

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



ASOCIACIÓN *Cecropia* spp (CECROPIACEAE)-*Azteca* spp (FORMICINAE:  
DOLICHODERINAE) EN LA RESERVA LAGUNA EL TABACAL, MUNICIPIO DE LA  
VEGA, CUNDINAMARCA

ERIKA ISABEL PEREA ACEVEDO

Director  
JAIRO PERÉZ-TORRES, Ph.D

Codirector  
EDISON VALENCIA PIZO, Ph.D

BOGOTÁ, D.C  
COLOMBIA

2011

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



ASOCIACIÓN *Cecropia* spp (CECROPIACEAE)-*Azteca* spp (FORMICINAE:  
DOLICHODERINAE) EN LA RESERVA LAGUNA EL TABACAL, MUNICIPIO DE LA  
VEGA, CUNDINAMARCA

ERIKA ISABEL PEREA ACEVEDO

TESIS

Presentado como requisito final para optar al título de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ÉNFASIS EN ECOLOGÍA TROPICAL

BOGOTÁ, D.C  
COLOMBIA

2011

## NOTA DE ADVERTENCIA

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Sólo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque la tesis no contenga ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”

Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946

ASOCIACIÓN *Cecropia* spp (CECROPIACEAE)-*Azteca* spp (FORMICINAE:  
DOLICHODERINAE) EN LA RESERVA LAGUNA EL TABACAL, MUNICIPIO I  
VEGA, CUNDINAMARCA

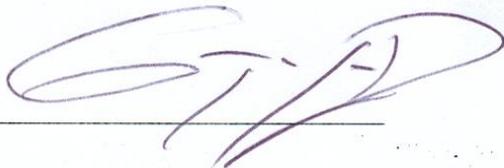
ERIKA ISABEL PEREA ACEVEDO

APROBADO

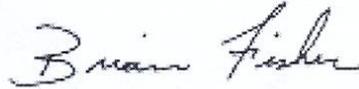


JAIRO PERÉZ-TORRES Ph. D.

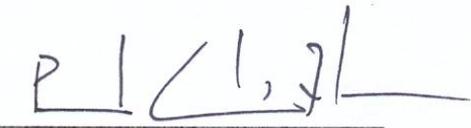
Director



GIOVANNY FAGUA M. Sc.



BRIAN FISHER Ph. D.



PAUL CAMILO ZALAMEA-ZAMORA Ph. D.

ASOCIACIÓN *Cecropia* spp (CECROPIACEAE)-*Azteca* spp (FORMICINAE:  
DOLICHODERINAE) EN LA RESERVA LAGUNA EL TABACAL, MUNICIPIO DE LA  
VEGA, CUNDINAMARCA

ERIKA ISABEL PEREA ACEVEDO

---

MANUEL FRANCO

Director Programa

---

INGRID SCHULER

Decana Facultad de Ciencias

A Dios,

A mi esposo,

A mis padres y hermanos,

A mis amigos,

A mi patria.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis agradecimientos a las siguientes personas y entidades que colaboraron en la ejecución del proyecto:

Mis padres, Ricaurte José Perea Sandoval y Myriam Acevedo; hermanos: Nhora E. Perea A., Adrian J. Perea A., Heidy C. Perea A. y Olga J. Perea A. por su apoyo moral y financiero.

A mi esposo, Nelson A. Rodríguez Arciniegas por la corrección de textos en el idioma Español y la traducción de los textos al idioma Inglés. Así como a Edmundo Rodríguez Gamboa, por su apoyo financiero.

A Mauricio Romero por sus comentarios académicos, a Eduardo Cárdenas Gómez por su apoyo académico, a Armando Castillo y Cesar Serna por su colaboración en el análisis estadístico, a Roberto Rodríguez perteneciente al Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) por su ayuda en la fase de campo e identificación del material vegetal; a Carlos Prieto y Danirso Cubillos por la ayuda en el levantamiento topográfico; a Carlos Méndez por la realización de los mapas cartográficos, a Claudia Echeverry por la ayuda en la identificación a nivel de géneros del material biológico, a Andrés Sánchez y Mauricio Vela por su colaboración en el análisis de diversidad biológica.

A la Alcaldía de San Juan de la Vega, en especial María Isabel Cubides, Secretaria de Desarrollo Económico Agropecuario y Ambiental. A Marco Antonio Herrera, Olivo Correa y Álvaro Perilla, vigilantes de la Reserva Laguna El Tabacal, por su ayuda en el desarrollo del proyecto.

A la Universidad de Cundinamarca sede Fusagasugá por el préstamo del microscopio-estereoscopio y la estación total. A Jhon Téllez por el alquiler del GPS (Sistema de Posicionamiento Global) y su amistad.

A la Corporación Autónoma Regional (CAR), especialmente a Leonardo Martínez por su diligencia en el permiso de investigación que me fue otorgado.

A mis amigos, Eli Orjuela, Javier Forero, Jairo Sastoque, Verónica Benavides, Bárbara Forero, Carmen Forero, Jorge Bermúdez, Jorge Pacheco, Estrella , Jorge , Alba Rodríguez, Virginia Moreno, Sara de Bulla, Luis Alfredo Bulla por su apoyo moral en el desarrollo del trabajo y por su amistad incondicional. A Orlando Jiménez y Hernán por el alquiler de la estación de investigación.

A mis amigos Julio Alberto Arango Mejía por su invaluable aporte a mi formación profesional y personal, Nataly Romero por su apoyo en los momentos más difíciles, a Germán Zalába (q.e.p.d) por enseñarme la calidez de la enseñanza, a Cesar Zabála y su familia por escucharme y darme ánimo en momentos difíciles, a Carlos Perea Sandoval por darme la oportunidad de desempeñarme como docente en la Universidad de Cundinamarca.

Al Dr. Demian Takumasa Kondo por sus comentarios académicos, la identificación de cóccidos y su diligencia en la revisión incondicional del trabajo, al Dr. Paul Zalamea por su orientación en la identificación del material vegetal, al profesor Giovanny Fagua por su colaboración en la adecuación del material entomológico.

A mis profesores de la Maestría en Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología, en especial a mi tutor Jairo Pérez-Torres por su apoyo académico y por creer en mí; a Edison Valencia Pizo por su aporte académico y amistad; a Amanda Varela, Alberto Acosta, Julio Mario Hoyos, Germán Jiménez, Luis Ignacio Barrera, Michael Alberico (q.e.p.d) por sus clases. Así también al Dr. Brian Fisher del Museo de Entomología del California Academic of Sciences por su apoyo académico y por brindarme la posibilidad de aprender ecología de hormigas a su lado; a Andrew Suarez, Alex Wild, James C. Trager, Lloyd Davis, Roy Snelling (q.e.p.d), Tom Fayle, Rick Overson y todos mis compañeros en el Ant Course 2005 por su amistad y aportes a mi formación profesional; al Dr. John T. Longino por su aporte en el conocimiento de la ecología y taxonomía de las hormigas del género *Azteca*.

## TABLA DE CONTENIDO

	<b>Pág</b>
1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS	
1.1 Asociación planta-hormiga	19
1.2 Características morfológicas del género <i>Cecropia</i>	21
1.3 Características de las colonias de hormigas <i>Azteca</i> en <i>Cecropia</i>	23
1.4 Problemas conceptuales y propuesta de trabajo	24
2. OBJETIVOS	32
1.5 General	32
1.6 Específicos	32
3. METODOLOGÍA	33
1.7 Área de estudio y fase exploratoria	33
3.1.1 Área de estudio	33
3.1.2 Diseño de la investigación	34
1.8 Fase de campo	34
3.2.1 Fase I	35
A. Perspectiva histórica de la cobertura vegetal de la reserva Laguna El Tabacal	35
B. Descripción de la vegetación actual	41
C. Características del terreno y posición geográfica	43
3.2.2. Fase II	50
3.3.2.1 Condiciones ambientales	50
A. Luz, Humedad Relativa, Temperatura y Viento	50
B. Precipitación	51
C. Temperatura a 15 metros del suelo	51
3.2.2.2 Condiciones nutricionales del suelo, hojas y hojarasca	51
A. Suelo	51
B. Hojarasca	51
C. Hojas de <i>Cecropia</i> spp.	52
3.2.3 Fase III Diversidad de hormigas en la Reserva Laguna El Tabacal	53
3.2.4 Fase IV Disección de árboles de <i>Cecropia</i> spp.	53
3.2.5 Fase V	54
A. Determinación taxónomica de <i>Cecropia</i> spp.	54
B. Determinación taxónomica de <i>Azteca</i> spp. en <i>Cecropia</i> spp.	54
4. RESULTADOS	58

4.1. Condiciones ambientales de luz, temperatura, humedad relativa y viento	58
4.1.1 Condiciones ambientales de luz, temperatura, humedad relativa y viento en dos jornadas	58
4.1.2 Comparación de la temperatura en la parte baja del bosque y a 15 metros del suelo	
4.1.3 Precipitación	60
4.2 Comparación entre condiciones ambientales y topográficas con las características morfológicas de <i>Cecropia</i>	62
4.3 Condiciones nutricionales del suelo, hojas y hojarasca de la Reserva Laguna El tabacal	64
4.3.1 Suelo	64
4.3.2 Hojas	65
4.3.3 Hojarasca	67
4.4 Diversidad de hormigas en la Reserva Laguna El Tabacal	67
4.5 Identificación de las especies asociadas <i>Cecropia-Azteca</i>	69
4.5.1 Determinación taxónomica de <i>Cecropia mutisiana</i>	69
4.5.2 Determinación taxónomica de <i>Azteca</i> spp. asociada a <i>Cecropia mutisiana</i>	69
4.6. Características morfológicas de <i>Cecropia mutisiana</i>	71
4.6.1. Análisis por internodos de los árboles disectados	74
4.6.2. Número de hormigas en los domacios	79
4.6.3. Observaciones de campo de la asociación <i>Cecropia- Azteca</i>	84
5. DISCUSIÓN	87
5.1 Asociación <i>Cecropia mutisiana</i> y dos especies de <i>Azteca</i> en la Reserva Laguna El Tabacal	87
5.2 Presencia de las especies de <i>Azteca</i> en <i>Cecropia mutisiana</i>	91
5.3 Otras especies de hormigas presentes en <i>Cecropia mutisiana</i>	93
5.4 Coccoideos presentes en colonias de <i>Azteca</i>	94
5.5. Efecto de la variación espacial y temporal sobre la asociación <i>Cecropia mutisiana</i> y dos especies de <i>Azteca</i>	94
5.6 Efecto de las características morfológicas de <i>Cecropia mutisiana</i> sobre las especies de <i>Azteca</i>	96
5.7 Relación de la diversidad biológica de hormigas con la presencia de las especies de <i>Azteca</i> en <i>Cecropia</i>	97
6. CONCLUSIONES	99
7. RECOMENDACIONES	101

8. BIBLIOGRAFÍA	102
9. ANEXOS	110

## LISTA DE FIGURAS

	<b>Pág</b>
Figura 1. Zonas de vegetación Laguna El Tabacal	34
Figura 2. . Zonas de vegetación Laguna El Tabacal	34
Figura 3. Cobertura Vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal en el año 1987	38
Figura 4. Cobertura Vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal en el año 1993	39
Figura 5. Cobertura Vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal en el año 1998	40
Figura 6. Cobertura Vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal en el año 2003	41
Figura 7. Modelo de elevación de la parcela 1	45
Figura 8. Modelo de elevación de la parcela 2	46
Figura 9. Modelo de elevación de la parcela 3	47
Figura 10. Modelo de elevación de la parcela 4	48
Figura 11. Dibujo del recorrido que se realizó para la toma de datos ambientales sobre las parcelas	50
Figura 12. Ubicación de los puntos de muestreo en un transecto de 100 m para la ejecución del protocolo ALL	53
Figura 13. Precipitación acumulada (mm) por semanas en parcelas	61
Figura 14. Curva de especies capturadas en trampas pitfall	67
Figura 15. Curva de acumulación de especies capturadas en trampas mini Winkler	68
Figura 16. Curva de acumulación de especies capturadas por muestras	68
Figura 17. Fotografías de las inflorescencias de <i>Cecropia mutisiana</i>	70
Figura 18. Especies de <i>Azteca</i> encontradas en <i>Cecropia mutisiana</i>	71
Figura 19. Regresión entre el volumen de los domacios y el número de obreras encontradas en los mismos	73
Figura 20. Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 2	75
Figura 21. Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 3	76
Figura 22. Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 4	77
Figura 23. Representación longitudinal de los internodos del árbol 2 Parcela 2	78

Figura 24. Representación longitudinal de los internodos del árbol 2 Parcela 3	79
Figura 25. Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferentes estados de desarrollo en el árbol 1 de la Parcela 2	80
Figura 26. Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferentes estados de desarrollo en el árbol 1 de la Parcela 3	81
Figura 27. Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferentes estados de desarrollo en el árbol 1 de la Parcela 4	82
Figura 28. Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferentes estados de desarrollo en el árbol 2 de la Parcela 2	83
Figura 29. Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferentes estados de desarrollo en el árbol 2 de la Parcela 3	84
Figura 30. Fotografías del daño causado en la parte apical de los árboles de <i>Cecropia mutisiana</i>	85
Figura 31. Fotografía del prostoma desde la parte exterior del árbol	86
Figura 32. Fotografía del prostoma en internodos disectados	87
Figura 33. Fotografía de un corte del internodo de <i>Cecropia mutisiana</i>	88
Figura 34. Fotografía de los herbívoros encontrados en <i>Cecropia mutisiana</i>	89

## LISTA DE TABLAS

	<b>Pág</b>
Tabla 1. Área total de las parcelas y pendientes calculadas a través de puntos fijos	49
Tabla 2. Altura y promedio de los árboles estudiados en las cuatro parcelas	49
Tabla 3. Nivel de significancia de la comparación múltiple de Tukey para variables luz, temperatura y humedad relativa en las cuatro parcelas	59
Tabla 4. Matriz de correlación de Pearson de las variables climáticas, morfológicas y características del terreno	62
Tabla 5. Composición fisicoquímica de las muestras de suelo de las parcelas en la Reserva Laguna El Tabacal	64
Tabla 6. Composición química de las muestras de hojas de las parcelas en la Reserva Laguna El Tabacal	65
Tabla 7. Composición química de las muestras de hojarasca de las parcelas	66
Tabla 8. Índice de diversidad Shannon e índice de equidad Simpson para parcelas	69
Tabla 9. Resultados de la disección de árboles	72
Tabla 10. Matriz de correlación de Pearson entre variables: cuerpos mullerianos, DAP, número de obreras, volumen medio de domacios y altura total del árbol	72

## LISTA DE ANEXOS

	<b>Pág</b>
Anexo 1. Levantamiento topográfico y posición geográfica de las parcelas	110
Anexo 2. Aparato 4 en 1 Marca Lutron LM800	110
Anexo 3. Pluviometro marca Lhaura Vet. S.A	111
Anexo 4. Ubicación de dataloggers en las parcelas estudiadas	111
Anexo 5. Imagen de datalogger de temperatura marca Stow Away XTI	112
Anexo 6. Toma de muestras de suelo	112
Anexo 7. Trampas pitfall	112
Anexo 8. Recolección de hojarasca para trampas mini Winkler	113
Anexo 9. Trampas mini Winkler	113
Anexo 10. Trampas de Cebo o corner	114
Anexo 11. Etapas de la disección del árbol de <i>Cecropia</i> spp.	114
Anexo 12. Ubicación del árbol de <i>Cecropia</i> spp. a disectar	115
Anexo 13. Disección del árbol de <i>Cecropia</i> spp. en la estación experimental	116
Anexo 14. Tabla de análisis de varianza para las variables humedad relativa, temperatura y luz	117
Anexo 15. Estadísticos para la variable luz	118
Anexo 16. Estadísticos para la variable temperatura	119
Anexo 17. Estadísticos utilizados para temperatura mañana y tarde	120
Anexo 18. Estadísticos utilizados para la variable humedad relativa mañana y tarde	121
Anexo 19. Estadísticos utilizados para la variable luz mañana y tarde	122
Anexo 20. Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 1	
Anexo 21. Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 2	
Anexo 22. Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 3	
Anexo 23. Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 4	
Anexo 24. Resumen descriptivo de las variables climáticas, morfológicas y características del terreno	118

