

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA



**EFFECTO BORDE SOBRE LA MIRMECOFAUNA DE DOS FRAGMENTOS
BOSCOSOS ALEDAÑOS A CAFETALES Y PASTIZALES EN ACHIOTE
(PANAMÁ : COLÓN)**

PEDRO ALEXANDER RODRIGUEZ CLAVIJO

REPUBLICA DE PANAMÁ

2010

1000 2000

EFFECTO BORDE SOBRE LA MIRMECOFAUNA DE DOS FRAGMENTOS BOSCOSOS ALEDAÑOS A CAFETALES Y PASTIZALES EN ACHIOTE (PANAMÁ : COLÓN).

TESIS

Sometida para optar al título de Magister en Ciencias con especialización en Entomología

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial debe ser sometido en la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado.

APROBRADO:

Frederic R.B. _____ ASESOR

V. Bant _____ JURADO

Carolina Medina _____ JURADO

5403

ÍNDICE GENERAL

RESÚMEN	1
SUMMARY	1
CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN	2
CAPÍTULO II JUSTIFICACIÓN	5
CAPÍTULO III OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN	7
CAPÍTULO IV ANTECEDENTES	9
4.1 Borde	9
4.2 Efectos de borde	9
4.3 Desarrollos recientes en los estudios de borde	11
4.4 Tipos de borde y sus efectos	12
4.5 Orígenes y éxito evolutivo de las hormigas	13
4.5.1 Mosaicos de hormigas	15
4.6 Artrópodos y efecto borde	17
4.7 Colonias de hormigas como superorganismos	19
4.7.1 Paralelo entre organismos y superorganismos	20
CAPÍTULO V MATERIALES Y MÉTODOS	22
5.1 Área de estudio	22
5.2 Transectos	22
5.3 Colecta de hormigas	24
5.3.1 Trampa de intercepción de vuelo	24
5.3.2 Muestreo en la hojarasca	24
5.4 Variables ambientales	27
5.5 Identificación taxonómica	27
5.6 Análisis estadísticos	27
5.6.1 Caracteres usados para la construcción de la matriz para gremios de especies en Winclada®	28
CAPÍTULO VI RESULTADOS	31
6.1 Generalidades	31
6.2 Efectividad de los métodos de muestreo	32

6.3	Riqueza de especies y abundancia en las distancias al interior de los fragmentos boscosos	35
6.4	Similaridad y recambio de especies en la mirmecofauna de los fragmentos boscosos	38
6.4.1	Especies propias del borde en el fragmento boscoso aledaño al pastizal (0 a 10 metros)	40
6.4.2	Especies propias transición en el fragmento boscoso aledaño al pastizal (50 metros)	40
6.4.3	Especies propias del bosque en el fragmento boscoso aledaño al pastizal (100 y 250 metros)	40
6.4.4	Especies propias del borde en el fragmento boscoso aledaño al cafetal (0, 10 y 50 metros)	40
6.4.5	Especies propias del bosque en el fragmento boscoso aledaño al cafetal (100 y 250 metros)	41
6.4.6	Especies ubicuas en ambos fragmentos boscosos	41
6.5	Gremios de especies hallados en los fragmentos boscosos	41
6.5.1	Gremios exclusivos y compartidos en los fragmentos boscosos	43
6.6	Rol de las variables ambientales en los fragmentos boscosos	46
CAPÍTULO VII DISCUSIÓN		50
7.1	Efecto borde sobre la mirmecofauna de los fragmentos boscosos	50
7.2	Gremios de especies de hormigas como bioindicadoras en los fragmentos boscosos contiguos a cafetales y pastizal de Achote	54
7.3	Configuración espacial de gremios de hormigas en el neotrópico	57
7.4	El fenómeno de la Hiperdiversidad en <i>Pheidole</i> spp	59
7.5	El caso de las hormigas arrieras los más sofisticados superorganismos del planeta	61
CAPÍTULO VIII: CONCLUSIONES		66
CAPÍTULO IX: RECOMENDACIONES		68
CAPÍTULO X: BIBLIOGRAFÍA		69

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1.	Esquema de articulación interdisciplinaria de la investigación	5
Fig. 2.	Perfil del arreglo de las distancias en los fragmentos bajo estudio	23
Fig. 3.	Técnicas de muestreo empleadas en cada una de las distancias de los transectos a) sistema embudos de Berlese , b) trampa de intersección de vuelo	25
Fig. 4.	Área de estudio	26
Fig. 5.	Composición de la mirmecofauna en fragmentos boscosos contiguos a cafetal y pastizal	31
Fig. 6.	Curva de acumulación de especies hojarasca y trampas de intercepción de vuelo	33
Fig. 7.	Curva de acumulación en hojarasca mediante embudos de Berlese	34
Fig. 8.	Curva de acumulación de especies mediante trampa de intercepción de vuelo	34
Fig. 9.	Interacción de la abundancia, transectos y distancia al interior del fragmento frente al pastizal	35
Fig.10.	Interacción de la abundancia, transectos y distancia al interior del fragmento frente al cafetal	36
Fig. 11.	Relación entre equitatividad y distancia en el fragmento boscoso aledaño al pastizal	37
Fig. 12.	Relación entre equitatividad y distancia en el fragmento boscoso aledaño al cafetal	37
Fig. 13.	Diversidad-beta en los fragmentos boscosos frente a) Pastizal, b) cafetal	39
Fig. 14.	Configuración de Gremios de especies	42
Fig. 15.	Gremios presentes y compartidos entre los grupos de especies propias en el fragmento boscoso aledaño al pastizal	43
Fig. 16.	Gremios presentes y compartidos entre los grupos de especies propias en el fragmento boscoso aledaño al cafetal	43

Fig. 17.	Análisis de correspondencia canónica (CCA) fragmento boscoso contiguo al pastizal	47
Fig. 18.	Análisis de correspondencia canónica (CCA) fragmento boscoso contiguo al cafetal	48
Fig. 19.	Representación de biomasa entre <i>Gnamptogenys pleurodon</i> y <i>Panthera onca</i>	53
Fig. 20.	Representación de la utilización de recursos por parte de diferentes especies	57
Fig. 21.	Analogía de la estructura de los gremios de hormigas con el sistema solar	58
Fig. 22.	Fundación de la colonia de arrieras	62
Fig. 23.	"Línea de ensamblaje" en hormigas arrieras	63
Fig. 24.	Arquitectura interna de <i>Atta laevigata</i>	64
Fig. 25.	Cámaras de cultivo de hongos y sus conexiones	64

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1 Paralelismo funcional entre organismos y superorganismos	21
CUADRO 2. Método de muestreo	25
CUADRO 3. Caracteres usados para el análisis de la mirmecofauna con Winclada®	29
CUADRO 4. Morisita Horn en la beta-diversidad en el fragmento aledaño al pastizal	38
CUADRO 5. Morisita Horn en la beta-diversidad en el fragmento aledaño al cafetal	38
CUADRO 6. Promedio y desviación estándar de las variables ambientales en la matriz de pastizal	46
CUADRO 7 Promedio y desviación estándar de las variables ambientales en la matriz de cafetal	46

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Representatividad de las especies de hormigas y distancias de muestreo en los fragmentos boscosos frente a monocultivo de café y pastizal, presente (■), ausente (□)
- Anexo 2.** INDVAL fragmento boscoso alledaño al pastizal
- Anexo 3.** INDVAL fragmento boscoso alledaño al Cafetal
- Anexo 4.** Guía ilustrada de las hormigas más comunes y crípticas encontradas en los fragmentos boscosos en achote provincia de colón

Deseo dedicar este trabajo a mi familia de mi Colombia querida: José Bernardo, Dora Liguía, Diana y Mariana y de forma muy especial a mi hermano Ricardo Rodríguez por creer en mi y mostrarme el camino, gracias parce!!!!

Igualmente dedico este trabajo a Paola Córdoba por su entusiasta apoyo y por su sentimientos bonitos hacia mí Tqm!!!!

"Si he podido ver más lejos es porque me he aupado en hombros de gigantes"

Isaac Newton

AGRADECIMIENTOS

- Al Dr Cheslavo por su constante apoyo durante mi formación como entomólogo
- Al Dr Barrios por su espléndida asesoría y feliz culminación de este trabajo investigativo
- Al Dr Yves Basset y Msc Enrique Medianero por sus observaciones, para el mejoramiento de este trabajo y por aceptar ser mis jurados
- A mi familia José, Dora, Ricardo, Diana y Mariana por su apoyo en esta aventura académica
- A mi familia en Panamá Mayoli, Bolívar, Erick y mi novia Paola Córdoba por su constante apoyo
- A todos mis compañeros de la XIII promoción GRACIAS TOTALES por compartir cada momento en estos años
- A la Universidad de Panamá, especialmente a la vicerrectoría de investigación y postgrado por otorgarme la beca para realizar mis estudios de maestría
- A mis compañeros de la UPN 20021100 por acompañarme y darme su voz de aliento en esta aventura en el extranjero

RESÚMEN

Esta investigación examina la variación en la composición de (Hymenoptera Formicidae) comparando el efecto borde de pastizales y cafetales sobre fragmentos boscosos en Achote Colón, durante julio 2007- mayo de 2008. Mediante embudos de Berlese y trampas de intercepción de vuelo se colectaron 6729 hormigas distribuidas en 11 subfamilias, 50 géneros, 142 morfoespecies de las cuales 59 especies formalmente identificadas. La interacción entre la abundancia, distancia y transectos obtuvo diferencias significativas para el fragmento adyacente al pastizal $p = 0.0146$, la equitatividad H/S no mostró diferencias significativas en ambos fragmentos, análisis de similitud junto con análisis de INDVAL conformó 3 grupos de especies propias para el fragmento aledaño al pastizal y 2 grupos de especies propias para el fragmento aledaño al cafetal, así mismo, se conformaron 11 gremios de especies respondiendo a la distancia y al grado de perturbación. Análisis de correspondencia canónica (CCA) junto con regresión múltiple mostraron una respuesta de la mirmecofauna en ambos fragmentos boscosos ante la humedad relativa y la profundidad de la hojarasca. La discusión se centra en cinco tópicos: 7.1) Efecto borde sobre la mirmecofauna de los fragmentos boscosos, en la cual se discute como el cultivo adyacente modifica la comunidad de hormigas en los fragmentos boscosos mediante la identificación del tipo de efecto borde, la fase del efecto y las variables ambientales, 7.2) Gremios de especies de hormigas como bioindicadoras en los fragmentos boscosos contiguos a cafetales y pastizal de Achote, 7.3) configuración de los gremios de especies en el Neotrópico. La segunda sección aborda dos tópicos de discusión complementarios: 7.4) el fenómeno de la hiperdiversidad en *Pheidole* spp y 7.5) la visión de los superorganismos en hormigas cortadoras de hojas *Atta* spp, por último se concluye que existe un efecto abrupto para el fragmento aledaño al pastizal y un efecto suave permeable en el fragmento aledaño al cafetal.

Palabras clave: Fragmentación, mirmecofauna, efecto borde

SUMMARY

This research examines the variation in the composition of ant (Hymenoptera Formicidae) edge effect by comparing the coffee plantations on grassland and forest fragments in Achote Colon, during July 2007 - May 2008. By Berlese funnels and flight intercept traps 6729 ants were collected in 11 subfamilies, 50 genera, 142 morphospecies of which 59 species were formally identified. The interaction between abundance using, distance and transect was significant difference for the fragment adjacent to grassland $p = 0.0146$, the evenness H / S showed no significant differences in both fragments, analysis of similarity with INDVAL analysis formed three groups of species typical for the fragment adjacent to the pasture and two groups of species typical for the fragment adjacent to the plantation, likewise, were formed 11 guilds of species responding to the distance and degree of disturbance. Canonical correspondence analysis (CCA) with multiple regression showed a sensitivity of Ants in both forest fragments to the humidity and the depth of the litter. The discussion focuses on five topics: 7.1) Effect on Ants edge of forest fragments, in which he discusses how the growing community adjacent amending ants in forest fragments by identifying the type of edge effect, stage effect and environmental variables, 7.2) Guilds of species of ants as bioindicators in forest fragments adjacent to coffee plantations and pasture in Achote, 7.3) configuration of the guilds of species in the Neotropics. The second section addresses two additional topics of discussion: 7.4) the phenomenon of hyperdiverse in *Pheidole* spp and 7.5) the vision of the superorganisms in leaf-cutting ants *Atta* spp finally concluded that there is a hard edge to the fragment adjacent to the pasture and a soft edge in the fragment adjacent to the coffee plantation.

Keywords: Fragmentation, Ants, edge effect

**CAPÍTULO I
INTRODUCCIÓN**

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN

La transformación de los bosques húmedos tropicales que resulta de las actividades humanas es una de las principales causas por las que la diversidad biológica se está perdiendo en el mundo. Los bosques tropicales cubren solo el 7% de la superficie terrestre, pero albergan más de la mitad de la riqueza mundial de especies conocidas por la ciencia (Wilson 1999).

Una de las principales consecuencias de la deforestación es la creación de paisajes fragmentados en los que algunos remanentes del bosque original de extensiones y formas diversas, quedan inmersos en una matriz de hábitats transformados (Kattan 2002). El estudio de estas configuraciones es muy importante ya que su estructura puede determinar los patrones de distribución de especies por la afinidad de estas a los distintos hábitats.

La dinámica de los bordes está afectada principalmente por cambios en el microclima, estructura y diversidad de la vegetación, efectos de borde sobre especies focales, la permeabilidad del borde e invasión de especies típicas de ambientes perturbados (Murcia 1995). El efecto de borde puede provocar aumentos y disminuciones en alguna variable en, o cerca al borde que afectará directamente la distribución de las especies en el ecotono de la matriz y fragmento boscoso (Lidicker 1999).

Tal como menciona Laurance *et al.* (2002) las dinámicas biológicas de fragmentos de bosque con sus siglas en inglés (BDFFP) fue un proyecto diseñado para evaluar la influencia del área de fragmentos en biotas del Amazonas, proporcionando un entendimiento que va más allá del propósito original del estudio. Los resultados sugieren que los efectos de borde juegan un papel clave en las dinámicas de los fragmentos, que la matriz tiene una influencia mayor sobre la conectividad y el funcionamiento del fragmento.

Iguamente, estos estudios permiten comprender la diversidad de efectos bordes en los fragmentos en la pluviselva, los bordes alteran gradientes físicos, distribución de las especies y varios procesos ecológicos, respondiendo a la intensidad de la distancia de penetración en el fragmento.

Así mismo la fragmentación puede alterar radicalmente el ambiente físico y el clima ya que al reemplazar la cobertura boscosa por potreros o monocultivos puede provocar un aumento en la temperatura superficial del suelo y una disminución en la evapotranspiración y en la precipitación (Hobbs 1993) Además altera la capacidad de retención de agua del suelo, por consiguiente, se produce una mayor escorrentía superficial y los eventos de sequía pronunciada o de crecimiento de los cursos de agua suceden con más frecuencia (Saunders *et al* 1991)

La familia Formicidae está representada en la región tropical por 14 subfamilias Agroecomyrmecinae, Amblyoponinae, Cerapachyinae, Dolichoderinae, Ecitoninae, Ectatomminae, Formicinae, Heteroponerinae, Leptanilloidinae, Myrmicinae, Paraponerinae, Ponerinae, Proceratinae y Pseudomyrmecinae (Bolton 1994, 2003) Hasta el momento se han descrito más de 11 000 especies de hormigas a nivel mundial en 296 géneros y 21 subfamilias, para el Neotrópico hay registradas unas 3 100 especies en 119 géneros (Fernández 2003)

Las hormigas son individualmente insignificantes, pero todas juntas son los organismos dominantes del planeta, el peso de una hormiga oscila entre 1 a 5 miligramos según la especie, pero combinadas todas las hormigas del mundo pesan mucho más que toda la población humana mundial, ellas representan el 80-85% de la biomasa total de la fauna y están muy bien representadas en todas las regiones biogeográficas Sin embargo, las zonas neotropicales y paleotropicales presentan la mayor diversidad de especies, exceptuando los círculos polares y las nieves perpetuas por encima de los 4 000 m s n m donde éstas no habitan (Wilson 1994)

Estos insectos presentan un elaborado comportamiento social que incluye la división del trabajo de la colonia, la presencia de dos castas mínimo una obrera y una reproductora exceptuando los casos de "gamergates" cuando obreras ponedoras se combinan el solapamiento generacional con el cuidado asistido (Fernández 2003) Así mismo, aprovechan diversos sustratos para la nidificación que incluyen oquedades en la corteza de árboles vivos, madera de árboles muertos, hojarasca, epífitas, agallas (actuando como fauna secundaria) y en el interior del suelo (Holldobler y Wilson 1990)

Varios autores clasifican a las hormigas como un grupo a tener en cuenta como indicadores de los efectos de la actividad humana en los ecosistemas, debido a que son extremadamente abundantes con una alta riqueza de especies por localidad, presentan poca estacionalidad y poseen hábitos alimenticios y de nidificación especializados (Andersen 1990, Brown, 1991, Longino y Colwell, 1997)

De esta manera aunque existe una amplia bibliografía entorno al efecto de borde sobre comunidades de insectos (Dejean *et al*, 2000, Dauber y Wolters, 2004, Carvalho y Vasconcelos, 1999, Perfecto y Snelling, 1995, Klein, 1989, Turner, 1996, Vasconcelos, 1999) ninguno de ellos estudia los efectos borde de dos hábitats adyacentes a fragmentos boscosos sobre la estructura de la mirmecofauna en alguna localidad de la República de Panamá

Este panorama ofrece la oportunidad de evidenciar los efectos de las acciones antrópicas de transformación y fragmentación del hábitat mediante el monocultivo buscando efectos de penetración de borde hasta los 250 metros, sobre la comunidad de hormigas en Achote provincia de Colón, mediante material entomológico colectado durante julio de 2007 hasta mayo de 2008

Esta investigación aborda aspectos como la variación de la abundancia, diversidad de especies, Similaridad entre comunidades, configuración de gremios de especies y el papel de las variables ambientales, respondiendo en conjunto al gradiente de cinco distancias desde los cero metros del fragmento boscoso hasta los 250 metros comparando un cultivo de café y un pastizal

Igualmente, centra su discusión en como el monocultivo adyacente modifica la comunidad de hormigas en los fragmentos boscosos mediante la identificación del tipo de efecto borde y la fase del efecto Por último se presentan tópicos de discusión complementarios tales como las ventajas de vivir en sociedad, el fenómeno de la hiperdiversidad en *Pheidole* spp la visión de los superorganismos en *Atta* spp y los gremios así como su configuración en el Neotrópico

CAPÍTULO II
JUSTIFICACIÓN

CAPÍTULO II JUSTIFICACIÓN

Este trabajo está sustentado desde una perspectiva de investigación interdisciplinaria, en la cual, varias ramas de las ciencias convergen en la producción del conocimiento para comprender los efectos antrópicos de la fragmentación del hábitat sobre los insectos más ubicuos y abundantes en bosques tropicales como lo son las hormigas (Fig. 1).

Como menciona Wilson (1999), el gestor del término biodiversidad “solo podemos conservar lo que conocemos” por tal razón a priori llevar a cabo trabajos que involucren no solo la comprensión desde un punto de vista entomológico, sino que este se articule holísticamente con la sociedad y de esta manera brindar espacios en donde la conservación de las minúsculas formas de vida sean correspondidas por acciones de conscientización y alfabetización científica, en retribución al daño hecho por la especie humana al ecosistema, tal como pretende hacerlo este trabajo.

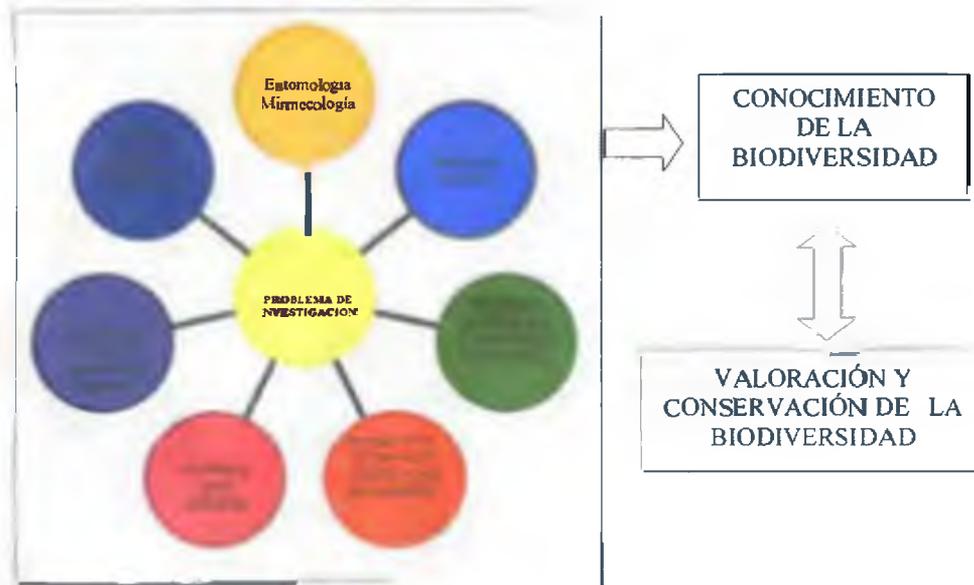


Figura 1. Esquema de articulación interdisciplinaria de la investigación.

Por otra parte contribuir al conocimiento de la mirmecofauna en la República de Panamá, debido a que existen serias limitaciones en el conocimiento de especies para el territorio nacional y mas aún de sus roles ecológicos y de su valor de opción para el futuro

Crear una guía local ilustrada de las hormigas más comunes encontradas durante este estudio, es quizás la retribución más asertiva y noble al sacrificio de miles de insectos, sin los cuales la realización de la mayoría de estudios entomológicos como este sería imposible. Debido a que estos últimos raras veces se autoconcientizan y concientizan al público no conocedor en el porque de las razones e implicaciones bioéticas de sus acciones

Adicionalmente, se tienen en cuenta hormigas colectadas con anterioridad en al área de estudio, con lo cual se pretende tener una aproximación más apropiada a los objetivos de investigación y por otra parte reducción en los gastos de la misma, dos métodos de muestreo fueron utilizados (embudos de Berlese para hojarasca y trampa de intercepción de vuelo) siendo esta última novedosa para el campo mirmecológico

Finalmente, este trabajo es el primero en tener en cuenta la mirmecofauna desde la fundación del programa Centroamericano de Maestría en Entomología hace ya 26 años para optar por el título de Msc, lo cual genera la oportunidad perfecta para que un apasionado por estos insectos sea el pionero en hacerlo realidad

CAPÍTULO III
OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

CAPÍTULO III

OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

General:

Determinar el efecto borde en dos fragmentos boscosos contiguos al monocultivo del café y pastizal sobre la estructura de la comunidad de hormigas (Hymenoptera Formicidae) en un gradiente de 5 distancias, en Achíote provincia de Colón

Específicos:

- Identificar subfamilias, géneros y especies de hormigas obreras encontradas en los fragmentos boscosos
- Determinar la riqueza de especies y su abundancia en función del gradiente de distancia al interior de cada fragmento boscoso
- Determinar la Similaridad entre la mirmecofauna en función de la distancia 0, 10, 50, 100 y 250 metros en cada uno de los fragmentos boscosos
- Comparar los gremios de especies y su interacción con las distancias al interior de los fragmentos boscosos
- Editar una guía local ilustrada de las hormigas más comunes (abundantes) y crípticas encontradas para promover su conservación

Hipótesis de investigación

Perfecto *et al* (1997), determinaron que las practicas de monocultivo de *Coffea arabica* disminuye la diversidad de artrópodos en el sotobosque y dosel en sistemas agroforestales, igualmente sugieren que el manejo y la rotación de zonas para cultivo en estos sistemas puede ser una estrategia para la conservación de zonas boscosas aledañas a las plantaciones

Adicionalmente, dentro de la perspectiva de Duelli *et al*, (1990) es posible esperar que se presente un efecto borde sobre la comunidad de hormigas en donde los monocultivos de pastizal y cafetal como hábitats adyacentes al parche boscoso presenten un efecto de borde abrupto y un efecto de borde suave respectivamente debido a los cambios en la composición de la vegetación en la cual los niveles de permeabilidad sean diferenciales para las variables ambientales

Igualmente, la generación de los pastizales actuando como un claro frente al fragmento boscoso es posible que este último contenga mayores impactos en la comunidad de hormigas que en el monocultivo del café aún cuando los dos están enmarcados dentro de sistemas agroforestales en el Neotrópico

CAPÍTULO IV
ANTECEDENTES

CAPÍTULO IV ANTECEDENTES

4.1 Borde.

El borde se ha definido como la zona de transición entre hábitats adyacentes. Términos como ecotono o límite se han utilizado como sinónimos de borde y la diferencia entre ellos no es clara (Sarlov-Herlin 2001) revisó la utilización de los tres conceptos en la literatura y encontró que el término ecotono se utiliza para indicar la transición entre formaciones continentales o comunidades a una escala espacial más amplia (Weltzin y McPherson 1999) por ejemplo en las transiciones entre ambientes acuáticos y terrestres. El concepto de límite ha sido ampliamente utilizado con distintos significados, desde el término administrativo o político hasta el funcional en ecología del paisaje, considerado al límite como el filtro que regula el intercambio de materia y energía entre hábitats (Marin *et al* 2001)

A pesar de que los bordes han sido extensivamente estudiados, la definición y medición del borde genera varias restricciones al depender del investigador u observador, del organismo o variable estudiada y de la escala espacial del estudio (Lidicker y Peterson 1999). Los bordes pueden ser específicos para una especie y según recientes estudios con mamíferos pequeños la percepción del borde puede ser relativa al sexo o edad de los animales dentro de una misma especie (Lidicker y Peterson 1999)

4.2 Efectos de borde.

El término 'efecto de borde' fue utilizado por primera vez en 1933 por Leopold, quien lo usó para explicar la alta riqueza de especies cinegéticas registrada en los bordes. Posteriormente el concepto incluyó los efectos negativos de borde sobre la comunidad forestal y ha sido ampliamente estudiado para el diseño de zonas de amortiguamiento en áreas naturales protegidas (Laurance, 1991, Revilla *et al* 2001). En la actualidad, el concepto comprende un amplio espectro de procesos, influencias mutuas y flujos ecológicos que pueden resultar en cambios en la estructura y composición de los bordes y hábitats adyacentes (Fry y Sarlov-Herlin, 1997, Fagan *et al* 1999)

El efecto de borde puede definirse como el resultado de la interacción de dos ecosistemas adyacentes (Murcia 1995) o cualquier cambio en la distribución de una variable dada que ocurre en la transición entre hábitats (Lidicker y Peterson 1999). Recientemente (Lidicker 1999) propuso dos tipos generales de efectos: el efecto de matriz y el efecto de ecotono. Esta clasificación se basa en reconocer si el borde presenta o no propiedades emergentes, es decir, si el borde se comporta como un hábitat diferente a los adyacentes. El efecto de matriz (Kingston y Morris 2000) se refiere a un cambio abrupto de la distribución de una variable que ocurre en la zona borde. Este tipo de cambio se debe únicamente a que los hábitats adyacentes son diferentes y no genera ningún efecto de borde. Existen en la literatura muchos ejemplos de efectos de matriz o de hábitat, particularmente con pequeños mamíferos que no cruzan el hábitat adyacente (Heske 1995). Este cambio ha sido también definido como borde abrupto en otros estudios.

