

REDES TROFICAS DE LOS ARTROPODOS ASOCIADOS A LAS SEMILLAS DE DOS LEGUMINOSAS (EXÓTICA Y NATIVA) E INCIDENCIA EN SU GERMINACION

ANA MARÍA SANABRIA SILVA

Trabajo de grado para optar por el título de ecóloga

**Directora
Angela R. Amarillo-Suárez, Ph.D
Departamento de Ecología y Territorio
Pontificia Universidad Javeriana**

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES
CARRERA DE ECOLOGÍA
BOGOTÁ
NOVIEMBRE DE 2013**

Dedicatoria

A mi hijo Joaquín, mi motor,
mi fuerza, mi inspiración

Agradecimientos

A Dios, pues en él pongo mi fé y todos mis sueños.

A mis padres, Alfonso Sanabria y Sandra Silva, quienes han sido siempre un apoyo incondicional en todos mis proyectos. Sé que este es también un logro de ustedes.

A mi esposo Iván Cuellar, mi mano derecha, mi amigo y mi respaldo.

A mis hermanos Alejandra Sanabria y Alfonso Sanabria que siempre han estado conmigo, en las buenas y en las malas.

A la Profesora Ángela Amarillo por todas sus enseñanzas, su paciencia y su apoyo.

A mi amiga y colega Laura Eraso por sus consejos y por acompañarme en todo este proceso

A Blanca Andrea Rodríguez por su ayuda en la identificación taxonómica y su compañía en el laboratorio.

Tabla de Contenido

1. Manuscrito
2. Anexos
 - 2.1 Marco teórico y antecedentes
 - 2.2 Área de estudio
 - 2.3 Materiales y métodos
 - 2.4 Referencias citadas
 - 2.5 Lineamientos de publicación según revista *Universitas Scientiarum*

1. Manuscrito

REDES TROFICAS DE LOS ARTRÓPODOS ASOCIADOS A LAS SEMILLAS DE DOS LEGUMINOSAS (EXÓTICA Y NATIVA) E INCIDENCIA EN SU GERMINACION

TROPHIC NETWORKS OF ARTHROPODS ASSOCIATED TO THE SEEDS OF TWO SPECIES OF PLANTS (EXOTIC AND NATIVE) AND THEIR IMPACT ON GERMINATION

ANA M. SANABRIA-S. Pontificia Universidad Javeriana EAR. ana.sanabria13@gmail.com*

Título corto: Redes tróficas de leguminosas (Exótica y Nativa)

Trophic networks of two species of plants (Exotic and Native)

Palabras Clave: red trófica, especie exótica, especie nativa, germinación, brúquido, parasitoide.

Key Words: trophic network, exotic species, native species, germination, bruchid, parasitoid.

Tipo de artículo: Artículo Original

Resumen

Las especies exóticas son aquellas que se han establecido en lugares por fuera de su rango de distribución debido a diferentes procesos de colonización. Dentro de las especies exóticas, las especies invasoras se consideran la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial lo que constituye un factor de riesgo frente a ecosistemas frágiles. En Colombia, el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más transformados por la acción humana por la expansión de la frontera agrícola y el cambio de bosque nativo por praderas de pastoreo para ganadería, a lo que se suma la introducción de especies exóticas como *Leucaena leucocephala* que fue introducida para ser utilizada como cerca viva y como forraje para el ganado. Esta especie ha sido catalogada como especie de alto riesgo de invasión.

Los objetivos de este estudio fueron comparar la complejidad y estructura de las redes tróficas de artrópodos asociados a las semillas de dos especies de leguminosas, una nativa (*Senegalia riparia*) y una exótica (*Leucaena leucocephala*), evaluar el potencial de germinación de las semillas,

de las dos especies cuando han sido consumidas Brúquidos (Coleóptera), quienes en su etapa larval se desarrollan dentro de la semilla.

Se encontraron un total de 16 especies de artrópodos asociados a las semillas de ambas especies (exótica y nativa). Sin embargo, la red de la especie nativa es mucho más densa y compleja debido a la presencia de más especies de Hymenoptera parasitoides. Se encontraron 4 especies de artrópodos presentes en las dos redes, las cuales pueden actuar como vínculo para integrar a la especie exótica en la red trófica de las especies nativas del lugar.

Las semillas con el menor porcentaje de germinación fueron las de la especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquidos y la que tuvieron un porcentaje más alto fueron las semillas de la especie nativa que no poseía orificio, esto debido a que el brúquido se alimenta del endospermo de la semilla volviéndola inviable. Sin embargo algunas semillas de la especie exótica pudieron germinar porque el orificio que ocasionó la emergencia del brúquido facilitó la entrada del agua y por ende el proceso de germinación.

Abstract

Exotic species are those that are established in places outside their original range because of different processes of colonization. Among the exotic species, invasive species are considered the second leading cause of biodiversity loss worldwide which is a risk factor in fragile ecosystems. In Colombia, the tropical dry forest ecosystem is one of the most transformed by human action due to the expansion of the agricultural frontier and the change of native forest for grazing pastures for livestock, which adds to the introduction of alien species as *Leucaena leucocephala* was introduced to be planted as a living fence and fodder for livestock. This species has been listed as a species at high risk of invasion.

The objectives of this study were to compare the complexity and structure of arthropod food webs associated with seeds of two legume species, one native (*Senegalia riparia*) and one exotic (*Leucaena leucocephala*), evaluating the potential for seed germination, of the two species have been consumed by bruchids (Coleoptera), who in their larval stage develop within the seed. We found a total of 16 species of arthropods associated to seeds of both species (exotic and native). However, the native network is more dense and complex due to the presence of additional species of Hymenoptera parasitoids. Found 4 arthropod species present in the two networks, which can act as a link to integrate the alien species into the trophic network of species native to the area.

Seeds with the lowest percentage of germination of the species were native with hole product by bruchid emergence and they had a higher percentage were the seeds of native species had not hole, this because the feeding bruchid seed endosperm making it unviable. However, some exotic seeds could germinate because the hole facilitated the entry of water and hence the germination process.

Resumo

As espécies exóticas são aquelas que estão em lugares fora da sua gama de diferentes processos de colonização. Entre as espécies exóticas, espécies invasoras são consideradas a segunda maior causa de perda de biodiversidade em todo o mundo, que é um fator de risco versus ecossistemas frágeis. Na Colômbia, os ecossistemas de floresta tropical seca é uma das mais transformado pela ação humana, devido à expansão da fronteira agrícola ea mudança de floresta nativa por pastagens para o gado, o que contribui para a introdução de espécies exóticas como *Leucaena leucocephala* foi introduzido a ser plantada como cerca viva e forragem para o gado . Esta espécie foi listada como uma espécie com alto risco de invasão. Os objetivos deste estudo foram comparar a complexidade e estrutura de artrópodes teias alimentares associados às sementes de duas espécies de leguminosas, um nativo (*Senegalia riparia*) e exóticas (*Leucaena leucocephala*), avaliando o potencial de germinação das sementes, das duas espécies foram consumidos quando bruquídeos (Coleoptera), que em sua fase larval se desenvolvem no interior da semente.

Encontramos um total de 16 espécies de artrópodes associados às sementes de ambas as espécies (nativas e exóticas). No entanto, a rede nativa é mais denso e mais complexo devido à presença de espécies adicionais de Hymenoptera parasitóides. Encontrados 4 espécies de artrópodes presentes nas duas redes, que pode atuar como um elo para integrar as espécies exóticas na cadeia alimentar de espécies nativas para a área.

Sementes com o menor percentual de germinação das espécies foram orifício produto surgimento bruquídeo nativa e eles tiveram um maior percentual foram as sementes de espécies nativas não tinha buraco, isso porque o bruquídeo alimentação endosperma de sementes tornando inviável. No entanto, algumas sementes podem germinar exóticos porque o buraco que causou o aparecimento de bruquídeo facilitada a entrada de água e, portanto, o processo de germinação.

Introducción

Las especies exóticas son aquellas que se han establecido en otro lugar por fuera de su rango de distribución como efecto intencional o accidental de la acción humana (Richardson *et al.* 2011) por procesos de colonización de nuevas áreas, el establecimiento de centros urbanos y la búsqueda de seguridad alimentaria (Gutiérrez 2006). Esto ha traído como consecuencia el inicio de un proceso de homogenización de la biodiversidad en el mundo (Olden y Poff 2003).

Dentro de las especies exóticas existen las especies invasoras, que se consideran la segunda causa de pérdida de biodiversidad y uno de los principales motores de cambio en los ecosistemas (McNeely 2001), pues estas especies pueden modificar la dinámica hídrica, alterar regímenes de fuego y ciclos de nutrientes, entre otros (Baptiste *et al.* 2010). Adicionalmente múltiples estudios han evidenciado que las especies vegetales invasoras afectan la composición, estructura y función de los ecosistemas en los que se establecen (Pauchard *et al.* 2008, Schüttler y Karez 2008, Richardson y Rejmánek 2011).

Cuando una especie de planta exótica es introducida a un ecosistema, establece interacciones con las especies y con las condiciones abióticas del lugar. De esto depende su establecimiento, pues interactúa con los herbívoros y demás integrantes de la red trófica, los cuales pueden o no integrar esta nueva especie al ecosistema (Simao *et al.* 2010).

Existen hipótesis que explican la forma en que las especies de plantas invasoras se establecen en los ecosistemas a los que llegan. Una es la hipótesis de “liberación de enemigos” (ERH – siglas en inglés), que propone que las especies de plantas cuando son introducidas a una región exótica experimentan una disminución en la regulación de los herbívoros y otros enemigos naturales, generando un aumento rápido en su distribución y abundancia (Agrawal *et al.* 1999, Redman *et al.* 2001). En contraste con la ERH, la hipótesis de resistencia biótica propone que las especies nativas juegan un papel muy importante en el proceso de invasión, pues son éstas quienes regulan el éxito de dicho proceso a través de interacciones como la competencia (Seabloom, *et al.* 2003, Levine 2004). Esto no quiere decir que las comunidades nativas sean capaces de repeler todas las invasiones potenciales, sino que algunas exóticas no logran establecerse debido a las interacciones con las especies residentes (May & MacArthur 1972, Kennedy *et al.* 2002). Por otra parte, podría suceder que al no tener una historia de

coexistencia con los enemigos nativos del lugar al que llegan, las especies exóticas no tienen en algunos casos mecanismos de defensa efectivos (Hokkanen & Pimentel 1989; Colautti et al. 2004).

Las redes ecológicas pueden ilustrar cómo interactúan las especies exóticas con las especies del lugar al que fueron introducidas. Cuando las especies de una comunidad interactúan entre sí, forman una compleja red donde cada una de las especies se conecta con otras (Waser & Ollerton, 2006), dichas interacciones han tenido una gran importancia en el proceso de diversificación de la vida sobre la tierra (Thompson 1994, Schluter 2000). Muchas de las plantas del mundo tienen lazos estrechos con los animales pues ellos son los que polinizan sus flores o dispersan sus semillas. Estas interacciones que pueden ser de tipo mutualista o antagonista varían entre especies y ecosistemas (Thompson, 2006). Es así como la estructura de las redes ecológicas puede ser utilizada para evaluar la magnitud y la importancia de las relaciones en un ecosistema, en especial los niveles tróficos, que ilustran la dinámica de los patrones de flujos de energía y materia entre los constituyentes de una comunidad (Link 2002).

Otro elemento importante en el proceso de establecimiento de las plantas exóticas en una comunidad receptora es la efectividad en el proceso de germinación de sus semillas, en donde nuevamente factores bióticos o abióticos pueden facilitarla o restringirla

Leucaena leucocephala (especie invasora) y *Senegalia riparia* (especie nativa) poseen una testa dura e impermeable, resistente a la abrasión y están recubiertas por una capa de cera (Van-Standen et al., 1989, Orozco-Almanza et al., 2003). En Colombia, coexisten en hábitats secos que corresponden a ecosistemas de bosque seco tropical, un ecosistema con alto número de endemismos pero altamente transformado debido a la conversión de coberturas originales a extensas zonas agrícolas y asentamientos humanos. Los brúquidos que se alimentan de las semillas de estas especies tienen su ciclo de vida dentro de éstas (Salas et al. 2001; Orozco-Almanza et al., 2003). Por esta razón, muchos estudios afirman que dicho ataque afecta a las semillas volviéndolas inviables. Se ha registrado que para el caso de las especies de leguminosas la probabilidad de germinación se puede reducir de un 90 a un 100% cuando éstas son predadas por los brúquidos (Orozco-Almanza et al., 2003). Sin embargo estudios como el de Takakura (2002) muestran que el daño que sufren las semillas puede favorecer la germinación de la planta, pues el brúquido provoca la escarificación mecánica de la semillas favoreciendo la entrada de agua y por lo tanto el proceso de germinación.

Es así como este estudio tuvo como primer propósito describir la forma en que una especie invasora, *L. leucocephala*, se relaciona con la comunidad del ecosistema al que fue introducida y en el que se estableció, analizando la variación de la diversidad taxonómica y funcional de las redes tróficas de artrópodos que estas plantas sustentan, principalmente comedores de semillas y sus enemigos naturales y comparando estos factores con una especie nativa *S. riparia*. Así, además del análisis de diversidad clásico se realizaron diagramas y análisis de las redes ecológicas que tienen como sustento las especies estudiadas.

En segundo lugar, se evaluó hasta qué punto el daño producido a las semillas de estas dos especies por los brúquidos asociados favoreció o no la germinación y viabilidad de las semillas.

Materiales y métodos

Organismos de estudio:

Leucaena leucocephala (Lam): Es una mimosácea semicaducifolia originaria de Guatemala, Honduras, El Salvador y el sur de México adaptada a una gran variedad de sitios en tierras bajas. Ha sido plantada en muchos países por fuera de su rango de distribución y particularmente en Colombia se introdujo a ecosistemas de bosque seco (Baptiste et al. 2010) para ser utilizada como cerca viva y forraje para el ganado (CATIE 1991). Esta es una especie catalogada en el país como de alto riesgo de invasión debido a su amplia y rápida distribución en el territorio (Baptiste et al. 2010).