Anexo 25. Listado de hormigas capturadas en la Reserva Laguna El Tabacal	119
Anexo 26. Lista de géneros de hormigas capturados en la parcela 1	120
Anexo 27. Lista de géneros de hormigas capturados en la parcela 2	121
Anexo 28. Lista de géneros de hormigas capturados en la parcela 3	122
Anexo 29. Lista de géneros de hormigas capturados en la parcela 4	123
Anexo 25. Resumen de valores estadísticos utilizados en la correlación de cuerpos mullerianos , diametro, número de obreras, volumen de domacios y altura del árbol	124
Anexo 26. Resumen estadístico de la regresión del árbol 1 parcela 3	125
Anexo 27. Resumen estadístico de la regresión del árbol 1 parcela 4	126
Anexo 28. Resumen estadístico de la regresión del árbol 2 parcela 2	127
Anexo 29. Resumen estadístico de la regresión del árbol 2 parcela 3	128
Anexo 30. Resumen por categoría de estados de desarrollo de hormigas del árbol 1 parcela 2	129
Anexo 31. Resumen por categoría de estados de desarrollo de hormigas del árbol 1 parcela 3	130
Anexo 32. Resumen por categoría de estados de desarrollo de hormigas del árbol 1 parcela 4	131
Anexo 33. Resumen por categoría de estados de desarrollo de hormigas del árbol 2 parcela 2	132
Anexo 34. Resumen por categoría de estados de desarrollo de hormigas del árbol 2 parcela 3	133

## RESUMEN

Se desconocen muchos de los aspectos de los efectos del hábitat sobre las asociaciones, las identidades de las mismas y las implicaciones de las características morfológicas de las plantas en las hormigas. La asociación *Cecropia- Azteca* se presenta en los andes suramericanos, sin embargo los estudios sobre la misma no han sido concluyentes. Este trabajo de investigación identificó dos especies de *Azteca* sobre los árboles de *Cecropia mutisiana* en la Reserva Laguna El Tabacal, Municipio de La Vega. Se evaluaron condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad relativa y viento), condiciones nutricionales (suelo, hojas y hojarasca), diversidad de hormigas presentes en la zona de estudio, condiciones morfológicas de los árboles habitados por *Azteca* y variaciones espaciales de terreno. No se encontraron relaciones estadísticas entre las variaciones espaciales (condiciones del terreno) y las características morfológicas de los árboles estudiados así como condiciones ambientales. Además, los gremios de hormigas encontrados fueron dominantes omnívoras y oportunistas del suelo que al parecer no están relacionadas con las especies de hormigas que colonizan los árboles de *Cecropia mutisiana*. Se encontraron coccoideos en todos los nidos de *Azteca* disectados. Es necesario estudiar los efectos ambientales sobre los patrones diarios de las hormigas *Azteca* y comparar en estudios tanto en campo como en invernadero los efectos de las variaciones espaciales y temporales en las asociaciones planta-insecto.

**PALABRAS CLAVE:** asociaciones planta-insecto, variaciones espaciales y temporales, *Cecropia mutisiana*, *Azteca alfari*, *Azteca xanthochroa*, coccoidea

## ABSTRACT

There is still a lot to establish about the effects that habitat has over associations, the specific identity of such associations, and the linkages between ants and plants' morphological characteristics. Although research on the *Cecropia*-*Azteca* association has been carried out in the South-American Andes, the studies have not been conclusive. This research work identified two *Azteca* species inhabiting *Cecropia mutisiana* in the Reserva Laguna El Tabacal, Municipio de La Vega. The environmental (light, temperature, relative humidity and wind) and nutritional conditions (soil, leaves and trash hojarasca), the ants diversity in the zone, the morphological conditions of the trees inhabited by *Azteca*, and the spatial variations of the terrain were evaluated. No statistical relation between the spatial variations, the environmental conditions and the morphological characteristics of the trees studied was found. The ants' guilds found are dominant omnivorous and opportunistic and seem to be unrelated with the ant species that colonize *Cecropia mutisiana*. Coccoideos were found in all the *Azteca* nests dissected. Further research in both field and greenhouse must be carried out on the effects that environmental conditions have over the daily patterns of *Azteca* ants, as well as on the spatial and temporal variation affecting the plant-ant association.

**KEY WORDS:** plant-ant association, spatial and temporal variation, *Cecropia mutisiana*, *Azteca alfari*, *Azteca xanthochroa*, coccoidea

# 1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS

## 1.1 Asociación planta-hormiga

Las plantas representan papeles importantes en la historia de vida de numerosos organismos. En el transcurso del ciclo natural, las plantas aprovechan relaciones con otros organismos para su dispersión, reproducción y protección (Begon *et al.* 2006). A pesar de las limitaciones de las hormigas en los procesos de polinización, las relaciones entre estas y las plantas pueden llegar a ser íntimas y exclusivas; es el caso de las plantas mirmecófilas (Jolivet 1998). El término mirmecofilia fue desarrollado posterior a su descubrimiento y se define como plantas que viven en simbiosis con hormigas. En esta investigación se entenderá la relación de las plantas mirmecófilas y sus huéspedes bajo el término de coevolución para la cual se requieren tres componentes: (i) especificidad, es decir que una especie corresponda a otra en sus caracteres morfológicos; (ii) reciprocidad, que sus caracteres evolucionen de forma continua y conjunta; y (iii) simultaneidad, que los cambios se den en el mismo tiempo geológico (Penn 2001).

Los primeros estudios sobre las plantas mirmecófilas consideraban estas asociaciones bajo el término de simbiosis, para algunos sinónimo de mutualismo. El término mutualismo se aplica a un conjunto de relaciones facultativas que potencialmente involucran un rango de especies o pueden ser solo asociaciones intermitentes (Billick & Tonkel 2003). Las fuerzas ecológicas y evolutivas que determinan dónde estas asociaciones caen en un continuo pueden arrojar luz sobre los comportamientos de mutualismo y cooperación; mientras que las consecuencias del mutualismo son evidentes, los mecanismos que estabilizan estas asociaciones son muy poco entendidas (Palmer *et al.* 2003). En esta investigación se entenderán las asociaciones entre plantas y hormigas bajo la definición de mutualismo propuesta por Bronstein (1998) para el cual las asociaciones dependen de las condiciones ambientales en las cuales están involucradas; así por ejemplo una asociación entre planta y micorriza es considerada mutualismo mientras la planta se encuentre en suelos estériles o con bajos nutrientes pero se considera parasitismo en suelos fértiles.

Las asociaciones entre plantas y hormigas han sido motivo de múltiples investigaciones (Bronstein 1998). La asociación de los árboles de *Cecropia* con hormigas *Azteca* ha sido estudiada desde al menos 100 años (Longino 1991b). El término mutualismo se ha empleado para categorizar este tipo de asociación; sin embargo el registro de árboles de *Cecropia* sin presencia de hormigas *Azteca* en grandes altitudes y en islas ha generado polémica sobre la obligatoriedad de las especies (Janzen 1973 y Rickson 1977). Los resultados de las investigaciones no presentan conclusiones definitivas sobre las condiciones de la asociación.

Los beneficios que puede obtener cada miembro de la asociación planta-hormiga son diversos. Dado que una colonia de hormigas tiene millones de insectos que pueden “patrullar” las hojas y estructuras reproductoras de las plantas, estas pueden protegerlas de otros invertebrados de forma eficaz (Longino 1991b). En retorno a su servicio, las plantas proporcionan a las hormigas alimento (glucosa principalmente) y sitio de anidamiento seguro. Existen estructuras morfológicas en la plantas mirmecófilas que se modificaron para “atraer” y alimentar a las hormigas: los cuerpos mullerianos o nectarios extraflorales, que son llamados así puesto que no involucran las estructuras reproductoras (Coley *et al.* 1985), esto implica un mejoramiento de las condiciones para la planta (Berg & Franco-Rosselli 2005) que se beneficia conservando gran parte del tejido de las hojas mientras la hormiga tiene un lugar de anidaje (Longino 1989). No obstante, la presencia de hormigas no siempre garantiza la defensa de la planta (Rico-Gray *et al.* 2004), lo que descarta la existencia de una interacción estrictamente mutualista. Además, la hormiga obtiene del árbol otros beneficios indirectos, como un lugar donde cultivar los cóccidos que les proporcionan exudados de los cuales se alimentan (Bettie 1985).

El soporte de la hipótesis de que los factores abióticos pueden ser importantes fuerzas que determinan las asociaciones han sido anecdóticas (Davidson & McKey 1993 y Bronstein 1998). El grado de dependencia de las especies involucradas en estas asociaciones varía en espacio y tiempo (Kersch & Fonseca 2005). Algunos estudios han registrado las variaciones espaciotemporales en el mutualismo que ocurre en las plantas mirmecófilas atribuidas a los patrones de variaciones climáticas hipotéticas. Otros estudios han atribuido las diferencias ente hábitats a factores abióticos de las asociaciones de plantas y hormigas, sin embargo no existen observaciones de campo

que soporten estas hipótesis (Kersch & Fonseca 2005). Estudiar los factores abióticos en los que están inmersas las asociaciones de plantas y hormigas no permite determinar qué procesos los están determinando pero proporciona una información importante sobre su origen, suponen un primer paso para sugerir hipótesis concretas y diseñar mecanismos encaminados a evaluarlas (Maestre *et al.* 2008).

Los beneficios de la asociación entre plantas y hormigas pueden cambiar para cada miembro de acuerdo a la calidad o cantidad de recompensa ofrecida por las plantas, las diferencias en la abundancia de las poblaciones de cada especie y la variación en el espacio y tiempo (Bronstein 1998). El conocimiento sobre las plantas mirmecófilas ha cambiado desde la explicación de la generación espontánea, sin embargo no ha sido concluyente debido a la multiplicidad de factores que pueden estar involucrados sometiendo los organismos a fuerzas de selección (diferentes o no a la herbivoría) y la variación de estos factores en el espacio y en el tiempo. La asociación *Cecropia-Azteca*, podría ser modelo de nuevas teorías que impliquen variaciones espaciales y temporales de las asociaciones de las plantas con los insectos.

## **1.2 Características morfológicas del género *Cecropia***

El género *Cecropia* Loef. pertenece a la familia Urticaceae (Berg 2000), incluye 61 especies con distribución en tierras bajas (entre 1 000 y 1 300 metros de elevación), en bosques montanos (1 000 a 1 800 metros de elevación) y bosques de niebla (1 600 a 2 600 metros de elevación) (Berg & Franco-Rosselli 1992). Las flores son dioicas, los frutos y semillas de este género son pequeños y las hojas son peltadas y radialmente incisas, algunas presentan uno o dos cojines de pelos en la base del pecíolo (triquilios) (Berg & Franco-Rosselli 1997). En troncos y ramas principales las cicatrices de las estipulas son usualmente conspicuas y en otras especies son arrugas prominentes. El diámetro del tallo frecuentemente se incrementa de forma ascendente y la unidad básica de elongación son los internodos (Berg & Franco-Rosselli 2005).

Los árboles de *Cecropia* se caracterizan usualmente por la forma de candelabro y con arquitectura de acuerdo al modelo Rauh, el cual describe el tronco principal como crecimiento monopodial y ortotrópico (respuesta a la gravedad generando un eje vertical) y presentan crecimiento rítmico (Berg & Franco-Rosselli 2005). En los árboles

jóvenes, el centro del internodo está relleno de una médula suave (Longino 1991b). La longitud de los internodos varía entre los géneros de *Cecropia*, en plantas jóvenes los internodos son largos y cuando entran en la etapa adulta son cortos (0,5 a 2 cm) especialmente en las partes distales de las ramas. Los internodos pueden medir 2 cm en árboles adultos, especialmente en aquellas de rápido crecimiento (Berg & Franco-Rosselli 2005).

Una importante característica morfológica del género *Cecropia* son los tricomas o pelos. Se pueden reconocer seis tipos de tricomas: a) Tricomas unicelulares, gruesos, erguidos o curvos y con frecuencia uncinados; b) Tricomas aracnoideos, unicelulares; largos cuando están presentes alrededor del perianto de las flores postiladas y estaminadas, cortos cuando se presentan dentro de la inflorescencia; c) Tricomas pluricelulares, moniliformes o contraídos, pueden presentar colores desde pardo hasta purpúreos, se encuentran en partes jóvenes de la planta y en muestras secas presentan apariencia de polvo (granulares); d) Tricomas cistolíticos, estos sobresalen de los cistolitos que son encontrados en el envés de la hoja y causan una superficie corrugada en la misma; e) Cuerpos “perla”, son tricomas unicelulares que contienen glucosa y lípidos y están presentes en la mayoría de las especies, son cosechados por hormigas y no son fácilmente observados en campo, se presentan abundantes en las partes jóvenes de las plantas cultivadas en invernaderos; f) Cuerpos mullerianos, estos tricomas ocurren en forma de “almohada”, son elipsoides de 1-2 mm con apariencia rosada, mediante estomas estos cuerpos segregan sustancias ricas en glucosa (contienen plastidios de glucosa) y proteínas, alrededor de estos cuerpos crecen otros tricomas llamados triquillos o *trichilia* que son largos y pluricelulares, producen los cuerpos mullerianos que son alimento de hormigas y otros animales (cucarrones, aves pequeñas y abejas) (Berg & Franco-Rosselli 2005).

Los internodos más altos de los árboles de *Cecropia* están típicamente habitados por reinas vivas de las especies locales de *Azteca* que son habitantes obligados de *Cecropia*. En los árboles jóvenes de *Cecropia* antes del establecimiento de una colonia lo suficientemente grande para ocupar todos los internodos, se forman pabellones para nidos de hormigas potencialmente semi-autónomos (Longino 1991b). Los árboles jóvenes normalmente contienen numerosas colonias incipientes en internodos

separados. Los internodos debajo de estos habitáculos de las reinas vivas usualmente contienen reinas de *Azteca* muertas, evidencia de colonizaciones fallidas. Estos fracasos ocurren dentro de los internodos sellados y por ello no se deben a interacciones con otras colonias. Las reinas algunas veces mueren por el ataque de parasitoides avispijas del género *Conoaxima* (Hymenoptera: Eurytomidae). Cómo ocurre la reducción el número de las colonias, y cómo una colonia de *Azteca* llega a dominar el árbol no se entiende muy bien y todavía es objeto de investigación (Longino 1991a).

### **1.3 Características de las colonias de hormigas *Azteca* en *Cecropia***

Las hormigas del género *Azteca* son elementos importantes en la comunidad de hormigas de los bosques neotropicales (Longino 1996), pertenecen a un género diverso y exhiben una variedad de hábitos de anidaje propios de la subfamilia Dolichoderinae. Algunas especies construyen grandes nidos de cartón natural los cuales cuelgan expuestos desde las ramas, incluso otras habitan en tallos vivos y presentan variados grados de especificidad de huésped. Dentro de este grupo al menos 6 especies son habitantes obligados de *Cecropia* (Longino 1991a).

Comúnmente las hormigas del género *Azteca* que habitan *Cecropia* se pueden dividir en dos grupos: aquellas hormigas con y sin setas abundantes en el escapo y tibia. El primer grupo es más diverso y está compuesto por las especies *A. constructor*, *A. muelleri* y *A. xanthochroa* (en un complejo de especies), y *A. coeruleipennis*. El grupo con la tibia desprovista de setas comprende dos especies: *A. alfari* y *A. ovaticeps* (Longino 1991a).

El polimorfismo de la talla de trabajadoras de *Azteca* y cambios graduales que acompañan a la ontogenia de la colonia comprometen grandemente la utilidad de los trabajadores en la identificación de las especies. En contraste las reinas son monomorfas con mayor diversidad estructural que las trabajadoras y por eso usualmente son esenciales para la identificación de una especie (Longino 1991a y 1991b). Muchos caracteres son de importancia crítica en el nivel de taxonomía de especies de *Azteca*. Primero, la abundancia de setas erectas en el escapo y tibia varía entre especies; este carácter se expresa de manera similar en trabajadoras y reinas. Segundo, la forma y talla de la cabeza de la reina varía notoriamente desde extremadamente elongada (dos veces lo largo que lo ancho) hasta una amplia forma de

corazón más ancha que larga. Tercero, el color, aunque no es usado frecuentemente por los taxónomos, es estable para algunas especies de *Azteca* y puede ser un carácter de campo muy útil (Longino 1991a).