El efecto de ecotono comprende toda la variedad de respuestas que potencialmente el borde puede presentar (positivas, negativas o mutuas), lo que genera que el borde pueda definirse como un hábitat diferente. Ejemplos de efectos de ecotono son los que documentan una mayor riqueza de especies de plantas (Matlack, 1994, Lopez de Casanave *et al.* 1995) y de mamíferos pequeños (Stevens y Husband 1998) en el borde con respecto al interior del bosque.

También existe la posibilidad de que no se registre ningún cambio en la distribución de una variable en la transición entre dos hábitats. Esta situación se documenta en algunos estudios con mamíferos pequeños donde se ha registrado la misma abundancia y patrones de movimiento a lo largo del gradiente bosque-borde-exterior (Bayne y Hobson 1998). Los cambios potenciales de una variable en la transición de dos hábitats permiten probar hipótesis experimentales. Sin embargo, pocos experimentos se han generado a partir de las mismas (Lidicker y Peterson, 1999, Kingston y Morris, 2000). Por ejemplo, el efecto de matriz o la falta de percepción de borde pueden ser consideradas hipótesis nulas. Cualquier efecto de ecotono implica que el borde presenta propiedades emergentes y estas respuestas pueden considerarse hipótesis experimentales.

4.3 Desarrollo reciente en los estudios de bordes.

Murcia (1995), realizó una revisión sobre la investigación de bordes y enfatizó que la mayoría de los estudios describían patrones estáticos y que pocos probaban hipótesis mecanísticas de los efectos del borde. Sugirió que la falta de consenso entre los estudios se debía a la falta de consistencia en la metodología, a la pseudorepetición y a la alta simplificación en la percepción del borde. Con respecto a este último punto, indicó que factores como la edad, orientación e historia de uso del borde y hábitat adyacente o matriz deberían considerarse en estudios futuros.

En los años 90 se registró un incremento en los estudios de borde con respecto a los 80 (Lidicker 1999). Los estudios en bosques se enfocaron principalmente a describir la composición y estructura de la vegetación a diferentes distancias a partir del borde hacia el interior del bosque (Chen *et al* 1992, Lopez de Casanave *et al* 1995) y relacionaron los patrones de vegetación con variables microclimáticas, principalmente los cambios en luz, temperatura y humedad del suelo (Kapos *et al* 1997). Los estudios de Kapos fueron importantes al establecer la comparación de la comunidad forestal y las variables microambientales antes y después de la formación del borde (Sizer y Tanner 1999). Al incluir la variación temporal en las variables de respuesta se encontró que los bordes son muy dinámicos (Newmak 2001). También se ha documentado una alta variabilidad en la dinámica de los procesos y comunidades de los suelos forestales en función de la distancia a partir del borde, principalmente en bosques tropicales (Didham, 1998, Didham *et al* 1998).

La complejidad de los sistemas forestales con actividad antropogénica llevó a algunos estudios de bordes sobre vegetación y procesos de regeneración a considerar factores como el efecto de los claros, otros bordes cercanos y diferentes formas de disturbio en bosques tropicales, neotropicales (Restrepo y Gómez, 1998, Williams-Linera *et al* 1998) y bosques templados (Goldblum y Beatty 1999).

En cuanto a los estudios sobre el efecto de borde en la fauna, además de los estudios que documentaron cambios en el borde en la riqueza, composición y abundancia de especies (Harrington *et al* 2001), otros mostraron que la presencia del borde también afecta los patrones de comportamiento o movimiento de los individuos (Brotons *et al* 1992).

La mayor parte de las investigaciones mencionadas se enfocaron en el gradiente borde-bosque. Algunos estudios se enfocaron a la regeneración de áreas abiertas adyacentes al bosque, estimando la depredación de semillas o plántulas en el gradiente borde-pastizal (Manson *et al* 1998). Recientemente más estudios consideran los cambios de las variables a lo largo del gradiente bosque-borde-exterior, como en estudios de la vegetación (Oosterhoorn y Kappelle 2000), abundancia de mamíferos y de invertebrados (Menzel *et al* 1999) y en experimentos sobre el establecimiento y depredación de plántulas (Wahungu *et al* 2002).

4.4. Tipos de borde y sus efectos.

Como mencionan (Laurence *et al* 2001), al recopilar las conclusiones de un taller sobre estructura y función de bordes en mosaicos ecológicos, describen una serie de hipótesis ecológicas basadas en principios físicos, geométricos y biológicos. Entre ellas se encuentra la hipótesis que indica que conforme el grado de contraste entre dos hábitats se incrementa, los flujos biológicos (por ejemplo, el movimiento de organismos entre hábitats) disminuyen y los flujos físicos aumentan (como la penetración de luz lateral dentro del bosque). A pesar de que los sistemas biológicos son complejos y multifactoriales, existen varios ejemplos que apoyan las hipótesis mecánicas basadas en principios físicos (Laurence *et al* 2001).

Considerando la información existente sobre como la estructura del hábitat afecta las interacciones de especies, recientes estudios experimentales han definido o manipularon *a priori* la estructura del borde para conocer como estas diferencias afectan los procesos ecológicos. La constante en estos estudios es la comparación entre bordes estructuralmente más complejos o intactos (con sotobosque o cobertura del estrato herbáceo) y bordes abiertos (bordes perturbados o donde se remueve el sotobosque), modificando con ello el grado de contraste entre el bosque y el hábitat adyacente. La intensidad y dirección de los efectos de borde pueden ser modificados por el tipo de borde por distintos mecanismos. Los bordes que mantuvieron el estrato arbustivo posiblemente proveyeron más cobertura a los ratones y como resultado se registró mayor remoción de semillas comparados con los bordes donde los arbustos fueron removidos. Sin embargo, el efecto contrario puede registrarse (mayor depredación en bordes abiertos) lo cual puede sugerir que los depredadores provienen del hábitat adyacente hacia el bosque y las presas

(nidos o semillas) se hacen más evidentes sin una cubierta de vegetación (Huhta y Jokimäki 2001)

La permeabilidad de borde puede modular el efecto de la fragmentación sobre especies características del bosque (Laurence *et al* 2001) indicaron que los bordes abruptos o impermeables actúan como una barrera que nunca es cruzada por organismos especializados en un hábitat o con mayor riesgo de ser consumidos en el hábitat adyacente

Los bordes suaves funcionan como membranas permeables a los organismos emigrantes. Entre los bordes suaves y abruptos pueden existir varios niveles de permeabilidad (Duell *et al* 1990) definió seis tipos de borde basados en la resistencia que ejercía el borde al movimiento de artrópodos. Si se considera que el movimiento de organismos entre hábitats está sujeto a la permeabilidad de los bordes, y que este movimiento puede determinar la movilidad de semillas, la permeabilidad puede entonces también afectar la invasión de especies arbóreas y con ello la expansión del bosque a partir de borde. Por ejemplo, se ha encontrado que los bordes suaves incrementan la abundancia y movilidad de los dispersores (*Peromyscus* spp) de bellotas a pastizales abandonados con respecto a los bordes abruptos con pastizales pastoreados adyacentes (López y Barrera 2003)

4.5 Orígenes y éxito evolutivo de las hormigas.

Aunque los orígenes de las hormigas (cuándo, donde y cómo) son grandes misterios, lo cierto es que hace unos 100 millones de años ya existían hormigas en el planeta. De hecho, estas remotas hormigas no se diferencian mucho de las formas modernas, lo cual habla bastante de la estabilidad y éxito del modelo *hormiga* en la naturaleza. Estos insectos permanecieron aparentemente poco conspicuos por largo tiempo hasta aparecer más frecuentemente en registros de ámbar en el Cenozoico. Pero desde entonces, se han convertido en uno de los grupos de insectos más exitosos, como lo atestigua su omnipresencia e influencia en los ecosistemas terrestres, especialmente tropicales (Holl Dobler y Wilson 1990)

¿Porqué las hormigas son tan comunes? Se puede pensar en su antigüedad. Con alrededor de 100 millones de años de evolución, hay múltiples oportunidades para hacerse conspicuo. Sin embargo, hay muchos grupos de artrópodos tan antiguos (o más) que las

hormigas sin ser tan preponderantes. Quizás una buena parte de la respuesta resida en la sociabilidad. Aunque los orígenes y el establecimiento del comportamiento social en estos sean un problema tan difícil de esclarecer como el de su origen en el planeta, lo cierto es que es este el sello característico para las hormigas, así como algunas abejas y avispas, y, más distantemente, las termitas (Jaffé 1993)

Entre toda la múltiple variedad de los insectos en el planeta, las hormigas son una de las pocas formas universalmente reconocidas debido a que son un grupo verdaderamente ubicuo y usualmente conspicuo. Estas son encontradas en todos los hábitats terrestres desde la tundra subártica a los bosques ecuatoriales, desde la costa hasta altitudes de más de 3000 metros sobre el nivel del mar, desde la profundidad del suelo hasta la copa de los más grandes árboles (Bolton 1994)

Su morfología es muy variada así como su preferencia de hábitat, en su comportamiento desde dóciles hasta extremadamente belicosas, en tamaño de colonias desde una docena hasta varios millones. El espectro de alimentación varía entre semillas de plantas, néctar, ligamaza de insectos, succionadores de savia, hongos, depredadores generalistas y especialistas, necrófagas, omnívoras, oportunistas depredadoras de otras hormigas, depredadoras de huevos de invertebrados. En cuanto a su nido puede variar desde una simple cavidad en el suelo hasta complejas excavaciones subterráneas, desde un espacio bajo la corteza hasta hojas unidas con fina seda larval, muchas especies presentan estrechas asociaciones con plantas.

Junto con el *Homo sapiens* las hormigas son uno de los pocos grupos animales que cómodamente manipulan y modifican sus alrededores inmediatos para suplir sus necesidades y ocupan una posición entre los invertebrados terrestres equivalente al que ocupan nuestras especies entre los vertebrados (Bolton 1994)

Wilson (1990), estudia el caso de los insectos sociales definiendo dos atributos: el éxito y la dominancia, además expresa como estos atributos convergen explicativamente en la evolución para lograr esta condición en los ecosistemas. El éxito es la longevidad de un clado a través del tiempo geológico, este surge como resultado en que los estados de los caracteres en los individuos son responsables del ajuste en las condiciones ambientales y

no son objetivo de la selección natural direccional. Por su parte, la dominancia es la abundancia relativa relacionada con la biomasa, es decir la presencia numérica en la comunidad, tanto el éxito como la dominancia son accidentes producto de la selección natural en especies individuales y no poseen dirección alguna en la evolución.

Así mismo estos atributos confirman lo encontrado en este estudio, el éxito y la evolución en las hormigas están estrechamente ligados, existen razones para pensar en que la dominancia es uno de los principios que promueve la longevidad, es decir el éxito. En esta dirección (Wilson 1987) propone 4 razones: 1) el gran número de especies de hormigas obtenidas a través del tiempo, 2) el mantenimiento homeostático de poblaciones grandes, 3) Un rango geográfico amplio y 4) exclusión competitiva.

Holldobler y Wilson (1990), mencionan 3 ventajas evolutivas de la vida en sociedad, 1) las numerosas obreras actúan mediante acciones paralelas que optimizan el desempeño de roles y división del trabajo mediante algoritmos simples y compuestos, 2) el solapamiento generacional garantiza una alta abundancia de individuos que comparten un 75% de su información genética lo cual es más eficiente que reproducirse y 3) el politeísmo generacional hace que se asegure el aprovechamiento del 70% de la vida de cada obrera para beneficio de sus hermanas antes de emprender tareas con riesgo como el forrajeo.

4.5.1 Mosaicos de hormigas.

La noción de mosaicos de hormigas aparece en primera instancia después en una serie de estudios realizados en plantaciones de árboles de cacao en África (Room 1971, Majer 1972, 1976a, b, Leston 1973, Taylor 1977, Jackson 1984). Los cacaotales ofrecen una "copa" accesible que permite identificaciones rápidas y eficientes de las hormigas en cada árbol. Por su parte (Wilson 1958) fue el primero en describir la distribución desigual de la fauna de hormigas arbóreas en los bosques tropicales.

El concepto de mosaico de hormigas se generalizó después para incluir bosques de América, Papúa y Australia, así como plantaciones de árboles de cultivo (Room 1975, Leston 1978, Winder 1978, Majer 1990, 1993, Paulson y Akre 1991, Adams 1994, Andersen y Reichel 1994, Majer *et al* 1994, Medeiros *et al* 1995, 1996, Armbrrecht *et al*

2001) Este concepto no es exclusivo para copas de árboles, pues se ha atribuido en otras diferentes situaciones donde se ha estudiado la dominancia de especies de hormigas, como en casas, maderos caídos en descomposición y suelo (Delabie *et al* 1995, 1997)

Estos estudios han mostrado que las copas de los bosques tropicales y árboles cultivados están ocupados por especies de hormigas “dominantes” Estas se caracterizan por colonias muy pobladas (varios cientos de miles a varios millones de individuos), la habilidad para construir nidos grandes o polídomos (constructoras de cartón, hormigas carpinteras y tejedoras), y una territorialidad elevada intra e interespecífica Como consecuencia de su comportamiento territorial, las hormigas dominantes se distribuyen en un patrón de mosaicos de tres dimensiones en las copas de los bosques (Leston 1973)

Estas hormigas arbóreas dominantes se llaman también “dominantes territoriales” o simplemente especies “territoriales” (Vepsäläinen 1982, Davidson 1998), siendo lo mismo la definición especies de hormigas que defienden espacio *per se*, territorios espaciales absolutos, usualmente contra enemigos intraspecíficos y algunos interespecíficos En comparación, en especies del suelo se puede hablar de “dominancia numérica”, o de la predominancia de especies en número, biomasa o frecuencia de ocurrencia en la comunidad de hormigas, “dominancia comportamental”, o dominancia en competencia interespecífica debido a habilidades superiores de lucha o reclutamiento, y “dominancia ecológica” que aplica a especies invasivas, o la combinación de dominancia numérica y comportamental (Davidson 1998)

Como menciona Holldobler y Lumsden (1980), estos fueron los primeros en demostrar que las colonias de las hormigas tejedoras de África *Oecophylla longinoda* Latreille obtienen ventajas considerables al excluir competidores de su territorio, más allá de sus nidos y fuentes de alimentación cercanas Ellos introdujeron el concepto de «territorio absoluto» En esta situación el territorio se marca con feromonas persistentes o con marcas territoriales que pueden persistir más de un año (Beugnon y Dejean 1992) Este territorio se defiende, especialmente en la periferia, día y noche, contra extraños de la misma especie y otras especies de hormigas dominantes Colonias pequeñas de hormigas no dominantes pueden ser toleradas La exclusión mutua de miembros extraños de colonias vecinas,

durante interacciones agresivas, llevan a la formación de zonas “vacías” que constituyen una “tierra de nadie” (Hollidobler 1979, Hollidobler y Wilson 1978, 1990)

Defender el “territorio absoluto”, aunque puede ser energéticamente costoso, no es un problema para las especies involucradas en explotación de néctares extraflorales ricos en azúcares y ligamaza producida por trofobiontes

Estos últimos son principalmente hemípteros del antiguo taxón “Homoptera” (áfidos, cóccidos, pseudocóccidos, membrácidos, tetigométridos), aunque algunas veces son atendidos heterópteros. Como resultado, la energía no es un factor limitante en la defensa del territorio. Más aún, los trofobiontes son capaces de desarrollarse sobre diferentes especies de árboles, ciertamente modelando el mosaico de hormigas (Davidson 1997, Blüthgen *et al* 2000). La necesidad de sustancias azucaradas puede ilustrarse por la ausencia de mosaicos de hormigas en árboles de copa baja de un bosque virgen en Borneo donde están notoriamente ausentes los hemípteros asociados a hormigas Floren y (Lisenmair 2000), mientras que hay mosaicos de hormigas en árboles de niveles superiores en la misma región biogeográfica.

Como concluye Wilson (1958), el concepto de mosaico de hormigas se basa en tres supuestos: 1) la especialización del hábitat es irreversible en un linaje, 2) las especializaciones ecológicas se generan en un centro de origen y 3) eventos de dispersión conducen las actuales agrupaciones y distribuciones en las hormigas, especialmente entre los trópicos donde las condiciones son más estables durante el año. Las hormigas no presentan fenómenos de estacionalidad y pueden ser igualmente abundantes durante la seca o la lluviosa para el neotrópico.

4.6 Artrópodos y efecto borde.

El estudio de las dinámicas biológicas de fragmentos de bosque con sus siglas en inglés (BDFFP) fue un proyecto diseñado para evaluar la influencia del área de fragmentos en biotas del Amazonas y se convierte en el antecedente más rico en conocimiento en la interacción del fragmento y como responde la biodiversidad en el neotrópico.

Grupos de insectos son especialmente vulnerables a la fragmentación del hábitat: especies de moscas, abejas y avispas (Fowler *et al* 1993) hormigas (Carvalho y Vasconcelos

1999) y mariposas, (Brown y Hutchings 1997) disminuyen en abundancia y diversidad cerca de los bordes (Laurence *et al* 2002)

Los mayores efectos de borde en el proyecto (BDFFP) ocurren desde el borde hacia los 100 metros al interior de los fragmentos, sin embargo algunos efectos pueden penetrar hasta los 300 y 400 metros siendo estas últimas las de mayor impacto en las comunidades de plantas e insectos (Laurence *et al* 2002)

El efecto de borde sobre comunidades de hormigas ha sido poco documentado, quizá la causa del poco enfoque a este tipo de estudios sea lo conspicuos e incluso incómodos de estos insectos sociales para las personas, así mismo en una gran parte de inventarios de biodiversidad entomológica las hormigas ocupan un lugar importante, sin embargo en muchos casos las excluyen de los análisis y las reducen a biomasa de peso en seco

Dauber (2004), estudia la estructura de la comunidad de hormigas en los claros producidos por las actividades agrícolas, comparando hábitats adyacentes entre monocultivos y cultivos mixtos, encontró que el monocultivo es la práctica que más afecta las comunidades con respecto al tiempo (Philippe y Buddle 2005) Por su parte ofrece una perspectiva de los efectos de la urbanización en la reserva natural Molson sobre las comunidades de hormigas en Quebec Canadá, encontrando un efecto de propiedades emergentes en el borde denominado hábitat de amortiguamiento en donde las configuraciones de comunidades variaban según el tamaño de la construcción adyacente También reconoció que especies altamente dominantes prosperan en distancias cercanas al borde, ya que reducen la competencia interespecífica

Chaves *et al* (2007), investigan el efecto borde en un gradiente pastizal, borde, bosque sobre la comunidad de hormigas en la reserva de Bremen en el departamento del Quindío-Colombia Utilizando trampas de caída y sacos tipo Winkler para la hojarasca concluyeron que no detectaron un efecto de borde debido a que las hormigas encontradas presentan una alta tolerancia a hábitats perturbados, así mismo, detectaron que el bosque alberga una gran riqueza de especies por lo cual es necesario encaminar esfuerzos para su conservación Por último recomiendan realizar estudios del paisaje (bosques-bordes-matrices) porque permiten entender cómo las especies se distribuyen según sus afinidades y su sensibilidad a

los cambios ambientales. Así se contribuye no sólo al conocimiento de la historia natural de las especies sino al entendimiento de las dinámicas del paisaje.

4.7 Colonias de hormigas como superorganismos.

El concepto del superorganismo es venerable en su propia evolución, Wheeler en su famoso ensayo (1911) "The Ant-Colony as an organism", expresa que no se debe hacer analogía en la concepción del organismo humano, igualmente puntualizó algunos atributos para este diagnóstico: se comportan como una unidad, sus comportamientos en colonia las diferencia de otras especies, el ciclo de crecimiento y reproducción es claramente adaptativo y al interior de la colonia existe un sistema reproductor (reinas y machos) y un cuerpo (obreras infértiles).

Wheeler (1910), fue el primero en llamar a los insectos sociales como superorganismos, reforzando su afirmación con conceptos de homeostasis consistiendo en procesos fisiológicos y comportamentales conjuntos tendientes hacia el crecimiento y la reproducción de la colonia. Todas las especies con rango social son superorganismos avanzados, el más conocido y más familiar es la abeja *Apis mellifera*.

Hölldobler y Wilson (2009) realizan un estupendo trabajo sobre el superorganismo: lo bello, lo elegante y lo extraño de las sociedades de insectos, ellos confeccionan y explican las razones que llevan a observar un hormiguero, un panal, un congo, un termitero como un organismo que respira, siente, se comunica, se alimenta y se reproduce, así mismo, puntualizan que la selección natural en las sociedades de insectos no actúa sobre el individuo como sí lo hace en la mayoría de especies, aquí la selección natural "selecciona" la colonia, o mejor el pool genético.

El superorganismo es una colonia de individuos autoorganizados por división del trabajo, unidos y coordinados mediante un sistema de comunicación altamente específico, los miembros escogen su labor mediante una serie simple de algoritmos que la selección natural envuelve al nivel de colonia.

Cada colonia de insectos, puede ser investigada como una fábrica dentro de una fortaleza. La fábrica es la reina quien pone huevos en compañía de las obreras nodrizas quienes crían

su prole, las forrajeras suplen de alimento a toda la colonia. La fortaleza es el nido, las obreras lo han construido y los miembros de la casta soldado lo defienden. En especies con organización simple los roles de fábrica y fortaleza pueden ser intercambiables; las obreras pueden cambiar de un rol a otro en corto tiempo. En el extremo opuesto, en especies con colonias de complejidad máxima los roles son difícilmente cambiados, en muchos casos los roles son permanentes y la casta es especializada en determinada labor desde su emergencia como adulto.

4.7.1 Paralelo entre organismos y superorganismos.

La casta y la división del trabajo de las colonias de insectos muestran funciones similares entre células y órganos de organismos. Los paralelos de estos dos niveles de organización entre organismos y superorganismos en términos modernos pueden apreciarse en el Cuadro 1. La evolución de los sistemas entre estos dos niveles de organización proceden paralelamente con una diferencia clave: donde los organismos son construidos para replicar su propia herencia, las colonias son construidas para replicar la herencia del superorganismo. Los enlaces entre estos dos niveles son casuales; las propiedades del superorganismo emergen solamente de la suma genética guiada por acciones de los miembros de la colonia, los cuales a su debido turno son seleccionados al nivel de colonia.

El equivalente al sistema excretor de los organismos es en el superorganismo para las hormigas con relaciones alimenticias con hongos: son las hormigas viejas, que ya han pasado por su tarea de forrajeo y que posiblemente tengan riesgos de portar enfermedades; estas son las encargadas de sacar el sustrato consumido e inservible por el hongo simbionte, (Hart y Ratnieks 2002) investigan en colonias experimentales extraídas de Panamá las implicaciones dentro de la colonia sobre estas hormigas y concluyen que su último trabajo en la colonia es evitar que peligrosos hongos entomopatógenos como *Escovopsis*, logren acabar con todo el superorganismo.

Así mismo, aseguran que las hormigas arrieras son responsables del 70% del ciclado de nutrientes del suelo. Por su parte (Currie *et al* 2006) mencionan que estos superorganismos del género *Acromyrmex* presentan una actinomicetes filamentosos simbionte del género *Pseudonocardia*, ubicándose en la región frontal del tórax y les sirve

como productor de antibióticos para inhibir el crecimiento de hongos oportunistas en sus jardines y evita contagiarse con *Escovopsis*

Cuadro 1 Paralelismo funcional entre organismos y superorganismos Modificado de Hoidobler y Wilson (2009)

ORGANISMO	SUPERORGANISMO
Células	Miembros de la colonia
Órganos	Castas
Gónadas	Castas reproductivas
Órganos somáticos	Castas obreras
Sistema inmunológico	Castas de defensa, sistemas de alarma y defensa, reconocimiento de los miembros de la colonia
Sistema circulatorio	Distribución del alimento, incluyendo regurgitación entre miembros (trofalaxis) distribución de feromonas y distribución de señales táctiles
Órganos de los sentidos	Combinados los sistemas de los miembros de la colonia
Sistema nervioso	Comunicación e interacciones entre miembros de la colonia
Sistema esquelético	El nido
Organogénesis crecimiento y desarrollo del embrión	Sociogénesis crecimiento y desarrollo de la colonia

CAPÍTULO V
MATERIALES Y MÉTODOS

CAPÍTULO V

MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio.

