

TRANSPORTE DE SEMILLAS POR HORMIGAS EN BOSQUES Y AGROECOSISTEMAS GANADEROS DE LOS ANDES COLOMBIANOS

Selene Escobar¹, Inge Armbrecht¹, Zoraida Calle²

¹Universidad del Valle, Departamento de Biología, A.A. 25360 Cali, Colombia, ²Fundación CIPAV, Área de Restauración Ecológica y Agroecología, Cali, Colombia, Tlf. (57)(2)6640386, Fax: (57)(2)3393243, E-mail: escobar.selene@gmail.com

Resumen

Las hormigas son importantes agentes funcionales en los ecosistemas naturales y agroecosistemas tropicales. El movimiento de semillas por hormigas puede resultar en dispersión o postdispersión afectando la probabilidad de supervivencia de diásporas en agroecosistemas ganaderos en proceso de rehabilitación ecológica, en cuyo caso las hormigas podrían ser determinantes en la sucesión. Se comparó la actividad y diversidad de hormigas forrajeras del suelo en nueve lotes clasificados en tres usos de la tierra: bosque, pastura sin árboles, y sistema silvopastoril intensivo con *Leucaena leucocephala*. En cada lote se estableció un transecto con 10 estaciones separadas 10m entre sí. En cada estación se evaluó la diversidad de hormigas con cebos de atún, y como evento separado se ofrecieron depósitos, cada uno con 15 semillas pertenecientes a tres especies vegetales. Se encontraron 27, 18, y 12 morfoespecies de hormigas en bosques, pasturas sin árboles, y silvopastoriles intensivos respectivamente. El 26% de las semillas fueron removidas por hormigas en las primeras dos horas. La remoción fue significativamente menor en silvopastoriles sugiriendo que el tipo de manejo de este sistema ganadero no favorece el proceso de movimiento de semillas por hormigas. Se encontró mayor diversidad de hormigas transportando semillas en bosques y en todos los casos más del 50% de las semillas ariladas de la planta nativa *Siparuna aspera* fueron movidas por hormigas. Se sugiere que en sistemas ganaderos, donde se han perdido algunos dispersores primarios, las hormigas puedan prestar servicios de movimiento de semillas que podrían alterar la probabilidad de supervivencia de las diásporas.

Palabras Clave: Formicidae, servicios ambientales, pastura abierta, sistemas silvopastoriles, bosque tropical, semilla arilada

Summary

Seed transport by ants in andean agroecosystems of Colombia

Ants are important functional agents in natural ecosystems and tropical agroecosystems. Seed movement by ants may result in dispersal or post-dispersal events, affecting diaspore survival probabilities in cattle agroecosystems undergoing ecological rehabilitation. In that case, ants could be determining in the course of succession.

Activity and diversity of soil foraging ants was compared in nine plots classified in three land use systems: forest, treeless pasture, and intensive silvopastoril system with *Leucaena leucocephala*. Transects with 10 stations separated by 10m from each other were established. In each station the diversity of ants was evaluated using tuna baits, and as a separate event, deposits were offered, each one with 15 seeds from three different plant species. We found 27, 18, and 12 morphospecies of ants in forests, treeless pastures and intensive silvopastoril systems, respectively. Twenty-six percent of the seeds were removed by ants in the first two hours. The removal frequency was significantly lower in silvopastoril systems suggesting that the type of management of this cattle system does not promote seed movement by ants. The greatest diversity of ants transporting seeds was found in forests and in all the cases more than 50% of the arillated seeds of the native plant *Siparuna aspera* was removed. It is suggested that, in cattle systems where some of primary seed dispersers have been lost, ants can offer seeds movement services that might alter the survival probability of diaspores.

Key Words: Formicidae, environmental services, open grassland, silvopastoril system, tropical forest, arillated seed.

Introducción

En áreas neotropicales se ha demostrado que las hormigas pueden afectar en forma importante el destino pos-dispersión de semillas de árboles y arbustos que dependen principalmente de vertebrados frugívoros para su dispersión (Handel & Beattie 1990, Levey & Byrne 1993, Passos & Oliveira 2003). Además, las hormigas afectan la dinámica del banco de semillas (Levey & Byrne 1993), facilitan la germinación de semillas (Oliveira *et al.* 1995, Pizo & Oliveira 1998) y promueven el establecimiento de plántulas (Levey & Byrne 1993, Passos & Oliveira 2002) de especies mirmecocoras (especializadas en la dispersión por hormigas) y no-mirmecocoras. La recolección de semillas por hormigas puede alterar la abundancia y la distribución local de algunas plantas (Handel & Beattie 1990, Pizo & Oliveira 2001) e involucra un amplio número de grupos sistemáticos tanto de plantas como de hormigas, al igual que una amplia gama de hábitats alrededor del mundo (Jolivet 1998). Aunque el tamaño reducido y la presencia de tejidos nutritivos atrayentes como arilos pueden favorecer la dispersión de semillas por hormigas, estos insectos pueden dispersar diásporas con un amplio rango de características, incluyendo semillas dispersadas principalmente por aves y mamíferos. Se cree que las interacciones que involucran hormigas y diásporas no-mirmecocoras en bosques tropicales tienen lugar como resultado de la alta abundancia de hormigas en la hojarasca, de sus múltiples estrategias de forrajeo (Hölldobler & Wilson 1990) y de la considerable cantidad de frutos disponibles para las hormigas en el suelo del bosque (Pizo & Oliveira 2001). Una vez las semillas son detectadas por las hormigas, la interacción resultante parece depender tanto del comportamiento de las hormigas involucradas, como de las características de las semillas (Hughes & Westoby 1992); de ahí la importancia de establecer la identidad de hormigas y semillas en los eventos de remoción.