Puede encontrarse en forma de árbol o arbusto caducifolio, mide entre 3 y 12 m de altura y posee un DAP de hasta aproximadamente 25 cm. La copa es redondeada y ligeramente abierta. Sus semillas están contenidas en vainas oblongadas, estipitadas, dispuestas en capítulos florales de 30 o más vainas de 11 a 25 cm de largo. El color de la vaina cuando está madura es café y cuando están inmaduras es verde. Cada vaina contiene alrededor de 15 a 30 semillas, ligeramente elípticas que miden entre 0,5 a 1 cm de largo por 3 a 6 mm de ancho y son aplanadas de color café brillante. Están cubiertas por una cera que dificulta la absorción de agua durante la germinación (Zárate 1987). Es abundante en bordes de caminos y cercas vivas.

Senegalia riparia (Kunth): Esta mimosácea posee un rango de distribución que va desde México hasta Suramérica, por lo que se considera en Colombia como una especie nativa. Puede encontrarse como árbol o arbusto de 4 a 10 m de altura. Posee ramas cilíndricas o

subanguladas, muy delgadas con espinas pequeñas de 1 a 3 mm de largo en forma de gancho y dispersas a lo largo del tallo. Posee hojas bipinnadas alternas. La inflorescencia es en capítulos dispuestos en panículas terminales. Las flores son blancas muy pequeñas y los frutos tipo legumbre aplanados y lineares, de 10-15 por 1-2,5 cm de color café. Las semillas son de color café, aplanadas, miden entre 0.3 a 0.8 cm de largo por 2 a 5 mm de ancho. Es abundante en bordes de caminos y en las riveras de quebradas y ríos.

Escarabajos Brúquidos: Son coleópteros pertenecientes a la subfamilia Bruchinae (Chrysomelidae) conocidos como “escarabajos de las semillas”. Cuando se encuentran en estado larval se alimentan de la semilla de alrededor de 34 familias de plantas en su mayoría leguminosas (Romero & Johnson 2004) causando en algunos casos daños del 50% y en casos extremos hasta del 100% (Romero 2002). En este grupo se conocen varias especies como plagas primarias pues pueden producir daños en granos almacenados. El ciclo de vida de las especies de esta subfamilia es muy similar e inicia cuando el adulto deposita un huevo sobre o dentro de la semilla, posteriormente de ese huevo eclosiona la larva primaria quien comienza la búsqueda del alimento, esta larva se convierte en una larva secundaria la cual carece de patas, el movimiento de esta larva es casi nulo ya que tiene el alimento a su alcance. Cuando la larva termina su alimentación se convierte en adulto y sale de la semilla para terminar su ciclo de vida buscando la reproducción y posteriormente la hembra busca la planta huésped para realizar la oviposición e iniciar nuevamente el ciclo (Yus Ramos 1976).

Hymenoptera parasitoides: El orden Hymenoptera es uno de los más diversos y abundantes. Comprende las abejas, hormigas y avispas. Tiene importancia económica dado que muchas de sus especies son controladores naturales de plagas, polinizadoras y productoras de miel (La Salle & Gauld 1993). La mayoría de los himenopteros son solitarios y de hábito parasitoide. Los parasitoides tienen como estrategia para asegurar su progenie depositar el huevo dentro de un organismo vivo conocido como hospedero, que durante este proceso generalmente muere.

Estos insectos en su mayoría son voladores activos que pueden localizar a un hospedero en cualquier hábitat guiándose por medio de señales que pueden ser de tipo químico, fotosensorial, termosensorial o táctil (Campos 2001).

Se puede afirmar que todos los brúquidos presentan una o varias especies de parásitos. Los que parasitan son himenópteros endoparásitos entomófagos pertenecientes a las superfamilias *Chalcidoidea* e *Ichneumonoidea*. El proceso de parasitismo comienza con una previa exploración de la hembra del parásito en las vainas de la leguminosa, allí palpa con las antenas la superficie y al detectar la presencia de huevos, la hembra introduce el oviscapto a través del corion y deposita el huevo. La larva se desarrolla en el interior del cuerpo del embrión y se alimenta de los tejidos de la larva del brúquido hasta que esta finalmente muere. Cuando el parasitoide es adulto abandona el cuerpo de la larva hospedera y abandona la semilla de la que se alimentaba el brúquido (Yus Ramos, 1976).

Área de estudio: El muestreo se realizó en un potrero de aproximadamente 115.50 m² de extensión, ubicado en la rivera del río Sumapaz sobre la vía que conduce del municipio de Melgar a El Espinal, en el departamento del Tolima (Colombia) a los 4°15'06"N y 74°44'56"O, a 323 msnm. Este potrero se emplea para ganadería y en él se encuentran especies características del valle seco del río Magdalena como *Pithecellobium dulce*, *Pseudosamanea guachapele* y *Parkinsonia aculeata*. *Senegalia riparia*, la especie nativa empleada en este estudio se encontró asociada a la franja de borde del río y *Leucaena leucocephala*, la especie exótica, estaba dispuesta como cerca viva separando el potrero de la carretera.

Muestreo: En el mes de mayo de 2013 se realizó una visita al área de estudio con el fin de identificar una zona con parche de bosque seco tropical con los requerimientos deseados: la presencia de la especie de leguminosa exótica (*Leucaena leucocephala*) y de una especie nativa que fuera simpátrica con la exótica y presentara características fenológicas similares. Con estas características se identificó *Senegalia riparia*. Así se estableció el parche de donde se tomaron las muestras durante dos visitas realizadas los días 5 de junio y 2 de agosto de 2013. Debido a que en la primera visita solo se encontraron semillas de la especie exótica se colectaron las semillas de *Leucaena leucocephala* y en la segunda las de *Senegalia riparia*. Las semillas se recolectaron en bolsas plásticas con cierre hermético con una capacidad de un galón. Éstas se llenaron completamente con las vainas maduras de las plantas. Se llenaron 5 bolsas por especie que fueron transportadas al laboratorio.

Artrópodos asociados a las especies de leguminosas y estructura de redes tróficas: De las vainas maduras de las dos especies estudiadas se sacaron todas las semillas recolectadas en campo y se seleccionaron 100 de cada especie que se dispusieron de forma individual en cajas de petri de 5.8 cm de diámetro. Las semillas restantes de cada bolsa se dispusieron masivamente en recipientes más grandes. Todas las semillas se incubaron en cámaras ambientales a 28°C y 70% de humedad relativa.

Durante el proceso de incubación se revisaron cada 24 horas las cajas de petri y los recipientes con las semillas restantes, recolectando todos los insectos que de allí emergieron y preservándolos en frascos herméticos con alcohol debidamente etiquetados. Los insectos se identificaron taxonómicamente asignando también su gremio trófico en base a revisión bibliográfica según fuera comedor de semilla o parasitoide. Las identificaciones de los insectos se realizaron con las claves de Borror & White (1970), Wharton, Marsh & Sharkey (1998), Fernández y Sharkey (2006)

Para las dos especies de leguminosas estudiadas se estableció la riqueza específica (S) de los artrópodos que emergieron, entendida como el número de especies por gremio trófico.

Para la construcción de las redes tróficas asociadas a cada especie vegetal se realizó un listado de especies encontradas precisando el gremio trófico al que pertenecían de acuerdo con lo registrado en la literatura. Se construyeron dos tipos de matrices. Una matriz de adyacencia para cada especie de leguminosa en donde se muestra la relación entre las especies que emergieron. Se representó con 1 la relación trófica entre la especie de la columna y la especie de la fila. Con 0 se representó la ausencia de relación. La estructura de las redes resultantes se analizó con los parámetros de densidad, centralidad, intermediarismo y niveles tróficos (Borgatti 2002). La densidad es un indicador que muestra el porcentaje de la densidad de la red, indicando su alta o baja conectividad. Este indicador es el cociente entre el número de relaciones existentes con las posibles relaciones. La centralidad hace referencia al grado de importancia que tiene un nodo de acuerdo a su conectividad en la red. El grado de centralidad se divide en grados de entrada, que es la suma de las relaciones hacia un nodo por otros, en este caso, el número de especies que consume dicha trofoespecie, y grados de salida que es la suma de las relaciones que un nodo tiene con el resto; en este caso, el número de trofoespecies

que consumen a cierta trofoespecie. El intermediarismo analiza la red completa y los nodos, y corresponde a la posibilidad que tiene un nodo para intermediar las comunicaciones entre pares de nodos. Los niveles tróficos son las categorías en las que se clasifican los seres vivos según su forma de obtener materia y energía (Link 2002).

El segundo tipo de matriz de atributos se realizó combinando las dos especies (nativa y exótica) en una sola matriz y posteriormente asignando atributos según origen de la especie vegetal (exótica/nativa) y el gremio trófico del artrópodo emergido (comedor de semillas, parasitoide, predador, herbívoro, descomponedor). La estructura de la red se analizó con los mismos parámetros (centralidad, densidad, intermediarismo y niveles tróficos).

Para este análisis de redes se empleó el programa UCINET (Borgatti, S.P., Everett, M.G. and Freeman, L.C. 2002.) y para la visualización de las redes se empleó Net Draw (Borgatti, S.P. 2002).

Viabilidad y germinación de semillas: Se escogieron 50 semillas de cada una de las dos especies (nativa y exótica) de las cuales 25 de ellas presentaron orificio indicativo de la emergencia de un brúquido y 25 no poseían orificio de ninguna naturaleza. De cada tratamiento se hicieron 2 réplicas, se especificó cada uno de los tratamientos para las dos réplicas: especie nativa sin orificio de ninguna naturaleza (NSO), especie nativa con orificio indicativo de la emergencia de brúquido (NCO), especie exótica sin orificio de ninguna naturaleza (ESO) y especie exótica con orificio indicativo de la emergencia de brúquido (ECO).

Estas semillas se dispusieron en frascos germinadores individuales con 10 ml de agua en su interior y con una fina capa de algodón que recubría la superficie del frasco, dejando una mecha del algodón en contacto permanente con el agua con el fin de mantener la humedad. Éstas fueron llevadas a cámaras ambientales a 28°C y 70% de humedad relativa con 12 horas luz y 12 horas noche. Cada 24 horas se revisaron registrando: fecha de siembra, fecha de aparición de la radícula, del tallo, de cotiledones, del primer par de hojas verdaderas y de la extensión completa del primer par de hojas verdaderas, longitud de la radícula y longitud del tallo al momento de la extensión total de las primeras hojas verdaderas.

En primer lugar, se analizó el potencial de germinación y viabilidad de las semillas exóticas y nativas predadas por brúquidos y sin predación. Para esto se aplicaron varios parámetros germinativos con base en los trabajos de Enriquez et al. (2004), Piedrahita (1997), y Piedrahita (1998): Potencia germinativa (Pg), entendida como el cálculo del porcentaje de germinación total, el índice de geminación (IG), una medida del tiempo de germinación en relación con la capacidad germinativa representada por :

$$IG = \frac{\sum(n_i t_i)}{N}$$

Donde:

IG: índice de germinación, n_i : número de semillas germinadas en el día, t_i : número de días después de la siembra, N: total de semillas sembradas.

También se estimó la velocidad de germinación que es la relación entre el número de semillas germinadas y el tiempo de germinación

$$M = \frac{\sum(n_i)}{t}$$

Donde:

M: velocidad de germinación, n_i : número de semillas germinadas en el día, t: tiempo de germinación desde la siembra hasta la de germinación de la última semilla.

Estos índices se aplicaron a cada uno de los 4 tratamientos (exótica y nativa con orificio producto de la alimentación de brúquidos y sin orificio). Los resultados se compararon mediante un análisis de varianza.

En segundo lugar, se comparó entre tratamientos y entre especies de leguminosas el tiempo de aparición de las siguientes estructuras: radícula, cotiledones, hojas verdaderas y hojas verdaderas extendidas y la longitud del tallo y de la radícula al momento de la extensión de las hojas verdaderas. Las comparaciones se hicieron mediante una prueba de análisis de varianza con el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 2013) y las gráficas se realizaron con el programa SlideWrite Plus, Versión 7.

Resultados

Especies asociadas a las semillas de leguminosas y estructura de redes tróficas: La riqueza de especies asociadas a las semillas de la especie exótica *L. leucocephala* fue de 16, y la de la especie nativa *S. riparia* fue también de 16 especies. Por gremios tróficos se encontraron más brúquidos y parasitoides en *S. riparia* e igual número de depredadores (Araneae) en las dos especies (Tabla 1.)

La red trófica de las especies asociadas a la especie exótica *Leucaena leucocephala* está compuesta por 16 nodos, la densidad de la red es del 15.8% ($SD \pm 0.36$). Los nodos con Mayor grado de salida fueron los de Araneae MT1 y MT2. Y los nodos con mayor grado de entrada fueron *A. macrophthalmus* y Coleoptera MT1. En promedio, los grados de salida fueron de 2.37, ($SD \pm 4.84$); y los grados de entrada fueron 2.37 ($SD \pm 1.4$). En esta red se encontraron 38 relaciones. El grado de centralización de salida es del 89.778% y el de entrada es de 25.778%. Para esta red el grado de intermediación fue 0 para todas las especies (Figura 1a).

La red trófica de especies asociadas a las semillas de la especie nativa *Senegalia riparia* está compuesta, al igual que la exótica, por 16 nodos, la densidad de la red es del 22%, ($SD \pm 0.41$). Los nodos con mayor grado de salida son Araneae MT3 y Coleoptera MT5. Y los nodos con mayor grado de entrada son *S. limbatus*, Coleoptera MT1 y *S. pruininus*. En promedio, los grados de salida fueron de 3.31, con una desviación estándar de 4.45; y los grados de entrada fueron 3.31 ($SD \pm 3.07$). En esta red se encuentran 53 relaciones. El grado de centralización de salida es del 83.11% y el de entrada es de 47.556%. Para esta red el grado de intermediación es 0.11 para las especies de Hymenoptera parasitoides presentes en la red (Figura 1b).

