visualmente. Un conglomerado es la parte del hormiguero que presenta mayor concentración de bocas de excavación y aireación, y por lo general desprovista de vegetación rastrera y arbustiva. En estos mismos períodos se realizó seguimiento de los caminos de forrajeo. Adicionalmente, se determinaron tres zonas de trabajo en el área de estudio de acuerdo a la división establecida por la Fundación Jardín Botánico de Cali: Carretera (c), Sendero (s), e Investigación (i).

De cada nido se tomaron muestras en tubos de ensayo de seis obreras de diferente tamaño incluyendo soldados, cortadoras y/o cargadoras, que posteriormente fueron determinadas en los laboratorios del Departamento de Biología (sección Entomología) de la Universidad del Valle y de Ciencias Ambientales de la Universidad Autónoma de Occidente, con base en las claves para identificación de especies de *Atta* propuestas por Mackay & Mackay (1986).

### Área de los nidos

Para determinar el área de las colonias del JBC se utilizó la metodología propuesta por Córdoba (com. pers.). De esta forma, se ubicaron y se contaron las bocas de cada nido siguiendo una figura espiral desde el conglomerado central, donde se concentran la mayor parte de las bocas de excavación y aireación, hacia el exterior en el que, normalmente, se hallan las bocas de forrajeo. Luego, se demarcaron aquellas situadas al exterior del hormiguero que tenían la distancia mayor entre sí utilizando un decámetro y con base en estos datos se establecieron el largo y ancho de la colonia. A continuación se obtuvo el área, multiplicando el largo y ancho de cada nido. Aunque esta medida no corresponde al área de una elipse, se utilizó porque es consistente para los objetivos del estudio y permite realizar comparaciones.

### Distancias de forrajeo

Se escogieron al azar seis colonias a las cuales se le asignó los códigos 3c, 2i, 2s, 3s, 4s y 7s según

su ubicación en la zona carretera (c), sendero (s) o investigación (i) (Figura 1). Se realizaron 30 visitas diurnas y nocturnas durante los meses de estudio marzo – mayo de 2004, con una intensidad de cuatro horas por dos días a la semana (diurno) y siete horas una vez cada dos semanas (nocturno). En el período de estudio junio – agosto de 2004 se programaron 20 visitas diurnas y nocturnas con la misma intensidad anteriormente mencionada.

Durante los días de visita se marcaron con cintas plásticas de diferentes colores las plantas que estaban siendo forrajeadas por los nidos previamente escogidos y se ubicaron los caminos que utilizan las obreras para transportar el material vegetal. La medición de las distancias se realizó con un decámetro desde las bocas de forrajeo hasta la planta forrajada, siguiendo las curvaturas de los caminos.

Para facilitar el análisis de esta información se compararon las medidas del área, distancias de forrajeo promedio, máximas (distancia máxima recorrida por obreras de un nido hasta una fuente de alimento) y mínimas (distancia mínima recorrida por obreras de un nido hasta una fuente de alimento) para cada hormiguero.

### Distancias de forrajeo por rango

Se clasificaron las distancias por rangos para determinar la frecuencia de recorridos de forrajeo en cada hormiguero y facilitar su comparación con otros factores tales como el área y periodo climático. Los rangos fueron los siguientes: 1) Distancia corta de 0 a 20 m; 2); Distancia media de 20 a 50 m; y 3) Distancia larga de 50 m en adelante (Giraldo & Vanegas 2002). Para establecer cuál era el rango de distancias más frecuentemente utilizado por cada nido de arriera en cada período estudiado, se trabajó de forma porcentual, separando la cantidad de distancias por nido en cada rango y determinando el valor porcentual correspondiente, de acuerdo a la totalidad de caminos medidos por nido.