La pérdida de biodiversidad en los sistemas convencionales de producción agrícola está ligada a la pérdida de heterogeneidad de la vegetación (Ibrahim *et al.* 1999). La reducción en la diversidad de hormigas producto de la simplificación de la estructura vegetal, puede afectar negativamente los servicios ambientales prestados por las hormigas a micro y mesoescala (Folgarait 1998). Sin embargo, varios grupos funcionales de hormigas persisten en agroecosistemas donde los principales dispersores de semillas ya han sido desplazados y podría suceder que estas hormigas con diferentes estrategias

de forrajeo influyeran sobre la diversidad vegetal en agroecosistemas mediante el transporte de semillas.

Aunque en Colombia, la diversidad de hormigas ha sido estudiada en agroecosistemas con diferentes grados de intensificación (Armbrecht & Ulloa Chacón 1999, Armbrecht *et al.* 2005, Bustos & Ulloa-Chacón 1997), pocos trabajos han evaluado cómo los procesos ecológicos mediados por hormigas pueden verse afectados en dichos hábitats. El presente estudio responde a las siguientes preguntas de investigación: (1) ¿Ocurre transporte de semillas por hormigas en agroecosistemas ganaderos y los bosques cercanos? (2) ¿Tiene este proceso relación con la complejidad de la vegetación y el tipo de manejo del hábitat? Se plantearon las siguientes hipótesis: (1) la identidad y abundancia de las hormigas que transportan semillas está relacionada con el tipo manejo de la tierra, y (2) las características de las semillas influyen sobre la preferencia de las hormigas.

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo entre noviembre de 2004 y marzo de 2005 en los departamentos de Quindío y Valle del Cauca, centro-occidente de los Andes de Colombia, con alturas entre 1050 y 1850 m. Se seleccionaron nueve lotes y se clasificaron subjetivamente en tres tipos de hábitats contrastantes con base en la similitud de su estructura vegetal y el uso del suelo: pastura sin árboles, sistema silvopastoril intensivo con *Leucaena* y bosque secundario, distribuidos en tres sitios diferentes (Tabla 1).

Las pasturas sin árboles son el agroecosistema predominante en la zona muestreada. Están desprovistas de árboles y arbustos y dominadas por dos especies de gramíneas africanas del género *Cynodon* con cobertura mayor del 70%, y hierbas de las familias Asteraceae, Acanthaceae, Lamiaceae, Solanaceae y Verbenaceae. Hay incidencia directa del sol durante la mayor parte del día y exposición total al viento.

El sistema silvopastoril intensivo consiste en pasturas, principalmente el pasto estrella (*Cynodon plectostachyus*), en asociación con arbustos forrajeros de *Leucaena leucocephala* (Fabaceae) en alta densidad (> 5000 individuos por hectárea), con altura inferior a 2.5m y DAP menor a 0.05m. Por lo general, este sistema está rodeado por pasturas sin árboles. Cada 40 días, el ganado es introducido en estos lotes, donde pastorea en forma directa e intensiva hasta dejar al pasto y los arbustos completamente desprovistos de follaje.

Tabla 1. Morfología, porcentaje de agua y porcentaje de lípidos de las tres semillas estudiadas

SEMILLA	Tipo de semilla	Longitud (mm)	Ancho (mm)	Peso Total (g)	Porcentaje De Agua	Porcentaje de lípidos
<i>Siparuna aspera</i>	Arilada	6.1±0.1	5.0±0.1	0.034±0.01	7.87*	13.74*
<i>Passiflora ligularis</i>	Arilada	8.0 ±0.15	5.0±0.6	0.16±0.02	69.9-79.1	1.50-3.18
<i>Leucaena leucocephala</i>	No arilada	9,5 ±0,5	4.8±0.2	0.056±0.01		5.1 al 10

*Porcentajes correspondientes a semillas de *Siparuna guianensis* (Simas *et al.* 2001)

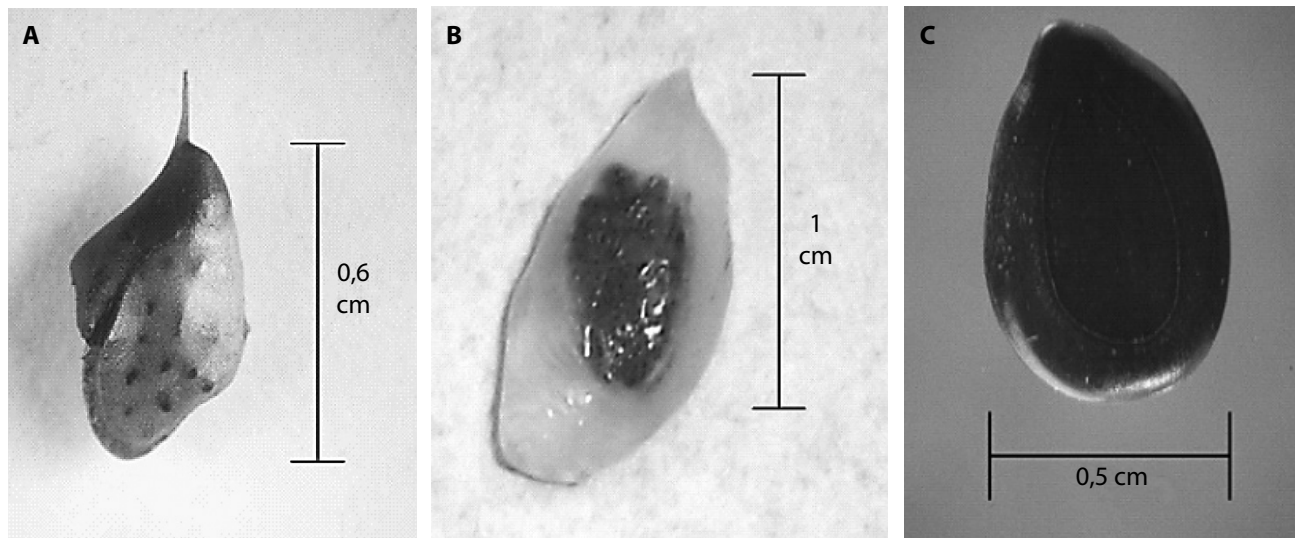


Figura 1. Semillas de *Siparuna aspera* (a), *Passiflora ligularis* (b) y *Leucaena leucocephala* (c) utilizadas en los depósitos de semillas.