La matriz de adyacencia arrojó una red con una densidad de 11,5%, con una desviación estándar de 0.31. Los nodos con mayor grado de salida son Araneae MT3, Araneae MT2, Araneae MT1 y Coleoptera MT5, y los nodos con mayor grado de entrada son *S. limbatus*, Coleoptera MT1 y *S. pruininus* y *A. macrophthalmus*. En promedio, los grados de salida fueron de 6.07, con una desviación estándar de 4.45. El grado de centralización de salida es del 35.6%.

Para esta red el grado de intermediación es 2.27 para las especies de Hymenoptera MT1 y MT2, para la especie Hymenoptera MT4 es de 1.77, para la especie Araneae MT3 es de 1.0, por último para las especies Araneae MT3, Coleoptera MT5 y Hymenoptera MT6, MT5, MT7, MT8, MT9 el grado de intermediación es 0.11. (Figura 2)

Viabilidad y germinación de semillas:

Parámetros germinativos: Al comparar los diferentes tratamientos se encontró que el porcentaje de germinación más alto lo presentaron las semillas de la especie nativa sin orificio de emergencia de brúquidos, seguido por la germinación de la especie exótica *L. leucocephala* con orificio de emergencia de brúquidos. El índice de germinación más bajo lo presentaron las semillas de la especie nativa con orificio de emergencia de brúquidos (Tabla 2). La velocidad de germinación (M) fue más alta en el tratamiento NSO, y más baja en el tratamiento NCO. El mismo patrón se presentó con los resultados del índice de germinación, donde el más alto fue el del tratamiento NSO, seguido por ECO y ESO; el más bajo lo presentó el tratamiento NCO (Tabla 2).

El porcentaje de semillas que presentó hongos durante el proceso de germinación en el tratamiento NSO fue del 20%, en el tratamiento NCO fue del 90%, en el tratamiento ESO fue del 70% y por último en el tratamiento ECO fue del 60%.

Tiempo de aparición de estructuras durante la germinación: Se encontraron diferencias significativas en el tiempo de aparición de la radícula entre los tratamientos (Tabla 3). Esas diferencias se dan específicamente entre NSO y NCO (ANOVA $F_{(3,63)}=5.9, p=0.0012$). El tiempo de aparición de la radícula fue menor para ECO seguido por NSH siendo el máximo para el tratamiento NCO (Figura 3a). En el caso del tiempo de aparición del tallo, se encontraron también diferencias significativas entre los tratamientos NSO y NCO (ANOVA, $F_{(6,9)} = 4.445, p = 0.00152$). El tiempo de aparición del tallo fue menor para el tratamiento ECH y el mayor tiempo fue para el tratamiento NCO (Figura 3b) El tiempo de aparición de los cotiledones fue significativamente menor en el tratamiento NSO y mayor en el tratamiento NCO. (Figura 3c). La aparición y extensión de las hojas verdaderas demoró menos en los tratamientos NSO y ECO y más en los tratamientos ESO y por último NCO. (Figura 3d.) Al comparar la longitud del tallo y de la radícula entre los tratamientos no se encontraron diferencias significativas.

Discusión

Las interacciones planta- animal son la base para el funcionamiento de muchos ecosistemas pues de ellas depende en gran parte la reproducción y el reclutamiento exitoso de muchas especies de plantas (Levey et al 2002, Waser y Ollerton 2006). En este trabajo se estudiaron las interacciones tróficas de artrópodos asociados a las semillas de dos especies de leguminosas, una de origen exótico *Leucaena leucocephala*, y una de origen nativo *Senegalia riparia*. Se encontraron un total de 29 especies de artrópodos asociados a las semillas de leguminosas estudiadas, 16 especies asociadas a las semillas de la especie nativa y 16 especies asociadas a las semillas de la especie exótica. La densidad de la red trófica para la especie exótica fue de 15.8%, con una desviación estándar de 0.3651 y la de la especie nativa fue de 22%, con una desviación estándar de 0.41.

Los artrópodos más abundantes asociados a las semillas fueron los brúquidos, los cuales se alimentan en su etapa larval de la semilla y posteriormente emergen de ella. Por esta razón también se evaluó el efecto que tiene la emergencia de los brúquidos en la etapa posterior de germinación y viabilidad de las semillas estudiadas, donde se encontró que el porcentaje de germinación más alto lo tienen las semillas de la especie nativa que no presentan orificio producto de la emergencia de brúquidos, seguido por las semillas de la especie exótica que presentan orificio producto de la emergencia de brúquidos. El tratamiento que presentó el porcentaje de germinación más bajo fue el de las semillas de la especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquidos.

Especies asociadas a las semillas de leguminosas: Las especies exóticas tiene un gran impacto sobre la biodiversidad (Vitousek 1997, Clavero et al 2005), pues en una nueva región, estas especies pueden convertirse en invasoras las cuales se establece y dispersa en ecosistemas o hábitats naturales o seminaturales y es un agente de cambio y causa impactos ambientales, económicos o de salud pública. (Richardson et al 2005). Este es el caso de *Leucaena leucocephala*, pues en los ecosistemas de bosque seco en Colombia esta especie ha adquirido grandes abundancias en sus poblaciones a largo plazo y gran escala (Mitchell et al 2006).

Al momento de la introducción esta especie tuvo que superar los mismos filtros bióticos y abióticos que operan sobre las especies que interactúan con ella para lograr éxito en el proceso de colonización (Mitchell et al 2006). Generalmente las especies exóticas no se introducen a una nueva región junto con sus especies mutualistas y antagonistas (Grosholz 2005) por esta razón, estas especies establecen nuevas interacciones con las especies nativas en los

ecosistemas que las reciben (Richardson et al 2000, Mitchell et al 2006). Dichas relaciones pueden ser el vínculo de integración de las especies exóticas en las redes nativas. En *Leucaena leucocephala* se encontraron 16 especies de artrópodos asociados, lo que quiere decir que la introducción de esta especie ha creado nuevas oportunidades tróficas en el ecosistema receptor (Simberloff y Von Holle 1999) y se ha integrado a la comunidad local. El brúquido más abundante en las semillas de *Leucaena leucocephala* fue *Acanthoscelides macrophthalmus*. Éste es un brúquido generalista que se encuentra asociado a la especie exótica dentro de su rango de distribución de donde es también originario y por fuera de él. Por ejemplo, se ha encontrado en Sudáfrica, Australia (Olckers 2004, Raghu et al 2005) y Taiwan (Wu et al. 2007, Tuda et al. 2009) por lo que se puede inferir que este brúquido ha sido introducido accidentalmente junto con las semillas de *Leucaena leucocephala*. (Olckers 2004, Raghu et al. 2005). Aunque *A. macrophthalmus* también emplea como hospederos otras especies de leguminosas en su rango nativo (Centroamérica) (Tuda et al. 2009), no hay registros de esta especie asociada a leguminosas en Colombia ni tampoco como resultado de este estudio. Resultaría muy importante evaluar el potencial de *A. macrophthalmus* como colonizador de especies nativas de bosque seco tropical en Colombia para determinar si este brúquido puede alimentarse de otras semillas diferentes a las de su hospedero *L. leucocephala*.

Así mismo, las especies de hemípteros y arácnidos encontrados en las semillas de *L. leucocephala* son generalistas. Sin embargo los himenópteros asociados a ella son de la sub-familia Dorictinae género *Stenocorse*, los cuales son especialistas (Matthews 1974; LaSalle & Gauld 1991), por lo que se puede inferir que el proceso de colonización de *Leucaena leucocephala* ha sido exitoso. Sin embargo, al comparar gráficamente la red trófica de la especie nativa con la red trófica de la especie exótica se evidencia que aunque tienen la misma cantidad de nodos, la red nativa es más densa. Esto se debe a que se encontraron 7 especies de himenópteros especialistas asociados a las semillas de *Senegalia riparia*, los cuales parasitan las especies de brúquidos formando así múltiples interacciones.

En la figura 2 (red de adyacencia) se muestra que 4 especies se encuentran presentes en las dos leguminosas, 3 de ellas son parasitoides y una de ellas es un brúquido comedor de semillas. Estas especies actúan como un vehículo de integración de la especie exótica a la comunidad nativa (Richardson et al 2005).

Viabilidad y germinación de semillas: En hábitats secos la germinación y crecimiento de las plantas es muy limitado debido a que la disponibilidad de agua es reducida (Bower *et al* 2004). Muchas de las especies de leguminosas que habitan en el bosque seco producen semillas con una testa dura e impermeable que impiden o dificultan la germinación (Fox 2012). En este estudio, la especie exótica *Leucaena leucocephala* produce semillas de estas características. Su porcentaje de germinación para el tratamiento ESO fue de 20%, así, estas semillas germinan con mayor facilidad después del daño de su testa por brúquidos. En ambientes naturales, existen varios agentes escarificadores como fuego, inundaciones, abrasión del sol y microorganismos del suelo (Boweley 1984) y en algunos casos puede ser por medio del daño de los insectos que a veces producen orificios en la testa de las semillas (Mucunguzi 1995, Takakura 2002).

La especie nativa *Senegalia riparia* en el tratamiento NSO obtuvo el porcentaje de germinación más alto debido a que no posee una testa tan dura e impermeable en comparación con la especie exótica. Por lo tanto la entrada de agua se facilita y por ende su germinación. En contraste, el tratamiento NCO presentó el potencial de germinación más bajo. En este caso las larvas pudieron alimentarse del embrión remover gran parte del endospermo haciendo que la semilla no germinara (Camargo-Ricalde *et al* 2004). El tratamiento ECO tuvo un porcentaje de germinación del 30%. Esto quiere decir que algunas de las semillas de esta especie pudieron germinar aún después de la alimentación de los brúquidos, debido a que el destino de una semilla dañada a menudo depende del tamaño relativo de su parásito y el número de larvas por semilla (Fox *et al* 2010).

Una fuente adicional de mortalidad de las semillas en los tratamientos con orificio de emergencia lo constituyó la aparición de hongos. El porcentaje de semillas que presentaron hongo durante el proceso de germinación fue más alto en los tratamientos NCO y ECO (58%) probablemente por que la alimentación de las larvas puede crear entradas a algunos bacterios, patógenos y hongos (Chang *et al* 2011).

El tiempo de aparición de las diferentes estructuras de las plántulas en el proceso de germinación depende del tiempo que tarde la semilla en germinar, por esta razón, el tratamiento NSO el cual tiene la velocidad de germinación más alta presentó la aparición de estructuras durante la germinación en un menor tiempo. Este fenómeno también se encontró en el tratamiento ECO que tuvo una velocidad de germinación de aparición de estructuras relativamente corto. En contraste están los tratamientos NCO y ESO cuyos tiempos de

germinación fueron bajos y el proceso de aparición de las estructuras fue bastante lento. Sin embargo no existen diferencias significativas entre las longitudes de las estructuras tallo y radícula de cada una de las especies estudiadas cuando finaliza el proceso de germinación.

Conclusiones

La especie exótica *L. leucocephala* está brindando beneficios de alimentación para artrópodos nativos del Bosque Seco Tropical en Colombia, aunque en comparación con la especie nativa *S. riparia*, la red trófica de artrópodos asociados es menos compleja y tiene menos conexiones, esto debido a que es menor el número de Hymenoptera parasitoides presentes en la red exótica.

Se encontraron 4 especies de artrópodos asociados a las semillas de ambas especies (nativa y exótica), las cuales sirven como vínculo de integración de la especie exótica a las redes nativas del ecosistema receptor.

La especie que se encontró con mayor frecuencia asociada a las semillas de *L. leucocephala* fue *A. macrophthalmus*, un brúquido que pudo haber sido introducido al ecosistema estudiado accidentalmente junto con la especie vegetal pues se ha encontrado asociado a esta especie dentro de su rango de distribución natural y fuera de él.

Los brúquidos asociados a las semillas de las especies exótica y nativa, juegan un papel fundamental en el proceso de germinación de las semillas, pues en la especie nativa, después del proceso de alimentación por parte de los brúquidos en la semilla, el índice de germinación es muy bajo. Lo que quiere decir que estas se vuelven inviables. Por otro lado la especie exótica en algunos casos es favorecida por el proceso de alimentación de los brúquidos, pues al poseer una testa tan dura e impermeable es difícil la entrada de agua, fundamental para la germinación, y el orificio que producen los brúquidos facilita la entrada de agua a la semilla y si quedó endospermo después de la alimentación del brúquido es posible que esta germine.

Agradecimientos

A la Profesora Ángela Amarillo, quien fue parte fundamental de este proceso, a Blanca Andrea Rodríguez, quien me ayudo en el proceso de identificación taxonómica

Referencias

- Agrawal AA, Strauss SY, Stout MJ (1999) Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution* 53, 1093–1104
- Baptiste MP, Castaño N, Cárdenas D, Gutiérrez FP, Gil DL, Lasso CA (2010) Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 200p.
- Bowers JE, Turner RM, Burgess TL (2004) Temporal and spatial patterns in emergence and early survival of perennial plants in the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 172, 107e119.
- Borror DJ, White RE (1970) A field guide to Insects. America north of Mexico. Peterson Field Guides.
- Camargo-Ricalde, SL, Dhillion SS, Garcia-Garcia V, (2004) Phenology, and seed production and germination of seven endemic Mimosa species (Fabaceae: Mimosoideae) of the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 58, 423e437.
- Campos M (2001) Lista de los Géneros de Avispas Parasitoides Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de la Región Neotropical Biota Colombiana 2 (3) 193 – 232
- CATIE (1991) *Leucaena leucocephala* (Lam. de Wit.) Especie de árbol de uso múltiple en América central. Programa de producción y Desarrollo Agropecuario Sostenido. CATIE-ROCAP 596-0117
- Chang SM, Gonzalez E, Pardini E, Hamrick JL (2011) Encounters of old foes on a new battle ground for an invasive tree, *Albizia julibrissin* Durazz (Fabaceae). *Biological Invasions* 13, 1043e1053.
- Clavero M, García-Berthou E, (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110.

Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.*, 7, 721–733.

Enriquez EG, Suzán H, Malda G (2004) Viabilidad y germinación de semillas de *taxodium mucronatum* (Ten.) en el estado de Querétaro, México. *Agrociencia*. Vol 38. Número 003. Colegio de Postgraduados. Texcoco. Mexico.

Fernandez F, Sharkey MJ (2006) Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología.

Fox CW, Bush ML, Messina FJ (2010) Biotypes of the seed beetle *Callosobruchus maculatus* have differing effects on the germination and growth of their legume hosts. *Agricultural and Forest Entomology* 12, 353e362.

Fox CW, Wallin WG, Bush ML, Czesak ME, Messina FJ (2012) Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density. *Journal of Arid Environments* 80 (2012) 10e16

Grosholz ED (2005) Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating Historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 1088-1091.

Hokkanen HMT, Pimentel D (1989) New associations in biological control – theory and practice. *Can. Entomol.*, 121, 829–840.

Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417, 636–638.

La Salle J, Gauld I (1993) Hymenoptera: Their Biodiversity, and Their impact on the diversity of other organisms in La Salle J., I.Gauld (Eds), *Hymenoptera and Biodiversity* C.A.B. International, UK.

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.*, 7, 975–989.

Levey DJ, Silva WR, Galetti M (2002) Seed Dispersal and Frugivory. CABI, Wallingford

Link J (2002) Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar Ecol Prog Ser*. Vol. 231: 1-9pp.

May RM, MacArthur RH (1972) Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 69, 1109–1113.

Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, Gilbert GS, Hufbauer RA, Klironomos JN, Maron JL,

Morris WF, Parker IM, Power AG, Seabloom EW, Torchin ME, Vásquez DP (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.

McNeely J.A., Money H.A., Neville L.E., Scchei P. y Waage J.K. (Eds). 2001. A Global strategy on invasive alien species. UICN Gland, Switzerland, and Cambridge, UK., in collaboration with the Global Invasive Species Programme.

Mucunguzi P (1995) Effects of bruchid beetles on germination and establishment of Acacia species. *African Journal of Ecology* 33, 64e70.

Olckers T (2004). Targeting emerging weeds for biological control in South Africa: the benefits of halting the spread of alien plants at an early stage of their invasion. *S. Afr. J. Sci.* 100, 34–40.

Olden JD and Poff NL (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162:442-460.

Orozco-Almanza M, Ponce de León-García L, Grether R, García- Moya E (2003)

Germination of four species of the genus *Mimosa* (Leguminosae) in a semi-arid zone of Central México. *Journal of Arid Environments* 55: 72-92.

Pauchard A, Langdon B y Peña E (2008) Potencial invasivo de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en bosques nativos del centro-sur de Chile: patrones y recomendaciones. Pp: 89-114

Piedrahita E (1997) Germinación de semillas de *Jacaranda copaia* bajo condiciones contrastantes de luz. Colombia. *Crónica forestal y del medio ambiente* 12: 1-4

Piedrahita E (1998) Aumento del vigor en semillas de *Pinus patula* (Schlecht. & Cham.) por el efecto de osmocondicionamiento. Colombia. *Crónica forestal y del medio ambiente* 13: 1-21.

Raghu S, Wiltshire C, Dhileepan K.(2005) Intensity of pre-dispersal seed predation in the invasive legume *Leucaena leucocephala* is limited by the duration of pod retention. *Aust. Ecol.* 30, 310–318.

Redman AM, Cipollini DF, Schultz JC (2001) Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia* 126, 380–385 DOI 10.1007/s004420000522

Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions* 17: 788-809.

Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmánek M (2000) Plant invasions- the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.

Richardson SJ, Allen RB, Whitehead D, Cars – Well FE, Ruscoe WA, Platt KH (2005) Climate and net carbon availability determine temporal patterns of seed production by *Nothofagus*. *Ecology* 86: 972-981.

Romero NJ (2002) Five new species of *Meibomeus* Bridwell from the New World with host records for them and six named species (Coleoptera: Bruchidae). *The Coleopterist Bulletin*, 56: 182-202.

Romero NJ, Johnson CD (2004) Sinopsis de los brúquidos de México (Insecta: Coleoptera), pp: 3: 758-763. In: M. Morales, A. M. G. Ibarra, A. del P. G. Rivera & S. C. Stanford (Eds). Entomología Mexicana. Sociedad Mexicana de Entomología.

Salas D, Romero-Nápoles J, García E, (2001) Contribución al estudio de los brúquidos (Insecta: Coleoptera) asociado a fabáceas arbustivas. México. Acta Universitaria 11: 26-32.

Schluter D (2000) The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford.

Schüttler. E. y C. S. Karez. (eds.). 2008. Especies exóticas invasoras en las Reservas de Biosfera de América Latina y el Caribe. Un informe técnico para fomentar el intercambio de experiencias entre las Reservas de Biosfera y promover el manejo efectivo de las invasiones biológicas. UNESCO. Montevideo, 305 pp.

Seabloom EW, Harpole WS, Reichman OJ, Tilman D (2003) Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 100, 13384–13389.

Simao M C, Flory SL, and Rudgers JA (2010) Experimental plant invasion reduces arthropod abundance and richness across multiple trophic levels. *Oikos* 119:1553–1562.

Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.

Takakura K, (2002) The specialist seed predator *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera Bruchidae) plays a crucial role in seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Functional Ecology* 16: 252-257.

Thompson JN (1994) The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.

Thompson JN (2006) Mutualistic webs of species. *Science* 312: 372-373.

Tuda M., Wu LH, Tateishi Y, Niyomdham C, Buranapanichpan S, et al., (2009). A novel host shift and invaded range of a seed predator, *Acanthoscelides macrophthalmus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), of an invasive weed, *Leucaena leucocephala*. *Entomol. Sci.* 12, 1–8.

Van- Standen J, Manning JC, Kelly KM (1989) Legumes seeds the structure: function equation. In : C.H. Stirton, and J.L. Zarucchi (eds). *Advances in Legume Biology, Monographs on Systematic Botany*, Vol. 29 Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA 417-450 pp.

Vitousek PM (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. New Zealand. *Journal of Ecology* 21: 1-16.

Waser NM, Ollerton J (2006) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.

Wharton RA, Marsh PM, Sharkey MJ (1998) *Manual para los géneros de la familia Braconidae (Hymenoptera) del nuevo mundo*. The international society of hymenopterists. Washington, DC. Edición en Español.

White RE (1983) *A Field Guide to the Beetles: Of North America*. Peterson Field Guides. USA.

Wu LH, Wu WJ, Wang CP, Chen SW (2007). A new record of bruchid beetle from Taiwan, *Acanthoscelides macrophthalmus* (Schaeffer, 1907) (Coleoptera: Bruchidae). *Plant Prot. Bull. Taiwan* 49, 75–80

Yus Ramos R (1976) Las especies de Brúquidos (gorgojos de leguminosas) de interés agrícola y fitosanitario (Col. *Bruchidae*). *Bol. Serv. Plagas*, 2: 1-35.

Zarate SP (1987) Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. With a new combination. *Phytologia* 63: 304-306

No.	ORDEN	SUPERFAMILIA	FAMILIA	SUB-FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	HÁBITO ALIMENTICIO	ORIGEN
1	Hymenoptera	Ichneumonidea	Braconide	Doryctinae	Stenocorse	MT1	Parasitoide	Exótica y Nativa
2	Hymenoptera	Ichneumonidea	Braconide	Doryctinae	Stenocorse	MT2	Parasitoide	Exótica y Nativa
3	Hymenoptera	Chalcidoidea	Eulophidae			MT3	Parasitoide	Exótica
4	Hymenoptera	Chalcidoidea	Chryseidae			MT4	Parasitoide	Exótica y Nativa
5	Coleoptera		Chrysomelidae	Bruchidae	Acanthoscelides	A. macrophthalmus	Comedor de semillas	Exótica
6	Coleoptera		Chrysomelidae	Bruchidae		MT1	Comedor de semillas	Exótica y Nativa
7	Coleoptera					MT2	Herbivoro	Exótica
8	Coleoptera					MT3	Herbivoro	Exótica
9	Hemiptera		Scutelleridae			MT1	Herbivoro	Exótica
10	Hemiptera		Miridae			MT2	Herbivoro	Exótica
11	Hemiptera					MT3	Herbivoro	Exótica
13	Lepidoptera					MT1	Polen y Nectar	Exótica
14	Aranae					MT1	Depredador	Exótica
15	Aranae					MT2	Depredador	Exótica
16	Blatodea					MT1	Descomponedora	Exótica
17	Blatodea					MT2	Descomponedora	Exótica
18	Hymenoptera	Chalcidoidea	Eupelmidae			MT5	Parasitoide	Nativa
19	Hymenoptera	Chalcidoidea	Eupelmidae			MT6	Parasitoide	Nativa
20	Hymenoptera	Chalcidoidea	Eulophidae			MT7	Parasitoide	Nativa
21	Hymenoptera	Chalcidoidea	Eulophidae			MT8	Parasitoide	Nativa
22	Hymenoptera	Chalcidoidea	Chryseidae			MT9	Parasitoide	Nativa
23	Coleoptera		Chrysomelidae	Bruchidae	Stator	S. limbatus	Comedor de semilla	Nativa
24	Coleoptera		Endomychidae			MT4	Herbivoro	Nativa
25	Coleoptera		Chrysomelidae			MT5	Depredador	Nativa
26	Coleoptera		Chrysomelidae	Bruchidae		S. pruininus	Comedor de semilla	Nativa
27	Thysanoptera		Phloeothripidae			MT1	Fungivoros	Nativa
28	Blatodea					MT3	Descomponedor	Nativa
29	Aranae						Depredador	Nativa

Tabla 1. Artrópodos asociados a las semillas de leguminosas (exótica y nativa) precisando su gremio trófico.

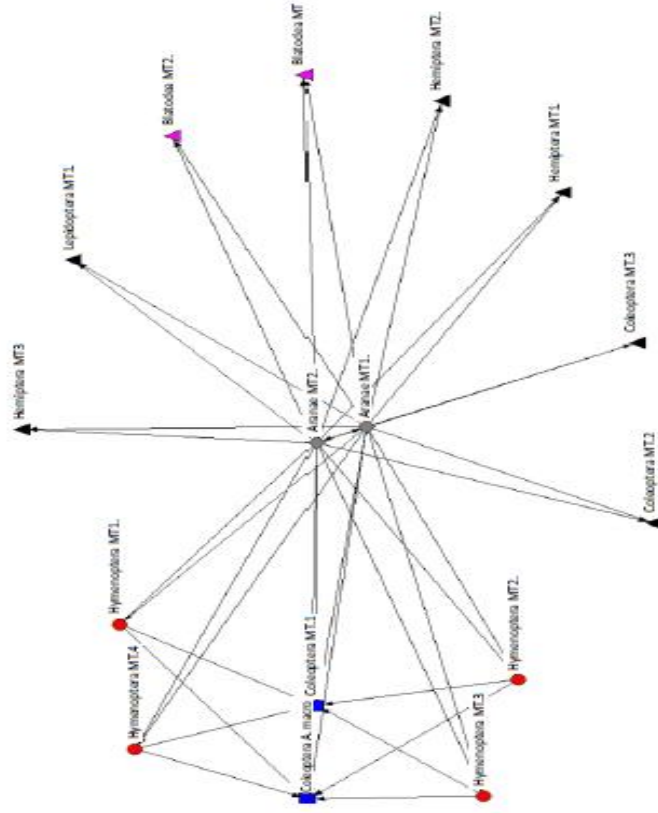
	NSO		NCO		ESO		ECO	
Rep.	a	b	a	b	a	b	a	b
PG	80	84	12	0	8	32	32	28
M	0,83333	3,5	0,25	0	0,16667	1	1,33333	1
IG	4,16	2,52	1,36	0	0,88	2,2	0,64	1

Tabla 2. Índices de los parámetros germinativos PG (Potencia germinativa) M (Velocidad de germinación) IG (Índice de Germinación) en los tratamientos NSO (Especie nativa sin orificio producto de la emergencia de brúquido) NCO (Especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquido) ESO (Especie exótica sin orificio producto de la emergencia de brúquido) ECO (Especie exótica con orificio producto de la emergencia de brúquido) y sus réplicas (a y b).

