

**HERBIVORÍA DE LA HORMIGA ARRIERA *Atta cephalotes* EN BOSQUE
SECO, PATÍA, CAUCA**



LAURA MARCELA AMAYA HERNÁNDEZ

Universidad del Cauca
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación
Departamento de Biología
Popayán
2016

**HERBIVORÍA DE LA HORMIGA ARRIERA *Atta cephalotes* EN BOSQUE
SECO, PATÍA, CAUCA**

LAURA MARCELA AMAYA HERNÁNDEZ

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de bióloga

DIRECTORA

MARIA CRISTINA GALLEGO ROPERO (PH.D)

Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación
Universidad del Cauca
Popayán
2016

NOTA DE ACEPTACIÓN

Directora: _____

MARIA CRISTINA GALLEGO ROPERO (Ph.D)

Jurado: _____

DELLY ROCÌO CARDENAS (Ph.D(C)

Jurado: _____

JAMES MONTOYA LERMA (Ph.D)

Lugar y fecha de sustentación: Popayán, 22 de junio de 2016

Agradecimientos

A Pilar Parra por su desbordante amor.

A mis papás.

A mi profe María Cristina Gallego por la pasión con la que realiza cada acción.

A cada individuo (entiéndase en términos biológicos) con el que me he encontrado en la vida.

Contenido

Lista de figuras	3
Lista de tablas	4
Lista de anexos	5
INTRODUCCIÓN	6
JUSTIFICACIÓN	7
1. MARCO TEÓRICO	7
1.1. Fragmentación del bosque seco tropical	7
1.2. Aspectos generales de las hormigas del género <i>Atta</i>	9
2. ANTECEDENTES.....	12
2.1. Herbivoría de las cortadoras de hojas en el Neotrópico	12
2.2. Estudios relacionados con la herbivoría de las cortadoras de hojas en Colombia	14
3. OBJETIVOS.....	15
3.1. Objetivo general	15
3.2. Objetivos específicos.....	15
4. Metodología	16
4.1. Área de estudio	16
4.2. Método de muestreo.....	17
4.2.1. Selección y caracterización de nidos	17
4.2.2. Actividad de forrajeo.....	17
4.2.3. Análisis de los datos.....	19
5. Resultados y Discusión.....	20
5.1. Distribución y densidad poblacional de nidos de la hormiga arriera <i>Atta cephalotes</i> en dos fragmentos de bosque seco tropical.....	20
5.2. Caracterización de los nidos de la hormiga arriera <i>Atta cephalotes</i> en los dos fragmentos de bosque seco tropical.....	24
5.3. Especies vegetales forrajeadas por la hormiga arriera <i>Atta cephalotes</i> en fragmento de bosque seco tropical	26

5.4. Evaluación de la herbivoría de la hormiga arriera <i>Atta cephalotes</i>	33
6.5. Cuantificación de la herbivoría en las especies vegetales del fragmento de bosque y matriz	36
Se presenta la comparación del área de los fragmentos de las especies vegetales colectados por las hormigas en la pista arbórea entre nidos y meses.	37
Se presenta la comparación del peso fresco de los fragmentos de las especies vegetales colectados por las hormigas en la pista arbórea entre nidos y meses.	40
Al correlacionar los valores de peso fresco y seco de los fragmentos colectados por las hormigas, se estimó el porcentaje de jugosidad de siete especies vegetales forrajeadas por las hormigas en el bosque seco.	41
6.6. Área foliar, peso fresco y peso seco de fragmentos foliares de <i>Cassia grandis</i> y <i>Crescentia cujete</i> transportados por <i>Atta cephalotes</i>	43
6.7. Área de los fragmentos foliares colectados en la boca principal	46
6.8. Peso fresco de los fragmentos colectados por <i>Atta cephalotes</i> en la boca principal.....	49
6. CONCLUSIONES	51
7. Recomendaciones	52
8. BIBLIOGRAFÍA.....	53

Lista de figuras

Figura 1. Mapa de localización de la zona de estudio.....	18
Figura 2. Distribución de los nidos de <i>Atta cephalotes</i> presentes en el fragmento de bosque	22
Figura 3. Nidos de la hormiga arriera ubicados en el fragmento de bosque La Pachuca	23
Figura 4. Áreas inundables.....	24
Figura 5. Densidad poblacional de <i>Atta cephalotes</i> en dos fragmentos de bosque seco.....	25
Figura 6. Hormiga arriera <i>Atta cephalotes</i> transportando fruto de <i>Eugenia</i> sp.....	32
Figura 7. Especies vegetales forrajeadas por <i>Atta cephalotes</i> presentes en la matriz del fragmento de bosque La Pachuca	33
Figura 8. Estado de la vegetación adyacente al nido 1 en dos épocas.....	37
Figura 9. Pistas de forrajeo utilizadas por <i>Atta cephalotes</i>	38
Figura 10. Valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea por especie vegetal y mes.	39
Figura 11. Valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea de <i>Citrus latifolia</i>	40
Figura 12. Fragmentos foliares cortados por <i>Atta cephalotes</i>	41
Figura 13. Promedios de peso fresco de fragmentos foliares colectados por las hormigas en pista arbórea	42
Figura 14. Promedios de peso seco de fragmentos foliares colectados por las hormigas en pista arbórea.....	43
Figura 15. Bocas de entrada de los nidos y los fragmentos foliares descartados por las hormigas	44
Figura 16. Promedio de peso fresco de los fragmentos de <i>Cassia grandis</i> (Nidos 1, 2, y 4) y <i>Crescentia cujete</i> (Nido 5) transportados por <i>Atta cephalotes</i>	46
Figura 17. Hormigas forrajeadas A. <i>Cassia grandis</i> ; B. <i>Crescentia cujete</i>	47

Figura 18. Promedio de área foliar de los fragmentos vegetales transportados por la hormiga arriera hacia la boca principal en octubre	48
Figura 19. Promedio de área foliar de los fragmentos vegetales transportados por la hormiga arriera hacia la boca principal en diciembre	49
Figura 20. Fragmentos foliares de sp.1 (arvense) colectadas por las hormigas de nidos 4 y 7	51

Lista de tablas

Tabla 1. Densidad de nidos de <i>Atta cephalotes</i> en dos fragmentos de bosque seco tropical.....	25
Tabla 2. Comparación de variables medidas en los nidos presentes en los fragmentos de bosque Las Martas y La Pachuca	26
Tabla 3. Comparación de variables relacionadas con las pistas de forrajeo en los nidos presentes en los fragmentos de bosque Las Martas y La Pachuca.....	27
Tabla 4. Especies vegetales forrajeadas por <i>Atta cephalotes</i> en el fragmento de Bs-T y la Matriz, finca La Pachuca	28
Tabla 5. Especies arbóreas, arbustivas y herbáceas presentes en el fragmento de Bs-T La Pachuca.....	30
Tabla 6. Especies de plantas relacionadas taxonómicamente con las reportadas en el fragmento bosque seco de La Pachuca	34
Tabla 7. Porcentaje de jugosidad de las especies vegetales forrajeadas por <i>Atta cephalotes</i>	45
Tabla 8. Intervalos de confianza al 95% para el área foliar media (cm ²) para un periodo de cuatro horas.....	46
Tabla 9. Peso fresco (g) colectado por las hormigas en pista arbórea para un periodo de tiempo de cuatro horas.	50
Tabla 10. Cantidad de biomasa colectada por las hormigas en boca principal para un periodo de tiempo de cuatro horas.....	51

Lista de anexos

Anexo 1. Prueba de contrastes múltiples por pares de Tukey para el número de hormigas forrajeras en el tiempo	63
Anexo 2. Prueba de contrastes múltiples por pares de Tukey para preferencia de sustrato por las hormiga arriera <i>A. cephalotes</i>	63
Anexo 3. Prueba de comparación múltiple de Tukey para valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea por especie vegetal y mes.	63
Anexo 4. Prueba de comparación múltiple de Tukey para determinar diferencias de peso fresco entre los nidos.....	64
Anexo 5. Prueba de comparación múltiple de Tukey para la boca principal en octubre	64
Anexo 6. Prueba de comparación múltiple de Tukey para la boca principal en diciembre.....	65
Anexo 7. Prueba de comparación múltiple de Tukey para peso fresco de los fragmentos colectados en la pista arbórea entre nidos	65
Anexo 8. Prueba de comparación múltiple de Tukey para peso seco de los fragmentos colectados en la pista arbórea entre nidos	66

INTRODUCCIÓN

La tribu Attini (Formicidae: Myrmicinae) posee 12 géneros y 210 especies de hormigas (Schultz 1999), todas ellas simbióticas obligadas con hongos que son cultivados dentro de los nidos con sustrato vegetal (Hölldobler y Wilson 1990).

Las hormigas arrieras del género *Atta* están entre los insectos polívoros más conocidos (Lugo *et al.* 1973) y son consideradas como uno de los más importantes herbívoros generalistas del Neotrópico. De hecho Cherrett (1989) estimó que entre el 12 y 17% de la producción de hojas de un bosque primario es colectada por las arriera.

Su gran capacidad de búsqueda les permite explorar varios sustratos alimenticios (plantas para cultivar el hongo simbionte) que se encuentran en proximidades de los nidos, obteniendo la energía necesaria para la supervivencia de la colonia (Forti *et al.* 1984).

Las cortadoras de hojas proliferan en hábitats alterados (Carvalho *et al.* 2012) o en áreas en estadios iniciales de sucesión en donde pueden colectar especies de plantas pioneras por poseer menos defensas químicas, que especies de estados sucesionales tardíos (Coley *et al.* 1983).

Además de la abundancia de las cortadoras en ecosistemas antropizados, la composición vegetal de las matrices en las que quedan inmersos los fragmentos de bosque (pasturas ganaderas o cultivos agrícolas) tienen un alto impacto en las actividades forrajeras de las hormigas, alterando sus dinámicas naturales (Sánchez y Urcuqui 2006).

Entre los hábitats alterados que son potenciales para que las cortadoras puedan incrementar su actividad se encuentra el bosque seco tropical (Bs-T) del valle del río Patía, al sur del departamento del Cauca, rodeado por matrices de transformación ganadera y agrícola (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010), evidenciando un acelerado deterioro que pone en riesgo los procesos ecológicos que aseguran la funcionalidad de este bioma (Maass *et al.* 2005), por lo tanto se hace necesario resaltar la importancia de llevar a cabo estudios que contribuyan a la conservación de este tipo de hábitats (Armbrecht y Chacón de Ulloa 1997) y ampliar el conocimiento de la ecología de *Atta cephalotes* en bosque seco tropical.

JUSTIFICACIÓN

En la literatura científica existe una gran variedad de investigaciones relacionadas con el forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* en el Neotrópico (ver Farji–Brenner 1993, 2001; Rockwood 1973,1974, 1975,1976; Cherret 1968, 1972; Howard 1987, 1988, 1990; Nichols-Orians y Schultz 1989; Nichols-Orians 1991, 1992; Vasconcelos 1990, 1997; Antunes y Della Lucia 1999; Wirth *et al.* 1997, 2003; Bertorelli *et al.* 2006; Mintzer 1979; Berish 1986, entre otros) pero son relativamente pocos los trabajos relacionados a los bosques secos tropicales; entre ellos se encuentran los realizados en Guanacaste, provincia de Costa Rica por Rockwood (1975, 1976, 1977) y otros realizados en hábitats afines como los de Barrera *et al.* (2015) en el Chaco Serrano y Farji y Protomastro (1992) en el Chaco seco Argentino. . En Colombia, la literatura citada sobre forrajeo de *Atta cephalotes* corresponde principalmente a estudios llevados a cabo en algunos de los fragmentos de bosque seco ubicados en el Valle del Cauca (Sánchez y Urcuqui 2006) y Norte de Santander (Cortés *et al.* 2013).

En el municipio del Patía, al sur del departamento del Cauca, se encuentran algunos fragmentos de bosque seco, entre los cuáles La Pachuca y Las Martas, se han visto afectados por el aumento en el establecimiento de potreros para ganadería extensiva. Para esta zona la literatura no presenta estudios que estén relacionados con la mirmecofauna, además y con el fin de asegurar la conservación de los bosques secos, es necesario incrementar los esfuerzos de investigación que permitan un mejor entendimiento sobre su ecología, funcionamiento y valor ecosistémico (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005), de ahí surge la necesidad de ampliar el conocimiento acerca de las actividades forrajeras de la hormiga arriera *A. cephalotes* y como se ha visto afectada su dinámica por los procesos de potrerización.

1. MARCO TEÓRICO

1.1. Fragmentación del bosque seco tropical

La fragmentación es un cambio en la estructura y configuración de los hábitats dentro del paisaje, que conlleva a la transformación de un hábitat, inicialmente dominante y relativamente continuo, en un conjunto de parches pequeños, denominados fragmentos, que quedan embebidos en un nuevo hábitat, mayoritario y cualitativamente muy distinto al original, denominado matriz (García 2011).

A nivel mundial el bosque seco tropical (Bs-T) es considerado uno de los ecosistemas más amenazados por la fragmentación, sin embargo es también uno de los menos estudiados. En Colombia existe en seis regiones biogeográficas diferentes: el valle del río Patía en el sur del valle geográfico del Cauca, el valle del río Cauca, el alto y medio valle del río Magdalena, Santander y Norte de Santander, la costa Caribe, y la Orinoquía. A pesar de compartir características similares como una fuerte estacionalidad pluvial en estas seis regiones, los suelos y la estacionalidad climática varían, y como consecuencia su composición vegetal, animal, fúngica y microbiana (Pizano y García 2014).

En el país, el aumento de la población humana y el deseo por la tenencia de la tierra, a partir de su uso agropecuario, ha conducido a la tala casi sistemática de los bosques naturales, hasta llevarlos próximos a la extinción, como ha ocurrido en los bosques secos y la zona andina (Lozano *et al.* 2011).

Se estima que el Bs-T ha sido reducido a una cobertura de 12.000 km² de un total inicial de aproximadamente 80.000 km²; las áreas de bosque que pertenecen a este ecosistema están contenidas en paisajes rurales con intensa actividad agrícola debido a la fertilidad de los suelos (Echeverry y Rodríguez 2006).

En la actualidad se le suman a la agricultura y a la ganadería presiones como la minería, el desarrollo urbano y el turismo (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010), lo cual ha resultado en que el Bs-T en Colombia no sólo este completamente fragmentado, sino que además se encuentre en estados sucesionales intermedios, rodeado por matrices de transformación (Miles *et al.* 2006; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

En el caso de los fragmentos de bosque seco del Patía se evidencia la presión de la ganadería, la principal causa de pérdida de la tercera parte de los bosques que se encuentran por debajo de los 1.000 metros de elevación, ocupando probablemente el 80% de estas áreas. Por otro lado las prácticas inadecuadas para la producción pecuaria también generan impactos ambientales negativos como la erosión, compactación del suelo, desecación de humedales, contaminación de aguas y suelos por el uso de fertilizantes y plaguicidas, entre otros (Murgueitio y Calle 1999).

En los últimos años se han ido implementando estrategias de conservación en paisajes rurales que incluyen la adopción de prácticas agrícolas sostenibles, sin embargo los principales impactos de las actividades ganaderas no se han estudiado lo suficiente (Lozano *et al.* 2011)

Esta situación pone en grave riesgo a la biodiversidad asociada y, por lo tanto, a los procesos ecológicos que aseguran la funcionabilidad de este bioma y a los servicios ecosistémicos de captura de carbono, ciclaje de nutrientes,

protección del suelo a la erosión, regulación de agua, polinización, control biológico de plagas y provisión de alimentos y madera (Maass *et al.* 2005). Estos procesos y servicios ecológicos han sido muy poco estudiados en los bosques secos, particularmente en Colombia (Pennington 2012).

1.2. Aspectos generales de las hormigas del género *Atta*

Las hormigas arrieras o cortadoras de hojas representan uno de los grupos de insectos con mayor dispersión, adaptabilidad y éxito evolutivo en el Neotrópico (Fowler *et al.* 1986). En Colombia, se han registrado doce especies de hormigas cortadoras de hojas pertenecientes a la tribu Attini, cuatro de ellas corresponden al género *Atta*: *A. cephalotes* (L.), *A. colombica* (Guérin), *A. laevigata* (F. Smith) y *A. sexdens* (L.) (Mackay y Mackay 1986) y ocho al género *Acromyrmex*: *Ac. landolti* (Forel), *Ac. octospinosus* (Reich), *Ac. balzani* (Emery), *Ac. coronatus* (Fabricius), *Ac. hystrix* (Latreille), *Ac. subterraneus* (Forel), *Ac. rugosus* (F. Smith) y *Ac. aspersus* (F. Smith) (Mackay y Mackay 1986; Fernández *et al.* 2015)

Las colonias maduras de las especies del género *Atta* pueden tener millones de hormigas, como las operarias que cortan la vegetación y la transportan a lo largo de un complejo sistema de trillas de forrajeo (Hölldobler y Wilson 1990). En general la población del nido se divide en hormigas permanentes (ápteras) y hormigas temporales (aladas); dentro de las hormigas permanentes se encuentran la reina y las obreras, organizadas en castas formadas por individuos morfológicamente diferentes que desempeñan funciones distintas y específicas en beneficio de la colonia. El tamaño de los individuos pertenecientes a cada casta está relacionado con la función que desempeñan. Escobar *et al.* (2002) y Fernández (2003) señalan que las obreras, constituyen el mayor porcentaje de miembros de la colonia. Son hembras estériles y tienen la responsabilidad de alimentar la colonia y cuidar el nido. Las obreras se dividen en seis castas: exploradoras, cortadoras, cargadoras, escoterías, jardineras y soldados.

El número de hormigas en las colonias es bastante variable, dependiendo de la edad de la especie considerada (Forti *et al.* 1983). Por ejemplo, la población de hormigas en una colonia de *Atta laevigata* de aproximadamente ocho años de edad fue estimada en 3.500.000 operarias (Pereira da Silva 1975).

Uno de los efectos evidentes de la colonización de *Atta* es la aparición de nidos u hormigueros que se distinguen por la presencia de montículos de tierra suelta, producto de excavaciones en el suelo para construir subterráneamente el nido (Montoya-Lerma *et al.* 2006), que abarca un volumen de unos 20 metros de diámetro y unos cinco metros de profundidad. Las trillas o caminos de forrajeo también forman una parte integral de las colonias, en estos lugares físicamente bien definidos, se genera una gran actividad por parte de las hormigas. En las

trillas no solo se encuentran las hormigas encargadas del corte y acarreo de material vegetal, sino que también se pueden encontrar otras hormigas desempeñando funciones como la limpieza de la trilla y el marcaje del camino por medio de feromonas para mantener a sus hermanas orientadas (Uribe 2013).

Las hormigas arriera se caracterizan por ser extremadamente termófilas y las variaciones en el clima son consideradas determinantes en sus ritmos de forrajeo principalmente en climas subtropicales y templados. Las obreras forrajean entre los 20 y 30°C, disminuyendo su actividad por encima o debajo de esos valores (Hölldobler y Wilson 1990). En ambientes tropicales, donde la temperatura es relativamente constante a lo largo del año y la estacionalidad está definida principalmente por una estación seca y otra lluviosa, los estudios revelan patrones poco claros de forrajeo (Farji-Brener 1993).