Las hormigas del género *Azteca* al parecer dependen de cocoideos (Hemiptera: Coccidae y Pseudococcidae) para sobrevivir. *Azteca* cultiva estos insectos en el interior del tallo de *Cecropia* con el fin de suplir sus requerimientos alimenticios, (principalmente carbohidratos) (Berg & Franco-Rosselli 2005). Las hormigas encuentran en los cóccidos y pseudocóccidos los requerimientos nutricionales disponibles e inoctrinos y además con alta concentración de nitrógeno (Bettie 1985). Los cóccidos y pseudocóccidos contienen microorganismos simbiotes en su tracto digestivo quienes cumplen dos funciones: a) intervienen en la síntesis de esteroides, elementos fundamentales en la dieta de muchos insectos y b) degradan los compuestos tóxicos, como alcaloides (presentes en el tejido vascular de las plantas) y los convierten en sustancias inofensivas para los hemípteros (Bettie 1985).

En la etapa joven del árbol de *Cecropia*, colonias incipientes y maduras de una variedad de hormigas arbóreas se puede encontrar habitando los internodos. La lista de especies incluye los géneros *Gnamptogenys*, *Heteroponera*, *Pachycondyla*, *Pseudomyrmex*, *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Pheidole*, *Wasmannia*, *Cephalotes*, *Procryptocerus*, *Camponotus* y *Myrmelachista* (Longino, 1991a). Estas especies de hormigas son generalistas anidadoras y algunas especializadas en habitar árboles jóvenes de *Cecropia* (Longino 1991a).

#### **1.4 Problemas conceptuales y propuesta de trabajo**

Debido a que aún no se ha definido cuáles son las variables que afectan la asociación y sí algunas resultan más importantes en cuanto a la ocupación del árbol por parte de la hormiga, se realizó un meta-análisis para determinar cuáles podrían ser las variables a analizar en este trabajo (Perea y Pérez-Torres, en publicación). Los análisis estadísticos realizados en el meta-análisis permitieron concluir que (i) daño foliar está relacionado positivamente con la presencia de *Azteca* en *Cecropia*; (ii) la ocupación de *Cecropia* por otras hormigas provoca pérdidas en la inversión en defensa biótica generando efectos negativos en la dinámica de la interacción; (iii) las características morfológicas de

*Cecropia* permiten la ocupación de los domacios predominantemente por hormigas *Azteca* (efecto positivo).

En Colombia no existen registros completos de la taxonomía y distribución del género *Azteca*, incluso en el caso de hormigas no asociadas a *Cecropia*. Aún se desconoce la asociación *Cecropia-Azteca* y si esta relación involucra otras especies (otras hormigas o cocoideos). Por tanto, este trabajo de investigación será la primera en analizar la asociación *Cecropia-Azteca-Cocoideos*.

Las asociaciones entre plantas y hormigas han sido estudiadas en diferentes lugares con el fin de conocer los efectos de la variación espacial y temporal. Se han realizado estudios en México (Rico-Gray 1993), Brasil (Bonato *et al.* 2003), Perú (Davidson & Fisher 1991), Venezuela (Longino 1991b) y Costa Rica (Longino 1991b y Alonso 1998) mostrando que existen variaciones estacionales dentro del hábitat en el número, diversidad y distribución de las interacciones entre plantas y hormigas (Rico-Gray *et al.* 2004). Las observaciones sugieren que variaciones en el hábitat como los factores climáticos afectan la diversidad de la vegetación, y que esta a su vez determina la comunidad de hormigas presentes en la zona (Rico-Gray *et al.* 2004).

Las variaciones en los ecosistemas han sido entendidas como los cambios en los valores de un determinado descriptor en el espacio o en el tiempo. Cuando la variabilidad se encuentra estructurada espacialmente, se utiliza el término heterogeneidad como sinónimo (Maestre *et al.* 2008). La escala es un concepto subyacente a cualquier fenómeno ecológico; en diferentes escalas de observación las variaciones en los fenómenos pueden ser considerados homogéneos o heterogéneos; estas escalas varían en espacio y tiempo. En este trabajo de investigación se entenderá la escala espacial como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Billick & Tonkel 2003) y escala temporal como gradiente de condiciones ambientales (Alonso 1998).

El hábitat puede afectar a las especies de *Azteca*, a las especies de *Cecropia*; así mismo *Azteca* pueden afectar las plantas de *Cecropia*, y las plantas afectar a sus hospederos (Longino 1991b). En este trabajo de investigación se entenderá el hábitat como un área en donde se encuentran los recursos y condiciones que permiten la presencia de una

especie, su sobrevivencia y reproducción; y los recursos como un conjunto de condiciones que requiere un organismo para sus actividades (Begon *et al.* 2006). Cada actividad que realiza un organismo requiere de componentes ambientales específicos (abióticos y bióticos), de esta forma la distribución de los recursos pueden provocar cambios en la distribución de los organismos (Maestre *et al.* 2008).

La variación del hábitat juega un papel importante en la forma de los árboles de muchas especies de *Cecropia*. Las diferencias en las formas y el tamaño del árbol parecen estar relacionado con la longevidad; individuos grandes y robustos (raros en unos géneros y comunes en otros) son menos efímeros que los demás. Esto sugiere que la forma de los árboles de *Cecropia* encontrados en montañas pueden ser (al menos en parte) explicada por las condiciones ecológicas (climáticas) que afectan el crecimiento (Berg & Franco-Rosselli 2005). Por ejemplo, las variaciones en las coronas de árboles grandes de *C. putumayonis*, cuyas formas de sombrilla son características (cerca de Villavicencio, Colombia) varían en los límites de su distribución. Los cambios en las condiciones del hábitat pueden generar coexistencia entre las especies de *C. concolor* y *C. polystachya* en Santa Cruz, Bolivia. Allí los arboles robustos con ramas cortas y con cortos internodos son relativamente densos y presentan coronas en forma de sombrilla, forma típica de las especies de montaña como *Cecropia telenitida* y *C. plicata* (Berg & Franco-Rosselli 2005).

Esta investigación plantea la siguientes preguntas: ¿Las características morfológicas (altura y diámetro) de los árboles de *Cecropia* están relacionadas con las condiciones topográficas de la Reserva Laguna El Tabacal?, ¿Las características morfológicas (altura y diámetro) de los árboles de *Cecropia* están relacionadas con las condiciones ambientales de la Reserva Laguna El Tabacal? y ¿Las condiciones del suelo de la Reserva Laguna El Tabacal estan relacionadas con las características morfológicas de los árboles de *Cecropia* (altura y diámetro)?

Dado que la distribución y diversidad de *Cecropia* están relacionadas con la altitud, pocas hormigas alcanzan los 2000 metros sobre el nivel del mar (Longino 1991b). Las especies de *Azteca* no están distribuidas aleatoriamente dentro de un hábitat o dentro de los diferentes especies de *Cecropia*. En al menos tres áreas: Costa Rica, Venezuela y Perú (Davidson & Fisher 1991 y Yu & Davidson 1997) existen correlaciones entre el

hábitat y las especies de *Azteca* y las especies de *Cecropia*. Las distribuciones locales de especies de *Cecropia* asociada a *Azteca* pueden provocar competencia de reinas de múltiples especies con colonias pequeñas presentes en diferentes árboles. Incluso la tolerancia al frío y condiciones de humedad pueden provocar coexistencia, por ejemplo en Colombia *A. salti* y *A. constructor*, en Venezuela *A. lattke* y *A. constructor*, y en Bolivia *A. peltalomyrmex* y *A. australis* (Longino 1991b). Cuáles son los mecanismos que conllevan a la coexistencia de especies que compiten por un recurso limitado (en este caso árboles para colonizar) son desconocidos (Longino 1991b). Esta investigación plantea las siguientes preguntas: ¿Cuáles podrían ser las relaciones entre las condiciones ambientales (temperatura, humedad relativa, luz y precipitación) y las especies de *Azteca* asociadas a los árboles de *Cecropia*? y ¿Cuáles podrían ser las relaciones entre las condiciones fisicoquímicas del suelo y las especies de *Azteca* asociadas a los árboles de *Cecropia* en la Reserva Laguna El Tabacal?

Un ejemplo del efecto de los árboles sobre las distribuciones de hormigas son las comunidades de la Estación Biológica La Selva en Costa Rica. En bosques primarios y bosques secundarios los árboles grandes de *Cecropia obtusifolia* son dominados por *A. xanthochroa* o *A. constructor*, mientras que *C. insignis* son dominados por *A. ovaticeps*. Los comportamientos de defensa de *A. xanthochroa* y *A. constructor* suelen ser más agresivos que *A. ovaticeps*, sin embargo la necesidad de protección de *C. obtusifolia* es mayor que *C. insignis* debido a que esta última no requiere mayor defensa para sobrevivir (Longino 1991b). Esta investigación plantea las siguientes preguntas: ¿Cuál es la distribución de *Cecropia* en la Reserva Laguna El Tabacal? y ¿Cuál es la distribución de *Azteca* en los árboles de *Cecropia* de la Reserva Laguna El Tabacal?

Los disturbios afectan en gran medida las comunidades de *Cecropia-Azteca*. En esta investigación se entenderá disturbio como un cambio que sucede en el recurso base de una unidad de paisaje, que es expresado como un cambio detectable en la respuesta de una población (Mooney & Gordron 1983). Por ejemplo, las semillas de algunas especies de *Cecropia* germinan rápidamente en disturbios provocados por intervenciones antrópicas y otras especies son típicas de disturbios en bosques primarios (Longino 1991b). Además, existen variaciones en la presencia de especies de *Azteca* en *Cecropia* según el tipo de disturbio. *Azteca. alfari* es dominante en áreas con disturbios a gran escala (como huracanes, abertura de claros para uso agrícola), debido a su rápida

reproducción en árboles pequeños, reinas pequeñas y poca defensa del árbol; mientras que otras especies están presentes en bosques secundarios y maduros (Longino 1991b). Esta investigación plantea las siguientes preguntas: ¿Cuáles disturbios en la vegetación han ocurrido en la Reserva Laguna El Tabacal? y ¿Cuál puede ser el efecto de los disturbios sobre la distribución de *Azteca* en los árboles de *Cecropia* en la Reserva Laguna El Tabacal?

Las condiciones del sustrato pueden direccionar la evolución con respecto a la inversión hecha por los árboles de *Cecropia* en defensa biótica. De acuerdo a la hipótesis de defensa óptima propuesta por Mckey en 1974 (citado en Folgarait & Davidson 1994), las plantas de las primeras etapas de sucesión ecológica, como el caso de *Cecropia*, presentan inversión en defensas químicas de tipo cuantitativo (taninos) en yemas y semillas debido a su dependencia de altas tasas de dispersión. Estas defensas químicas aseguran protección contra herbívoros generalistas y son de bajo costo energético. Las hojas de *Cecropia* son de duración corta por lo que la inversión en defensa química es menor que en defensa biótica (Folgarait & Davidson 1994). Según la hipótesis de disponibilidad de recursos propuesta por Coley *et al.* (1985) las plantas que crecen en mejores condiciones nutricionales pueden invertir en crecimiento rápido y reemplazo de hojas, mientras que las que se encuentran en sustratos con pocos nutrientes deben emplear defensa química de acumulación en hojas (como taninos y fenoles). Así, si una planta de *Cecropia* crece en sustratos ricos en nutrientes puede evitar la producción de elementos atractivos a las hormigas. Esta investigación plantea la siguiente pregunta: ¿Las condiciones nutricionales del suelo están relacionados con el número de hormigas de *Azteca* en los árboles de *Cecropia* en la Reserva Laguna El Tabacal?

La disponibilidad de luz, agua y nutrientes provocan diferencias en los cuerpos extraflorales de las plantas y por tanto en la presencia o no de la hormiga (Coley *et al.* 1985). Las épocas secas en los bosques secos tropicales provocan bajo número de los cuerpos mullerianos y baja humedad en los internodos de las plantas de *Cecropia* (Longino 1991b). Los patrones de visita de los nectarios extraflorales así como la ocupación de los domacios se ven afectados por las variaciones temporales. Por ejemplo, la ocupación de *Conostegia setosa* por hormigas varía de acuerdo con la estación: en la seca los domacios se marchitan y provocan que las hormigas abandonen la planta; así, los niveles de ocupación son más bajos en épocas secas que en las

húmedas. Lo contrario ocurre en la planta *Inga vera*, en los meses fríos la producción de hojas descende y la abundancia de las hormigas declina, en los meses con elevada temperatura la producción de hojas es más alta y la visita de las hormigas a los nectarios es más frecuente (Kersch & Fonseca 2005). Además, los cóccidos asociados a las hormigas se ven afectados por las condiciones ambientales secas dentro de los domacios, afectando indirectamente las hormigas (Alonso 1998). Esta investigación planteó las siguientes preguntas de investigación : ¿Cuántos domacios ocupados presentan algunos árboles de *Cecropia* de la Reserva Laguna El Tabacal? ¿El número de domacios está relacionado con el número de hormigas en estos árboles?, ¿El número de cuerpos mullerianos de los árboles de *Cecropia* están relacionados con el número de *Azteca*?

Las condiciones químicas o anatómicas de los árboles de *Cecropia* pueden influenciar la distribución de *Azteca*, independientemente del hábitat en el cual estén presentes (Yu & Davidson 1997). Los efectos del árbol sobre *Azteca* pueden manifestarse en la especificidad de las reinas para nuevas colonias o en la diferencia en la mortalidad de las reinas después de la colonización. Al parecer las reinas podrían colonizar las especies de *Cecropia* presentes en un sitio, incluso aquellas que no presentan asociación con hormigas. Sin embargo, es posible encontrar colonias maduras de una sola especie de *Azteca* en algunas especies de *Cecropia* de una región (Longino 1991b). Las reinas pueden exhibir preferencia por ciertas especies de árboles que proporciona las condiciones deseadas. Si todas las reinas fueran generalistas de árboles de *Cecropia* se lograría observar un patrón, aunque la competencia puede tener efectos adversos sobre las plantas, cada especie de hormiga podría ser dominante sobre los árboles de su preferencia, limitando la distribución o mezcla de poblaciones de las dos especies involucradas, situación que puede ocurrir en los gradientes altitudinales (Longino 1991b).

Davidson y Mckey (1993) sugieren que las colonias de hormigas con rápido crecimiento, tamaño y niveles de actividad altos podrían ser características de las mejores defensoras. La abundancia de las hormigas que visitan los nectarios extraflorales, las fuentes alternativas de azúcar (cocoideos) y la altitud (Bronstein 1998). Duarte-Rocha y Godoy-Bergallo (1992) demostraron que cuanto más hormigas de *A. muelleri* habían, más rápido eran localizados los herbívoros y la tasa de herbivoría

disminuía en *C. pachystachya*. Fonseca (1993) argumentó que el costo energético del mantenimiento de las hormigas aumenta linealmente con el tamaño de la colonia contrario a los beneficios; luego el tamaño intermedio de la colonia podría ser óptimo para la planta. Colonias con pocas obreras o recién establecidas prestan menor protección a la planta que aquellas maduras con gran número de individuos (Vasconcelos & Casimiro 1997). En esta investigación se entenderá como domacios las estructuras de las plantas que están relacionadas con la presencia de hormigas, frecuentemente formadas por hipertrofia de algunos tejidos internos creando cavidades (Leroy *et al.* 2007). Los domacios presentes en los árboles de *Cecropia* al parecer son estructuras modificadas, llamados domacios primarios (Leroy *et. al* 2007). Fonseca (1993) proporcionó evidencias de que el volumen de los domacios de dos plantas mirmecófilas del Brasil limita el tamaño de la colonia, y sugiere que la selección natural podría haber formado este carácter para incrementar el beneficio neto de las plantas; sin embargo no se han obtenido datos para confirmar esta hipótesis. Es de esperar que el volumen de los domacios de *Cecropia* se relacione con el número de obreras de *Azteca* en los internodos.

Dado que los hábitos alimenticios de las hormigas son principalmente predadoras, los insectos son el alimento más importante para las colonias (éstos son más abundantes en los lugares abiertos), las asociaciones entre plantas y hormigas pueden estar relacionadas con los gremios de hormigas encontradas en una misma área (Del Val & Dirzo 2004). En Colombia en bosques secos las asociaciones de hormigas con plantas son potencialmente altas, se conocen en el Valle del Cauca 67 especies de hormigas interactuando con 91 especies vegetales (Chacón de Ulloa & Armbrrecht 2006). Estas asociaciones tienen que ver con sitios de anidamiento como tallos de *Cecropia mutisiana*, visitas a nectarios extraflorales y uso de estructuras vegetales como refugio (hojarasca acumulada entre ramas y hojas en el caso de *Anthurium caucavallense*; y brácteas y peciolos de herbáceas en *Heliconia* spp.) (Chacón de Ulloa & Armbrrecht 2006). Es de esperar que la asociación *Cecropia*- *Azteca* esté relacionada con la diversidad y gremios de hormigas presentes en un área en particular.