Seis transectos de muestreo fueron seleccionados en diferentes sitios del bosque alrededor del área protegida de San Lorenzo (9°17' N, 79°58' W), en la provincia de Colón, Panamá. El área protegida de San Lorenzo se ubica aproximadamente a 130 m s n m, recibe una precipitación media anual de 3,140 milímetros y tiene una temperatura anual media del 25.8 °C (Centro de Estudios y Acción Social Panameño CEASPA, 2009). El área seleccionada se clasifica como bosque húmedo premontano tropical donde la vegetación característica es un bosque perenne estacional mixto (Fig. 4).

Tres transectos fueron ubicados adyacentes a pastizales y tres adyacentes a plantaciones de café. Los pastizales y las plantaciones de café son parte de la comunidad de Achioté. Las plantaciones de café bajo sombra se dan extensamente no solo en Panamá sino en todas las regiones tropicales. En la comunidad de Achioté y en otras comunidades vecinas forman parte de las actividades económicas que rodean el área protegida de San Lorenzo. Según información obtenida en el Centro de Estudios y Acción Social Panameño (CEASPA, 2009).

Inicialmente estos transectos fueron utilizados para la captura de (Coleóptera Curculionidae) como parte del trabajo de tesis doctoral de la estudiante Alyda Mercado, titulado Efectos de la fragmentación de bosques neotropicales en comunidades de gorgojos. De tal forma que se extrajo de las muestras iniciales los especímenes de (Hymenoptera Formicidae) que forman este estudio.

5.2 Transectos.

Las distancias de los transectos se determinaron en base a los resultados presentados en la literatura. Se espera que la mayoría de la variación se concentrará cerca del borde 0-50 metros Didham (1998), para esto se ha considerado y seleccionado los sitios de muestreo a

0 y 10 m del borde De igual manera, se espera un pico o un aumento de la abundancia a media distancia Un pico interior de media distancia fue encontrado por Didham (1998) en las distancias entre 26 y 105 m del borde

De tal manera que se tienen tres transectos para los hábitats adyacentes pastizal (PA, PB Y PC) y cafetal (CA, CB y CC) respectivamente, las distancias están configuradas de la siguiente manera 0, 10, 50, 100 y 250 metros hacia el interior del parche boscoso, aunque Laurence *et al*, (2002) aseguran que los efectos de borde en el proyecto (BDFFP) ocurren desde el borde hacia los 100 metros al interior de los fragmentos, algunos efectos pueden penetrar hasta los 300 y 400 metros siendo estas últimas los de mayor impacto en las comunidades de plantas e insectos, por lo tanto una distancia de 250 metros puede tener un resultado interesante dada la ubicuidad de las hormigas, por último el arreglo en campo de los transectos se puede ver en la (Fig.2)

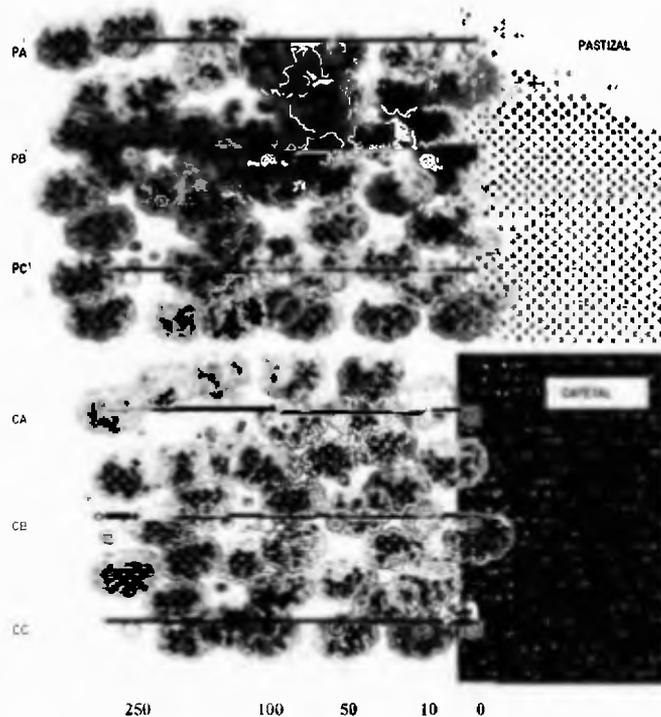


Figura 2 Perfil del arreglo de las distancias en Los fragmentos bajo estudio

5.3 Colecta de hormigas

En cada distancia de los transectos se emplearon dos técnicas de muestreo trampa intercepción de vuelo y extracción con embudos de Berlese para la hojarasca (1.5 m²), posteriormente se limpiaron las muestras almacenando las hormigas en viales con alcohol al 70%, luego separadas por morfoespecies para su posterior determinación

5.3.1 Trampa de intercepción de vuelo (Fig. 3-b)

Las trampas de intercepción del vuelo consisten en una maya contra mosquitos de nylon negra perpendicular al suelo del bosque de 1.5 x 2 m, a la cual se le colocó en la parte inferior bandejas de aluminio. Estas bandejas fueron cebadas con agua, sal y detergente. Se expusieron por un período de cinco días. Una vez concluido los cinco días de exposición se recogió el material de las bandejas de aluminio y se transfirieron a viales de boca ancha. Posteriormente se trasladaron al laboratorio de la Universidad de Panamá para su procesamiento bajo una lupa estereoscópica. Método de muestreo y esfuerzo de muestreo ver Cuadro 2

5.3.2 Muestreo en la hojarasca (Fig. 3-a)

Las muestras de hojarasca fueron tomadas a la misma distancia del borde que la ubicación de la trampa de intercepción, y a cinco metros de la trampa de intercepción hacia un lado, alternando de lado entre las fechas de muestreos.

Se empleó la técnica de extracción mediante embudos de Berlese como se detalla a continuación. Las muestras de hojarasca consisten en una colecta de hojarasca de la superficie del suelo con un volumen de 1.5 m². Las muestras fueron transportadas en bolsas de algodón y colocadas en hieleras portátiles para llevarlas al laboratorio. Inmediatamente en el campo a cada muestra se le incorporó una etiqueta con su información correspondiente. Cada muestra de hojarasca de aproximadamente dos litros de material filtrado fue colocado en un embudo de Berlese por espacio de ocho horas con una bombilla de 60W suspendida a 10 centímetros sobre la superficie de la hojarasca. La bombilla sirve como fuente del calor que seca la hojarasca y hace que los insectos salgan.

de la hojarasca y se colectan en un vial con alcohol al 70%. El volumen de la hojarasca procesado y el tiempo en los embudos se mantuvo constante a través del tiempo de muestreo. Los embudos de Berlese fueron instalados dentro del laboratorio en la Universidad de Panamá, esto previno la contaminación por otros insectos. Método de muestreo y esfuerzo de muestreo ver Cuadro 2.

Cuadro 2. Método de muestreo, el total de muestras incluye los tres transectos de las dos matrices.

Técnica de muestreo	Esfuerzo de muestreo	Total muestras por técnica en los fragmentos boscosos.
1. Trampa de intercepción de vuelo	5 días x mes x (julio, octubre de 2007- enero y mayo de 2008).	120
2. Muestreo en la hojarasca	1m ² x mes x (julio, octubre de 2007- enero y mayo de 2008).	120

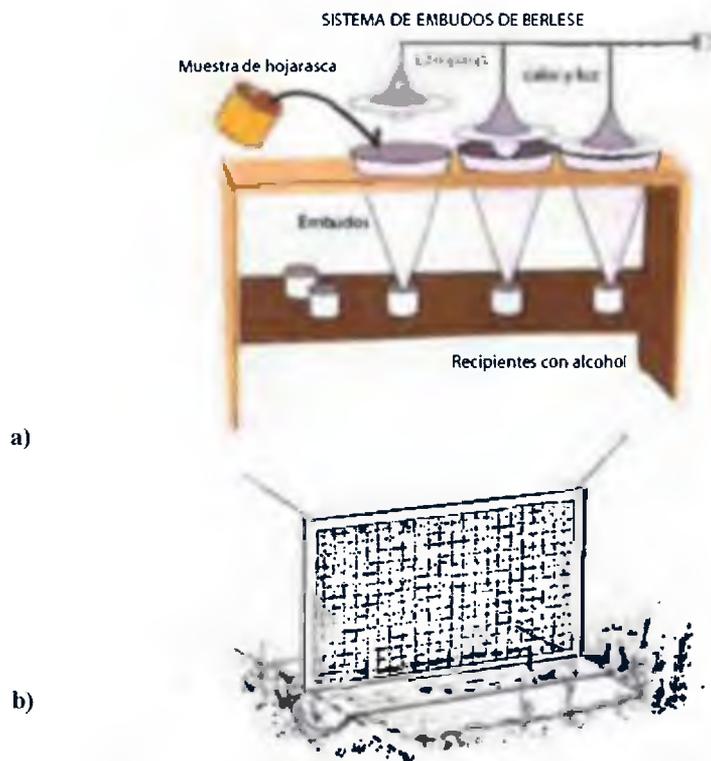


Figura 3. Técnicas de muestreo empleadas en cada una de las distancias de los transectos a) sistema embudos de Berlese ; b) trampa de intersección de vuelo.

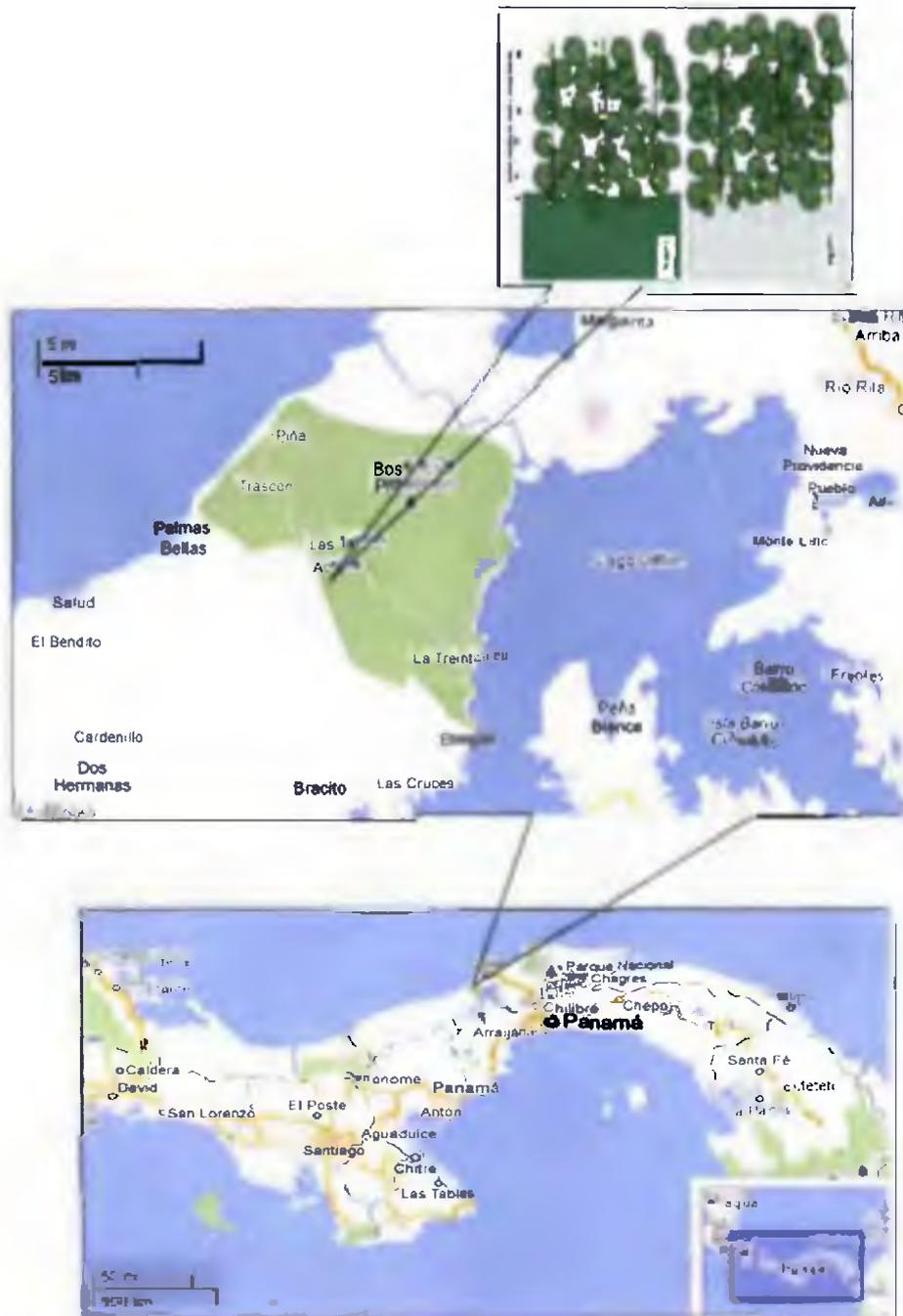


Figura 4. Área de estudio. Mapas modificados de Google Maps® 2010.

5.4 Variables Ambientales.

Alyda Mercado registró la temperatura ambiental expresada en grados centígrados (°C), la humedad relativa (%), profundidad de la hojarasca (cm) y la altura de los árboles mediante cubicación por hipsómetro (m) para cada distancia 0m, 10m 50m 100m y 250m durante los muestreos para ambas técnicas de muestreo (Intercepción de vuelo y hojarasca)

5.5 Identificación taxonómica.

La identificación esta basada en la casta obrera, esta se realizó utilizando las claves para la region neotropical a nivel genérico, proporcionada por Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990) y la obra de géneros de hormigas del mundo de Bolton (1994)

Para tales efectos se montaron especímenes en seco lo cual permitió apreciar caracteres como la pilosidad y microesculturación claves en la determinación de especies junto con la comparación con material de las colecciones de STRI (Smithsonian Tropical Research Institute) y la colección del museo Farichild de la Universidad de Panamá, posteriormente se conservaron especímenes en alcohol al 90%.

5.6 Análisis estadísticos.

Las diferencias entre las subfamilias de la mirmecofauna hallada en los fragmentos boscosos se evaluó mediante Anova de una vía y test de Kruskal Wallis mediante el paquete Statistica Ver 7® StatSoft, Inc 2004, los datos fueron transformados mediante la expresión $\text{LogN}(x+0.5)$

La distancia desde el borde hasta el interior del parche boscoso fue tomada como variable independiente, a su vez, la riqueza de especies y su abundancia son consideradas variables dependientes, para esto se considero la expresión equitatividad H/S (relación entre el índice de diversidad de Shannon H , dividido por el logaritmo del número de especies S) mediante el programa Past® ver 1.95 (Hammer *et al* 2001),

La interacción entre la abundancia (datos transformados $\text{LogN}(x+0.5)$) los transectos y la distancia al interior del fragmento para cada monocultivo, fueron evaluadas mediante Anova bifactorial mediante Statistica Ver 7® StatSoft, Inc 2004

La efectividad de los métodos de muestreo y el esfuerzo de muestreo se evaluaron mediante curvas de acumulación de especies para observar la representatividad del muestreo mediante Past® ver 1.95 (Hammer *et al* 2001)

Se empleó el estimador Morisita Horn para la diversidad beta (β) recambio de especies de hormigas en las distancias al interior de los fragmentos boscosos mediante el programa Estimates® Ver 7.5.2, graficados en Cluster de asociación mediante Past® ver 1.95 (Hammer *et al* 2001)

Para la determinación de grupos de especies propias en los fragmentos se realizó un INDVAL para cada fragmento boscoso calculado mediante el método de (Dufrene y Legendre 1997) con test de significancia de Monte Carlo (1000 permutaciones) en el programa PC-ORD® Ver 4.10 (McCune y Mefford 1999) Debido a los requerimientos del programa estadístico, los nombres de los taxa fueron transformados a un código como se denota a continuación las tres primeras letras corresponden al género y las dos siguientes corresponden a la especie ej (*Solenopsis invicta*= SOLIN) para las morfoespecies se emplearon las tres primeras letras del género seguido del consecutivo SP y el número de la morfoespecie ej (*Pheidole* sp4= PHESP4)

El papel de las variables ambientales se analizó con un Análisis de correspondencia canónica (CCA), (Legendre y Legendre, 1998) mediante Past® ver 1.95 (Hammer *et al* 2001), complementado con una regresión múltiple Statistica Ver 7® StatSoft, Inc 2004

5.6.1 Caracteres usados para la construcción de la matriz para gremios de especies en Winclada®.

Se seleccionaron tres individuos por especie, para la obtención de caracteres y estados de cinco caracteres morfológicos se realizaron observaciones directas con estereomicroscopio, por su parte los cinco caracteres y estados de caracteres ecológicos se revisó

Género *Pseudomyrmex*

Obreras con antenas de 12 segmentos, surco ausente en el metabasitarso. Alrededor de 180 especies confinadas a la región Neotropical, unas pocas llegan hasta EEUU. Ward (1985, 1989, 1992) revisa el género o grupos de especies del mismo, así como algunos aspectos de filogenia, asociación con plantas y parasitismo.

Referencias:

- Ward, P. S. 1985. The Nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Quaestiones Entomologicae* 21: 209-246.
- Ward, P. S. 1989. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25: 393-468.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15: 449-489.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudo-myrmecine ants associated with domatia-bearing plants, pp. 335-352. In C. R. Huxley and D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford: Oxford University Press.
- Ward, P. S. 1992. Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. *Psyche* 99: 55-85.

Género *Solenopsis*

Hormigas pequeñas, monomórficas a dimórficas, habitantes muy comunes en la hojarasca. Antenas de 10 segmentos con mazo de 2. Propodeo sin dientes o espinas conocidas en el neotrópico como "candelillas". Trager (1991) revisa las hormigas del fuego (*S.* grupo *geminata*) importante plaga en EEUU y uno de los insectos más estudiados, y las especies pequeñas y monomórficas forman un grupo muy conspicuo en la hojarasca. Se han descrito alrededor de 90 especies para la región Neotropical.

Referencias:

- Trager, J. C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group. *J. New York Ent. Soc.* 99: 141-198.



Solenopsis genivittata

1 mm



Solenopsis genivittata

1 mm

Género Procryptocerus

Carenas frontales ampliamente separadas, divergiendo posteriormente y usualmente escondiendo los márgenes laterales de la cabeza detrás del nivel de los ojos, recientemente Longino y Snelling (2002) revisaron el género para América Central, reconociendo 14 especies para esta región. Se conocen 44 especies, habitan árboles exclusivamente.

Referencias:

Longino, J.T. y R.R. Snelling 2002. A taxonomic revision of the *Procryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae) of Central America. *Contributions in Science* 495: 1-30.

Género Acanthoponera

Hormigas de coloración amarilla o marrón claro con ojos convexos grandes y surcos antenales poco profundos, presentan dos dientes propodeales y el pecíolo termina en un ápice dorso-posterior puntiagudo. La taxonomía alfa no está del todo clara y la mayoría de los ejemplares colectados suelen encasillarse en dos formas variables: *A. minor* y *A. mucronata*.

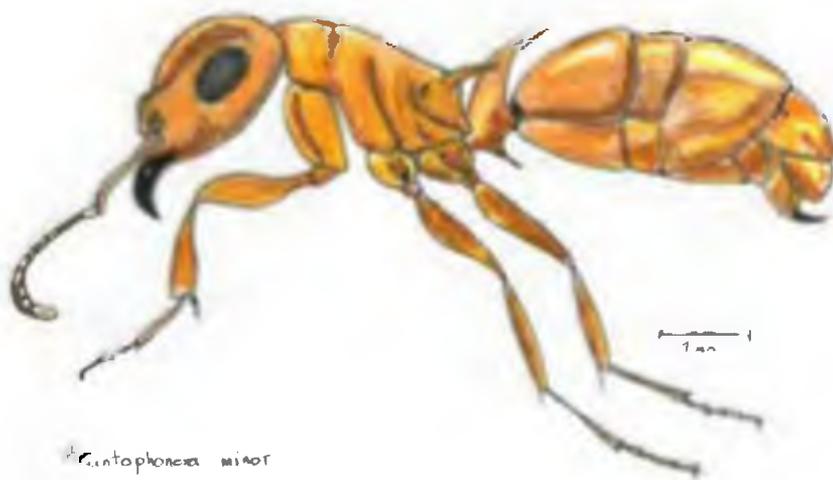
Estas hormigas se encuentran recorriendo la vegetación en bosques húmedos pero también en bosques secos. Son principalmente nocturnas aunque ocasionalmente se colectan durante el día. Kempf y Brown (1968) el género se encuentra distribuido desde el sur de Veracruz en México hasta el noroeste argentino.

Referencias:

Kempf, W.W. y W.L. Brown Jr. 1968. Report on some neotropical ant studies. *Papeis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 22: 89-102.



Procrystocerus nialai



Centoponea minor

Género Eciton

Es el género más conspicuo de la subfamilia en cuanto a lo notorio de su actividad en el ecosistema. Se conocen 12 especies de distribución exclusivamente neotropical. Los soldados, que en especies como *E¹ hamatum* y *E quadriglume* pueden superar el centímetro de longitud, son fácilmente reconocibles por sus largas mandíbulas en forma de anzuelo.

La coloración amarilla con cabezas brillantes de *E hamatum* permite que sus columnas depredadoras sean detectadas con facilidad a cierta distancia. La biología de las especies de este género es tal vez la mejor conocida y se tienen datos precisos acerca de la duración de las fases estacionaria y nómada en varias especies, así como las preferencias de alimentación y sus estrategias de depredación. *Eciton* es bastante común en tierras bajas y medias. Se observa con menos frecuencia en tierras altas donde la presencia de soldados con mandíbulas en forma de anzuelo no es tan común. Especies como *E burchelli*, *E mexicanum* y *E hamatum* tienen una amplia distribución en el neotrópico, desde México hasta el norte de Argentina.

Referencias:

Fernández, F. 2003 (ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 424 pp.

Género Probolomyrmex

Son hormigas bien pequeñas y alargadas con las inserciones antenales expuestas y contiguas, montadas sobre una repisa anterior del clipeo que tapa las mandíbulas en vista frontal cefálica. Lóbulos frontales reducidos a una breve lámina longitudinal que separa los cóndilos de cada escapo y las obreras carecen de ojos. Se conocen cuatro especies americanas que pueden ser diferenciadas usando la clave de O'Keefe y Agosti (1997).

Son hormigas muy difíciles de conseguir ya que son muy contados los ejemplares en colecciones. Especímenes se han obtenido de zonas boscosas en el suelo, madera descompuesta, hojarasca y pequeñas ramas huecas. En *P boliviensis* los nidos son pequeños, con pocas decenas de individuos a lo sumo y hay más de una reina. Probablemente tiene una dieta especializada ya que intentos de alimentarlas con una variedad de artrópodos fallaron (Taylor 1965).

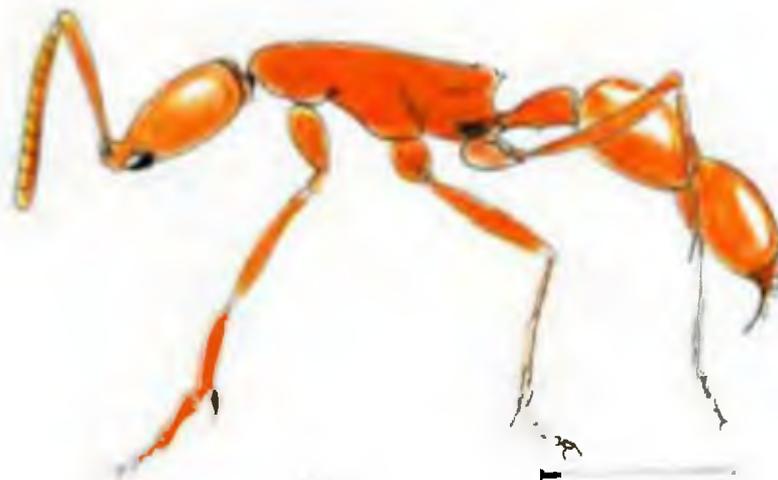
Referencias:

O'Keefe, S. y D. Agosti. 1997. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 105: 190-192.

Taylor, R. W. 1965. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 117: 345-365.



Eciton burchelli



Problomyces thomasi

1 mm

Género *Labidus*

Labidus cuenta con ocho especies de las cuales dos, *L. coecus* y *L. praedator* son las más sobresalientes por su amplia distribución (México hasta Argentina) y el gran número de obreras que integran sus colonias. Aunque no son tan grandes como las especies de *Eciton* su efecto en la población de invertebrados es igualmente considerable. De hecho *L. coecus* presenta la dieta más variada entre las ecitoninas. En regiones medias y altas, donde el género *Eciton* no es muy abundante, son notablemente dominantes y sus batidas en enjambre pueden cubrir áreas de extensión considerable. Las especies de este género pueden ser encontradas desde el nivel del mar hasta los 3 000 metros de altura, teniendo al parecer preferencia por las tierras medias.