Rockwood (1975) al estudiar colonias de *A. cephalotes* y *A. colombica*, verificó que las dos especies forrajean predominantemente durante la noche en la estación seca, evitando las altas temperaturas del día y poseen patrones diurnos de forrajeo durante la estación lluviosa. El autor también observó que la cantidad y el tipo de material vegetal colectado por las hormigas, mostró una gran variación con respecto al cambio estacional, disminuyendo el número de especies de plantas forrajeadas durante la época de lluvias.

La gran habilidad adaptativa de las hormigas pertenecientes a la tribu Attini se debe a la simbiosis desarrollada con un hongo que les ha servido como sustento básico durante 50 millones de años de evolución. Los géneros *Atta* y *Acromyrmex* se diferencian de los otros géneros de hormigas Attini porque cortan grandes cantidades de material vegetal y lo cargan al interior de sus nidos subterráneos para que sirva como sustrato a *Leucoagaricus gongylophorus*, el hongo simbiote que cultivan (Hölldobler y Wilson 1990).

Dentro de sus nidos y en cámaras especiales los fragmentos vegetales son cortados en piezas más pequeñas y son masticados por las obreras, quienes le agregan al mismo tiempo sustancias salivales y anales que contienen enzimas digestivas (quitinasas, α -amilasa y proteinasas) ricas en amonio y aminoácidos, contribuyendo así al crecimiento del jardín del hongo (Lugo *et al.* 1973), del cual se alimentaran principalmente las larvas y la reina (Weber 1966), mientras que las obreras pueden ingerir savia directamente en el proceso de corte de la hoja (Littleddyke y Cherret 1976).

Para el cultivo del hongo las hormigas cortadoras deben utilizar hojas que posean características que permitan su adecuado crecimiento (Berish 1986). Se conoce que las plantas poseen ciertas defensas contra el ataque de los herbívoros. Estas pueden ser físicas (presencia de tricomas, dureza de las hojas); fisiológicas (calidad nutritiva variable para cada hoja, expansión foliar rápida,

verdecer tardío) o químicas, las cuales pueden ser constituidas o inducidas (mediante presión de herbivoría) pero que, en todo caso, pueden resultar tóxicas para los insectos o hacer a las plantas menos digeribles para el herbívoro a través de la producción de metabolitos secundarios (Barone y Coley 2002) tipo terpenoides (Viegas 2003), derivados fenólicos, taninos, cumarinas, alcaloides y flavonoides (Rodríguez *et al.* 2008).

En general las hormigas cortadoras de hojas exhiben preferencia por especies pioneras (Wirth *et al.* 2003; Farji-Brener 2001) que poseen menos defensas químicas. La mayoría de las especies de ambos géneros *Atta* y *Acromyrmex*, utilizan dicotiledóneas, algunas monocotiledóneas o plantas de ambos grupos; en general, las cortadoras utilizan una gran variedad de plantas como alimento, aunque presentan ciertas diferencias en sus preferencias de sustrato (Cherrett, 1968; Rockwood 1975, 1976). Por ejemplo, Cherrett (1968) encontró que *A. cephalotes* forrajea la mitad de las especies registradas en su área de forrajeo. Rockwood (1976), en un estudio en Costa Rica, registró que *A. colombica* explora el 67% de las especies de plantas en el territorio de forrajeo de las colonias. Los estudios sobre patrones de forrajeo de las cortadoras, han llevado a concluir que la abundancia del recurso no determina el forrajeo; que los recursos más cercanos no son necesariamente más intensamente forrajeados (Rockwood 1975, 1976, 1977) y que las hormigas cortadoras son selectivas (Rockwood 1977).

Aunque en ecosistemas naturales las hormigas arrieras pueden estar ejerciendo importantes funciones ecológicas; en zonas productivas o perturbadas antropogénicamente se convierten en plagas, por su efecto defoliador en cultivos agrícolas y forestales (Montoya-Correa *et al.* 2007). Se ha demostrado que una alta abundancia de plantas palatables (pioneras de rápido crecimiento) ocasiona un aumento anormal de las poblaciones de *A. cephalotes* en ecosistemas neotropicales fragmentados (Urbas 2004). En Colombia, Madrigal (2003) registra que las arrieras atacan tanto especies cultivadas como forestales, malezas y plantas ornamentales.

Por otro lado, las cortadoras de hojas pueden desempeñar un papel extremadamente importante en la naturaleza ya que la construcción de los nidos ocasiona modificaciones físico – químicas a los suelos, y esto se manifiesta en una aceleración del ciclado de nutrientes provocado por la incorporación de materia orgánica (Farji-Brener 1992), aumentan la fertilidad del suelo (Moutinho *et al.* 2003), participan en la dispersión de semillas (Dalling y Wirth 1998) y pueden alterar la fisonomía de ciertos hábitats (Della Lucia 2003). También es conocido que la actividad podadora de las cortadoras no siempre es negativa sobre la flora circundante. Como estas especies “podan” generalmente partes específicas de

plantas, pueden regular un crecimiento diferencial en una misma planta o entre diferentes especies vegetales (Jaffé *et al.* 1993).

La vegetación relacionada con los hormigueros frecuentemente difiere de los lugares adyacentes en composición y abundancia relativa (Farji-Brener 1992). Esto es particularmente notable en los grandes nidos (Coutinho 1982), que en algunos casos funcionan modificando las características de las sucesiones vegetales produciendo heterogeneidad; por ejemplo, en Paraguay, los nidos de *A. vollenweideri* son considerados “nucleadores” de leñosas, facilitando la invasión de especies arbóreas/arbustivas a las pasturas y acelerando la dirección de la sucesión hacia un bosque seco. En las sabanas venezolanas, los nidos de *A. laevigata* potencializan la invasión y el establecimiento de las principales especies deciduas de bosques cercanos, tales como *Genipa canuto* y *Godmania macrocarpa*. Estas especies forman núcleos de árboles asociados a grandes hormigueros, incrementando la presencia de leñosas en una matriz herbácea y generando un paisaje de sabana-parque (Farji-Brener 1992).

2. ANTECEDENTES

2.1. Herbivoría de las cortadoras de hojas en el Neotrópico

La literatura presenta varias investigaciones sobre forrajeo de *Atta* en diferentes tipos de hábitats, entre las que se destacan las de Rockwood (1973, 1975, 1976); Lewis *et al.* (1974); Wirth *et al.* (1997, 2003); Farji-Brener (1993) realizadas en bosque húmedo tropical (Bh-T), bosque seco tropical (Bs-T) y pastizales (Sánchez y Urcuqui 2006) entre otros.

Entre los primeros estudios se encuentra el realizado por Cherrett (1968) quien encontró que *A. cephalotes* ha desarrollado un sistema de forrajeo conservacional que previene la sobre-explotación y la destrucción de la vegetación alrededor del nido. Adicional a esto, la introducción de la agricultura altera estos patrones y contribuye a que estos insectos se conviertan en plaga.

Rockwood (1976) estudió los patrones forrajeros de las cortadoras de hojas en tres colonias de las especies *A. colombica* y *A. cephalotes* encontrando que las hormigas forrajean una restringida porción de especies, el 31,4% por *A. colombica* y 22,0% por *A. cephalotes*. El autor sugiere que el factor responsable para la selectividad en colonias de *Atta* es posiblemente la composición química del material seleccionado debido a las condiciones requeridas para el crecimiento del hongo.

Farji-Brener y Protomastro (1992) estudiaron los patrones forrajeros de *Ac. striatus* y *Ac. hispidus* en un bosque subtropical seco del chaco argentino. Los resultados demuestran que ambas especies prefieren un número limitado de

especies de plantas del bosque. *Ac. striatus* posee una estrategia más oportunista y se encuentra activa en tres de las cuatro estaciones del año, mientras que *Ac. hispidus* es más selectiva y posee actividad sólo en el verano y otoño.

Farji-Brener (1993) encontró que los ritmos nocturnos/diurnos de forrajeo de *A. laevigata* no parecen estar asociados directamente con las características del ambiente de sabana tropical, salvo como posible respuesta a valores extremos que podrían limitar sus actividades. Los ritmos fisiológicos internos, como los requerimientos nutricionales, parecen las causas básicas de los cambios en los patrones de forrajeo diurno/nocturno.

Wirth *et al.* (1997) en un estudio sobre las actividades de forrajeo de dos colonias de *A. colombica* estimaron que el total anual de herbivoría de hojas verdes para la colonia I fue de 3,855 m² de área foliar y 1,707 m² para la colonia II. El total del peso seco de la biomasa colectada por las hormigas fue más alto en la estación seca debido a que más del 50% del material colectado correspondió a partes no verdes de la planta (estípulas de *Ficus* sp., frutos, semillas y flores de diversas especies) a diferencia de la estación húmeda en la que el material colectado consistió en hojas verdes. También se encontró que la actividad de forrajeo se veía afectada por eventos de lluvia y que los periodos del día con mayor actividad fueron entre las 15:00 y 16:00 horas.

Farji-Brener (2001) llevó a cabo un estudio con el fin de evaluar la hipótesis de que las cortadoras de hojas son más comunes en estados sucesionales tempranos que en bosques maduros debido a que las especies pioneras que abundan en estos hábitats son más susceptibles a las cortadoras de hojas que las especies que son tolerantes a la sombra las cuales dominan bosques primarios (hipótesis del forrajeo palatable). Los resultados soportan las hipótesis de forrajeo palatable, las cortadoras de hojas probablemente seleccionan hojas pioneras debido a sus bajos niveles de defensas químicas, alto contenido de nutrientes y alta disponibilidad en estados sucesionales tempranos lo que disminuye el costo energético para localizar el recurso.

Vieira de Araujo *et al.* (2004) encontraron que las colonias de *A. cephalotes* localizadas en el borde y en la matriz del fragmento de bosque, presentaron mayores tasas de herbivoría que las colonias localizadas en el interior del bosque maduro, corroborando la hipótesis de que las tasas de herbivoría son más elevadas en ambientes perturbados.

2.2. Estudios relacionados con la herbivoría de las cortadoras de hojas en Colombia

En Colombia, se destacan los estudios llevados a cabo en el Valle del Cauca, eje cafetero, Antioquía, Santander, Norte de Santander, entre otros, enfocados principalmente en la búsqueda y planteamiento de técnicas que permitan su manejo y control por ser plaga de cultivos, por ello se han adelantado varios estudios relacionados con su ecología, el hongo simbiote que cultivan, interacciones con otros artrópodos, comportamiento de forrajeo en diferentes ambientes, etc. Es así como Sánchez y Urcuqui (2006) estudiaron las distancias de forrajeo de *A. cephalotes*, encontrando que en época de verano las hormigas recorren una menor distancia, posiblemente debido a estrés fisiológico y menor disponibilidad del recurso. También compararon características de la actividad de forrajeo en los periodos de lluvia y de sequía, con la cual se pudo establecer que existe relación entre las distancias de forrajeo, el número de especies defoliadas y el número de individuos por especie defoliada, con respecto al régimen bimodal que caracteriza el área de estudio.

Rodríguez *et al.* (2008) encontraron que bajo condiciones de laboratorio *A. cephalotes* presenta mayor preferencia por el follaje de mango pero cuando la disponibilidad de este recurso es mínima, forrajea en forma oportunista sobre otros recursos como *T. diversifolia*, así éstos no sean de su preferencia.

Cortés *et al.* (2013) al estudiar el comportamiento trófico de *A. cephalotes* observaron que la actividad recolectora es fuertemente influenciada por las variaciones de temperatura durante el día y las precipitaciones. Encontraron que los picos de actividad ocurren entre las 10:50 y 17:25 horas y que selecciona árboles de Fabaceae independientemente de la abundancia y distancia con respecto al nido.

Alfaro *et al.* (2013) encontraron que la actividad de forrajeo de *Ac. labicornis* fue predominantemente nocturna con un pico hacia las 4 am, lo que sugiere una relación directa con la temperatura ambiental. Bustamante y Amarillo-Suárez (2014) compararon las condiciones microclimáticas y la actividad de forrajeo de *A. cephalotes* entre un bosque y una pastura. No se encontró un patrón que relacione el forrajeo con las variaciones microclimáticas ocasionadas por el tipo de cobertura. Para el Cauca no se encontraron trabajos que estén relacionados con forrajeo de hormiga arriera

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Evaluar la herbivoría de *Atta cephalotes* sobre algunas especies vegetales presentes en bosque seco y la matriz, en el Patía (Cauca).

3.2. Objetivos específicos

- Determinar las especies vegetales forrajeadas por *A. cephalotes* en bosque seco y la matriz.
- Cuantificar la tasa de herbivoría sobre las dos especies vegetales más forrajeadas en el fragmento de bosque seco y la matriz.
- Comparar la tasa de herbivoría entre las especies vegetales forrajeadas en el fragmento de bosque seco y la matriz.

4. Metodología

4.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el municipio del Patía al sur del departamento del Cauca, Colombia. Según la clasificación de Holdridge, Patía ubicado a 800 msnm presenta características de bosque seco tropical (Bs-T), con temperatura promedio anual de 26,3°C y humedad relativa promedio de 74%. La precipitación en la zona tiene una distribución de lluvias bimodal, con un periodo lluvioso que va de octubre a diciembre y de marzo a mayo, siendo el mes más lluvioso noviembre con un promedio de 290 mm (1970-1999). El periodo o estación seca se presenta entre junio y septiembre, siendo julio el mes menos lluvioso con 43 mm (CRC 2009).

En el valle del río Patía, en los municipios del Patía, Bolívar y Mercaderes se localizan áreas de bosque seco. Se caracterizan por ser áreas más o menos planas, cubiertas por pasturas de origen antropogénico o rastrojos secundarios. El Bs-T de esta región solo queda en fragmentos situados cerca de las riberas de las quebradas y en pequeñas extensiones en áreas planas, ya que la vegetación original ha sido quemada y substituida por cultivos y pastizales para ganadería. Estos remanentes se encuentran entre 500 y 800 msnm y su vegetación esta estructuralmente definida por la cobertura y la altura de los árboles. Se pueden identificar dos grandes clases de cobertura: una dominada por pastizales debido a las intervenciones, y otra por el componente arbóreo y arbustivo (Vergara 2015).

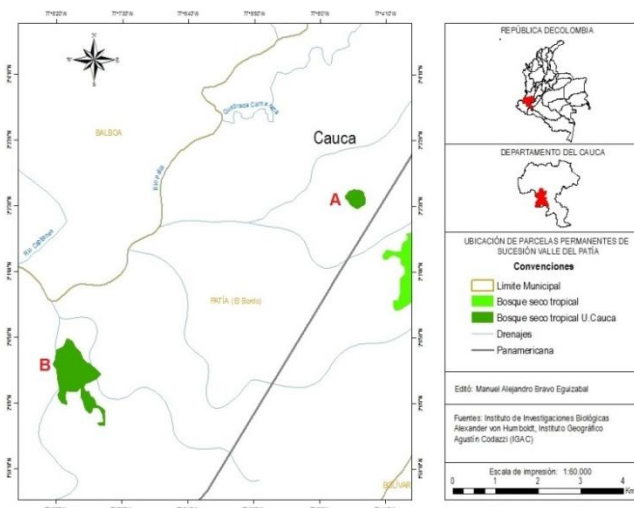


Figura 1. Mapa de localización de la zona de estudio. A. Bosque La Pachuca, B. Bosque Las Martas.

Entre los fragmentos de bosque seco que se encuentran en el Patía se seleccionaron para desarrollar el estudio Las Martas, en el corregimiento El Puro con una extensión de 15 ha ($2^{\circ}1'13''\text{N } 2^{\circ}8.50''\text{O}$) y La Pachuca, en el corregimiento Patía que cuenta con 10,8 ha ($2^{\circ}2'33''\text{N } 77^{\circ}4.31''\text{O}$) (Fig. 1).

4.2. Método de muestreo

4.2.1. Selección y caracterización de nidos

- Se recorrieron los fragmentos de bosque seco en su totalidad y una franja de 250m, alrededor, desde el borde hasta la matriz y se realizó un censo de los nidos activos de *A. cephalotes*, los cuales fueron georeferenciados. Se determinó si un nido estaba activo o no, a través de la perturbación de este, esperando la salida de hormigas por las bocas. En cada fragmento de bosque se seleccionaron seis nidos de forma aleatoria, los cuales se midieron a lo largo y ancho, para estimar el área total.
- Para cada nido se midieron las siguientes variables: número de pistas de forrajeo activas, largo y ancho de estas pistas (hasta la fuente de forrajeo) y número de bocas activas e inactivas.
- Para realizar el análisis de la densidad poblacional de los nidos de la hormiga, se adaptó el protocolo de Rockwood (1973) y Jaffé y Vilela (1989). Para esto, se dividió el área en parcelas utilizando QGIS 2.6.1. y se cuantificaron los nidos por parcela.

4.2.2. Actividad de forrajeo

La evaluación de la actividad de forrajeo se llevó a cabo en el fragmento de bosque La Pachuca, porque la distancia a Las Martas sumada a la situación de orden público de la zona no permitió realizar el muestreo. Las colectas de fragmentos foliares en la pista arbórea se realizaron en los meses de febrero, marzo, agosto y diciembre y en la boca principal se llevaron a cabo en octubre y diciembre.

- Se seleccionaron seis nidos de forma aleatoria con actividad de forrajeo sobre especies vegetales de bosque y matriz. En cada uno de los nidos, en los períodos de mayor actividad (19:00 y 24:00 pm) a un metro de la boca principal y sobre la pista arbórea, se ubicó un punto fijo y se hicieron tres video-grabaciones de las hormigas que entraban durante un minuto, con un tiempo de espera de un minuto entre grabación.

- De los videos tomados en la boca principal se hizo un conteo de los diferentes sustratos que ingresaban a cada nido: hojas verdes, hojas secas, flores y frutos.
- Directamente de la fuente de forrajeo, se colectaron 300 fragmentos vegetales que transportaban las hormigas y así garantizar la procedencia de la especie vegetal. De cada pista arbórea se colectaron 100 hojas y 300 foliolos (dependiendo de la composición de la lámina foliar de la especie vegetal) que no presentaron ningún daño con el fin de promediar el peso y el área foliar y establecer la equivalencia de los 300 fragmentos foliares en términos de hojas y foliolos.

En octubre y diciembre se colectaron fragmentos foliares a un metro de distancia de la boca principal, que después fueron morfotipados, esta colecta se realizó con el fin de analizar la oferta y la variación de esta en cuanto área foliar.

Los fragmentos, hojas y foliolos colectados fueron pesados en una balanza analítica AWS (0,1g) para obtener su peso fresco. Para encontrar el área se fotografiaron cada uno de los fragmentos foliares (300), hojas (100) y foliolos (300) usando un soporte universal para conservar la cámara a una distancia fija de 20cm y sobre el campo visual se colocó una regla. Las imágenes fueron procesadas con el software de distribución libre ImageJ 1.48v. Posteriormente el material vegetal fue secado en un horno entre 60-70°C por aproximadamente 48h, para obtener el peso seco. Posteriormente fueron secados en un horno entre 60-70°C por aproximadamente 48h, para obtener el peso seco.

