

Composición de hormigas e interacciones competitivas con *Wasmannia auropunctata* en fragmentos de Bosque seco Tropical

Ant composition and competitive interactions with *Wasmannia auropunctata* in Tropical Dry Forest fragments

RAFAELACHURY¹, PATRICIA CHACÓN DE ULLOA² y ÁNGELAMARÍA ARCILA³

Resumen: La perturbación incrementa la posibilidad de dominancia por parte de la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata* (Formicidae: Myrmicinae), especie indicadora de baja diversidad de la comunidad de hormigas en Bosque seco Tropical del valle geográfico del río Cauca (Colombia). Para estudiar las relaciones de competencia interespecífica que involucran a dicha especie, se hicieron experimentos con cebos de atún sobre el suelo en cuatro localidades que conservan fragmentos de bosque seco: Alejandría, El Medio, El Vínculo y San Julián. En cada localidad se distinguieron tres biotopos: interior de bosque, borde de bosque y matriz (caña de azúcar o potrero). Con la información obtenida a partir de la composición de hormigas en los cebos, se calcularon índices de habilidad competitiva. La atracción a cebos fue del 91%, registrándose 66 especies de hormigas en 30 géneros. La composición de hormigas varió dependiendo principalmente de las condiciones de la localidad. Las mirmicinas *Pheidole*, *Solenopsis* y *Crematogaster* presentaron la mayor interacción con *W. auropunctata* y la partición del cebo estuvo influenciada principalmente por la clase de biotopo. El aprovechamiento del cebo por otras especies fue determinado por la abundancia de *W. auropunctata*; si en el cebo hay más de 500 obreras en promedio, el recurso no será compartido. *W. auropunctata* sobresale como especie dominante en la cuenca alta del río Cauca y esto lo logra principalmente por mecanismos de competencia por explotación, permitiéndole un rápido aprovechamiento de los recursos al reclutar gran número de obreras.

Palabras clave: Colombia. Cebos de atún. Ensamblaje de Formicidae. Pequeña hormiga de fuego. Competencia. Dominancia.

Abstract: Disturbance increases the probability of dominance by the little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Formicidae: Myrmicinae), an indicator species of low diversity ant communities in Tropical Dry Forest fragments of the Cauca River Valley (Colombia). In order to study interactions of interspecific competition involving this species, we conducted experiments with soil-surface tuna-baits at four localities: Alejandría, El Medio, El Vínculo and San Julián. Three biotopes were distinguished at each locality: forest interior, forest margin and their surrounding matrices (sugar cane or pasture). Based on information obtained from the composition of ants at the baits, competition ability indices were calculated. Attraction to the baits was 91%, for a total of 66 species in 30 genera. Species composition was mainly influenced by locality conditions. The myrmicines *Pheidole*, *Solenopsis* and *Crematogaster* had the greatest interaction with *W. auropunctata* and partitioning of the baits was mostly influenced by biotope. Bait use by other species was determined by the abundance of *W. auropunctata*; if the bait had more than a mean of 500 workers, the resource was not shared. *W. auropunctata* emerged as the dominant species in the upper Cauca River watershed and this was mainly accomplished by exploitation competition, allowing the ants to rapidly take advantage of resources by recruiting a large number of workers.

Key words: Colombia. Tuna baits. Formicidae assemblage. Little fire ant. Competition. Dominance.

Introducción

La competencia es uno de los temas primordiales en estudios de ecología de comunidades de hormigas (Hölldobler y Wilson 1990; Davidson 1998; Holway y Case 2001). La coexistencia entre especies implica varias estrategias competitivas, descritas según las características de cómo las diferentes especies luchan por el recurso. Estas estrategias son: oportunista, insinuadora y extirpadora (Hölldobler y Wilson 1990; Wilson 1971). Las especies oportunistas practican la competencia por explotación y son aquellas que descubren rápidamente el recurso alimenticio y lo utilizan eficientemente. Las especies extirpadoras exhiben competencia por interferencia al dominar el recurso mediante agresión; mientras que las insinuadoras, son especies discretas que pueden aprovechar el recurso al ser inconspicuas. Algunas hormigas pertenecientes al grupo de las extirpadoras reclutan por pistas de olor y pelean por los recursos como por ejemplo las especies de los géneros *Pheidole*,

Crematogaster y *Camponotus*, la hormiga de fuego *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804) y la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Hölldobler y Wilson 1990).

Las hormigas vagabundas como *W. auropunctata* pueden comportarse como invasoras en sitios donde han sido introducidas (Passera 1994). Debido al desplazamiento de especies nativas o a la reducción de su abundancia, los invasores biológicos han perturbado severamente la estructura y función de algunas comunidades y ecosistemas nativos (Mack *et al.* 2000). Las hormigas invasoras muestran características típicas como la poliginia, unicolonialidad, obreras monomórficas pequeñas y una fuerte agresividad interespecífica (Passera 1994), permitiéndoles excluir a las especies nativas (Passera 1994; Hölldobler y Wilson 1990). Algunas introducciones han tenido impactos negativos en la fauna de hormigas así como en otros invertebrados y vertebrados (Clark *et al.* 1982; Walsh *et al.* 2004; Porter y Savignano 1990; Morrison 2002). Este fenó-

¹ Biólogo. Estudiante de Maestría. Universidad del Valle. A.A. 25360 Cali. rafaelachury@gmail.com. Autor para correspondencia.

² Bióloga, Ph. D., Profesora, Departamento de Biología. Universidad del Valle. A.A 25360 Cali. pachacon@uniweb.net.co.

³ Bióloga, Ph. D., Investigadora Corpoica Caribia. Santa Marta. aarcila@corpoica.org.co.

meno es liderado por *W. auropunctata* (Walsh *et al.* 2004), *Solenopsis invicta* (Buren, 1972) (Forys *et al.* 2002) y *Linepithema humile* (Mayr, 1868) (Suárez *et al.* 1998).

