

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Hormigas: Relaciones Especies-Área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical

FABIO H LOZANO-ZAMBRANO<sup>1</sup>, PATRICIA ULLOA-CHACÓN<sup>2</sup>, INGE ARMBRECHT<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigación de Recursos Biológicos "Alexander von Humboldt", Calle 28 A No. 15 – 09, Sede Principal Instituto Humboldt, Bogotá, Colombia; [fabiohlozano@yahoo.com](mailto:fabiohlozano@yahoo.com); <sup>2</sup>Dept. de Biología, Univ. del Valle, Apartado aéreo 25360, Cali, Colombia; [pachacon@univalle.edu.co](mailto:pachacon@univalle.edu.co); [inge@univalle.edu.co](mailto:inge@univalle.edu.co)

*Edited by Kleber Del Claro – UFU*

*Neotropical Entomology 38(1):044-054 (2009)*

Ants: Species-Area Relationship in Tropical Dry Forest Fragments

**ABSTRACT** - We analyzed the effect of fragmentation on ant species-area and specimen frequency-area relationships in nine patches of tropical dry forest in the middle Cauca river basin in Colombia. Species richness and specimen relative frequency of ants were positively correlated with area, whereas no significant correlation was found between species richness and the degree of isolation calculated for the forest patches. As the fragmentation affects different functional groups in different ways, we analyzed the species-area relationship for separate functional groups of ants. According to the habitat requirements we found that the species richness increased faster as area increased for ants inhabiting decomposing wood, followed by ants associated with trees, while species richness of ants living under dead leaves did not correlate with area. According to the food preference, species richness was positively correlated with area for the army ant group, while no significant correlation was found for solitary hunters or for leaf-cutting ants. Ant species richness and specimen density were calculated from equal size samples and examined in relation to the habitat area. An inverse correlation was found only for specimen density, the opposite of what was expected. To our knowledge this is one of the first studies showing differential responses of functional groups of ants to habitat loss. Moreover, it emphasizes the conservation value of small forest fragments for ants in a tropical dry forest.

**KEY WORDS:** Formicidae, fragmentation, isolation, species richness, functional group

**RESUMEN** - Analizamos el efecto de la fragmentación sobre las relaciones especies-área y frecuencia relativa-área de hormigas en nueve fragmentos de bosque seco tropical en la cuenca media del río Cauca, Colombia. La riqueza y frecuencia relativa total de hormigas se correlacionó positivamente con el área más no con el grado de aislamiento. Como la fragmentación afecta diferencialmente grupos funcionales, se encontró que según el hábitat que ocupan son más afectadas en su orden las especies que viven en troncos en descomposición y la vegetación arbórea, mientras que las especies de hormigas asociadas a la hojarasca, no mostraron relación significativa con el área. Según las preferencias en la obtención de alimento, las especies cazadoras en grupo, mostraron correlación con el área de los fragmentos, mientras que hormigas cazadoras solitarias y cultivadoras de hongos, no se correlacionaron significativamente. En contraste a lo esperado, la densidad de individuos y especies de hormigas, basadas en muestras de igual tamaño, fueron relacionadas con el área, encontrando una relación no significativa para la densidad de especies y una correlación inversa significativa para la densidad de individuos. Según nuestro conocimiento, este es uno de los primeros estudios que muestra respuestas diferenciales de grupos funcionales de hormigas a la pérdida del área, además que se enfatiza el gran valor de los pequeños fragmentos para la conservación de la diversidad de hormigas en el bosque seco tropical.

**PALABRAS CLAVE:** Formicidae, fragmentación, aislamiento, riqueza de especies, grupo funcional

La deforestación casi siempre resulta en fragmentación del bosque original en pequeños y aislados parches o fragmentos de hábitat embebidos en una matriz modificada.

Los fragmentos pueden contener subgrupos anidados de la biota nativa que se encontraba en el bosque original (Schelhas & Greenberg 1996, Turner & Corlett 1996) y la sobrevivencia

de esta biota depende parcialmente del grado de aislamiento, de la frecuencia e intensidad de perturbaciones humanas y de la naturaleza de la vegetación circundante (Turner & Corlett 1996). Sin embargo, la relación positiva especies-área en sistemas insulares es una de las generalizaciones empíricas más robustas en ecología (Rosenzweig 1995).

La fragmentación del hábitat reduce la riqueza de especies y el tamaño de las poblaciones, pero no todas las especies son igualmente afectadas (Didham *et al* 1998). La teoría predice que las especies más afectadas por los procesos de la fragmentación son aquellas de niveles tróficos altos (Holt *et al* 1999), las especializadas en sus hábitats o en requerimientos para la alimentación (Lawton 1995), las especies con limitadas habilidades de dispersión (Thomas 2000), las especies con rangos geográficos restringidos (Lawton 1995) y las especies con baja densidad de población (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000).

Muchos estudios de patrones especies-área se han enfocado sobre un taxón en particular, o sobre gremios o grupos funcionales (Holt *et al* 1999) porque los taxa o grupos funcionales pueden resaltar diferencias esenciales en sus dinámicas espaciales y respuestas a la heterogeneidad del hábitat (Kareiva 1994), facilitando así la detección de grupos de especies vulnerables a la extinción.

La relación entre el número de especies (S) y el área (A) se describe por la fórmula  $S = cA^z$  o en la forma de doble logaritmo como  $\log S = \log c + z \log A$  (Mac Arthur & Wilson 1967). La constante  $z$  (pendiente en la regresión lineal) describe el poder de la escala de la riqueza de especies con el área,  $z$  es independiente de la unidad usada para medir el área (Rosenzweig 1995). La teoría ecológica proporciona tres explicaciones para el incremento de la riqueza de especies con el área del hábitat (Connor & McCoy 1979): (1) la hipótesis del muestreo, dado que grandes áreas requieren grandes muestras de individuos, el incremento en la riqueza de especies con el área refleja simplemente un incremento en el tamaño de la muestra (Rosenzweig 1995), (2) la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat postula que la heterogeneidad del hábitat probablemente se incrementa con el área (Williamson 1981, Rosenzweig 1995) y (3) la hipótesis del área *per se* (MacArthur & Wilson 1967) predice que la riqueza de especies es una función de la dinámica de colonización-extinción (Holt 1993). La teoría de biogeografía de islas también supone que la densidad poblacional para especies individuales permanece constante con el incremento del área (Connor *et al* 2000). Dado que la riqueza de especies es una función positiva del área, esto implica que la densidad de un grupo de especies incrementa en áreas grandes (Hanski 1994).