- Para la evaluación de jugosidad, término empleado por Cherrett (1972) para referirse al contenido de humedad en las hojas, se emplearon los datos de los fragmentos foliares colectados en la pista arbórea:

$$\% \text{ humedad} = \frac{P.Fresco - P.Seco}{P.Fresco} * 100$$

- Para las especies vegetales defoliadas se tomaron las siguientes variables: forma de crecimiento (árbol, arbusto, hierba, entre otro) y el grupo taxonómico al que pertenezcan. Para la determinación taxonómica se colectaron las especies y se llevaron al herbario de la universidad del Cauca en donde se compararon con la colección existente para la zona de estudio.

4.2.3. Análisis de los datos

Con el programa QGIS 2.6.1 se trazó el mapa de los fragmentos de bosque para analizar la densidad y distribución de los nidos.

Para el análisis de las variables de los nidos se utilizó la prueba paramétrica t-student, el cumplimiento del supuesto de normalidad se evaluó con la prueba de Shapiro-Wilks y también se aplicó un ANOVA con sub-muestreo.

Para determinar diferencias entre el número de hormigas forrajeras en pista arbórea y boca principal y entre el tipo de sustrato forrajado, se aplicó un modelo lineal mixto generalizado asociado a una distribución de probabilidad de Poisson.

Las comparaciones del área de fragmentos foliares colectados en la pista arbórea entre nidos, se realizaron aplicando la prueba de Friedman, Kruskal-Wallis y Mann-Whitney y para analizar el área de los fragmentos foliares por mes, se utilizó un ANOVA, al igual que para el área de los fragmentos foliares colectados en la boca principal.

La comparación entre nidos y meses para el peso fresco y seco de los fragmentos foliares colectados en la pista arbórea se hizo a través de ANOVA.

Con el fin de establecer cuáles variables específicas presentaron diferencias significativas se aplicó la prueba de contrastes múltiples de Tukey.

El procesamiento estadístico se realizó con el software de programación para el análisis de datos y gráficos de libre distribución R versión 3.2.2 (<https://www.R-project.org/>), empleando un nivel de significancia del 5%.

5. Resultados y Discusión

Atta cephalotes fue la única especie de hormiga arriera encontrada en los dos fragmentos de bosque seco y matriz. Según los mapas de distribución presentados por Fernández *et al.* (2015), esta especie domina gran parte del territorio colombiano, incluyendo el departamento del Cauca, a diferencia de *A. colombica*, *A. laevigata* y *A. sexdens* cuya distribución está restringida a ciertas zonas del país, que hasta el momento no incluyen el Cauca.

5.1. Distribución y densidad poblacional de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* en dos fragmentos de bosque seco tropical

La Figura 2 muestra la ubicación de los nidos georeferenciados y de los cuales se hizo su análisis de densidad y distribución en cada fragmento de bosque seco, Las Martas y La Pachuca.

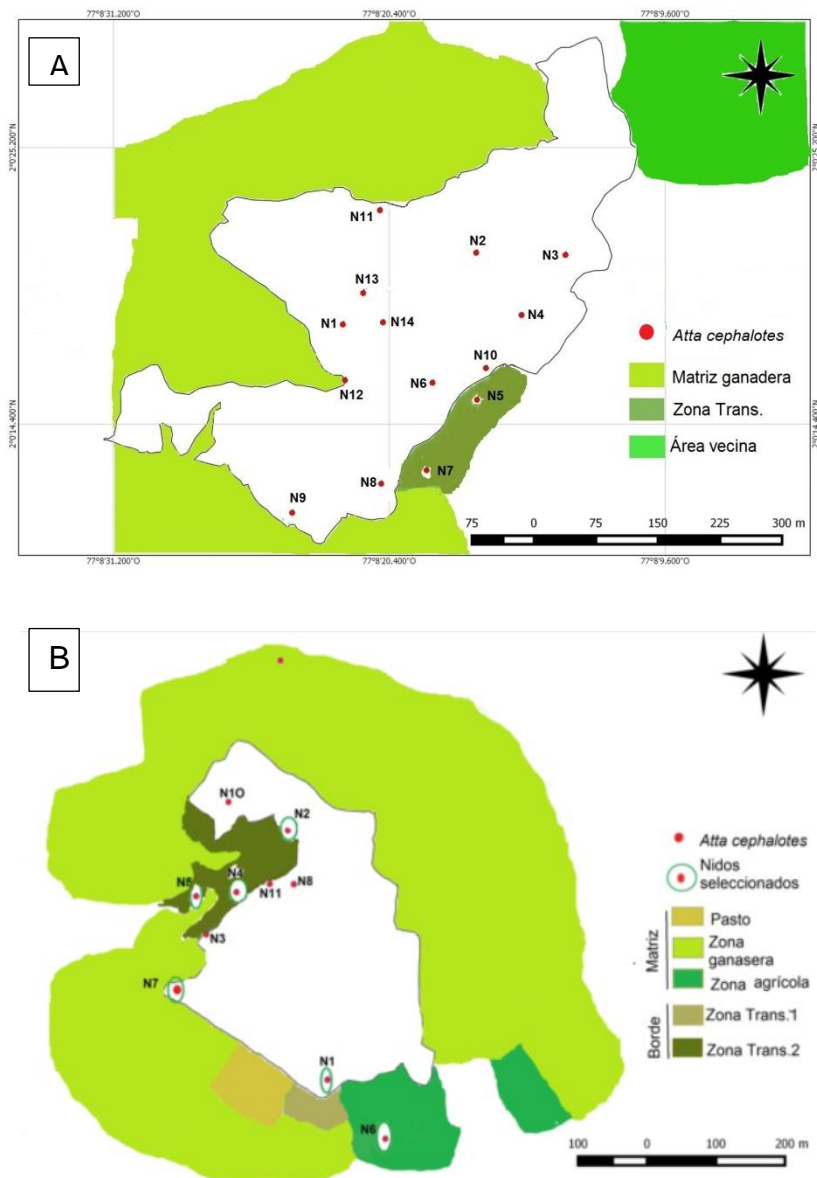


Figura 2. Distribución de los nidos de *Atta cephalotes* presentes en el fragmento de bosque A. Las Martas B. La Pachuca

Todos los nidos en Las Martas y La Pachuca, se encontraron bajo algún tipo de cobertura arbórea o arbustiva. Los nidos de La Pachuca en el borde del fragmento de bosque o cerca a este, bajo cobertura vegetal compuesta principalmente por *Guazuma ulmifolia*, *Zanthoxylum fagara* y *Croton hibiscifolius*, vegetación característica de zonas de transición de bosque hacia pastizales, siendo *Z. fagara* la especie más común en áreas de borde (Vergara 2015).

En las Martas la distribución de los nidos fue más homogénea con respecto a La Pachuca (Figura 2A y 2B), aunque también próximos al borde. Al respecto, Meyer *et al.* (2009) en un fragmento de bosque perteneciente a Usina Serra Grande, encontraron densidades de 3,6 nidos/ha de *A. cephalotes* en 50 m de borde a diferencia de 0,34 nidos/ha ubicados en el interior de bosque, lo cual evidencia la preferencia de la hormiga arriera por zonas de borde debido a una mayor disponibilidad de especies pioneras (Farji-Brener 2001), aunque como lo sugiere Gamboa (2015), el fragmento de bosque La Pachuca en su totalidad se comporta como un borde, pues no se encontraron diferencias significativas en los resultados de la lluvia de semillas entre matriz, borde e interior del fragmento y sugiere que además de la presencia de especies pioneras se deben tener en cuenta las variables climáticas.

En la figura 2B se observa la distribución de los nidos en La Pachuca, sobresaliendo en el mapa la agrupación de 8 nidos que se encuentra en la parte superior de la imagen y en la figura 2A, se observa la distribución de nidos en Las Martas, lugar en el que los nidos 7, 8, 9, 11 y 12 al igual que el conglomerado de La Pachuca, se ubican en un terreno inclinado (Figura 3). Esto es muy similar a lo observado por Lapointe y Serrano (1992) en Carimagua para *Ac. landolti*, en donde la distribución espacial de los nidos fue muy agregada y la ubicación coincidente con la topografía detallada del sitio al punto de suponer que dicha distribución se relaciona con los patrones de drenaje de la sabana; ya que siempre se encuentran nidos en los sitios menos susceptibles a inundaciones.

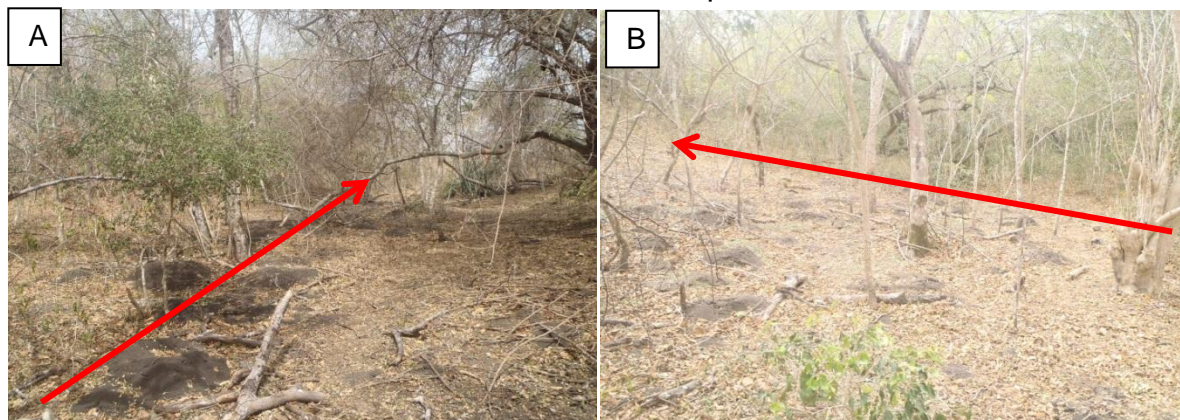


Figura 3. Nidos de la hormiga arriera ubicados en el fragmento de bosque La Pachuca A. Nido 2; B. Nido 4. La flecha indica la pendiente.

Para el caso específico de La Pachuca, la ubicación de los nidos de *A. cephalotes* que se muestra en la figura 2B, es similar a lo que encontraron Barrera *et al.* (2015) en el Chaco serrano, en donde de las cinco especies del género *Acromyrmex* registradas, dos especies se encontraron en el interior del bosque (n=69 nidos); tres especies se encontraron en la matriz (n=10 nidos) y las cinco especies se encontraron en el borde del fragmento (n= 93 nidos). En el fragmento de bosque La Pachuca, no se encontró ningún nido en lo que sería el interior del fragmento; en los 250m de matriz evaluada, se encontraron dos nidos y en áreas de borde nueve nidos, siendo proporcional a lo encontrado por los autores en lo que respecta a borde y matriz.

En los dos lugares se observaron durante la estación lluviosa sitios inundables (Figura 4), lo cual evita el establecimiento de nidos, modulando así su distribución. Estas áreas inundables pueden influir en las distancias que recorren las hormigas hasta el sustrato que cortan, puesto que en época seca el agua se filtra totalmente y el terreno queda seco, mientras que en la estación lluviosa las pistas de forrajeo son borradas por el agua y re-direccionadas por las hormigas. Con relación a lo anterior, Rockwood (1973, en comunicación personal con Haines), encontró que *A. colombica* en Barro Colorado prefería localizarse cerca a cuerpos de agua a diferencia de *A. cephalotes* que lo hacía en zonas más altas y secas.



Figura 4. Áreas inundables A. Pachuca; B. Las Martas

Para La Pachuca se encontraron en total 11 nidos y 14 para Las Martas (Tabla 1).

Tabla 1. Densidad de nidos de *Atta cephalotes* en dos fragmentos de bosque seco tropical

Lugar	Área (ha)	N° de nidos	Tamaño de parcela (m ²)	Densidad de nidos/ha
La Pachuca	10,8			
Zona trans. 2		7	240X180	1,62
Borde interior del fragmento		2	180X120	0,9
Matriz		2	180X120	0,9
Promedio				1.14
Las Martas	15,3			
Zona 1		14	180X60 360X120 540X120	1,17

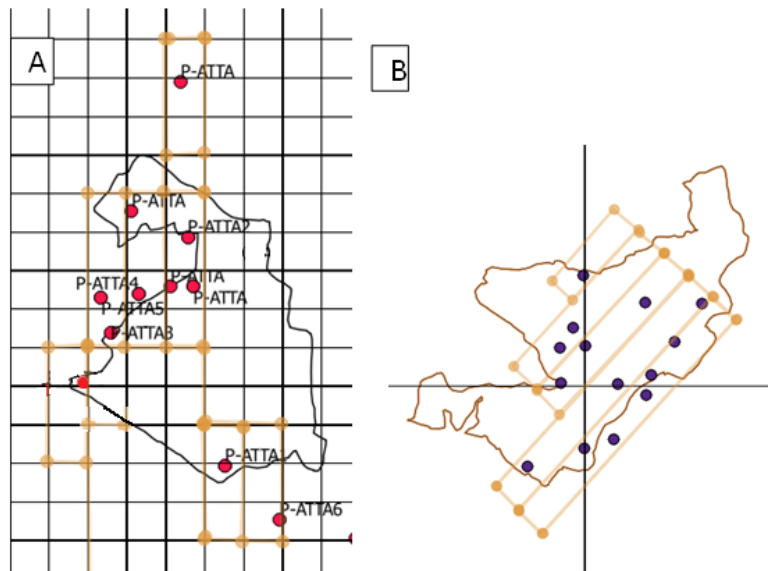


Figura 5. Densidad poblacional de *Atta cephalotes* en dos fragmentos de bosque seco; A. La Pachuca; B. Las Martas

En la finca Las Martas se encontró una densidad de 1,17 nidos/ha y en La Pachuca 1,14 nidos/ha. Carvahlo *et al.* (2012) en un bosque de transición en la Amazonía en dos parcelas experimentales una sometida a quemadas periódicas y otra parcela control, reportan densidades de 2,4 nidos/ha y 1,4 nidos/ha, respectivamente, de *Atta cephalotes*, *A. laevigata* y *A. sexdens*. Ramos *et al.* (2008) en un bosque de eucalipto estimaron una densidad de 10 nidos/ha de *Atta*

sexdens rubropilosa y *A. laevigata*; Caldeira *et al.* (2005) en otro eucaliptal reportaron 29,3 nidos/ha de *Atta* sp.. Estos estudios indican que la densidad de nidos aumenta en función del aumento de la perturbación, pudiendo ser hasta 30 veces mayor en bosques secundarios que en bosques primarios (Vasconcelos y Cherrett 1995). Sin embargo, en el caso de la Pachuca y Las Martas, los fragmentos se encuentra en un estado sucesional temprano, la comunidad no hace ningún tipo de manejo sobre los nidos de la hormiga, pero si ejerce una presión extractivista en el bosque (ganadería, extracción de madera e incluso quemadas que generan claros en los bosques), además las condiciones climáticas en la época de verano son drásticas, a tal punto que las hojas de los árboles cambian su porcentaje de humedad y por lo tanto, las hormigas disminuyen su actividad de forrajeo, incluso cambian de forrajear hojas por otro recurso como estructuras florales por su contenido de humedad y su alto valor nutricional (Rockwood 1976). Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis de Rockwood (1973) donde plantea que en la estación seca la disponibilidad de sustrato disminuye y esto es un factor limitante de la actividad de forrajeo y por lo tanto, de la densidad de nidos.

Por otro lado, estudios de densidad poblacional como el de Jaffé y Vilela (1989), en seis lugares de selva primaria, reportan un promedio de 0,05 nidos/ha de *A. cephalotes*; Wirth *et al.* (2003) en la selva tropical de Panamá encontraron 0,033 nido/ha de *A. colombica*, lo cual evidencia que en los bosques primarios las dinámicas poblacionales de la hormiga arriera permanecen en equilibrio, debido probablemente a los mecanismos de defensa de las plantas, bien sea químicos o físicos, a la amplia dispersión del sustrato palatable o a la poca disponibilidad de luz (Farji-Brener 2001; Jaffé y Vilela 1989) que afecta el establecimiento y desarrollo de las colonias.

5.2. Caracterización de los nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* en los dos fragmentos de bosque seco tropical

Una anova de las variables medidas en los nidos permitió determinar diferencias significativas entre el número de bocas activas, con un promedio de 88 para los nidos de Las Martas y de 52 para los de La Pachuca. Las variables área, ancho, largo y bocas inactivas, no mostraron diferencias significativas (Tabla 2).

Tabla 2. Comparación de variables medidas en los nidos presentes en los fragmentos de bosque Las Martas y La Pachuca

Variable	Promedio \pm ds		Normalidad (valor-p)		Homogeneidad de Varianzas	Igualdad de Medias	
	Las Martas	La Pachuca	Las Martas	La Pachuca		Estadístico	Valor-p
Largo nido	29,25 \pm 9,75	23,40 \pm 9,43	0,398	0,977	0,945	T = 1,0548	0,316
Ancho nido	17,26 \pm 4,07	19,62 \pm 9,97	0,737	0,552	0,071	T = -0,5369	0,603
Área (m ²)	525,28 \pm 270,25	534,91 \pm 441,99	0,178	0,416	0,304	T = -0,0455	0,965
N° Bocas activas	88 \pm 20,45	52,5 \pm 7,12	0,959	0,932	0,037	T = 4,0166	0,007
N° Bocas inactivas	79,5 \pm 47,21	76 \pm 40,74	0,059	0,462	0,947	T = 0,1198	0,907

El área promedio de los nidos en los dos fragmentos de bosque no presentó diferencias significativas y fue mucho mayor que el reportado por Montoya-Lerma *et al.* (2006) de 39,46 m² en zonas verdes de las comunas 17, 18 y 19 de la ciudad de Cali; Escobar *et al.* (2001) obtuvieron un promedio de 101,25 m², datos de nidos encontrados en áreas urbanas de cuatro municipios del Chocó, y Chaves (2006) reporta un promedio de 54,02 m²; datos de nidos de la reserva natural de la sociedad civil, Pozo Verde, en Jamundí (Valle del Cauca). Estos datos sugieren un dinamismo en la colonización de la hormiga arriera en ambientes urbanos (Montoya-Lerma *et al.* 2006), se puede sugerir que la disponibilidad de recurso y la ausencia de cualquier tipo de control permite un mayor desarrollo de las colonias, en este caso manifestado en el promedio del tamaño de los nidos presentes en Las Martas y La Pachuca.

Los nidos de Las Martas presentaron en promedio un mayor número de bocas activas, lo cual está relacionado con el aumento de su complejidad y de su actividad metabólica requiriendo más bocas de entrada y más respiraderos (Hölldobler y Wilson 1990). Igualmente para las variables número de pistas de forrajeo, largo y ancho (máximo y mínimo), sólo se encontraron diferencias significativas para el largo de la pista, observándose que en promedio las hormigas de La Pachuca recorren mayores distancias (Tabla 3). En cuanto al ancho de las pistas, Montoya-Lerma *et al.* (2006) encontraron un promedio de 11,14 cm para la pista principal de los nidos caracterizados, sin ninguna correlación entre esta variable y otras como el largo de pista o número de hormigas forrajeras por minuto.