Referencias:

Fernandez, F. 2003 (ed) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 424 pp.



la información disponible de la biología de cada género e interpolándola a sus especies ver **Cuadro 3**

Como ancestro inmediato se utilizó el registro fósil de *Sphecomyrma freyi* (Formicidae Sphecomyrminae) es la hormiga más primitiva hasta ahora encontrada, fue hallada en ámbar de secoya datando desde el cretácico superior aproximadamente 80 millones de años atrás Wilson (1994) Los caracteres ecológicos del se reconstruyeron según las presunciones de esta hormiga primitiva, los caracteres morfológicos por su parte, fueron observables en forma directa mediante fotografía e ilustraciones

Cuadro 3 Caracteres usados para el análisis de la mirmecofauna con Winclada®

No.	Carácter	Estado	Referencias
1	Patrón comportamental	(0) subordinada, (1) generalista, (2) especialista, (3) oportunista	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
2	Variable trófica	(0) colectora de exudados, (1) Omnívora, detritívora, (2) depredadora generalista, (3) depredadora especializada, (4) Cultiva hongo con material en descomposición, (5) cultiva hongo con hojas frescas	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
3	Nidificación	(0) suelo o bajo piedras, (1) troncos podridos, (2) Árboles, (3) diversificada	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
4	Actividad de forrajeo	(0) nomada, (1) patrullera, (2) críptica	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
5	Tegumento esclerotizado o espinas	(0) ausente, (1) presente	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
6	Glandulas de defensa química en spray	(0) ausente, (1) presente	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
7	Mandíbula trampa	(0) ausente, (1) presente	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
8	Ojos desarrollados ocupando 2/4 de la cabeza	(0) ausente, (1) presente	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson

9	Tamaño	(0) mínima \leq 1cm, (1) pequeña 1,5-2 cm, (2) mediana 2.5-3 cm, (3) grande y polimorfica \geq 3 cm	(2009), Jaffe (1993) Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)
10	Agilidad en el desplazamiento	(0) baja, (1) media, (2) alta, (3) muy alta	Wilson (1994), Fernández (2003), Holldobler y Wilson (1990), Holldobler y Wilson (2009), Jaffe (1993)

Posteriormente se analizó la matriz mediante la prueba Ratchel Island Hopper (200 iteraciones), los caracteres y estados del carácter se les otorgo el mismo peso así mismo, los criterios de selección para realizar los gremios fueron la longitud del árbol (**L**), Índice de consistencia (**Ci**) e índice de Retención (**Ri**), igualmente el número del carácter es mostrado en las ramas del árbol. Por último la asignación de los gremios de especies en los grupos propios en los fragmentos, se realizó mediante la presencia/ausencia de las especies que los constituyen

CAPÍTULO VI
RESULTADOS

CAPÍTULO VI RESULTADOS

6.1 Generalidades.

En las 240 muestras se colectaron 6729 hormigas distribuidas en 11 subfamilias, 50 géneros, 142 morfoespecies de las cuales 59 fueron determinadas formalmente a especies, se observan diferencias significativas entre la representatividad de las subfamilias Kruskal-Wallis 10,926, $p=0.001$, $F 10.915$ $p=0.001$ (Fig. 5), sin embargo, la subfamilia Ectatomminae es un caso especial ya que solo presenta 3 géneros dentro de los cuales *Ectatomma ruidum* fue la especie más común y abundante durante el muestreo, lo que contrasta con los 25 géneros pertenecientes a Myrmecinae

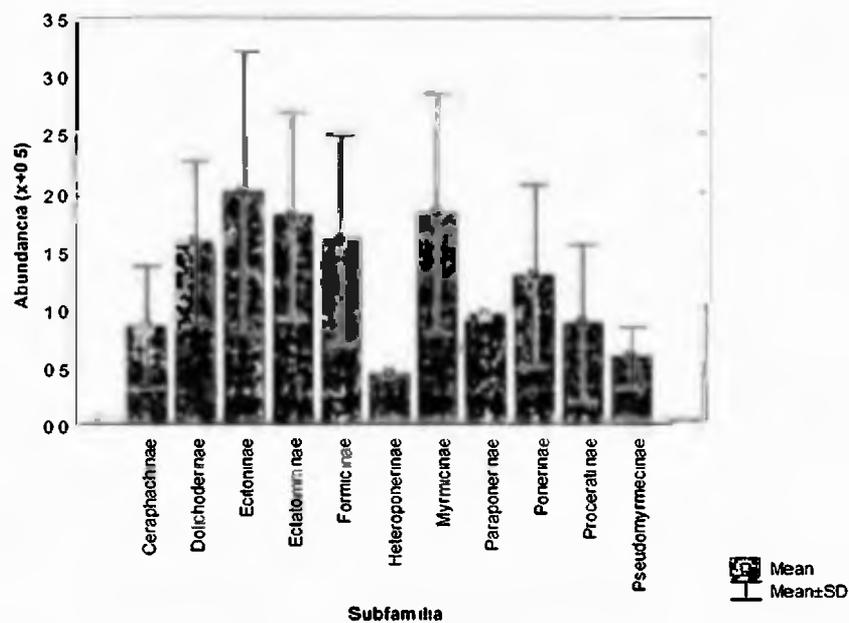


Figura 5 Composición de la mirmecofauna en fragmentos boscosos contiguos a cafetal y pastizal

El género Pheidole fue el mejor representado debido a que sus especies son muy conspicuas, que confirma el patrón de composición para zonas neotropicales de tierras

bajas, en donde las hormigas de este género presentan el fenómeno de hiperdiversidad y dominancia ecológica, como será discutido más adelante

Una fracción importante en la composición de la mirmecofauna pertenece al grupo de la subfamilia Ponerinae, las cuales son conocidas vernacularmente como “hormigas cazadoras” su presencia fue constante durante el muestreo, representada con seis géneros, son depredadoras generalistas de la artropofauna y presentan mirmecofilia con algunos arbustos que ofrecen néctar en sus flores o nectarios extraflorales con los cuales complementan su dieta

Los géneros con mayor diversidad de especies fueron *Pheidole* (10 spp), *Pachycondyla* (10 spp), *Odontomachus* (8 spp) y *Camponotus* (7 spp), en contraste los géneros *Acantostichus*, *Macromicha*, *Sericomyrmex*, *Zacryptocerus*, *Procryptocerus*, *Discothyrea* y *Simopelta* estuvieron representados por una especie y por un solo individuo conformando los singletons, y los géneros *Acanthoponera*, *Mycocarpus*, *Tranopelta* y *Paraponera* constituyen los doubletons (ver anexo 1).

Aunque en las técnicas de muestreo no se tuvieron en cuenta el estrato arbustivo ni arbóreo, las hormigas con estos hábitos estuvieron bien representadas por los géneros *Dolichoderus*, *Azteca*, *Camponotus*, *Crematogaster* y *Pseudomyrmex*, su constante presencia en las muestras de hojarasca como en trampas de intercepción de vuelo reflejan no solo su ubicuidad, sino su incursión al estrato herbáceo como parte de sus actividades propias del forrajeo (ver anexo 1)

6.2 Efectividad de los métodos de muestreo.

La curva de acumulación de especies para las hormigas de los parches boscosos contiguos a las matrices de cafetal y pastizal en Achioté, mostró una forma semi-asintótica a partir de las 200 muestras. La representatividad según los estimadores utilizados fue del 95%, es decir, que combinando los métodos de extracción de hojarasca mediante embudos de Berlese y las trampas de intercepción de vuelo se logró colectar la mayoría de especies esperadas en estos ambientes (Fig. 6).

Sin embargo, comparando las curvas de rarefacción para cada método de muestreo, reveló que la colecta en hojarasca (Fig. 7) presentó una mayor cantidad de especies (100 spp.) acumuladas en sus 120 muestras, por otra parte la trampa de intercepción de vuelo no sólo colectó formas voladoras, sino que contrario a lo esperado, ésta actuó simultáneamente como una trampa de caída; aunque colectó 70 spp en sus 120 muestras es un porcentaje destacable ya este tipo de trampas no se ha tenido en cuenta para estudios en mirmecología (Fig. 8).

El anterior argumento se ve respaldado por la abundancia total de hormigas colectadas, de esta forma en los muestreos de hojarasca se obtuvo 3975 individuos versus 2754 colectados en la trampa de intercepción de vuelo. Estas diferencias que existen más microambientes idóneos en la hojarasca donde las hormigas pueden alojarse, en contraste a esto la proporción de hormigas aladas fue muy baja en la trampa de intercepción, lo cual vislumbra que la cantidad de biomasa colectada por este método responde más a ser un equivalente en trampa tipo de caída.

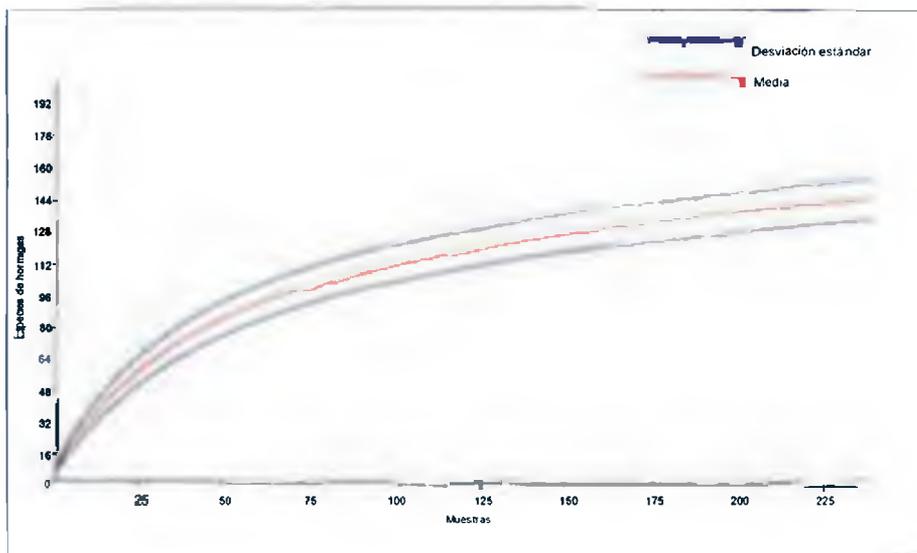


Figura 6. Curva de acumulación de especies hojarasca y trampas de intercepción de vuelo.

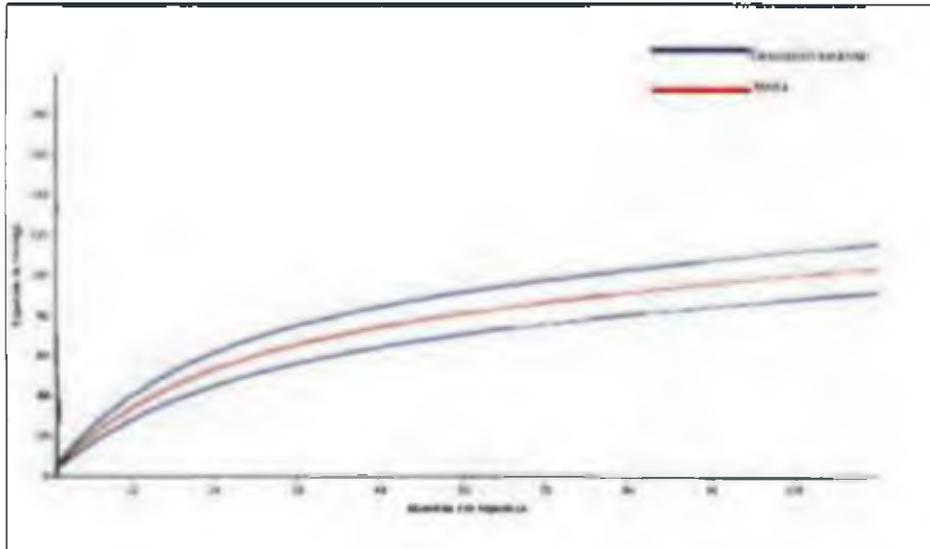


Figura 7. Curva de acumulación en hojarasca mediante embudos de Berlese.

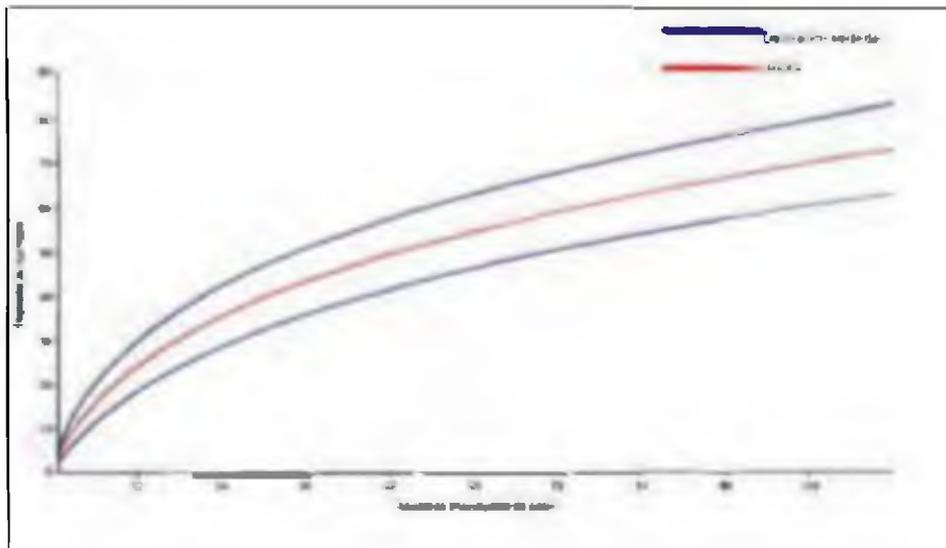


Figura 8. Curva de acumulación de especies mediante trampa de intercepción de vuelo.

6.3 Riqueza de especies y abundancia en las distancias al interior del los fragmentos boscosos.

En el fragmento boscoso frente al pastizal, la interacción entre la abundancia, los transectos y la distancia presentan diferencias significativas $F 8,483 p= 0.00146$; los transectos correspondientes a las distancias de 0 y 10 metros presentan valores altos de abundancia excepto el transecto PA en los 10 metros, desde los 50 metros hasta los 250 metros las diferencias son poco apreciables, solo el transectos PB en los 250 metros presenta una baja abundancia con respecto a los demás.

Estas diferencias responden a la fragmentación de la configuración en la vegetación tal como lo menciona Laurence *et al.* (2002), de tal manera que el borde del fragmento boscosos aledaño al pastizal refugia una mayor abundancia de hormigas que en el interior del bosque (Fig. 9).

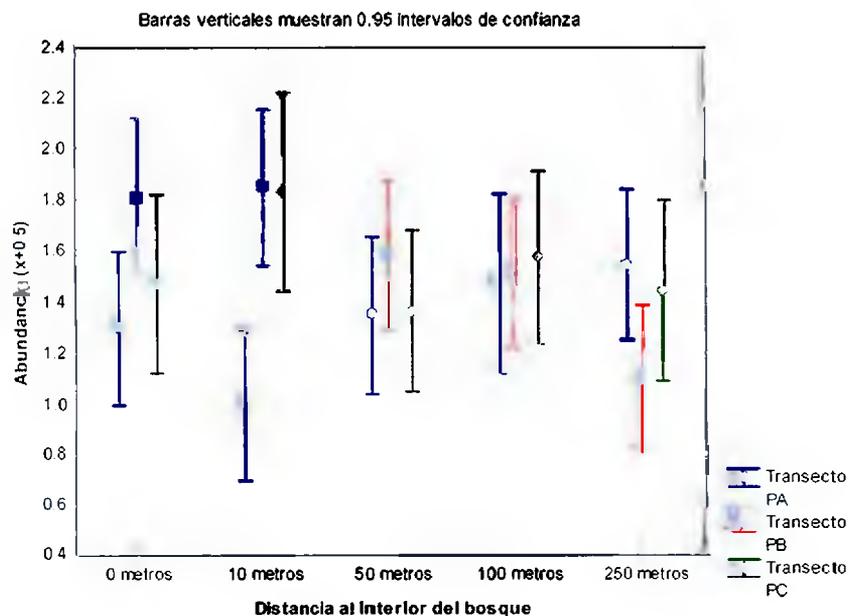


Figura 9. Interacción de la abundancia, transectos y distancia al interior del fragmento frente al pastizal.

El fragmento boscoso frente al monocultivo del café *Coffea arabica*, presente una interacción no significativa $F 8, 413 p= .77446$ entre la abundancia, los transectos y las distancias, esto contrasta con lo hallado por Perfecto *et al.*, (1997) en cafetales

costarricenses en donde encontraron que este monocultivo disminuye la abundancia y diversidad de artrópodos incluyendo hormigas en hábitats adyacentes. En Achioté por su parte, el cafetal parece no responder a la disminución de hormigas sino por el contrario a su mantenimiento desde el borde 0 metros hasta el interior del fragmento boscoso 250 m (Fig. 10).

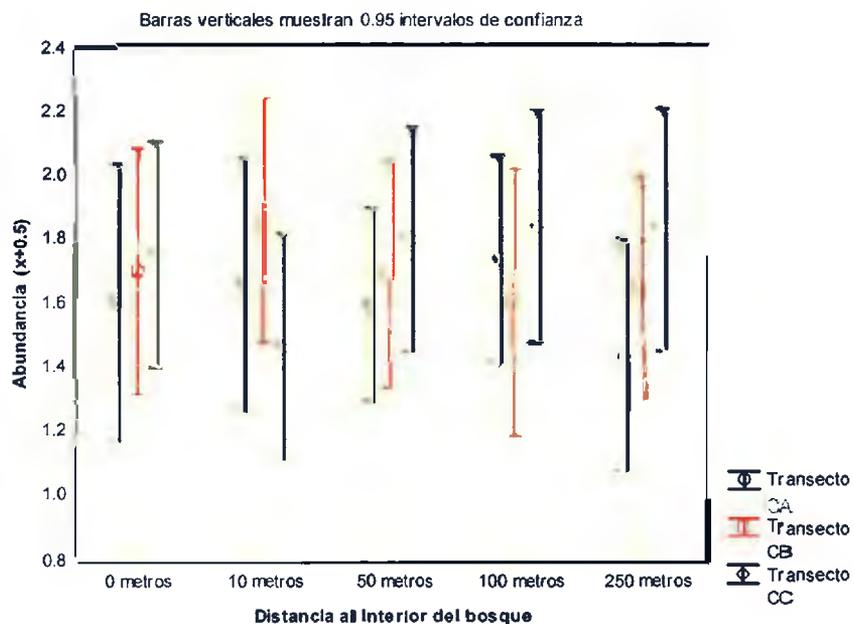


Figura 10. Interacción de la abundancia, transectos y distancia al interior del fragmento frente al cafetal.

En cuanto a la equitatividad H/S, los fragmentos boscosos no presentan diferencias significativas en relación con la distancia $F_{4,115} p= 0.3664$ y $F_{4,115} p= 0.3747$ para el fragmento aledaño al pastizal y el fragmento aledaño al cafetal respectivamente (Fig.11 y 12).

Por lo anterior, el monocultivo del café al igual que el pastizal no influye la relación entre diversidad y número de especies, es decir, que en términos generales no se denota una dominancia de especies en alguna distancia, sin embargo, los valores de la media en 0

y 10 metros son un poco más altos que las demás distancias hacia el interior en ambos fragmentos

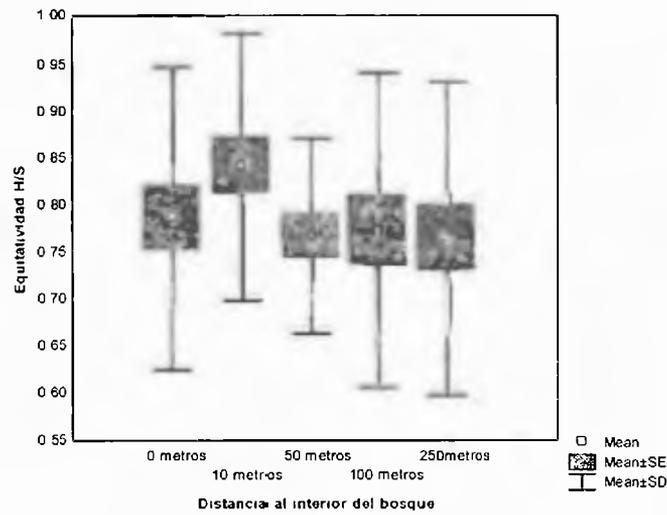


Figura 11 Relacion entre equitatividad y distancia en el fragmento boscoso aledaño al pastizal

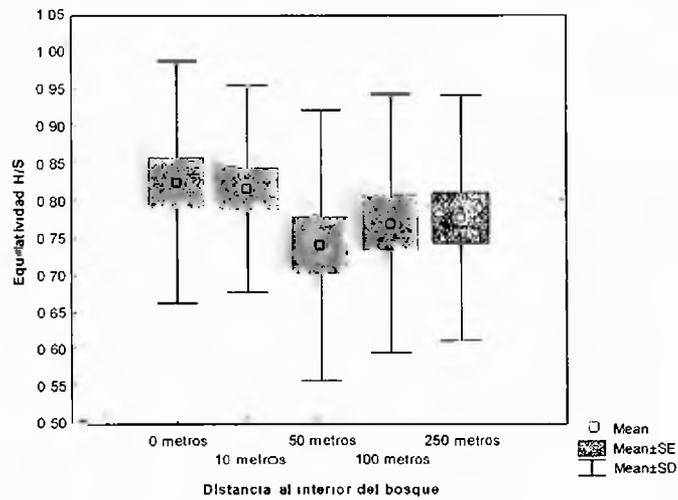


Figura 12 Relacion entre equitatividad y distancia en el fragmento boscoso aledaño al cafetal

6.4 Similitud y recambio de especies en la mirmecofauna de los fragmentos boscosos.

La diversidad-beta entre las distancias de las matrices muestra la conformación de grupos en la comunidad de hormigas, en esta perspectiva se tiene en el fragmento boscoso aledaño al pastizal, la mirmecofauna de los 0 y 10 metros con un 61% de similitud consolidando el grupo de especies de hormigas propias del borde, en los 50 metros la comunidad responde con solo un 30% de Similitud con las especies propias de borde e igual porcentaje con las especies del tercer grupo, de tal forma se constituyen en el grupo de hormigas de transición, finalmente el grupo de hormigas propias del interior del bosque 100 y 250 metros presentan un 80% de Similitud configurando así el tercer grupo (Fig. 13-a)

Cuadro 4 Morisita Horn en la beta-diversidad en el fragmento aledaño al pastizal

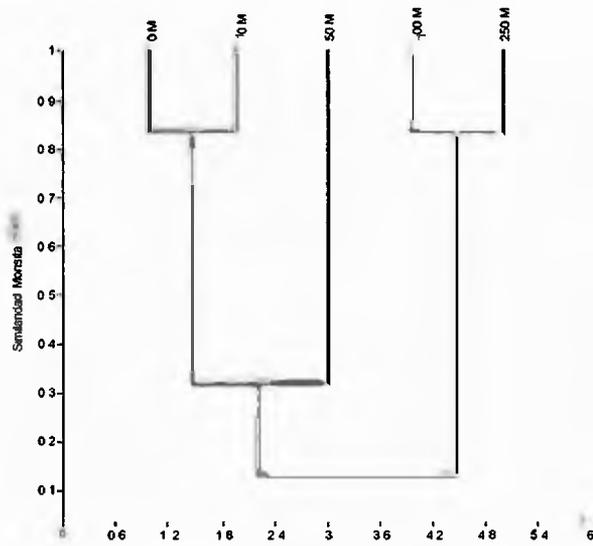
vs	250 m	100 m	50 m	10 m
100 m	0 83358333	0		
50 m	0 21187500	0 42575999		
10 m	0 08095833	0 13191667	0 15833333	
0 m	0 09291667	0 11883333	0 20429167	0 6128750

Cuadro 5 Morisita Horn en la beta-diversidad en el fragmento aledaño al cafetal

vs	250 m	100 m	50 m	10 m
100 m	0 78335500			
50 m	0 53583333	0 41250231		
10 m	0 54062534	0 60975000	0 48750547	
0 m	0 49237576	0 53166667	0 65266667	0 56887598

El fragmento boscoso aledaño al cafetal exhibe una similitud más estrecha entre sus distancias, igualmente se conforman dos grupos para la comunidad de hormigas, los 0, 10 y 50 metros presentan un 65% de similitud formando el grupo de hormigas propias del borde y las distancias de 100 y 250 metros 82% similares entre esta últimas conforman el grupo de hormigas propias del bosque para esta matriz (Fig. 13-b)

a)



b)

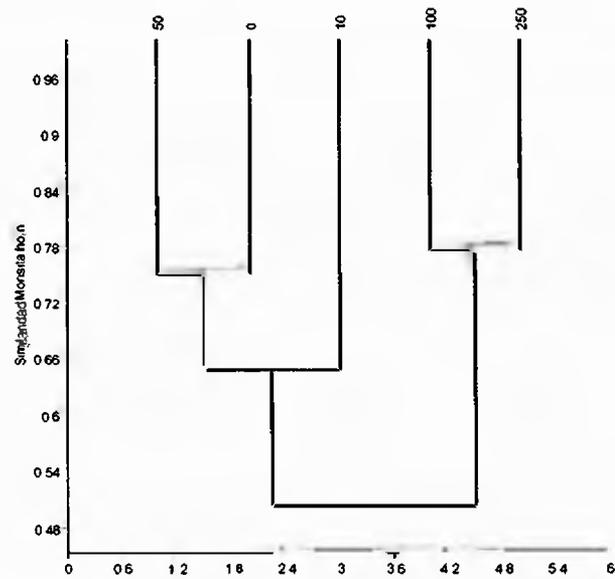


Figura 13 Diversidad-beta en los fragmentos boscosos frente a) Pastizal, b) cafetal

PARSP3, CERNE, PROSP2, HYLSP2, HYLSP4, TRAZE, DOLLA, DOLCU, DOLSP3, DOLIM y CEPAT

6.4.5. Especies propias del bosque en el fragmento boscoso alejado al cafetal (100 y 250 metros).

Veinte y una (21) especies resultaron significativas $p = < 0.05$ para el test de Montecarlo en el análisis INDVAL para estas distancias (ver Anexo 3): STRSP4, CRESP2, CYPSP5, CYPSP6, HYPSP3, PACSP6, PACSP9, PACAP, PHESE, CAMPSP3, CAMPSP4, CAMPSP5, PARLO, ANPGR, ECIBU, ACNMI, SOLIN, TRAIS, APTRO, CEPUM y ACROC

6.4.6 Especies ubicuas en ambos fragmentos boscosos.

Algunas especies de hormigas poseen atributos que las convierten en ubicuas amplia distribución, abundancia y eurtolerancia a las condiciones ambientales tanto de los fragmentos como del bosque, de tal forma que su presencia fue constante en todas las distancias, en todos los grupos y en ambas matrices, estas son ATTCE $p = 1.0000$ RHESP6 $p = 1.0010$, $p = 1.000$, y ECTRU $p = 1.0010$, $p = 1.0100$ (ver anexos 2 y 3).