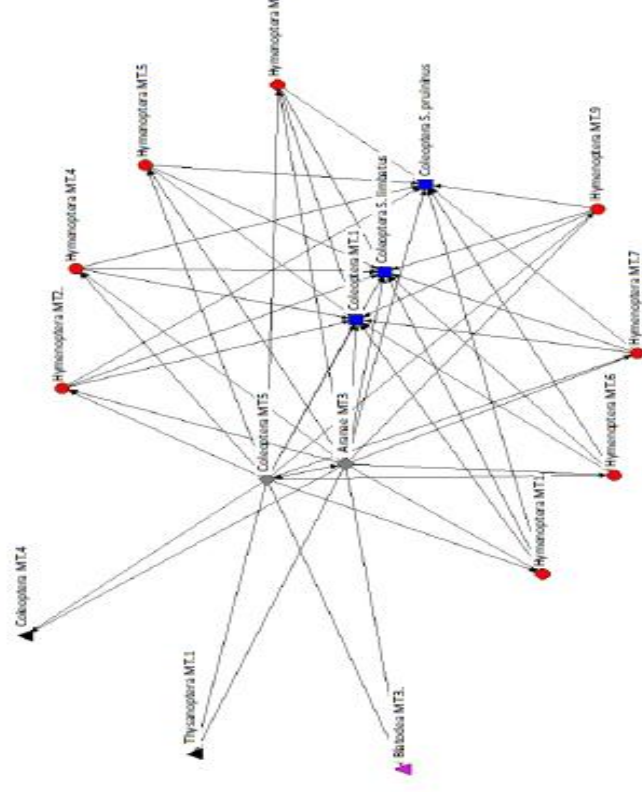
VARIABLE	gl	F	P
Número de días de aparición de la radícula.	3	5.92	0.0013
Número de días de aparición del tallo.	3	6.82	0.00047
Número de días de aparición de los cotiledones.	3	7.04	0.00037
Número de días de aparición de las hojas verdaderas.	3	6.97	0.00040
Número de días de aparición de las hojas verdaderas extendidas.	3	8.49	0.00008

Tabla 3. Comparación estadística del tiempo de la aparición de las estructuras

a. Artrópodos asociados a las semillas de *Linum catharticum*



b. Artrópodos asociados a las semillas de *Sanguis riparia*



- Hymenoptera parasitoide
- ▲ Herbívoros
- Brúquido comedor de semillas
- ▲ Descomponedor
- ◆ Depredador

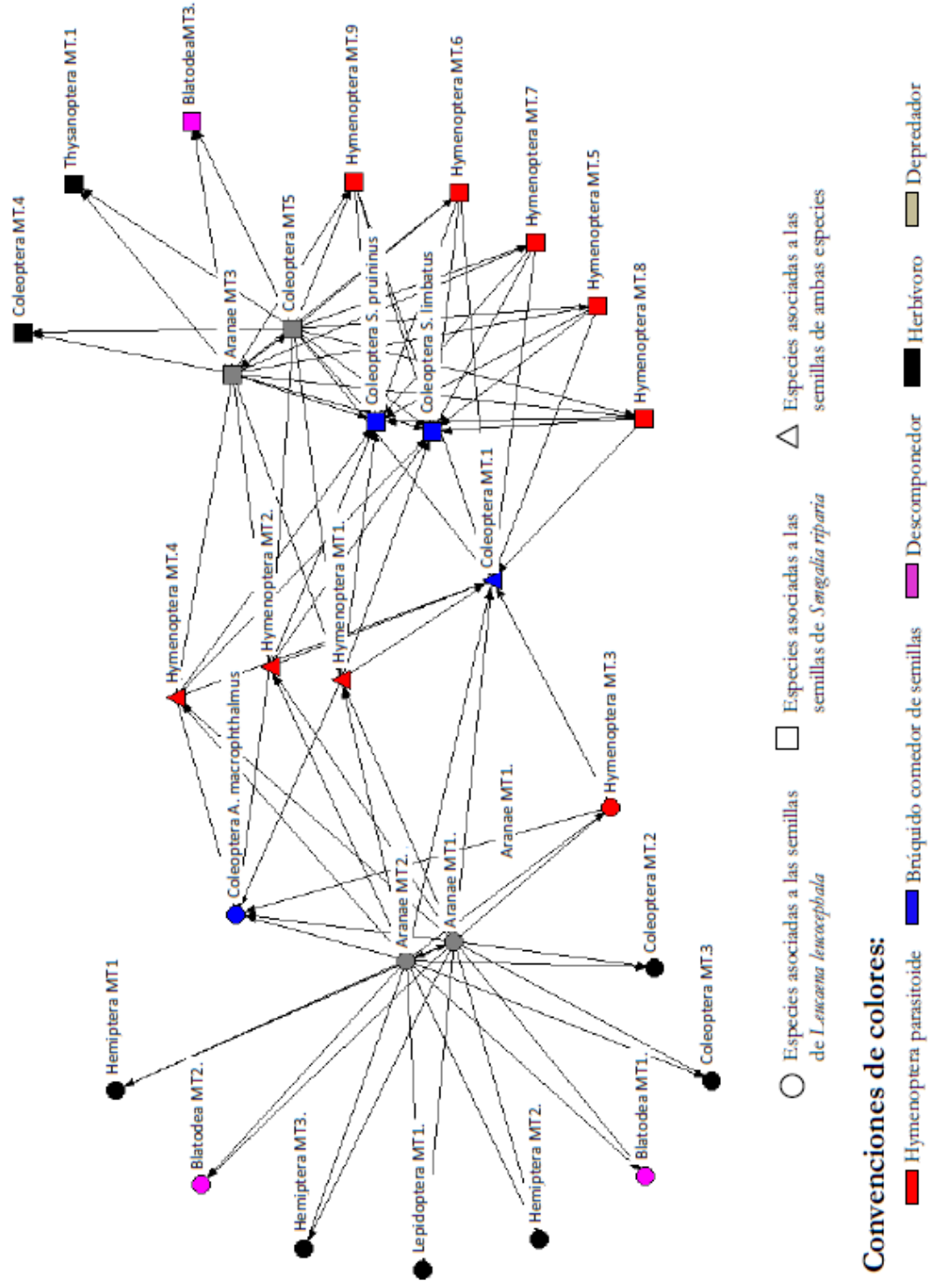


Figura 2. Red trófica de artrópodos asociado a las semillas de *Leucaena leucocephala* (especie exótica) y *Senegalia riparia* (especie nativa). Donde se muestra el vínculo entre ambas comunidades por medio de los artrópodos presentes en las semillas de la especie exótica y la especie nativa.

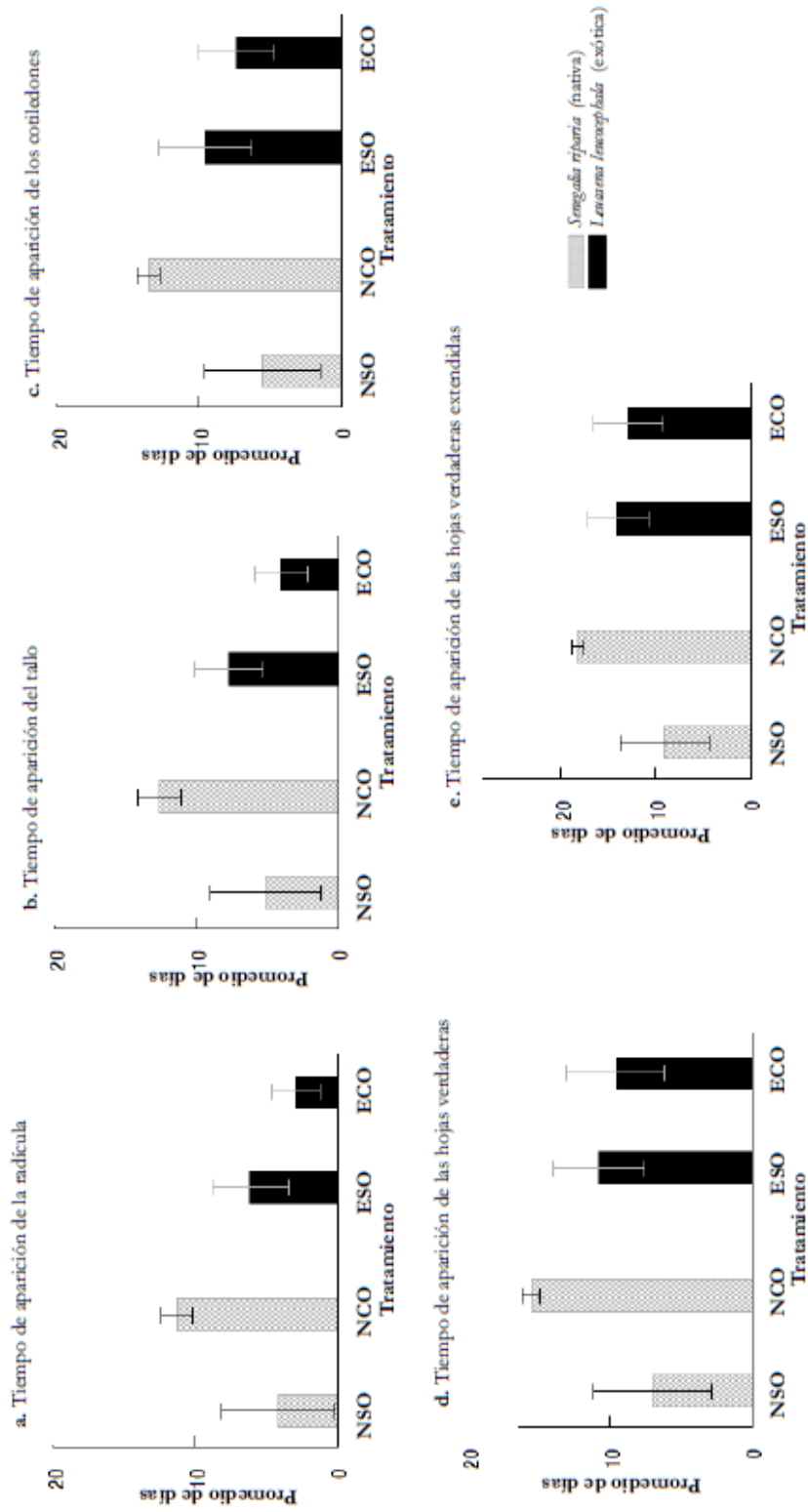


Figura 3. Promedio de días en los que aparecieron las diferentes estructuras en el proceso de germinación de los tratamientos NSO (Especie nativa sin orificio producto de la emergencia de brúquido) NCO (Especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquido) ESO (Especie exótica sin orificio producto de la emergencia de brúquido) ECO (Especie exótica con orificio producto de la emergencia de brúquido) con su respectiva desviación estándar en: **a.** Tiempo de aparición de la radícula **b.** Tiempo de aparición del tallo **c.** Tiempo de aparición de los cotilodones **d.** Tiempo de aparición de las hojas verdaderas **e.** Tiempo de aparición de las hojas verdaderas extendidas.

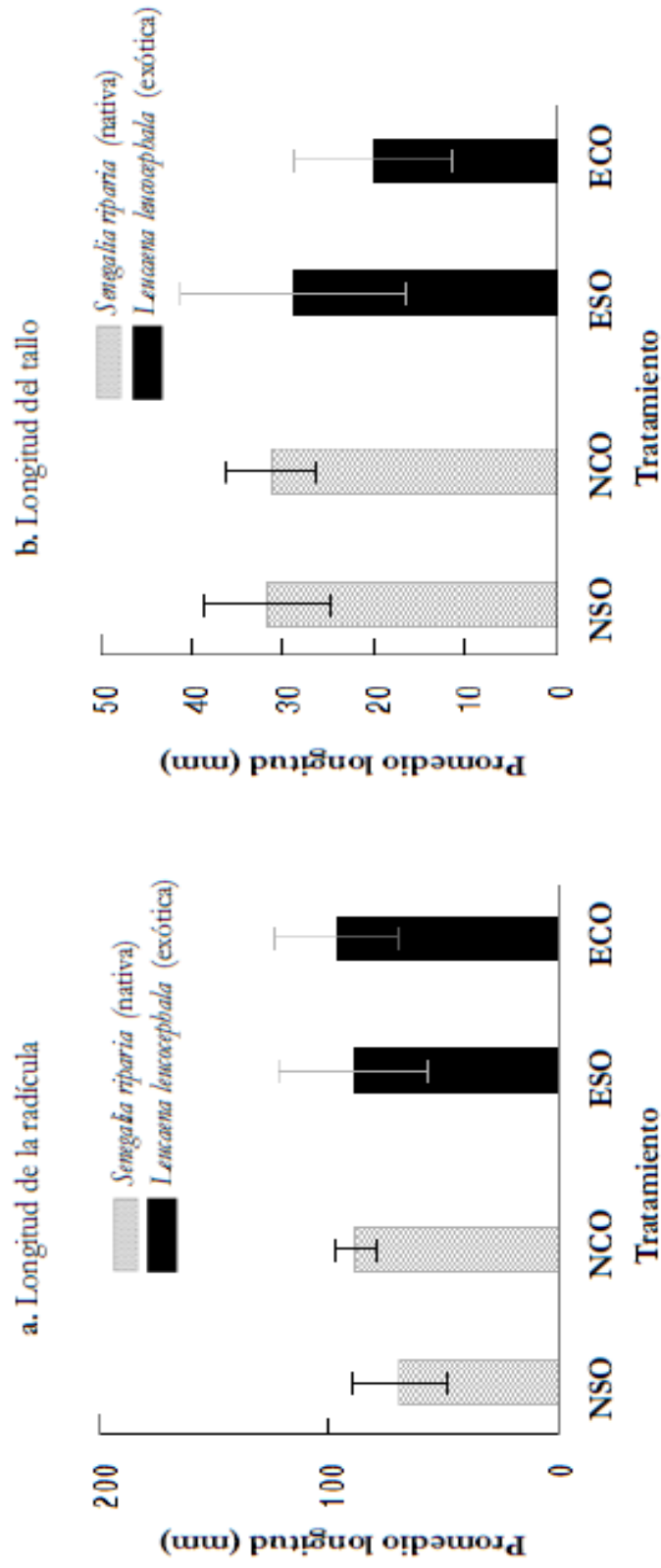


Figura 4. Promedio de la longitud de las estructuras **a.** Longitud de la radícula y **b.** Longitud del tallo. En los tratamientos NSO (Especie nativa sin orificio producto de la emergencia de brúquido) NCO (Especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquido) ESO (Especie exótica sin orificio producto de la emergencia de brúquido) ECO (Especie exótica con orificio producto de la emergencia de brúquido)

2.ANEXOS

2.1 MARCO TEÓRICO:

Las especies exóticas:

Las especies exóticas son especies que se han establecido en otro lugar por fuera de su rango de distribución como efecto intencional o no de la acción humana (Richardson *et al.* 2011), resultado de la colonización de nuevas áreas, el establecimiento de centros urbanos y la búsqueda de seguridad alimentaria (Baptiste et al 2010). Esto acelera la introducción de diversas especies lo que ha traído como consecuencia el inicio de un proceso de homogenización de la biodiversidad en el mundo (Olden y Poff 2003).

No todos los movimientos de especies son considerados nocivos, pero en la mayoría de los casos los organismos transportados se establecen con poblaciones sostenibles en ecosistemas naturales e interactúan de manera negativa con especies nativas. En este caso estas especies son denominadas especies invasoras (Baptiste et al 2010). Actualmente las especies invasoras se consideran la segunda causa de pérdida de biodiversidad (McNeely 2001) ya que pueden alterar por completo los ecosistemas: modifican la dinámica hídrica, alteran regímenes de fuego, ciclo de nutrientes, entre otros (Baptiste et al 2010).