Tabla 3. Comparación de variables relacionadas con las pistas de forrajeo en los nidos presentes en los fragmentos de bosque Las Martas y La Pachuca

Variable	Promedio \pm Sd		Análisis de varianza	
	Las Martas	La Pachuca	Estadístico	Valor-p
Largo de la pista	16,69 \pm 17,03	32,83 \pm 29,15	F = 6,1298	0,033
Ancho máximo	8,86 \pm 6,26	8,28 \pm 3,45	F = 0,1819	0,679
Ancho mínimo	5,01 \pm 2,52	5,02 \pm 1,95	F = 4e-5	0,995

A diferencia de Las Martas, cuya matriz es principalmente potrero ralo y pocas especies arbóreas, La Pachuca se encuentra rodeado por una matriz heterogénea compuesta por potrero con árboles para sombrío, pasto de corte, cultivos pequeños de limón y cacao, algunos árboles de guayaba, tamarindo y mango. Estas condiciones, permiten sugerir que la composición de la matriz influye en la dinámica de forrajeo de la hormiga arriera, específicamente en las distancias que recorren y determinando el acceso a sustratos (Sánchez y Urcuqui 2006). Es así como el nido 6, ubicado a 100 m del borde, sobre la matriz y el nido 1 a 18 m del borde, hacia el interior del bosque, presentaron las pistas con las mayores distancias recorridas por las hormigas durante el forrajeo, dirigido hacia plantas ubicadas en la matriz, especialmente limón, tamarindo y mango. Cabe mencionar que se encontró una pista para el nido 1 de aproximadamente 109 m dirigida hacia el interior del fragmento de bosque, en donde las arriera estaban forrajeando intensamente un árbol de limón, prefiriendo este (de forma temporal) a especies propias del bosque que se encontraban alrededor.

En Las Martas, las pistas de forrajeo dirigidas hacia el interior del bosque fueron más numerosas, debido posiblemente a la distribución de los nidos y a la mayor oferta, en términos de abundancia de las especies vegetales preferidas por las hormigas como *Cassia grandis*, *Crescentia cujete* y *Guazuma ulmifolia*.

5.3. Especies vegetales forrajeadas por la hormiga arriera *Atta cephalotes* en fragmento de bosque seco tropical

La hormiga arriera se encontró forrajeando 30 especies vegetales, de las cuales 11 son arbóreas, seis arbustivas y 11 herbáceas. De acuerdo con la clasificación realizada por Vargas (2012), 13 son consideradas pioneras intermedias, tres de sitios abiertos y dos de estado sucesional tardío (Tabla 4).

Tabla 4. Especies vegetales forrajeadas por *Atta cephalotes* en el fragmento de Bs-T y la Matriz, finca La Pachuca (*Vargas 2012).

Familia	Nombre común	Especie		Hábito de crecimiento	Estructura colectada	Estado sucesional*
Bosque						
Fabaceae	Igúa	<i>Albizia</i>	<i>guachapele</i>	Árbol	Hojas	Sucesional tardío
	Saman	<i>Albizia</i>	<i>saman</i>	Árbol	Hojas, flores	Sucesional tardío
	Cañafistula	<i>Cassia</i>	<i>grandis</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
	Chiminango	<i>Pithecellobium</i>	<i>lanceolatum</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
	Payande	<i>Pithecellobium</i>	<i>dulce</i>	Arbusto	Hojas	Pionera intermedia
Rutaceae	Uña de gato	<i>Zantoxylum</i>	<i>fagara</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
	Mapurito	<i>Zantoxylum</i>	<i>caribeum</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
	Tachuelo	<i>Zantoxylum</i>	<i>schreberi</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
Malvaceae	Guácimo	<i>Guazuma</i>	<i>ulmifolia</i>	Árbol	Hojas, flores	Pionera intermedia
Erythroxylaceae	Limoncillo	<i>Erythroxylum</i>	sp	Arbusto	Hojas	Pionera intermedia
Myrtaceae	Arrayan de puerco	<i>Eugenia</i>	sp	Arbusto	Frutos	Pionera intermedia
Sapindaceae	X	<i>Cupania</i>	<i>latifolia</i>	Árbol	Hojas	x
	X	sp15	x	Trepadora	Hojas	x
	X	sp8	X	X	Hojas	X
Matriz						
Bignoniaceae	Totumo	<i>Crescentia</i>	<i>cujete</i>	Arbusto	Hojas, flores, frutos	Pionera intermedia
Fabaceae	Tamarindo	<i>Tamarindus</i>	<i>Indica</i>	Árbol	Hojas	x
	X	<i>Senna</i>	<i>obtusifolia</i>	Hierba	Hojas	Pionera intermedia
Rutaceae	Limón	<i>Citrus</i>	<i>latifolia</i>	Arbusto	Hojas, flores	X
Anacardiaceae	Mango	<i>Mangifera</i>	<i>Indica</i>	Árbol	Hojas	Pionera intermedia
Asteraceae	X	sp3	X	Hierba	Hojas	Sitios abiertos
	X	<i>Lycoseris</i>	<i>colombiana</i>	Hierba	Hojas	X
	X	sp2	X	Hierba	Frutos	Sitios abiertos
Malvaceae	Escoba	<i>Sida</i>	<i>glomerata</i>	Hierba	Hojas	Sitios abiertos
Myrtaceae	Guayaba	<i>Psidium</i>	<i>guajava</i>	Arbusto	Hojas	Pionera

						intermedia
Poaceae	Pasto	Sp	X	Hierba	Hojas	X
X	X	Sp6	X	Hierba	Hojas	X
X	X	Sp7	X	X	Hojas	X
X	X	Sp9	X	Hierba	Hojas	X
X	X	Sp10	X	X	Hojas	X
X	X	Sp17	X	Hierba	Hojas	X

El Valle del Patía presenta algunos remanentes boscosos con una estructura simple debido a la presión ejercida por las actividades humanas, siendo la ganadería y la agricultura las principales actividades de la región (Vergara 2014). La finca La Pachuca, presenta un fragmento de bosque de 10.8 ha, que se encuentra en un estado sucesional desde 1961 (Vergara 2014), la fuerte y constante presión que ejerce la comunidad con actividades extractivistas, no ha permitido su restauración. De acuerdo con Vergara (2016), en La Pachuca y alrededores se registraron 34 especies, de las cuales 11 son arbóreas, nueve arbustivas y 13 herbáceas. Las primeras 17 especies registradas en la tabla se encontraron con frecuencia en el interior y borde de este fragmento de bosque (Tabla 5).

Tabla 5. Especies arbóreas, arbustivas y herbáceas presentes en el fragmento de Bs-T La Pachuca (Fuente: Vergara 2016)

Familia	Especie		Hábito de crecimiento
Fabaceae	<i>Albizia</i>	<i>guachapele</i>	Árbol
	<i>Albizia</i>	<i>saman</i>	Árbol
	<i>Calliandra</i>	<i>pittieri</i>	Arbusto
	<i>Cassia</i>	<i>grandis</i>	Árbol
	<i>Pithecellobium</i>	<i>dulce</i>	Arbusto
	<i>Pithecellobium</i>	<i>lanceolatum</i>	Árbol
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>caribaeum</i>	Árbol
	<i>Zanthoxylum</i>	<i>fagara</i>	Arbusto
	<i>Zanthoxylum</i>	<i>schreberi</i>	Árbol
Verbenaceae	<i>Citharexylum</i>	<i>kunthianum</i>	Arbusto
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>latifolia</i>	Árbol
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	sp	Arbusto
Malpighiaceae	<i>Bunchosia</i>	sp	Árbol
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	sp	Arbusto

Nyctaginaceae	<i>Pisonia</i>	<i>aculeata</i>	Arbusto
Malvaceae	<i>Guazuma</i>	<i>ulmifolia</i>	Árbol
Bignoniaceae	<i>Crescentia</i>	<i>cujete</i>	Arbusto
Fabaceae	<i>Tamarindus</i>	<i>Indica</i>	Árbol
Rutaceae	<i>Citrus</i>	<i>latifolia</i>	Arbusto
Anacardiaceae	<i>Mangifera</i>	<i>indica</i>	Árbol
Myrtaceae	<i>Psidium</i>	<i>guajava</i>	Arbusto
Fabaceae	<i>Senna</i>	<i>obtusifolia</i>	Hierba
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i>	<i>nervosa</i>	Hierba
Commelinaceae	<i>Callisia</i>	<i>gracilis</i>	Hierba
	<i>Commelina</i>	<i>diffusa</i>	Hierba
Malvaceae	<i>Sida</i>	<i>glomerata</i>	Hierba
	<i>Sida</i>	<i>jamaicensis</i>	Hierba
Verbenaceae	<i>Lantana</i>	<i>camara</i>	Hierba
	<i>Verbena</i>	<i>litoralis</i>	Hierba
Portulacaceae	<i>Portulaca</i>	<i>pilosa</i>	Hierba
Asteraceae	<i>Lycoseris</i>	<i>colombiana</i>	Hierba
Lamiaceae	<i>Ocimum</i>	sp	Hierba
Malvaceae	<i>Sida</i>	<i>glabra</i>	Hierba
Bromeliaceae	<i>Bromelia</i>	<i>karatas</i>	Hierba

Según Vergara (2016) en La Pachuca se registran 17 especies vegetales (Tabla 4), siendo las más abundantes *Eugenia* sp. con el 55%, seguida por *Pithecellobium lanceolatum* (17%) y *Guazuma ulmifolia* (7%). Estas especies al igual que *Cassia grandis*, *Zanthoxylum* sp. y *Pithecellobium dulce* se caracterizan por ser propias del estado sucesional en que se encuentra este fragmento, considerándose especies pioneras (Dalling *et al.* 1998; Martínez-Garza y Howe 2010; Vargas 2012). Asociada a grandes claros se encuentra *Cupania* sp. (Hammond y Brown 1995) y algunas herbáceas como *Sida glabra*, *Sida glomerata* y *Senna obtusifolia*.

De las especies herbáceas asociadas a la matriz y borde del fragmento, se registraron *Callisia gracilis*, *Sida glomerata*, *Lantana cámara*, *Lycoseris colombiana* y *Bromelia karatas*, entre otras, que se caracterizan por ser pioneras intermedias en este tipo de sucesiones (Vargas 2012).

La cantidad de especies forrajeadas por *A. cephalotes* es alta con relación al total de especies en el fragmento de bosque; de las 17 especies disponibles forrajea 11, aproximadamente el 64%. Varios autores han llegado a la conclusión de que este comportamiento es evidente en estados sucesionales tempranos en los cuales abundan especies pioneras (Berish 1986; Vasconcelos y Cherrett 1997;

Farji-Brener 2001), lo que probablemente disminuye el costo de localizar recursos palatables (Farji-Brener 2001). Lo anterior coincide con los resultados que se muestran en las tablas 5 y 6, puesto que del total de plantas forrajeadas por *A. cephalotes* tanto en la matriz como en el fragmento de bosque, el 82% son especies pioneras y solo el 5.8% está representado por especies típicas de bosque seco en estados sucesionales tardíos como *Albizia guachapele* y *Albizia saman* (Vargas 2012).

Farji-Brener (2001) realizó una revisión de varios estudios donde reporta 121 especies de plantas que forrajea la hormiga arriera del género *Atta*, de las cuales el 67,8% son especies pioneras y 31,4% son persistentes, porcentajes similares a los encontrados en La Pachuca. Coley (1983) encontró que los niveles de herbivoría en las hojas maduras de las pioneras es seis veces mayor que en las especies persistentes, aun así su crecimiento es 2,5 veces más rápido; el hecho de que su tolerancia a la herbivoría sea alta, sugiere que la producción de hojas no tiene un elevado costo energético. Además, el autor sugiere algunas razones por las que las especies pioneras son preferidas por los herbívoros como baja concentración de fibra, fenoles y una menor dureza, sumada a altos niveles de nitrógeno y agua.

Durante febrero y marzo, los seis nidos seleccionados preferían hojas de especies como *Crescentia cujete* y *Cassia grandis* y en menor cantidad forrajaban *Pithecellobium* sp., *Albizia* sp., *Zanthoxylum* sp. y especies herbáceas asociadas a la matriz.

Coley (1983) afirma que unas de las características de las especies palatables es su bajo contenido de fibra, característica presente en especies como *C. grandis*, *P. dulce* y *A. saman*, además tienen elevados contenidos proteícos (García y Medina 2006). Sin embargo, los mismos autores encontraron que *C. grandis* exhibe apreciables concentraciones de compuestos polifenólicos, lo que en teoría disminuiría la aceptabilidad de esta especie por parte de los herbívoros, pero en el caso de la hormiga arriera se registra una alta preferencia por forrajear esta especie.

De la especie más abundante en el fragmento de bosque, *Eugenia* sp., se observó que la única estructura forrajada eran los frutos (Figura 6); las hojas fueron escasamente colectadas por las hormigas, lo cual coincide con lo encontrado por Rockwood (1976) con *Eugenia salamensis*, cuyos frutos fueron calificados como una fuente extremadamente palatable al igual que las hojas de otras especies como *Polygonatum punctatum*, debido a su alto valor energético y menor concentración de compuestos secundarios. Con respecto a la ausencia de forrajeo sobre las hojas de *Eugenia* sp. hay evidencia de que los extractos de las hojas de algunas de las especies pertenecientes a este género son utilizados

como potenciales controladores de insectos, tal es el caso de *Eugenia sulcata* usada en el control de dos especies de hemípteros en la agricultura (Gonzalez *et al.* 2014).



Figura 6. Hormiga arriera *Atta cephalotes* transportando fruto de *Eugenia* sp. A. Parte de la testa; B. Fruto entero.

En cuanto a las especies forrajeadas en la matriz, el tamarindo, limón y mango (Figura 7) fueron los preferidos por las hormigas del nido que se encontraban en la matriz (nido 6) y cerca al borde del fragmento de bosque (nido 1), revelando su preferencia por especies cultivables. De acuerdo con varios estudios en Latinoamérica, 47 cultivos agrícolas y hortícolas y 13 especies de pastos son atacados por esta hormiga (Fernández *et al.* 2015), entre los que se destacan los cítricos, plantas tiernas de cacao y cuando se encuentran en periodo de floración y fructificación, plantas tiernas de maíz, yuca, coca en almacigo, hojas tiernas de mango y sus flores, diferentes plantas ornamentales, entre otros (Carrasco 1962; Cherrett 1968; Chacón 1994).

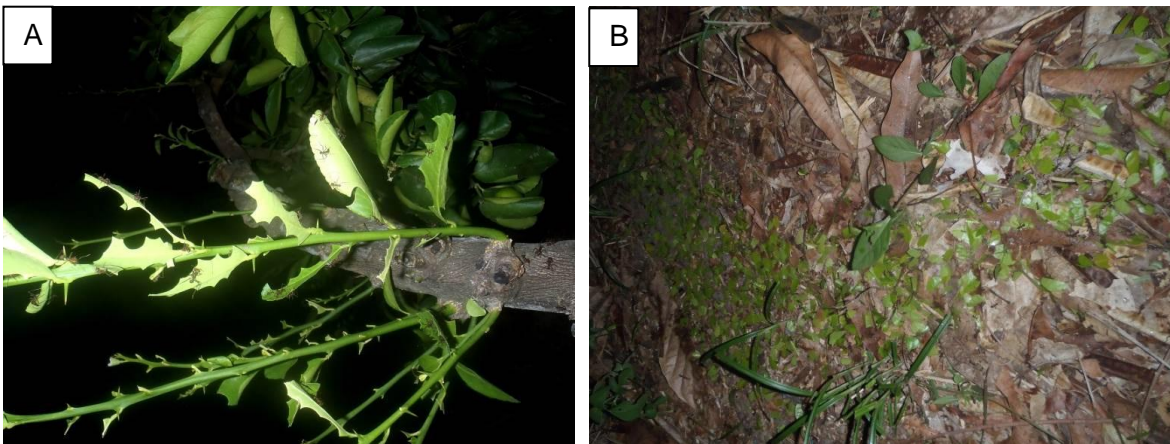


Figura 7. Especies vegetales forrajeadas por *Atta cephalotes* presentes en la matriz agrícola del fragmento de bosque La Pachuca. A. *Citrus latifolia*; B. Fragmentos foliares de *Mangifera indica*.

Por otro lado, en agosto, época de sequía, se observó disminución en la actividad forrajera de las hormigas, esto puede ser explicado, según Díaz (2006), a la baja disponibilidad de follaje, pues en bosques donde se presenta una marcada estacionalidad es mayor la presencia de árboles caducifolios, los cuales pierden sus hojas en verano y en los primeros días del invierno aparecen hojas nuevas; la floración en estos bosques ocurre comúnmente durante la estación seca (Janzen 1967). Es así como el sustrato vegetal que transportaban las hormigas en la época de sequía, estaba constituido principalmente por estructuras florales de especies como *Crescentia cujete*, *A. saman* y *Guazuma ulmifolia* calificados por Rockwood (1976) como recursos muy palatables.

En el caso de *Guazuma ulmifolia*, la pérdida de sus hojas se da en un corto período en la estación seca y su floración es casi todo el año, especialmente de abril a octubre; algo parecido ocurre para *A. saman* que florece después de la caída de sus hojas aproximadamente en la mitad de la época seca (Borchert 1996), lo cual coincide con lo observado en agosto, mes en que las arriera forrajearon flores de samán.

Las hormigas arriera no transportaron fragmentos foliares ni florales de *C. grandis* en agosto, octubre y diciembre, lo cual sugiere que la sequía es un factor limitante. Durante esta época pierde la mayoría de sus hojas y las que quedan, debido al déficit de agua se tornan coriáceas, coincidiendo con lo registrado por Borchert (1996) para esta especie. Nichols-Orians y Schultz (1989) afirman que la dureza de las hojas influye en la selección por parte de las hormigas, las cuales prefieren llevar a sus nidos hojas nuevas. Así mismo, Bowers y Porter (1981) sugieren que la jugosidad del sustrato podría ser considerado un factor clave en la determinación de la palatabilidad.

Son pocas las especies vegetales forrajeadas por la hormiga arriera que coincidan con las registradas en el fragmento de bosque seco de La Pachuca, sin embargo, son varios los géneros compartidos de acuerdo a la literatura (Tabla 7).

Tabla 6. Especies de plantas relacionadas taxonómicamente con las reportadas en el fragmento bosque seco de La Pachuca (*Tomado de Farji-Brener 2001)

Familia	Género	Especie	Autor*	Año
Fabaceae	<i>Albizia</i>	<i>saman</i>	Rockwood	1976
Malvaceae	<i>Guazuma</i>	<i>ulmifolia</i>	Rockwood	1976
Rutaceae	<i>Citrus</i>	<i>limon</i>	Rockwood	1976
			Carrasco	1962
Anacardiaceae	<i>Mangifera</i>	<i>índica</i>	Carrasco	1962
Fabaceae	<i>Cassia</i>	<i>bacillaris</i>	Sheperd	1985
	<i>Cassia</i>	<i>biflora</i>	Rockwood	1976
	<i>Cassia</i>	<i>reticulata</i>	Rockwood	1976
	<i>Cassia</i>	<i>obtusifolia</i>	Therrien et al.	1986

	<i>Cassia</i>	<i>pteridophylla</i>	Cherrett	1968
	<i>Pithecellobium</i>	<i>eperuetorum</i>	Cherrett	1968
	<i>Pithecellobium</i>	<i>longifolium</i>	Rockwood	1976
	<i>Senna</i>	<i>aphylla</i>	Pilati <i>et al.</i>	1997
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>essequiboensis</i>	Cherrett	1968
	<i>Eugenia</i>	<i>salamensis</i>	Rockwood	1976
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>scrobiculata</i>	Cherrett	1968
Malvaceae	<i>Sida</i>	<i>rhombofolia</i>	Therrien <i>et al.</i>	1986
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>setulosum</i>	Howard	1988
	<i>Zanthoxylum</i>	<i>rhoifolium</i>	Vasconcelos	1997

Para los géneros *Crescentia* sp., *Erythroxylum* sp., *Tamarindus* sp. y *Lycoseris* sp. no se encontró ninguna especie reportada en la literatura revisada.