Por otra parte, de las 142 especies encontradas en los fragmentos boscosos, 123 spp hacen presencia en el fragmento alejado al pastizal y 102 spp Están presentes en el fragmento contiguo al cafetal (ver anexos 2 y 3)

6.5 Gremios de especies hallados en los fragmentos boscosos.

Se determinaron 11 gremios de especies, así mismo, se pudo diferenciar grupos especializados, generalistas, especies con marcada mirmecofilia, estrechas relaciones con hongos, igualmente depredadoras y especies oportunistas

La mayoría de gremios lo comparten más de dos especies, a excepción de un grupo arborícola marcadamente territorial y específico (*Pseudomyrmex* spp) También es de resaltar la buena constitución de los grupos en la cual los caracteres morfológicos y ecológicos reflejan su hábito así como su rol en el ambiente (Fig. 14)

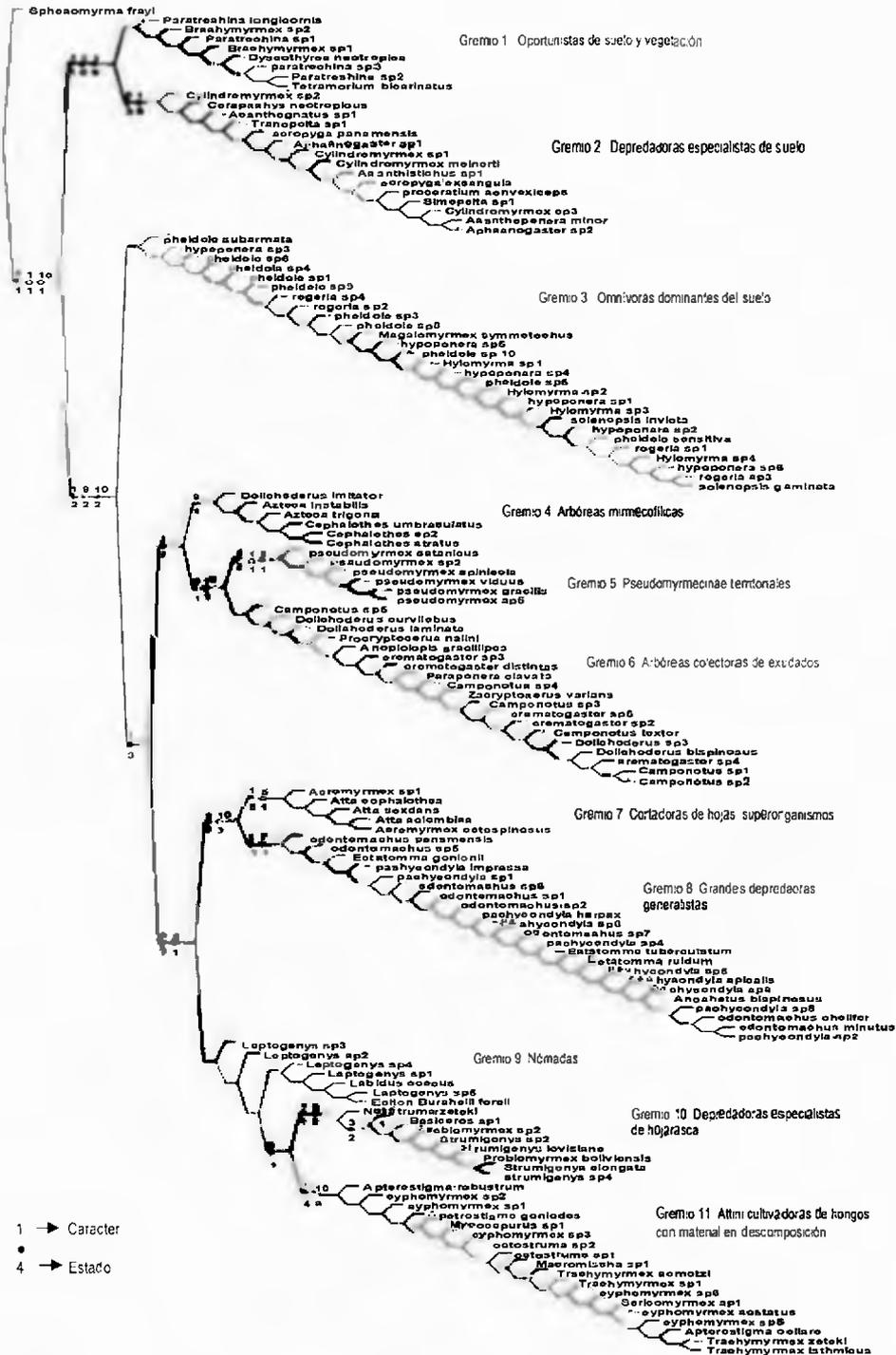


Figura 14 Configuración de Gremios de especies L=40, C₁= 69, R₁= 85 Winclada ®

6.5.1 Gremios exclusivos y compartidos en los fragmentos boscosos.

En ambas matrices existió la participación de los 11 gremios, sin embargo estas presentan diferencias en su composición, en el fragmento aledaño al pastizal las especies del borde participaron nueve gremios, las especies de transición obtuvieron ocho gremios, finalmente las especies propias del bosque participaron 10 gremios, lo más interesante es que entre los grupos de especies comparten una constante de 6 gremios es decir, un 65% de los gremios (Fig. 15).



Figura 15. Gremios presentes y compartidos entre los grupos de especies propias en el fragmento boscoso aledaño al pastizal.

El fragmento boscoso aledaño al cafetal, participaron nueve gremios en las especies propias del borde versus diez gremios en las especies propias del bosque, compartiendo entre ellas ocho gremios un 80% de los gremios.

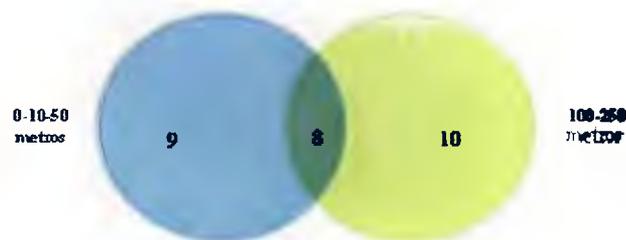


Figura 16. Gremios presentes y compartidos entre los grupos de especies propias en el fragmento boscoso aledaño al cafetal.

Conociendo la distribución de los gremios dentro de las matrices se puede comprender mediante una reconstrucción de los hábitos de las especies pertenecientes a cada gremio como puede lucir la mirmecofauna desde el borde hacia el interior de los fragmentos boscosos

En el borde del fragmento frente al pastizal hasta los 10 metros la mirmecofauna puede lucir predominantemente así el gremio 1 *Oportunistas de suelo y vegetación*, hormigas caracterizadas porque sus especies construyen sus nidos en sitios diversificados y forrajean en grandes áreas tanto en suelo como en estratos herbáceo y arbustivo, al ser especialistas evitan interacciones agresivas con otras especies, cohabitan con especies del gremio 9 estas son *especies nómadas* conocidas como hormigas soldado debido a que confeccionan nidos con sus propios cuerpos conocidos como "bivag", andan por los suelos de los bosques arrasando los invertebrados a su paso, en Suramérica se les conoce como rondas y muchos campesinos les alegra su llegada al saber que limpiarán sus cultivos, finalmente especies del gremio 7 *cortadoras de hojas para cultivo* estas son denominadas superorganismos ya que cultivan hongos utilizando como sustrato hojas frescas, realizan nidos muy complejos en el suelo, multiplicidad de castas y millones de individuos en sus colonias maduras

La mirmecofauna de transición en los 50 metros podría lucir predominantemente con hormigas que presentan un fuerte agujón con mandíbulas tipo trampa muy afiladas, ágiles en su desplazamiento gran tamaño y fuerza, cubren grandes distancias en su forrajeo, sus presas son literalmente lo que puedan atrapar, nidos diversificados, pero especialmente en troncos podridos constituyendo el gremio 8 *grandes depredadoras generalistas*, acompañadas de especies que en forma general no descienden al suelo, sino que permanecen durante toda la vida de la colonia en las partes constitutivas del árbol, hormigas deprimidas dorsoventralmente son comunes, se alimentan de productos producidos por nectarios extraflorales y hacen sus nidos en el interior de ramas jóvenes fortificándose con el tiempo constituyendo al gremio 4 *Arbóreas mirmecofilas*

Entre los 100-250 metros la estructura de la vegetación del bosque la oferta de múltiples nichos generan igual número oportunidades para las hormigas de tal forma que 10 gremios están presentes en ambos fragmentos boscosos

En el fragmento adyacente al cafetal, ambos grupos de especies comparten 8 gremios (10,6,11,8,3,6,9 y 1) sin embargo del borde hasta los 50 metros la mirmecofauna luce predominantemente con hormigas arborícolas del gremio 5 *pseudomirmecinae* territoriales éstas especies generan exclusión competitiva de otra especie mediante el fuerte territorialismo, visión muy especializada mejoran la búsqueda de la presa, anidan en los árboles, pero son depredadoras generalistas de invertebrados que frecuentan el árbol, pueden descender al suelo en busca de alimento acompañadas del gremio 3 *Omnívoras dominantes del suelo*, son hormigas muy abundantes con colonias que fácilmente superan los mil individuos, agresivas y con una agilidad muy alta en sus desplazamientos, anidan exclusivamente en el suelo, Como se puede apreciar tanto el estrato arbustivo y epigeo están dominados por su gremio respectivamente

Al interior del bosque entre los 100 y 250 metros luce representada por el gremio 8 *Depredadoras especialistas de hojarasca*, estas especies son muy abundantes y se especializan en depredar Collembolla, Protura, Diplura y Archaeognatha Wilson (1958), mediante sus mandíbulas tipo trampa y el gremio 11 *Attini crípticas cultivadoras de hongos con material en descomposición* son habitantes de la superficie y parte media de la hojarasca, utilizan diversa materia de origen vegetal o animal para realizar sus cultivos de hongos con los cuales se alimentan sus colonias, generalmente no son numerosas

Así mismo el gremio 2 *depredadoras especialistas de suelo* se caracteriza por presentar especies depredadoras de otras hormigas y termitas, habitan en la interfase entresuelo y hojarasca, con lo cual es literalmente poco probable encontrarlas a la luz del día o la noche Por su parte el gremio 6 *grandes arbóreas colectoras de exudados* son las grandes hormigas que se encuentran en los árboles, dominantes anidan bajo la corteza o en lesiones del leño, se alimentan de azúcares que obtienen de frutos, flores, o excrecencias, acompañadas de hábitos omnívoros en momentos en que los árboles no ofrecen los nutrientes necesarios

6.6 Rol de las variables ambientales en los fragmentos boscosos.

La mirmecofauna de los parches boscosos reaccionan en forma diferente, las matrices adyacentes a estos modifican su composición siendo más marcada para el pastizal y de menor intensidad para el cafetal. Los factores abióticos modifican los microambientes en donde se pueden alojar las especies de hormigas Perfecto *et al*, (1997), a continuación se presentan los valores obtenidos para las variables ambientales registradas en los muestreos (Cuadros 6 y 7).

Cuadro 6 Promedio y desviación estándar de las variables ambientales en la matriz de pastizal

	Temperatura ° C	Humedad Relativa %	Profundidad hojarasca (cm)	Altura árboles (m)
0 metros	27.1±0.5	86.5±0.3	2.5±0.9	28.0±0.5
10 metros	26.2±1.5	89.3±3.1	2.4±1.7	22.3±0.2
50 metros	25.8±0.8	91.2±0.5	2.7±3.2	25.3±0.3
100 metros	26.1±5.1	90.7±6.0	3.4±1.6	23.3±0.3
250 metros	25.7±1.2	90.0±2.2	4.5±3.0	24.6±0.9

Cuadro 7 Promedio y desviación estándar de las variables ambientales en la matriz de cafetal

	Temperatura ° C	Humedad Relativa %	Profundidad hojarasca (cm)	Altura árboles (m)
0 metros	26.5±1.0	88.4±0.5	4.3±0.3	35.3±0.5
10 metros	26.4±2.6	89.6±2.0	3.5±1.1	31.6±0.3
50 metros	26.1±7.0	89.7±2.2	3.5±1.4	28.6±0.6
100 metros	26.3±4.5	89.0±1.4	2.6±0.6	31.0±0.5
250 metros	26.4±2.2	88.7±1.9	3.2±2.5	33.0±1.3

¿Cuál o cuales de estas variable(s) interviene(n) producto del cultivo adjunto para lograr definir la estructura observada en la mirmecofauna para cada una de los fragmentos boscosos en Achote? se ha resaltado en varios puntos la importancia de los microambientes como alojamiento de las hormigas, entonces, la respuesta debe apuntar en esta dirección al igual que menciona (Carvalho y Vasconcelos 1999)

Para el fragmento adyacente al pastizal el análisis de correspondencia canónica (Fig. 17), el primer grupo hormigas propias del borde 0 y 10 metros, se ven altamente influenciados

por la temperatura y la altura de los árboles, la regresión múltiple refleja ($r^2=0.385$) y ($r^2=0.21$) respectivamente, es decir, que entre las dos variables explican un 60% de la variabilidad

Así mismo, el (CCA) revela que las hormigas de borde responden poco a la profundidad de la hojarasca y de humedad relativa, de esta manera la transición pastizal- bosque puede ser abrupta, especies omnívoras y dominantes de suelo y vegetación herbácea y arbustiva pueden prosperar aquí, por su parte el (CCA) muestra que las especies propias de transición 50 metros, son altamente sensibles a la humedad relativa, sin embargo la regresión muestra un bajo valor ($r^2=0.17$) parece ser que este grupo responde a un efecto combinado de las demás variables si tomamos en cuenta que la humedad relativa explica sólo el 17% de la variabilidad

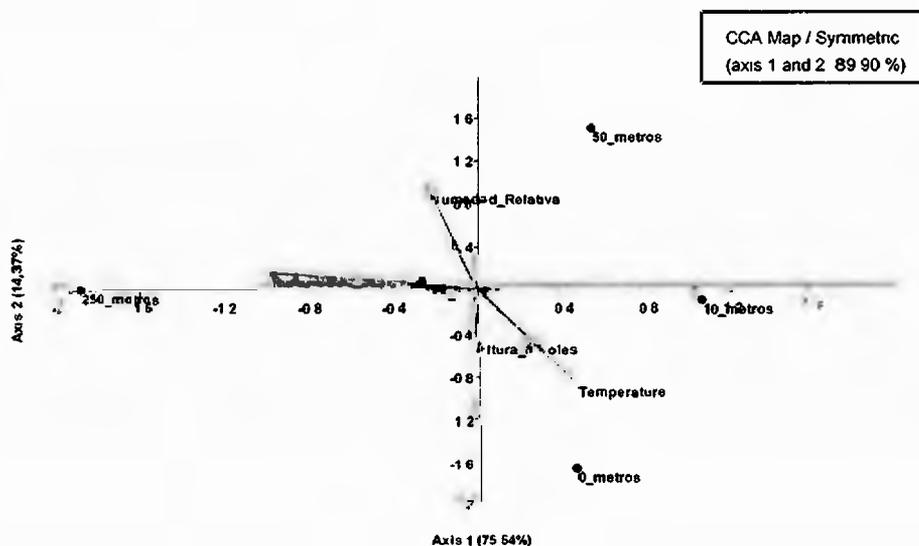


Figura 17 CCA fragmento boscoso contiguo al pastizal 1000 permutaciones por Past®

En la (Fig.17) Las hormigas propias del bosque 100 y 250 fueron más sensibles a la profundidad de la hojarasca y la altura de los árboles, confirmado por las regresiones ($r^2=0.24$) y ($r^2=0.21$) respectivamente el 45% de explicación de la variabilidad, por otra parte el bosque en estas distancias presentan una configuración arbórea mayor que en las distancias anteriores, logrando que hormigas mirmecofílicas prosperen, ofreciendo

condiciones de humedad y temperatura más constantes, de tal forma que el colchón de hojarasca permite generar mayor oferta de microambientes disponibles para las hormigas omnívoras de suelo, cultivadoras de hongos, especialistas de hojarasca, oportunistas y más importante hormigas crípticas

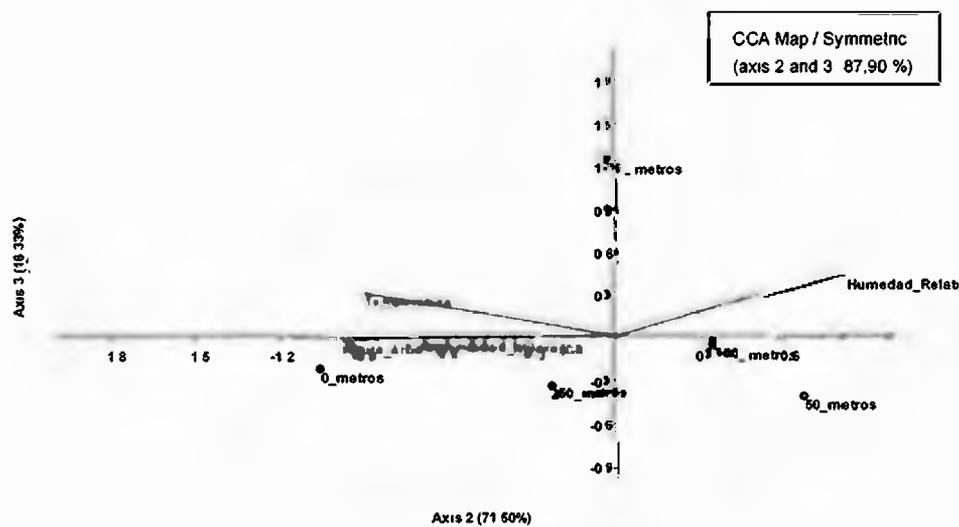


Figura 18 CCA fragmento boscoso contiguo al cafetal 1000 permutaciones por Past@

Como se puede apreciar, cada grupo de mirmecofauna esta relacionado de forma directa con la variación de las condiciones ambientales generadas por la fragmentación del pastizal sobre el bosque, respondiendo así en la estructura de la comunidad de hormigas, la oferta de nichos varía según sea la distancia como reflejo del grado de perturbación

En el fragmento boscoso contiguo al cafetal las variables ambientales fluctuaron menos que en el fragmento anterior, es decir, fueron más estables respondiendo a la fisonomía propia del cultivo del café (Perfecto *et al* 1997) adjunto al fragmento boscoso (Fig. 18). En el (CCA) las hormigas propias del borde 0, 10 y 50 metros se muestran sensibles a la humedad relativa y la profundidad de la hojarasca lo cual apoya las condiciones del café mencionadas por (Perfecto y Snelling 1995) Estas conforman un grupo intermedio entre los cafetales y el bosque, estas son explicadas por la profundidad de la hojarasca y la humedad relativa ($r^2= 0.40$) y ($r^2= 0.30$) respectivamente, en conjunto explican el 77% de

la variabilidad para esta comunidad, la altura de los árboles influyó sólo en las distancias más próximas al borde 0 y 10 metros ($r^2= 0.08$) aportando tan sólo el 8% de la explicación de la variabilidad

Por su parte el (CCA) muestra que las distancias de 100 y 250 metros son poco sensibles a altura de los árboles y la temperatura, la regresión muestra que las especies propias del bosque 100 y 250 metros, presentan solo una pequeña explicación de la variabilidad por parte de la temperatura y la altura de los árboles ($r^2= 0.08$) para ambas con un 16%, de explicación para estas dos variables, sin embargo no son las únicas variables presentes en el ambiente de tal forma que otras variables no contempladas en la investigación están influenciando la configuración de este grupo. Probablemente la cercanía de los 250 metros con otro borde del fragmento boscoso pueda generar este efecto sin que necesariamente sea una matriz de tipo antrópica

CAPÍTULO VII
DISCUSIÓN

CAPÍTULO VII DISCUSIÓN

La discusión es presentada en dos secciones, la primera sección aborda tres tópicos primarios 7.1) Efecto borde sobre la mirmecofauna de los fragmentos boscosos, en la cual se discute como el cultivo adyacente modifica la comunidad de hormigas en los fragmentos boscosos mediante la identificación del tipo de efecto borde, la fase del efecto y las variables ambientales, 7.2) Gremios de especies de hormigas como bioindicadoras en los fragmentos boscosos contiguos a cafetales y pastizal de Achiote, 7.3) configuración de los gremios de especies en el neotrópico

La segunda sección aborda dos tópicos de discusión complementarios 7.4) el fenómeno de la hiperdiversidad en *Pheidole* spp y 7.5) la visión de los superorganismos en hormigas cortadoras de hojas *Atta* spp

7.1 Efecto borde sobre la mirmecofauna de los fragmentos boscosos.

Los resultados de la riqueza de especies, abundancia, Similaridad entre las distancias, grupos de especies propias halladas en los fragmentos boscosos de este estudio confirma un gradiente pastizal-borde-bosque y cafetal-borde-bosque como lo indica (Chaves *et al*' 2007) quien pese a no encontrar efecto borde si pudo determinar que las variables ambientales presentan un matiz conforme se avanza desde el borde lo cual modifica los microhabitats

Las subfamilias Myrmicinae, Ecitoninae y Ectatomminae destacaron por su abundancia con respecto a las demás subfamilias (Figura 5), según Bolton (1994) la amplia radiación que han presentado los géneros de Myrmecinae permite ocupar diversos nichos y las hacen muy competitivas en ambientes tropicales, por su parte Jaffé (1993) menciona que en Centroamérica y Suramérica los géneros de las subfamilia Ecitoninae son poco diversos pero su habito de tipo nómadas, al no presentar un nido estable y sedentario las convierte en especies “gitanas” en los bosques expuestas a múltiples depredadores y entomopatógenos, esta situación se ve compensada con una explosión demográfica de miles de individuos producidos por su reina al día, también puntualiza que es muy común observar columnas de ecitoninas transportar su cría

En la subfamilia Ectatomminae ocurre un caso especial, ya que su gran abundancia está representada en este estudio por una sola especie *E rudum*, esta fue ubicua en los dos fragmentos boscosos y no significativa para el test de Montecarlo $p = > 0.05$ varias razones justifican este resultado tal como que su dieta es omnívora consume una gran variedad de artrópodos (membrácidos, grillos, moscas y termitas), restos orgánicos de animales (carroña), larvas y adultos de insectos plaga Lachaud y Valenzuela (1982), restos de origen vegetal López y Lachaud (1983) nectarios florales y extraflorales y secreciones de hemípteros como *Saissetia oleae* en cítricos o *Toxoptera auranti* en cacaoteros, donde es plaga (Lachaud y Valenzuela, 1982)

Aunque en este estudio no se encontraron diferencias significativas de la abundancia con relación a la distancia al interior de los fragmentos boscosos, sin embargo se observó que en ambos fragmentos presentan una media superior en los 0 y 10 metros lo cual apoya que la densidad de invertebrados se incrementa hacia el borde del bosque (Didham 1997), como resultado de un incremento en la productividad en el borde del bosque y la acumulación de individuos del paisaje circundante

Según Futuyama (1979), las perturbaciones en el ambiente o cambios en la continuidad de la vegetación promueven una oferta de nichos en los cuales generan que fauna de hábitos generalistas y oportunistas tengan una mejor proliferación en aprovechar estos recursos, además en términos generales esta fauna presenta amplia tolerancia a diversos factores desplazando con esto a otras especies que pueden competir por los recursos

La similaridad de especies generó tres grupos de especies propias para el fragmento boscoso aledaño al pastizal y 2 grupos en el fragmento contiguo al cafetal, esto apoya el argumento de (Begon, 1996) las perturbaciones generan cambios en la continuidad de los microambientes, incluso logrando generar microambientes nuevos en los estados sucesionales del bosque, haciendo que estos adquieran propiedades emergentes en el ecosistema