## RESULTADOS

### Caracterización de hormigueros e identificación de *Atta Fabricius*

Se encontraron un total de 22 colonias de hormiga arriera en los predios del Jardín Botánico de Cali, todas ellas pertenecientes a la especie *Atta cephalote* (L.). La mayoría de dichos hormigueros (72.7%) poseían un conglomerado central

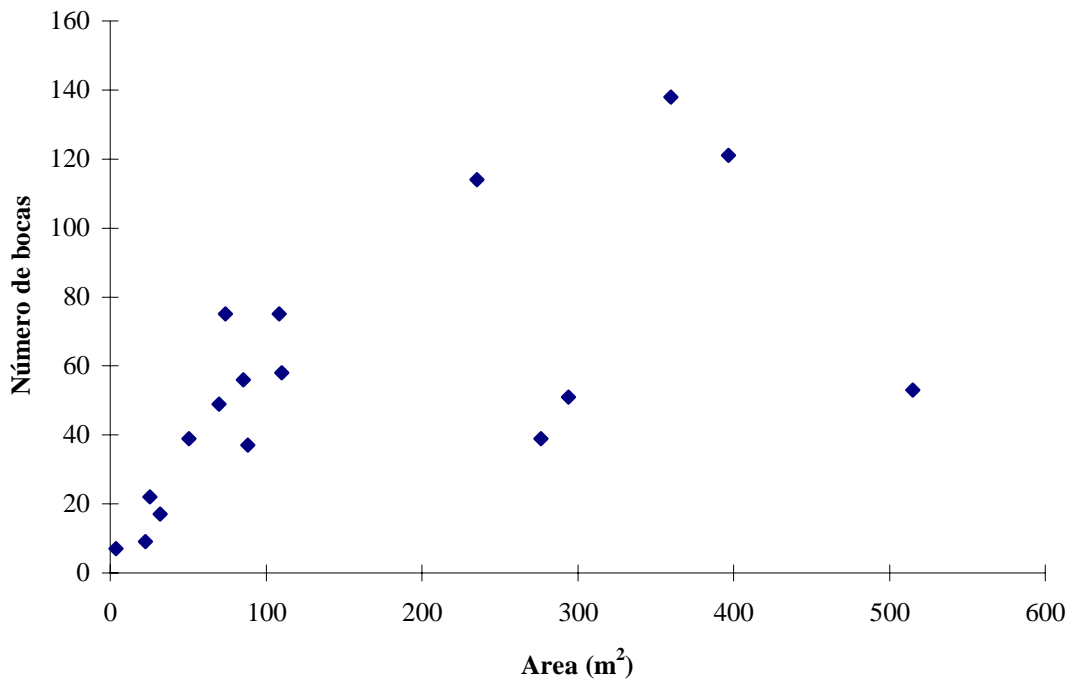
totalmente visible, caracterizado por ser un área pequeña sin vegetación rastrera o arbustiva y con poca o sin hojarasca. Sin embargo, algunos de los nidos fueron observados bajo el follaje de plantas rastreras.

#### Área de los nidos

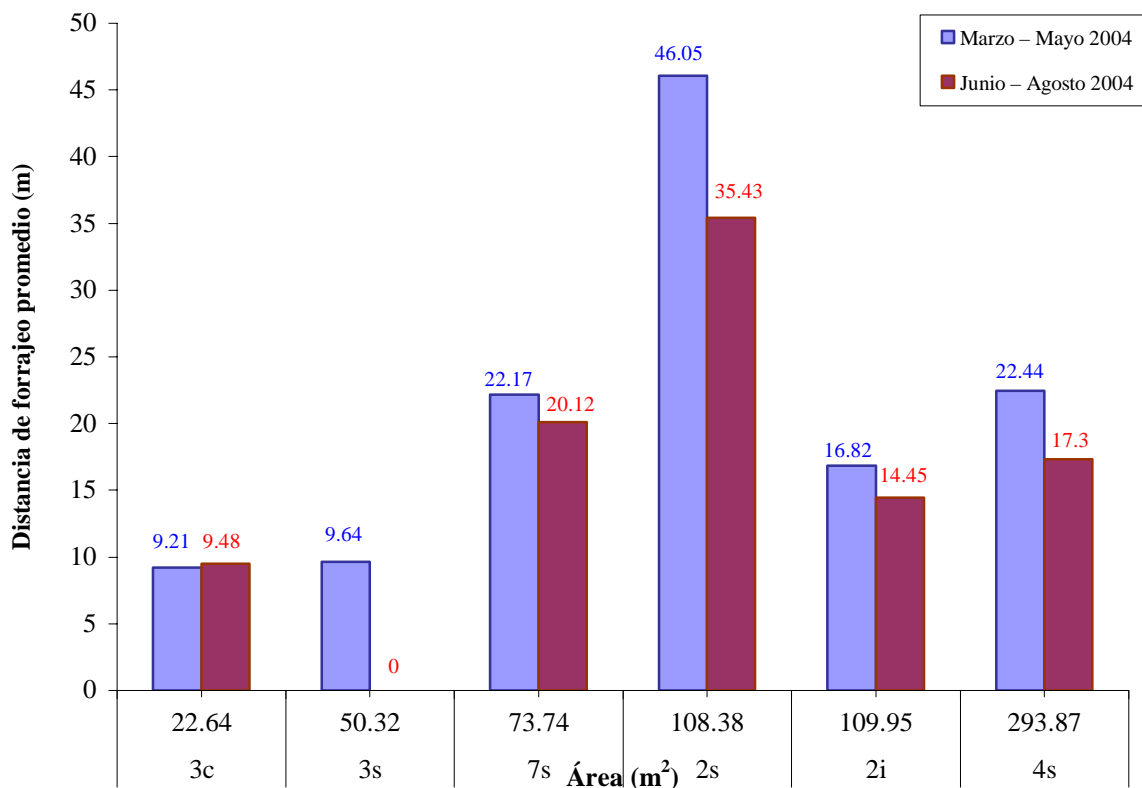
Algunas colonias se encontraban en zonas cubiertas por grandes masas de vegetación rastrera y arbustiva, lo que impedía la localización de las diferentes bocas de los hormigueros. El rango de variación del área de los nidos fue alto en todos los sectores del JBC, y se encontró que existe una correlación positiva ( $r = 0.61$ ;  $P < 0.01$ ) entre el tamaño de los nidos y la cantidad de bocas, indicando que a mayor área del nido mayor número de bocas (Figura 2).