Los estudios sobre los efectos de la fragmentación en insectos, además de ser escasos, han presentado variabilidad en los resultados encontrados, ya que no necesariamente se ha observado una disminución en la diversidad con la fragmentación (Kattan 1998, Armbrrecht & Ulloa-Chacón 1999, Pardo-Locarno *et al* 2000, Brown & Hutchings 1997). Armbrrecht & Ulloa-Chacón (1999) no encontraron relación entre el área de los fragmentos y el número de especies en fragmentos de 6 ha a 15 ha de bosque seco de Colombia, mientras que Klein (1989) encontró una correlación entre

área, diversidad y abundancias de escarabajos en fragmentos de 1, 10, 100 y 1000 ha de bosque de Manaus (Klein 1989). Se ha estudiado muy poco las respuestas de grupos funcionales en hormigas a la fragmentación y menos aún en el ecosistema de bosque seco tropical, que es considerado el más amenazado de los grandes hábitats de tierras bajas (Janzen 1988).

En este estudio analizamos los efectos de la fragmentación sobre las relaciones especies-área y frecuencia de capturas-área de hormigas en una región de bosque seco tropical de Colombia, y ponemos a prueba las siguientes predicciones: 1) la riqueza de especies de hormigas se incrementa con el área de los fragmentos y decrece con el grado de aislamiento de los mismos; 2) la fragmentación del bosque afecta diferencialmente la riqueza de especies de hormigas de acuerdo a preferencias en los hábitats siendo en su orden más afectadas las especies de vegetación arbórea > de hojarasca > y de troncos en descomposición; 3) la fragmentación del bosque afecta diferencialmente la riqueza de especies de hormigas que tienen preferencias en la obtención del alimento en los fragmentos, siendo en su orden más afectadas las especies cazadoras en grupo (legionarias) > las cazadoras solitarias > y las cultivadoras de hongos; 4) la riqueza y frecuencia de captura de especies de hormigas por área, basados en tamaños de muestra que incrementan proporcionalmente con el área, tendrán mayor valor de  $z$  que los basados en muestras de igual tamaño.

## Material y Métodos

**Área de estudio.** El presente estudio se realizó en la cuenca media del río Cauca en nueve fragmentos de vegetación catalogados como zona de vida de bosque seco tropical (Espinal 1967), con características de bosque maduro o secundario viejo, en colectas esporádicas durante los meses de marzo, abril, mayo, junio, septiembre y octubre (año 1997), febrero, abril, mayo, junio, octubre y noviembre (año 1998) y febrero, abril, junio, agosto, septiembre, octubre, diciembre (año 1999). Los fragmentos de bosque se localizan en los municipios de La Virginia, Departamento de Risaralda (El Trapiche 0.64 ha; Córcega 0.79 ha; La Carmelita 1.83 ha; Miralindo Dos 5.85 ha; Miralindo Uno 7.77 ha; Aguas Claras 9.18 ha y Alejandría 13.34 ha) y el municipio de Zarzal, Departamento de Valle del Cauca (Las Pilas 12.20 ha y El Medio 12.70 ha).

**Diseño de muestreo.** Los fragmentos de bosque fueron medidos en el campo con ayuda de un decámetro y una brújula para geología, mediante la lectura de la distancia y los grados de orientación entre dos personas equidistantes por el borde del bosque, que se desplazaban hasta cubrir el perímetro. Los datos fueron procesados para obtener el área, mediante el programa Autocad 12 para Windows. El cálculo del grado de aislamiento de cada fragmento de estudio, se realizó utilizando fotografías aéreas de la región, año 1995. Estas se pasaron por un scanner y con el programa de Office 2000 (Photo Suite) se superpuso una grilla (2 x 2 mm) que permitió obtener los datos para el cómputo del índice de aislamiento de cada fragmento (I). El

índice se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$I = \sum e^{-d_{ij}} A_j$$

Donde ( $A_j$ ) es el tamaño de los fragmentos de bosque vecinos y ( $d_{ij}$ ) es la distancia al fragmento de estudio ( $i$ ) (Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000). La fórmula hace posible el análisis del efecto combinado del área y la distancia, de modo que los valores de ( $I$ ) bajos reflejan fragmentos muy aislados y viceversa, valores altos de ( $I$ ) reflejan fragmentos poco aislados. Con base en el área de este estudio el cálculo fue arbitrariamente restringido a un radio de 67,450 ha alrededor de cada uno de los fragmentos de estudio.

En cada fragmento se realizaron dos transectos lineales con sitios de muestreo (10 x 2 m) separados por 20 m entre sí. Para la captura de hormigas, en cada sitio de muestreo se ubicó una trampa de caída (*pitfall*), dos atrayentes con cebo atún (uno arbóreo y uno epigeo), cinco arrastres de hojarasca en diferentes lugares en los 20 m<sup>2</sup> (cinco litros en total cernidos en un saco cernidor para Winkler) y se realizó 15 minutos de búsqueda visual y captura manual en diferentes sustratos (troncos en descomposición, ramas, suelo, vegetación, etc.). La abundancia relativa de las especies se midió como la frecuencia de capturas para cada especie, por consiguiente para cada sitio de muestreo la frecuencia máxima por especie es de cinco (cinco métodos de captura por sitio).

El número de sitios de muestreo realizados se ajustaron al área de cada uno de los fragmentos para las comparaciones especies-área, desarrollando para el Trapiche (23), Córcega (28), Carmelita (30), Miralindo Dos (70), Miralindo Uno (71), Aguas Claras (70), Las Pilas (102), El Medio (115) y Alejandría (115). Este esfuerzo de muestreo representó aproximadamente un cubrimiento del 1% del área para cada uno de los nueve bosques.

Con los datos de riqueza y frecuencia total registrada para cada uno de los fragmentos se realizaron las curvas para relacionar estas variables con el área. Igualmente, para examinar el efecto del tamaño de la muestra, se tomaron al azar 20 sitios de muestreo en cada fragmento (lo que equivale a un tamaño de muestra de 400 m<sup>2</sup> por fragmento). Como la medida del número de especies y la frecuencia de captura en una muestra de igual tamaño es una medida de densidad, se determinó la densidad de riqueza de especies y densidad de frecuencia de capturas por m<sup>2</sup>. Con estos datos se desarrollaron curvas especies-área para compararlas con las curvas realizadas con muestras ajustadas al tamaño de los fragmentos.

Las hormigas colectadas se determinaron en el laboratorio hasta el nivel taxonómico de género usando las claves de Latke (Jaffé *et al* 1993), Hölldobler y Wilson (1990), Bolton (1994, 2003) y Palacio & Fernández (2003). En muchos casos se enviaron especímenes a taxónomos y especialistas para la confirmación o identificación a nivel específico (Longino J, Evergreen State College Washington; Hamton R J, Mackay W P, University of Texas at El Paso y Fernández, F, Instituto Alexander von Humboldt, Colombia). La colección se encuentra depositada en el Museo de Entomología de la Universidad del Valle (MEUV).