En su rango nativo *W. auropunctata* puede coexistir con otras especies de hormigas (Tennant 1994) o dominar en áreas fragmentadas (Brandão y Silva 2006), invadir campos cultivados (Posada *et al.* 1976; Ulloa-Chacón y Cherix 1990; Delabie *et al.* 1994) y ecosistemas muy intervenidos como el Bosque seco Tropical (Bs-T) del valle geográfico del río Cauca (Armbrecht y Ulloa-Chacón 2003). Es por esto que se hipotetiza que la perturbación desempeña un papel importante al incrementar la posibilidad de invasión por esta especie, la cual ha sido propuesta como indicadora de baja diversidad de la comunidad de hormigas en Bs-T (Armbrecht y Ulloa-Chacón 2003). En cuanto a su capacidad competitiva, experimentos con diferentes cebos indicaron que *W. auropunctata* es muy exitosa al remplazar a otras especies de hormigas en los cebos (Clark *et al.* 1982; Meier 1994; Tennant 1994; Le Breton *et al.* 2005).

Con base en lo anterior, este trabajo busca estimar la composición de hormigas atraídas a cebos de atún en cuatro sitios que conservan fragmentos de Bosque seco Tropical y en sus respectivas matrices (potreros y cultivos de caña de azúcar) para establecer si el sitio o los biotopos (bosque, matriz) son los factores que determinan la composición de especies. También se espera identificar las principales hormigas competidoras de la pequeña hormiga de fuego, y determinar si la abundancia de esta especie se relaciona con la riqueza de otras especies de hormigas en el recurso alimenticio.

Materiales y Métodos

Área de trabajo. El estudio se llevó a cabo en cuatro sitios localizados a lo largo de la cuenca alta del valle geográfico del río Cauca en jurisdicción de los departamentos de Cauca, Valle del Cauca y Risaralda. La temperatura promedio anual es de 24°C y la precipitación fluctúa entre 1.000 y 2.000 mm (Álvarez *et al.* 1998). En la tabla 1 se describen las principales características de cada sitio, incluyendo el fragmento de Bosque seco Tropical y su respectiva matriz.

Muestreo. Se realizó durante tres meses de época lluviosa (junio de 2004, marzo y abril de 2005), cuando las hormigas son más abundantes (Chacón de Ulloa 2003). En cada sitio se diferenciaron tres biotopos: interior de bosque, borde de bosque

y matriz (caña o potrero). Se tomó como borde la franja perimetral de 50 m a partir del límite del bosque hacia su interior; excepto en el fragmento de San Julián donde no se pudieron diferenciar los biotopos del bosque por su forma alargada y reducida extensión. En cada biotopo se delimitó un transecto lineal donde se marcaron en promedio 33 estaciones equidistantes (20 m), en las cuales se capturaron hormigas mediante cebos epígeos de atún. Este método ha sido ampliamente usado en bosque seco (Armbrecht y Chacón de Ulloa 1997a; Armbrecht y Ulloa-Chacón 1999; Ramírez 2001; Armbrecht y Ulloa-Chacón 2003), y consiste en una pieza de papel bond blanco de 4 x 4 cm donde se ponen 9 g ($\pm 1,7$) de atún en aceite, luego se coloca sobre la superficie del suelo y se deja expuesto por tres horas. Seguidamente, se recolectan las hormigas que se encuentren directamente sobre el atún y se recoge el resto del cebo, incluyendo parte de suelo, ya que en la superficie inferior del papel se pueden encontrar especies muy pequeñas o menos agresivas (Bestelmeyer *et al.* 2000). El material se introdujo en bolsas de cierre hermético (16,5 cm x 14,9 cm) y se mantuvo refrigerado. En el laboratorio, las muestras se limpiaron y conservaron en etanol al 80%. La identificación a nivel de género se realizó siguiendo a Palacio y Fernández (2003) y el 53% de las hormigas se llevaron a especie utilizando la clave de Longino (2003), y por comparación con las colecciones del laboratorio de mirmecología del Centro de Pesquisas do Cacau CEPEC (Itabuba BA, Brasil) y del Museo de Entomología de la Universidad del Valle MEUV (Cali, Colombia), donde se depositaron los especímenes.

Análisis de datos. Para cada muestra se contabilizó el total de individuos de cada morfoespecie. Para caracterizar la composición de hormigas atraídas al atún, se describió el porcentaje de ocupación de cebos por las diferentes subfamilias y géneros. Con los datos de frecuencia de captura de todas las especies, se exploró la similitud entre biotopos y sitios de muestreo mediante análisis de agrupamiento (McCune y Grace 2002). Posteriormente, se utilizó el programa PC-ORD versión 4 (McCune y Mefford 1999) para comparar los grupos formados usando la técnica multivariada no paramétrica MRPP (Multi Response Permutation Procedure) la cual pone a prueba la hipótesis de no diferencia entre dos o más grupos de entidades y requiere grupos previamente definidos (Zimmerman *et al.* 1985; McCune y Mefford 1999). Esta misma técnica se realizó para comparar los ensamblajes de hormigas entre biotopos y entre sitios.

Tabla 1. Ubicación geográfica y características de los cuatro fragmentos de Bosque seco Tropical estudiados.