El patrón del ensamblaje de la mirmecofauna encontrado con este estudio en Panamá presenta diferencias con respecto al patrón del Neotrópico como para el Paleotrópico, estas

están agrupadas en “mosaicos” tal como lo afirman (Miller *et al* 2002), ya que la equitatividad H/S de las especies durante las distancias en ambos fragmentos no fueron significativos, es decir, en ninguna de las distancias fue evidente la presencia de una dominancia y por tanto no se puede hablar de un “mosaico” (Figuras 11 y 12), por el contrario los grupos de especies propias y los gremios de especies fueron evidentes

En esta perspectiva, las diferencias encontradas para los grupos de especies propias se ven apoyadas por el argumento de (Floren y Linsenmair 2005) ellos expresan que la alta diversidad de artrópodos que son pieza fundamental en el mantenimiento y prosperidad del funcionamiento de los bosques tropicales es particularmente afectada por las actividades antrópicas, sin embargo (Willet 2000) contradicen este argumento mencionando que en algunas ocasiones las actividades antropogénicas incrementan la artropofauna local, los resultados de este estudio apoyan el primer argumento ya que la participación de gremios y número de especies propias es mayor para las especies propias del bosque 100-250 metros al interior de ambos fragmentos boscosos

Las diferencias significativas de la interacción entre los transectos con respecto a la abundancia y la distancia en el fragmento boscoso aledaño al pastizal pueden mostrar una influencia del borde abrupto en la transición del estrato herbáceo (pastizal) al estrato arbustivo-arbóreo (fragmento boscoso), tal como menciona (Duelli *et al* 1990) en sus estudios de dinámica de bordes, lo anterior contrasta con la interacción no significativa del fragmento boscoso con la plantación de café aledaño, ya que contrario a lo expresado por (Perfecto *et al* 1997) el cafetal frente al fragmento boscoso en Achote actúa conservando la diversidad y la abundancia en la mirmecofauna

Aunque estudios como los de (Laurence *et al* 2002), expresan que el tamaño del fragmento resulta ser un elemento significativo para la pérdida o conservación de la biodiversidad, en los fragmentos boscosos en Achote presentan respuestas diferenciales con respecto a su interacción entre la abundancia transectos, y distancias, al igual en que en la conformación de los grupos de especies propias del borde (0 y 10 metros frente al pastizal y 0, 10 y 50 metros frente al cafetal)

Por lo anterior, lo expresado por (Laurence *et al* 2002) apoya lo hallado en el fragmento frente al pastizal, en que los bordes abruptos con cambios en la vegetación actúan como una barrera para muchos artrópodos, en este caso las mirmecofauna respondió significativamente en términos de abundancia pero no en términos de diversidad, por su parte el fragmento boscoso adyacente al cafetal respondió no significativamente en términos de abundancia y diversidad, esta última condición la apoya (Duelli *et al* 1990) en la cual los bordes suaves pueden presentar diversos grados de permeabilidad, en esta investigación el cafetal de achote en frente al fragmento es permeable con la mirmecofauna en comparación con la condición del fragmento aledaño al pastizal

En cuanto a la fase del borde en los fragmentos boscosos, siguiendo la perspectiva de (Laurence *et al* 2002) en donde establecen tres fases (fase de aislamiento <1 año, fase de cierre del borde 1-5 años y fase post-cierre > 5 años luego de la fragmentación) los fragmentos de Achote parecen estar inclinados a la primera fase debido a que los monocultivos de pastizal y cafetal se mantiene diferenciados del fragmento boscoso sin permitir crecimientos secundarios de la vegetación

Este estudio de la mirmecofauna en sistemas agroforestales confirma el inmenso éxito ecológico de las hormigas como insectos sociales, también ratifican el impacto sobre el ecosistema como biomasa que según el estudio de (Longino 1997) en Brasil en donde esta equivale cerca de 4 veces más que todos los vertebrados juntos (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) tal como lo muestra la diferencia de tamaños en la (Fig. 19)



Figura 19 Representación de la biomasa entre *Gnamptogenys pleurodon* y *Panthera onca* Tomado de Wilson 1990

En cuanto a las influencia de las variables ambientales las especies propias del borde en el fragmento contiguo al pastizal responden poco a la profundidad de la hojarasca y la humedad relativa, de esta manera la transición pastizal- bosque es abrupta, de acuerdo (Longino y Colwell 1997) las hormigas presentes en la hojarasca son altamente sensibles a las perturbaciones y a la fragmentación del hábitat ya que una baja capa de hojarasca y un borde cerca disminuye hasta un 60% la humedad relativa en este microambiente. En el borde del fragmento de Achote las especies omnívoras y dominantes de suelo (gremio 3 por ejemplo) junto a un inicio de la vegetación herbácea y arbustiva pueden prosperar aquí,

Las especies propias del borde contiguas al cafetal 0, 10 y 50 metros conforman un grupo intermedio entre los cafetales y el bosque, estas son explicadas por la profundidad de la hojarasca y la humedad relativa, estos resultados son apoyados por (Perfecto y Snelling 1995) al demostrar que las condiciones de evapotranspiración en los cultivos de café puede alojar gran diversidad y abundancia de hormigas, incluso a las que presentan una distribución adyacente a estos, de esta forma, el cafetal de Achote cumple con esta función y las diferencias en cuanto a abundancia y equitatividad de especies H/S no son significativas con respecto a las especies propias del bosque 100-250 metros

Aunque en los estudios de (BDFFP) las mayores perturbaciones de efectos afectan las comunidades de hormigas desde los 300 metros (Laurence *et al* 2002), aquí en los fragmentos de Achote responden a menor distancia si se tiene en cuenta que la variabilidad de las hormigas propias del bosque en ambos fragmentos 100-250 metros fueron poco explicadas por las variables contempladas en este estudio, así mismo, los gremios de especies tuvieron una mayor participación a estas distancias que en las distancias cercanas al borde

7.2 Gremios de especies de hormigas como bioindicadoras en los fragmentos boscosos contiguos a cafetales y pastizal de Achote

La estructura de los 11 gremios de especies encontrados en los fragmentos boscosos de Achote permite ampliar la comprensión de la funcionalidad de las hormigas como

bioindicadoras de los grados de intervención antrópica en los fragmentos, tal como lo menciona Andersen (1995,1997) las cuales vienen recibiendo una atención particular como indicadores biológicos, demostrando que algunos parámetros de sus comunidades como diversidad, abundancia relativa y grupos funcionales, describen con razonable fidelidad el ambiente

Una de las razones que torna interesante este modelo de clasificación de la comunidad de hormigas en gremios es la posibilidad de ampliar los conocimientos de la dinámica de un determinado hábitat, de esta manera junto con los resultados del INDVAL fue posible identificar el ensamblaje de especies de hormigas para las distancias

Especies de una comunidad de hormigas ocupan diferentes niveles estructurales del hábitat, componiendo de esta forma grupos funcionales distintos, esta dirección apuntan que en cada grupo de especies propias presentaron una gran presencia de gremios Este argumento es confirmado por lo hallado por (Bruhl *et al* 1998) los cuales demostraron que las hormigas que habita exclusivamente en el dosel de la vegetación o la fauna críptica que habita la hojarasca, aproximadamente 75% de las especies de una comunidad están asociadas exclusivamente a un estrato, siendo su actividad de forrajeo y nidificación adaptada a la estructura física de este estrato

Los gremios pueden ser utilizados para inferir la intensidad de la intervención en un hábitat, en esta perspectiva varios estudios en diferentes regiones del mundo utilizaron hormigas en programas de monitoreo de áreas forestales (Lawton *et al* 1998), en relación al traslado en las condiciones del ecosistema como resultado de gramíneas invasoras (Miller y New 1997) y en relación a los diferentes métodos de uso del suelo (Bestelmeyer y Wiens 1996) y colonización de dunas (Boomsma y van Loo 1982)

De esta manera las hormigas representan un gran acierto para cuantificar y cualificar la “salud” reflejada en la disposición de nichos aptos para alojar las colonias y la “oferta” de recursos para sostener los gremios propios y en menor cuantía los compartidos, en los fragmentos boscosos de Achote los grupos de especies propias junto con los gremios de los que son participantes indican una buena representación en todas las distancias al

interior, sin embargo es importante denotar que en ambos fragmentos boscosos las especies propias del bosque tuvieron una mayor participación de gremios (10)

Brown y Maurer (1989), hacen un análisis de la diversidad de especies de mamíferos y aves en función de la masa corporal, densidad poblacional y distribución geográfica en las biotas continentales. Esos autores sugieren que las comunidades locales están estructuradas en varios gremios y que tres tipos de mecanismos producen la estructura observada: la competencia por el recurso, que es más fuerte entre especies de mismo tamaño, la extinción diferencial de las especies de tamaño grande, eliminando grandes especies que exploran pequeñas áreas y manteniendo en baja frecuencia apenas aquellas que exploran grandes extensiones y la tercera hipótesis que relaciona la energética con el tamaño del cuerpo y la tendencia a la especialización de las especies menores.

En esta perspectiva, las especies de tamaño grande como la mayoría de las *Ponerinae* incluidas en el gremio 8 por ejemplo, presentan poblaciones pequeñas y recorren grandes áreas en el forrajeo, cada individuo recoge una gran cantidad de alimento de una sola vez y las interacciones competitivas son casi que inexistentes cuando la especie que interactúa es de tamaño pequeño. En contraste *Brachymyrmex* spp miembros del gremio 1, por ejemplo son más populosas y tienen su radio de acción limitado alrededor de la colonia y en muchos casos son especializadas en un determinado tipo de recurso.

Tal como menciona (Silva y Brandão 1999) y (Silvestre y Silva 2001) la utilización de los gremios como bioindicadores es especialmente apropiado si los grupos funcionales pudieran ser identificados, lo cual es significativamente positivo y asertivo en este estudio, ya que no solo están identificados sino que están a su vez asociados en un gradiente borde-interior del bosque respondiendo conjuntamente a las perturbaciones generadas por los cultivos aledaños a los fragmentos boscosos, así mismo, para futuros estudios mirmecológicos en esta línea y en esta zona puede utilizarse los 11 gremios para ser comparados según los objetivos de investigación.

7.3 Configuración espacial de gremios de hormigas en el neotrópico.

Los caracteres utilizados para generar los gremios fueron una mezcla de atributos ecológicos y morfológicos, sin embargo, es posible cuestionarse sobre la misma estructura interna de cada gremio y posteriormente como interactúan entre sí los gremios

La constitución de los gremios se puede contrastar con la equitatividad H/S en donde estadísticamente no se presentó dominancia de alguna especie sobre otra en ambos fragmentos boscosos, lo cual contradice el argumento propuesto por (Fernández 2003), el cual menciona que las especies pertenecientes al mismo gremio exploran los recursos dentro del nicho multidimensional de diferentes maneras, con preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento, ocupación espacial y distintos períodos de actividad. Igualmente menciona que en ambientes tropicales la oferta de recursos permite la coexistencia de un gran número de especies sobreponiendo grandes porciones del nicho (Fig.20)

Los efectos de la competencia dentro de los gremios se minimizan por la oferta de recursos y por la plasticidad de las estrategias comportamentales adoptadas por cada especie, evitando los encuentros, lo anterior ratifica que diez de los once gremios no posea una exclusión competitiva, pero lo encontrado en los fragmentos de Achote en el gremio 5 las Pseudomyrmecinae territoriales, demuestran que el gremio está marcadamente restringido a sólo especies del género *Pseudomyrmex*, ya que en los arbustos donde estas habitan no permiten que otra especie prospere, lo cual apoya que no siempre lo expresado por (Fernández 2003) se aplica para el Neotrópico



Fig 20 Representación de la utilización de recursos por parte de diferentes especies pertenecientes al mismo gremio, demostrando la preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento (A), de la ocupación espacial (E) y del periodo o época de actividad (T) (Fernández, 2003)

La distribución, estructura e interacción de los gremios encontrados en los fragmentos boscosos contiguos a cafetal y pastizal en Achiote, cumplen con el patrón general encontrado en el Neotrópico, tal como ilustra (Fernández 2003) en donde propone una analogía de los gremios de hormigas neotropicales semejándolo a los modelos de sistemas solares, con los planetas girando en órbitas concéntricas alrededor del sol, algunos con un radio pequeño de circunferencia, otros recorriendo distancias extremadamente grandes (Fig. 21-a), haciendo esta comparación con el sistema solar, el sol representaría el núcleo de las condiciones ecológicas en que la especie establece su nicho multidimensional, el tamaño de los planetas representaría el tamaño de las poblaciones de las especies y sus órbitas representarían la especialización dentro del gremio, o sea, las relaciones de afinidad con las variables ecológicas involucradas, cuanto más estrecha la órbita, más generalista la especie en relación a esas variables

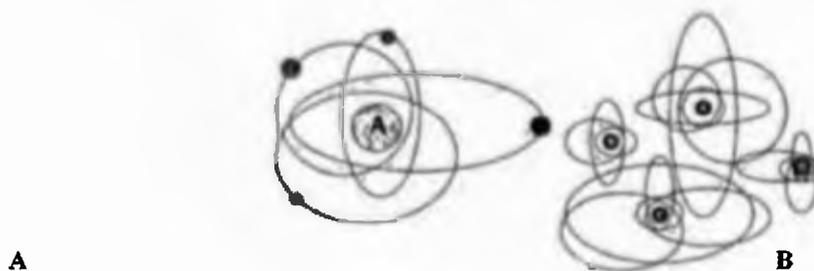


Figura 21 a) Analogía de la estructura de los gremios de hormigas con el sistema solar. El sol representaría el núcleo de las condiciones ecológicas en que la especie establece su nicho multidimensional, el tamaño de los planetas representaría el tamaño de las poblaciones de especies y sus órbitas representarían la especialización dentro del gremio, o sea, las relaciones de afinidad con las variables ecológicas involucradas. b) Proyecciones de las relaciones entre los componentes de 4 gremios hipotéticos a, b, c, d, cada cual compuesta por un número variable de especies (amplitud de gremio), con diferentes dimensiones de nicho multidimensional, demostrando la sobreposición de la utilización de determinados recursos entre especies pertenecientes a gremios distintos (Fernández, 2003)

Gremios 3 y 11 son especies con hábitos generalistas y estas dentro de su gremio demuestran sobreposición de la utilización de determinados recursos con especies de otros gremios tal como se puede ejemplificar en la (Fig. 21-b). Competiciones más intensas fueron observadas entre especies de gremios distintos que disputaron el mismo ítem alimenticio por ejemplo gremios 4, 5 y 6, o entre especies que se encontraron debido a la sobreposición espacial del área de forrajeo como las especies participantes de los gremios 7,8 y 9. La competencia dentro del mismo gremio parece ser menos traumática (menos

dañina), dando la impresión de que las especies reconocen los enemigos en potencia, actuando con extrema cautela frente al recurso alimenticio, abandonando muchas veces la fuente de alimento en la presencia de otra especie en mejores condiciones de exploración, este es el caso del gremio 1 Como menciona (Fernández 2003) la distancia del nido hasta la fuente de alimento, el tamaño de las poblaciones y el *status* nutricional de la colonia son condiciones de influencia en la dominancia del recurso siendo esta una constante en todos los gremios, claro marcadamente menor y más restringido en el gremio de las territoriales *Pseudomyrmex* spp del gremio 5

7.4 El fenómeno de la Hiperdiversidad en *Pheidole* spp.

El gremio 3 omnívoras dominantes de suelo *Pheidole* spp destacan por su abundancia, diversidad, ubicuidad y con varias morfoespecies en los diferentes grupos de especies propias en las matrices, entender como este genero de hormigas es hoy tan diverso en Achiote así como en el resto del Neotrópico, lleva a entender los continuos procesos exitosos de radiación adaptativa para que sean una de las hormigas dominantes del suelo en ecosistemas de tierras bajas

Como menciona (Fernández 2003), *Pheidole* es uno de los géneros de hormigas con muchas especies, unas 900 descritas 624 en el Nuevo Mundo y alrededor de 1 500 estimadas Pocos géneros de hormigas, de insectos y de animales o plantas pueden llegar a tener tantas especies, fenómeno que se denomina hiperdiversidad Debido a que *Pheidole* es un género compacto, la hiperdiversidad puede tomarse como un hecho real en el presente estudio Lo cual lleva a cuestionarse ¿Cuales causas generales pueden invocarse para explicar altos niveles de diversidad en los géneros de hormigas? las causas mejor documentadas y entendidas pueden resumirse así la dominancia en biodiversidad, incluyendo casos extremos de riqueza catalogados como hiperdiversidad, se logra por una combinación afortunada de 1) tamaño pequeño, 2) factores demográficos adecuados, 3) anticipación durante colonización, y 4) un conjunto de adaptaciones claves potentes en abrir nuevos nichos o excluir competidores Este último tópico es confirmado dentro del gremio 3 ya que comparte el recurso con otras especies sin embargo reduce el nicho de las demás especies del gremio reflejandose en su abundancia, castas especializadas cooperan para lograr “tomar el control” del suelo

Recientemente Wilson (2003), ha reconocido 624 especies para América tropical, con la descripción de 337 nuevas. Este total de especies representa 19 por ciento de todas las conocidas en el hemisferio occidental y algo más del 6 por ciento de la fauna del mundo. Los *Pheidole* tratados en (Wilson 2003) podrían dividirse en varios géneros, algunos de los cuales seguirían siendo grandes, pero ya no hiperdiversos. Sin embargo, las especies de *Pheidole* muestran una uniformidad (al menos en características anatómicas externas) que justifiquen su agrupación en un género hiperdiverso que ha sufrido varias radiaciones en los grupos de especies, con aún más radiaciones en ensamblajes de especies dentro de cada grupo de especies, esto se refleja en el número de morfoespecies y en la dificultad de ubicar a estas morfoespecies (ocho morfoespecies y dos especies) dentro del género. Durante este estudio, la casta soldado fue realmente desconcertante y por lo anterior solo se procedió a tener en cuenta a la casta obrera.

Este argumento se ve apoyado por estudios como el de (Dial y Marzluff 1989) con 85 ensamblajes taxonómicos donde se analizan críticamente bajo varios criterios y modelos. Estos autores concluyen que el predominio taxonómico es un rasgo no aleatorio de la biodiversidad. Para casos como *Pheidole*, taxones con tantas especies descritas, es útil usar el término hiperdiversidad. También este término tiene un valor heurístico en su extrema expresión de las causas biológicas subyacentes, haciéndolo más accesible para análisis e interpretación.

No sólo en hormigas se presenta esta condición (Oberprieler 1999), ofrece un vívido ejemplo con la explosiva diversidad de los Curculionidae, desde sus ancestros cucujoideos en el Jurásico hasta la actualidad, mostrando varias etapas de evolución desde la fitofagia incipiente en coníferas del Mesozoico hasta la endofitofagia en angiospermas que parece explicar las alrededor de 60 000 especies en la familia conocidos como gorgojos (Coleoptera Curculionoidea).

Wilson (2003), propone una hipótesis que explica la dominancia ecológica e hiperdiversidad taxonómica en *Pheidole*. El rasgo que distingue a las especies de este género es la posesión de cabezas muy grandes en la sub-casta de obrera mayor (Hölldobler, 1990) menciona que estas características han permitido a *Pheidole* alcanzar

una extrema división de labor en la cual una buena parte de la defensa queda confiada en la obrera mayor. Estas obreras, como sustituto de agujón y química defensiva son una fuerza altamente móvil. Si se combina esto con las características dadas arriba, las obreras menores parecen algo así como una casta de "desecho", pequeña, ligera, barata y de corta vida. Una colonia típica de *Pheidole* es un superorganismo flexible con obreras mayores que pueden usarse para defensa, pero también con la capacidad de reemplazar a sus obreras menores con las mayores en casos de emergencia. Estas obreras mayores son eficaces unidades móviles en defensa que reducen la necesidad de agujones funcionales o costosos sistemas químicos de ataque. Esto, junto con tamaños pequeños y cortos periodos reproductivos en la colonia han hecho posible el sorprendente éxito ecológico e hiperdiversidad en *Pheidole* confirmado en el ensamblaje de especies propias y gremios de especies en los fragmentos boscosos adyacentes a. pastizal y cafetal.

7.5 El caso de las hormigas arrieras: los más sofisticados superorganismos del planeta.

Atta sexdens y *Atta cephalotes* se caracterizaron por estar siempre presentes en las muestras, en todas las distancias y en todas las fechas del estudio, para explicar el porque su frecuencia de aparición y captura fue tan alta, se debe entender en primera medida la inmensidad y el depurado sistema de organización social, en lo que la mayoría de mirmecólogos y entomólogos reconocen como las sociedades de insectos más complejas e increíblemente eficientes.

Las hormigas cortadoras de hojas son de inmensa importancia en los ecosistemas tropicales y subtropicales al ser los mayores herbívoros en todo centro y Suramérica (Hollidobler y Wilson 1990). En un reciente estudio en los bosques de Panamá Wirth *et al.*, (2003) determinaron en las colonias¹ maduras de *Atta colombica* colectan entre 85 y 470 kilogramos por día, procesar y cultivar tal cantidad de material, requiere de la división del trabajo de millones de individuos.

Cada colonia gigante de *Atta* usualmente consta de una reina con la única función de la producción de sus millones de hijas, entre las cuales comparten el 75% de información nética. Esta se ha apareado con varios machos que inmediatamente mueren luego de la

cópula, la futura reina desciende al suelo y en cuestión de minutos arranca sus alas, posteriormente inicia una excavación de 15 centímetros en el suelo esculpiendo una galería de 6 centímetros de diámetro en la cual pondrá sus primeros huevos y cultivara el hongo como alimento (Fig. 22)



Figura 22 Fundacion de la colonia de arrieras (Tomado de Holldobler y Wilson 2009)

La reina ha traído entre sus mandíbulas parte del hongo que había en su colonia original, lo cual servirá de alimento para sus huevos cuando emerjan, en la segunda semana habrán 20 huevos y la masa inicial de hongos será 10 veces más grande, al fin del primer mes habrán huevos, larvas y las primeras pupas. Durante este intervalo la reina ha cuidado su prole y su cultivo, este último alimentado mediante sus excrementos. La energía es proporcionada por la degradación fisiológica de los músculos del vuelo ahora inservibles.

Luego de 40 días las primeras obreras emergen y están listas para auto proporcionarse de material fresco para sus cultivos y expandir de la cámara realizada por la reina. Luego de los primeros dos años el crecimiento de la colonia es moderado, pero luego de este tiempo el tamaño y complejidad aumenta en proporciones titánicas, *Atta sexdens* logra poblaciones estimadas entre 5 a 8 millones.

La línea de forrajeo compuesta por miles de obreras puede entenderse como inmensos brazos moviéndose entre el suelo de los bosques neotropicales buscando hojas frescas para incorporarlas a las profundidades del superorganismo para su digestión (cultivo del hongo).

simbionte). Una vez allí como si se tratara de una línea de ensamblaje de una moderna fábrica humana, obreras de diferentes castas procesan el material en los inmensos jardines asegurando su alimento y el de 7 millones de hermanas (Fig. 23).



Figura 23. "Línea de ensamblaje" en hormigas arrieras (Tomado de Holldobler y Wilson 2009).

Un estudio en Brasil permite entender la arquitectura y dimensiones de la megalópolis del superorganismo *Atta laevigata* (Moreira *et al.* 2004) este midió 67.2 metros cuadrados. Adicionalmente a la cuidadosa excavación fue necesario realizar un molde interno del nido, para obtenerlo se requirieron una mezcla de 6.3 toneladas de cemento disueltos en 8.200 litros de agua Inyectados a presión en 10 entradas, luego de dos a tres semanas procedieron a excavar la tierra alrededor del molde (Fig. 24). Un total de 7.864 cámaras variando en tamaño desde el equivalente a una pelota de tenis hasta un balón de fútbol (Fig. 25), de estas 390 estaban llenas del hongo simbionte, la tierra excavada por las hormigas ocupaba 22.7 metros cúbicos con un peso aproximado de 44 toneladas. Esta construcción equivale en términos humanos a la construcción de la gran muralla china.



Figura 24. Arquitectura interna de *Atta laevigata* en Brasil (Tomado de Holldobler y Wilson 2009).

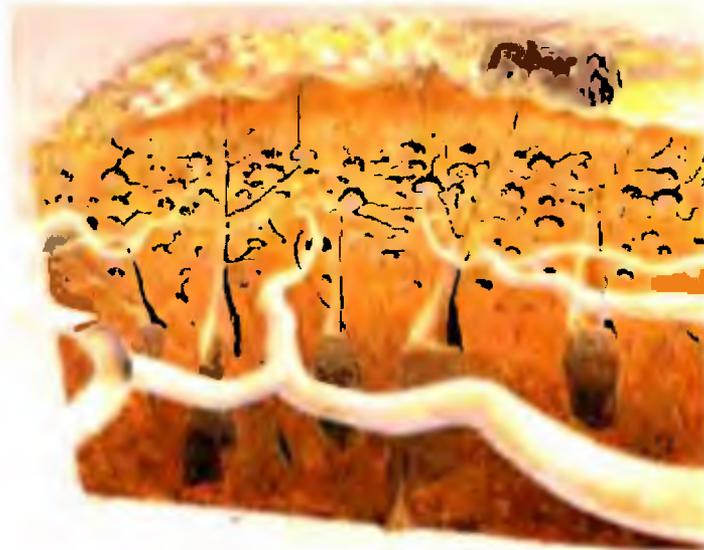


Figura 25. Cámaras de cultivo de hongos y sus conexiones. (Tomado de Jaffe, 1993).