Existen múltiples teorías que explican la forma en que las especies de plantas invasoras se pueden establecer fácilmente en los ecosistemas a los que llegan, una es la hipótesis de “liberación de enemigos” (ERH – siglas en inglés) la cual propone que las especies de plantas cuando son introducidas a una región exótica, experimentan una disminución en la regulación de los herbívoros y otros enemigos naturales, y esto trae como consecuencia un aumento rápido en la distribución y abundancia.

Esta hipótesis se basada en 3 argumentos:

1. los enemigos naturales son importantes reguladores de las poblaciones de plantas, estos pueden ser herbívoros vertebrados e invertebrados, hongos patógenos y enfermedades producidas por virus y bacterias (Strong, D. 1984, Crawley, M.J. 1989)
2. Los enemigos tienen un mayor impacto en las especies nativas que en las exóticas. Por lo tanto estos ataques generan problemas para el bienestar del individuo. Sin embargo como especie, las nativas desarrollan defensas para minimizar este impacto produciendo químicos o estructuras para disuadir el ataque. Por el contrario, para las especies exóticas los enemigos tienen un pequeño impacto sobre el individuo a escala ecológica, pero tienen un impacto

importante en el tiempo evolutivo, pues no se seleccionan los mejores genotipos de defensa y son propensos a ataques. (Agrawal, A.A. et al. 1999, Redman, A.M. et al. 2001)

3. Las plantas son capaces de aprovechar la reducción de la regulación de enemigos y esto trae como resultado un incremento en el crecimiento de la población.

Cuando una especie es introducida a una nueva región, la ERH predice que:

1. Los enemigos especializados de la especie estarán ausentes en la nueva región.
2. El cambio de hospederos por enemigos especialistas de congéneres nativos será raro.
3. Los generalistas van a tener un mayor impacto en los competidores nativos que en las especies exóticas invasoras. Este cambio resulta en una menor competencia intraespecífica para la planta exótica en esta nueva región y esto trae un comportamiento invasivo. Los enemigos generalistas pueden estar mejor adaptados para atacar especies nativas que especies exóticas.

En contraste con la ERH, la hipótesis de resistencia biótica propone que las especies nativas juegan un papel muy importante en el proceso de invasión, pues son estas quienes regulan el éxito de dicho proceso (Levine 2004, Seabloom, *et al.* 2003). Esto no quiere decir que las comunidades nativas sean capaces de repeler todas las invasiones potenciales, sino que algunos invasores están ausentes debido a las interacciones con las especies residentes (May & MacArthur 1972, Kennedy *et al.* 2002). Esta hipótesis puede ser usada para predecir cuales comunidades son más susceptibles a la invasión o donde es más probable que se produzcan (Levine 2004).

Las especies exóticas al no tener una historia de coexistencia con los enemigos nativos del lugar al que llegan, no tienen mecanismos de defensa efectivos (Hokkanen & Pimentel 1989; Colautti *et al.* 2004). Si los consumidores nativos prefieren las especies exóticas sobre las nativas, esto sugiere que los consumidores nativos pueden limitar la invasión, como lo sugiere la hipótesis de resistencia biótica. (Elton 1958).

Las comunidades pueden resistir a una invasión a través de diversos procesos bióticos como la predación, competencia, herbívora o enfermedades. Además, factores bióticos, como las altas temperaturas o la salinidad pueden también dificultar la colonización en un ecosistema (Levine et al. 2004).

Redes Tróficas:

Las redes tróficas son aquellas que describen las interacciones bióticas y los hábitos alimenticios que existen entre los organismos que conforman una comunidad (Cohen 1989), así estos están interconectados unos con otros y la comunicación entre ellos es facilitada por señales químicas presentes en el medio ambiente (Poelman *et al.* 2008).

Todas las comunidades terrestres basadas en plantas vivas son compuestas por al menos tres niveles tróficos de interacción: plantas, herbívoros y enemigos de los herbívoros (Price *et al.* 1980). Estas interacciones ocurren frecuentemente entre organismos sobre y bajo el suelo y se miden principalmente por compuestos químicos en las plantas los cuales pueden afectar de manera positiva o negativa a los enemigos naturales de los herbívoros (Van der Putten *et al.*, 2001; Wenke *et al.*, 2010).

Los enemigos naturales de los herbívoros tienen que pasar por cuatro etapas para buscar y seleccionar su presa u hospedero. La primera es la ubicación del hábitat, la segunda es la localización del hospedero, la tercera el reconocimiento y aceptación del hospedero y la cuarta la regulación del hospedero (Vinson 1976). Para este proceso los depredadores necesitan señales que logren detectar a larga distancia durante su búsqueda (Price *et al.* 1980; Vinson 1981), y que además muestren de forma segura la presencia de la presa u hospedero (Dicke, 1999). Estas señales provienen de compuestos químicos volátiles que emiten las plantas infestadas, que después de ser atacadas por un herbívoro, alertando a los insectos carnívoros que la planta está siendo consumida por un posible hospedero aumentando la posibilidad de éxito de los carnívoros en la búsqueda de su alimento. Estas señales, en la mayoría de los casos, son específicas y confiables (Vet & Dicke, 1992).

Las especies interactúan de distintas maneras afectando así la estructura y la dinámica de las comunidades. Estas interacciones varían considerablemente en su forma, fuerza, y efecto y con frecuencia son bastante complejos. Tanto así que una especie puede influir en el comportamiento o la abundancia de otra especie directamente o indirectamente interactuando como competidores, presa, depredadores, parásitos, comensales, mutualistas y anfitriones. Los efectos de estas interacciones pueden ser positivos, negativos o neutros. Sin embargo, las interacciones, a menudo tienen múltiples efectos en las especies involucradas, dependiendo de la abundancia y las condiciones de los patrones.

Germinación de semillas:

El proceso de germinación consiste básicamente en la absorción de agua, la reactivación del metabolismo y el posterior crecimiento del embrión de una semilla (Bidwell 1990). Existen dos tipos de germinación, la primera es conocida como fanerocotilar, consiste en la emergencia de los cotiledones de la semilla. Y la segunda es la criptocotilar en la cual los cotiledones no emergen de la semilla (Zevallos y Flores 2003).

Algunas semillas presentan fotoblastismo, lo que quiere decir que la luz estimula la germinación, sin embargo, algunas semillas son inhibidas por la presencia de luz, este efecto es conocido como fotoblastismo negativo (Piedrahita 1997). Estas semillas son las que no necesitan de la luz para su proceso de germinación, sin embargo, el valor mínimo de luz que necesitan las semillas para estimular el proceso de germinación varían para cada especie de planta y en condiciones naturales estas dependen de diferentes factores (Patiño et al. 1983).

Uno de los principales factores determinantes en la germinación es la temperatura, pues esta actúa sobre enzimas que intervienen en este proceso (Faccini y Puricelli 2006), el índice de germinación aumenta en forma lineal con la temperatura (Faccini y Puricelli 2006).

Muchas semillas de distintas especies presentan estado de latencia, por esta razón, en algunas ocasiones no germinan así las condiciones sean favorables y las semillas viables (Palma et al. 2000). Algunos factores inhiben la germinación de las semillas los cuales pueden ser físico-mecánicos como el recubrimiento que poseen algunas semillas que influyen en la entrada del agua y oxígeno y actúan como barreras mecánicas o físico-químicos como ácidos o compuestos que inhiben la germinación (Bidwell 1990, Palma et al. 2000).

Para que el proceso de germinación se de, en ambiente naturales las semillas se someten a procesos de escarificación por medio de agentes naturales como la radiación solar, la predación por parte de animales, el viento o el agua y en ambientes artificiales la escarificación se hace manualmente adelgazando la testa, como por ejemplo lijándola y así se favorece la entrada de agua (Sánchez et al. 2002).

El Bosque Seco Tropical:

El bosque seco tropical hace parte del Gran Bioma de Bosque Seco Tropical (IAVH 1998). Este ecosistema posee una temperatura media anual de 25°C, la precipitación está entre 700 y

2000 mm al año y se presentan 3 o más meses secos en el año (Sánchez *et al.* 2005). Posee especies de plantas que se caracterizan por tener estrategias adaptativas como consecuencia de la estacionalidad climática (Murphy y Lugo, 1986). Como la pérdida de follaje de las plantas, la presencia de hojas compuestas y folíolos pequeños, corteza de los troncos lisa y presencia de aguijones o espinas (IAVH, 1998)

Las familias que dominan son Leguminosae, Bignonaceae, Malvaceae, Apocynaceae y Capparaceae. La altura del dosel oscila entre 15 y 25 metros y puede presentar hasta 4 estratos vegetativos. Las áreas basales e índice de biodiversidad son bajos en comparación con los bosque húmedos y muy húmedos (Gentry, 1995), pero este ecosistema posee alto índices de endemismo y especiación (Pennington *et al.* 2006).

En Colombia el bosque seco tropical originalmente se distribuía en las regiones de la llanura del Caribe y en los valles interandinos de los ríos Magdalena y Cauca entre los 0 y 100 msnm y aunque no se conoce la extensión de la cobertura original del Bosque Seco Tropical, se estima que cubría la mayor parte de estas regiones lo cual corresponde a más de 8'146.000 ha. (Espinal y Montenegro (1977). En la actualidad este ecosistema es uno de los más amenazados en el Neotrópico (Janzen 1988) ya que los suelos que posee son muy fértiles y esto ha traído como consecuencia el desarrollo de asentamientos humanos en esta región y por ende una intensa transformación (Janzen 1983, Ceballos 1995) siendo considerado uno de los tres ecosistemas más degradados, fragmentados y menos conocidos, pues se estima que sólo queda menos del 1,5% de su cobertura original (Etter, 1993). La mayoría de los remanentes de bosque seco se encuentran en áreas de intenso uso ganadero y agrícola.

En la figura 1. Se ilustran los componentes del marco teórico aplicados al estudio que se llevo a cabo.

Antecedentes:

Autores como Pysek se han dedicado al estudio de las especies invasoras, abordando temas como el impacto de las invasiones de plantas (2013), de donde vienen y para donde van estas especies (2013), los factores que influyen en el éxito o el fracaso de las campañas de

erradicación de las especies invasoras (2012), la naturalización de las plantas introducidas (2012).

En Colombia se han realizado estudios de listados y clasificación de riesgo de las especies introducidas, en el año 2010 el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt realizó una compilación del conocimiento sobre las especies introducidas y publicó el libro: Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia en donde se identifican las especies exóticas que habitan en Colombia y se categorizan según el impacto de invasión que han tenido.

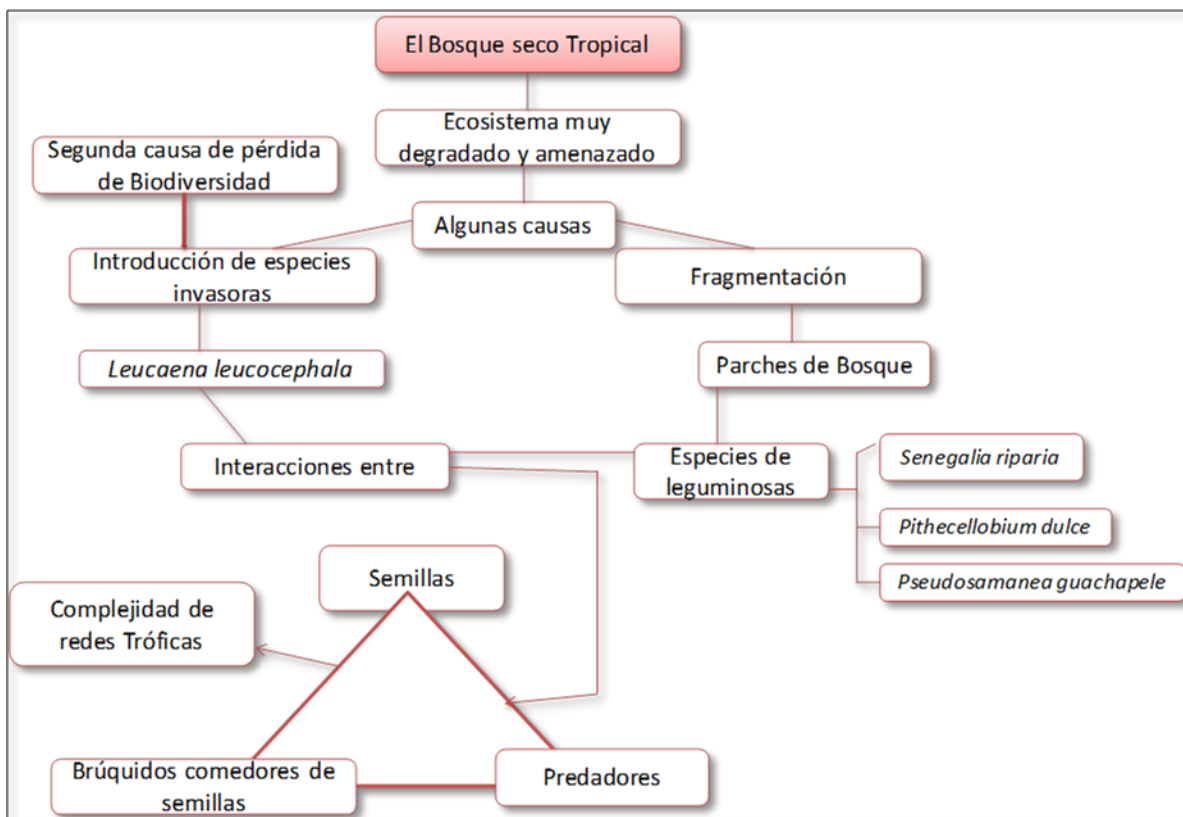


Figura 1. Diagrama general de componentes y relaciones pertinentes

2.2 ÁREA DE ESTUDIO

El muestreo se realizó en un potrero de aproximadamente 115.50 m² de extensión, ubicado en la rivera del río Sumapaz sobre la vía que conduce del municipio de Melgar a El Espinal, en el departamento del Tolima (Colombia) a los 4°15'06"N y 74°44'56"O, a 323 msnm (Figura 2). Este potrero se emplea para ganadería y en él se encuentran especies características del valle

seco del río Magdalena como *Pithecellobium dulce*, *Pseudosamanea guachapele* y *Parkinsonia aculeata*. *Senegalia riparia*, la especie nativa empleada en este estudio se encontró asociada a la franja de borde del río y *Leucaena leucocephala*, la especie exótica, estaba dispuesta como cerca viva separando el potrero de la carretera



Figura 2. Mapa del área de estudio.