#### Distancias de forrajeo de los hormigueros escogidos

La medición de las distancias de forrajeo (camino y sus respectivas ramificaciones) mostró variación entre colonias, aparentemente influenciada por el desarrollo de los nidos (i.e., edad, tamaño) y la época estacional en el sector de la cuenca media del río Cali. Los hormigueros de área menor tenían una tendencia a recorrer una distancia promedio y una distancia máxima pequeña comparada con las de nidos más grandes (Figuras 3 y 4). La colonia 3s presentó un cese de actividades de forrajeo y excavación durante los meses junio – agosto de 2004.



**Figura 2.** Relación entre el área total de nido (m<sup>2</sup>) y el número de bocas encontradas en nidos de *A. cephalotes*



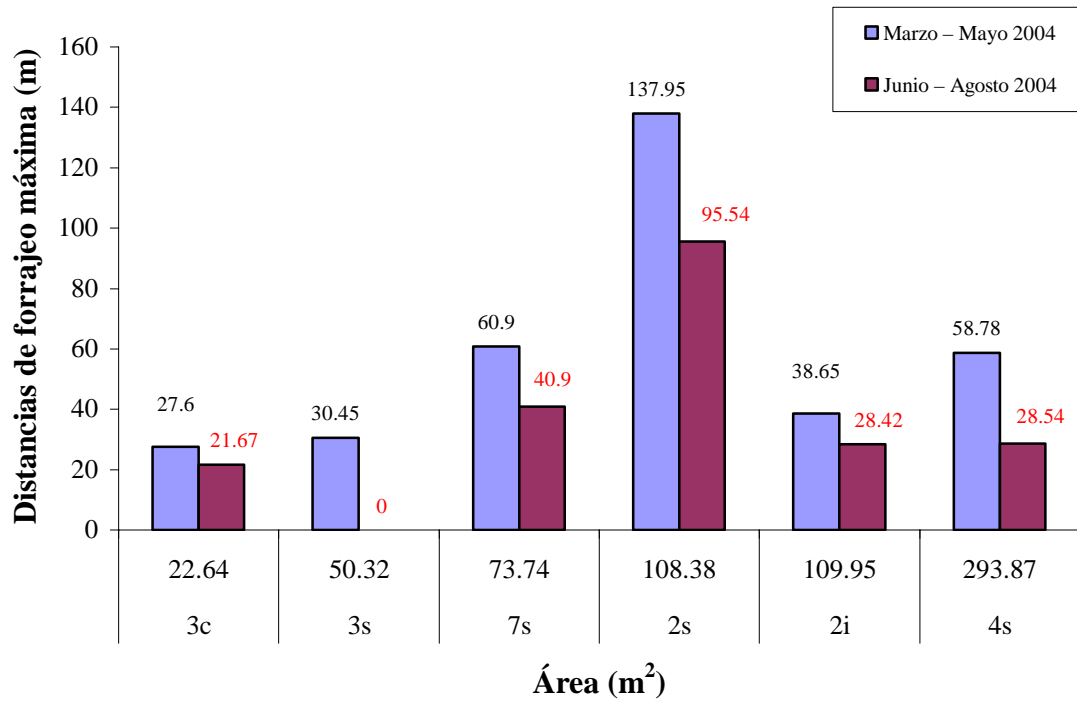
**Figura 3.** Distancias de forrajeo promedio para cada colonia escogida en dos períodos del año.