Se desconocen muchos aspectos de los efectos del hábitat sobre las asociaciones, las identidades de las mismas y las implicaciones de las características morfológicas de las plantas en las hormigas. Este estudio recolecta información sobre las especies de

*Cecropia* y *Azteca* involucradas en la asociación, los factores espaciales y temporales en los cuales se presenta esta asociación en Colombia; así como el efecto de las plantas sobre las hormigas.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 General

Determinar las condiciones del lugar donde se encuentra la planta y sus características morfológicas y nutricionales para explicar la abundancia y el tipo de hormiga del género *Azteca* que ocupa los árboles de *Cecropia* en la Reserva El tabacal, Municipio de la Vega, Cundinamarca.

### 2.2 Específicos

1. Relacionar las características topográficas, ambientales y del suelo donde se encuentran los árboles de *Cecropia* con sus características morfológicas (altura y diámetro) en la Reserva Laguna El Tabacal, Municipio de La Vega, Cundinamarca.
2. Evaluar si las condiciones ambientales (temperatura, humedad relativa, luz y precipitación) y las características fisicoquímicas del suelo donde se encuentra la *Cecropia* determinan el tipo de especie de *Azteca* en la Reserva Laguna El tabacal, Municipio de La Vega, Cundinamarca.
3. Relacionar la diversidad de hormigas en la Reserva Laguna El Tabacal con las especies de *Azteca* presentes en *Cecropia* spp.
4. Evaluar si las características morfológicas del árbol de *Cecropia* y las condiciones nutricionales de sus hojas determinan la abundancia y el tipo de especie de *Azteca* que lo ocupa en la Reserva Laguna El tabacal, Municipio de La Vega, Cundinamarca.

### 3. METODOLOGÍA

#### 3.1 Área de estudio y fase exploratoria

##### 3.1.1 Área de estudio

La Reserva Laguna El tabacal, está ubicada en la provincia de Gualivá en el Municipio de La Vega, Cundinamarca (05°01'43 N' 74° 19'33' W', Figura 1). El municipio de la Vega se encuentra en la formación ecológica de Bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) condicionada a los siguientes parámetros climáticos: biotemperatura media anual entre 18 y 24°C, con precipitación anual entre 2000 a 4000 mm y una altitud de 1.000 a 2.000 m. Esta zona registra una evapotranspiración potencial promedio de 920 mm (calculada por el método Thornthwaite). El área de estudio se presenta en el paisaje de montaña con un relieve de ligero a moderadamente escarpado, pendientes de 25% a 75% con erosión hídrica laminar ligera, pedregosidad superficial, suelos de profundos a superficiales; bien drenados, reacción de extremada a fuertemente ácida y fertilidad baja; el material parental proviene de rocas clásticas limoarcillosas con intercalaciones de carbonatadas en algunos sectores y depósitos localizados de ceniza volcánica; los suelos pertenecen a la asociación Humic Dystrudepts y Typic Hapludands. (IGAC 2000).

En la Reserva Laguna El Tabacal se observan las zonas de vegetación: (i) Zona de tunos (*Miconia theaezans*), (ii) Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*), (iii) Guadual, (iv) Matorrales en escarpes rocosos y vegetación rupícola, (v) Pastizales y árboles frutales, (vi) Vegetación acuática y lacustre, (vii) Zona de Balso Blanco o Pestaña de Mula (*Heliocarpus americanus*) y (viii) Zona de Helecho Marranero (*Pteridium aquilinum*) (Alcaldía Municipal de La Vega 2005). Las variaciones en la vegetación obedecen a las variaciones topográficas y de sustrato presentando relictos de Bosque Subandino en recuperación (Figura 1 y 2).



**Figura 1.** Zonas de Vegetación Laguna El Tabacal. En círculos: Zona de vegetación matorrales en escarpes rocosos (4) y Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) (2). Fotografía Perea 2009.



**Figura 2.** Zonas de Vegetación Laguna El Tabacal. En círculos: Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) (2) y vegetación rupícula (6). Fotografía Perea 2009.

### 3.1.2 Diseño de la investigación

Dentro del desarrollo de la toma de datos se seleccionaron tres tipos de diseño: 1) diseño no experimental transeccional descriptivo para la identificación de la especie de *Cecropia* presente en la zona de estudio y las especies de *Azteca* que ocupan los árboles de *Cecropia* en el área de estudio, puesto que esta investigación recolecta datos de un momento y en un tiempo único. El propósito del diseño es describir variables y analizar su incidencia e interrelación en un momento dado (Hernández *et al.* 1997) 2) Diseño no experimental transeccional correlacional (Hernández *et al.* 1997) con el fin de encontrar las relaciones entre los cuerpos mullerianos, DAP, altura y número de hormigas (obreras) en los árboles diseccionados con las características topográficas del terreno, las condiciones climáticas y la diversidad de hormigas presentes en la reserva. 3) Diseño no experimental longitudinal de tendencia (Hernández *et al.* 1997) con el fin de encontrar la relación de los datos climáticos y las características fisicoquímicas del suelo están relacionadas con las especies de *Azteca* encontradas en los árboles de *Cecropia* en el área de estudio. Es el diseño de investigación que recolecta datos a través del tiempo en puntos o periodos específicos para hacer inferencias con respecto al cambio, sus determinantes y consecuencias.

La fase de toma de datos se realizó entre los meses de Febrero a Agosto del 2009. La toma de datos se realizó en cuatro fases: 1) Establecimiento de parcelas y características del terreno 2) Condiciones ambientales y nutricionales en la parcelas de estudio 3) Estudio de la biodiversidad de hormigas presentes en la zona de estudio y 4) Disección de árboles de *Cecropia* con el fin de determinar la especie de *Azteca* y toma de datos morfológicos (cuerpos mullerianos, volumen de domacios y número de hormigas dentro de los domacios) de las plantas, 5) Determinación taxonómica de las especies *Cecropia* y *Azteca* asociadas.

### 3.2 Fase de campo

### **3.2.1 Fase I**

Para la realización de la fase de campo fue otorgado el permiso de investigación 002 otorgado por la Corporación Autónoma Regional (CAR) sede Gualivá con periodo de duración 2009-2010. Conforme al permiso de investigación se presentó a la Gobernación de Cundinamarca solicitud de ingreso a la Reserva Laguna El Tabacal. El permiso incluye colecta de la entomofauna, de material vegetal y la disección de 10 árboles de *Cecropia*.

#### **Establecimiento de parcelas**

Las áreas de estudio fueron determinadas por: (a) estado de conservación del sitio, (b) presencia de árboles de *Cecropia* spp., (c) orientación, (d) zona de vegetación y (e) ubicación geográfica. En el área de estudio se establecieron cuatro parcelas, dos de las cuales compartían similaridad en la conservación del sitio, presencia de árboles de *Cecropia* spp. ubicación geográfica y zona de vegetación, con el fin de establecer comparaciones entre dos sitios geográficos diferentes.

#### **A. Perspectiva histórica de la cobertura vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal**

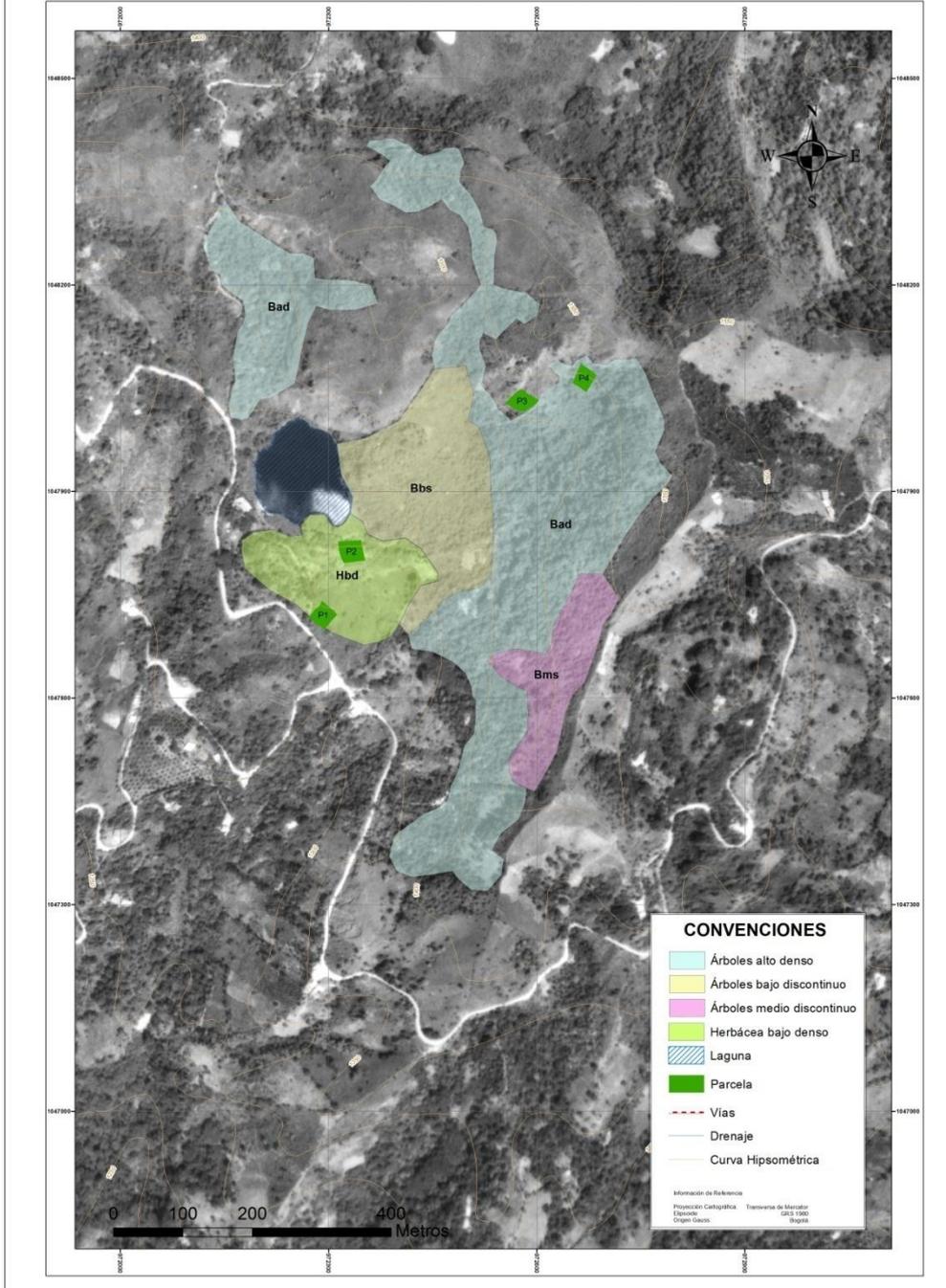
La Reserva Laguna El Tabacal es propiedad de la Gobernación de Cundinamarca y sus terrenos fueron donados con el fin de preservar parte del bosque Subandino presente en la Cordillera Central. Los suelos de la Reserva fueron explotados con cultivos de tabaco (*Nicotiana tabacum*), café (*Coffea arabica*) y plátano (*Musa* spp.), yuca (*Manihot esculenta*) entre otros (Alcaldía Municipal de La Vega 2005). El Municipio de La Vega a través de la Unidad Municipal de Asistencia Técnica Agropecuaria (UMATA) interviene para preservar la Reserva.

La cobertura vegetal de la Reserva Laguna El Tabacal ha sido modificada en diferentes eventos históricos. Los claros provocados por los disturbios del uso agrícola fueron colonizados en su mayoría por árboles de *Cecropia*. Los cambios en la cobertura vegetal se analizaron a través de fotografías aéreas del sitio de estudio en diferentes años. Los años fueron 1987 (Vuelo C2283, Sobre 33982, Escala 1:22645), 1998 (Vuelo C2636, Sobre 37848, Escala 1:41600), 1993 (Vuelo C2512, Sobre 33982, Escala 1:22645) y 2003 (Vuelo C2679, Sobre 38585, Escala 1:40320). Las fotografías fueron escaneadas a resolución 1200 dpi reales en el escáner de precisión EPSON Esper A3 Professional (Resolución Óptico 600 dp, 1200 dpi). Para cada fotografía se georeferenció de la zona de estudio, se digitalizó y se obtuvo una representación gráfica de la Reserva Laguna El Tabacal, además se ubicaron las parcelas de estudio. En cada fotografía (escala 1:3000) se establecieron tres niveles: Nivel 1: B: árboles, A: arbusto, H: herbáceo, Nivel 2: Alto (árboles > 25 m, arbustos 2-5 m, herbáceas > 1), Medio (árboles 10-25m, arbustos 0,5-2m; herbáceo 0,5), Bajo (árboles 8-10 m, arbustos < 0,5m, herbáceos < 0,5m) y Nivel 3: d: denso, s: discontinua, a: escasa.

En el análisis de las fotografías aéreas se observaron cambios en la cobertura vegetal a través del tiempo. En 1987 la Reserva presentaba un área importante de bosques con árboles altos y en grupos densos en las partes altas, la escases de árboles de altura en el bosque cercano a la Laguna es consecuencia de una fuerte intervención antrópica; además se presenta un área de árboles de tamaño medio de baja densidad (Figura 3). Para el año 1993, la cobertura vegetal de árboles altos y densos se redujo a una pequeña área, la vegetación predominante fueron los árboles bajos y discontinuos, efecto de la fuerte intervención antrópica sobre el bosque (Figura 4). En 1998 el área total de la Reserva muestra árboles discontinuos de altura media (Figura 5). En el año 2003, se observaron árboles altos y densos en la cobertura vegetal (Figura 6).