5.4. Evaluación de la herbivoría de la hormiga arriera *Atta cephalotes*

La actividad forrajera de las hormigas relaciona variables que permiten dar posibles respuestas a las preguntas sobre su comportamiento de forrajeo. Del análisis de varianza se puede inferir que existen diferencias significativas entre el número de hormigas forrajeando en la pista arbórea y la boca principal ($\chi^2_{(1)} = 1268,621$; $p < 2,2e-16$), siendo mayor el número de hormigas forrajeras en la boca principal (43 hormigas en promedio) en comparación con la pista arbórea (13 hormigas en promedio). Además, se muestra que el mes tiene un efecto significativo sobre el número de hormigas forrajeando ($\chi^2_{(4)} = 42,459$; $p = 1,34e-8$).

La prueba de contrastes múltiples por pares de Tukey evidencia que todos los meses evaluados presentan diferencias significativas con agosto ($p < 0,01$), mes en el cual se presentó muy baja cantidad de hormigas forrajeando (entre 0 y 1 hormiga en promedio). Entre los demás meses (diciembre, febrero, marzo y octubre) no se evidenciaron diferencias significativas ($p > 0,05$), presentándose entre 19 y 49 hormigas forrajeando en promedio (Anexo 1).

Del análisis de varianza se puede inferir que existen diferencias significativas entre al menos dos de los sustratos que las hormigas forrajeen ($\chi^2_{(3)} = 3520,586$; $p < 2,2e-16$) y no se evidencia que el mes tenga un efecto significativo sobre el sustrato que forrajeen ($\chi^2_{(3)} = 7,714$; $p = 0,05231$).

Los resultados evidencian que el sustrato de hojas verdes presenta diferencias significativas con los demás sustratos evaluados: hojas secas, flores y frutos ($p < 0,001$) (Anexo 2).

El número de hormigas forrajeras activas está influenciado por la estacionalidad, según el anova el mes tiene un efecto significativo sobre la cantidad de hormigas forrajeando entre las 19:00 – 24:00 horas. La prueba de

Tukey confirma que en la estación seca, que comprende meses como julio, agosto y septiembre, la actividad forrajera disminuye drásticamente, específicamente en agosto, uno de los picos de la sequía, presentó diferencias con el resto de meses evaluados, con un promedio entre 0 y 1 de hormigas forrajeando. Para diciembre, marzo y octubre no hubo diferencias significativas, indicando que en la estación lluviosa las hormigas estuvieron forrajeando. Por tanto, no hay suficiente evidencia que permita entender los ritmos forrajeros de la hormiga arriera, puesto que cambian según la especie, el tipo de bioma, los requerimientos nutricionales por colonia, entre otros factores.

Rockwood (1975) en Guanacaste (Costa Rica) encontró que *A. colombica* y *A. cephalotes* tenían respuestas idénticas al cambio estacional, forrajeaban más durante la noche en época seca y durante el día en época lluviosa, lo cual coincide con el comportamiento observado en *A. cephalotes* en nidos de La Pachuca. Además, las condiciones del bosque seco del valle del Patía son tan extremas que las hormigas fuera de cambiar los ritmos forrajeros de acuerdo a la estacionalidad, disminuyeron su actividad forrajera en época seca. Este tipo de comportamiento difiere del encontrado en *A. laevigata* por Farji-Brener (1993), quien concluye que la estacionalidad no determina cambios en los ritmos forrajeros de esta especie, avalando la hipótesis de que en ambientes climáticamente estables los factores intrínsecos de cada colonia funcionan como los principales reguladores del cambio diurno/nocturno en la actividad forrajera.

Al respecto, Lewis *et al.* (1974b) evaluaron los factores micro climáticos (intensidad lumínica, presión atmosférica, temperatura de pista de forrajeo, temperatura de la boca de entrada del nido en su parte interior y exterior) que pueden influir en el forrajeo de *A. cephalotes* y encontraron que solo la intensidad lumínica y la temperatura de la pista de forrajeo están correlacionados con el número de fragmentos que cortan las hormigas, lo cual coincide con los resultados del mes de agosto, pues en verano la temperatura ambiental se incrementó observándose abundante hojarasca y el suelo seco (Figura 8). Los mismos autores plantean que aunque estas variables microclimáticas influyen en el forrajeo de las hormigas, quizá el umbral de respuesta está condicionado por estímulos fisiológicos dentro del nido que regulan la cantidad de obreras o de formas reproductivas, es así como en diferentes partes de un mismo nido de *Atta* sp. hay jardines del hongo simbionte ubicado en cámaras que contienen diferentes proporciones de cada estado de desarrollo, bien sea huevos, larvas o pupas que llegaran a ser formas sexuales, soldados u obreras dependiendo del sustrato para el hongo. Teniendo en cuenta lo anterior, en cámaras en donde hay más estados inmaduros, el hongo debe crecer más rápido por lo tanto requiere mayor sustrato a diferencia de las cámaras en las que se encuentran pocos inmaduros.

Ahora bien, si los nidos se encuentran en un ambiente de bosque seco tropical, en donde las plantas se han adaptado a la época de sequía evitando la evapotranspiración a través de la pérdida de hojas (Díaz 2006), es evidente que se reduzca drásticamente el sustrato preferido por las hormigas que son hojas verdes (Anexo 2), lo cual podría influir en las dinámicas fisiológicas de la colonia, afectando el número de individuos de las diferentes castas.

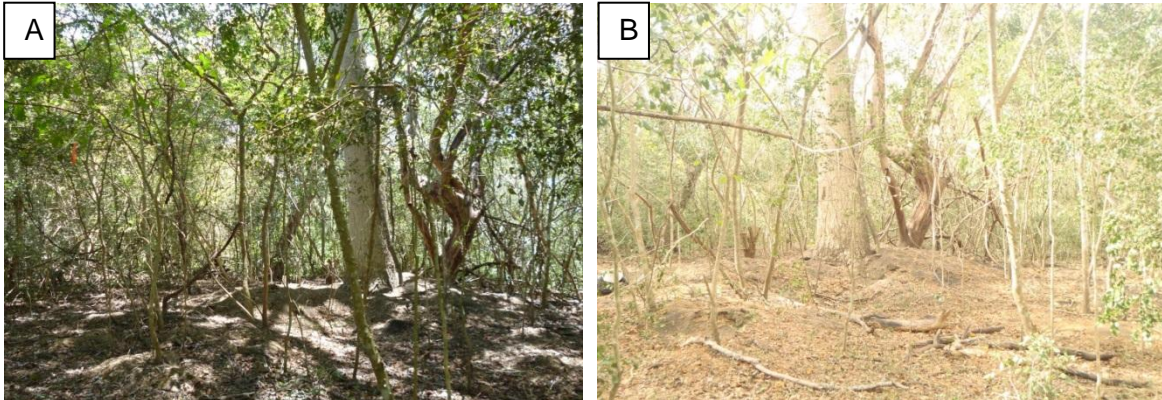


Figura 8. Estado de la vegetación adyacente al nido 1 en dos épocas. A. Época de lluvias, marzo; B. Época seca, agosto.

También es importante resaltar que *A. cephalotes* utiliza un sistema de pistas de forrajeo libre de obstáculos (Figura 9A), lo cual reduce significativamente el tiempo de desplazamiento. Al respecto, hay evidencia de que las hormigas cargadas recorren de cuatro a 10 veces más rápido una pista limpia que una en la que estén presentes obstáculos que disminuyen el rendimiento en el forrajeo (Johnson y Hubbell, sin publicar, citado por Rockwood y Hubbell 1987). Esta evidencia sumada a las anteriores, puede argumentar el porqué la disminución de actividad en época de sequía, puesto que varias de las pistas que se encontraban bajo cobertura vegetal quedaron obstaculizadas por hojarasca (Figura 9B) impidiendo el libre tránsito de las hormigas.



Figura 9. Pistas de forrajeo utilizadas por *Atta cephalotes*. A. Pista principal del nido 6 ubicado en la matriz agrícola, libre de obstáculos; B. Pista del nido 1 cubierta por hojarasca seca, se observa a las hormigas transportando flores de *A. saman*.

Por otro lado, se observa que hay diferencia significativa entre los sustratos que las hormigas seleccionan, pero el mes no tiene un efecto significativo sobre el sustrato que forrajean, esto se debe probablemente a que no se tienen datos de todos los nidos en la época seca (situación de orden público en la zona no permitió realizar los muestreos), por lo tanto los meses evaluados corresponden a la estación lluviosa, en la que el tipo de sustrato hojas verdes presentó diferencias significativas con respecto a los otros sustratos que están siendo forrajeados en menor medida. Febrero y marzo representan los meses del muestreo con mayor número de hojas verdes colectadas; en octubre se observa una disminución de forrajeo de todos los sustratos, pero las hojas verdes siguen siendo preferidas, en este mes las condiciones ambientales del momento permitirían clasificarlo como una transición de estación seca a lluviosa, pero no como un mes exclusivamente de época lluviosa.

Aunque la prueba de Tukey no lo demuestre, tal vez por falta de datos, los resultados muestran también que en octubre las hormigas colectaron una mayor cantidad de flores, esto sugiere que la estacionalidad del bosque seco influye en el sustrato que la hormiga *A. cephalotes* selecciona, evidenciando como se adapta a los cambios fisiológicos y fenológicos que sufre el bosque seco. Al respecto, Rockwood y Glander (1979) encontraron que los nidos de *Atta* sp. dependen del forrajeo de estructuras florales en la época de sequía.

Farji-Brener y Protomastro (1992) realizaron un estudio similar que evidencia forrajeo diferencial de sustratos por *Acromyrmex striatus* y *Ac. hispidus* en las estaciones en que estuvieron activas. En otoño las dos especies seleccionaron en mayor porcentaje hojas secas; en primavera *Ac. striatus* seleccionó en mayor cantidad flores y hojas jóvenes, a diferencia de *Ac. hispidus* que no presentó actividad, mientras que en verano forrajeó activamente frutos y *Ac. striatus* hojas secas.

6.5. Cuantificación de la herbivoría en las especies vegetales del fragmento de bosque y matriz

Área foliar

Se presenta la comparación del área de los fragmentos de las especies vegetales colectados por las hormigas en la pista arbórea entre nidos y meses.

Para febrero el ANOVA indica que no existen diferencias significativas en el área de los fragmentos entre las especies ($F=0,374$; $p=0,541$) pero si entre los nidos ($F=7,334$; $p=7,02E-5$).

Para el nido 7 en marzo, el ANOVA presentó diferencias significativas entre las áreas de los fragmentos foliares de cañafistola, totumo, guayabo y payandé ($F=32,06$; $p<2E-16$). Según la prueba de Tukey (Anexo 3), la especie que presenta diferencias significativas con las demás es payandé ($p:<0,001$), siendo el área foliar de los fragmentos colectados mayor (Figura 10B).

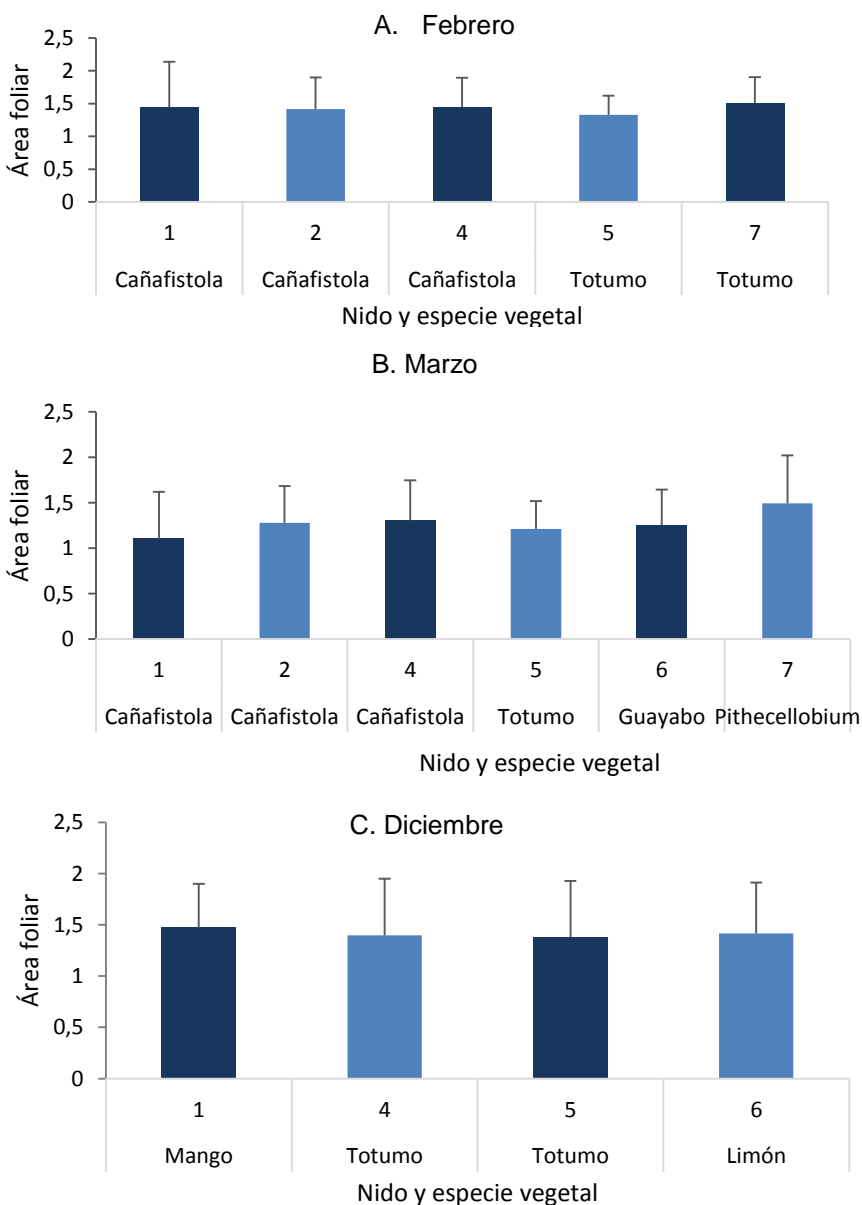


Figura 10. Valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea por especie vegetal y mes A. Febrero; B. Marzo; C. Diciembre.

Una prueba de Mann-Whitney evidenció que existen diferencias significativas entre los meses de agosto y diciembre en los fragmentos foliares de *Citrus latifolia* – Limón ($U=81596,5$; $p=0,0001$) (Figura 11).

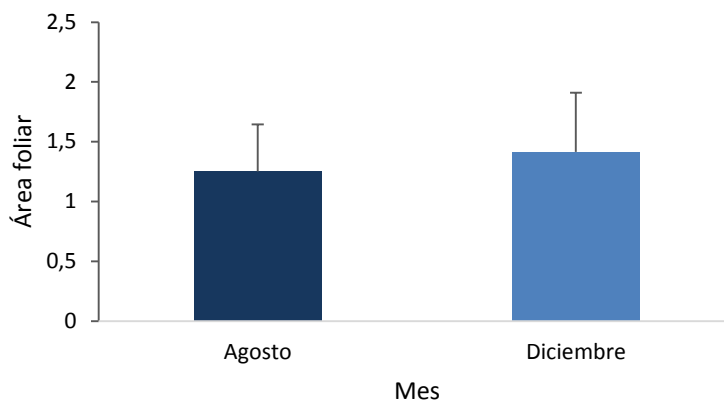


Figura 11. Valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea de *Citrus latifolia*

Los resultados indican que las áreas de los fragmentos foliares colectados en la pista arbórea de dos especies vegetales (cañafístula y totumo) en dos meses no presentaron diferencias significativas con respecto a su tamaño, excepto el limón que fue colectado en el nido 6 en diciembre y en agosto, este último fue el único mes de la época seca que presentó colecta en pista arbórea por este nido, por lo tanto no se puede afirmar que la estación seca influye en una menor área foliar forrajada.

El área de las hojas y folíolos de las especies vegetales relacionadas con el área promedio de los fragmentos foliares colectados se muestra a continuación:

Especies vegetales	Área hoja o foliolo	N° de hojas	Tiempo (min)
Guayaba	14.26	26.36	60
Limón	25.94	15.43	50
Payande	6.18	72.42	11
Mango	46.44	9.5	4

Los análisis de varianza realizados por mes, para las áreas foliares teniendo en cuenta la especie vegetal forrajada (entre 2 y 4 especies vegetales) y

el nido, muestran que para febrero y diciembre las áreas foliares no presentaron variaciones entre especies vegetales, en marzo las áreas de los fragmentos si presentaron diferencias significativas, debido a que el nido 7 forrajeó mayor área foliar de *Pithecellobium* sp., especie con hojas compuestas y de bajo peso, que muchas de las hormigas forrajeras transportaban en pares de folíolos, lo que significó un aumento del área. Entre las tres especies restantes colectadas en este mes no hubo diferencias significativas entre el área foliar. Lo anterior coincide con Wetterer (1990) quien trabajó con el área de fragmentos cortados por *A. cephalotes* de dos tipos de hojas y encontró que los fragmentos pueden diferir en el peso, puesto que hay hojas más delgadas que otras pero el área foliar entre los dos tipos de hojas que evaluó no presentó diferencias significativas.

Wetterer (1991) también encontró que hormigas forrajeras de un peso dado cortan fragmentos foliares de la misma área con respecto al tipo de hoja, es decir se deben tener en cuenta características de las hojas, por ejemplo, si es simple o compuesta, la densidad o dureza que influyan en el área forrajada; además las características alométricas de las hormigas también son importantes, pues el autor encontró que el área foliar de los fragmentos colectados por *A. cephalotes* se incrementa aproximadamente en proporción al cuadrado de la longitud de las patas posteriores. Cherrett (1972) también escribe acerca de la relación entre el tamaño de la hormiga arriera y el tamaño del fragmento foliar, encontrando que hormigas más grandes cortan fragmentos foliares más grandes, pero esto solo aplica cuando la hormiga hace un corte ininterrumpido, pues a menudo puede encontrar área de hoja cortada antes de que complete su propio corte, eliminando así la relación entre hormiga y tamaño de fragmento foliar (Figura 12).