Los bosques son fragmentos con intervención moderada durante las últimas décadas y con bordes abruptos, pues casi siempre se hallan inmersos en matrices ganaderas. La mayoría de estos bosques existen para conservar un pequeño arroyo o nacimiento de agua.

Dentro de cada área se estableció un transecto lineal de 10 estaciones separadas cada 10m para un total de 90 muestras. Los extremos del transecto quedaron separados del borde del lote por al menos 20m.

Para determinar si la diversidad de hormigas generalistas forrajeras del suelo cambia con el manejo de la tierra ganadera, se usaron cebos de atún y miel. Cada cebo consistió en 3g de atún en aceite y una gota de miel sobre un rectángulo de papel bond de 12 por 8cm. Se registraron las morfoespecies en el cebo después de 45 minutos de exposición sobre el suelo. Los especímenes fueron identificados hasta morfoespecie por medio de claves (Bolton 1994) y fijados en alcohol etílico al 70%. Se calculó el estimador de riqueza específica Chao 2 para cada tipo de hábitat usando el programa EstimateS v7.0 (Colwell & Coddington 1994).

Con el fin de medir la frecuencia de remoción de semillas por hormigas se usaron depósitos de semillas en cada una de las 10 estaciones mencionadas para los cebos de atún, pero a una distancia de 5m. La separación entre los ensayos con cebos de atún y depósitos de semillas fue temporal más que espacial, pues los depósitos de semillas se colocaron unos días después del muestreo con cebos. Los depósitos consistieron en un círculo de papel bond de 10cm de diámetro con cinco semillas de cada una de las siguientes especies vegetales (Figura 1): *Siparuna aspera* (Monimiaceae), *Passiflora ligularis* (Passifloraceae) y *Leucaena leucocephala* (Fabaceae). En adelante para efectos de este manuscrito se seguirán nombrando como *Siparuna*, *Passiflora* y *Leucaena* respectivamente. Estas especies fueron elegidas teniendo en cuenta la presencia de pulpa o arilo y el tamaño y peso de las semillas (Tabla 1). Las semillas seleccionadas presentan tamaños y

pesos dentro de los rangos registrados por Pizo y Oliveira (2001) de semillas removidas por hormigas en bosques tropicales del Brasil. Las semillas de *Siparuna* y *Passiflora* poseen arilos con diferente composición de lípidos y contenido de agua. *Siparuna* es una especie silvestre de la zona de estudio, común en bordes de bosques maduros y secundarios. Aunque *Passiflora* se cultiva en la zona, no hace parte de la vegetación en los sitios muestreados pero fue seleccionada porque posee arilo y además representa un recurso no habitual para las hormigas de la zona. *Leucaena* es una especie nativa de Centroamérica, cultivada como arbusto forrajero en los sistemas silvopastoriles intensivos del área de estudio y típica de las zonas de vegetación secundaria (Zárate 1987). Esta especie posee semillas no ariladas, de cubierta lisa y cerosa.

Cada depósito se cubrió con una malla de anejo con aberturas de 0,5 cm de diámetro para excluir la actividad de vertebrados. En total se ofrecieron 90 depósitos de semillas para un total de 1350 semillas. Los depósitos fueron puestos en el sitio por períodos de dos horas, entre 8:00 y 11:00 (Ness 2004), o entre las 14:00 y 16:00 horas. Se hicieron observaciones de 15 minutos en cada estación. Se registró el número de semillas removidas del depósito y el número de hormigas removiendo semillas al momento de la observación. Se compararon las frecuencias de remoción entre los tipos de hábitat. Las preferencias de las hormigas se evaluaron mediante una tabla de contingencia de 3 x 3 para establecer si las frecuencias de ocurrencia en la variable "tipo de semilla" eran o no independientes de las frecuencias observadas en la variable "tipo de hábitat".

Resultados

Riqueza de hormigas

Se registraron 41 morfoespecies distribuidas en 17 géneros y 6 subfamilias para un total de 2600 individuos (Anexo A).

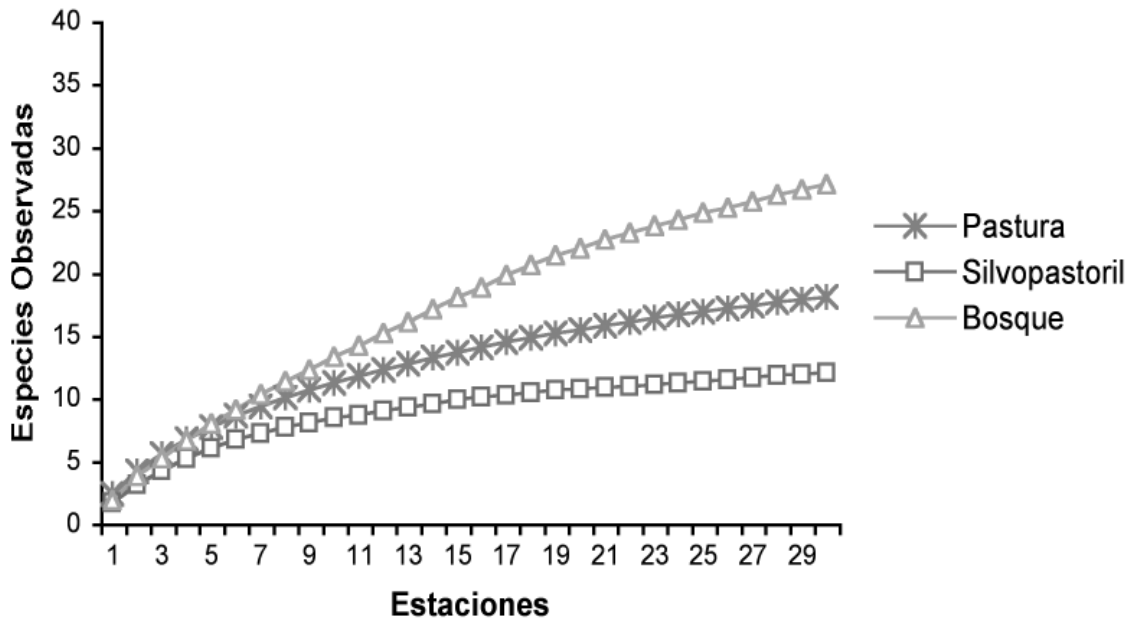


Figura 2. Riqueza de hormigas en pasturas sin árboles, sistema silvopastoril intensivo y el bosque según el estimador Chao 2.