Bosque	Ubicación	Coordenadas	Altitud (msnm)	Extensión (ha)	Matriz
San Julián	Hacienda San Julián, Carretera Panamericana Cali - Popayán. Municipio Santander de Quilichao (Cauca).	3°06'N - 76°31'W	950	3,5	Caña de azúcar y Potrero
El Vínculo	Santuario de Fauna y Flora El Vínculo. Vía a Palmira, Municipio de Buga (Valle del Cauca).	3°50'N - 76°17'W	1.050	15,0	Potrero
El Medio	Hacienda El Medio, en el curso del río La Paila, Municipio de Zarzal (Valle del Cauca).	4°20'N - 76°04'W	950	13,1	Caña de azúcar
Alejandro	Hacienda Alejandro. Vía Cerritos. Municipio La Virginia (Risaralda).	4°51'N - 75°52'W	940	15,3	Potrero

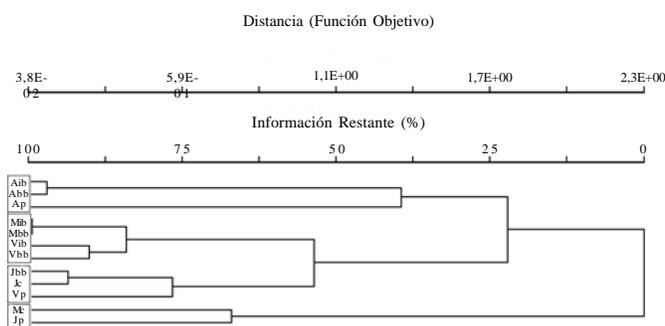


Figura 1. Agrupamiento de los ensambles de hormigas de los cuatro sitios y sus respectivos biotopos, con base en el índice de disimilitud de Sorensen (Bray-Curtis) y el método de agrupamiento Beta-flexible ($\beta = -0.25$). Las letras mayúsculas se refieren a los sitios A: Alejandría, M: El Medio, V: El Vínculo y J: San Julián. Las letras minúsculas denominan los biotopos ib: interior de bosque, bb: borde de bosque, p: potrero y c: caña de azúcar.

Para conocer el porcentaje de interacción, se examinó el número de cebos compartidos entre *W. auropunctata* y otras especies de hormigas. Además, se realizaron pruebas de Chi-cuadrado (Zar 1996) para determinar si la partición del cebo es independiente del biotopo. Para establecer si el número de especies de hormigas que se encuentra en los cebos se relaciona con la abundancia de *W. auropunctata*, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis (H) usando el programa STATISTICA 6.1 (Statsoft 1998). Para las cinco especies de hormigas más abundantes, se calcularon dos índices de habilidad competitiva: Explotación (a), razón entre el número de grupos de forrajeo grandes (> de 20 obreras por cebo) y el número total de ocurrencias; e Interferencia (b), razón entre el número de ocurrencias de obreras de una sola especie y el número total de ocurrencias (Von Aesch y Cherix 2005).

Resultados

Composición de hormigas en cebos. De los 397 cebos colocados el 90,9% resultaron positivos para hormigas (Tabla 2) y la atracción promedio fue del 90,3% ($\pm 9,06$). El número total de hormigas contabilizadas fue de 79.391 agrupadas en 30 géneros y 66 morfoespecies (Apéndice). Se registraron ocho subfamilias con diferentes grados de atracción: Myrmicinae (80%), Formicinae (9,9%), Dolichoderinae (5,1%), Ponerinae (2,0%), Pseudomyrmecinae (1,3%), Ectatomminae (1,0%), Ecitoninae (0,7%) y Heteroponerinae (0,2%). Cinco géneros que se encontraron en todos los sitios, presentaron la mayor frecuencia de ocupación: *Wasmannia* (42,1%), *Pheidole* (30,7%), *Solenopsis* (23%), *Crematogaster* (15%) y *Camponotus* (6,3%).

Ensamblajes de hormigas. El dendograma resultante (Fig. 1) presentó un encadenamiento del 15,15% y separó cuatro

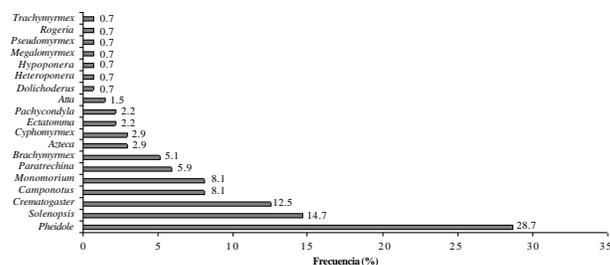


Figura 2. Géneros de hormigas que interactúan con *W. auropunctata* en cebos de atún.

grupos, con un nivel de retención de información por encima del 60%. El primer grupo correspondió a los tres biotopos de Alejandría. El segundo, lo formaron los biotopos boscosos (interior y borde) de El Medio y El Vínculo. El tercer grupo abarcó a San Julián y a la matriz de El Vínculo; y el cuarto grupo, solamente agrupó dos matrices. Hubo diferencias significativas (MRPP, $A = 0,226$; $P < 0,01$) cuando se compararon todos los grupos formados mediante el análisis de agrupamiento, es decir que la composición de especies de hormigas observada difiere de la que se esperaría si los grupos se formarían al azar. Seguidamente, al comparar los grupos definidos solamente por los sitios (Alejandría, El Medio, San Julián y El Vínculo), también se encontraron diferencias significativas (MRPP, $A = 0,144$; $P < 0,01$); pero no ocurrió lo mismo cuando se compararon los grupos con base en los biotopos (interior bosque, borde bosque, potrero y caña) (MRPP, $A = 0,019$; $P = 0,31$).

Interacciones por el recurso alimenticio. 19 géneros (Fig. 2) y 40 especies (Apéndice) se encontraron compartiendo los cebos con la pequeña hormiga de fuego. Sobresalen *Pheidole*, *Solenopsis* y *Crematogaster* que en conjunto representaron el 56% de todas las interacciones en el área de estudio. Cinco especies: *Pheidole mendicula* (Wheeler, 1925) (17%), *Solenopsis pollux* (Forel, 1893) (9,6%), *Crematogaster carinata* (Mayr, 1862) (8,1%), *Monomorium floricola* (Jerdon, 1851) (8,1%) y *Camponotus novogranadensis* (Mayr, 1870) (5,9%) (Tabla 3), conformaron el 48,7% del total de interacciones.