Con los anteriores argumentos es posible entender y corroborar junto a estos autores que las hormigas arrieras encontradas en este estudio, siempre estuvieron presentes en cada muestreo, en cada muestra debido a los siguientes atributos 1) su increíble número de individuos por superorganismo lo cual hace que sea muy alta la probabilidad de capturarlas mediante los métodos empleados, 2) su sistema de forrajeo en la primera fase del la "línea de ensamblaje" grandes columnas deambulan por las distancias estudiadas en las matrices haciéndolas ubicuas, 3) el tamaño del nido o esqueleto del superorganismo es en proporción inmenso en comparación a las distancias estudiadas y si se multiplica el número de colonias en las matrices explica en gran parte el porque fueron tan comunes durante los muestreos

CAPÍTULO VIII
CONCLUSIONES

CAPÍTULO VIII CONCLUSIONES

- 6729 hormigas fueron identificadas en 11 subfamilias, 50 géneros, 142 morfoespecies, de las cuales 59 fueron determinadas formalmente a especies
- La abundancia mostró diferencias significativas con respecto a los transectos y a la distancia al interior del fragmento boscoso aledaño al pastizal, en contraste el fragmento boscoso aledaño al cafetal no mostró diferencias significativas en estos componentes. La equitatividad H/S no mostró diferencias significativas en ninguno de los fragmentos
- La diversidad beta y el análisis de INDVAL demostraron la existencia tres grupos de especies propias para el fragmento boscoso contiguo al cafetal (especies propias del borde 0-10 metros, especies de transición 50 metros y especies propias del bosque 100-250 metros), el fragmento aledaño al cafetal estuvo conformado por dos grupos de especies propias (especies propias del borde 0-10-50 metros y especies propias del bosque 100-250 metros)
- En ambos fragmentos boscosos estuvieron presentes los once gremios de especies conformados por *Winclada*®, sin embargo la mayor participación de gremios (10) fueron para los grupos de especies propias del bosque desde los 100 hasta los 250 metros, demostrando que el sistema de organización de gremios responde al grado de perturbación en el gradiente cultivo-borde-fragmento boscoso
- El pastizal aledaño al fragmento boscoso presenta un efecto borde abrupto, el cafetal presenta un efecto borde suave permeable sobre el fragmento boscoso aledaño con lo cual se corrobora la hipótesis de investigación

- La colección en seco y en alcohol producto de esta investigación, servirá como material de referencia para futuras promociones y/o investigadores interesados en el campo de la mirmecología o afines

CAPÍTULO IX
RECOMENDACIONES

CAPÍTULO IX RECOMENDACIONES

- Realizar más estudios relacionados con las hormigas ya que son un grupo muy accesible, diverso taxonómicamente y ecológicamente, son fáciles de coleccionar mediante métodos sencillos poco onerosos causando un mínimo impacto en sus poblaciones
- Para futuras promociones realizar investigaciones multidisciplinarias donde múltiples estudiantes puedan acceder a un taxón focal de interés reduciendo de esta forma costos por giras individuales
- Se recomienda la utilización del programa Winclada® para la elaboración de gremios de especies basados en caracteres morfológicos y ecológicos en grupos de insectos
- Realizar estudios de censos de colonias de hormigas como *Ectatomma ruidum* ya que aunque ha sido una de las especies más estudiadas se desconoce esta dimensión ecológica en el Neotrópico

CAPÍTULO X
BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO X
BIBLIOGRAFÍA

ADAMS, E S 1994 Territory defense by the ant *Azteca trigona* maintenance of an arboreal ant mosaic *Oecologia* 97 202-208

ANDERSEN, A N 1990 The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems a review and a recipe *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 16 347-357

ANDERSEN, A N AND H REICHEL 1994 The ant (Hymenoptera Formicidae) fauna of Holmes Jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australia's Northern Territory *Journal of the Australian Entomology Society* 33 153- 158

ANDERSEN, A N 1995 A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance *Journal of Biogeography* 22 15-29

ANDERSEN, A N 1997 Function groups and patterns of organization in North American ant communities a comparison with Australia *Journal of Biogeography* 24 433-460

ARMBRECHT, I, E JIMENEZ, G ALVAREZ, P CHACÓN Y H ARMBRECHT 2001 An ant mosaic in the Colombian rain forest of Chocó (Hymenoptera Formicidae) *Sociobiology* 37 491-509

BEGON M, HARPER JL AND TOWNSEND CR (1996) *Ecology. individuals, populations and communities* Blackwell Sci, Oxford (Versión en español de la 2da edición inglesa (1990), Ed Omega, Barcelona)

BAYNE, E M AND HOBSON, K A 1998 The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest *Canadian Journal of Zoology* 76 62-69

BESTELMEYER, B T AND J A WIENS 1996 The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in Argentine chaco *Ecological Applications* 6(4) 1225-1240

BEUGNON, G AND A DEJEAN 1992 Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Insectes Sociaux* 39 341-346

BROTONS, L, DESROCHERS, A AND TURCOTTE, Y 1992 Food hoarding behaviour of black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) in relation to forest edges *Oikos* 95 511-519

BOLTON, B 1994 *Identification guide to the ant genera of the world* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 222 pp

BOLTON, B 1995 *A New General Catalogue of the Ants of the World* Harvard University Press

BOÓMSMA, J J AND J VAN LOO 1982 Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys *Journal of Animal Ecology* 51 957-974

BROWN, K S 1991 Conservation of neotropical environments insects as indicators, pp 350- 410, en N M Collins y J A Thomas *The conservation of insects and their habitats* Academic Press

BROWN, J H AND B A MAURER 1989 Macroecology the division of food and space among species on continents *Science* 243 1145-1150

BROWN, K S J, AND R W HUTCHINGS 1997 Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies *Tropical Forest Remnants Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities* (eds W F Laurance & R O Bierregaard Jr), pp 91-110, The University of Chicago Press, Chicago

BRUHL, C A, G GUNSALAM AND K E LINSENMAIR 1998 Stratification of ants (Hymenoptera Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo *Journal of Tropical Ecology* 14 285-297

BLUTHGEN, N, M VERHAAGH, W GOITÍA, K JAFFÉ, W MORAWETZ AND W BARTHLOOT 2000 How plant shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew *Oecologia* 125 229-240

CARVALHO, K S, AND H L VASCONCELOS 1999 Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants *Biological Conservation* 91 151-157

Centro de Estudios y Acción Social Panameño (CEASPA) <http://www.ceaspa.org.pa> 2009

CHAVES M C, CHACÓN DE ULLOA P Y LOZANO-ZAMBRANO F H 2007 Riqueza y rareza de hormigas cazadoras en el gradiente bosque-borde-pastizal de un fragmento de bosque subandino (Quindío, Colombia) En Jiménez E, Fernández F, Arias T M y Lozano-Zambrano F H 2007 Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Bogotá D C, Colombia 622 p

CHEN, J, FRANKLIN, J F AND SPIES, T A 1992 Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-Fir forests *Ecological Applications* 2 387-396

CURRIE C R, M POULSEN, J MENDENHALL, J J BOOMSMA, AND J BILLEN Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants *Science* 311 81-83 (2006)

DAVIDSON, D W 1997 The role of resource imbalance in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants *Biological Journal of the Linnean Society* 61 153-181

DAVIDSON, D W 1998 Resource discovery versus resource domination in ants a functional mechanism for breaking the trade-off *Ecological Entomology* 23 484-490

DAUBER J, V WOLTERS 2004 Edge-effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape *Biodiversity and Conservation* 13, 901-915

DEJEAN A, ORIVEL J, DURAND J L, NGNEGUEU P R, BOURGOIN T AND GIBERNAU M 2000 Interference between ant species distribution in different habitats and the density of a maize pest *Sociobiology*, 35 175-189

DELABIE, J H C, I C DO NASCIMENTO, P PACHECO AND A B CASIMIRO 1995 Community structure of house-infesting ants in southern Bahia, Brazil (Hymenoptera, Formicidae) *The Florida Entomologist* 78 264-270

DELABIE, J H C, S LACAU, I C DO NASCIMENTO, A B CASIMIRO AND I M CAZORLA 1997 Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae) *Ecologia Austral* 7 95-103

DIAL, K P AND M MARZLUFF 1989 Non random diversification within taxonomic assemblages *Systematic Zoology* 38(1) 26- 37

DIDHAM R 1998 Beetle species responses to tropical forest fragmentation *Ecological monographs* 68 295- 323

DIDHAM, R K , HAMMOND, P M , LAWTON, J H , EGGLETON, P Y STORK, N E 1998 Beetle species responses to tropical forest fragmentation *Ecological Monographs* 68 295-323

DUELLI, P, STUDER, M, MARCHAND, I AND JAKOB, S 1990 Population movements of arthropods between natural and cultivated areas *Biological Conservation* 54, 193- 207

DUFRENE, M & P LEGENDRE 1997 Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach *Ecological Monographs* 67 345-366

- FAGAN, W F, CANTRELL, R S AND COSNER, C 1999 How habitat edges change species interactions *The American Naturalist* 153 165-182
- FERNÁNDEZ F C 1991 Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae Ponerinae) en Colombia *Caldasia*, 16 (79) 551-564
- FERNÁNDEZ, F 2003 (ed) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Bogotá Colombia 424 pp
- FLOREN, A AND K E LINSENMAIR 1997 Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Shaba, Malaysia with special reference to Formicidae, pp 344- 381 in N E Stork, J Adis y R K Didham, eds , *Canopy Arthropods* London, Chapman y Hall
- FLOREN A, LINSENMAIR E 2005 The importance of primary forests for species diversity an investigation using arboreal ants as an example *Ecosystems* 8, 559-567
- FOWLER, H G, C A SILVA, AND E VENTICINQUE 1993 Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia forest edge vs understorey *Rev Biol Trop* 91 755-760
- FRY, G AND SARLOV-HERLIN, I 1997 The ecological and amenity functions of woodland edges in the agricultural landscape, a basis for design and management *Landscape and Urban Planning* 37 45-55
- FUTUYMA, D J 1979 *Evolutionary Biology* 1st ed Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts 566 pp
- GOLDBLUM, D AND BEATTY, S W 1999 Influence of an old field/forest edge on a northeastern United States deciduous forest understory community *Journal of the Torrey Botanical Society* 126 335-343
- HAMMER O, HERPER R Y RYAN D 2001 PAST Paleontological Statistics Software Package for Education and Analysis *Paleontologia Electronica* 4(1) 9 pp

- HARRINGTON, G N, FREEMAN, A Y CROME, F H J 2001 The effects of fragmentation of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals *Journal of Tropical Ecology* 17 225-240
- HART, A G AND RATNIEKS, F L W 2002 Waste management in the leafcutting ant *Atta colombica* *Behavioral Ecology* 13 224-231
- HESKE, E J 1995 Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois is there an edge effect? *Journal of Mammalogy* 76 562-568
- HOBBS, R J 1993 Effects of landscape fragmentation on ecosystem process in the western Australian wheat belt *Biological conservation* 64 193- 201
- HOLDOBLER, B 1979 Territories of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) a field study *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 51 201-213
- HOLDOBLER, 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
- HOLDOBLER, B AND C J LUMDSEN 1980 Territorial strategies in ants *Science* 210 732-739
- HOLDOBLER, B AND E O WILSON 1990 *The Ants* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 732 pp
- HOLDOBLER AND WILSON, 2009 *The Superorganism The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*, 2009, W W Norton & Company, Inc 522 pp
- HUHTA, E AND JOKIMAKI, J 2001 Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines the impact of fragmentation caused by forestry *Oikos* 24 431-440
- JACKSON, D A 1984 Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation investigation of the ant mosaic hypothesis *Oecologia* 62 318-324

JAFFE, K 1993 El mundo de las hormigas *Baruta, Venezuela Equinoccio (Ediciones de la Universidad Simón Bolívar), 188 pp*

KAPOV, V, WANDELLI, E, CAMARGO, J L AND GANADE, G 1997 Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia In *Tropical Forest Remnants Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (eds Laurence, W F y Bierregaard, R O J), pp 33-43, The University Chicago Press, Chicago, USA

KATTAN G, 2002 *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, Ediciones LUR 432 pp

KINGSTON, S R Y MORRIS, D W 2000 Voles looking for an edge habitat selection across forest ecotones *Canadian Journal of Zoology* 78 2174-2183

KLEIN, B C 1989 Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia *Ecology* 70 1715-1725

LACHAUD J P AND VALENZUELA J 1982 Observaciones preliminares sobre la importancia de *Ecatomma ruidum* Roger (Hymenoptera Formicidae) como control de algunos insectos plaga sobre plantas de café y cacao en el soconusco Pp 76-81 En *Memorias X Reunión Nacional de control Biológico*, Durango, México

LAURANCE, W F 1991 Edge effects in tropical forest fragments-applications of a model for the design of nature-reserves *Biological Conservation* 57 205-219

LAURENCE, W F, DIDHAM, R K AND POWER, M E 2001 Ecological boundaries a search for synthesis *Trends in Ecology and Evolution* 16 70-71

LAURANCE, W F, T E LOVEJOY, H L VASCONCELOS, E M BRUNA, R K DIDHAM, P C STOFFER, C GASCON, R O BIERREGAARD, S G LAURANCE, AND E SAMPAIO 2002 Ecosystem decay of Amazonian forest fragments a 22-year investigation *Conservation Biology* 16 605-618

LAWTON, J D E BIGNELL, B BOLTON, G F BLOEMERS, P EGGLETON, P M HAMMOND, M HODDA, R D HOLT, T B LARSEN, N A MAWDSLEY, N E STORK, D S SRIVASTAVA AND A D WATT 1998 Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest *Nature* 391 72-76

LEGENDRE P Y LEGENDRE L 1998 Numerical Ecology, 2nd English ed Elsevier, 853 pp

LESTON, D 1973 The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases *Pest Articles and News Summaries* 19 311-341

LESTON, D 1978 A Neotropical ant mosaic *Annals of the Entomological Society of America* 71 649-653

LONGINO, J AND R COLWELL 1997 Biodiversity assessment using structured inventory capturing the ant fauna of a tropical rainforest *Ecological Applications*, 7 1263-1277

LÓPEZ-BARRERA, F 2003 *Edge effects in a forest mosaic implications for the oak regeneration in the Highlands of Chiapas, Mexico* Tesis doctoral Universidad of Edimburgo, U K

LOPEZ DE CASANAVE, J, PELOTTO, J P AND PROTOMASTRO, J 1995 Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina *Forest Ecology and Management* 72 61-69

LÓPEZ I AND LACHAUD J P 1983 Ritmo de actividad y aprovisionamiento de los nidos en las hormigas *Ectatomma rudum* Roger en el soconusco pp 57-58 En XVIII Congreso Nacional de Entomología Sociedad Mexicana de Entomología Tapachula, Mexico

LIDICKER W Z J 1999 Responses of mammals to habitats edges, an overview landscape *Ecology* 14 333-343

- LIDICKER, W Z J AND PETERSON, J A 1999 Responses of small mammals to habitat edges En *Landscape Ecology of Small Mammals* (eds Barrett, G W y Peles, J D), pp 211-227, Springer-Verlag, Berlin, Germany
- MANSON, R H , OSTFELD, R S AND CANHAM, C D 1998 The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields *Ecoscience* 5 183-190
- MARIN, M, BASTARDIE, F, RICHARD, D AND BUREL, F 2001 Studying boundary effects on animal movement in heterogeneous landscapes the case of *Abax ater* (Coleoptera Carabidae) in hedgerow network landscapes *Ecologie* 324 1029-1035
- MAJER, J D 1972 The ant-mosaic in Ghana cocoa farms *Bulletin of Entomological Research* 62 151-160
- MAJER, J D 1976a The maintenance of the ant-mosaic in Ghana cocoa farms *Journal of Applied Ecology* 13 123- 144
- MAJER, J D 1976b The ant mosaic in Ghana cocoa farms further structural considerations *Journal of Applied Ecology* 13 145-156
- MAJER, J D 1990 The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia *Biotropica* 22 191-199
- MAJER, J D AND J H C DELABIE 1993 An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10 43-49
- MAJER, J D, J H C DELABIE AND M R B SMITH 1994 Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms *Biotropica* 26 73-83
- MATLACK, G R 1994 Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time *Journal of Ecology* 82 113-123
- MEDEIROS, M A, H G FOWLER AND J H C DELABIE 1996 O mosaico de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em cacauais do sul da Bahia *Cientifica* 23 291-300

MENZEL, M A , FORD, W M , LAERM, J AND KRISHON, D 1999 Forest to wildlife opening habitat gradient analysis among small mammals in the southern Appalachians *Forest Ecology and Management* 114 227-232

MOREIRA A, L C FORTI, A P PANDRADE, M A C BOARETTO, AND J F S LOPES (2004) "Nest architecture of *Atta laevigata*" *Studies on neotropical fauna and environment* 39(2) 109-116

MILLER, L 1997 Mount piper grasslands pitfall trapping of ants and interpretations of habitat variability *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2) 377-381

MILLER E NOVOTNY V AND BASSET Y Case studies of arthropod diversity and distribution en Stephen P Hubbell 2003 Foundations of tropical forest biology, edited by Robin L Chazdon and Tim C Whitmore 863 pp

MURCIA, C 1995 Edge effects in fragmented forest implications for conservation *Trends in Ecology and Evolution* 10 58- 62

NEWMAK, W D 2001 Tanzanian forest edge microclimatic gradients dynamic patterns *Biotropica* 33 2-11

OBERPRIELER, R 1999 The world's richest family the private life of weevils, pp 66-69 in J M Anderson, ed , *Towards Gondwana Alive* Pretoria, Gondwana Alive Society

OOSTERHOORN, M AND KAPPELLE, M 2000 Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest *Forest Ecology and Management* 126 291-307

PAULSON, G S AND R D AKRE 1991 Behavioral interactions among formicid species in the ant mosaic of an organic pear orchard *Pan-Pacific Entomologist* 67 288-297

PERFECTO, I, AND R SNELLING 1995 Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem ants in coffee plantations *Ecological Applications* 5 1084-1097

PERFECTO, I, J VANDERMEER, P HANSON, AND V CARTIN 1997 Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem *Biodiversity and Conservation* 6 935-945

PHILIPPE J AND BUDDLE C (2005) The effects of urbanization on ant assemblages (Hymenoptera Formicidae) associated with the Molson Nature Reserve, Quebec Canadian entomological, 137 215-225

RÉSTREPO, C AND GOMEZ, N 1998 Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical Montane Forest *Ecological Applications* 81 170-183

REVILLA, E, PALOMARE, F AND DELIBES, M 2001 Edge-core effects and the effectiveness of traditional reserves in conservation Eurasian Badgers in Doña ana National Park *Conservation Biology* 15 148-158

ROOM, P M 1971 The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms *Journal of Animal Ecology* 40 735-751

ROOM, P M 1975 Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea *Journal of Applied Ecology* 12 47-61

SAUNDERS P A AND J HOBBS 1991 Biological consequences of ecosystem fragmentation A review *Conservation Biology* 5 18-32

SARLOV-HERLIN, I 2001 Approaches to forest edges as dynamics structures and functional concepts *Landscape Research* 26 27-43

SCHATZ B AND WCISLO W T 1999 Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasiglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama *Journal of Insects Behavior*, 12(5) 641-661

SILVA, R R AND C R F BRANDÃO 1999 Formigas (Hymenoptera Formicidae) como indicadores da calidad ambiental e da biodiversidad de otros invertebrados terrestres *Biotemas* 12 55-73

SILVESTRE, R AND R R SILVA 2001 Guildas de formigas da Estação Ecológica Jataí, Luis Antônio-SP, sugestões para a aplicação do modelo de guildas como bioindicadores ambientais *Biotemas* 14(1) 37-69

SIZER, N AND TANNER, E V J 1999 Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia *Biological Conservation* 91 135-142

STEVENS, S M AND HUSBAND, T P 1998 The influence of edge on small mammals evidence form Brazilian Atlantic forest fragments *Biological Conservation* 85 1-8

TAYLOR, B 1977 The ant mosaic on cocoa and other tree crops in Western Nigeria *Ecological Entomology* 2 245-255

TURNER, I M 1996 Species loss in fragments of tropical rain forest a review of the evidence *Journal of Applied Ecology* 33 200-209

VASCONCELOS, H L 1999 Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia *Biodiversity and Conservation* 8 409-420

VEPSALANEN, K 1982 Assembly of island ant communities *Annales Zoologici Fennici* 19 327-335

WAHUNGU, G M, CATTERALL, C P AND OLSEN, M F 2002 Seedling predation and growth at a rainforest-pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues *Forest Ecology and Management* 162 251-260

WELTZIN, J F AND MCPHERSON, G R 1999 Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones *Ecological Monographs* 69 513-534

- WILLIAMS-LINERA, G , DOMINGUEZ-GASTELU, V AND GARCIA-ZURITA, M E 1998 Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest *Conservation Biology* 12 1091-1102
- WILLOTT SJ, LIM DC, COMPTON SG, SUTTON SL 2000 Effects of selective logging on the butterflies of a Bornean rainforest *Conserv Biol* 14 1055–1065
- WILSON, E O 1958 Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forest *Psyche* 65 26-38
- WILSON, E O 1990 *Success and Dominance in Ecosystems the Case of the Social Insects* Oldendorf/Luhe, Germany Ecology Institute
- WILSON, E O 1987 Causes of ecological success the case of ants *Journal of Animal Ecology* 56(1) 1-9
- WILSON, E O Y B HOLLOBLER, 1994 *Journey to the ants, an history of scientific exploration* Harvard university press 228 pp
- WILSON, E O 1999 *The Diversity of life* W W Norton Company London 424 pp
- WILSON, E O 2003 *Pheidole in the New World A dominant, hyperdiverse ant genus* Harvard University Press
- WHEELER, WM, (1911) "The ant colony as an organism", *Journal of Morphology* 22(2) 307-325
- WINDER, J A 1978 The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil *Bulletin of Entomological Research* 68 559-574
- WIRTH R, HERZ H, R J RYEL, W BEYSCHLAG, AND B HOLLOBLER 2003 *Herbivory of leaf-cutting ants a case study on Atta colombica in the tropical rainforest of Panama* New York Springer-Verlag,

ANEXOS

PC-ORD, Version 4.10
24 May 2010, 17:34

Habitat-specific species

Groups were defined by values of Habitat
Input data has 120 samples by 142 species

Empty species

CRESP2	LEPSP2	PROSP2	DOLLA
CRESP4	LEPSP3	HYLSP4	DOLIM
CRESP5	CYLSP3	APTR0	CEPSP2
PACSP8	DYSNE	APTRGO	ATTCE
LEPSP1	PROB0	SIMSP1	

MONTE CARLO test of significance of observed maximum
indicator value for species
1000 permutations
Random number seed 3993

IV from

Column	Maxgrp	Value (IV)	Observed randomized		p *
			Indicator Mean	groups S Dev	
2 STREL	50	3.4	5.7	2.27	0.0020*
3 STRSP2	0	10.0	5.0	3.01	0.0800*
4 STRLO	10	2.7	6.1	3.24	0.0010*
5 STRSP4	100	2.5	5.1	3.13	0.7900
6 CREDI	250	4.2	4.1	0.42	0.0020*
8 CRESP3	0	4.2	4.1	0.42	0.0020*
11 CYPSP1	10	12.2	5.3	2.96	0.0600
12 CYPSP2	0	4.8	4.9	2.82	0.4000
13 CYPSP3	0	4.2	4.1	0.42	0.0010*
14 CYPCO	0	3.4	4.8	2.28	0.0020*
15 CYPSP5	50	3.0	3.6	1.78	0.6020*
16 CYPSP6	100	2.5	4.6	2.83	0.7500
17 HYPSP1	10	7.9	4.8	2.25	0.1000
18 HYPSP2	100	4.6	4.5	2.43	0.5100
19 HYPSP3	50	2.0	4.6	3.03	1.0000
20 HYPSP4	50	4.2	4.1	0.42	0.0020*
21 HYPSP5	250	11.7	4.4	2.72	0.0500*
22 HYPSP6	100	6.8	8.8	2.98	1.0010
23 ROGSP1	10	6.2	4.3	2.62	0.3700
24 ROGSP2	250	7.9	3.7	2.28	0.1500
25 ROGSP3	250	6.1	5.6	2.82	0.3700
26 ROGSP4	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
27 OCTSP1	50	10.8	6.2	3.14	0.1100
28 OCTSP2	10	2.1	3.2	2.43	0.0010*
29 ACGEX	50	4.2	4.1	0.42	0.0020*
30 ACGPA	0	4.2	4.1	0.42	0.0020*
31 PROCO	50	2.8	3.9	2.26	0.0020*
32 ODNSP1	250	8.3	4.7	2.06	0.2500
33 ODNSP2	10	1.4	4.1	3.22	1.0000
34 ODNPA	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
35 ODNMI	50	2.1	3.2	2.43	1.0000
36 ODNSP5	250	10.9	4.6	2.72	0.0600
37 ODNSP6	250	4.8	4.7	2.66	0.5300
38 ODNSP7	100	5.0	4.4	2.61	0.0010*
39 ODNCH	250	12.5	3.8	2.59	0.0400*
40 PACSP1	50	5.6	5.4	3.05	0.0020*
41 PACSP2	50	2.8	3.5	1.91	0.0020*
42 PACHA	50	5.6	4.9	2.20	0.3900
43 PACSP4	10	2.1	3.2	2.43	1.0000
44 PACSP5	250	4.2	4.2	2.67	0.0010*
45 PACSP6	100	16.7	4.7	2.33	0.0100*
46 PACIM	250	8.3	5.9	2.41	0.0010*
48 PACSP9	50	6.9	5.3	2.45	0.0020*
49 PACAP	100	5.2	4.9	2.77	0.4300
50 PHESP1	50	4.0	5.2	2.70	0.0020*
51 PHESE	10	2.2	5.0	3.19	0.0010*
52 PHESP3	10	2.0	3.8	2.33	1.0000
53 PHESP4	10	1.3	3.9	2.21	0.0010*
54 PHESP5	10	4.5	4.9	2.96	0.6000
55 PHESP6	100	2.9	3.7	2.05	1.0010
56 PHESU	250	3.0	3.9	2.16	0.0010*
57 PHESP8	10	4.2	4.1	0.42	1.0000
58 PHESP9	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*