Al parecer, existe una relación entre el factor clima (régimen bimodal) y la actividad de forrajeo de las colonias de *A. cephalotes* del JBC, evidenciado en la variación de las distancias de forrajeo promedio y máximas para cada nido de arriera. Los hormigueros 2s y 4s, por ejemplo, recorrieron distancias promedio en el periodo de lluvias (marzo – mayo de 2004) de 46.05 y 22.44 m, respectivamente, mientras que en el de sequía (junio – agosto de 2004) fueron de 35.43 y 17.3 m (Figura 3). La misma situación se presentó para las distancias de forrajeo máximas, donde las obreras del nido 2s recorrieron caminos de hasta 137.95 m en el periodo de lluvias y 95.54 m en el de sequía (Figura 4). La colonia 4s presentó una

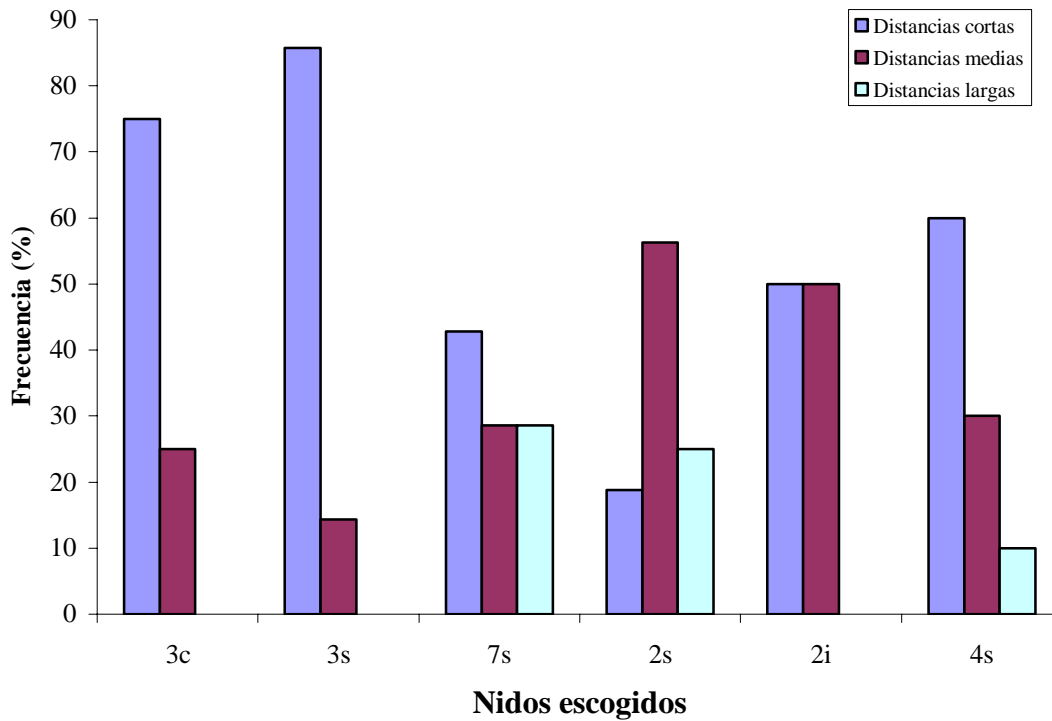
distancia de forrajeo máxima de 58.78 m en los meses de lluvia y 28.54 m en los de sequía. De esta forma, existió una tendencia en las distancias de forrajeo en todos los nidos estudiados a ser más largas en “invierno” que en “verano”.