Partición del recurso alimenticio. La partición del cebo en los diferentes sitios fue afectada significativamente por el biotopo ($\chi^2 = 46,226$; $P = 5,47 \times 10^{-7}$; g.l. = 9) (Fig. 3). Así, en interior de bosque, la partición del cebo fue más homogénea ya que se encontraron cebos compartidos y cebos monopolizados por una especie. Los biotopos borde de bosque y potrero favorecieron el compartimiento del cebo mientras que la matriz de caña es preferiblemente dominada por una especie.

Abundancia de *W. auropunctata* y aprovechamiento del cebo por otras especies. La presencia de otras especies de hormigas en los cebos varió significativamente con respecto

Tabla 2. Oferta de cebos y efectividad de atracción para hormigas en el área de estudio.

	Alejandría	El Medio	San Julián	Vínculo	Total
No. de cebos expuestos	94	135	78	90	397
No. de cebos ocupados	82	132	76	71	361
% de atracción	87,2	97,8	97,4	78,9	90,9

Tabla 3. Número de interacciones entre especies de hormigas que comparten el cebo con *W. auropunctata*.

Especie	Alejandro	El Medio	San Julián	El Vínculo	Total
<i>Pheidole mendicula</i>	9	14	0	0	23
<i>Solenopsis pollux</i>	3	4	2	4	13
<i>Crematogaster carinata</i>	0	7	0	4	11
<i>Monomorium floricola</i>	9	1	0	1	11
<i>Camponotus novogranadensis</i>	2	4	0	2	8
Otras especies	27	16	17	10	70
Total	50	46	19	21	136

al número de obreras reclutadas de la pequeña hormiga de fuego (H: 166; $P < 0,001$; g.l. = 5; $n = 358$) (Fig. 4). Con una abundancia promedio de 515 ($\pm 40,6$) obreras de *W. auropunctata* por cebo, el recurso no fue compartido con ninguna otra especie de hormiga; pero cuando la densidad de *W. auropunctata* fue aproximadamente cinco veces más baja (< 100 obreras por cebo), el recurso se compartió hasta con otras cinco especies.

Intensidad de competencia. En la tabla 4 se describen los dos índices de habilidad competitiva cuyos valores fluctúan entre 0 y 100%. Por ejemplo, para *Crematogaster evallans* (Forel, 1907) el número total de ocurrencias en cebos fue de 14 y de éstas en 13 se contaron más de 20 obreras por cebo, lo que resulta en un índice a igual a 93%. Por el contrario, para *S. geminata*, el número total de ocurrencias en cebos fue de 38 y en 31 de éstas se encontró solamente a esta especie, lo que resulta en un índice b igual a 82%.

Discusión

Los cebos de atún son útiles para estimar composición y riqueza de especies de hormigas que forrajeen en el suelo (Bestelmeyer *et al.* 2000), evaluar competencia (Hölldobler y Wilson 1990) y medir eficiencia de forrajeo y comportamientos competitivos cuando se contabiliza la abundancia (Greenslade y Greenslade 1971). En el presente estudio, la efectividad de atracción de hormigas a cebos fue superior al 90%, resultado similar al obtenido por otros autores en Bosque seco Tropical (Bs-T). Así, Armbrrecht y Chacón de Ulloa (1997a) observaron una atracción del 98% en cebos epigeos y arbóreos, y Ramírez (2001) reportó una efectividad del 82%, siendo el segundo método con mayor porcentaje de captura de hormigas, después del método manual o captura directa.

Sin embargo, el número de especies puede variar si se utilizan combinaciones de diferentes métodos de muestreo (Delabie *et al.* 2000).

Las 66 especies de hormigas recolectadas en los cuatro fragmentos de bosque seco representan el 33% del total de especies (200) conocidas para el área de estudio (Chacón de Ulloa y Armbrrecht 2006). Este porcentaje es importante ya que los cebos atraen principalmente a hormigas generalistas y pueden excluir a especies que tengan otras preferencias alimenticias como las cortadoras de hojas o depredadoras especializadas (Bestelmeyer *et al.* 2000). Sin embargo, ocasionalmente se encontraron en los cebos, especies cultivadoras de hongos como *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758), *Cyphomyrmex rimosus* (Spinola, 1851) y *Trachymyrmex* sp. 1. Ocho subfamilias de Formicidae fueron atraídas a los cebos, confirmando las observaciones de Ramírez (2001) y Lozano (2002), para la misma zona de estudio. La subfamilia más diversa fue Myrmicinae con 41 morfoespecies (Apéndice) que representó el 62% de la composición de hormigas y de la cual se registraron 17 de los 27 géneros conocidos para el bosque seco del valle geográfico del río Cauca (Chacón de Ulloa y Armbrrecht 2006).

Tres géneros de Myrmicinae fueron los mejor representados en los cebos, *Pheidole* (12 spp.), *Crematogaster* (7) y *Solenopsis* (6), y el género con mayor porcentaje de captura fue *Wasmannia* con la única especie *W. auropunctata*, lo que puede estar indicando desplazamiento de otras hormigas en términos de eficacia competitiva, historia natural y explotación de sitios perturbados (Armbrrecht y Ulloa-Chacón 2003; López 2005).

La composición de los ensamblajes de hormigas presentó influencia local (Fig. 1); tendencia notable especialmente en los biotopos de bosque (interior y borde) que se agruparon por sitios. Las matrices de tres sitios (El Medio, El Vínculo, San

Tabla 4. Índices de habilidad competitiva para las cinco especies de hormigas más abundantes en el área de estudio.