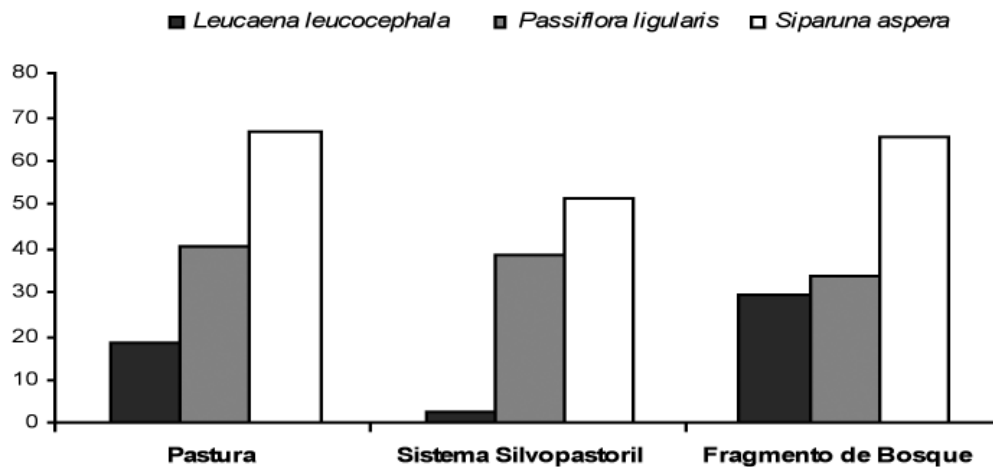


Figura 3. Frecuencia de remoción de semillas de *Siparuna aspera*, *Passiflora ligularis* y *Leucaena leucocephala* en tres usos de la tierra: pastura sin árboles, sistema silvopastoril y fragmento de bosque.

La subfamilia Myrmicinae contó con 24 especies, seguida por Formicinae con 7 morfoespecies. Los géneros con mayor abundancia de individuos fueron *Pheidole* con 13 morfoespecies y 1089 individuos, y *Solenopsis* con 4 morfoespecies y 1273 individuos.

El bosque fue el hábitat con mayor riqueza específica seguido de la pastura y el silvopastoril intensivo (Figura 2). De las 27 morfoespecies del bosque, 19 fueron exclusivas, en comparación con 7 y 3 morfoespecies colectadas solo en pasturas y silvopastoriles intensivos, respectivamente. Cuatro morfoespecies fueron colectadas en los tres tipos de hábitat.

La composición de hormigas en la pastura sin árboles y el sistema silvopastoril intensivo fue muy similar: compartieron un 67% de las morfoespecies. *Ectatomma ruidum* y *Solenopsis geminata* fueron especies exclusivas de estos hábitats de uso ganadero. Las especies dominantes fueron *Pheidole* sp1, *Solenopsis geminata* y *Solenopsis ca.picea*.

Transporte de semillas

El proceso de transporte de semillas ocurrió en los tres usos de la tierra, con movimiento del 26% de las semillas ofrecidas en todo el muestreo. Las frecuencias de remoción fueron significativamente diferentes entre los tres tipos de hábitat ($\chi^2=6.82$; $P=0.033$) con mayores frecuencias en bosque (130), frecuencias intermedias en pasturas (127) y menores frecuencias en silvopastoriles intensivos (94) (Figura 3). El tipo de hábitat afectó el tipo de semillas removidas ($\chi^2=18.73$; $P=0.00088$), pero al excluir al sistema silvopastoril del análisis se encontró independencia entre el tipo de semilla y el uso del suelo ($\chi^2=3.10$; $P=0.21$). Hubo preferencia por las semillas ariladas de la especie nativa *Siparuna aspera* en los tres agroecosistemas ($\chi^2=75.71$; $P=3.63 \times 10^{-7}$), seguida de las semillas de *Passiflora* y las semillas de *Leucaena* con las frecuencias de remoción más bajas.

Tabla 2. Hormigas observadas transportando semillas en tres usos de la tierra en fincas pertenecientes a la cuenca del río La Vieja (Quindío y Valle del Cauca). Los valores corresponden al número de unidades de muestreo en las que se observó al menos un evento de remoción.

HORMIGA	<i>Leucaena</i>	<i>Passiflora</i>	<i>Siparuna</i>
PASTURA SIN ÁRBOLES			
<i>Atta cephalotes</i>	3		3
<i>Pheidole sp1</i>			9
<i>Ectatomma ruidum</i>		13	8
<i>Odontomachus eritrocephalus</i>		2	2
SISTEMA SILVOPASTORIL			
<i>Pheidole sp1</i>			6
<i>Pheidole sp7</i>			2
<i>Solenopsis geminata</i>			8
<i>Solenopsis ca. picea</i>			2
<i>Ectatomma ruidum</i>		7	
BOSQUE			
<i>Atta cephalotes</i>	2		
<i>Trachymyrmex sp1</i>		1	
<i>Pheidole biconstricta</i>		2	
<i>Solenopsis sp3</i>			1
<i>Solenopsis sp2</i>			3
<i>Pheidole sp4</i>			2
<i>Pheidole sp 13</i>			1
<i>Pheidole sp6</i>			1
<i>Pheidole 14</i>			1

Se registraron 15 morfoespecies de hormigas removiendo semillas de las cuales 13 transportaron semillas de *Siparuna*, cuatro transportaron semillas de *Passiflora* y solo se observó a *Atta cephalotes* transportando semillas de *Leucaena* (Tabla 2)