#### **Distancias de forrajeo por rango**

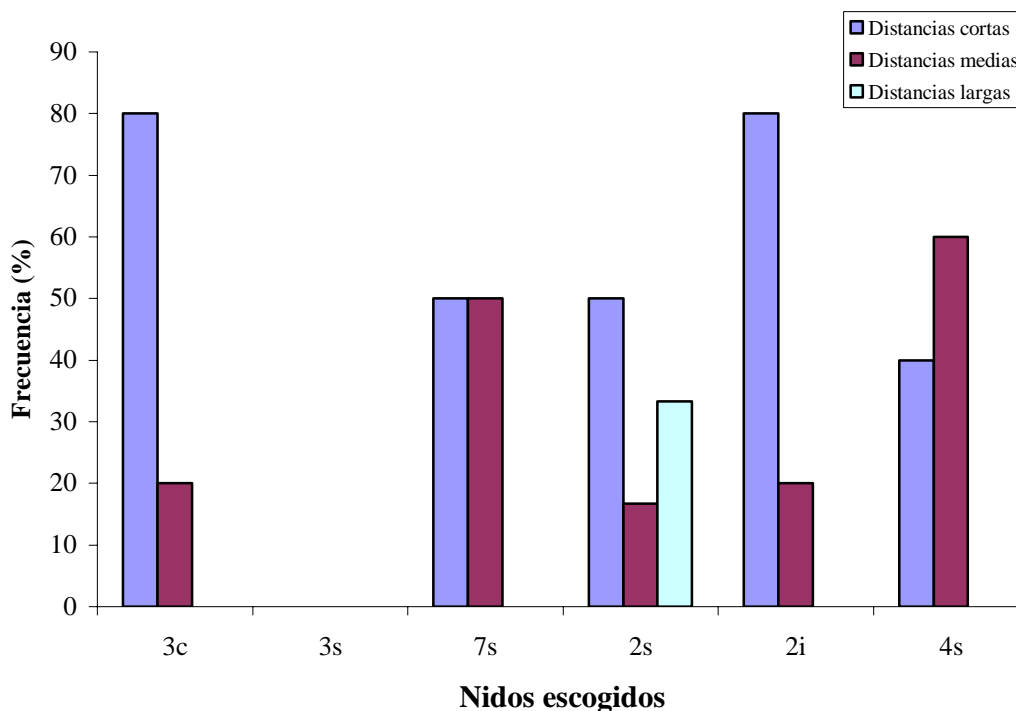
Se determinó que tanto en la época lluviosa (marzo – mayo de 2004) como en la seca (junio – agosto 2004) predominaron las distancias cortas (Figuras 5 y 6), con la diferencia que en la época seca se acentuó mucho más esta tendencia. En tiempo seco, el nido 3s no tuvo actividad de forrajeo o excavación, ni se observaron hormigas de la casta de las obreras (Figura 6).



**Figura 4.** Distancias de forrajeo máximas por área de hormiguero en los dos periodos estudiados.



**Figura 5.** Rango de distancias recorridas por miembros de cada nido para cada punto de forrajeo. Período lluvioso marzo – mayo de 2004.



**Figura 6.** Rango de distancias recorridas por miembros de cada nido para cada punto de forrajeo. Período seco junio – agosto de 2004.

## DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta que la vegetación del JBC es producto de una regeneración natural del bosque seco tropical, y que la intervención humana por extracción de material vegetal y adecuación de caminos para trasladarse es alta, la densidad de colonias de arriera es grande (1.8 nidos por hectárea) comparada con la que se podría encontrar en bosques primarios o sin intervención antrópica (Ortega 1999). Los datos presentados por Jaffe & Vilela (1989), mostraron que la densidad de hormigueros por hectárea fue  $0.05 \pm 0.04$  en un bosque primario, mientras que en una zona agrícola, fue  $0.97 \pm 0.32$ .

En el Jardín Botánico de Cali, 12 de los hormigueros (más del 50%) presentaron un tamaño grande, según la clasificación propuesta por Montoya *et al.* (en prensa), quienes consideran en esta categoría a aquellos nidos de más  $61 \text{ m}^2$ . Las zonas donde se ubicaron los nidos de mayor tamaño, que fueron Carretera y Sendero, además exhibieron múltiples perturbaciones humanas como caminos, servidumbres y gran cantidad de claros de bosque derivados de la actividad de la comunidad del barrio aldeaño, más que la zona Investigación. Esto puede explicarse con el

planteamiento de Ortega (1999), ya que los claros ocasionados por la extracción de material vegetal parecen favorecer el desarrollo y crecimiento de los nidos de arrieras.