Especie	Abundancia	Número de ocurrencias	(a) % de grupos (>20 obreras)	(b) % de ocurrencias de una sola especie
			Explotación	Interferencia
<i>Crematogaster carinata</i>	1.928	25	48 (12)	24 (6)
<i>Crematogaster evallans</i>	2.398	14	93 (13)	86 (12)
<i>Monomorium floricola</i>	1.186	23	22 (2)	26 (6)
<i>Solenopsis geminata</i>	4.331	38	84 (32)	82 (31)
<i>Wasmannia auropunctata</i>	64.538	165	77 (127)	52 (86)

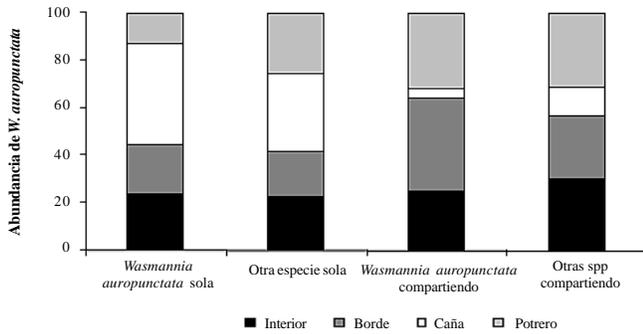


Figura 3. Frecuencia (%) de partición del cebo según el biotopo en toda el área de estudio.

Julián) presentaron composición de hormigas más parecidas entre ellas que con sus bosques vecinos, es decir, las matrices mantienen una diversidad de especies propia que se diferencia de la de los biotopos con cobertura arbórea, indicando un marcado efecto de borde. En esta área de alta perturbación se encuentran pocas especies, las cuales comparten hábitos generalistas y toleran condiciones agresivas como alta intensidad de luz y baja humedad (Pauchard y Alaback 2006).

No se encontraron diferencias en cuanto a la composición de hormigas entre los biotopos, pero si se encontraron diferencias significativas entre los sitios. Este resultado proporciona evidencia de que en el área de estudio existe un marcado efecto de sitio y por consiguiente, la composición de la fauna de hormigas puede estar siendo influenciada por variables como grado de perturbación e historia de manejo de cada sitio (Armbrecht y Chacón de Ulloa 1997b).

Las 40 especies que se encontraron compartiendo los recursos con *W. auropunctata* (Apéndice) se pueden dividir en tres grupos: 1. Especies grandes que forrajean solitariamente como *Ectatomma ruidum* (Roger, 1861) y *Pachycondyla constricta* (Mayr, 1884); 2. Especies que reclutan masivamente como algunas *Pheidole*, *Crematogaster* y *Solenopsis*; y 3. Especies que se encuentran en frecuencias muy bajas como *Rogeria belti* (Mann, 1922) y *Megalomyrmex wallacei* (Mann, 1916). Tennant (1994) realizó observaciones similares en selvas húmedas de Costa Rica y Panamá; donde *W. auropunctata* ignoró a las especies grandes y solitarias que acarrearaban fuera del cebo pedacitos de atún (grupo 1). También registró la ocurrencia de especies que compiten fuertemente con *W. auropunctata* en los cebos (grupo 2). Finalmente, el tercer grupo estuvo representado por especies que utilizaron el recurso con pocas obreras y en muchas ocasiones las interacciones no fueron visibles ya que la partición del cebo ocurría espacialmente, una especie forrajeaba en la parte superior del cebo y las otras alrededor o por debajo.

El bosque con menor número de interacciones por el recurso fue San Julián, el cual presentó la riqueza de hormigas más baja y el mayor número de obreras de *W. auropunctata* por cebo. Armbrecht y Ulloa-Chacón (2003) encontraron que San Julián posee la menor diversidad de mirmecofauna y sugieren que la gran abundancia y alta agresividad interespecífica de la pequeña hormiga de fuego incrementa el desplazamiento de otras especies de hormigas. *W. auropunctata* es una especie muy eficiente en encontrar los recursos y generalmente es la primera en dominarlo, además, sus nidos cubren una gran área y reclutan en masa (Clark *et al.* 1982; Meier 1994; Tennant 1994).

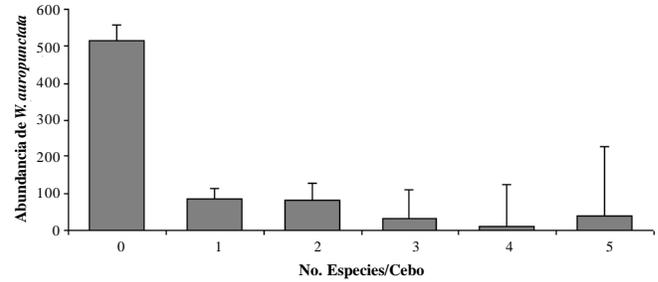


Figura 4. Otras especies de hormigas en cebos y abundancia promedio (\pm desviación estándar) de obreras de *W. auropunctata*.

Los biotopos que presentan cobertura arbórea proporcionan condiciones más homogéneas (sitios para anidar, alimento, microclima) y por lo tanto, es más probable encontrar diferentes tipos de partición del recurso en similar proporción. En contraste, las matrices (caña de azúcar y potrero) son ambientes donde se facilitan las condiciones para que exista dominancia de una especie sobre el recurso alimenticio; por ejemplo, en caña de azúcar, *W. auropunctata* encuentra disponibilidad de recursos y baja diversidad de hormigas, lo que le posibilitaba dominar ese ambiente. En potrero, a pesar de que la diversidad de hormigas también es baja, las condiciones de humedad no son adecuadas para que la pequeña hormiga de fuego se establezca y domine sobre otras especies, lo que explica la dominancia de *S. geminata*, una especie que aprovecha la perturbación y su hábitat principal es la matriz transformada (Davidson 1998).