# COBERTURAS VEGETALES LAGUNA EL TABACAL Año 1987

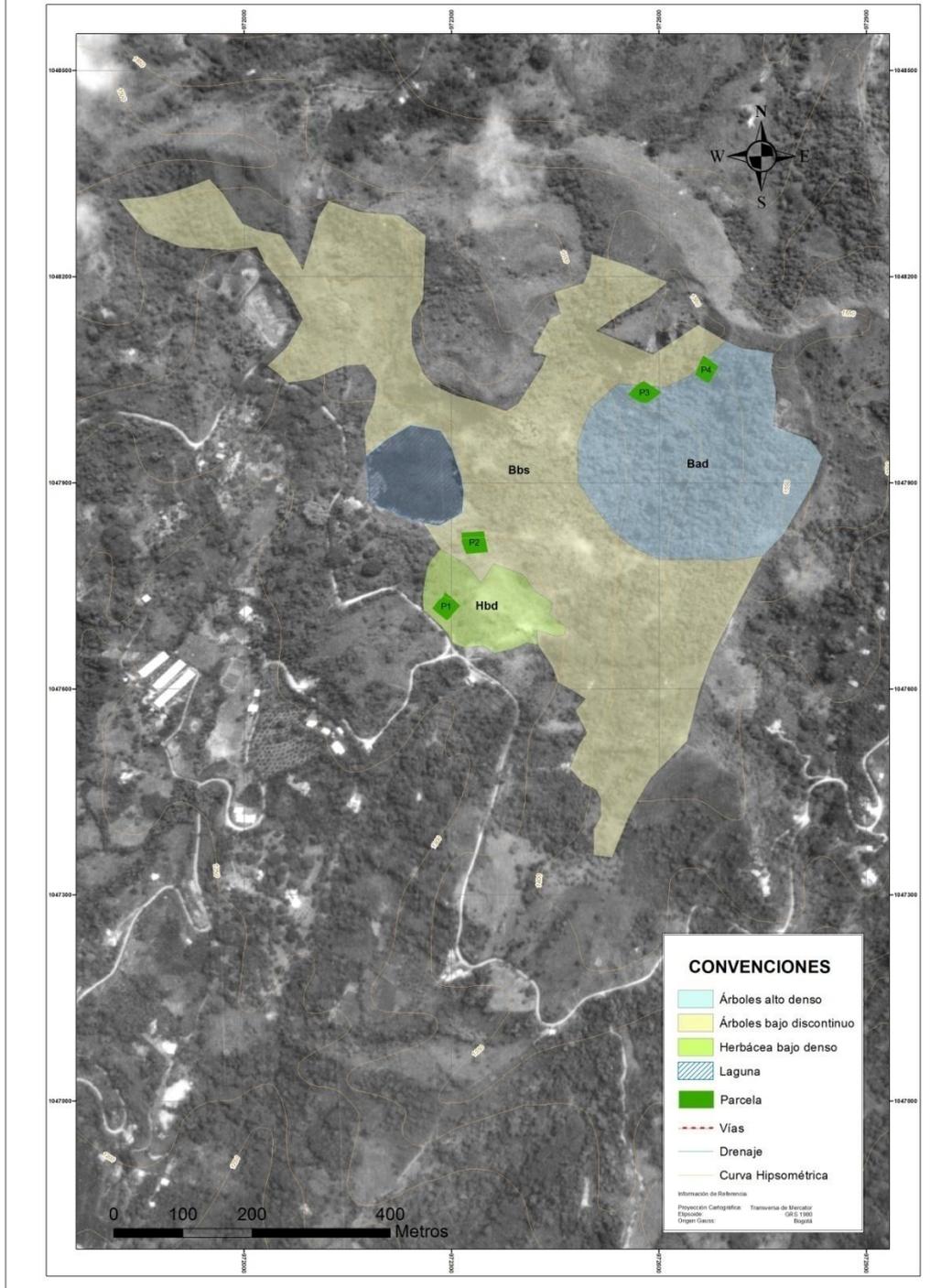
Municipio de La Vega, Cundinamarca



**Figura 3.** Cobertura vegetal de la Reserva Laguna el Tabacal en el año 1987.

# COBERTURAS VEGETALES LAGUNA EL TABACAL Año 1993

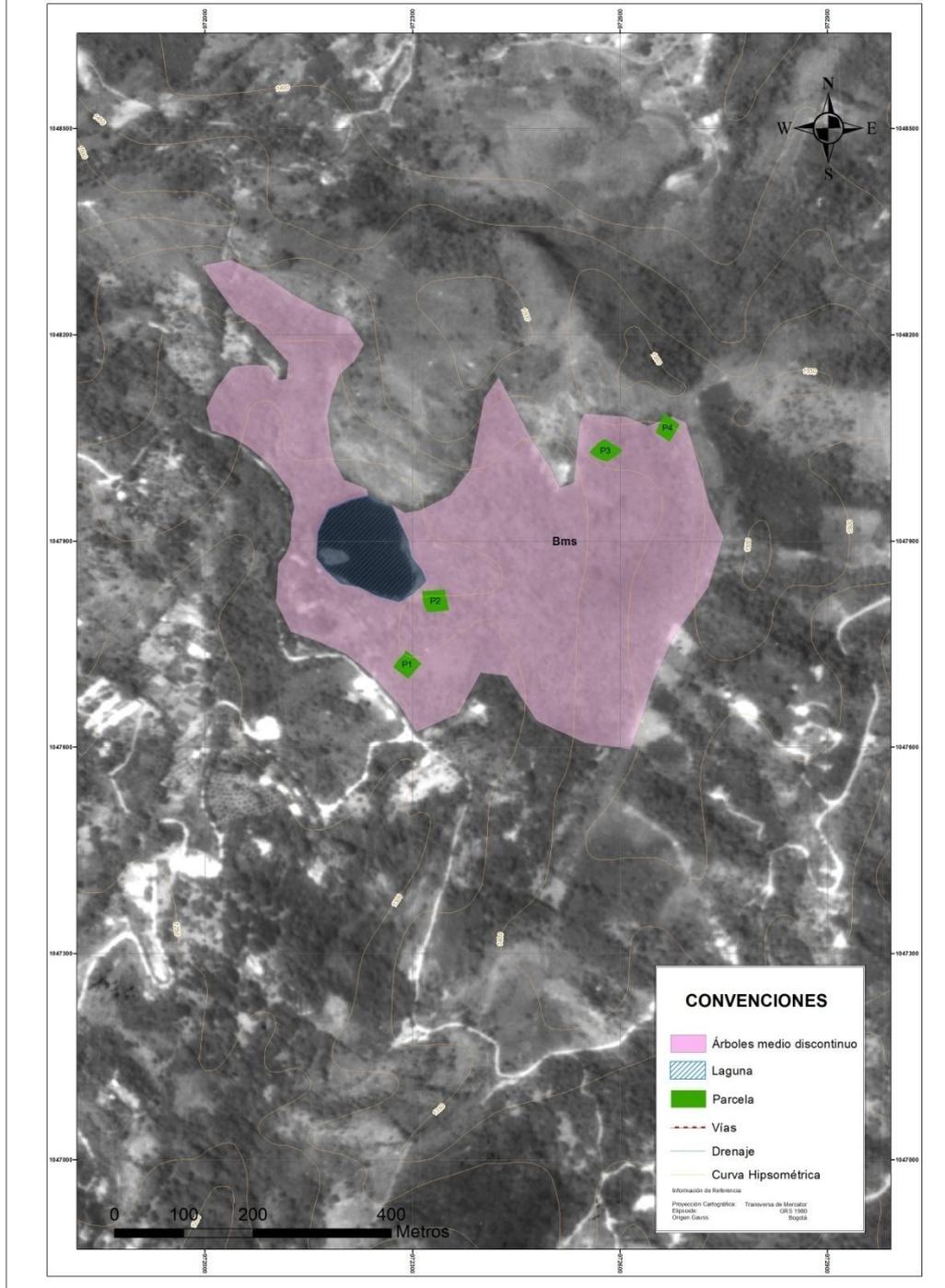
Municipio de La Vega, Cundinamarca



**Figura 4.** Cobertura vegetal de la Reserva Laguna el Tabacal en el año 1993.

# COBERTURAS VEGETALES LAGUNA EL TABACAL Año 1998

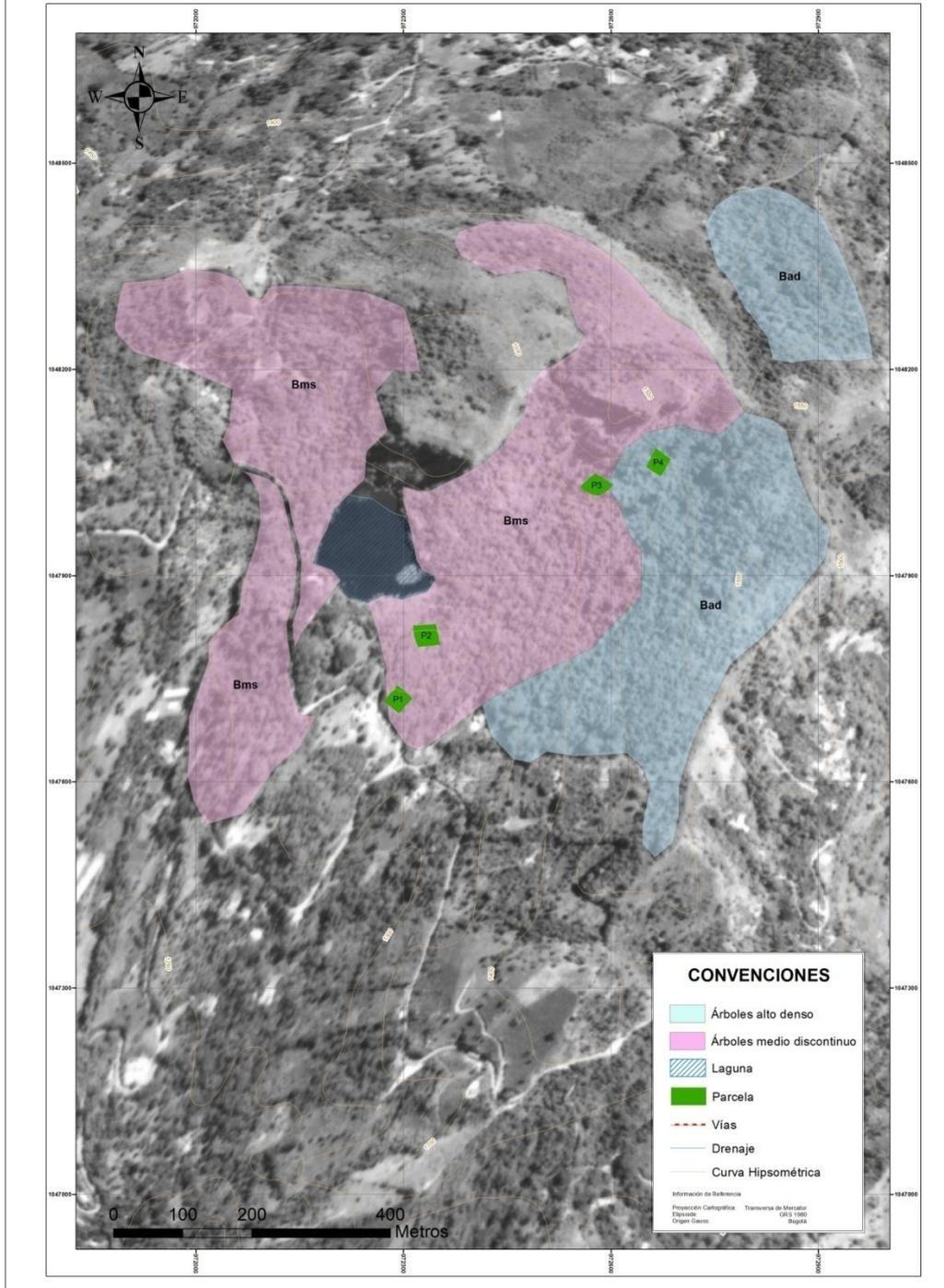
Municipio de La Vega, Cundinamarca



**Figura 5 .**Cobertura vegetal de la Reserva Laguna el Tabacal en el año 1998.

# COBERTURAS VEGETALES LAGUNA EL TABACAL Año 2003

Municipio de La Vega, Cundinamarca



**Figura 6.** Cobertura vegetal de la Reserva Laguna el Tabacal en el año 2003.

## B. Descripción de la vegetación actual

Las zonas de vegetación escogidas para establecer las parcelas fueron: Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) y Zona de Balso Blanco o Pestaña de Mula (*Heliocarpus americanus*) (Alcaldía Municipal de La Vega 2005). Para la descripción de la vegetación, en cada zona de vegetación de la Reserva se seleccionaron al azar 6 parcelas de 10x10 metros y se estimó visualmente la abundancia relativa de los componentes arbóreos (más de 10 metros) y arbustiva (5-1 metros) y herbácea (menor 1 metro). Se identificaron las especies presentes en cada uno de los estratos: arbóreo, arbustivo y herbáceo. Para el estrato arbóreo se tomaron algunos datos de altura y diámetro a nivel de pecho (DAP).

En la zona de Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) se identificaron en el estrato arbóreo tunos (*Miconia theaezans*) y yarumos (*Cecropia* spp.). En el estrato arbustivo predomina el garrocho (*Viburnum triphillum*) y en el herbáceo predomina los anturios (*Anthurium* spp.)

En la Zona de Balso Blanco o Pestaña de Mula (*Heliocarpus americanus*) se identificó en el estrato arbóreo laurel (*Nectandra* spp.) y yarumo (*Cecropia* spp.), en el estrato arbustivo se encuentran el cordoncillo (*Croton smithianus*), congo (*Piptocoma discolor*) y garrocho (*Viburnum triphillum*). Además se identificaron algunos cedros (*Cedrela montana*) que fueron plantados por la UMATA en busca de conservación del bosque. En el estrato herbáceo se reportaron hierba de conejo (*Oplismenus burmannii*), helechos (*Blechnum* spp. y *Polipodium* spp), batatilla (*Ipomea* spp.), enredaderas (*Philodendron* spp.), pasto imperial (*Axonopus scoparium*) y pasto de la india (*Pennisetum purpureum*).

En la Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) se registraron 31 árboles de *Cecropia* spp. con altura promedio de 11,46 m y un promedio de DAP de 10,66 cm. Para la Zona de Balso Blanco o Pestaña de Mula (*Heliocarpus*

*americanus*) se registraron 15 árboles de *Cecropia* spp. con altura promedio de 5,82 y DAP de 8,63. La distancia entre los árboles promedio fue de 3,23 metros ( $\pm 2,5$  m), lo cual podría ser un indicador del tamaño de los claros ocurrieron en esta zona, dado que las semillas de *Cecropia* son dependientes de luz para su germinación.

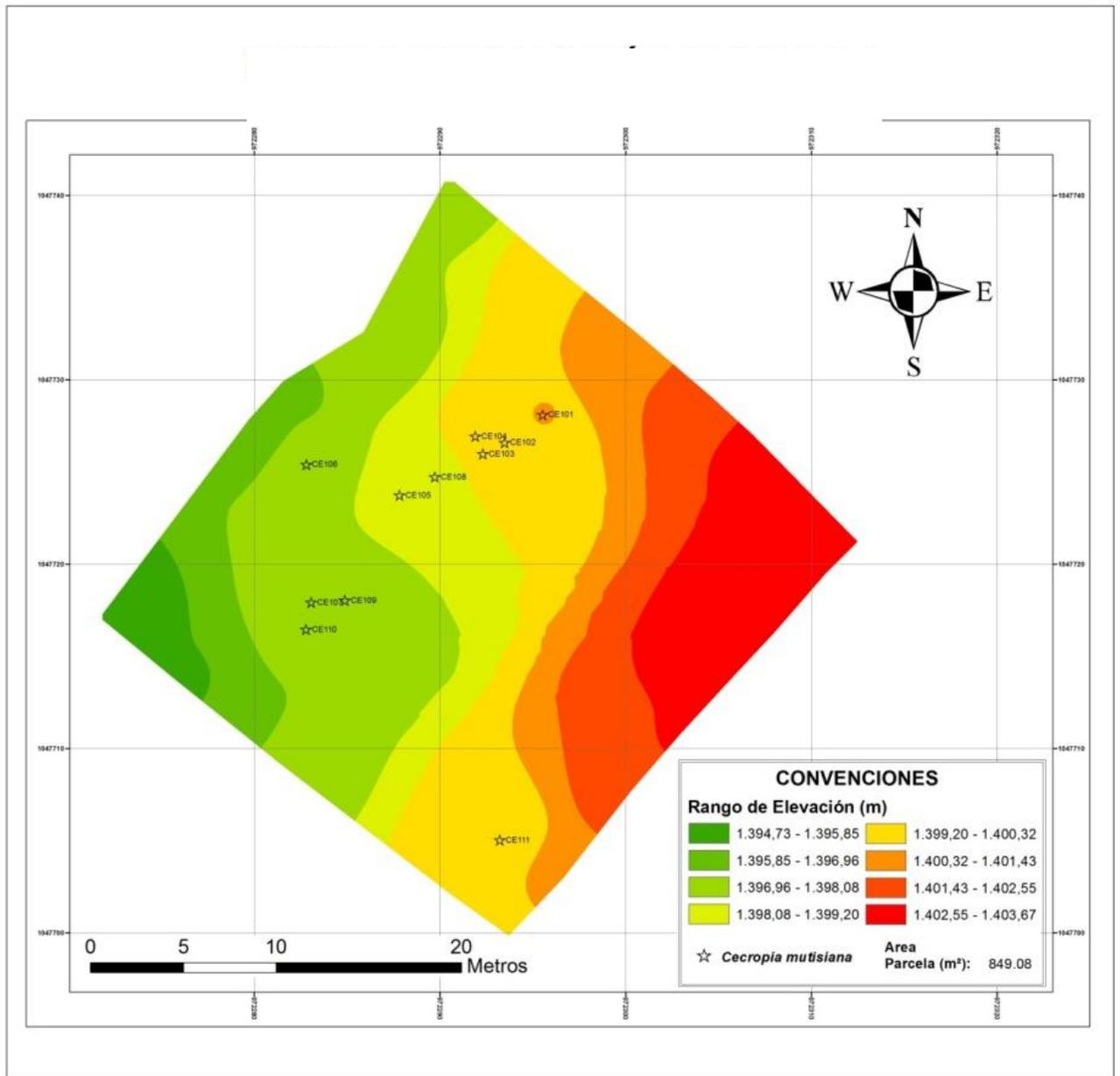
Se utilizaron los análisis de la perspectiva histórica de la cobertura vegetal para seleccionar la ubicación de las parcelas y su cobertura actual. Se estableció la parcela 1 y 2 en un lugar de intervención antrópica permanente y su cobertura es más reciente históricamente. Las parcelas 3 y 4 los cambios en la cobertura vegetal a través de los años estudiados (1987-2003) fueron menores. Además, la ubicación de las parcelas se realizó por la descripción de la vegetación actual: las parcelas 1 y 2 de Zona de Cape (*Clusia multiflora*) y Quinos (*Ladembergia macrocarpa*) y las parcelas 3 y 4 en la Zona de Balso Blanco o Pestaña de Mula (*Heliocarpus americanus*).