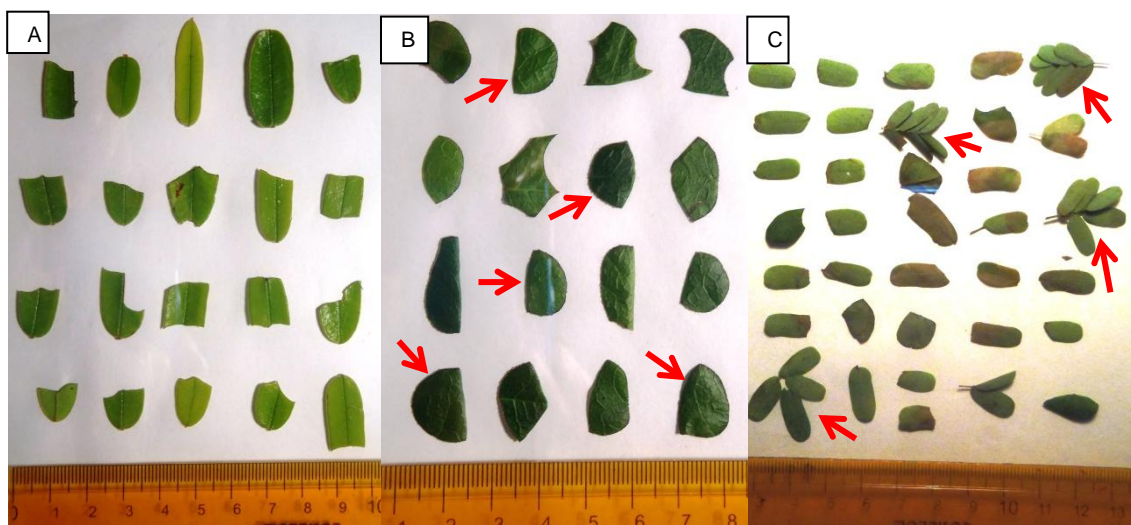


Figura 12. Fragmentos foliares cortados por *Atta cephalotes*. A. Foliolos de *Cassia grandis*; B. Las flechas señalan los fragmentos foliares de *Crescentia cujete* que fueron cortados ininterrumpidamente; C. Las flechas indican partes de la hoja compuesta de *Tamarindus indica* que es transportada por la hormiga arriera, el resto de fragmentos corresponde a foliolos

Peso fresco

Se presenta la comparación del peso fresco de los fragmentos de las especies vegetales colectados por las hormigas en la pista arbórea entre nidos y meses.

El ANOVA indica que existen diferencias significativas entre los nidos ($F=4,54$; $p=0,007$) pero no entre los meses ($F=2,98$; $p=0,075$) en cuanto al peso fresco de los fragmentos colectados en la pista arbórea. La prueba Tukey (Anexo 7), permitió identificar diferencias significativas entre el peso fresco de los fragmentos colectados por las hormigas de los nidos 4 y 5 ($t=-3,528$; $p=0,0234$), 4 y 7 ($t=-3,380$; $p=0,0319$) y, 5 y 6 ($t=3,28615$; $p=0,0387$). En la Figura 13 se puede observar los promedios de peso fresco para cada uno de los nidos.

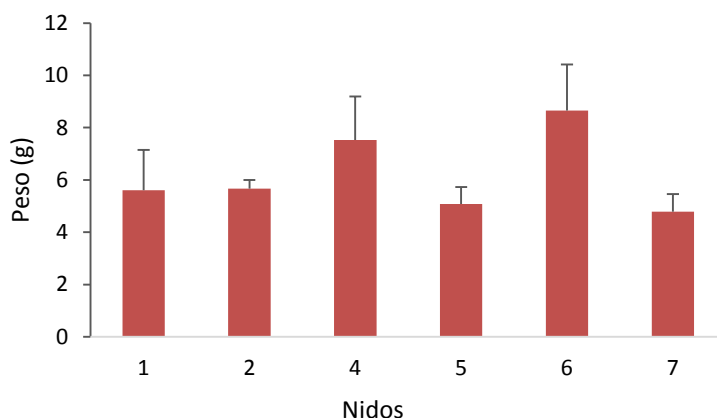


Figura 13. Promedios de peso fresco de fragmentos foliares colectados por las hormigas en pista arbórea

Peso seco

El ANOVA indica que existen diferencias significativas entre los nidos ($F=10,32$; $p=0,000$), al igual que entre los meses de análisis ($F=4,94$; $p=0,019$) en cuanto al peso seco de los fragmentos colectados en la pista arbórea. Para determinar entre cuales nidos y meses se presentaron las diferencias, se realizó una prueba de Tukey (Anexo 8), la cual evidencia diferencias significativas entre el peso seco de los fragmentos colectados por las hormigas de los nidos 1 y 7 ($t=-3,998$; $p=0,0086$); 2 y 7 ($t=-3,463$; $p=0,0001$); 4 y 7 ($t=-3,380$; $p=0,0007$); 6 y 7 ($t=-3,420$; $p=0,0294$); 2 y 5 ($t=-4,327$; $p=0,0042$); y, 4 y 5 ($t=-0,320$; $p=0,0268$). En la Figura 14 se puede observar los promedios de peso seco para cada uno de los

nidos. Según la prueba de Tukey solo se evidenciaron diferencias significativas entre el peso seco de los fragmentos colectados por las hormigas en febrero y marzo ($t=-2,606$; $p=0,0438$).

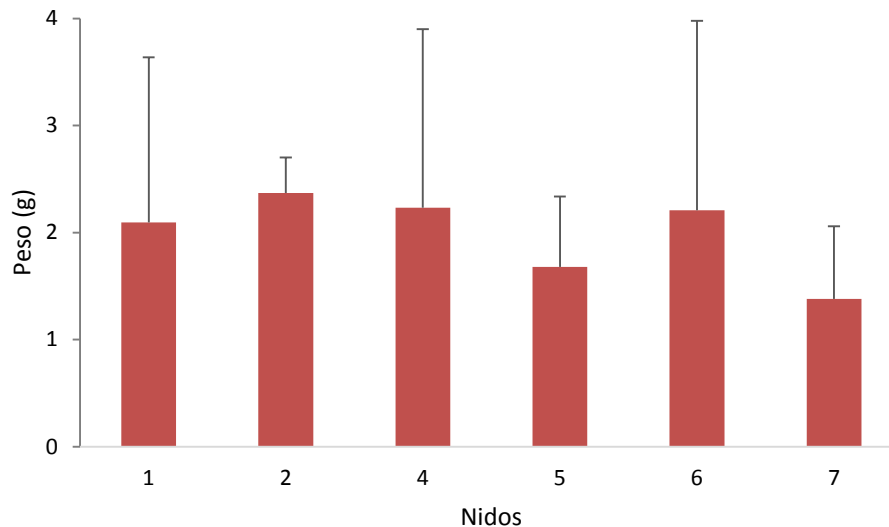


Figura 14. Promedios de peso seco de fragmentos foliares colectados por las hormigas en pista arbórea

Al correlacionar los valores de peso fresco y seco de los fragmentos colectados por las hormigas, se estimó el porcentaje de jugosidad de siete especies vegetales forrajeadas por las hormigas en el bosque seco.

En la tabla 7, se observa que la mayoría de los fragmentos colectados tienen un contenido jugoso superior al 50%, agrupándose la mayoría de los datos entre en el 60 y el 67%, sugiriendo que la jugosidad juega un papel importante en la selección del sustrato que hacen las hormigas, debido a que la savia contiene nutrientes, lo que la convierte en una sustancia útil para ser colectada a diferencia de solo agua (Stradling 1978). El mismo autor, usó plantas marcadas con el isótopo ^{32}P y concluyó que las forrajeras de *A. cephalotes* beben savia de los bordes de las hojas cortadas, puesto que se evidenciaron altos niveles de radioactividad en las hormigas que regresaban al nido, confirmando que la fuente de humedad es la savia. Además, el autor encontró que varias hormigas regresaban al nido sin fragmentos foliares, lo cual indica que la savia colectada por las hormigas es importante, puesto que es responsable de la alta frecuencia de forrajeras que retornan sin carga, dato asociado a la necesidad de secretar sustancias salivales o anales que contribuyen al crecimiento del hongo (Lugo *et al.* 1973)

Tabla 7. Porcentaje de jugosidad de las especies vegetales forrajeadas por *Atta cephalotes*.
 c. *Cassia grandis*; t. *Crescentia cujete*; g. *Psidium guajava*; p. *Pithecellobium* sp; m. *Mangifera indica*; l. *Citrus latifolia*

N° nido	Porcentaje de jugosidad			
	Febrero	Marzo	Agosto	Diciembre
1	51.15 ^c	62.72 ^c		77.01 ^m
2	47.5 ^c	60.96 ^c		
4	64.86 ^c	65.96 ^c		66.18 ^t
5	67.40 ^t	67.43 ^t		66.40 ^t
6		76.61 ^g	52.42 ^l	72.63 ^l
7	67.93 ^t	71.63 ^p		

Por otro lado, Stradling (1978), se refiere a que la compulsiva naturaleza comportamental de las hormigas arriera está evidenciada por la frecuente ocurrencia de grandes cantidades de fragmentos foliares alrededor de las entradas de los nidos, que han sido evidentemente descartados por las hormigas, como sustrato para el hongo, posiblemente debido a la inapropiada humedad disponible, lo cual coincide con lo observado en bocas de entrada de los nidos 2 y 4 en agosto, pues se encontraron abundantes fragmentos foliares alrededor de las bocas de entrada (Figura 15). Lo anterior puede estar relacionado con el incremento drástico de la evapotranspiración durante la estación seca, la cual, no solo es un periodo de pocas lluvias, sino de una alta pérdida de humedad debido a efectos combinados de baja humedad, aumento de la cantidad de luz solar directa y fuertes vientos (Rockwood 1975). Es por esta razón que se observó un cambio en el sustrato forrajeadado por las hormigas, para agosto, puesto que forrajearon principalmente estructuras florales, debido a su alto contenido de humedad que las convierte en un sustrato muy palatable (Rockwood 1975).

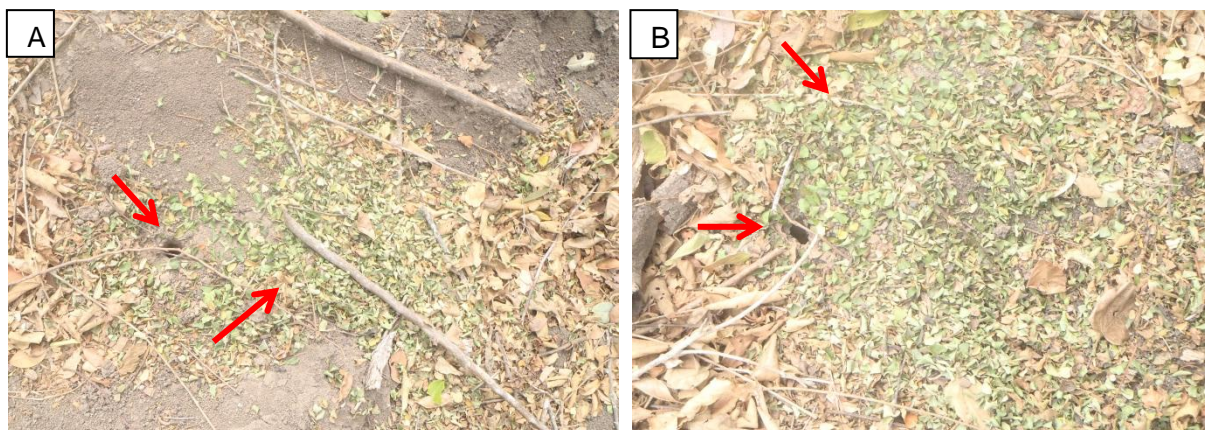


Figura 15. Las fechas señalan las bocas de entrada de los nidos y los fragmentos foliares descartados por las hormigas

6.6. Área foliar, peso fresco y peso seco de fragmentos foliares de *Cassia grandis* y *Crescentia cujete* transportados por *Atta cephalotes*

La herbivoría de la hormiga arriera fue evaluada sobre *Cassia grandis* y *Crescentia cujete* que, en términos generales, fueron las dos especies que presentaron la mayor frecuencia de forrajeo por las hormigas. Se utilizó un análisis de varianza en bloques, donde los bloques fueron considerados como los meses (febrero y marzo) debido a que las variables de análisis pueden cambiar de un mes a otro.

Área foliar total

El ANOVA indica que no existen diferencias significativas entre los nidos ($F=1,01$; $p=0,495$) pero si entre los meses ($F=11,97$; $p=0,041$) en cuanto al área foliar total. Esto sugiere que en el mes de febrero ($421,39 \pm 16,27$) el área foliar de las hojas es mayor a las colectadas para el mes de marzo ($366,80 \pm 27,17$).

Se calculó el área foliar de las dos especies, obteniendo un promedio de $5,37 \text{ cm}^2$ para *Cassia grandis* y $25,78 \text{ cm}^2$ para *Crescentia cujete*, lo que equivale en cantidad de hojas transportadas por las hormigas hacia el nido, en aproximadamente 74 folíolos de *Cassia grandis* colectados en un tiempo estimado entre 11 y 37 minutos dependiendo del número de hormigas activas en la pista seleccionada. Para *Crescentia cujete* los 300 fragmentos equivalen a 14 hojas transportadas en un tiempo estimado entre 17 y 6 minutos.

Se estimó el área foliar media (cm^2) de los fragmentos transportados por las hormigas en la pista arbórea para un periodo de tiempo de cuatro horas. La tabla nueve muestra los Intervalos de confianza al 95%.

Tabla 8. Intervalos de confianza al 95% para el área foliar media (cm^2) para un periodo de cuatro horas.

Especie vegetal	Febrero	Marzo
<i>C. grandis</i>	[6901,5; 7535,1]	[5077,2; 5525,0]
<i>C. cujete</i>	[3635,4; 3844,3]	[14941,0; 15826,2]

Peso fresco y seco

El análisis de ANOVA indica que existen diferencias significativas en cuanto al peso fresco entre los nidos ($F=10,26$; $p=0,044$) pero no entre los meses ($F=0,82$; $p=0,431$). La prueba Tukey (Anexo 4), evidenció diferencias significativas en el peso fresco de los fragmentos foliares de los nidos 4 y 5. Las diferencias en términos de promedios se pueden observar en la figura 16. En cuanto al peso seco el ANOVA indica que no existen diferencias significativas entre los nidos ($F=5,80$; $p=0,091$) y tampoco entre los meses ($F=1,61$; $p=0,295$).

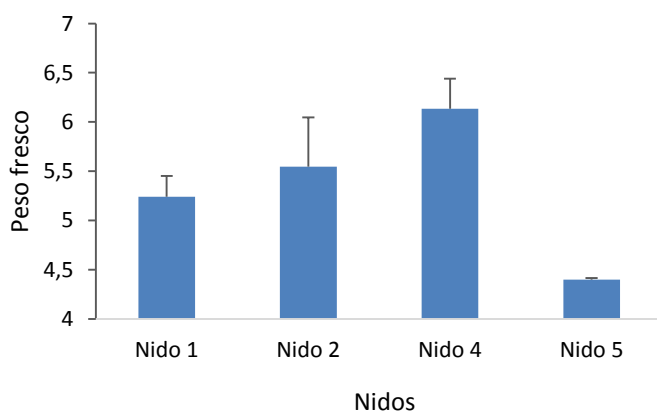


Figura 16. Promedio de peso fresco de los fragmentos de *Cassia grandis* (Nidos 1, 2, y 4) y *Crescentia cujete* (Nido 5) transportados por *Atta cephalotes*

La tabla 9 muestra los valores (g) de los fragmentos transportados por las hormigas en la pista arbórea para un periodo de tiempo de cuatro horas.

Tabla 9. Peso fresco (g) colectado por las hormigas en pista arbórea para un periodo de tiempo de cuatro horas.

N° Nido	Febrero	Marzo
1	77,6 ^c	44,8 ^c
2	33,2 ^c	66,1 ^c
4	170,5 ^c	142,2 ^c
5	63,5 ^t	186,1 ^t

Los nidos de *A. cephalotes* que fueron seleccionados en el fragmento de bosque de La Pachuca, forrajearon con frecuencia dos especies vegetales *Cassia grandis* y *Crescentia cujete* (Figura 17), de las 34 especies registradas, exhibiendo preferencia por folíolos de *Cassia grandis* mientras esta se encontraba disponible (época lluviosa) al igual que *Crescentia cujete*, la cual forrajearon incluso durante

la época seca, en donde se observó que las hormigas transportaban estructuras florales de esta especie. Berish (1986) encontró que de 300 especies vegetales disponibles *A. cephalotes* visitaba con frecuencia solo 10 especies; Blanton y Ewel (1985) encontraron que de las 332 especies vegetales registradas en el área de estudio, solo cortaban comúnmente 17, el mismo comportamiento presentaron *Acromyrmex hispidus* y *Ac. striatus* las cuales componían su dieta con dos o tres especies vegetales que constituían el 75% de su dieta (Farji-Brener y Protomastro 1992).



Figura 17. Hormigas forrajeando A. *Cassia grandis*; B. *Crescentia cujete*

En cuanto al área foliar, el que no existan diferencias significativas entre los nidos sugiere entre otras cosas, que las distancias recorridas por las hormigas hacia la fuente de forrajeo son similares, puesto que Röschard y Roces (2003) encontraron con *A. vollenweideri* que los fragmentos foliares que fueron colectados inmediatamente después del corte fueron más grandes, lo que a la vez coincide con la cercanía del nido a la fuente de forrajeo a diferencia de fragmentos foliares que fueron dejados bajo la planta forrajada y los cuales fueron cortados una vez más, lo cual coincide con fuentes de forrajeo más distantes del nido.

En un período de cuatro horas, *Crescentia cujete* presentó una mayor tasa de defoliación, lo cual está relacionado con el promedio de hormigas forrajeras en la pista arbórea en la que se realizó la colecta.

Las diferencias significativas encontradas entre los nidos 4 y 5 en cuanto al peso fresco, y la no significancia en cuanto al área foliar entre nidos demuestran, entre otras cosas, lo expuesto por Wetterer (1990b) y Cherrett (1972), mencionado anteriormente.

Por otro lado, los resultados muestran que no necesariamente los fragmentos que presentaron mayor peso (nido 4) son lo más jugosos, lo cual se evidencia en la figura 18 y 19, pues hay proporción entre el peso fresco de los

fragmentos foliares y el % de jugosidad para *Cassia grandis*, pero no entre el peso fresco, y % de jugosidad de los fragmentos foliares de *Crescentia cujete*, lo cual significa que gran parte del peso de esta especie se debe a su contenido de humedad y no así para *C. grandis*, que puede deber parte de su peso a su contenido de fibra, a sus elevados contenidos proteicos, entre otros compuestos (García y Medina 2006). Esto a su vez sugiere que la humedad del sustrato es un factor importante para su selección, pero al conseguirse con mayor facilidad en varias especies vegetales, se valora más la presencia de componentes como proteínas.

6.7. Área de los fragmentos foliares colectados en la boca principal

A continuación se presenta la comparación entre el área foliar de los fragmentos transportados por las hormigas de diferentes especies vegetales colectados en la boca principal en los meses de octubre y diciembre.

Octubre

En este mes se diferenciaron 14 especies en los fragmentos que transportaban las hormigas. De estas especies, 10 fueron incluidas en el análisis por presentar una muestra representativa de fragmentos. La figura 18, registra los promedios de área foliar de los fragmentos colectados en octubre y se puede observar que los fragmentos de tamarindo presentaron menor área foliar y limón los mayores promedios. Se encontraron diferencias estadísticas significativas entre el área foliar de los fragmentos de las distintas especies ($F=74,33$; $p<2E-16$), donde la prueba de Tukey sugiere que existen diferencias significativas entre la mayoría de las especies (Anexo 5).