En áreas muy perturbadas como el Bs-T de la cuenca alta del Río Cauca, *W. auropunctata* alcanza abundancias muy grandes y monopoliza el cebo cuando en promedio están presentes 500 obreras. Armbrecht y Ulloa-Chacón (2003), reportan que áreas donde la densidad de la pequeña hormiga de fuego es alta, la riqueza en el ensamblaje de hormigas disminuye significativamente. Adicionalmente, Clark *et al.* (1982) reportan que en el 35% de los casos donde *W. auropunctata* estuvo presente en los cebos, los grupos de forrajeo estaban compuestos por más de 128 obreras y excluían completamente a sus competidoras. Otro estudio similar, en la isla de Nueva Caledonia (Le Breton *et al.* 2005), encontró que en áreas invadidas todos los cebos son descubiertos por obreras de *W. auropunctata*, y rápidamente los ocupan con un gran número de individuos como resultado de su efectivo reclutamiento en masa. Además, cuando la especie alcanza densidades de más de 100 obreras no se observan otras especies de hormigas sobre los cebos a pesar de que algunas exploradoras se observan cerca del cebo.

Entre las cinco especies más abundantes se encuentran diferencias en los tipos de competencia que pueden presentar. *S. geminata* y *C. evallans* presentaron los índices de competencia más altos; estas especies son dominantes en los sitios donde se encuentran y pueden excluir a sus competidores por agresión física y siendo más eficientes en aprovechar los recursos. *W. auropunctata* fue la especie dominante en el estudio y su abundancia fue superior comparada con las otras especies (Apéndice); esta dominancia es lograda principalmente por mecanismos de explotación ya que presenta un poderoso reclutamiento en masa cuando detecta una fuente de alimento lo que le permite aprovechar eficientemente los recursos (Clark *et*

al. 1982; Passera 1994; Armbrrecht y Ulloa-Chacón 2003; Le Breton *et al.* 2005). Adicionalmente, la pequeña hormiga de fuego presenta características que le ayudan a excluir a sus competidoras como unicolonialidad, poliginia, baja agresión intraespecífica y alta agresión interespecífica (Passera 1994; López 2005); además de haber sido ubicada junto a las especies extirpadoras (Wilson 1971), las cuales desplazan a las otras especies mediante mecanismos competitivos (Clark *et al.* 1982; Meier 1994; Le Breton *et al.* 2005).

Conclusiones

Wasmannia auropunctata fue la especie de hormiga dominante tanto en la utilización del recurso alimenticio como en el número de obreras. Esta dominancia es alcanzada, en parte, por su habilidad competitiva, principalmente por explotación. Adicionalmente, la abundancia de la pequeña hormiga de fuego determina, en cierta medida, el aprovechamiento del recurso alimenticio por parte de otras hormigas, por lo cual, se refuerza la idea de que esta especie es indicadora de baja diversidad de hormigas en la cuenca alta del Valle del río Cauca. Las matrices (potrero y caña) poseen una diversidad mucho menor que las de los biotopos con cobertura arbórea; además, se observa que las relaciones entre hormigas en los biotopos productivos son menos complejas, ya que la intensidad de competencia es más baja al existir especies únicas que aumentan la probabilidad de que el recurso alimenticio sea monopolizado.

Debido a que la composición de hormigas probablemente está determinada por la localidad, la pérdida de alguno de los fragmentos de bosque supondría la desaparición de algunas especies a escala local y regional. Por consiguiente, sería importante aumentar la conectividad estructural entre parches así como evitar la degradación continuada y mejorar las formas de manejo de las matrices.

Agradecimientos

Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt por su apoyo financiero a través del convenio No. 192 con el grupo de investigación en Biología, Ecología y Manejo de Hormigas de la Universidad del Valle. Al Dr. Jacques H. Delabie por haber facilitado la determinación de algunas especies de hormigas en el CEPEC. A los evaluadores cuya revisión fue fundamental para mejorar la versión final del manuscrito. A los propietarios y administradores de los bosques por permitir el trabajo en sus predios: Hilda Sanint (Alejandría), Carlos Ávila (El Medio), Luis Carlos Sadovnik (San Julián) e INCIVA (El Vínculo). A los biólogos Pilar López, Paloma Vejarano, Christian Bermúdez, Néstor Zúñiga y Ana Osorio, por su valiosa ayuda en el trabajo de campo.