**Grupos funcionales.** Para analizar el efecto de la fragmentación sobre las comunidades de hormigas mediante las relaciones especies-área, nosotros propusimos una primera clasificación de las especies de bosque seco tropical en algunos grupos funcionales: a) de acuerdo a su preferencia en la presencia en el hábitat: se clasificaron como habitantes de hojarasca, de troncos en descomposición y de vegetación arbórea y b) de acuerdo a su preferencia en la obtención del alimento: se clasificaron como cazadoras solitarias, cazadoras en grupo (legionarias) y cultivadoras de hongos. Esta clasificación se realizó basándonos en información previa de características ecológicas de algunas especies (Hölldobler & Wilson 1990) y por los datos de registros de hábitat y método de captura, obtenidos durante la realización del presente estudio para el bosque seco tropical. Las especies de hormigas de las cuales no se pudo contar con información previa de su ecología en este ecosistema y/o presentaban datos insuficientes en el estudio, no se clasificaron en los grupos funcionales propuestos y no se tuvieron en cuenta en este análisis.

**Análisis estadístico.** Los análisis estadísticos de los datos fueron realizados usando el software SYSTAT 8.0 (SYSTAT 1998). Se examinó la normalidad de las variables mediante la prueba de Wilk-Shapiro en el programa Statistix para Windows (1998). Cuando fue necesario, se usó transformación logarítmica para alcanzar la distribución normal. Para el análisis de las relaciones entre el total de especies, la frecuencia total de las especies, la riqueza de especies y la frecuencia de captura con muestras de igual tamaño y el análisis de los grupos funcionales de hormigas y el área se usaron regresiones lineales simples de número de especies vs. área del fragmento, ambos transformados a logaritmo en base 10. Igualmente, se realizó una correlación de Spearman para relacionar el grado de aislamiento de los fragmentos con el número de especies registradas y el número de especies exclusivas de cada fragmento.

## Resultados

**Efecto del tamaño del fragmento y el grado de aislamiento.** Para los nueve fragmentos de bosque seco se registró un total de 6568 presencias de hormigas pertenecientes a 218 especies. Este dato aumenta en un 37% (81 especies) la mirmecofauna reportada por Armbrrecht & Ulloa-Chacón (1999) para los fragmentos de bosque seco de la cuenca media del río Cauca. Las hormigas registradas pertenecen a 11 subfamilias de Formicidae. Myrmicinae, con 103 especies, representó el 47% de las capturas, Formicinae, con 23 especies, el 11%, Pseudomyrmecinae, con 15 especies, el 7%, Dolichoderinae, con 15 especies, el 7%, Ecitoninae, con 13 especies, el 5%, Cerapachyinae, con una sola especie, menos del 1% y el clado Poneroides y el subclado Ectatomminoide, con 48 especies, el 22% aproximadamente. Myrmicinae representa cerca de la mitad de la fauna de hormigas para los fragmentos de bosque seco, patrón similar al estudio de Armbrrecht (1995), donde se reportó a esta subfamilia con el 48% de la diversidad.

Las especies más abundantes fueron las mirmicinas

*Wasmannia auropunctata* (Roger) (9.2%), *Atta cephalotes* (L.) (4.3%), *Solenopsis* (Westwood) sp.10 (4%), la dolicoderina *Dolichoderus bispinosus* (Oliver) (5.2%) y la hormiga cazadora *Pachycondyla constricta* (Mayr) (3.7%). La riqueza de especies de hormigas se correlacionó positivamente con el área de los fragmentos ( $r = 0.801$ ,  $F = 12.532$ ,  $P = 0.009$ ,  $n = 9$ ) (Fig 1a). La abundancia de las especies de hormigas en los fragmentos, expresada en este estudio como la frecuencia de captura de cada especie en los diferentes métodos de muestreo, se correlacionó con el área de los fragmentos ( $r = 0.962$ ,  $F = 86.154$ ,  $P < 0.000$ ,  $n = 9$ ) (Fig 1b). Sin embargo, la riqueza de especies no se correlacionó con el grado de aislamiento de los bosques del estudio ( $r_s = -0.167$ ,  $P > 0.50$ ,  $n = 9$ . Valor crítico,  $(r_s)_{0.05,9} = 0.700$ ) (Fig 2), al igual que el grado de aislamiento de los fragmentos no se correlacionó con el número de especies exclusivas en ellos ( $r_s = -0.507$ ,  $0.20 > P > 0.10$ ).

Las relaciones especies-área pueden depender notablemente del tamaño de la muestra. Nosotros evaluamos este problema tomando muestras ajustadas

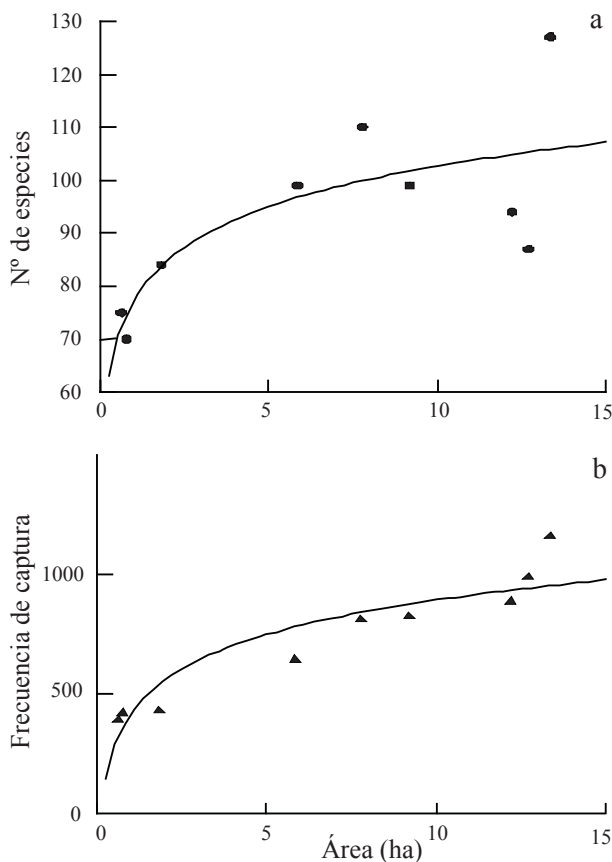


Fig 1 (a) Relación entre el número de especies de hormigas (S) y el área de los fragmentos de bosque seco (A);  $S = 76.913 A^{0.123}$ ,  $r = 0.801$ ,  $F = 12.532$ ,  $P = 0.009$ ,  $n = 9$ . (b) Relación entre la frecuencia de hormigas colectadas (S) (medida de abundancia) y el área de los fragmentos de bosque seco (A);  $S = 420.727 A^{0.32}$ ,  $r = 0.962$ ,  $F = 86.154$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 9$ . Las graficas siguen una ecuación de la forma  $S = cA^z$ .