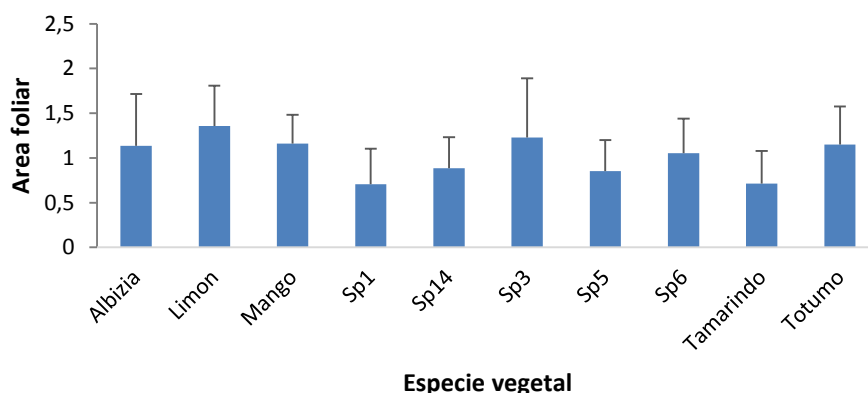


Figura 18. Promedio de área foliar de los fragmentos vegetales transportados por la hormiga arriera hacia la boca principal en octubre.

Diciembre

En este mes se diferenciaron 15 especies en los fragmentos que transportaban las hormigas. De estas especies, ocho fueron incluidos en el análisis por presentar una muestra representativa de fragmentos. La figura 19, registra los promedios de área foliar de los fragmentos colectados en el mes de diciembre y se puede observar que los fragmentos de la especie 14 presentaron la menor área foliar y mango presentó en promedio la mayor área foliar. El ANOVA evidencia que existen diferencias entre el área foliar de los fragmentos de distintas especies ($F=159,2$; $p<2E-16$), y la prueba Tukey sugiere que existen diferencias significativas entre la mayoría de las especies (Anexo 6).

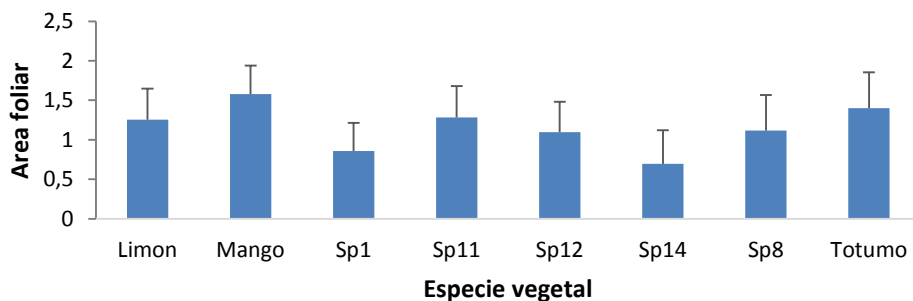


Figura 19. Promedio de área foliar de los fragmentos vegetales transportados por la hormiga arriera hacia la boca principal en diciembre

El área de los fragmentos foliares varió significativamente en cada mes, como lo indican los análisis de varianza y de forma específica la prueba de Tukey (Anexo 5). Para explicar lo anterior, se debe tener en cuenta que el número de especies vegetales que ingresaron por la boca principal varió, por ejemplo, para octubre y diciembre en el nido 5 se colectaron entre dos y tres especies vegetales en la boca principal, mientras que para el nido 4 se colectaron 8 especies diferentes en octubre y en el nido 2 se colectaron 6 especies en diciembre.

Por otro lado, durante los meses en que se realizó la colecta, las lluvias en la zona de estudio fueron escasas, lo que influye en la reducida disponibilidad de vegetación palatable y sugiere que la hormiga arriera como respuesta adaptativa al cambio estacional, empieza a forrajear nuevos sustratos de forma temporal y en bajas cantidades, tal es el caso de especies como sp.3 de la cual se colectaron en 4 nidos diferentes 56 fragmentos; de sp.5, con 27 fragmentos en un nido; sp.6 con 60 fragmentos colectados en dos nidos; pasto común (sp.5) con 10 fragmentos colectados en dos nidos, entre otras especies. Al respecto Rockwood (1976) notó que *A. colombica* y *A. cephalotes*, en Costa Rica, regularmente colectaban una poca cantidad de varias especies vegetales, las cuales representaban una

pequeña proporción del total de la biomasa forrajada; el autor sugiere que esas especies pueden proveer al hongo micronutrientes que beneficien su crecimiento, pero también pueden tener compuestos secundarios que implican un elevado costo energético en el momento de desintoxicar, y por eso la colecta es baja.

El planteamiento anterior coincide con las dos predicciones de la teoría de forrajeo óptimo probadas con la investigación de Rockwood y Hubbell (1987) y en cierto modo por esta investigación, la cual plantea que si la calidad del recurso es baja, los nidos pueden exhibir: (1) una mayor diversidad en la dieta, y (2) una baja constancia en el forrajeo de determinada especie, lo cual se ejemplificó anteriormente con especies como pasto común o sp.5.

En el mismo sentido Whittaker (1970), se refiere a plantas no aparentes que serían las hierbas de vida corta, ubicadas en los primeros estados sucesionales o de praderas recientemente perturbadas, como es el caso de las plantas que colectaron las hormigas de los nido 2, 4 y 7, pues algunas eran arvenses que se encontraban en la matriz del fragmento de bosque. El mismo autor, plantea que dichas plantas no necesitan defensa generalizada más que algunas toxinas simples, de efectos más bien cualitativos sobre el metabolismo de los herbívoros, por ejemplo, alcaloides, glucosinolatos y terpenoides que aunque son nocivos a la mayoría de los herbívoros, son fácilmente desintoxicados por los herbívoros especialistas que han evolucionado sistemas apropiados, lo cual explicaría la colecta de estas especies por parte de las hormigas cuando no estaban disponibles sus especies preferidas.

A diferencia de la oferta colectada en esta época por las hormigas, en los meses de febrero y marzo, aunque no se hizo muestreo en la boca principal, se observó que las especies con mayor preferencia fueron *Cassia grandis*, *Pithecellobium* sp., *Zanthoxylum caribaeum* y *Guazuma ulmifolia*, de estas especies no se colectaron en ningún nido fragmentos foliares durante los muestreos realizados en octubre y diciembre.

Según la prueba de Tukey (Anexos 5 y 6), realizada entre las especies vegetales colectadas en octubre y diciembre, la mayoría presentan diferencias significativas, lo cual se debe principalmente a las características particulares de las hojas de cada especie, específicamente la composición de la lámina foliar como se anotó, pues hay hojas simples, compuestas o sectadas y bicompuestas o recompuestas (Ramírez y Goyes 2005), en este caso se observó que las hormigas forrajaban fragmentos de hojas simples de hierbas (sp.1), árboles (totumo, mango), arbustos (limón) y foliolos o fragmentos de hojas compuestas como *Albizia* sp. y tamarindo. Por otro lado, es importante tener en cuenta el tamaño de las hojas y que este varía de acuerdo a la especie e influye en el área foliar que cargan las hormigas, es por eso que de hojas simples como sp.1 (Figura 20)

colectaban las hojas enteras por su pequeño tamaño (<2 cm²), a diferencia del mango y totumo de las cuales colectaban fragmentos de hasta 2,83 cm² y 3,20 cm², respectivamente.

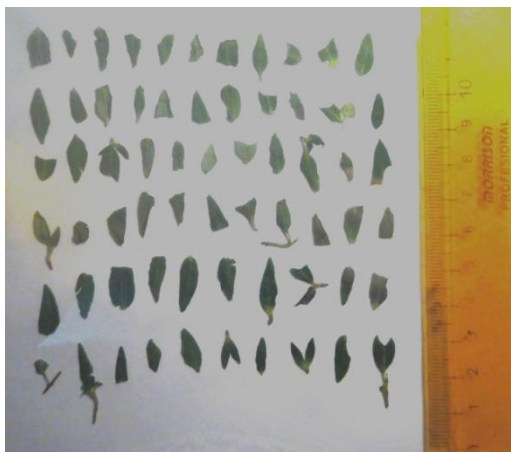


Figura 20. Fragmentos foliares de sp1 (arvense) colectadas por las hormigas del nido 4 y 7.

En cuanto a las hojas compuestas se evidenció lo mismo. Para tamarindo se observó que colectaban folíolos (Figura 12C) en su mayoría <1 cm², y raras veces fragmentos de la hoja compuesta que alcanzaban hasta 2,75 cm², a diferencia de *Albizia* sp. cuyo promedio de fragmentos forrajeados fue mayor.

6.8. Peso fresco de los fragmentos colectados por *Atta cephalotes* en la boca principal

La tabla 11 muestra los valores (g) de los fragmentos transportados por las hormigas hacia la boca principal para un periodo de tiempo de cuatro horas.

Tabla 10. Cantidad de biomasa colectada por las hormigas en boca principal para un periodo de tiempo de cuatro horas.

N° Nido	Octubre		Diciembre	
	Peso fresco (g)	Peso seco (g)	Peso fresco (g)	Peso seco (g)
1	578,0	142,8	776,2	221,8
2	9,3	2,4	87,4	15,7
4	4,3	0,8	159,8	41,0
5	46,8	14,6	140,8	57,6
6	216,1	35,0	289,0	73,9
7	122,0	26,0	13,8	2,9

Los valores estimados de peso fresco y seco presentados en la tabla 1 están asociados a la colecta realizada en dos meses en los que el bosque aún se estaba recuperando de la fuerte sequía. Especialmente en los valores de octubre, ya que la época seca, por lo general se extiende hasta septiembre lo que indica que el bosque empieza una etapa de recuperación, así que octubre se puede considerar como un periodo de transición entre la estación seca y lluviosa, que afecta la disponibilidad de vegetación, evidenciado en la ausencia de material colectado en la pista arbórea para este mes debido a la baja actividad de forrajeo de follaje por parte de las hormigas, quienes cambiaron su preferencia a estructuras florales principalmente.

6. CONCLUSIONES

- La hormiga prefiere para el establecimiento de nidos zonas de transición de tal manera que las distancias que recorre hacia las fuentes de forrajeo están moduladas por la presencia de especies palatables de uso agrícola.
- De las 34 especies vegetales presentes en el fragmento de bosque La Pachuca y sus alrededores, *A. cephalotes* exhibió preferencia por folíolos de *Cassia grandis* y por hojas y estructuras florales de *Crescentia cujete*, siendo el área foliar de los fragmentos forrajeados similar pero con peso fresco variable, debido entre otros a la jugosidad.
- En la época seca la falta de follaje cambia la dinámica de forrajeo de las hormigas, disminuyendo su actividad y cambiando el tipo de sustrato que forrajean.
- La dinámica forrajera de las hormigas arriera ha sido ampliamente estudiada en diferentes tipos de bioma, sin embargo para el bosque seco tropical nuestra investigación es una de las pocas que se han realizado, en donde aparte del componente de herbivoría se tiene en cuenta la densidad y distribución de los nidos de *Atta cephalotes* y su forrajeo sobre especies vegetales de matriz y bosque.

7. Recomendaciones

Para el entendimiento de la dinámica forrajera de las hormigas arrieras en bosque seco es necesario un seguimiento exhaustivo de las variables comportamentales que están relacionadas entre sí, como por ejemplo la fisiología de los nidos y las variables ambientales; el tipo de sustrato colectado y como su colecta está influenciada por la estacionalidad, además de hacer cuantificaciones de biomasa y área tomando datos de tiempo real. Es importante ampliar los horarios de muestreo nocturno.

8. BIBLIOGRAFÍA

- ALFARO, Y; TORRES, A; HOFFMANN, W. & TORRES, P. 2013. Patrones de forrajeo y anidación de la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicornis* en Pamplonita, Norte de Santander. Memorias IX coloquio de insectos sociales IUSI sección bolivariana. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, vol. 14, No. 2: 17.
- ANTUNES, E. & DELLA LUCIA, T. 1999. Consumo foliar em *Eucalyptus urophylla* por *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Ciência e Agrotecnologia*, vol. 23, No.1: 208-211
- ARMBRECHT, I. & CHACÓN, P. 1997. Composición y diversidad de hormigas en bosques secos relictuales y sus alrededores, en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 23, No. 1-2: 45-50.
- BARONE, J. A. & COLEY, P. D. 2002. Hervivorismo y las defensas de las plantas. 465-492. En Guariguata, M. R.; Kattan, G.H. (Eds). 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. 1ª. Edición, Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica.
- BARRERA, C; BUFFA, L. M. & VALLADARES, G. 2015. Do leaf-cutting ants benefit from forest fragmentation? Insights from community and species-specific responses in a fragmented dry forest. *Insect Conservation and Diversity in The Royal Entomological Society, Insect Conservation and Diversity*, vol. 8, No. 5: 456-463.
- BERISH, C. W. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *American Midland Naturalist*, vol. 115, No. 2: 268-276.
- BERTORELLI, M. V; MONTILLA, J. & HERNÁNDEZ, J. 2006. Defoliation effect caused by leaf-cutting ants (Formicidae: Attini) on cassava (*Manihot esculenta* Crantz) yield. *Revista de la facultad de Agronomía Universidad del Zulia*, vol. 23: 305-312.
- BLANTON, C. & M; EWEL, J. J. 1985. Leaf - cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*, vol. 66, No. 3: 861-869.
- BORCHERT, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: Evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 12, No. 1: 65-80.
- BOWERS, M. A. & PORTER, S. D. Effect of foraging distance on water content of substrates harvested by *Atta columbica* (Guerin). *Ecology*, vol. 62, No. 1: 273-275.
- BUSTAMANTE, S. & AMARILLO-SUAREZ, A. 2014. Forrajeo de *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae) en respuesta a las condiciones microclimáticas de dos tipos cobertura vegetal. Resúmenes 41º Congreso Sociedad Colombiana de Entomología. Cali

- CALDEIRA, M.A; ZANETTI, R; MORAES, J. & ZANUNCIO, J. C. 2005. Distribuição espacial de saúveiros (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais. *Cerne, Lavras*, vol. 11, No. 1: 34-39
- CARRASCO, F. 1962. La Hormiga "Cuqui" *Atta sexdens fuscata* Santschi (Formicidae) grave problema entomológico para los cultivos tropicales. *Revista Colombiana de Entomología Agrícola*, vol. 5, No. 1: 94-97.
- CARVALHO, K; BALCH, J. & MOUTINHO, P. 2012. Influências de *Atta* spp. (Hymenoptera: Formicidae) na recuperação da vegetação pós-fogo em floresta de transição amazônica. *Acta Amazonica*, vol. 42, No. 1: 81-88.
- CHAVES, M.C. 2006. Evaluación preliminar del compostaje "Arrierón" para el control de la hormiga *Atta cephalotes* (L.) en Jamundí (Valle del Cauca, Colombia). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, vol 7(1): 10-21
- CHERRET, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). *The journal of animal ecology*, vol.37, No.2: 387-403.
- CHERRETT, J. M. 1989. Leaf-cutting ants. Pp. 473-486 in Lieth, H. & Werger M. J. A. (eds). *Ecosystems of the world*. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York.
- CHERRET, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Tropical Rain Forest. *Journal of Animal Ecology*, vol. 41, No. 3: 647-660.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs*, vol. 53, No. 2: 209-234.
- Corporación Autónoma del Cauca CRC. 2009. Diagnóstico biofísico Patía. <http://www.crc.gov.co/files/ConocimientoAmbiental/POT/patia/DIAGNOSTICO%20BIOFISICO%20PATIA.pdf>
- CORTÉS, A; CUBIDES, C. & CABRA, B. 2013. Conducta trófica en una población de hormigas cortadoras de hojas, *Atta cephalotes* (Formicidae: Myrmicinae). Pamplonita, Norte de Santander. Memorias IX coloquio de insectos sociales IUSI sección bolivariana. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, vol. 14, No. 2:55
- COUTHINO, L.M. 1982. Aspectos ecologicos de sauva no cerrado. Os murundus de terra, as características psamofíticas das especies de sua vegetação e sua invasão pelo Capim Gordura. *Revista Brasileira de Biologia*. vol. 42: 147-153
- DALLING, J. W. & WIRTH, R. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 14: 705-710.
- DALLING, J. W; HUBBELL, S. P; & SILVERA, K. 1998. Seed dispersal seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, vol. 86, No. 4: 674-689.

- DELLA LUCIA, T. M. C. 2003. Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. p. 337-349. En: Fernández, F. (ed). Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- DÍAZ, J. M. 2006. Bosque Seco Tropical Colombia. Cali: Banco de Occidente.
- ECHEVERRY, M. & RODRIGUEZ, J. M. 2006. Análisis de un paisaje fragmentado como herramienta para la conservación de la biodiversidad en áreas de bosque seco y subhúmedo tropical en el municipio de Pereira, Risaralda Colombia. *Scientia et Technica Año XII*, No 30: 405-410
- ESCOBAR, R; NEITA, M. J. C. & MENA, G. G. 2001. Caracterización de colonias de hormiga arriera (Hymenoptera: Formicidae: Attini) en cuatro municipios del departamento del Chocó. *Revista Universidad Tecnológica del Chocó*, vol. 14: 13-19.
- ESCOBAR, R; GARCÍA, F; RENTERÍA, N. & NEITA, J. C. 2002. Manejo y control de hormiga arriera (*Atta* spp y *Acromyrmex* spp.) en sistemas de producción de importancia económica en el departamento del Chocó. Quibdó. Cartilla No. 2.22.
- FARJI-BRENER, A. G. 1992. Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): Una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecología Austral*, vol. 2: 87-94.
- FARJI-BRENER, A. G. 1993. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sábana tropical. *Revista de Biología Tropical*, vol. 41: 897-899.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos*, vol. 92: 169-177.
- FARJI-BRENER, A. G. & PROTOMASTRO, J. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, *Acromyrmex*) en un bosque subtropical seco. *Ecotropicos*, vol. 5, No.1: 32-43.
- FERNÁNDEZ, F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.
- FERNÁNDEZ, F; CASTRO-HUERTAS, V. & SERNA, F. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* y *Atta*. Fauna de Colombia, Monografía No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C; Colombia.
- FORTI, L. C; SILVEIRA NETO, S. & PEREIRA-DA-SILVA, V. 1983. Dois métodos de avaliação de densidade populacional para operárias forrageiras de *Atta sexedens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, vol. 12: 195 211.