Discusión

El presente estudio presenta evidencia de la reducción de la riqueza específica de hormigas cuando los hábitats boscosos pasan a ser agroecosistemas con estructura vegetal simplificada y sometidos a perturbaciones (Majer 1985, Roth *et al.* 1994) frecuentes e intensivas. La transformación de los ecosistemas naturales y el manejo de los agroecosistemas resultantes implican cambios en la cobertura de dosel, con importantes efectos sobre las condiciones microclimáticas del suelo y la hojarasca, como se ha encontrado previamente en los Andes colombianos (Armbrecht *et al.* 2005). El ensamblaje de hormigas atraídas a cebos de atún y miel que forrajean en el suelo se mostró sensible a los cambios en el manejo de la tierra, como fuera hallado por Roth

et al. (1994) en agroecosistemas de Costa Rica, Perfecto y Vandermeer (2002) en cafetales de Méjico y por Armbrecht y Ulloa-Chacón (1999) y Botero (2005) en agroecosistemas colombianos.

El bosque fue el hábitat de mayor diversidad, con los valores más altos de riqueza y especies exclusivas. Los bajos valores de similitud entre bosques indican que la diversidad de hormigas varía a una escala muy fina y que cada bosque hace un aporte importante a la riqueza específica del paisaje. Las morfoespecies encontradas en el bosque corresponden a más del 60% del total de morfoespecies colectadas en este estudio, mostrando una mayor contribución a la diversidad regional con especies raras y géneros pertenecientes a mayor variedad de gremios tróficos (*Trachymyrmex*, *Cyphomyrmex*, *Octostruma*, *Gnamptogenys* y *Pachychondyla*). Lo anterior sugiere que a pesar del tamaño pequeño de los fragmentos y de su grado de aislamiento, estos bosques no solo protegen especies, sino que también conservan parte de la funcionalidad de los ecosistemas originales de la región.

El sistema silvopastoril intensivo presentó el menor número de especies, lo cual no es consistente con los

valores intermedios esperados dado que los arbustos de *Leucaena* aportan mayor complejidad estructural vertical, mayor cobertura arbórea y posiblemente mayor oferta de recursos que las pasturas sin árboles. Al parecer, la *Leucaena* no favorece el mantenimiento de poblaciones de hormigas de diferentes especies (Botero 2005). Otros factores como la edad del hábitat (tiempo de establecimiento del sistema silvopastoril) y la intensidad de la perturbación pueden estar afectando la diversidad de hormigas en este uso de la tierra (Roth *et al.* 1994). Los silvopastoriles intensivos son sistemas con alta densidad de siembra, establecidos recientemente y que experimentan pastoreo intensivo y periódico por parte del ganado, que es introducido en altas densidades para ramonear los arbustos y el pasto, produciendo un intenso pisoteo y gran presión sobre el suelo. Las especies de hormigas que puedan colonizar y establecerse en sistemas con tal dinámica de perturbación serán probablemente hormigas omnívoras dominantes del suelo, según la clasificación de Silvestre *et al.* (2003).

La superposición de especies en pasturas y silvopastoriles fue consistente con la descrita por Roth *et al.* (1994) para usos de la tierra con un alto nivel de perturbación, y que según ellos puede ser efecto de los altos valores de abundancia de las especies dominantes, lo cual es apoyado por la presencia exclusiva y abundante de *Ectatomma ruidum* y *Solenopsis geminata* en los lotes de explotación ganadera. Estas observaciones coinciden con lo mencionado por Roth *et al.* (1994) quienes resaltaron la dominancia en plantaciones jóvenes de banano de *Solenopsis geminata*, una especie conocida por recolonizar en forma rápida las áreas expuestas a procesos de perturbación (Risch & Carroll 1982, Perfecto 1994).

Estructura vegetal y transporte de semillas por hormigas

El presente estudio confirma por primera vez en Colombia que el proceso de transporte de semillas por hormigas ocurre en agroecosistemas ganaderos y bosques. La remoción del 26% de las semillas ofrecidas en el muestreo (n=1350) en períodos aproximados de dos horas, sugiere que las hormigas tienen una influencia importante en la ubicación y desplazamiento de semillas en agroecosistemas, con posibles implicaciones en los procesos sucesionales.

Los grupos de hormigas observados removiendo semillas coinciden con los mencionados por otros autores en bosques húmedos del Brasil: grandes ponerinas (i.e. *Odontomachus*, *Pachycondyla* según Pizo & Oliveira 2001, Passos & Oliveira 2003, Passos & Oliveira 2004), pequeñas myrmecinas (i.e. *Pheidole*) y algunas attinas (i.e. *Acromyrmex*) (Oliveira *et al.* 1995).

La magnitud de las variaciones entre usos de la tierra no fue muy grande y la diferencia estadística se atribuye a las menores frecuencias de remoción observadas

en los sistemas silvopastoriles intensivos. Esto coincide con Griffith (2004) quien encontró en Guatemala que el efecto general de las hormigas sobre el movimiento de semillas era consistente entre el bosque y los hábitats sucesionales evaluados. Grimbacher y Hughes (2002) obtuvieron tasas de remoción de semillas muy similares aunque estadísticamente diferentes, a pesar de las diferencias en la diversidad de la mirmecofauna en tres hábitats dentro de un gradiente de perturbación. Lo anterior apoya la idea de que las relaciones entre hormigas y semillas en los agroecosistemas evaluados son de tipo generalista (Grimbacher & Hughes 2002, Majer 1985). Aunque en el bosque ocurrió la mayor frecuencia de eventos de remoción, la diferencia respecto a la pastura no es muy grande a pesar del contraste en la estructura vegetal. Esta situación convertiría a las hormigas en un grupo residente con un posible papel en la dispersión secundaria de semillas en hábitats con poca sombra, que suelen ser evadidos por ciertos dispersores primarios (i.e. roedores o aves) (Price & Jenkins 1986, en Griffith 2004).