59 PHESP10	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
60 PSESP	250	5.6	4.1	2.29	0.0020*
61 PSESP2	10	11.1	5.6	3.57	0.1600
62 PSESA	10	8.3	4.4	2.59	0.0020*
63 PSEGR	50	4.2	4.4	2.39	0.8500
64 PSESP5	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
65 PSEVI	100	2.8	4.0	2.34	0.0010*
66 BRASP1	100	4.2	4.1	0.42	0.0020*
67 BRASP2	0	3.7	4.6	1.96	0.0010*
68 CAMSP1	0	4.2	4.1	0.42	0.0010*
69 CAMSP2	100	2.1	3.8	2.03	1.0000
70 CAMSP3	10	2.1	4.0	2.69	0.6100
71 CAMSP4	250	6.0	5.1	2.65	0.4800
72 CAMSP5	50	3.5	4.7	2.19	0.0010*
73 CAMTE	250	4.2	4.4	2.44	0.4500
77 LEPS4	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
78 LEPS5	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
79 PARSP1	0	3.4	4.5	2.54	0.0010*
80 PARSP2	250	7.1	4.2	2.50	0.2400
81 PARSP3	250	4.2	4.1	0.42	0.0023*
82 PARLO	0	6.2	4.2	2.80	0.3600
83 ANPGR	250	3.9	5.1	2.50	1.0000
84 CYLSP1	0	2.1	3.0	2.26	0.0010*
85 CYLSP2	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
87 CYLME	0	3.1	4.5	2.36	0.0010*
88 CERNE	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
89 ACTSP1	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
90 ECIBU	10	4.2	4.1	0.42	1.0000
91 PRONI	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
93 ACASP1	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
94 SERSP1	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
95 ACNMI	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
96 MEGSY	10	4.2	4.1	0.42	0.0020*
97 MYCSP1	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
98 SOLGE	100	10.3	6.1	2.79	0.0900
99 SOLIN	50	7.7	4.0	2.61	0.0020*
100 MACSP1	100	4.2	4.1	0.42	0.0020*
101 NEOZE	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
102 TETBI	50	4.2	4.1	0.42	0.0010*
103 TRNSP1	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
104 ACROSP1	0	7.7	5.0	2.64	0.2200
107 HYLSP1	250	2.7	4.6	2.52	0.0020*
108 HYLSP2	50	2.2	4.4	2.98	0.0010*
109 HYLSP3	50	2.1	3.9	2.87	1.0000
111 TRASP1	100	3.2	5.0	2.57	0.7800
112 TRAZE	250	8.3	3.5	2.66	0.2400
113 TRAIS	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
114 TRACO	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
115 APTCO	50	3.1	3.8	1.80	0.0020*
120 DOLCU	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
121 DOLSP3	100	2.8	3.4	1.85	0.0010*
122 DOLBI	100	13.6	10.7	3.41	1.2100
124 AZTTR	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
125 AZTIN	50	8.3	3.4	2.17	0.0010*
126 CEPUM	250	12.5	4.1	2.83	0.0010*
128 CEPAT	250	6.9	5.8	2.21	0.3500
129 APHSP1	100	4.2	4.1	0.42	0.0020*
130 APHSP2	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
131 BASSP1	0	3.1	4.7	2.52	0.0010*
132 ANOBI	250	12.5	3.8	2.46	0.0400*
133 PAACL	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
134 ZACVA	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
135 ATTSE	0	8.2	8.9	2.65	1.5400
137 ATTGO	10	2.8	3.8	2.22	0.0020*
138 ACROC	0	7.7	5.0	2.64	0.2200
139 LABCO	50	5.2	6.9	3.35	0.0010*
140 ECTGO	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
141 ECTTU	10	20.0	8.2	3.50	0.0100*
142 ECTRU	0	26.7	13.1	3.43	1.0000

* proportion of randomized trials with indicator value equal to or exceeding the observed indicator value $p = (1 + \text{number of runs} \geq \text{observed}) / (1 + \text{number of randomized runs})$ Maxgrp = Group identifier for group with maximum observed IV PC-ORD, Version 4.10

Anexo 2¹ INDVAL fragmento boscoso aledaño al pastizal

24 May 2010, 17:36

Habitat specific species

Groups were defined by values of Habitat
 Input data has 120 samples by 142 species

Empty species

CRESP3	ODNPA	CAMSP1	MEGSY	TRACO
ROGSP1	ODNMI	LEPSP4	MYCSP1	AZTTR
ROGSP2	PACSP2	CYLSP1	MACSP1	APHSP2
ROGSP3	PHESP1	CYLSP2	NEOZE	BASSP1
ROGSP4	PSESP	ACTSP1	TETBI	PAACL
ACGEX	PSESA	PRONI	TRNSP1	ZACVA
ACGPA	BRASP1	ACASP1	HYLSP1	ATTCO
ODNSP2	BRASP2	SERSP1	TRASP1	ECTGO

MONTE CARLO test of significance of observed maximum
 indicator value for species

1000 permutations
 Random number seed 2526

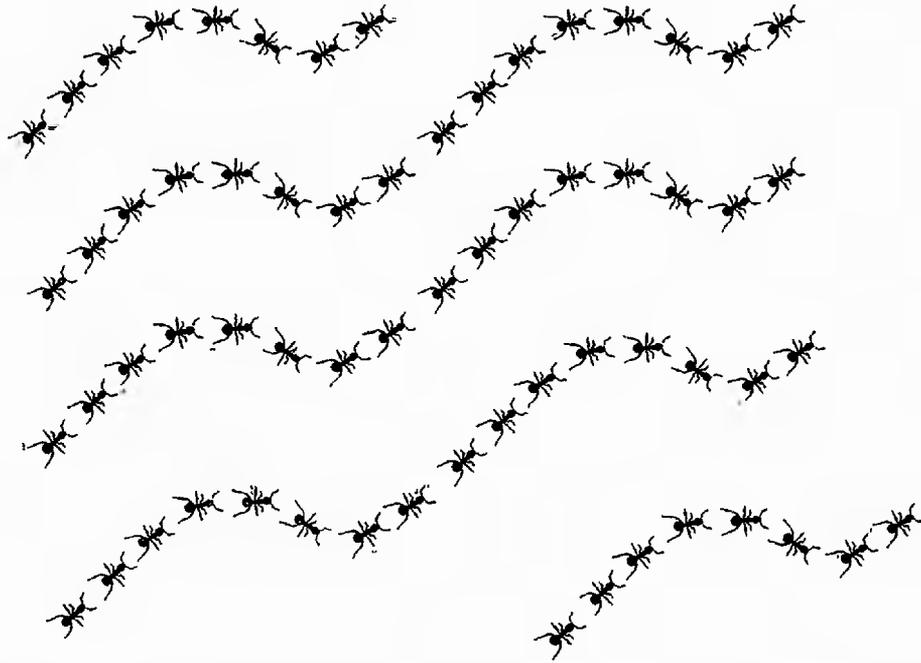
IV from

Column	Maxgrp Value (IV)	Observed randomized		p *	
		Indicator Mean	groups S Dev		
2 STREL	0	8.3	4.2	2.17	0.0030*
3 STRSP2	50	3.9	5.3	2.11	0.7900
4 STRLO	50	5.2	4.4	2.47	0.2400
5 STRSP4	250	2.2	3.2	2.35	0.0060*
6 CREDI	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
7 CRESP2	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
9 CRESP4	50	4.2	4.1	0.42	0.0030*
10 CRESP5	10	4.2	4.1	0.42	1.0000
11 CYPSP1	0	6.2	5.0	2.99	0.2200
12 CYPSP2	50	7.3	5.1	2.60	0.2400
13 CYPSP3	10	4.6	4.2	2.50	0.0030*
14 CYPPO	50	3.7	4.4	1.75	0.0010*
15 CYPSP5	250	2.6	4.4	2.82	0.0060*
16 CYPSP6	250	7.2	5.2	2.57	0.0010*
17 HYPSP1	0	5.2	3.7	2.54	0.0010*
18 HYPSP2	10	12.5	5.8	2.68	0.0400*
19 HYPSP3	100	2.9	4.0	2.25	0.0030*
20 HYPSP4	100	4.0	4.1	2.64	0.6400
21 HYPSP5	250	5.9	4.7	2.74	0.3000
22 HYPSP6	50	13.1	10.3	4.00	0.2500
27 OCTSP1	50	4.2	4.1	0.42	0.0030*
28 OCTSP2	100	13.5	5.7	2.80	0.0200*
31 PROCO	100	8.3	3.1	2.32	0.1700
32 ODNSP1	10	4.2	4.1	0.42	0.0060*
36 ODNSP5	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
37 ODNSP6	0	2.1	3.8	2.81	1.0000
38 ODNSP7	250	6.7	6.1	3.05	0.3600
39 ODNCH	250	16.7	4.2	2.70	0.0200
40 PACSP1	0	4.2	4.1	0.42	0.0030*
42 PACHA	100	11.1	6.0	2.71	0.0600
43 PACSP4	10	16.7	5.8	3.04	0.0200*
44 PACSP5	100	5.4	5.3	3.43	0.4000
45 PACSP6	250	17.9	4.8	2.19	0.0100*
46 PACIM	100	4.8	5.0	3.06	0.5900
47 PACSP8	50	2.7	3.7	2.27	0.0030*
48 PACSP9	250	12.5	4.1	2.27	0.0300*
49 PACAP	100	3.1	3.9	1.91	0.0060*
51 PHESE	100	4.2	4.1	0.42	0.0006*
52 PHESP3	0	6.9	5.0	2.93	0.2400
53 PHESP4	50	3.9	5.0	2.00	1.0000
54 PHESP5	10	4.2	4.1	0.42	0.0060
55 PHESP6	50	3.2	4.7	2.58	1.0000
56 PHESU	100	4.7	3.8	2.83	0.4400
57 PHESP8	100	5.4	5.5	2.96	0.4600
58 PHESP9	250	8.3	3.0	2.18	0.1500
59 PHESP10	0	4.2	4.1	0.42	0.0030*
61 PSESP2	250	8.9	4.9	2.73	0.2100
63 PSEGR	10	1.4	4.0	2.85	0.0060*
64 PSESP5	10	5.6	4.3	2.28	0.2800
65 PSEVI	50	4.2	4.1	0.42	0.0030*

69 CAMSP2	50	5.6	3.5	2.61	0.4600
70 CAMSP3	100	2.4	3.5	2.37	0.0010*
71 CAMSP4	250	8.3	3.3	2.24	0.0060*
72 CAMSP5	100	2.8	4.3	2.30	0.0030*
73 CAMTE	0	4.4	4.7	2.69	0.0010*
74 LEPS1	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
75 LEPS2	100	1.9	4.0	2.32	1.0000
76 LEPS3	10	2.1	3.4	2.62	0.0010*
78 LEPS5	0	4.2	4.1	0.42	0.0030*
79 PARSP1	50	3.7	4.6	1.95	1.0000
80 PARSP2	10	4.2	4.1	0.42	0.0060*
81 PARSP3	0	4.2	4.1	0.42	0.0010*
82 PARLO	250	4.2	4.1	0.42	0.0030*
83 ANPGR	250	4.2	4.1	0.42	0.0010*
86 CYLSP3	250	8.3	4.4	1.93	0.2000
87 CYLME	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
88 CERNE	10	4.2	4.1	0.42	0.0030*
90 ECIBU	250	14.0	6.7	3.11	0.0300*
92 DYSNE	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
95 ACNMI	100	4.2	4.1	0.42	0.0060*
98 SOLGE	250	4.2	4.1	0.42	1.0000
99 SOLIN	100	2.6	3.7	2.27	0.0030*
104 ACROSP1	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
105 PROBO	100	2.5	3.7	2.41	1.0010
106 PROSP2	10	4.2	4.1	0.42	0.0010*
108 HYLSP2	0	8.7	4.9	2.34	0.0010*
109 HYLSP3	10	7.5	4.5	2.20	0.2300
110 HYLSP4	10	3.7	5.4	2.40	0.0030*
112 TRAZE	0	4.2	4.1	0.42	0.0030*
113 TRAIS	100	4.2	4.1	0.42	0.0060*
115 APTCO	250	6.2	4.3	2.51	0.3900
116 APTR0	250	8.3	5.6	3.10	0.0010*
117 APTRGO	10	2.8	5.7	3.20	0.8000
118 SIMSP1	100	4.2	4.1	0.42	1.0000
119 DOLLA	10	2.1	3.4	2.58	0.0060*
120 DOLCU	50	5.8	7.1	3.26	0.0030*
121 DOLSP3	50	1.9	3.8	2.33	0.0030*
122 DOLBI	10	5.3	8.5	4.01	1.0010
123 DOLIM	50	4.2	4.1	0.42	0.0030*
125 AZTIN	0	1.9	5.7	3.08	0.9700
126 CEPUM	100	4.2	4.1	0.42	0.0010*
127 CEPSP2	0	4.2	4.1	0.42	1.0000
128 CEPAT	50	2.8	4.6	2.33	0.0090*
129 APHSP1	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
132 ANOBI	10	5.6	5.2	3.13	0.3100
135 ATTSE	100	14.3	11.5	3.43	0.2000
136 ATTCE	50	4.2	4.1	0.42	1.0000
138 ACROC	100	4.2	4.1	0.42	0.0030*
139 LABCO	250	3.6	5.6	3.24	0.7200
141 ECTTU	250	8.0	7.8	3.04	0.4200
142 ECTRU	50	32.0	14.6	3.98	1.0100

* proportion of randomized trials with indicator value equal to or exceeding the observed indicator value $p = (1 + \text{number of runs } \geq \text{observed}) / (1 + \text{number of randomized runs})$ Maxgrp = Group identifier for group with maximum observed IV

Anexo 3 INDVAL fragmento boscoso aledaño al Cafetal



**GUÍA ILUSTRADA DE LAS HORMIGAS MÁS COMUNES Y CRÍPTICAS
ENCONTRADAS EN LOS FRAGMENTOS BOSCOSOS EN ACHIOTE
PROVINCIA DE COLÓN**



Género Dolichoderus

Hormigas principalmente arborícolas, muy activas y típicas de bosques lluviosos tropicales. Pueden reconocerse por presentar un proceso mesopleural en forma de espina o protuberancia de desarrollo variable, el tegumento con escultura muy destacada y espinas en el mesosoma, en particular sobre el dorso del propodeo.

Es el género más diverso de Dolichoderinae, representado actualmente por 154 especies, 64 de las cuales están citadas para el Nuevo Mundo. Mackay (1993) realizó una revisión parcial del género abarcando las especies del Nuevo Mundo y proponiendo una redistribución de las mismas en 12 complejos, con 11 especies nuevas y claves para obreras, reinas y machos. Algunas especies guardan estrecha relación con áfidos y cóccidos.

En América se las encuentra desde el sur de Canadá hasta el NE de la Argentina.

Referencias:

Mackay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22(1): 1-148.

Género Paratrechina

Hormigas pequeñas, generalmente asociadas al suelo en sitios naturales y con disturbios. Se separan de las demás formicinas por los pelos gruesos y erectos en la cabeza y pronoto, así como la típica dentición. En América ninguna otra hormiga posee estas dos características juntas.

Una especie, *P. longicornis* es muy común y abundante localmente. *P. fulva*, la "hormiga loca" es una plaga importante en algunas partes. Zenner (1990) *Paratrechina* es un género cosmopolita taxonómicamente difícil, con numerosas especies y subespecies descritas. El género solamente se ha revisado para el Neártico (Trager, 1984).

Referencias:

Zenner, J. 1990. Biological aspects of the 'hormiga loca' *Paratrechina fulva* (Mayr) in Colombia, pp. 291-297 in R. K. van der Meer, K. Jaffe and A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.

Trager, J. P. 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the Continental United States. *Sociobiology* 9(2): 51-162.



Polistes laminata

1 mm



Paratrechina

1 mm

Género Anoplolepis

Antenas de 11 segmentos, mesonoto fusionado con el metanoto sin surco o impresión que los separe Género del Viejo Mundo con una especie (*A. gracillipes*) introducida en México y Chile (Kempf 1972), Con este estudio también introducida en Panamá

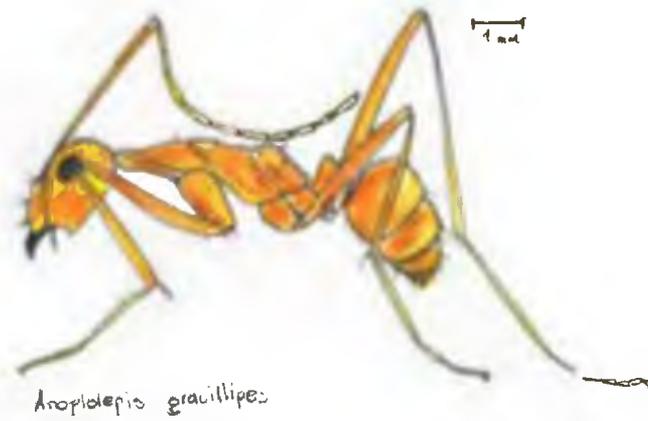
Referencias:

Kempf W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica* (N.S.) 15: 3-344

Género Cerapachys

Antenas de las especies del Nuevo Mundo con 9 segmentos (*C. biroi*), 12 segmentos (*C. neotropicus*) o 11 segmentos (las otras especies). Se puede distinguir de *Sphinctomyrmex* por la falta de constricciones entre los tergos del gáster.

Mackay presenta una clave actualizada en <http://utep.edu/leb/antgenera.htm>. Hay siete especies descritas en el Nuevo Mundo, seis de ellas en la región Neotropical.



Género Pheidole

Uno de los géneros más comunes de la región Neotropical, habitantes principalmente del estrato epigeo. Además de las características dadas para la tribu, las antenas son de 12 segmentos con una maza muy clara de 3 segmentos. Mandíbulas con numerosos dientes y denticulos. Obreras normalmente dimórficas. *Pheidole* puede ser localmente muy abundante. Benson y Brandão (1987), Fowler (1993), Wilson (2003) revisa las casi 500 especies de la región Neotropical.

Referencias:

- Benson, W. W. y C. R. F. Brandão. 1987. Pheidole Diversity in the Humid Tropics: a Survey from Serra dos Carajas, Para, Brazil, pp. 593-594. en Eder Rembold, ed., *Chemistry and Biology of Social Insects*. Verlag J. Peperny, Munich.
- Fowler, H. G. 1993. Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *Anales de Biología* 19: 29-37.
- Wilson, E. O. 2003. *The genus Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Harvard University Press (+ CD).

Género Camponotus

En algunas partes estas hormigas son muy comunes, *Camponotus* se encuentra desde el nivel del mar hasta más de 3 000 metros, casi hasta la línea de páramo. *Camponotus* es un género enorme con casi 1 000 especies, subespecies y variedades descritas para la Región Neotropical. Hay revisiones de los subgéneros *Myrmothrix* Hashmi (1973), *Myrmentoma* MacKay y MacKay (1997) y *Dendromyrmex* Fernandez (2002). MacKay está actualmente revisando el género para la región Neotropical, cuyo número real se aproxima a las 400 especies.

Referencias:

- Fernandez, F. 2002. Revision de las hormigas *Camponotus* del subgenero *Dendromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 42(4): 47-101.
- Hashmi, A. A. 1973. A revision of the Neotropical ant subgenus *Myrmothrix* of genus *Camponotus*. *Studia Entomologica* 16: 1-140.
- MacKay, W. P. 1997. A revision of the Neotropical ants of the genus *Camponotus*, subgenus *Myrmostenus* (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99(1): 194-203.



Pheidole subarmata

← 1 mm →



Camponotus sp.

← 1 mm →

Género Strumigenys

Hormigas hanitantes de hojarasca en donde depredan numerosos invertebrados tales como collembolas, protura y diplura mediante sus mandíbulas tipo trampa Revisión en Bolton (2000) Se han descrito 82 especies para la región Neotropical

Referencias:

Bolton, B 2000 The ant tribe Dacetini *Memoirs of the American Entomological Institute* 65(parts I+II) 1- 1065

Género Crematogaster

La superficie dorsal del tergo abdominal permite reconocer a este género (y la tribu) de los demás Myrmicinae En vista dorsal el gaster en forma de corazón En la naturaleza muchas obreras andan con el gaster alzado y proyectado hacia adelante Se han descrito más de 200 especies, subespecies y variedades para la región Neotropical Longino (2003) revisa las especies de Costa Rica, proponiendo sinonimias y nuevas especies

Referencias:

Longino, J T 2003 The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica *Zootaxa* 151 1- 150



Stenimigenys louisianae

1 mm



Crematogaster distincta

1 mm

Género Ectatomma

El género fue revisado por Kugler y Brown (1982), ambos trabajos presentan claves pero el último, además de ser el más actualizado, está ilustrado con imágenes de microscopía electrónica de barrido. Lattke (1994) presenta una caracterización del género. Se encuentran en bosques y sabanas, tanto húmedos como secos y pueden ser muy conspicuas y abundantes. Son depredadores generalizados de diversos artrópodos y anélidos y también recolectan líquidos azucarados como las secreciones de homópteros y nectarios, o líquidos de frutas. Los nidos son terrestres con una abertura de entrada. Este género está distribuido desde el sur de México hasta el norte de Argentina. La mayoría de las 12 especies reconocidas son de Suramérica.

Referencias:

Kugler, C y W L Brown Jr 1982 Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 24 1-8

Lattke, J E 1994 Phylogenetic relationships and classification of the Ectatommini. *Entomologica Scandinavica* 25 105-119

Género Discothyrea

Hay siete especies conocidas en la región Neotropical pero identificarlas es complicado por el reducido tamaño de estas hormigas y porque la clave más reciente Borgmeier (1949) se fundamenta en caracteres difíciles y de dudosa confiabilidad como longitudes de diversas partes del cuerpo y el número de artejos antenales. Estas pequeñas hormigas hacen sus nidos en la hojarasca y son depredadores de huevos de artrópodos. Brown (1979)

El género se encuentra en zonas boscosas húmedas principalmente tropicales del hemisferio sur, en América están distribuidas desde el sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina.

Referencias:

Börgmeier, T 1949 Formigas novas ou pouco conhecidas de Costa Rica e da Argentina. *Revista Brasileira de Biologia* 9 201-210

Brown, W L Jr 1979 A remarkable new species of *Proceratum* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 86 337-346



Ectatomna ruidum

1mm



1mm

Discaltryx neotropica

Género Atta

Hormigas polimórficas, con el cuerpo cubierto de espinas y tubérculos. El mesosoma presenta tres pares de espinas y el pecíolo, pospecíolo y primer segmento del gaster no poseen tubérculos como en *Acromyrmex*. Estas hormigas son muy conspicuas en las tierras bajas desde Texas a Argentina, donde forman las conocidas filas de obreras transportando pedazos de hojas. Se les llama arrieras, parasol, cortadoras de hojas o *sauvas*. Utilizan hojas, frutos, tallos y partes de flores para el cultivo de los hongos que constituyen su alimento. Weber (1972). Por esta razón tienen gran importancia económica, bien sea como enriquecedores del suelo o como plagas al diezmar algunos cultivos. Lofgren y Vander Meer (1986).

Referencias:

- Weber, N. A. 1972. *Gardening Ants, The Attines*. Amer. Phil. Soc., Philadelphia.
- Lofgren, C. S. y R. K. Vander Meer, eds. 1986. *Fire Ants and Leaf-cutting Ants, Biology and Management*. Westview Press.

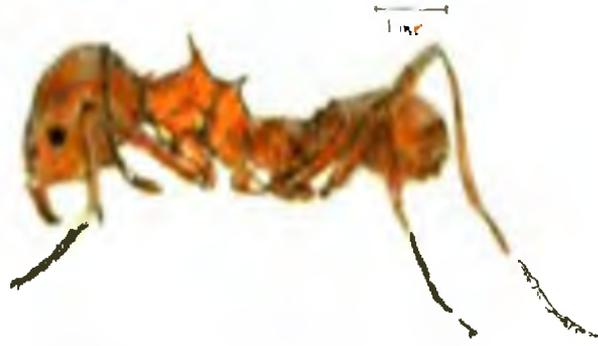
Género Hypoponera

No hay revisión para ninguna fauna, solamente descripciones aisladas para hormigas muy monótonas desde el punto de vista morfológico. La situación se complica más aún por que las reinas ergatóides suelen parecerse a las obreras de otras especies.

Los nidos se encuentran principalmente en bosques húmedos, también en bosques secos, especialmente en la hojarasca y dentro de madera en descomposición, tanto en pequeñas ramas huecas como en troncos. Se encuentran debajo de musgo, corteza arbórea, piedras y hojarasca ya que es el tercer género más común en muestras de hojarasca. Ward (2000). Aparentemente son predadoras generalizadas, sin embargo su biología es desconocida. El grupo está distribuido en todo el trópico y zonas templadas algo cálidas. En América se ha encontrado desde el norte de los Estados Unidos, aunque es más común desde el sur de Virginia hasta el norte de Argentina.

Referencias:

- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp. 99-121. en: D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.



Atta sexdens



Hypoponera sp.



Lasius niger

1 mm