- FORTI, L. C; SILVEIRA NETO, S. & PEREIRA-DA-SILVA, V. 1984. Atividade forrajeira de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae): fluxo e velocidade dos individuos na trilha, caracterizacao dos individuos forrajeiros e duracao e número de jornadas de coleta de vegetais. *Revista Entomologica do Brasil*, vol. 28, No. 3: 275-284.
- FOWLER H.G; FORTI, L.C; PEREIRA-DA-SILVA, V. & SAES, N.B. 1986. Economics of grass-cutting ants. In: Fire ants and leaf cutting ants: Biology and management (eds Lofgren CS, Vander Meer RK), pp. 18-35. Westview Press, Boulder, Colorado.
- GAMBOA, J. H. 2015. Lluvia de semillas en un fragmento de bosque seco tropical del Patía (Cauca). Trabajo de pregrado. Universidad del Cauca
- GARCÍA, D. 2011. Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas*, vol. 20, No. 2: 1-10.
- GARCÍA, D. E. & MEDINA, M. G. 2006. Composición química, metabolitos secundarios, valor nutritivo y aceptabilidad relativa de diez árboles forrajeros. *Zootecnia Tropical*, vol. 24, No. 3: 233-250.
- GONZALEZ, M. S; LIMA, B. G; OLIVEIRA, A. F; NUNES, D. D; FERNANDES, C.P; SANTOS, M. G; TIETBOHL, L. A. C; MELLO, C. B; ROCHA, L. & FEDER, D. 2014. Effects of essential oil from leaves of *Eugenia sulcata* on the development of agricultural pest insects. *Brazilian Journal of Pharmacognosy*, vol. 24: 413-418.
- HAMMOND, D.S. & BROWN V. K. 1995. Seed size of wood plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, vol. 76, No. 8: 2544-2561.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, EE.UU.
- HOWARD, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection: The role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology*, vol. 68, No.3: 503-515.
- HOWARD, J.J. 1988. Leaf-cutting ant diet selection: relative influence of leaf-chemistry and physical factors. *Ecology*, vol. 69: 250-260.
- JAFFÉ, K. & VILELA, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, vol. 21, No. 3: 234-236.
- JAFFÉ, K; PÉREZ, E. & LATTKE, J. 1993. El Mundo de las hormigas. Equinoccio Ediciones. Universidad Simón Bolívar: Venezuela.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season of Central America. *Evolution*, vol. 21: 620-637.
- LAPOINTE, S. L. & SERRANO, M.S. 1992. Ecología y control de la hormiga trozadora *Acromyrmex landolti* en los Llanos Orientales de Colombia. En: Seminario "Hormigas: características, daños y manejo". *Miscelánea Entomológica No.24*. Palmira, Valle del Cauca. 11-22.
- LEWIS, T; POLLARD, G.V; & DIBLEY, G.C. 1974. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf – cutting ant *Atta*

- cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *The Journal of Animal Ecology*, vol 43, No.1: 143-153.
- LEWIS, T; POLLARD, G.V. & DIBLEY, G.C. 1974. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology*, vol 43, No.1: 129-141.
 - LITLEDYKE, M; & CHERRETT, J.M. 1976. Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bulletin Entomology Research*, vol. 66, No. 2: 205-217.
 - LOZANO, L. A; GÓMEZ, F.A. & VALDERRAMA, S. 2011. Estado de fragmentación de los bosques naturales en el norte del departamento del Tolima-Colombia. *Revista Tumbaga*, vol. 6: 125-140.
 - LUGO, A; FARNWORTH, E; POOL, D; JEREZ, P. & KAUFMAN, G. 1973. The impact of the leaf – cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a Tropical West Forest. *Ecology*, vol.54, No. 6: 1292-1300.
 - MAASS, J; BALVANERA, P; CASTILLO, A; DAILY, G; MOONEY, H; EHRLICH, P; QUESADA, M; MIRANDA, A; JARAMILLO, V; GARCÍA-OLIVA, F; MARTÍNEZ-YRIZAR, A; COTLER, H; LÓPEZ-BLANCO, J; PÉREZ-JIMÉNEZ, A; BÚRQUEZ, A; TINOCO, C; CEBALLOS, G; BARRAZA, L; AYALA, R. & SARUKHÁN, J. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: Insights from long-term ecological and social research on the pacific coast of Mexico. *Ecology and Society*, vol. 10, No. 1: 17.
 - MACKAY, W; & MACKAY, E. 1986. Las hormigas de Colombia: arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 12, No. 1: 23-30.
 - MADRIGAL, A. 2003. Insectos forestales en Colombia. Editorial Marín Viecco Ltda. Medellín.
 - MARTÍNEZ-GARZA, C. & HOWE, H. F. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, vol. 86: 1-10.
 - MEYER, S; LEAL, I. R; & WIRTH, R. 2009. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic Forest fragment. *Biotropica*, vol. 41, No. 6: 711–716
 - MILES, L; NEWTON, A.C; DEFRIES, S; RAVILIOUS, C; MAY, I; BLYTH, S; KAPOS, V. & GORDON, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, vol. 33: 491–505.
 - MINTZER, A. 1979. Foraging activity of the mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a sonoran desert habitat (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux, Paris*, vol. 26, No. 4: 364-372.
 - MONTOYA-LERMA, J; CHACÓN, P. & MANZANO, M. 2006. Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia) *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 32, No. 2: 151-158.

- MONTOYA-CORREA, M; MONTOYA-LERMA, J; ARMBRECHT, I. & GALLEGOS, M. C. 2007. ¿Cómo responde la hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) a la remoción mecánica de sus nidos? *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, vol. 8, No. 2: 1-8.
- MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, vol. 84: 1265–1276.
- MURGUEITIO, E. & CALLE, Z. 1999. Diversidad biológica en sistemas de ganadería bovina en Colombia. *Agroforestería para la Producción Animal en Latinoamérica*. Fundación Cipav, AA 20591, Cali Colombia.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. & SCHULTZ, J. C. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, vol. 21, No 1: 80-83.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. 1991. The effects of Light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an Attine ant. *Oecologia*, vol. 86, No. 4: 552-560.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. 1992a. The Acceptability of young and mature leaves to leaf-cutter ants varies with light environment. *Biotropica*, vol. 24, No. 2: 211-214.
- PENNINGTON, R.T. 2012. Prólogo. *Biota Colombiana*, vol. 13: 3–4.
- PEREIRA-DA-SILVA, V. 1975. Contribuição ao estudo das populações de *Atta sexdens rubropilosa* Forel e *Atta laevigata* (F. Smith) no estado de São Paulo (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, vol. 18: 201-250.
- PIZANO, C. & GARCÍA, H. 2014. El bosque seco tropical en Colombia. Ediprint Ltda. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C; Colombia.
- PORTILLO-QUINTERO, C. & SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, vol. 143:144–155.
- RAMÍREZ, B. R. & GOYES, R. I. 2005. Botánica generalidades, morfología y anatomía de las plantas superiores. Editorial Universidad del Cauca, Popayán, Colombia.
- RAMOS, V.M; FORTI, L. M; ANDRADE, A.P; NORONHA, N. & CAMARGO, R. 2008. Density and spatial distribution of *Atta sexdens rubropilosa* and *Atta laevigata* colonies (Hym., Formicidae) in *Eucalyptus* spp. forests. *Sociobiology*, vol. 51, No. 3: 1-7
- ROCKWOOD, L. L. 1973. Distribution, density, and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste province, Costa Rica. *Journal of Animal Ecology*, vol. 42: 803–817.
- ROCKWOOD, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica*, vol. 7: 176-193.

- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*, vol. 57, No.1: 48-61.
- ROCKWOOD, L. L. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf cutting ants. *Journal of the New York Entomological Society*, Vol. 85, No. 4: 222-233.
- ROCKWOOD, L. L. & GLANDER, K. E. 1979? Howling monkeys and leaf-cutting ants: comparative foraging in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, vol. 11, No. 1: 1-10.
- ROCKWOOD, L. L. & HUBBELL, S.P. 1987. Host plant selection, diet, diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, vol. 74, No. 1: 55-61.
- RODRÍGUEZ, J; CALLE, Z. & MONTOYA-LERMA, J. 2008. Herbivoría de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) sobre tres sustratos vegetales. *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 34, No. 2: 156-162.
- RÖSCHARD, J. & ROCES, F. 2003. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 19, No. 6: 647-653.
- SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A; QUESADA, M; RODRÍGUEZ, J. P; NASSAR, J. M; STONER, K. E; CASTILLO, A; GARVIN, T; ZENT, E. L; CALVO-ALVARADO, J. C; KALACSKA, M. E. R; FAJARDO, L; GAMON, J. A. & CUEVAS-REYES, P. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica*, vol. 37: 477–485.
- SÁNCHEZ, J. A. & URCUQUI, A. M. 2006. Distancias de forrajeo de *Atta cephalotes* (L) (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical del jardín botánico de Cali. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad de del Valle*, vol. 7, No. 1: 1-9.
- SCHULTZ, T. 1999. Ants, plants and antibiotics. *Nature*, vol.398: 747-748.
- STRADLING, D.J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, vol. 47, No. 1: 173-188.
- URBAS, P. 2004. Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cutting ants. Tesis doctoral. University of Kaiserslautern, Kaiserslautern, Alemania.
- URIBE, S. 2013. Fóridos (Diptera: Phoridae) asociados al hábitat de hormigas cortadoras de hojas (*Atta cephalotes* y *Acromyrmex octospinosus*) y sus patrones de localización en un bosque seco tropical andino. Tesis de Maestría en Ciencia-Entomología. Facultad de Ciencias, Escuela de Postgrados, Universidad Nacional de Colombia; Medellín, Colombia.
- VARGAS, W. 2012. Los bosques secos del Valle del Cauca, Colombia: una aproximación a su flora actual. *Biota Colombiana*, vol.13, No. 2: 102-163
- VASCONCELOS, H. 1990. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 6, No. 2: 249-252.

- VASCONCELOS, H. L. & CHERRET, J. M. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Neotropical Fauna and Environment*, vol. 30: 107-113.
- VASCONCELOS, H. 1997. Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: Responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia*, vol. 112, No. 3: 370-378.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRET, J. M. 1997. Leaf-cutting ants and early plant regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 13: 357-370.
- VERGARA. 2014. El bosque seco tropical en Colombia. p. 79. En: PIZANO, C. & GARCÍA, H. (ed). EL BOSQUE SECO TROPICAL EN COLOMBIA Ediprint Ltda. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C; Colombia.
- VERGARA, H. 2015. Patrones de la vegetación y tipos de uso de la tierra en el valle del Patía. *Colombia forestal*, vol. 18, No. 1: 25-45.
- VERGARA, H. 2016. Informe técnico proyecto Los bordes como amortiguadores de los bosques secos tropicales. Financiado por Instituto VonHumboldt y Ecopetrol.
- VIEGAS, C. 2003. Terpenos com atividade inseticida: uma alternative para o controle químico de insetos. *Química Nova*, vol. 26: 390-400.
- VIEIRA DE ARAÚJO, M. 2004. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Pós-graduação em Biologia Vegetal. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- WEBER, N. A. 1966. Fungus-growing ants. *Science*, vol. 153: 587-598.
- WETTERER, J. K. 1990a. Diel changes in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, vol. 15: 97-104.
- WETTERER, J. K. 1990b. Load-size determination in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology*, vol. 1: 95-101
- WETTERER, J. K. 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 29, No. 5: 347-351.
- WHITTAKER, R. H. 1970. The biochemical ecology of higher plants. *In*: Sondheimer, E. & J. B. Simeone (Eds.). *Chemical Ecology*, Academic Press. Nueva York.
- WIRTH, R; BEYSCHLAG, W; RYEL, R. J. & HOLLDÖBLER, B. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 13: 741-757.
- WIRTH, R; HERZ, H; RYEL, R; BEYSCHLAG, W. & HÖLLEDOBLER, B. 2003 Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panamá. *Ecological Studies*, vol. 164. Springer. Berlin.

Anexo 1. Prueba de contrastes múltiples por pares de Tukey para el número de hormigas forrajeras en el tiempo

Comparación			Diferencia estimada	Error estándar	Valor Z	Valor-p
Diciembre	-	Agosto	5,8985	1,3271	4,445	<0,001
Febrero	-	Agosto	6,7028	1,2514	5,356	<0,001
Marzo	-	Agosto	6,561	1,2596	5,209	<0,001
Octubre	-	Agosto	5,0846	1,1967	4,249	<0,001
Febrero	-	Diciembre	0,8043	0,4189	1,92	0,238
Marzo	-	Diciembre	0,6625	0,5779	1,146	0,697
Octubre	-	Diciembre	-0,8139	0,689	-1,181	0,674
Marzo	-	Febrero	-0,1418	0,2477	-0,572	0,960
Octubre	-	Febrero	-1,6182	0,7406	-2,185	0,140
Octubre	-	Marzo	-1,4764	0,6784	-2,176	0,143

Anexo 2. Prueba de contrastes múltiples por pares de Tukey para preferencia de sustrato por las hormiga arriera *A. cephalotes*

Comparación			Diferencia estimada	Error estándar	Valor Z	Valor-p
FR	-	FL	-0,0013	0,5335	-0,003	1,000
HS	-	FL	0,9978	0,4411	2,262	0,096
HV	-	FL	4,6096	0,3789	12,164	<0,001
HS	-	FR	0,9992	0,4414	2,264	0,096
HV	-	FR	4,6109	0,3792	12,159	<0,001
HV	-	HS	3,6117	0,2320	15,565	<0,001

Anexo 3. Prueba de comparación múltiple de Tukey para valores medios del área foliar de los fragmentos colectados por las hormigas en la pista arbórea por especie vegetal y mes.

Comparación	Valor t	Valor-p
Guayabo – Cañafistola	0,006	1
Pithecellobium – Cañafistola	8,752	<0,001
Totumo – Cañafistola	-1,862	0,24
Pithecellobium – Guayabo	7,141	<0,001
Totumo – Guayabo	-1,525	0,417
Totumo – Pithecellobium	-8,666	<0,001

Anexo 4. Prueba de comparación múltiple de Tukey para determinar diferencias de peso fresco entre los nidos

Comparación	Valor t	Valor-p
Nido 1c – Nido 2c	0,956	0,7826
Nido 1c – Nido 4c	2,804	0,1861
Nido 1c – Nido 5t	-2,632	0,2126
Nido 2c – Nido 4c	1,848	0,4008
Nido 2c – Nido 5t	-3,587	0,1061
Nido 4c – Nido 5t	-5,436	0,0363

Anexo 5. Prueba de comparación múltiple de Tukey para la boca principal en el mes de octubre

Comparación	Valor t	Valor-p	Comparación	Valor t	Valor-p
Limón – Albizia	4,463	0,000386	Totumo - Mango	-1,375	1
Mango – Albizia	2	1	Sp14 - Sp1	5,889	2,09E-07
Sp1 – Albizia	-15,262	2,00E-16	Sp3 - Sp1	7,941	1,60E-13
Sp14 – Albizia	-4,643	0,000166	Sp5 - Sp1	2,75	0,27109
Sp3 – Albizia	0,86	1	Sp6 - Sp1	7,83	3,80E-13
Sp5 – Albizia	-3,341	0,03829	Tamarindo - Sp1	1,388	1
Sp6 – Albizia	-0,717	1	Totumo - Sp1	16,732	2,00E-16
Tamarindo – Albizia	-12,928	2,00E-16	Sp14	3,608	0,014294
Totumo – Albizia	0,744	1	Sp14	-0,581	1
Mango – Limón	-2,744	0,275654	Sp6 - Sp14	2,652	0,363315
Sp1 – Limón	-15,894	2,00E-16	Tamarindo - Sp14	-4,735	0,000106
Sp14 – Limón	-7,542	3,32E-12	Totumo - Sp14	5,258	7,35E-06
Sp3 – Limón	-1,831	1	Sp5 - Sp3	-3,254	0,052181
Sp5 – Limón	-5,464	2,39E-06	Sp6 - Sp3	-1,205	1
Sp6 – Limón	-3,701	0,009952	Tamarindo - Sp3	-7,174	4,81E-11
Tamarindo – Limón	-14,281	2,00E-16	Totumo - Sp3	-0,519	1
Totumo – Limón	-4,009	0,002856	Sp6 - Sp5	2,436	0,672618
Sp1 – Mango	-16,321	2,00E-16	Tamarindo - Sp5	-2,157	1
Sp14 – Mango	-5,965	1,33E-07	Totumo - Sp5	3,665	0,011441
Sp3 – Mango	-0,166	1	Tamarindo - Sp6	-6,879	3,74E-10
Sp5 – Mango	-4,184	0,00135	Totumo - Sp6	1,147	1
Sp6 – Mango	-1,911	1	Totumo - Tamarindo	14,159	2,00E-16
Tamarindo – Mango	-14,126	2,00E-16			

Anexo 6. Prueba de comparación múltiple de Tukey para la boca principal en el mes de diciembre

Comparación	Valor t	Valor-p	Comparación	Valor t	Valor-p
Mango – Limón	7,925	1,12E-13	Sp12 - Sp1	4,32	0,000462
Sp1 – Limón	-8,046	4,35E-14	Sp14 - Sp1	-3,679	0,006744
Sp11 – Limón	0,336	1	Sp8 - Sp1	6,026	5,74E-08
Sp12 – Limón	-2,846	0,125615	Totumo - Sp1	13,394	2,00E-16
Sp14 – Limón	-12,953	2,00E-16	Sp12 - Sp11	-1,996	1
Sp8 – Limón	-3,367	0,021754	Sp14 - Sp11	-6,83	3,27E-10
Totumo – Limón	3,831	0,003704	Sp8 - Sp11	-1,968	1
Sp1 – Mango	-16,783	2,00E-16	Totumo - Sp11	1,412	1
Sp11 – Mango	-3,494	0,01364	Sp14 - Sp12	-8,019	5,60E-14
Sp12 – Mango	-9,855	2,00E-16	Sp8 - Sp12	0,344	1
Sp14 – Mango	-24,482	2,00E-16	Totumo - Sp12	6,479	3,36E-09
Sp8 – Mango	-13,893	2,00E-16	Sp8 - Sp14	11,802	2,00E-16
Totumo – Mango	-5,814	2,03E-07	Totumo - Sp14	21,302	2,00E-16
Sp11 - Sp1	4,75	6,15E-05	Totumo - Sp8	9,467	2,00E-16

Anexo 7. Prueba de comparación múltiple de Tukey para peso fresco de los fragmentos colectados en la pista arbórea entre nidos

Comparación	Valor t	Valor-p
Nido 1 – Nido 2	0,2934	0,9997
Nido 1 – Nido 4	2,6081	0,1433
Nido 1 – Nido 5	-0,9899	0,9156
Nido 1 – Nido 6	2,5612	0,1558
Nido 1 – Nido 7	-0,9189	0,9368
Nido 2 – Nido 4	2,088	0,3340
Nido 2 – Nido 5	-1,189	0,8366
Nido 2 – Nido 6	2,190	0,2870
Nido 2 – Nido 7	-1,131	0,8623
Nido 4 – Nido 5	-3,528	0,0234
Nido 4 – Nido 6	0,680	0,9821
Nido 4 – Nido 7	-3,380	0,0319
Nido 5 – Nido 6	3,28615	0,0387
Nido 5 – Nido 7	0,07239	1,0000
Nido 6 – Nido 7	-3,097	0,0566

Anexo 8. Prueba de comparación múltiple de Tukey para peso seco de los fragmentos colectados en la pista arbórea entre nidos

Comparación	Valor t	Valor-p
Nido 1 – Nido 2	2,424	0,1972
Nido 1 – Nido 4	1,388	0,7332
Nido 1 – Nido 5	-2,143	0,3081
Nido 1 – Nido 6	0,684	0,9817
Nido 1 – Nido 7	-3,998	0,0086
Nido 2 – Nido 4	-1,111	0,8710
Nido 2 – Nido 5	-4,327	0,0042
Nido 2 – Nido 6	-1,126	0,8647
Nido 2 – Nido 7	-3,463	0,0001
Nido 4 – Nido 5	-0,320	0,0268
Nido 4 – Nido 6	-5,150	0,9995
Nido 4 – Nido 7	-3,380	0,0007
Nido 5 – Nido 6	2,238	0,2666
Nido 5 – Nido 7	-1,761	0,5113
Nido 6 – Nido 7	-3,420	0,0294