La diferencia en la riqueza de hormigas atraídas a cebos se reflejó en las frecuencias de remoción de semillas y aporta evidencia a favor de la alteración de las interacciones ecológicas como resultado de la intervención antrópica en los sistemas evaluados (Majer 1985, Gibb & Hochuli 2003). La composición de especies, asociada a las diferentes estrategias de forrajeo de las hormigas transportadoras, pueden explicar la forma en que varía el proceso de remoción entre usos de la tierra. La mayor diversidad de especies y grupos funcionales en bosques promueven la remoción de semillas por un espectro más amplio de hormigas con diferentes hábitos de forrajeo, lo cual significa mayores posibilidades de dispersión. Lo anterior apoya la importancia de conservar el hábitat boscoso como fuente de diversidad estructural y funcional.

Los eventos de remoción de semillas en las pasturas y silvopastoriles intensivos estuvieron relacionados con la presencia de especies abundantes (Anexo A) y muy propias de este hábitat como *Pheidole* sp1, *Solenopsis geminata* y *Ectatomma ruidum* (esta última menos abundante pero de presencia regular en las estaciones). *Pheidole* sp 1 y *S. geminata* presentan comportamiento de reclutamiento masivo de obreras hacia el recurso, estrategia que según Carroll y Janzen (1973) puede ser la más eficiente en hábitats caracterizados por una oferta errática de grandes porciones de alimento cerca al nido. En el caso de *Ectatomma ruidum*, el área de forrajeo es más amplia y su mayor tamaño le permite a una sola obrera acarrear semillas de diferentes tamaños y a distancias mayores.

Las características del proceso en las pasturas sin árboles y silvopastoriles intensivos sugieren implicaciones ecológicas importantes en la medida en que las hormigas pueden jugar un papel en la restauración de

hábitats que han experimentado procesos de degradación por actividades ganaderas. Las hormigas podrían influir sobre el ritmo o la dirección de la sucesión vegetal mediante el movimiento de semillas hacia sitios seguros fuera del alcance de depredadores. El traslado de semillas hasta los nidos reduce la competencia intra-específica entre plantas y puede favorecer la germinación de algunas semillas (Levey & Byrne 1993, Horvitz & Schemske 1986, Handel & Beattie 1990).

Preferencia de semillas por hormigas en agroecosistemas.

Las tres clases de semillas empleadas en el estudio fueron removidas en diferentes proporciones y estas proporciones se conservaron en los tres hábitats. Además de los cambios en la composición de la mirmecofauna, las características de cada semilla fueron factores importantes en el proceso. Las mayores frecuencias de remoción de las semillas ariladas de *Siparuna* y *Passiflora* en los tres tipos de hábitat soportan la idea de que la presencia de un tejido nutritivo aumenta las probabilidades de remoción de las semillas ariladas, dado que atraen a un gran número de hormigas por periodos de tiempo más largos que las semillas no ariladas (Pizo & Oliveira 2001). El menor tamaño de las semillas de *Siparuna* también pudo ser un factor clave en la remoción de las diásporas. Estas semillas disponen de un rango más amplio de potenciales dispersores dado que pueden ser acarreadas por hormigas de diferentes tallas, mientras que el transporte de semillas como *Passiflora* se puede ver condicionado a la presencia de hormigas grandes. En general, las hormigas que transportaron las semillas de *Siparuna* en los tres usos de la tierra fueron pequeñas mirmecinas (i.e. *Pheidole* y *Solenopsis*), cortadoras (i.e. *Atta cephalotes*) y grandes ectatomminas y ponerinas (i.e. *Ectatomma ruidum* y *Odontomachus eritrocephalus*). En cambio, el transporte de las semillas más grandes de *Passiflora* involucró menos especies de hormigas pero de tallas mayores como *Ectatomma ruidum*, *Odontomachus eritrocephalus*, *Trachymyrmex* sp1 (Attini) y *Pheidole biconstricta*. Las hormigas no serían buenos dispersores de *Leucaena* y los pocos eventos de remoción estarían asociados a especies con alta capacidad de acarreamiento y que forrajea sobre recursos vegetales muy heterogéneos como es el caso de *Atta cephalotes* que se ha observado acarreamiento grandes cantidades de semillas de esta planta en sistemas manejados (campus de la Universidad del Valle (Cali, Colombia) y potreros de la Reserva Natural El Hatico (El Cerrito, Valle, Colombia) ambos en bosque seco tropical).

Las observaciones de campo son consistentes con los datos obtenidos en bosques de tierras bajas en Brasil por Pizo y Oliveira (2001). Aquellas semillas que sobrepasan la capacidad de acarreamiento de hormigas son forrajeadas en el mismo punto sin ser desplazadas

como efectivamente se observó en el campo con especies de los géneros *Pheidole*, *Solenopsis*, *Linepithema* y *Brachymyrmex* (longitud corporal menor a 3mm) interactuando con semillas de *Passiflora*. Sin embargo, en ocasiones las hormigas trabajan en grupo para mover una semilla, y este comportamiento debe ser tenido en cuenta dentro de la capacidad de acarreamiento de la especie.

Las diferencias en la composición lipídica del arilo podrían explicar por qué las hormigas respondieron diferencialmente a las semillas ariladas de *Siparuna* y de *Passiflora ligularis*. Varios autores han sugerido que los lípidos en los eliosomas actúan como atrayentes de hormigas (Brew *et al.* 1989, Lanza *et al.* 1992) y se cree que los lípidos fomentan el comportamiento de levantamiento de semillas en las hormigas (Handel & Beattie 1990). Según Skutch & Fitzpatrick (1980), el arilo de la especie *Siparuna nicaraguensis* es rico en lípidos y Simas *et al.* (2001) registraron para *Siparuna guianensis* cerca de un 14% de contenido lipídico y cerca de un 8% de humedad en las diásporas. En *Passiflora ligularis*, la composición de lípidos en el arilo varía entre el 1.5 y el 3.2% y la humedad corresponde al 70-80% (Purdue University, www.purdue.edu/newcrop/morton consulta: 13 de julio de 2005). Es muy posible que las semillas de *Siparuna aspera* empleadas en este estudio compartan características químicas de las especies *S. nicaraguensis* y *S. guianensis*. De ser así, las hormigas podrían estar desempeñando un papel importante en la dispersión secundaria de las semillas del género *Siparuna* en el bosque y en hábitats abiertos donde escasean los dispersores primarios como aves, murciélagos y primates. Además, la dehiscencia diplocórica de frutos como *Siparuna aspera* favorece la llegada de las semillas al suelo donde pueden ser transportadas por las hormigas (Simas *et al.* 2001 y Feil 1992).