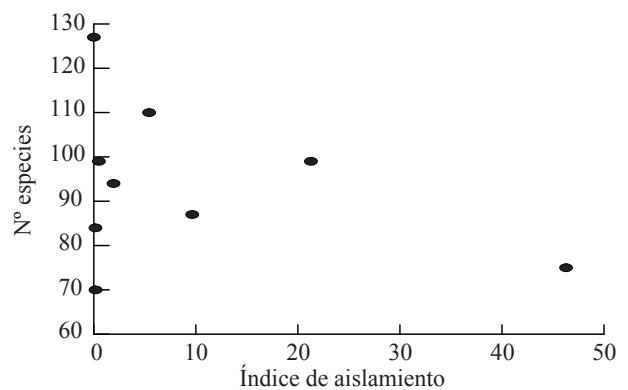


Fig 2 Relación entre el número de especies registradas y el índice de aislamiento de cada fragmento.

al tamaño de los bosques (Fig 1a, b) y muestras de igual tamaño en los nueve fragmentos del estudio (20 sitios de muestreo al azar = 400 m<sup>2</sup>). La curva de la densidad de especies vs. el área, obtenida con muestras de igual tamaño, no se correlacionó ( $r = 0.495$ ,  $F = 2.276$ ,  $P = 0.175$ ,  $n = 9$ ) (Fig 3a); por el contrario, la densidad de frecuencia de captura de especies arrojó una fuerte correlación negativa con el área de los fragmentos ( $r = 0.864$ ,  $F = 20.528$ ,  $P = 0.003$ ,  $n = 9$ ) (Fig 3b).

**Relaciones especies-área en grupos funcionales.** Del total de hormigas registradas en este estudio, se clasificó el 61% de las especies (133) en algunos grupos funcionales, como una primera aproximación a la clasificación de las comunidades de hormigas del bosque seco tropical. Nosotros analizamos si las especies de hormigas reaccionan diferencialmente a la fragmentación del bosque como una función de sus características ecológicas tal como el hábitat que ocupan. Un total de 16 especies se registraron como habitantes de troncos en descomposición, 36 especies de hojarasca y 57 asociadas a la vegetación arbórea (Tabla 1). Los resultados no revelaron una correlación significativa entre el área y las especies asociadas a la hojarasca ( $S = 10.965 A^{0.058}$ ,  $r = 0.189$ ,  $F = 0.260$ ,  $P = 0.626$ ) (Fig 4b), mientras que las especies asociadas a los troncos en descomposición y la vegetación arbórea mostraron una fuerte correlación positiva con el área de los fragmentos ( $S = 3.404 A^{0.246}$ ,  $r = 0.769$ ,  $F = 10.129$ ,  $P = 0.015$  y  $S = 25.763 A^{0.073}$ ,  $r = 0.808$ ,  $F = 13.179$ ,  $P = 0.008$ , respectivamente) (Fig 4a, c).

Para las preferencias en la obtención del alimento, un total de 13 especies se registraron como cazadoras en grupo, 18 especies cultivadoras de hongos y 55 especies como cazadoras solitarias (Tabla 1). Los resultados revelaron una correlación significativa entre el área y las especies cazadoras en grupo ( $S = 1.738 A^{0.398}$ ,  $r = 0.729$ ,  $F = 7.958$ ,  $P = 0.026$ ) (Fig 5a), en cambio, las especies cultivadoras de hongos y las cazadoras solitarias no se correlacionaron con el área de los fragmentos ( $S = 9.183 A^{-0.005}$ ,  $r = 0.028$ ,  $F = 0.006$ ,  $P = 0.942$  y  $S = 17.539 A^{0.095}$ ,  $r = 0.469$ ,  $F = 1.972$ ,  $P = 0.203$ , respectivamente) (Fig 5b, c).

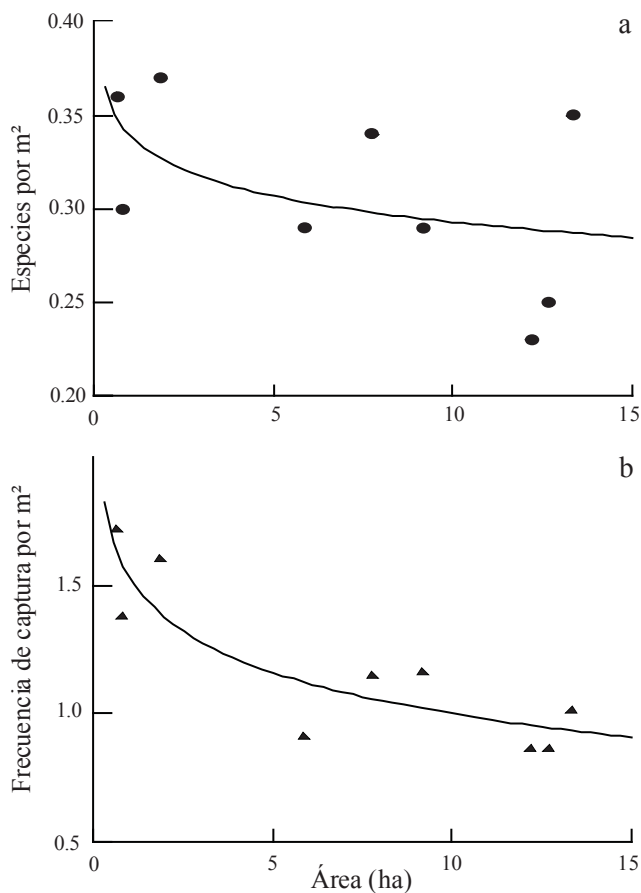


Fig 3 (a) Relación entre la densidad de especies de hormigas por  $m^2$  ( $S$ ) y el área de los fragmentos de bosque seco ( $A$ );  $S = 0.338 A^{-0.068}$ . (b) Relación entre la densidad de captura de hormigas ( $S$ ) (medida de abundancia) por  $m^2$  y el área de los fragmentos de bosque seco ( $A$ );  $S = 1.520 A^{-0.186}$ . Las graficas siguen una ecuación de la forma  $S = cA^z$ .