Literatura citada

- ÁLVAREZ, M.; ESCOBAR, F.; GAST, F.; MENDOZA, H.; REPIZZO, A.; VILLAREAL, H. 1998. Bosque seco Tropical. p. 56-72. En: Chávez, M. E.; Arango, N. (eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997. Colombia. Instituto Humboldt, PNUMA. Vol. 3. Ministerio del medio Ambiente. Santa Fe de Bogotá, Colombia.
- ARMBRECHT, I.; CHACÓN DE ULLOA, P. 1997a. Efectividad de cebos de atún para monitoreos de hormigas en fragmentos de Bosque Seco Tropical. En: Resúmenes XXIV Sociedad Colombiana de Entomología (Socolen). Julio 16-18 de 1997. Hotel Meliá, Pereira-Colombia. 122 p.
- ARMBRECHT, I.; CHACÓN DE ULLOA, P. 1997b. Composición y diversidad de hormigas en bosques secos relictuales y sus alrededores, en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 23 (1-2): 45-50.
- ARMBRECHT, I.; ULLOA-CHACÓN, P. 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de Bosque Seco Colombianos y sus matrices. *Biotropica* 31 (4): 646-653.
- ARMBRECHT, I.; ULLOA-CHACÓN, P. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in Tropical Dry Forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology* 32 (3): 542-547.
- BESTELMEYER, B. T.; AGOSTI, D.; ALONSO, L. E.; BRANDAO, C. R. F.; BROWN JR, W. L.; DELABIE, J. H. C.; SILVESTRE, R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants, pp. 122-144. En: Agosti, D.; Majer, J. D.; Alonso, L. E.; Schultz, T. R. (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. The Smithsonian Institution. EE.UU.
- BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R. 2006. Synecology of *Wasmannia auropunctata*, an invasive ant species (Hymenoptera: Formicidae), in continuous and fragmented areas in the Brazilian Atlantic Forest, pp. 141-151. En: Paine, T. D. (ed). *Invasive Forest Insects, Introduced Forest Trees and Altered Ecosystems*. Dordrecht: Springer.
- CHACÓN DE ULLOA, P. 2003. Biología reproductiva de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27 (104): 441-447.
- CHACÓN DE ULLOA, P.; ARMBRECHT, I. 2006. Las hormigas del Bosque Seco Tropical, pp. 345-351. En: Chávez, M. E.; Santamaría, M. (eds.). Informe sobre el avance en el conocimiento y la información de la biodiversidad 1998-2004. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- CLARK, D. B.; GUAYASAMÍN, C.; PAZMIÑO, O.; DONOSO, C.; PÁEZ DE VILLACÍS, Y. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autoecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galápagos. *Biotropica* 14 (3): 196-207.
- DAVIDSON, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23 (4): 484-490.
- DELABIE, J. H. C.; DA ENCARNAÇÃO, A. M. V.; CAZORLA, I. M. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated Mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian Cocoa farms, pp. 91-103. En: Williams, D. F. (ed.). *Exotic Ants Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Studies in insect Biology. Boulder. Colorado.
- DELABIE, J. H. C.; FISHER, B. L.; MAJER, J. D.; WRIGHT, I. W. 2000. Sampling effort and choice of methods, pp. 145-154. En: Agosti, D.; Majer, J. D.; Alonso, L. E.; Schultz, T. R. (eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. The Smithsonian Institution. EE.UU.
- FORYS, E. A.; ALLEN, C. R.; WOJCIK, D. P. 2002. Influence of the proximity and amount of human development and roads on the occurrence of the red imported fire ant in the lower Florida Keys. *Biological Conservation* 108 (1): 27-33.
- GREENSLADE, P.; GREENSLADE, P. J. M. 1971. The use of baits and preservatives in pitfall traps. *Journal of the Australian Entomological Society* 10: 253-260.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. 1990. *The ants*. Cambridge. Massachusetts. Harvard University Press. 732 p.
- HOLWAY, D. A.; CASE, T. J. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour* 61 (6): 1181-1192.

- LE BRETON, J.; JOURDAN, H.; CHAZEAU, J.; ORIVEL, J.; DEJEAN, A. 2005. Niche opportunity and antiInvasion: The case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian Rain Forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 93-98.
- LONGINO, J. T. 2003. Ants of Costa Rica. <<http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html>>. Fecha última revisión: 10 enero 2007. Fecha último acceso: [1 diciembre 2007].
- LÓPEZ, M. P. 2005. Composición, densidad y agresividad intracoloniales de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae) en fragmentos de Bosque seco Tropical y sus matrices. Trabajo de Grado en Biología. Cali-Colombia. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 55 p.
- LOZANO, F. H. 2002. Estimación de la riqueza de hormigas y relaciones especie-área en fragmentos de Bosque seco Tropical en Colombia. Tesis de Maestría en Ciencias-Biología. Cali-Colombia. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 86 p.
- MACK, R. N.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W. M.; EVANS, H.; CLOUT, M.; BAZZAZ, F. A. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 (3): 689-710.
- McCUNE, B.; GRACE, J. B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Gleneden Beach. Oregon. USA.
- McCUNE, B.; MEFFORD, M. J. 1999. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach. Oregon. USA.
- MEIER, R. E. 1994. Coexisting patterns and foraging behavior of introduced and native ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galápagos Islands (Ecuador), pp. 44-62. En: Williams, D. F. (ed.). *Exotic Ants Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Westview Studies in insect Biology. Boulder. Colorado.
- MORRISON, L. W. 2002. Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83 (8): 2337-2345.
- PALACIO, E. E.; FERNÁNDEZ, F. 2003. Clave para las subfamilias y géneros, pp. 233-260. En: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- PASSERA, L. 1994. Characteristics of tramp species, pp. 23-43. En: Williams, D. F. (ed.). *Exotic Ants Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Westview Studies in insect Biology. Boulder. Colorado.
- PAUCHARD, A.; ALABACK, P. B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223 (1-3): 327-335.
- PORTER, S. D.; SAVIGNANO, D. A. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71 (6): 2095-2106.
- POSADA, L.; ZENNER DE POLANÍA, I.; DE AREVALO, I. S.; SALDARRIAGA, A.; GARCÍA, F.; CÁRDENAS, R. 1976. Lista de insectos dañinos y otras plagas en Colombia. Instituto Colombiano Agropecuario. Boletín Técnico 43. 97 p.
- RAMÍREZ, J. M. 2001. Evaluación de métodos de captura para muestreos de hormigas en fragmentos de Bosque seco Tropical. Trabajo de Grado en Biología. Cali-Colombia. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 73 p.
- STATSOFT, INC. 1998. *Statistica for Windows [Computer Program Manual]*. Tulsa. USA.
- SUÁREZ, A. V.; BOLGER, D. T.; CASE, T. J. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in Coastal Southern California. *Ecology* 79 (6): 2041-2056.
- TENNANT, L. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary Tropical Rainforest in Costa Rica and Panama, pp. 80-90. En: Williams, D. F. (ed.). *Exotic Ants biology, impact and control of introduced species*. Westview Studies in insect Biology. Boulder. Colorado.
- ULLOA-CHACÓN, P.; CHERIX, D. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae), pp. 281-289. En: Vandermeer, R. K.; Jaffe, K.; Cedeño, A. (eds.). *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press. Boulder. Colorado.
- VON AESCH, L.; CHERIX, D. 2005. Introduced ant species (Hymenoptera: Formicidae) and mechanisms of competition on Floreana Island (Galápagos, Ecuador). *Sociobiology* 45 (2): 463-481.
- WALSH, P. D.; HENSCHER, P.; ABERNETHY, K. A.; TUTIN, C. E. G.; TELFER, P.; LAHM, S. A. 2004. Logging speeds little red fire ant invasion of Africa. *Biotropica* 36 (4): 637-641.
- WILSON, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press. 548 p.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice Hall. New Jersey. USA. 662 p.
- ZIMMERMAN, G. M.; GOETZ, H.; MIELKE Jr, P. W. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects for prairie fire. *Ecology* 66 (2): 606-611.