Los hormigueros de área menor tenían tendencia a recorrer una distancia promedio pequeña comparada con la distancia recorrida por nidos más grandes. Sin embargo, existieron variaciones a este hecho en donde los nidos 2i y 2s, por ejemplo, con áreas de  $109.95 \text{ m}^2$  y  $108.38 \text{ m}^2$  respectivamente, presentaron distancias de forrajeo promedio y máximas que no correspondían a lo planteado por Fowler & Robinson (1979, citado por Giraldo & Vanegas 2002), acerca de que en estados sucesionales (bosque, rastrojo alto, rastrojo bajo y potrero) a mayor área del nido, los caminos recorridos son mayores.

El hormiguero 2i presentó distancias de forrajeo promedio y máximas pequeñas comparadas con otros nidos de menor área, tales como el 7s y el 2s. La colonia 2s mostró caminos largos de transporte de material en comparación con otros nidos de mayor tamaño. Esta situación podría explicarse a través de la hipótesis de Ortega

(1999), en la cual el tamaño de los nidos parece tener una relación directa con la presencia de claros en el bosque permitiendo el aumento acelerado de sus poblaciones y el crecimiento espacial de la colonia. De esta forma, el ambiente que rodea a un hormiguero (vegetación palatable disponible en cercanías al nido, plantas con toxinas, alteración antrópica y/o natural del entorno, predadores naturales y competencia intraespecífica, entre otras), determina el acceso a recursos alimenticios y distancias de forrajeo. En otras palabras, la ubicación de los recursos palatables alrededor del nido y no el tamaño de éste estarían determinando en parte la distancia de forrajeo, y esto explicaría por qué los nidos grandes no necesariamente recorrieron mayores distancias (Figuras 5 y 6).

Por otro lado, la humedad parece tener una influencia sobre la actividad de forrajeo de las colonias. Durante los dos períodos de estudio se pudo observar esta actividad y los caminos de transporte de material variaban de acuerdo con la temporada de lluvia y sequía (régimen bimodal) de la zona. Las distancias de forrajeo promedio y máximas fueron mayores que las de los meses de lluvia. Tal como lo muestra Cherrett (1992) en una recopilación de varias investigaciones sobre el consumo alimentario de *A. cephalotes* y otras especies de arrieras, existe cierta relación entre la actividad de forrajeo y algunos factores del clima. También se encontró que *A. cephalotes* tiene una mayor actividad nocturna en los periodos estudiados: en marzo – mayo se presentó forrajeo diurno y nocturno, mientras que en junio – agosto fue sólo nocturno. Según la teoría de Wetterer (1990 citado por Giraldo & Vanegas 2002), este comportamiento es debido a la pérdida energética que sufren las obreras de las hormigas arrieras durante su actividad de forrajeo (recorrido hasta la planta, corte de la hoja y transporte de material) que se acentúa en el día o en periodos de altas temperaturas.

En algunas colonias estudiadas se encontró que los caminos de forrajeo y las plantas hospederas cambiaban de acuerdo a la temporada de lluvias y el periodo día/noche. Según Cherrett (1992) una situación similar se ha presentado en otras investigaciones. No obstante, ninguna explicación parece aplicarse completa y exclusivamente a la relación entre el forrajeo y los factores climáticos en el estudio.

Se determinó que, aunque la distancia recorrida en general fuera mayor en la época de marzo – mayo de 2004 (Figuras 3 y 4), la frecuencia de recorridos cortos fue el rango predominante en la mayoría de los hormigueros observados, y las colonias raramente recorrían distancias largas. Existió una variación en los nidos 2i y 2s en los cuales las distancias medias predominaron sobre los otros rangos. En el período junio – agosto de 2004 las distancias cortas predominaron en los nidos 2s, 3c y 2i, mientras que las largas sólo se presentaron en el hormiguero 2s. En general, las colonias de hormiga arriera del Jardín Botánico de Cali estudiadas, mostraron una tendencia a recorrer distancias de forrajeo cortas (entre 0 a 20 m) tanto en los meses de lluvia como en los de sequía lo que sugiere que existen recursos palatables en la zona circundante de este bosque secundario. Los árboles y plantas pioneras proveen estos recursos pues son más palatables y son propios de zonas en regeneración. Otras investigaciones realizadas en bosque húmedo tropical indican que las distancias de forrajeo tienden a ser de medias a largas (Giraldo & Vanegas 2002), pero se debe tener en cuenta que es una zona de vida diferente a la de este estudio. La investigación mencionada no establece una comparación específica entre las distancias de transporte de material y el factor clima de la zona de estudio.