## Discusión

El número de especies y la frecuencia de captura de hormigas se incrementaron con el área de los fragmentos para muestras ajustadas al tamaño de los bosques. Nuestros datos confirmaron la a menudo relación encontrada entre la riqueza de especies y el área del hábitat. El valor de  $z$  es un parámetro útil para la comparación independiente de la escala de las relaciones especies-área (Rosenzweig 1995). En nuestro estudio, el valor de  $z$  para la riqueza de hormigas con muestras ajustadas al área, fue de 0.12, dato que se encuentra en el esperado rango entre 0.1 y 0.2 para islas de hábitat del continente (Rosenzweig 1995). Para nuestro conocimiento, son escasos los estudios de relaciones especies-área de hormigas en bosques fragmentados; sin embargo, en estudios en islas se han encontrado valores de  $z$  de 0.40 en Branford and Guilford Townships, en el Condado de New Haven, Connecticut (Goldstein 1975) y 0.28 en las Indias Occidentales (Wilson 1988). Este resultado sustenta las predicciones de que típicamente, comunidades en islas tienen un mayor valor de  $z$ , y probablemente los grupos de

hormigas en el paisaje del bosque exhiben una mayor tasa de colonización, utilizando los hábitats de la matriz para el movimiento entre fragmentos de hábitat.

En contraste, los resultados para las muestras de igual tamaño presentaron un resultado imprevisible al mostrar un decrecimiento de la densidad de hormigas con el área de los fragmentos. Aparentemente, la densidad de especies de hormigas no se relaciona con el área con muestras de igual tamaño, resultado similar al encontrado por Armbrrecht & Ulloa-Chacón (1999), donde no se encontró una relación significativa entre el área de los fragmentos y el número de especies de hormigas, y Ås (1999), que no encontró diferencias entre el tamaño de los parches del estudio y especies de escarabajos que viven en troncos. Por el contrario, el resultado obtenido de una relación estadísticamente inversa entre la densidad de capturas (medida de la abundancia) y el área, no apoya las predicciones de la teoría de biogeografía de islas, que prevé que la densidad de población no cambia con el área del hábitat (MacArthur & Wilson 1967) y la teoría de metapoblaciones que predice un decrecimiento de la densidad de la población en hábitats pequeños y aislados debido a una reducción de la inmigración (Hanski 1994). Sin embargo, otras publicaciones apoyan el resultado de este estudio. Didham *et al* (1998) reportaron un incremento en la densidad de escarabajos en pequeños fragmentos, Steffan-Dewenter & Tscharntke (2000) encontraron que la densidad de población de mariposas oligófagas y polífagas decrece con aumento del área del hábitat, sin embargo mariposas especialistas como las monófagas incrementaron la densidad con el tamaño del hábitat.

El aumento en la densidad de poblaciones de hormigas en los fragmentos más pequeños es el resultado del efecto de borde (e.g. Ås 1999). La densidad de invertebrados se incrementa significativamente hacia el borde del bosque (Didham 1997), como resultado de un incremento en la productividad en el borde del bosque y la acumulación de individuos del paisaje circundante (Didham *et al* 1998, Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000). Seguramente, los fragmentos de bosque seco del estudio y en general de la cuenca media del río Cauca, por la mínima escala de tamaño promedio, se encuentran muy afectados por efectos de borde, y probablemente un gran porcentaje de la biodiversidad que conservan correspondan a especies generalistas de la matriz, las cuales están reduciendo la diversidad beta.

El grado de aislamiento de los fragmentos de bosque seco no explicó diferencias en la riqueza de especies de hormigas. Según la predicción, esperábamos que la riqueza de especies disminuyera con un aumento en el grado de aislamiento de los fragmentos. Buscando otra posible alternativa, se relacionó el grado de aislamiento con el número de especies exclusivas registradas para cada uno de los fragmentos, esperando encontrar una relación positiva entre grado de aislamiento y número de exclusividades, sin embargo, la relación tampoco fue significativa. Estudios previos con una medida diferente de aislamiento, mostraron relación entre estas dos variables para especies de mariposas (Thomas *et al* 1992) y otros, como el de Steffan-Dewenter & Tscharntke (2000), con igual medida de aislamiento a este estudio, tampoco encontraron relaciones significativas con comunidades de mariposas. En el paisaje fragmentado de la cuenca media del río Cauca, la

Tabla 1 Especies de hormigas colectadas en el estudio y categorizadas en los diferentes grupos funcionales.

Especies de hormigas	Grupos funcionales					
	Preferencia en hábitat			Preferencia en obtención de alimento		
	Hojarasca	Troncos descomposición	Vegetación arbórea	Cazadoras solitarias	Legionarias	Cultivadoras hongos
<b>Subfamilia Cerapachyinae</b>						
<i>Cylindromyrmex whymeri</i> Cameron				X		
<b>Subfamilia Dolichoderinae</b>						
<i>Azteca forelii</i> Emery			X			
<i>Azteca instabilis</i> F Smith			X			
<i>Azteca</i> sp. (6 spp.)			X			
<i>Dolichoderus bispinosus</i> Olivier			X			
<i>Linepithema dispertitum</i> Forel			X			
<i>Tapinoma melanocephalum</i> Fabricius			X			
<b>Subfamilia Ecitoninae</b>						
<i>Eciton burchelli</i> Westwood	X				X	
<i>Eciton</i> sp.					X	
<i>Eciton</i> sp.	X				X	
<i>Labidus</i> sp. (3 spp.)					X	
<i>Labidus</i> sp. (5 spp.)	X				X	
<i>Neivamyrmex</i> sp. (2 spp.)			X		X	
<b>Subfamilia Formicinae</b>						
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel			X			
<i>Camponotus curviscapus</i> Emery			X			
<i>Camponotus nitidior</i> Santschi			X			
<i>Camponotus lindigi</i> Mayr			X			
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr			X			
<i>Myrmelachista</i> sp.			X			
<i>Paratrechina</i> sp.			X			
<b>Subfamilia Myrmicinae</b>						
<i>Acanthognathus brevicornis</i> Smith	X			X		
<i>Acanthognathus</i> sp.				X		
<i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich	X					X
<i>Apterostigma</i> sp.		X				X
<i>Atta cephalotes</i> L.						X
<i>Carebara</i> sp.				X		
<i>Cephalotes cristatus</i> Emery			X			
<i>Cephalotes maculatus</i> F Smith			X			
<i>Cephalotes minutus</i> Fabricius			X			

Continua

Tabla 1 Continuación.