Recibido: 15-feb-2008 • Aceptado: 26-oct-2008

Apéndice. Abundancia de las especies de hormigas atraídas a cebos de atún en cuatro sitios de la cuenca media del río Cauca, Colombia.

TAXÓN	Alejandro	El Medio	San Julián	El Vínculo	Total
<i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)*	8	1	0	8	17
<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith, 1862)*	0	177	0	83	260
<i>Azteca</i> sp. 2	0	29	0	0	29
<i>Brachymyrmex heeri</i> (Forel, 1874)*	20	0	1	8	29
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	5	0	0	0	5
<i>Brachymyrmex</i> sp. 3	3	0	0	0	3
<i>Brachymyrmex</i> sp. 4	7	0	0	0	7
<i>Brachymyrmex</i> sp. 5*	1	0	0	0	1
<i>Brachymyrmex</i> sp. 6*	5	0	0	0	5
<i>Camponotus novogranadensis</i> (Mayr, 1870)*	9	64	0	6	79
<i>Camponotus</i> sp. 2	0	0	5	0	5
<i>Camponotus</i> sp. 3*	13	1	0	0	14
<i>Cardiocondyla minutior</i> (Forel, 1899)	0	0	2	0	2
<i>Crematogaster carinata</i> (Mayr, 1862)*	587	247	0	1.094	1.928
<i>Crematogaster curvispinosa</i> (Mayr, 1862)*	301	0	1	0	302
<i>Crematogaster evallans</i> (Forel, 1907)*	0	673	0	1.725	2.398
<i>Crematogaster limata</i> (F. Smith, 1858)*	22	212	0	1	235
<i>Crematogaster nigropilosa</i> (Mayr, 1870)*	175	0	0	0	175
<i>Crematogaster</i> sp. 5	66	0	0	0	66
<i>Cyphomyrmex costatus</i> (Mann, 1922)*	1	0	0	0	1
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851)*	0	0	2	1	3
<i>Dolichoderus bispinosus</i> (Olivier, 1792)*	135	0	0	0	135
<i>Eciton burchelli</i> (Mayr, 1886)	5	0	0	0	5
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1861)*	11	0	0	1	12
<i>Heteroponera</i> sp. 1*	(1)	0	0	0	1
<i>Hylomyrma</i> sp. 1	0	0	0	3	3
<i>Hypoconerina</i> sp. 1*	9	1	0	0	10
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	0	0	0	294	294
<i>Linepithema</i> sp. 1	5	14	0	0	19
<i>Megalomyrmex wallacei</i> (Mann, 1916)*	0	0	3	0	3
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1851)*	195	990	0	1	1.186
<i>Octostruma balzani</i> (Emery, 1894)	1	0	0	1	2
<i>Pachycondyla constricta</i> (Mayr, 1884)*	0	2	12	1	15
<i>Pachycondyla impressa</i> (Roger, 1861)*	0	5	0	0	5
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	0	0	4	0	4
<i>Paratrechina</i> sp. 2*	1	1	17	0	19
<i>Paratrechina</i> sp. 3*	1	3	0	0	4
<i>Pheidole mendicula</i> (Wheeler, 1925)*	126	150	0	0	276
<i>Pheidole subarmata</i> (Mayr, 1884)*	38	0	0	0	38
<i>Pheidole synarmata</i> (Wilson, 2003)*	191	13	16	0	220
<i>Pheidole rugiceps</i> (Wilson, 2003)*	5	13	1	0	19
<i>Pheidole</i> sp. 5	0	0	285	0	285
<i>Pheidole</i> sp. 6	2	0	0	0	2
<i>Pheidole</i> sp. 7*	676	0	0	5	681
<i>Pheidole</i> sp. 8*	25	49	2	56	132
<i>Pheidole</i> sp. 9*	18	60	0	0	78
<i>Pheidole</i> sp. 10	4	0	0	0	4
<i>Pheidole</i> sp. 11	0	296	0	0	296
<i>Pheidole</i> sp. 12*	6	406	0	0	412
<i>Pseudomyrmex boopis</i> (Roger, 1863)	0	4	0	0	4
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2*	4	0	0	0	4
<i>Rogeria beltii</i> (Mann, 1922)*	1	0	0	0	1
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)*	0	1.929	2.350	52	4.331
<i>Solenopsis pollux</i> (Forel, 1893)*	349	83	20	123	575
<i>Solenopsis</i> sp. 3	0	6	0	0	6
<i>Solenopsis</i> sp. 4*	10	0	4	0	14
<i>Solenopsis</i> sp. 5	5	0	0	2	7
<i>Solenopsis</i> sp. 6*	3	7	0	0	10
<i>Solenopsis</i> sp. 7*	5	0	0	3	8
<i>Strumigenys trieces</i> (Brown, 1960)	1	0	0	0	1
<i>Temnothorax subditivus</i> (Wheeler, 1903)	0	0	1	0	1
<i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander, 1846)	0	147	0	0	147
<i>Tetramorium simillimum</i> (F. Smith, 1851)	0	1	0	0	1
<i>Trachymyrmex</i> sp. 1*	1	0	0	0	1
<i>Tranopelta</i> sp. 1	18	0	0	0	18
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	1.576	7.716	38.412	16.834	64.538
TOTAL	4.651	13.300	41.138	20.302	79.391

* Especies que se encontraron interactuando con *W. auropunctata* en cebos.