2.3 MATERIALES Y MÉTODOS:

Este trabajo se desarrolló en las siguientes fases:

Primera fase: Revisión Bibliográfica y Muestreos:

Durante esta fase se realizó una revisión bibliográfica de todos los temas pertinentes para el desarrollo de este proyecto, así como de los antecedentes.

También se realizaron visitas al área de estudio con el fin de identificar parches de Bosque Seco Tropical con los requerimientos deseados: especies de leguminosas exóticas (*Leucaena leucocephala*) y nativas (*Senegalia riparia*). Así se estableció el parche de donde se tomaron las muestras.

Después de identificado el parche, y según la fenología de los árboles que se muestrearon, se recogieron 5 bolsas de capacidad de un galón las semillas de las especies de los árboles exótico y nativo de leguminosas que se estudiaron en este proyecto y se llevaron al laboratorio.

Segunda fase: Laboratorio y recolección de datos:

Durante esta fase, las semillas de las especies de leguminosas que se recogieron, se seleccionaron 100 de cada bolsa y se dispusieron en cajas de petri de forma individual, semillas restantes se dispusieron masivamente en recipientes más grandes. Cada recipiente, tanto las cajas de petri individuales como los recipientes masivos se etiquetaron con información relevante como la bolsa donde se recolectaron y la especie de árbol (exótica y nativa). Terminado este proceso las semillas se llevaron a cámaras ambientales a 28°C y 70% de humedad relativa. Durante este proceso de incubación se recolectaron todos los insectos que emergieron de las semillas y se preservaron en frascos herméticos con alcohol etiquetados. Los insectos se identificarán taxonómicamente. Para cada insecto se precisó la planta de origen, si esta es exótica o nativa y el gremio trófico al que pertenece.

Posteriormente se seleccionaron 50 semillas de la especie exótica y 50 semillas de la especie nativa, de las cuales 25 poseía orificio producto de la emergencia de los brúquidos y 25 no poseía orificio. poseían orificio de ninguna naturaleza (Figura 3). De cada tratamiento se hicieron 2 réplicas, se especificó cada uno de los tratamientos para las dos réplicas NSO (especie nativa sin orificio de ninguna naturaleza) NCO (especie nativa con orificio indicativo de la emergencia de brúquido) ESO (especie exótica sin orificio de ninguna naturaleza) y ECO (especie exótica con orificio indicativo de la emergencia de brúquido)



Figura 3. Semillas de las especies *Leucaena leucocephala* y *Senegalia riparia* con orificio y sin orificio.

Estas semillas se dispusieron en frascos germinadores individuales con 10 ml de agua en su interior y con una fina capa de algodón que recubría la superficie del frasco, dejando una

mecha del algodón en contacto permanente con el agua con el fin de mantener la humedad. Sobre esta capa se colocó la semilla. Éstas fueron llevadas a cámaras ambientales a 28°C y 70% de humedad relativa con 12 horas luz y 12 horas noche (Figura 4). Cada 24 horas se revisaron registrando: Fecha de siembra, fecha de aparición de la radícula, del tallo, de los cotiledones, del primer par de hojas verdaderas y de la extensión completa del primer par de hojas verdaderas, longitud de la radícula y longitud del tallo al momento de la extensión total de las primeras hojas verdaderas (Figura 5).

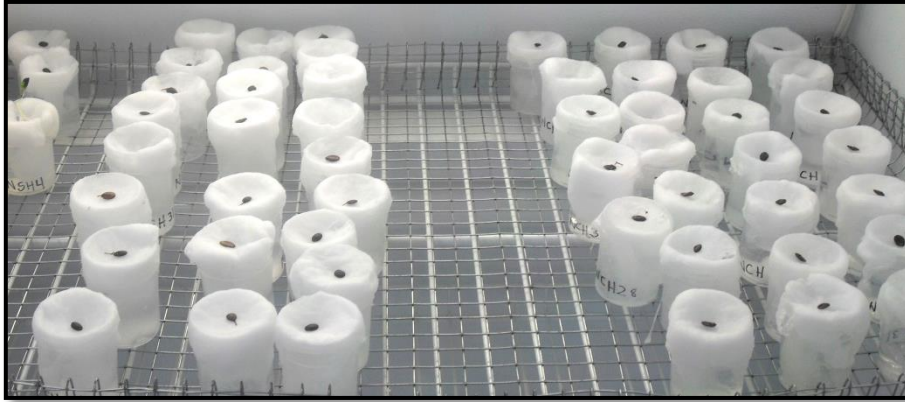


Figura 4. Germinadores con las semillas de la especie exótica y nativa.



Figura 5. Plántulas germinadas de la especie exótica y nativa.

Tercera fase: Análisis de datos:

Para las dos especies de leguminosas estudiadas se estableció la riqueza específica (S) de los artrópodos que emergieron, entendida como el número de especies por gremio trófico y en general.

Para la construcción de las redes tróficas asociadas a cada especie vegetal se realizó un listado de especies encontradas precisando el gremio trófico al que pertenecían de acuerdo con lo registrado en la literatura. Se construyeron dos tipos de matrices. Una matriz de adyacencia para cada especie de leguminosa en donde se muestra la relación entre las especies que emergieron. Se representó con 1 la relación trófica entre la especie de la columna y la especie de la fila. Con 0 se representó la ausencia de relación. La estructura de las redes resultantes se analizó con los parámetros de densidad, centralidad, intermediarismo y niveles tróficos. La densidad es un indicador que muestra el porcentaje de la densidad de la red, indicando su alta o baja conectividad. Este indicador es el cociente entre el número de relaciones existentes con las posibles relaciones. La centralidad hace referencia al grado de importancia que tiene un nodo de acuerdo a su conectividad en la red. El grado de centralidad se divide en grados de entrada, que es la suma de las relaciones hacia un nodo por otros, en este caso, el número de especies que consume dicha trofoespecie, y grados de salida que es la suma de las relaciones que un nodo tiene con el resto; en este caso, el número de trofoespecies que consumen a cierta trofoespecie. El intermediarismo analiza la red completa y los nodos, y corresponde a la posibilidad que tiene un nodo para intermediar las comunicaciones entre pares de nodos. Los niveles tróficos son las categorías en las que se clasifican los seres vivos según su forma de obtener materia y energía.

El segundo tipo de matriz de atributos se realizó combinando las dos especies (nativa y exótica) en una sola matriz y posteriormente asignando atributos según origen de la especie vegetal (exótica/nativa) y el gremio trófico del artrópodo emergido (comedor de semillas, parasitoide, predador, herbívoro, descomponedor). La estructura de la red se analizó con los mismos parámetros (centralidad, densidad, intermediarismo y niveles tróficos).

Para este análisis de redes se empleó el programa UCINET (Borgatti, S.P., Everett, M.G. and Freeman, L.C. 2002.) y para la visualización de las redes se empleó Net Draw (Borgatti, S.P. 2002).

Para el análisis de germinación de las semillas de las especies estudiadas se analizó el potencial de germinación y viabilidad de las semillas exóticas y nativas predadas por brúquidos y sin predación. Para esto se aplicaron varios parámetros germinativos con base en los trabajos de Enriquez et al. (2004), Piedrahita (1997), y Piedrahita (1998): Potencia germinativa (Pg),

entendida como el cálculo del porcentaje de germinación total, el índice de germinación (IG), una medida del tiempo de germinación en relación con la capacidad germinativa representada por :

$$IG = \frac{\sum(n_i t_i)}{N}$$

Donde:

IG: índice de germinación, n_i : número de semillas germinadas en el día, t_i : número de días después de la siembra, N: total de semillas sembradas.

También se estimó la velocidad de germinación que es la relación entre el número de semillas germinadas y el tiempo de germinación

$$M = \frac{\sum(n_i)}{t}$$

Donde:

M: velocidad de germinación, n_i : número de semillas germinadas en el día, t: tiempo de germinación desde la siembra hasta la de germinación de la última semilla.

Estos índices se aplicaron a cada uno de los 4 tratamientos (exótica y nativa con orificio producto de la alimentación de Brúquidos y sin orificio). Los resultados se compararon mediante un análisis de varianza.

En segundo lugar, se comparó entre tratamientos y entre especies de leguminosas el tiempo de aparición de las siguientes estructuras: radícula, cotiledones, hojas verdaderas y hojas verdaderas extendidas y la longitud del tallo y de la radícula al momento de la extensión de las hojas verdaderas. Las comparaciones se hicieron mediante una prueba de análisis de varianza con el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 2013) y las gráficas se realizaron con el programa SlideWrite Plus, Versión 7.

En la Figura 7 se ilustra la metodología con cada una de las fases y los procesos que allí se llevarán a cabo.

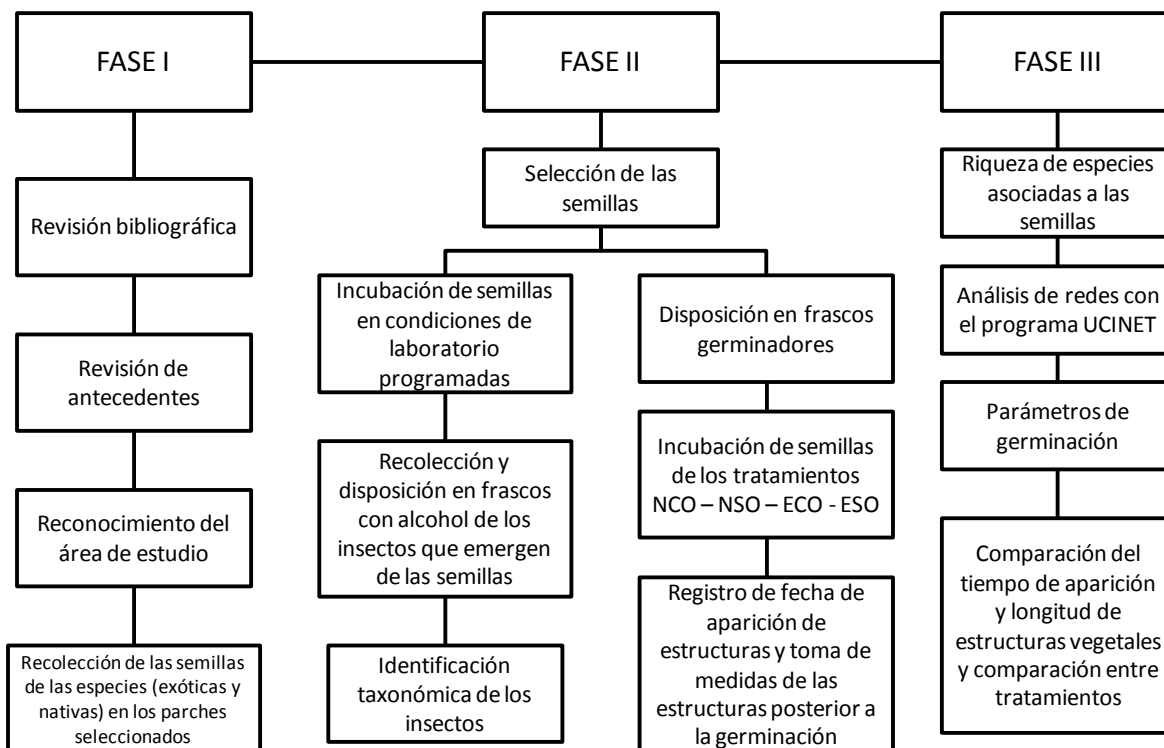


Figura 6. Diagrama Metodológico.

2.4 REFERENCIAS:

Agrawal AA, Strauss SY, Stout MJ (1999) Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution* 53, 1093–1104

Baptiste MP, Castaño N, Cárdenas D, Gutiérrez FP, Gil DL, Lasso CA (2010) Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 200p.

Bidwell RG (1990) Fisiología Vegetal. AGT Editor, S.A. México, D.F. 784

Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.*, 7, 721–733.

Crawley MJ (1989) The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In *Insect-Plant Interactions* (Vol. 1) (Bernays, E.A., ed.), pp. 45–71, CRC Press

Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen *Progress in Physical Geography* 31(6) (2007) pp. 659–666

Etter A (1993) Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Pp: 43-66. En: Anónimo (Ed.) Nuestra diversidad biótica. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar. 206 pp.

Faccini D, Puricelli E(2006) Efecto de la temperatura y de la luz sobre la germinación de *Nicotiana longiflora* Cavanilles y *Oenothera indecora* Camb. *Agriscientia*. 22: 15 – 21

Gentry A (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pp. 146-194. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press.

Hokkanen HMT, Pimentel D (1989) New associations in biological control – theory and practice. *Can. Entomol.*, 121, 829–840.

INSTITUTOALEXANDERVON HUMBOLDT (1998). El Bosque seco Tropical en Colombia. En: M.Chávez & N. Arango (eds). *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad de Colombia, 1997*. Ministerio del Medio Ambiente -Naciones Unidas, Bogotá.

Janzen, DH (1988) Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp: 130-137. En: Wilson E. O. (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C

Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417, 636–638.

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.*, 7, 975–989.

McNeely J.A., Money H.A., Neville L.E., Scchei P. y Waage J.K. (Eds). 2001. A Global strategy on invasive alien species. UICN Gland, Switzerland, and Cambrigde, UK., in collaboration with the Global Invasive Species Programme.

Murphy PG, Lugo AE (1986). Ecology of atropical dry forest. Annual Review ofEcologyand Systematics 17: 67-68.