En conclusión, un menor tamaño y la presencia de un tejido nutritivo rico en lípidos favorecen la remoción de semillas por hormigas presentes en el bosque y en suelos de uso ganadero (pasturas y silvopastoriles). La remoción registrada de semillas de especies tanto locales como foráneas sugiere que el origen de las especies no es un factor importante en los procesos de remoción de semillas por hormigas, y en cambio refuerza la generalidad de la interacción planta-hormiga en estos hábitats.

¿Dispersión o depredación?

La suposición subyacente para estudiar la función ecológica de remoción de semillas es que, altas tasas de remoción de semillas son equivalentes a dispersión, pero esto ha sido poco evaluado (Hughes & Westoby 2002). Sin embargo, gran parte de las hormigas que detectaron primero las semillas en este estudio son típicamente granívoras por lo que la suerte de las semillas es bastante incierta, aunque no por ello menos impor-

tante (Retana *et al.* 2004). Por ejemplo, la dominancia de pequeñas especies como *Solenopsis geminata* en silvopastoriles sugiere implicaciones negativas en la dispersión dado que las hormigas pequeñas y dominantes son consideradas malas dispersoras por remover las semillas a distancias muy cortas, además de desplazar a otras especies potenciales dispersoras de semillas (Ness 2004). Sin embargo, la dinámica de forrajeo de estas hormigas podría incrementar la probabilidad de éxito de al menos unas pocas diásporas (Levey & Byrne 1993, Retana 2004, Hughes & Westoby 1992, Handel & Beattie 1990), considerando además que los hábitats expuestos y altamente perturbados son visitados pocas veces por dispersores efectivos de semillas. Muchas especies vegetales en fragmentos pequeños de bosque han perdido a sus dispersores, y el hecho de ser transportadas a sitios húmedos y protegidos (hormigueros) por hormigas generalistas podría mejorar la probabilidad de supervivencia de los propágulos.

No se encontró evidencia de un mayor movimiento de semillas por hormigas en silvopastoriles con *Leucaena* en comparación con pasturas sin vegetación arbustiva, pero hay que reconocer que en este estudio sólo se trabajó con un sistema muy intensivo, que todavía no posee árboles formados sino únicamente arbustos. No se conoce la dinámica de establecimiento de los nidos de hormigas en estos silvopastoriles, donde las perturbaciones son de alta intensidad y ocurren a intervalos de tiempo bien definidos (i.e. rotación de lotes de pastoreo). Se requieren estudios para determinar qué tipo de relaciones ecológicas se dan entre las hormigas y las plantas en estos hábitats altamente dinámicos y cómo estas relaciones son afectadas por la dinámica de perturbación.

Para determinar cuál es la contribución de las hormigas transportadoras de semillas es necesario dilucidar qué sucede con las semillas que son removidas por hormigas como *Ectatomma ruidum*, *Odontomachus erythrocephalus*, *Atta cephalotes* y *Pheidole* sp1 en hábitats como las pasturas sin árboles y los sistemas silvopastoriles intensivos. Esto implicaría evaluar la tasa de germinación de las semillas y de establecimiento de plántulas (Levey & Byrne 1993, Passos & Oliveira 2002, 2004).

Lo anterior, con el objetivo de establecer si las hormigas pueden ser importantes en planes de manejo sucesional, por ejemplo evaluando su efecto sobre la dispersión de semillas de importancia ecológica y económica como especies pioneras, especies forrajeras y especies.

Agradecimientos

Estamos agradecidas con Leonardo Rivera y María Botero, investigadores del proyecto *Enfoques Silvopastoriles Integrados para el Manejo de Ecosistemas* de CIPAV, Colombia, por invaluable aportes en el campo, con literatura y consejos. Al Grupo de Investigación *Biología, Ecología y Manejo de Hormigas* y a la Sección de

Entomología de la Universidad del Valle. A los revisores del manuscrito quienes hicieron aportes valiosos para mejorar la calidad del mismo. Esta investigación fue cofinanciada por el Proyecto Enfoques Silvopastoriles (Global Environmental Facility GEF Banco Mundial, FAO-LEAD, American Bird Conservancy, CATIE, Nitlapán y CIPAV) y por la Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Anexo A.

Morfoespecies de hormigas atraídas a cebos de atún y miel en pasturas sin árboles (Pmj-A), sistemas silvopastoriles (SLV) y bosques (Bnt) en fincas del Quindío y Valle del Cauca.

MORFOESPECIE	Pmj-A	SLV	Bnt
DOLICHODERINAE			
<i>Linepithema</i> sp1.	-	1	-
<i>Linepithema piliferum</i>	81	-	-
<i>Linepithema platense</i>	1	-	-
FORMICINAE			
<i>Brachymyrmex</i> sp1	-	-	1
<i>Brachymyrmex</i> sp2.	20	-	-
<i>Brachymyrmex</i> sp3	-	1	8
<i>Brachymyrmex</i> sp4	-	15	-
<i>Paratrechina</i> sp1	-	-	6
<i>Paratrechina</i> sp2	1	-	-
<i>Camponotus</i> sp1	3	-	-
MYRMICINAE			
<i>Atta cephalotes</i>	2	-	-
<i>Crematogaster</i> sp1	-	-	2
<i>Crematogaster</i> sp2	-	2	-
<i>Cyphomyrmex</i> sp1	-	-	3
<i>Octostruma</i> sp1	-	-	3
<i>Pheidole</i> sp2	-	-	166
<i>Pheidole</i> sp3	59	50	11
<i>Pheidole</i> sp4	-	-	30
<i>Pheidole</i> sp5	-	-	15
<i>Pheidole biconstricta</i>	3	-	67
<i>Pheidole</i> sp6	-	-	51
<i>Pheidole</i> sp7	25	8	-
<i>Pheidole</i> sp1	148	162	50
<i>Pheidole</i> sp8	86	-	50
<i>Pheidole</i> sp9	-	-	15
<i>Pheidole</i> sp10	6	56	-
<i>Pheidole</i> sp11	-	-	1
<i>Pheidole</i> sp12	-	-	30
<i>Solenopsis</i> sp1	1	40	339
<i>Solenopsis</i> sp2	44	-	7
<i>Solenopsis geminata</i>	100	438	-
<i>Solenopsis ca.picea</i>	89	202	13
<i>Trachymyrmex</i> sp1	-	-	8
<i>Wasmannia auropunctata</i>	1	-	7