Especies de hormigas	Grupos funcionales					
	Preferencia en hábitat			Preferencia en obtención de alimento		
	Hojarasca	Troncos descomposición	Vegetación arbórea	Cazadoras solitarias	Legionarias	Cultivadoras hongos
<i>Cephalotes</i> sp.			X			
<i>Cephalotes umbraculatus</i> Fabricius			X			
<i>Crematogaster carinata</i> Mayr			X			
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr			X			
<i>Crematogaster distans</i> Mayr			X			
<i>Crematogaster evallans</i> Forel			X			
<i>Crematogaster limata</i> F Smith			X			
<i>Crematogaster</i> sp. (3 spp.)			X			
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	X					X
<i>Cyphomyrmex</i> sp. (4 spp.)						X
<i>Cyphomyrmex</i> sp. (3 spp.)	X					X
<i>Hylomyrma reitteri</i> Mayr	X			X		
<i>Leptothorax</i> sp.			X			
<i>Leptothorax</i> sp.	X					
<i>Leptothorax</i> sp.			X			
<i>Megalomyrmex incisus</i> Smith	X			X		
<i>Megalomyrmex</i> sp. (3 spp.)	X			X		
<i>Monomorium</i> sp. (2 spp.)	X					
<i>Mycocepurus smithii</i> Forel	X					X
<i>Octostruma balzani</i> Emery		X		X		
<i>Pheidole susannae</i> Forel			X			
<i>Pheidole</i> sp.			X			
<i>Procryptocerus regularis</i> Emery			X			
<i>Pyramica eggersi</i> Emery	X			X		
<i>Pyramica</i> sp.				X		
<i>Pyramica</i> sp.		X		X		
<i>Pyramica subdentata</i> Mayr	X			X		
<i>Pyramica trieces</i> Brown				X		
<i>Sericomyrmex amabilis</i> Wheeler		X				X
<i>Sericomyrmex</i> sp.		X				X
<i>Solenopsis geminata</i> Fabricius	X			X		
<i>Solenopsis</i> sp.			X	X		
<i>Solenopsis</i> sp. (2 spp.)				X		
<i>Solenopsis</i> sp. (2 spp.)			X			
<i>Strumigenys</i> sp.				X		
<i>Strumigenys trinidadensis</i> Wheeler				X		
<i>Trachymyrmex</i> sp. (4 spp.)						X

Continúa

Tabla 1 Continuación.

Especies de hormigas	Grupos funcionales					
	Preferencia en hábitat			Preferencia en obtención de alimento		
	Hojarasca	Troncos descomposición	Vegetación arbórea	Cazadoras solitarias	Legionarias	Cultivadoras hongos
<i>Wasmannia auropunctata</i> Roger	X	X	X			
Clado Poneroides y subclado Ectatomminoide						
<i>Anochetus simoni</i> Emery	X			X		
<i>Anochetus</i> sp.				X		
<i>Ectatomma quadridens</i> Fabricius		X		X		
<i>Ectatomma tuberculatum</i> Olivier			X			
<i>Gnamptogenys haenschi</i> Emery		X		X		
<i>Gnamptogenys horni</i> Santschi		X		X		
<i>Gnamptogenys</i> sp. (2 spp.)				X		
<i>Hypoponera</i> sp. (2 spp.)		X		X		
<i>Pachycondyla apicalis</i> Latreille	X			X		
<i>Pachycondyla carinulata</i> Roger	X			X		
<i>Pachycondyla chyzery</i> Forel	X			X		
<i>Pachycondyla constricta</i> Mayr		X		X		
<i>Pachycondyla foetida</i> L.	X			X		
<i>Pachycondyla harpax</i> Fabricius	X			X		
<i>Pachycondyla impressa</i> Roger	X			X		
<i>Pachycondyla obscuricornis</i> Emery	X			X		
<i>Pachycondyla stigma</i> Fabricius		X		X		
<i>Pachycondyla unidentata</i> Mayr		X		X		
<i>Pachycondyla villosa</i> Fabricius	X			X		
<i>Prionopelta antillana</i> Forel		X		X		
<i>Probolomyrmex boliviensis</i> Mann		X	X	X		
<i>Thaumatomyrmex ferox</i> Mann	X			X		
Subfamilia Pseudomyrmecinae						
<i>Pseudomyrmex boopis</i> Roger			X	X		
<i>Pseudomyrmex elongatus</i> Mayr			X	X		
<i>Pseudomyrmex filiformis</i> Fabricius			X	X		
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> Fabricius			X	X		
<i>Pseudomyrmex ita</i> Forel			X	X		
<i>Pseudomyrmex kuenckeli</i> Emery			X	X		
<i>Pseudomyrmex oculatus</i> F. Smith			X	X		
<i>Pseudomyrmex pallens</i> Mayr			X	X		
<i>Pseudomyrmex</i> sp. (2 spp.)			X			
<i>Pseudomyrmex</i> sp. (3 spp.)			X	X		



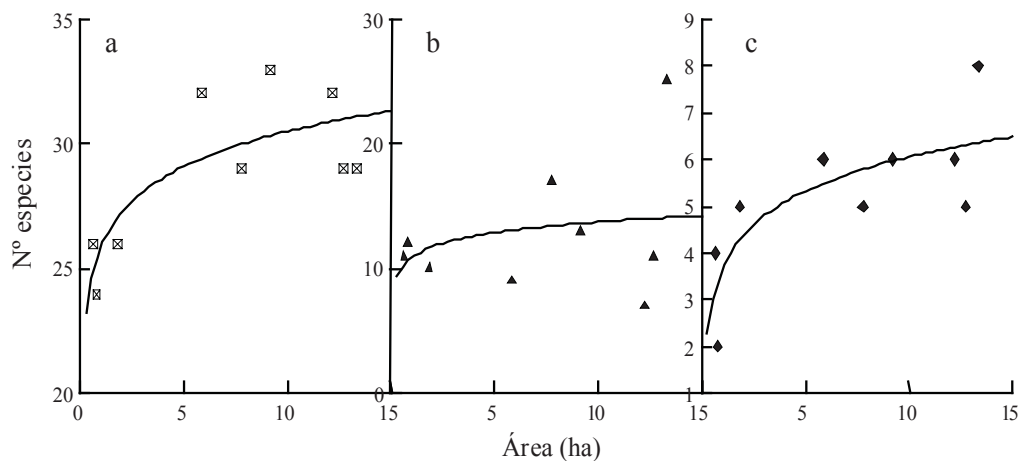


Fig 4 Relación entre el número de especies ( $S$ ) y el área de los fragmentos ( $A$ ). (a) Hormigas asociadas a la vegetación; (b) hormigas asociadas a la hojarasca; (c) hormigas asociadas a troncos en descomposición. Las graficas siguen una ecuación de la forma  $S = cA^z$ .