A manera de conclusión: 1) No se pudo comprobar la hipótesis de que a mayor área de un nido de arriera, son mayores las distancias de forrajeo que emplean las obreras de estas colonias para el transporte de material vegetal. 2) Los datos apoyan una relación entre el régimen bimodal del área de estudio y las distancias de forrajeo máximas de las colonias de *Atta cephalotes*.

#### AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a todas las personas e instituciones que nos brindaron su apoyo y colaboración durante la ejecución de este proyecto: la Fundación Jardín Botánico de Cali, el Programa de Administración del Medio Ambiente y de los Recursos Naturales, y la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Autónoma de Occidente. Al Departamento de Biología (sección Entomología) de la Universidad del Valle por suministrarnos valiosa asesoría e información. Inge Armbrrecht que nos brindó las herramientas necesarias para el correcto desarrollo de la investigación. A Jorge Enrique Orejuela que nos asesoró y nos guió durante todo el proceso.



También queremos agradecer a Jorge Mosquera por su gran colaboración y compañía en los recorridos diurnos y nocturnos realizados en los predios del Jardín Botánico de Cali, y a nuestras familias por su apoyo incondicional. Finalmente, esta investigación no se hubiera realizado sin el

impulso de nuestro compañero y amigo Edilberto Mulford, quien nos abrió las puertas a este maravilloso mundo de los insectos; a él, que en paz descansa, le dedicamos el fruto de este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- Bustamante, B. 2004. Sistematización y análisis de la colección botánica del Jardín Botánico de Cali. Pp. 1 – 17. Santiago de Cali, Colombia.
- Cherrett, J. 1983. Resource conservation by leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. *Ecology and Management*, 2: 253 – 263.
- Cherrett, J. 1992. Leaf-cutting ants. Pp. 473 – 488, en *Ecosystems of the world 14B: Tropical Rain Forest Ecosystems Biogeographical and Ecological Studies*. Nueva York, Estados Unidos.
- CVC. 2000. Sistema de información geográfica de la unidad de manejo de cuenca Cali – Meléndez – Pance – Aguacatal. Pp. 1 – 204. Santiago de Cali, Colombia.
- Giraldo, J. & R. Vanegas. 2002. Relación de hormigas cortadoras y vegetación en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Porce II. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia.
- Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Pp. 1 – 206. Tropical Research Center. San José, Costa Rica.
- Hölldobler, B. & E. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press. Cambridge, Estados Unidos.
- Jaffe, K. & Vilela, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, 21 (3): 234 – 236.
- Mackay, W. & E. Mackay. 1986. Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 12 (1): 23 – 30.
- Montoya, J., P. Chacón de Ulloa & M.R. Manzano. En prensa. Caracterización de nidos de la Hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en tres comunas del municipio de Cali. *Revista Colombiana de Entomología*.
- Müeller, U., S. Rehner & T. Schultz. 1998. The evolution of agriculture in ants. *Science*, 281: 2034 – 2038.
- Ortega, E. 1999. Hormigas cortadoras de hojas y deforestación. *Aconteceres entomológicos*. Pp. 253 – 270. Medellín, Colombia.
- Rockwood, L. 1973. Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Journal of Animal Ecology*, 2: 243 – 268.
- Rockwood, L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*, 57: 48 – 61.
- Schultz, T. 1993. *Stalking the wild Attine*. Notes from underground, 8. Cornell University.
- Stevens, G. 1983. *Atta cephalotes* (Zompopas, Leaf-cutting ants). Pp. 688 – 691, en *Costa Rica Natural History*. The University of Chicago. Chicago, Estados Unidos.
- Vasconcelos, H. & H. Fowler. 1990. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. Pp. 410 – 419, en *Applied Myrmecology: A world perspective* (R. Vandermeer, K. Jaffe & A. Cedeno, eds.). Westview, Boulder, Estados Unidos.
- Wirth, R., W. Beyschlag, R. Ryel & B. Hölldobler. 1997. Annual foraging of the leaf – cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13 (5): 741 – 757.