<i>ECTATOMMINAE</i>			
<i>Ectatomma ruidum</i>	27	25	-
<i>Gnamptogenys sp1.</i>	-	-	2
<i>PONERINAE</i>			
<i>Odontomachus chelifer</i>	-	-	3
<i>Pachycondyla sp1</i>	-	-	2
<i>PSEUDOMYRMECINAE</i>			
<i>Pseudomyrmex sp1</i>	-	-	1
<i>Pseudomyrmex sp2</i>	-	-	10
<i>Pseudomyrmex sp3</i>	2	-	-

Referencias

Armbrecht I, Ulloa-Chacón P. 1999. Rareza y Diversidad de Hormigas en Fragmentos de Bosque Seco Colombianos y sus Matrices. *Biotropica* 31:646-653.

Armbrecht I, Rivera LF, Perfecto I. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19:897-907.

Bolton B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge: Harvard University Press.

Botero M. 2005. Evaluación de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores ecológicos en fincas ganaderas en el norte del Valle del Cauca y Quindío (Colombia). Tesis de Pregrado. Universidad del Valle.

Bustos J, Ulloa-Chacón P. 1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3)45(1): 259-266

Brew CR, O'Dowd DJ, Rae ID. 1989. Seed dispersal by ants: behavior-releasing compounds in elaiosomes. *Oecología* 80: 490-497.

Carroll CR, Janzen DH. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 4:231-257

Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B* 345:101-118.

Feil JP. 1992. Reproductive ecology of dioecious *Siparuna* (Monimiaceae) in Ecuador—a case of gall midge pollination. *Botanical Journal of the Linnean Society* 110: 171-203

Folgarait P. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.

Gibb H, Hochuli DF. 2003. Anthropogenic disturbance facilitates colonisation by a dominant ant: effects on ant community composition, biomass and resource use. *Oikos* 103: 469-478.

Griffith DM. 2004. Succession of tropical rain forest along a gradient of agricultural intensification: patterns,

mechanisms and implications for conservation. Tesis Doctoral. Universidad de Michigan.

Grimbacher PS, Hughes L. 2002. Response of ant communities and ant-seed interactions to bush regeneration. *Ecological Management & Restoration* 3: 188-199.

Handel SN, Beattie AJ. 1990. Semillas dispersadas por hormigas. *Investigación y Ciencia* 263: 76-83.

Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The ants. Cambridge: Harvard University Press.

Horvitz CC, Schemske DW. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: Variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18:319-323.

Hughes L, Westoby M. 1992. Effect of Diaspore Characteristics on Removal of Seeds Adapted for Dispersal by Ants. *Ecology* 73: 1300-1312.

Ibrahim M, Camero A, Camargo JC, Andrade HJ. 1999. Sistemas silvopastoriles en América Central: Experiencias de CATIE. En Congreso Latinoamericano sobre Sistemas Agroforestales para la Producción Agrícola. Fundación CIPAV: Cali.

Jolivet P. 1998. Interrelationship Between Insects and Plants. Boca Ratón: CRC Press.

Lanza JM, Schmitt M, Awad A. 1992. Comparative chemistry of the elaiosomes of three species of *Trillium*. *Journal of Chemical Ecology* 18:209-221.

Levey DJ, Byrne MM. 1993. Complex Ant-Plant Interactions: Rain-Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators. *Ecology* 74: 1802-1812.

Majer JD. 1985. Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines on North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Australian Journal of Ecology* 10:31-48.

Ness JH. 2004. Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia* 138: 448-454

Oliveira PS, Galetti M, Pedroni F, Morellato LPC. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attni) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 27: 518-522.

Passos L, Oliveira PS. 2002. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. *Journal of Ecology* 90: 517-528

Passos L, Oliveira PS. 2003. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:261-270.

Passos L, Oliveira PS. 2004. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. *Oecologia* 139: 376-382

Perfecto I. 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between

- two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecología* 98:184-192.
- Perfecto I, Vandermeer J. 2002. The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.
- Pizo MA, Oliveira PS. 2001. Size and lipid content of non-myrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecology* 157: 37-52.
- Pizo MA, Oliveira PS. 1998. Interaction between ants and seeds of a non-myrmecochorous neotropical tree, *Cabrlea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674
- Purdue University, www.purdue.edu/newcrop/morton consulta: 13 de julio de 2005
- Retana J, Xavier-Picó F, Rodrigo A. 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecochorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377-385.
- Risch SJ, Carroll R. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata* on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63:1979-1983.
- Roth DS, Perfecto I, Rathcke B. 1994. The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 4:423-436
- Silvestre R, Brandã CRF, Rosa da Silva R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (Fernández F, ed.). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 113-148 pp.
- Simas NK, Ferrari SF, Pereira SN, Leitão GG. 2001. Chemical Ecological Characteristics of Herbivory of *Siparuna guianensis* Seeds by Buffy-Headed Marmosets (*Callithrix flaviceps*) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Journal of Chemical Ecology* 27:93-107
- Skutch A, Fitzpatrick YJW. 1980. Arils as Food of Tropical American Birds. *Condor* 82: 31-42.
- Zárate SP. 1987. Clarification of the taxonomy of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit with a new combination. *Phytologia* 63: 304-306.