Las parcelas establecidas para esta investigación presentaron forma de cuadrado de 30 m x 30 m lineales (Albrecht & Gotelli 2001, Mitchell *et al.* 2002, Billick & Tonkel 2003 y Maestre *et al.* 2008) demarcada con cinta de señalización amarilla. En cada parcela se tomó la densidad absoluta de *Cecropia*, los árboles fueron marcados con una cuerda de terlenka a la cual se le amarró una lámina plástica de color amarillo mostaza marcada con las siglas CE (indicando el género) y tres números (101) que indica el número de la parcela y el número del árbol. Todos los árboles de *Cecropia* spp. examinados en las parcelas presentaban hormigas *Azteca* spp.

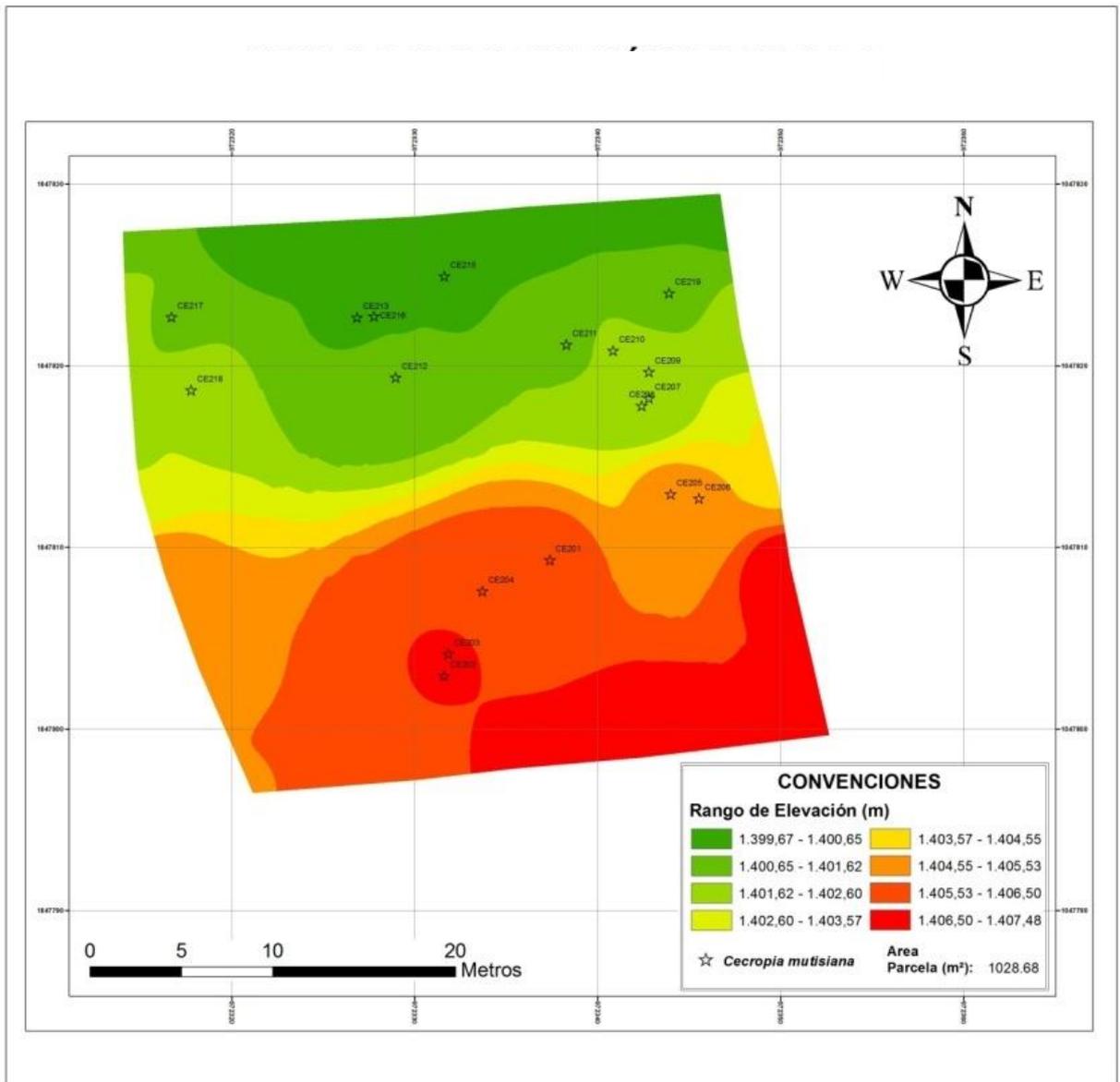
### **C. Características del terreno y posición geográfica**

Para cada una de las cuatro parcelas se obtuvieron datos en forma de puntos (en los cuales se representa la posición de objetos discretos en una zona limitada por coordenadas tridimensionales: x (este), y (norte), z (altura) (coordenadas Gauss-Krüger) un sistema de ubicación geográfica global (GPS) (Maestre *et al.* 2008). La estación Total es un instrumento electro-óptico utilizado en topografía que incorpora un

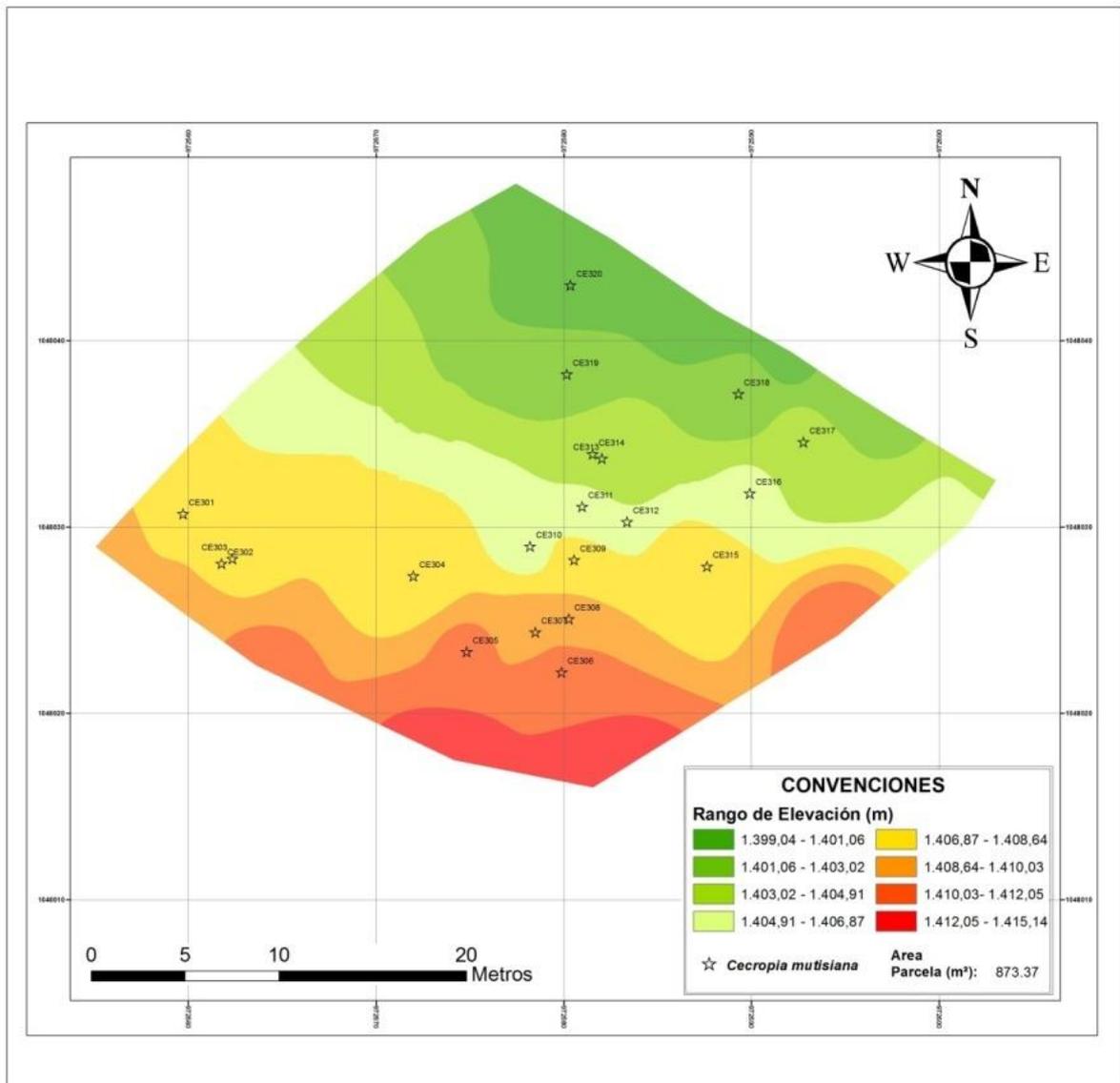
medidor de distancias y un microprocesador acoplados a un teodolito electrónico tipo laser, en este proyecto los datos GPS dieron la ubicación de los puntos tomados con la estación, además se obtuvieron datos de pendiente del terreno y área total de las parcelas (Anexo 4). El modelo de estación total utilizado fue GTS211D Marca Topcon (Lectura al 1'', memoria interna para 2400 puntos, plomada óptica, prisma hasta 1200 m) y GPS marca Garmin 12XL (incorpora 12 canales paralelos para adquisición y bloqueo de satélites incluso en zonas cubiertas por árboles). El programa utilizado para la estación total fue TopSURV 7.3. Los modelos de elevación fueron realizados con el programa ArGis 9.0 (Figura 7, 8, 9 y 10).



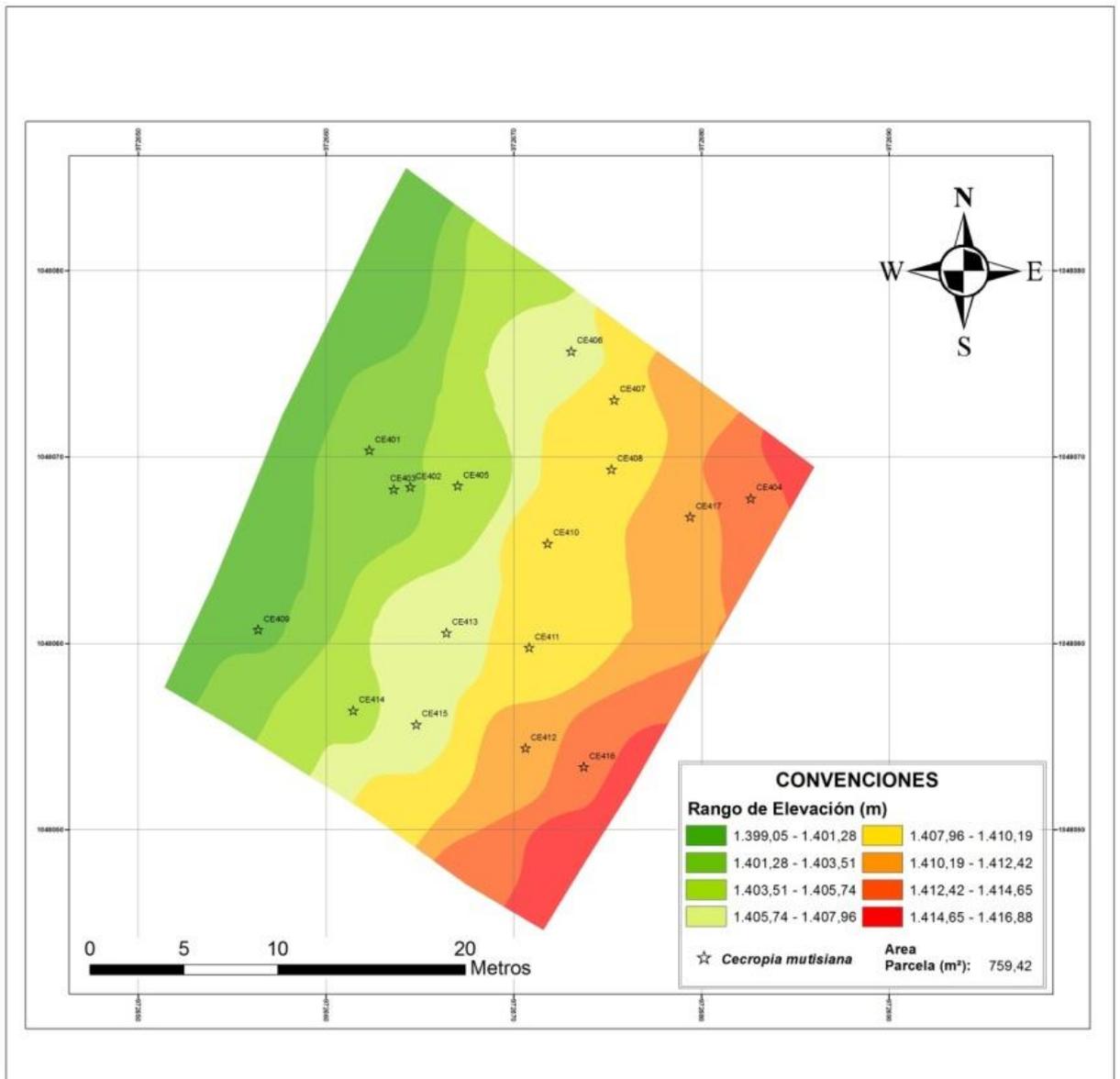
**Figura 7.** Modelo de elevación de la parcela 1, las formas de estrella representan los árboles y en colores los valores de elevación.



**Figura 8.** Modelo de elevación de la parcela 2, las formas de estrella representan los árboles y en colores los valores de elevación.



**Figura 9.** Modelo de elevación de la parcela 3, las formas de estrella representan los árboles y en colores los valores de elevación.



**Figura 10.** Modelo de elevación de la parcela 4, las formas de estrella representan los árboles y en colores los valores de elevación.

En el levantamiento topográfico se tomaron 154 datos geográficos mediante coordenadas proporcionadas por GPS. La ubicación y posición geográfica de cada árbol fueron registradas, además se calculó la densidad absoluta de los árboles de *Cecropia* en las parcelas de estudio. El levantamiento topográfico generó las pendientes totales de las parcelas, entre las cuales la parcela 4 presentó el mayor valor y la parcela 1 el menor. (Tablas 1).

**Tabla 1.** Área total de las parcelas y pendiente calculadas a través de puntos fijos.

Parcela	Área (m <sup>2</sup> )	Pendiente (%)	Número de árboles
1	849.08	21,8	11
2	1028,68	27	17
3	873.37	54	20
4	759,42	68	18

Se registraron el número total de árboles dentro de las parcelas así como su altura y diámetro a nivel de pecho (DAP) (Tabla 2).

**Tabla 2.** Altura y diámetro promedio de los árboles estudiados en las cuatro parcelas

Parcela	Número de árboles	Altura promedio (m)	Diámetro promedio (cm)
1	11	12±3,7	12,14±6,1
2	18	14±3,6	12,75±4,8
3	20	12,35±2,6	12,53±4,2
4	17	11,18±4,0	11,03±5,5



## **B .Precipitación**

La precipitación se midió empleando pluviómetros colocados en cada una de las parcelas. Cada pluviómetro de lluvia de 140 mm marca Lhaura Vet S.A se ubicó en cada parcela en un lugar abierto para recolectar la mayor cantidad de agua lluvia (no necesariamente fue el centro de la parcela), cada 24 horas se vació el recipiente y se registró la precipitación en milímetros cúbicos diarios para cada parcela por 8 semanas (Anexo 6).

## **C .Temperatura a 15 metros del suelo**

Se registraron datos de temperatura 15 metros del suelo. Para ello se ubicaron 4 dataloggers por parcela en distintos puntos geográficos. Se utilizó una cuerda que fue lanzada sobre las ramas con un contrapeso atado a un extremo, este sistema en forma de polea, permitió controlar la altura y facilitó la recolección de los aparatos luego de la toma de los datos (Anexo 7). Los dataloggers marca Stow Away XTI (Anexo 8) utilizados permiten programar el registro de los datos a través su software. Los dataloggers fueron programados para tomar registros diarios a lo largo de 5 días. Estos datos se tomaron durante 8 semanas en cada parcela arrojando datos semanales y por ocho semanas por parcela. Los registros de los dataloggers se convirtieron a formato Excel 2010 a través del programa BoxCar 3. Se realizaron pruebas estadísticas de t-pareada comparando los datos obtenidos en los diferentes dataloggers.