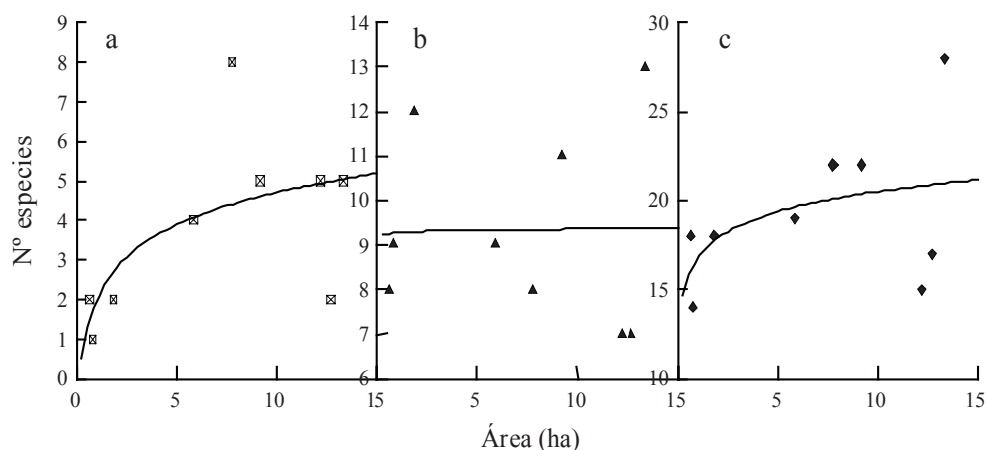


Fig 5 Relación entre el número de especies ( $S$ ) y el área de los fragmentos ( $A$ ). (a) Hormigas legionarias; (b) hormigas cultivadoras de hongos; (c) hormigas cazadoras. Las graficas siguen una ecuación de la forma  $S = cA^z$ .

heterogeneidad de las matrices puede estar jugando un papel definitivo en la diversidad de ensamblajes de hormigas que persisten en el paisaje, y probablemente la distancia y el área de los fragmentos no son factores tan determinantes.

Las especies de hormigas asociadas a los troncos en descomposición y a la vegetación arbórea fueron las más negativamente afectadas por la disminución del área de los fragmentos, mientras que las especies asociadas a la hojarasca no se vieron afectadas. Además, las hormigas asociadas a los troncos en descomposición mostraron un valor de  $z$  mayor al de hormigas asociadas a la vegetación arbórea. Interpretamos que estos resultados diferenciales se deben a que los troncos en descomposición ofrecen un sustrato importante de anidamiento para las hormigas de altos niveles tróficos (Osorio 1998) y la diversidad de especies en este microhábitat dependerá de la abundancia y calidad de este recurso en los diferentes fragmentos. En el caso de la vegetación arbórea, las interacciones entre hormigas y plantas son de una extraordinaria diversidad, ya que aquí

las hormigas pueden actuar como herbívoros, agentes defensivos, proveedores de macronutrientes, en muchos casos llegando a una fuerte especialización (Hölldobler & Wilson 1990). Probablemente, en este grupo de hormigas asociadas a la vegetación se puedan encontrar un mayor número de especializaciones tróficas, que según modelos teóricos publicados (Holt *et al* 1999) son las especies más afectadas por la disminución en el área. Ramírez (1998), en los mismos fragmentos de bosque seco de este estudio, encontró un gran número de interacciones en la vegetación arbórea (e.g. asociación con plantas heliconias, anidamiento en raíces, anidamiento en domacios, aprovechamiento de nectarios extraflorales, relaciones planta-homóptero-hormiga), sin embargo reportó que las asociaciones principalmente son de carácter débil y más bien oportunistas.

En la relación especies-área no significativa para las especies de hojarasca, la temperatura puede estar jugando un papel muy significativo, ya que este es uno de los factores más importantes para la distribución y el número de especies de

comunidades de insectos de hojarasca (Ananthkrishnan 1996). En el caso de los fragmentos del estudio, que se encuentran en una escala similar de tamaño, pueden estar siendo igualmente afectados por el impacto de las consecuencias abióticas del efecto de borde (Kattan 1998), ya que la proporción del área expuesta a este efecto es relativamente similar (relación entre el área del fragmento y su perímetro). Enríquez (1998), en los mismos bosques de este estudio, no encontró diferencias significativas entre la temperatura, la humedad y el pH del suelo entre los diferentes fragmentos relacionados con las hormigas de hojarasca, hecho que podría explicar el no haber encontrado tendencias claras en cuanto a la riqueza de este gremio en los diferentes fragmentos.

Por otro lado, nuestros análisis respecto a las preferencias en la obtención del alimento mostraron que las especies cazadoras en grupos (legionarias) fueron negativamente afectadas por la reducción del área de los fragmentos, mientras que las especies cazadoras solitarias y las cultivadoras de hongos no lo fueron. El comportamiento de forrajeo y la estabilidad de las poblaciones presa pueden ser factores que afectan la riqueza de hormigas legionarias en los fragmentos. Aunque las especies de legionarias no generan competencia interespecífica por su alimento (e.g. por cucarachas, grillos y hormigas), en su comportamiento de forrajeo evitan cruzar su propio camino y reincursionar en las mismas zonas, donde en su irrupción diezmaron las poblaciones de sus presas (Franks 1982). Esta situación de abundancia de presas y tiempo de recuperación de las incursiones puede limitar, en algunos casos, el número de colonias y de especies de legionarias en los fragmentos más pequeños. Además, estudios previos, como el de Armbrrecht (1995), no reportaron presencias de colonias de hormigas legionarias en los potreros, matrices antropogénicas más comunes en la cuenca media del río Cauca.

En el caso de las hormigas cultivadoras de hojas, podemos citar tres razones que pueden apoyar la no diferencia entre la riqueza de especies debida al área de los fragmentos: a) las especies cultivadoras de hongos menos evolucionadas no cortan hojas y son muy generalistas en cuanto a los productos que utilizan para cultivar el hongo (e.g. cuerpos de insectos, excremento de insectos, pedazos de fruta), generalmente encontrados en la hojarasca y el suelo (Hölldobler & Wilson 1990). Esta situación apoya los resultados de Holt *et al* (1999), quien propone que las especies generalistas son las menos afectadas por los efectos del área; b) las especies que cortan material vegetal fresco no dependen exclusivamente de una fuente alimenticia y atacan la mayoría de clases de vegetación (Hölldobler & Wilson 1990) y c) las especies cortadoras de hojas tienden a escoger plantas que contengan bajas concentraciones de sustancias repelentes (terpenoides), por lo cual los estados sucesionales tempranos son más atractivos (Hölldobler & Wilson 1990), y estos podrían estar mejor representados en los bosques pequeños.