Palma M, Lopez A, Molina J (2000) Condiciones de Almacenamiento y germinación de semillas de *Cenbus ciliaris* L. y *Andropogon gayanus* Kunth. Mexico. *Agrociencia* 34:41-48

Patiño VF, Villagomez I, Talavera, Camacho F (1983) Guía para la recolección y manejo de semillas forestales, Subsecretaría Forestal. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Boletín Informativo no. 62. México DF. 180p.

Poelman EH, Van Loon JJ, Dicke M (2008) Consequences of plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Sci.* 13: 534-541.

Price PW, Bouton CE, Gross P, McPheron BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.

Redman AM, Cipollini DF, Schultz JC (2001) Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia* 126, 380–385 DOI 10.1007/s004420000522

Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions* 17: 788-809.

Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmánek M (2000) Plant invasions- the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.

Sanchez J, Muños B, Reino J, Montejo L (2000) Efectos combinados de escarificación y de hidratación parcial en la germinación de semillas envejecidas de leguminosas. Cuba.

Seabloom EW, Harpole WS, Reichman OJ, Tilman D (2003) Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 100, 13384–13389.

Strong, D. (1984) *Insects on Plants*, Blackwell Scientific

Van der Putten, W. H., Vet, L. E. M., Harvey, J. A., & Wackers, F. L. 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends Ecol. Evol.* 16: 547-554.

Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21: 109-133

Vinson, S. B. 1981. Habitat location, pp. 51-78, *en* Nordlund, D. A., Jones, R. L., & Lewis, W. J. (eds.), *Semiochemicals, their Role in Pest Control*. John Wiley, New York.

Wenke, K., Kai, M., & Piechulla, B. 2010. Belowground volatiles of plant roots, fungi and rhizobacteria facilitate interactions between soil organisms. *Planta* 231: 499-506.

Zevallos P, Flores (2003) Caracterización morfológica de plántulas de “uña de gato” *Uncaria tomentosa* (Willd. ex Roemer & Schultes), *D. C. Y. U. guianensis* (Aubl.) Gmelin del Bosque Nacional Alexander Von Humbolt. Lima Perú. *Ecología Aplicada* 2:41-46

ANEXO 2

CARTA DE AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES (Licencia de uso)

Bogotá, D.C., 30 de Enero de 2014

Señores
Biblioteca Alfonso Borrero Cabal S.J.
Pontificia Universidad Javeriana
Cuidad

Los suscritos:

Ana María Sanabria Silva, con C.C. No **1022360404 de Btá**

_____, con C.C. No _____
_____, con C.C. No _____

En mi (nuestra) calidad de autor (es) exclusivo (s) de la obra titulada:
Redes Trófica de artrópodos asociados a semillas de dos leguminosas (Exótica y nativa)
e incidencia en su germinación.

(por favor señale con una "x" las opciones que apliquen)

Tesis doctoral Trabajo de grado Premio o distinción: **Si** **No**
cual: _____

presentado y aprobado en el año 2013, por medio del presente escrito autorizo (autorizamos) a la Pontificia Universidad Javeriana para que, en desarrollo de la presente licencia de uso parcial, pueda ejercer sobre mi (nuestra) obra las atribuciones que se indican a continuación, teniendo en cuenta que en cualquier caso, la finalidad perseguida será facilitar, difundir y promover el aprendizaje, la enseñanza y la investigación.

En consecuencia, las atribuciones de usos temporales y parciales que por virtud de la presente licencia se autorizan a la Pontificia Universidad Javeriana, a los usuarios de la Biblioteca Alfonso Borrero Cabal S.J., así como a los usuarios de las redes, bases de datos y demás sitios web con los que la Universidad tenga perfeccionado un convenio, son:

AUTORIZO (AUTORIZAMOS)	SI	NO
1. La conservación de los ejemplares necesarios en la sala de tesis y trabajos de grado de la Biblioteca.	x	
2. La consulta física o electrónica según corresponda	x	
3. La reproducción por cualquier formato conocido o por conocer	x	
4. La comunicación pública por cualquier procedimiento o medio físico o electrónico, así como su puesta a disposición en Internet	x	
5. La inclusión en bases de datos y en sitios web sean éstos onerosos o	x	

AUTORIZO (AUTORIZAMOS)	SI	NO
gratuitos, existiendo con ellos previo convenio perfeccionado con la Pontificia Universidad Javeriana para efectos de satisfacer los fines previstos. En este evento, tales sitios y sus usuarios tendrán las mismas facultades que las aquí concedidas con las mismas limitaciones y condiciones		
6. La inclusión en la Biblioteca Digital PUJ (Sólo para la totalidad de las Tesis Doctorales y de Maestría y para aquellos trabajos de grado que hayan sido laureados o tengan mención de honor.)	x	

De acuerdo con la naturaleza del uso concedido, la presente licencia parcial se otorga a título gratuito por el máximo tiempo legal colombiano, con el propósito de que en dicho lapso mi (nuestra) obra sea explotada en las condiciones aquí estipuladas y para los fines indicados, respetando siempre la titularidad de los derechos patrimoniales y morales correspondientes, de acuerdo con los usos honrados, de manera proporcional y justificada a la finalidad perseguida, sin ánimo de lucro ni de comercialización.

De manera complementaria, garantizo (garantizamos) en mi (nuestra) calidad de estudiante (s) y por ende autor (es) exclusivo (s), que la Tesis o Trabajo de Grado en cuestión, es producto de mi (nuestra) plena autoría, de mi (nuestro) esfuerzo personal intelectual, como consecuencia de mi (nuestra) creación original particular y, por tanto, soy (somos) el (los) único (s) titular (es) de la misma. Además, aseguro (aseguramos) que no contiene citas, ni transcripciones de otras obras protegidas, por fuera de los límites autorizados por la ley, según los usos honrados, y en proporción a los fines previstos; ni tampoco contempla declaraciones difamatorias contra terceros; respetando el derecho a la imagen, intimidad, buen nombre y demás derechos constitucionales. Adicionalmente, manifiesto (manifestamos) que no se incluyeron expresiones contrarias al orden público ni a las buenas costumbres. En consecuencia, la responsabilidad directa en la elaboración, presentación, investigación y, en general, contenidos de la Tesis o Trabajo de Grado es de mí (nuestro) competencia exclusiva, eximiendo de toda responsabilidad a la Pontificia Universidad Javeriana por tales aspectos.

Sin perjuicio de los usos y atribuciones otorgadas en virtud de este documento, continuaré (continuaremos) conservando los correspondientes derechos patrimoniales sin modificación o restricción alguna, puesto que de acuerdo con la legislación colombiana aplicable, el presente es un acuerdo jurídico que en ningún caso conlleva la enajenación de los derechos patrimoniales derivados del régimen del Derecho de Autor.

De conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “*Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores*”, los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables. En consecuencia, la Pontificia Universidad Javeriana está en la obligación de RESPETARLOS Y HACERLOS RESPETAR, para lo cual tomará las medidas correspondientes para garantizar su observancia.

NOTA: Información Confidencial:

Esta Tesis o Trabajo de Grado contiene información privilegiada, estratégica, secreta,

confidencial y demás similar, o hace parte de una investigación que se adelanta y cuyos resultados finales no se han publicado. Si No

En caso afirmativo expresamente indicaré (indicaremos), en carta adjunta, tal situación con el fin de que se mantenga la restricción de acceso.

NOMBRE COMPLETO	No. del documento de identidad	FIRMA
Ana María Sanabria Silva	1022360404	

FACULTAD: ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES

PROGRAMA ACADÉMICO: CARRERA DE ECOLOGÍA

ANEXO 3
BIBLIOTECA ALFONSO BORRERO CABAL, S.J.
DESCRIPCIÓN DE LA TESIS DOCTORAL O DEL TRABAJO DE GRADO
FORMULARIO

TÍTULO COMPLETO DE LA TESIS DOCTORAL O TRABAJO DE GRADO			
REDES TRÓFICAS DE ARTRÓPODOS ASOCIADOS A LAS SEMILLAS DE DOS LEGUMINOSAS (EXÓTICA Y NATIVA) E INCIDENCIA EN SU GERMINACIÓN			
SUBTÍTULO, SI LO TIENE			
AUTOR O AUTORES			
Apellidos Completos		Nombres Completos	
Sanabria Silva		Ana María	
DIRECTOR (ES) TESIS DOCTORAL O DEL TRABAJO DE GRADO			
Apellidos Completos		Nombres Completos	
Amarillo Suarez		Ángela	
FACULTAD			
Estudios Ambientales y Rurales			
PROGRAMA ACADÉMICO			
Tipo de programa (seleccione con "x")			
Pregrado	Especialización	Maestría	Doctorado
X			
Nombre del programa académico			
Carrera de Ecología			

Nombres y apellidos del director del programa académico						
Nicolás Urbina						
TRABAJO PARA OPTAR AL TÍTULO DE:						
Ecóloga						
PREMIO O DISTINCIÓN (En caso de ser LAUREADAS o tener una mención especial):						
CIUDAD		AÑO DE PRESENTACIÓN DE LA TESIS O DEL TRABAJO DE GRADO			NÚMERO DE PÁGINAS	
Bogotá		2013			44	
TIPO DE ILUSTRACIONES (seleccione con "x")						
Dibujos	Pinturas	Tablas, gráficos y diagramas	Planos	Mapas	Fotografías	Partituras
		x		x	x	
SOFTWARE REQUERIDO O ESPECIALIZADO PARA LA LECTURA DEL DOCUMENTO						
Nota: En caso de que el software (programa especializado requerido) no se encuentre licenciado por la Universidad a través de la Biblioteca (previa consulta al estudiante), el texto de la Tesis o Trabajo de Grado quedará solamente en formato PDF.						
MATERIAL ACOMPAÑANTE						
TIPO	DURACIÓN (minutos)	CANTIDAD	FORMATO			
			CD	DVD	Otro ¿Cuál?	
Vídeo						
Audio						
Multimedia						
Producción electrónica						
Otro Cuál?						
DESCRIPTORES O PALABRAS CLAVE EN ESPAÑOL E INGLÉS						
Son los términos que definen los temas que identifican el contenido. (En caso de duda para designar estos descriptores, se recomienda consultar con la Sección de Desarrollo de Colecciones de la Biblioteca Alfonso Borrero Cabal S.J en el correo biblioteca@javeriana.edu.co , donde se les orientará).						
ESPAÑOL			INGLÉS			
red trófica			trophic network			
especie exótica			exotic species			
especie nativa			native species			
germinación			germination			
brúquido			bruchid			
RESUMEN DEL CONTENIDO EN ESPAÑOL E INGLÉS						
(Máximo 250 palabras - 1530 caracteres)						

Resumen

Las especies exóticas son aquellas que se han establecido en lugares por fuera de su rango de distribución debido a diferentes procesos de colonización. Dentro de las especies exóticas, las especies invasoras se consideran la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial lo que constituye un factor de riesgo frente a ecosistemas frágiles. En Colombia, el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más transformados por la acción humana por la expansión de la frontera agrícola y el cambio de bosque nativo por praderas de pastoreo para ganadería, a lo que se suma la introducción de especies exóticas como *Leucaena leucocephala* que fue introducida para ser utilizada como cerca viva y como forraje para el ganado. Esta especie ha sido catalogada como especie de alto riesgo de invasión.

Los objetivos de este estudio fueron comparar la complejidad y estructura de las redes tróficas de artrópodos asociados a las semillas de dos especies de leguminosas, una nativa (*Senegalia riparia*) y una exótica (*Leucaena leucocephala*), evaluar el potencial de germinación de las semillas, de las dos especies cuando han sido consumidas Brúquidos (Coleóptera), quienes en su etapa larval se desarrollan dentro de la semilla.

Se encontraron un total de 16 especies de artrópodos asociados a las semillas de ambas especies (exótica y nativa). Sin embargo, la red de la especie nativa es mucho más densa y compleja debido a la presencia de más especies de Hymenoptera parasitoides. Se encontraron 4 especies de artrópodos presentes en las dos redes, las cuales pueden actuar como vínculo para integrar a la especie exótica en la red trófica de las especies nativas del lugar.

Las semillas con el menor porcentaje de germinación fueron las de la especie nativa con orificio producto de la emergencia de brúquidos y la que tuvieron un porcentaje más alto fueron las semillas de la especie nativa que no poseía orificio, esto debido a que el brúquido se alimenta del endospermo de la semilla volviéndola inviable. Sin embargo algunas semillas de la especie exótica pudieron germinar porque el orificio que ocasionó la emergencia del brúquido facilitó la entrada del agua y por ende el proceso de germinación.

Abstract

Exotic species are those that are established in places outside their original range because of different processes of colonization. Among the exotic species, invasive species are considered the second leading cause of biodiversity loss worldwide which is a risk factor in fragile ecosystems. In Colombia, the tropical dry forest ecosystem is one of the most transformed by human action due to the expansion of the agricultural frontier and the change of native forest for grazing pastures for livestock, which adds to the introduction of alien species as *Leucaena leucocephala* was introduced to be planted as a living fence and fodder for livestock. This species has been listed as a species at high risk of invasion.

The objectives of this study were to compare the complexity and structure of arthropod food webs

associated with seeds of two legume species, one native (*Senegalia riparia*) and one exotic (*Leucaena leucocephala*), evaluating the potential for seed germination, of the two species have been consumed by bruchids (Coleoptera), who in their larval stage develop within the seed.

We found a total of 16 species of arthropods associated to seeds of both species (exotic and native). However, the native network is more dense and complex due to the presence of additional species of Hymenoptera parasitoids. Found 4 arthropod species present in the two networks, which can act as a link to integrate the alien species into the trophic network of species native to the area.

Seeds with the lowest percentage of germination of the species were native with hole product by bruchid emergence and they had a higher percentage were the seeds of native species had not hole, this because the feeding bruchid seed endosperm making it unviable. However, some exotic seeds could germinate because the hole facilitated the entry of water and hence the germination process