### **3.2.2.2 Condiciones nutricionales del suelo, hojas y hojarasca**

#### **A.Suelo**

Las muestras de suelo se tomaron para cada una de las cuatro parcelas teniendo en cuenta la Norma Técnica Colombiana NTC 4113-4 (Primera actualización). En cada parcela se tomaron 5 submuestras de suelo realizado un recorrido en zig-zag, al momento de tomar la submuestra se limpió el terreno de hojarasca, y se procedió a excavar un hoyo de aproximadamente 20 cm de profundidad. La submuestra de suelo se tomó de la parte profunda del hoyo. Cada submuestra fue ubicada en un balde plástico limpio, se homogenizó la muestra manualmente y fueron removidos piedras, raíces y material entomológico. El balde con las submuestras fue llevado a la estación de investigación en donde se tomó una muestra final de 500 gramos del suelo por parcela separadas en bolsas plásticas debidamente rotuladas (Anexo 9).

Las cuatro muestras de las parcelas fueron transportadas en una nevera de icopor al Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) al siguiente día de la toma con el fin de analizar adecuadamente los elementos nutricionales de las mismas. En el Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) se realizaron los siguientes datos del suelo: porcentaje de humedad, textura, capacidad de intercambio catiónico, calcio, magnesio, potasio, sodio, fósforo, aluminio de cambio, saturación de bases, carbón orgánico, pH, elementos menores y nitrógeno.

### **B.Hojarasca**

Se tomaron al azar muestras de hojarasca del suelo de cada una de las parcelas. Las muestras de hojarasca se ubicaron en un sobre de papel debidamente etiquetado y fueron transportados al Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) el día siguiente a su recolección.

### **C.Hojas de *Cecropia* spp.**

Se tomaron muestras de hojas de cada una de las parcelas. Se tomaron hojas del tercio medio de los árboles con el fin de evitar la recolección de hojas en procesos de desarrollo o senescentes. Las muestras de las hojas fueron ubicadas en sobres de papel debidamente etiquetado y transportados al Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) el día siguiente a su recolección

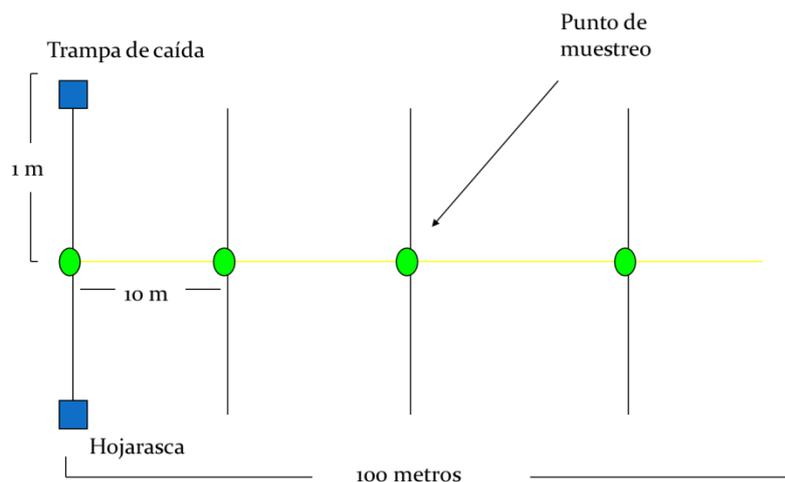
## **3.2.3 Fase III**

### **Diversidad de hormigas en la Reserva Laguna El Tabacal**

En cada parcela se analizó la diversidad de hormigas presentes a través de la ejecución del protocolo ALL (*Ants Leaf Littler Protocol*) (Agosti *et.al* 2000). Para la ejecución del protocolo en cada parcela se trazó un transecto de 100 metros en forma diagonal el área de la misma (dado que el transecto supera la distancia de las parcelas de estudio, se tomó el transecto de forma diagonal a la parcela y algunos puntos de captura se dispusieron fuera de la parcela). En el transecto se ubicaron 10 estaciones equidistantes a un metro de cada punto para coleccionar hormigas (Figura 12): (1) En cada estación se instaló una trampa de caída o pitfall que consiste en un vaso plástico de 6 cm de diámetro por 6 de profundidad que contenía agua y alcohol en cantidades equivalentes, esta trampa fue enterrada a ras de suelo y camuflada con material vegetal (Anexo 10).

(2) En cada estación se recolectó la hojarasca correspondiente a 1 metro cuadrado, posteriormente fue tamizada en un saco cernidor. El material cernido fue llevado a la estación en donde fueron colocados en trampas Mini-Winker (Agosti *et al.* 2000) (Anexo 11 y 12). (3) Se colocaron trampas de cebo o Corner realizadas con rollos de fotografía con perforaciones, en el interior contenía papel absorbente y cebo de atún como atrayente (Mackay & Vinson 1989). Los cebos fueron ubicados en tres estratos: hipogeo (enterrado a 10 cm bajo la superficie del suelo), epigeo (sobre el suelo) y arbóreo (adherido a un arbusto a 1.7 cm de altura) (Anexo 13).

Las muestras de hojarasca fueron colocadas en trampas Mini-Winkler, (contienen un frasco colector con alcohol en su parte inferior al cual caen por gravedad los insectos presentes en la muestra) por dos días. Las trampas de caída o pitfall fueron recogidas a los dos días de su ubicación en la parcela. Los cebos fueron ubicados y recolectados el mismo día cada 3 horas (desde las 6 am hasta las 6 pm). Se realizó captura manual en los puntos de muestreo durante 15 minutos (se revisaron troncos, hojas y árboles) (Agosti *et al.* 2000; Fernández 2003).



**Figura 12.** Ubicación de los puntos de muestreo en un transecto de 100 metros para la ejecución del protocolo ALL

Se consideró como una unidad cada estación de muestreo con todos los métodos de captura (trampa de caída o pitfall y trampas mini-Winkler). Las muestras se trasladaron a la estación de investigación localizada a 500 metros de la Reserva, allí se realizaron labores de curaduría y posterior identificación, usando las claves de Palacio (1998) y Fernández (2003). Dentro de cada género, los especímenes fueron separados en morfoespecies. En esta investigación se consideró como morfoespecie aquellos individuos que presentaban similitud morfológica con otros de las mismas características. A partir de la identificación taxonómica de las morfoespecies se designaron las categorías de gremios a partir de reportes de literatura sobre biología y ecología de hormigas. Los viales con los géneros identificados fueron transportados al Museo Entomológico de la Pontificia Universidad Javeriana.

Debido a que los datos obtenidos fueron de presencia – ausencia, se usaron los estimadores no paramétricos de riqueza ICE (Incidence Coverage Estimator) y Jackknife 2 y Chao 2, calculados con 100 aleatorizaciones del orden de las muestras en el programa EstimateS 6.0 (Colwell 1998). Los métodos no paramétrico se utilizan cuando no se asume una distribución estadística normal o no se ajustan a ningún modelo determinado. Además estos índices son útiles cuando no se conoce el número de individuos (Villareal *et al.* 2004).

Se utilizaron curvas de acumulación de especies se utilizan para estimar el número de especies esperadas a partir de dos métodos de captura (trampas pitfall y trampas mini-Winkler).

### **3.2.4 Fase IV**

#### **Disección de árboles de *Cecropia* spp. en la Reserva Laguna El Tabacal**

Se seleccionaron ocho árboles de las parcelas de estudio para su disección, dos por parcela. Cinco árboles contenían reinas de hormigas *Azteca*, tres de ellos contenían colonias maduras de *Camponotus* sp. estos últimos no fueron incluidos en los análisis estadísticos. De los árboles seleccionados para la disección se obtuvieron los siguientes datos: altura total de cada individuo de *Cecropia* (desde la base hasta el meristemo

apical), Diámetro a Nivel de Pecho (DAP), diámetro y altura del último internodo (para calcular el volumen del domatio) y número de cuerpos mullerianos. La altura total del árbol se midió con decámetro convencional, el diámetro a nivel del pecho (DAP) y el diámetro del último internodo se midieron con cinta diamétrica; la altura y el diámetro de los internodos con calibrador convencional. El conteo de los cuerpos mullerianos se realizó de forma descendente partiendo del ápice.

El corte de los árboles seleccionados para la disección se realizó a las 17:30 debido a la baja actividad de las hormigas a esa hora del día (Anexo 14). Los árboles seleccionados dentro de la parcela fueron envueltos en vinipel (película PVC extensible) desde la base hasta la parte superior. A través de perforaciones hechas con taladro manual se introdujeron el fuste copos de algodón impregnados con cloroformo teniendo cuidado de penetrar las cavidades sin dañar el interior (metodología modificada de Andrade 1984). Los árboles fueron llevados a la estación de investigación en donde, resguardados bajo techo fueron suspendidos longitudinalmente con cuerdas para su estudio (Anexo 15). La disección del árbol se realizó al día siguiente del corte del mismo con el fin de optimizar el efecto del cloroformo en las hormigas.

Antes de empezar con la disección se realizó la verificación de la altura total del árbol empleando un decámetro convencional. Posteriormente se retiró el vinipel de la parte superior del árbol, se contaron el número de cuerpos mullerianos presentes en los triquillos de los peciolos de las hojas del árbol. Además, se registró la altura del internodo con un calibrador convencional midiendo desde la cicatriz de la estípula hasta la siguiente, se verificó la presencia de prostomas en el internodo, su longitud y si estaban cerrados o abiertos. Luego tomar estos datos, se procedió a cortar uno a uno los internodos con una segueta manual y se examinaron los trozos en busca de hormigas, en cuyo caso se colocaban en frascos de vidrio previamente etiquetados con el número del árbol, parcela e internodo. Se tomaron además medidas de diámetro interno y longitud de cada internodo usando un calibrador convencional. Los internodos fueron numerados desde la parte apical hasta la basal (Anexo 16).

Se consideró como unidad de muestreo cada árbol, como variable independiente el volumen de los domacios (calculado con la fórmula matemática del volumen de un cilindro) y como la variable dependiente el número de hormigas. Todas las hormigas encontradas en los domacios fueron clasificadas según su estado de desarrollo: huevos, pupas y adultos. Se realizaron pruebas de correlación de Pearson con las variables cuerpos mullerianos, altura, diámetro, volumen de domacios y número de obreras (adultos). Además se analizaron el porcentaje de obreras (adultos), pupas y huevos para los internodos de los árboles disectados. Se registró el número del internodo en donde se encontró la reina del género *Azteca*, la identificación de la especie se hizo utilizando la clave de Longino (1991b). No se registraron machos alados del género *Azteca* en ninguno de los árboles disectados. Además se registró la presencia de cóccidos y psedocóccidos en el interior de los internodos. El material biológico debidamente etiquetado se depositó en el Museo Entomológico de la Pontificia Universidad Javeriana.

### **3.2.5 Fase V**

#### **A. Determinación taxonómica de *Cecropia* spp. en la Reserva Laguna El Tabacal**

La identificación de la especie de *Cecropia* se realizó tomando muestras de algunos árboles con estructuras reproductoras. Debido a que la altura de los árboles presentes en las parcelas oscilaba entre 15 y 20 metros; para coleccionar las estructuras reproductoras de *Cecropia* spp. fue necesario adaptar una escalera de 10 metros y una desjarretadera cuyo mango liviano alcanzaba 10 metros. Las muestras fueron impregnadas con alcohol industrial, envueltas y prensadas en papel periódico debidamente etiquetado; se colocaron en bolsas plásticas. En el Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana las muestras fueron sometidas a secado en horno a 40° C por 72 horas.

Se identificó la especie de *Cecropia* utilizando la clave taxonómica de Berg y Franco-Rosselli (2005). Algunas fotografías se enviaron al especialista Cornelius Berg en Leiden (Holanda) con el fin de corroborar la identificación de la especie.

## **B. Determinación taxonómica de *Azteca* spp en *Cecropia* spp**

La determinación taxonómica de las reinas recolectadas en los árboles disectados se realizó siguiendo la claves de Longino (1991a, 1991b) utilizando microscopio estereoscopio Kruss MSZ 5600 (45x de aumento, oculares de 10x zoom x 0,7-4,5). Algunas fotografías tomadas con cámara Nikon DS-L1 (adaptada al microscopio estereoscopio Kruss) de las reinas fueron enviadas vía correo electrónico al Dr. Longino en la Universidad Evergreen en Utah (E.E. U.U) para confirmar su determinación.

## 4. RESULTADOS

Los resultados de esta investigación se presentaran en capítulos de acuerdo a los objetivos específicos propuestos. Se presentaran los resultados en capítulos: los dos primeros están dedicado los análisis de condiciones ambientales (luz, humedad relativa y temperatura), condiciones de temperatura a 15 metros y de precipitación; además la relación de las condiciones ambientales con la variable topográficas del terreno (pendiente) junto con las características morfológicas de los árboles de *Cecropia*. En el capítulo tres se presentan las condiciones nutricionales del suelo, hojas y hojarasca; así como una descripción de las especies de *Azteca* encontradas en esas condiciones. En el capítulo cuatro se presentaran los datos de diversidad de hormigas presentes en la zona de estudio y su relación con las especies de *Azteca* reportadas. En los últimos capítulos se presentaran las condiciones morfológicas de los árboles de *Cecropia* disectados y su relación con variables climáticas y topográficas.

### 4. 1 Condiciones ambientales de luz, temperatura y humedad relativa

Se registraron en total 1425 datos de luz (medidos en lumens), temperatura (°C) y humedad relativa (porcentaje), de los cuales 1369 fueron analizados dado que fueron suprimidos los datos que arrojaron valores de cero (aquellos que no fueron tomados por condiciones de lluvia). Los datos de viento fueron muy pocos y no fueron utilizados en el análisis estadístico.

Los datos de las condiciones ambientales fueron analizados mediante ANOVA con el fin de conocer si existen diferencias significativas entre parcelas. Los análisis se realizaron con los promedios por parcela y los resultados para las variables fueron: luz ( $F= 38,13$ ;  $gl=3$ ;  $n= 1364$ ;  $p=0,0019$ ), temperatura ( $F= 11,39$ ;  $gl=3$ ;  $n= 1364$ ;  $p= 0,00$ ) y humedad relativa ( $F= 4,98$ ;  $gl=3$ ;  $n= 1364$ ;  $p=0,0019$ ) por tanto existen diferencias significativas en los promedios de las variables respecto a la parcela (Anexo 17). Se realizó la prueba de Shapiro Willk arrojando normalidad en los datos de las variables analizadas, así como la prueba de Tukey por medio de la cual se realizaron

comparaciones de las parcelas por pares (Anexos 18,19 y 20).

Los análisis entre las parcelas arrojaron que para la condición ambiental luz no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para las parcelas (Tabla 6). Las condiciones de temperatura y humedad relativa son no significativamente diferentes entre las parcelas 1 y 2 así como entre 2 y 4 (Tabla 6). Además, en la parcela 3 y 4 las condiciones de humedad relativa fueron no significativamente diferentes, además la temperatura de parcela 3 fue no significativamente diferente a las de la parcela 2 (Tabla 6).

**Tabla 3.** Nivel de significancia de la Comparación múltiple de Tukey para la variables luz, temperatura y humedad relativa en las cuatro parcelas.

(I) Parcela	(J) Parcela	Luz	Temperatura	Humedad Relativa
1	2	0,00	0,11	0,94
	3	0,00	0,00	0,00
	4	0,00	0,00	0,05
2	1	0,00	0,11	0,94
	3	0,03	0,19	0,03
	4	0,00	0,07	0,18
3	1	0,00	0,00	0,00
	2	0,03	0,19	0,03
	3	0,00	0,60	0,88
4	1	0,00	0,00	0,51
	2	0,00	0,00	0,18
	3	0,00	0,60	0,88

#### **4.1.1 .Condiciones ambientales de luz, temperatura y humedad relativa en dos jornadas (mañana y tarde)**

En cuanto a las diferencias de las variables climáticas en los jornadas: mañana y tarde, los resultados de las pruebas t-pareadas fueron significativos: parcela 1 (luz 3,94; temperatura -13,43 y humedad relativa 9,66); parcela 2 (luz 7,66; temperatura -6,48 y humedad relativa 5,84); parcela 3 (luz 5,73; temperatura -4,81 y humedad relativa 5,23) y parcela 4 (luz 4,65; temperatura -5,13 y humedad relativa 4,98; Anexos 21 al 23).