Para el caso de las especies cazadoras, se esperaba encontrar una relación especies-área tomando en cuenta los resultados de Osorio (1998) quien encontró una correlación positiva, aunque con muestras de igual tamaño, y Armbrrecht (1995), quien reportó a *Ectatomma tuberculatum* (Olivier), como la única especie cazadora presente en las matrices circundantes a los fragmentos, sugiriendo una

alta dependencia de estas hormigas a los ambientes con cobertura boscosa. Probablemente, su comportamiento característico de cazadora generalista pueda ser un factor aprovechado para beneficiarse de la mayor diversidad de potenciales presa presente en fragmentos de menor tamaño. Sin embargo, algunos microhábitats particulares puedan ser mejores predictores del número de especies cazadoras por área en los fragmentos, fenómeno que todavía se encuentra sin explorar.

Nuestros resultados enfatizan el gran valor de los pequeños fragmentos de bosque seco para la conservación de la diversidad de hormigas. El ensamblaje de especies de hormigas está fuertemente afectado por el área de los fragmentos, sin embargo respuestas funcionales de grupos particulares de hormigas no presentan un patrón claro con respecto a las relaciones especies-área. Estudios del paisaje, que exploren procesos como los efectos de borde, las dinámicas de movimiento de las especies a través de la matriz, metapoblaciones y estudios autoecológicos de algunas especies en los fragmentos, nos brindarán información sobre las posibilidades reales de permanencia de estas hormigas en el paisaje fragmentado de la cuenca media del río Cauca.

### Agradecimientos

La presente investigación fue posible gracias a la cofinanciación del Programa Nacional del Medio Ambiente y del Hábitat de COLCIENCIAS (Proyecto: 1106-13-197-96) y la Universidad del Valle. Se agradece también a la Embajada Real de los Países Bajos, GEF y el Banco Mundial por la financiación del proyecto "Conservación y Uso Sostenible de la Biodiversidad en los Andes Colombianos", en el marco del cual se desarrollaron convenios de cooperación entre el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos "Alexander von Humboldt" y la Universidad del Valle.

### Referencias

- Ananthkrishnan T H (1996) Forest litter insect communities. Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd, New Delhi, 174p.
- Armbrrecht I (1995) Comparación de la mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfico del río Cauca, Colombia. Bol Mus Entomol Univ Valle 3: 1-14.
- Armbrrecht I, Ulloa-Chacón P (1999) Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. Biotropica 31: 646-653.
- Ås S (1999) Invasión of matriz species in small habitat patches. Cons. Ecol. (online) 3: 1-13. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art1>.
- Bolton B (1994) Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 222p.
- Bolton B (2003) Synopsis and classification of Formicidae. Mem Amer Entomol Inst 71: 1-370.
- Brown K S, Hutchings R W (1997) Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest

- butterflies, p.91-110. In Laurance W F, Bierregaard R O (eds), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 616p.
- Connor E F, Courtney A C, Yoder J M (2000) Individuals-area relationships: the relationships between animal population density and area. *Ecology* 81: 734-748.
- Connor E F, McCoy E D (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *Am Nat* 113: 791-833.
- Didham R K (1997) An overview of invertebrate responses to forest fragmentation, p.303-320. In Watt A D, Stork N E, Hunter M D (eds), *Forest and insects*. Chapman & Hall, London, 424p.
- Didham R K, Lawton J H, Hammond P M, Eggleton P (1998) Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353: 437-451.
- Enríquez M L (1998) Composición de la mirmecofauna de hojarasca de fragmentos de bosque seco en el valle del río Cauca. Tesis pregrado, Universidad del Valle, Cali, 63p.
- Espinal L S (1967) Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle, Departamento de Biología, Cali, 32p.
- Franks N (1982) Ecología y regulación poblacional de la hormiga guerrera *Eciton burchelli*, p.453-459. In Leigh Jr E, Rand A S, Windsor D M (eds), *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, 486p.
- Goldstein E L (1975) Island biogeography of ants. *Evolution* 29: 750-762.
- Hanski I (1994) Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol Evol* 9: 131-135.
- Holldobler B, Wilson E O (1990) *The ants*. Harvard University Press, Harvard, 732p.
- Holt R D (1993) Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities, p.77-88. In Ricklefs R E, Schluter D (eds), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, 414p.
- Holt R D, Lawton J H, Polis G A, Martinez N D (1999) Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80: 1495-1504.
- Jaffé K, Latke J, Perez E (1993) *El mundo de las hormigas*. Equinoccio Ediciones, Universidad Simón Bolívar, Caracas, 196p.
- Janzen D H (1988) Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystem, p.130-137. In E O Wilson (ed) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC, 521p.
- Kareiva P (1994) Space: The final frontier for ecological theory. *Ecology* 75: 1.
- Kattan G (1998) Transformación del paisaje y fragmentación del hábitat, p.76-87. In Chaves M E, Arango N (eds), *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad Colombia 1997*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Instituto Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Santafé de Bogotá, 223p.
- Klein B C (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Lawton J H (1995) Population dynamic principles, p.147-163. In J H Lawton, R M May (eds) *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, 248p.
- MacArthur R, Wilson E O (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, 216p.
- Osorio L A (1998) *Hormigas cazadoras (Formicidae: Ponerinae) y su diversidad en fragmentos de bosque seco tropical del Valle del Cauca y Risaralda*. Tesis pregrado Universidad del Valle, Cali, Colombia, 89p.
- Palacio E E, Fernández F (2003) Clave para las subfamilias y géneros, p.233-260. In Fernández F (ed) *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*, capítulo 15. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 398p.
- Pardo-Locarno L C, Lozano-Zambrano F H, Montoya-Lerma J (2000) Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en fragmentos de bosque seco tropical de la cuenca media del río Cauca, Colombia. *Folia Entomol Mex* 110: 15-22.
- Ramírez M, Chacón de Ulloa P, Armbrrecht I, Calle Z (2001) Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. *Caldasia* 23: 523-536.
- Rosenzweig M L (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 458p.
- Schelhas J, Greenberg R (1996) Introduction: the value of forest patches, p.xv-xxxvi. In J Schelhas, R Greenberg (eds) *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D C, 498p.
- Statistix for Windows (1998) *Statistix analytical software*. Tallahassee, Florida.
- Steffan-Dewenter I, Tscharnkte T (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol Lett* 3: 449-456.
- SYSTAT (1998) *SYSTAT for Windows*, version 8 edition. Evanston, IL. 676p.
- Thomas C D (2000) Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 139-146.
- Thomas C D, Thomas J A, Warren M S (1992) Distribution of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* 92: 563-567.
- Turner I M, Corlett R T (1996) The conservation value for small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol Evol* 11: 330-333.
- Williamson M H (1981) *Island populations*. Oxford University Press, Oxford, 298p.
- Wilson E O (1988) The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae), p.214-230. In Liebherr J K (ed), *Zoogeography of Caribbean insects*. Cornell University Press, New York, 304p.