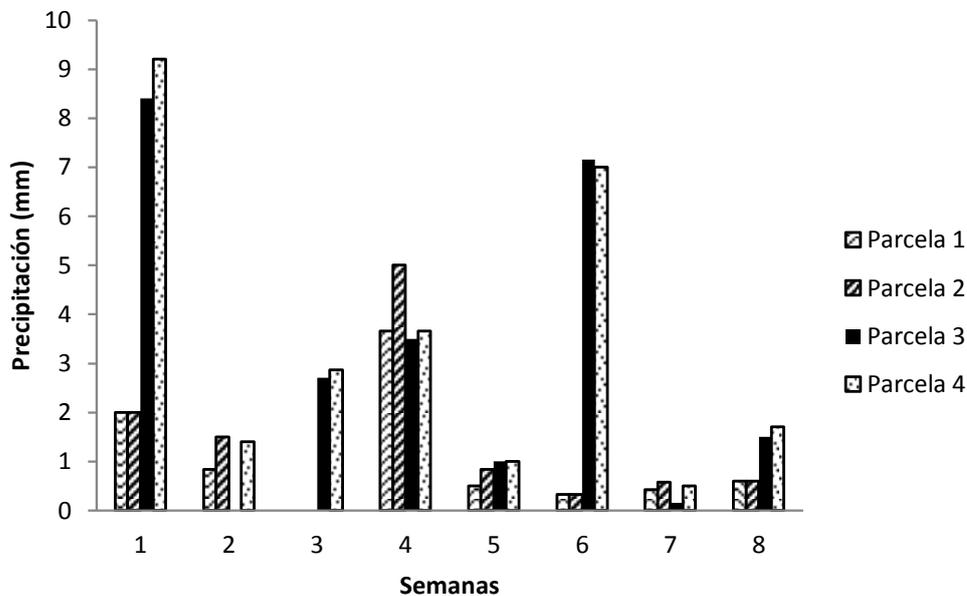
#### **4.1 2. Comparación de temperatura en la parte baja del bosque y a 15 metros del suelo.**

Para este análisis estadístico se compararon los datos obtenidos con el aparato 4 en 1 marca Lutron LM800 y los obtenidos en los cuatro dataloggers colocados a 15 metros del suelo. Se analizaron 205.232 datos totales, de los cuales se analizaron para cada parcela mediante prueba t-pareada. En todos los casos la diferencia fue significativa: parcela 1 ( T-pareada 3,88, gl= 343, p=0,00), parcela 2 ( T-pareada 10,46, gl= 343, p=0,00), parcela 3 ( T-pareada -1,81, gl= 344, p=0,00) y parcela 4 ( T-pareada= -0,25, gl= 343, p=0,00; Anexos 24 al 27).

#### **4.1.4 Precipitación.**

En la parcela 1 se observó el mayor nivel de precipitación acumulada en la semana 4 y el menor en la semana 3. Los valores de precipitación acumulada para las semanas 5, 6, 7 y 8 fueron similares, mientras que en la semana 1 y 2 hay diferencias notables (Figura 14). En la parcela 2 se observa el mayor valor de precipitación acumulada en la semana 4, siendo la semana 3 de menor valor. Se observa que en las semanas 5,6,7 y 8 los valores son similares y la semana 1 y 2 presentan valores altos pero a su vez cercanos (Figura 14). En la parcela 3 se observa el mayor valor de precipitación acumulada en las semanas 1 y 6, siendo la semana 2 de menor valor. Se observa similitud en las semanas 3 y 4, fuerte variación entre los valores de las semanas 5,6, 7 y 8 (Figura 14). En la

parcela 4 se observa el mayor valor de precipitación acumulada en la semana 6 y menor en la semana 7, además se encuentra similitud en los valores de precipitación acumulada entre las semanas 1- 2 y entre 3- 4. Los menores valores se presentaron en las últimas semanas (Figura 13).



**Figura 13.** Precipitación acumulada (mm) por semanas en parcelas.

#### **4.2. Comparación entre condiciones ambientales (humedad relativa, luz y temperatura) y topográficas (pendiente) con las características morfológicas de los árboles de *Cecropia* spp.**

Para establecer comparaciones de las de condiciones ambientales (humedad relativa, luz y temperatura) con características morfológicas de los árboles de *Cecropia* spp. se realizó aleatorización de los datos con el fin de obtener igual número de registros de árbol con respecto a los datos climáticos. En este análisis estadístico no se tuvo en cuenta los datos de temperatura en la parte alta del árbol (datos a 15 metros del suelo), así como los datos de precipitación (dado que eran menores al número de árboles total), además los datos de porcentaje de humedad relativa fueron transformados por la función arcoseno (Zar 1996) y los datos de temperatura, luz y humedad relativa se tomaron del promedio de estos diarios con respecto a las parcelas (Tabla 9, Anexo 28).

**Tabla 4.** Matriz de correlación de Pearson de las variables climáticas (humedad relativa, luz, temperatura), variables morfológicas (altura y DAP) y características del terreno (pendiente).

	ASIN (Humedad Relativa)	Altura	DAP	Luz	Temperatura	PENDIENTE
ASIN(Humedad Relativa)	1					
Altura	-0.0550	1				
P	0.6608					
DAP	-0.0199	0.9203	1			
P	0.8739	0.0000*				
Luz	-0.0068	0.0221	0.0007	1		
P	0.9568	0.8603	0.9957			
Temperatura	-0.8385	-0.0528	-0.0694	-0.0039	1	
P	0.0000*	0.6738	0.5798	0.9753		
PENDIENTE	0.1094	0.2410	0.2137	-0.0340	-0.2174	1
P	0.3821	0.0513	0.0848	0.7863	0.0795	

\*Nivel de significancia 0.05

En la matriz de correlaciones lineales se pudo observar que las asociadas fueron la altura y DAP así como el promedio de la humedad relativa y el promedio de temperatura ( $r=0,83$ ). Las demás correlaciones fueron menores al 20%, por tanto no se tiene evidencia que las variables climáticas (humedad relativa, luz, temperatura), variables morfológicas (altura y DAP) y características del terreno (pendiente) estén asociadas. Se observó que la mayor correlación lineal entre pares de variables se presenta entre las variables altura y diámetro (DAP) ( $r=0.9203$ ), mientras que las demás relaciones por pares son bajas, por debajo del 20%.

### **4.3. Condiciones nutricionales del suelo, hojas y hojarasca de la Reserva Laguna El Tabacal.**

#### **4.3.1. Suelo.**

En cuanto a los resultados de granulometría (arcilla, limo y arena) se encontraron similitudes en las parcelas 1 y 2; así como en 3 y 4. Sin embargo, los resultados de la textura fueron similares en tres de las cuatro parcelas: 1,2 y 4 como franco-arenoso; siendo la parcela 3 de textura franco con mayor proporción de arena en su composición. El pH de las muestras de suelo fue mayor en la parcela 3; en las restantes el pH es similar (Tabla 5).

**Tabla 5.** Composición fisicoquímica de las muestras de suelo de las parcelas en la Reserva Laguna El Tabacal.

Categoría	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Parcela 4
Arena	20,7	25,2	44,3	34,8
Limo	42,7	42,5	31	36,7
Arcilla	36,6	32,4	24,8	28,5
Clase	FAR	FAR	F	FAR
Relación	1:01	1:01	1:01	1:01
pH	4,3	4,1	5	4,5
A.I	4,6	3,8	2,4	5
S.A.I %	84,6	70,3	34,6	75
C.O%	3,1	2,1	4,5	3,7
N.T%	0,43	0,38	0,5	0,45
C.I.C	17,3	13,1	22,6	21,1
Calcio	0,29	1,1	2,8	0,93
Magnesio	0,13	0,21	1	0,29
Potasio	0,16	0,2	0,35	0,41
Sodio	0,25	0,07	0,36	0,05
B.T	0,83	1,6	4,5	1,7
S.B%	4,8	12,1	20	8
Mn	1,6	6,5	1,9	2,4
Fe	223	316	128	180
Zn	1,9	6,8	4	2,6
Cu	1,1	1,1	0,62	0,24
Boro	0,12	0,15	0,16	0,21
Fósforo	11	3,7	11	2,3

La composición de carbono (en porcentaje) de las muestras de suelo de las parcelas fue menor en la parcela 2, mientras que el mayor valor fue en la parcela 3; esta nutriente fue de valor similar en las parcelas 1 y 2. En cuanto al intercambio catiónico de calcio,

magnesio, potasio y sodio la parcela 3 obtuvo el valor más alto. Para los valores de magnesio, hierro y zinc, fue la parcela 2 en donde se observaron los mayores valores.

#### 4.3.2. Hojas.

En cuanto a la composición de calcio fue mayor en la parcela 1 y menor en la 3. Los valores de nitrógeno, magnesio, cobre, zinc y fósforo fueron similares para las hojas en todas las parcelas. Los elementos hierro y potasio estuvo en menor proporción en la parcela 4. Los elementos manganeso, cobre y boro fueron similares entre las parcelas 1 y 2 así como entre 3 y 4 (Tabla 6).

**Tabla 6.** Composición química de las muestras de hojas de las parcelas en la Reserva Laguna El Tabacal.

<b>Categoría</b>	<b>Parcela 1</b>	<b>Parcela 2</b>	<b>Parcela 3</b>	<b>Parcela 4</b>
Calcio	1,2	0,88	0,7	0,92
Magnesio	0,42	0,32	0,36	0,42
Potasio	1,2	1,7	1,4	0,74
Fosforo	0,15	0,2	0,15	0,1
Nitrógeno	2,1	2,8	2,7	2,2
P.W	9,1	8,6	9,3	9,3
Manganeso	152	178	66	69
Hierro	489	423	553	157
Zinc	20	15	23	23
Cobre	12	13	11	10
Boro	32	29,9	54,3	52,5

### 4.3.3. Hojarasca.

Los valores de potasio y fósforo fueron menores y el elemento boro se presentó en mayor proporción en la parcela 4. En la parcela 1 los elementos manganeso, hierro, zinc y boro fueron menores comparados con las demás parcelas. La parcela 1 contiene en sus muestras mayores niveles de nitrógeno que el resto de las muestras. En la parcela 3 hay mayor cantidad de magnesio (casi el doble) y zinc que aquellos en las demás muestras, presenta menor cantidad del elemento cobre (Tabla 7).

**Tabla 7.** Composición química de las muestras de hojarasca de las parcelas en la Reserva Laguna El Tabacal.

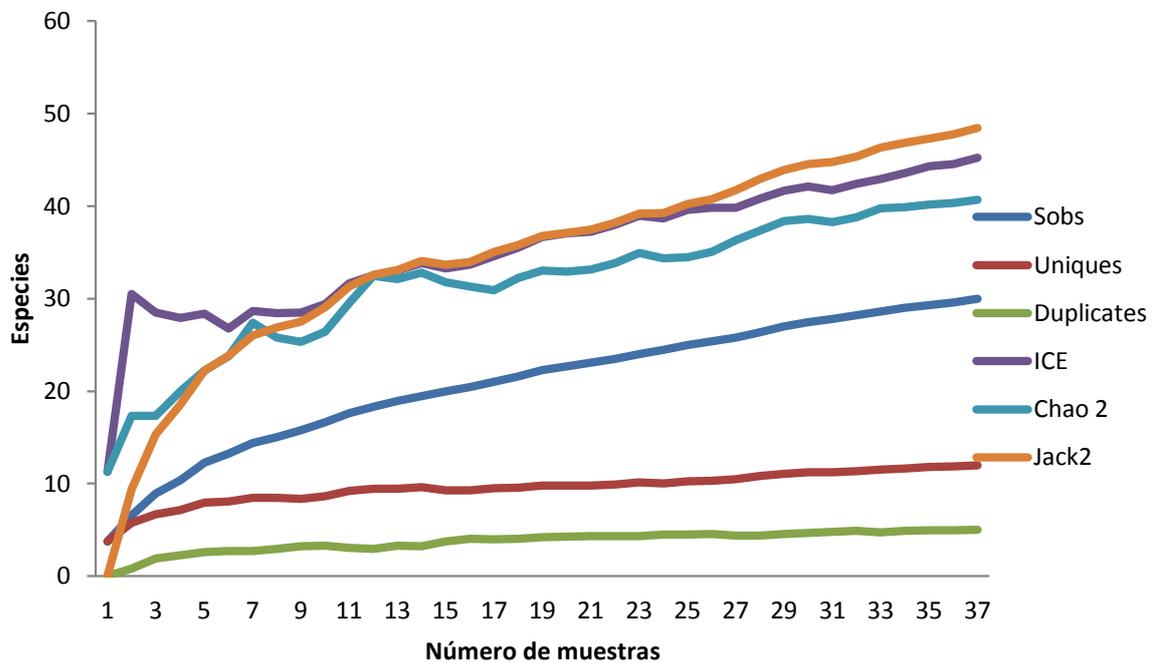
Categoría	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Parcela 4
Calcio	1,1	1,5	1,5	0,87
Magnesio	0,24	0,28	0,49	0,27
Potasio	0,55	0,57	0,53	0,38
Fósforo	0,09	0,08	0,07	0,04
Nitrógeno	1,6	0,11	0,11	0,11
P.W	9,4	10,4	10	6,2
Manganeso	139	290	157	695
Hierro	246	304	459	657
Zinc	26	35	56	30
Cobre	10	13	9	10
Boro	39,4	51,6	50,8	82,8

### 4.4. Diversidad de hormigas en la Reserva Laguna El Tabacal.

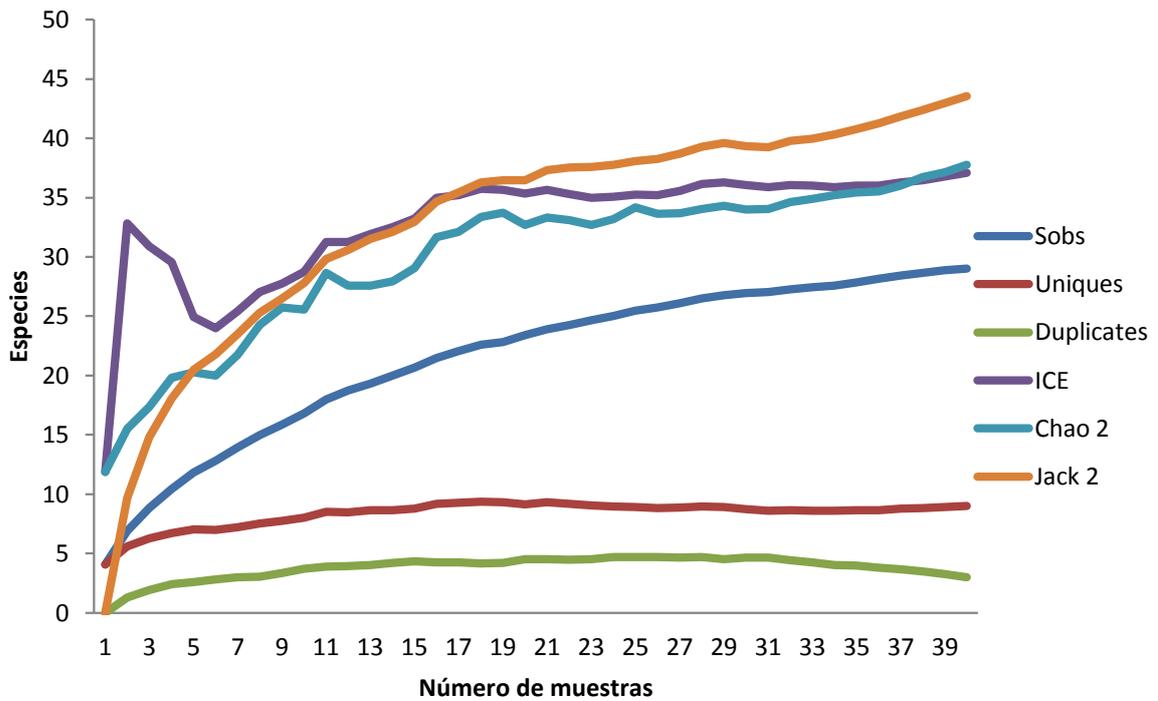
Se capturaron hormigas pertenecientes a 54 morfoespecies y 33 géneros pertenecientes a las subfamilias: Myrmicinae presentó mayor representación con 8 especies, le siguieron Formicinae con 6, Ponerinae con 3, Dolichoderinae y Ectatomminae; Ectatomminae, Leptanilloidinae y Pseudomyrmecinae con un género. Los géneros con mayor número de individuos fueron *Solenopsis*, *Pheidole* y *Crematogaster*

pertenecientes a la subfamilia Myrmicinae. El género *Leptanilloides* se registró en alturas menores a 3000 metros sobre nivel del mar (Fernandez 2003) (Anexo 29).

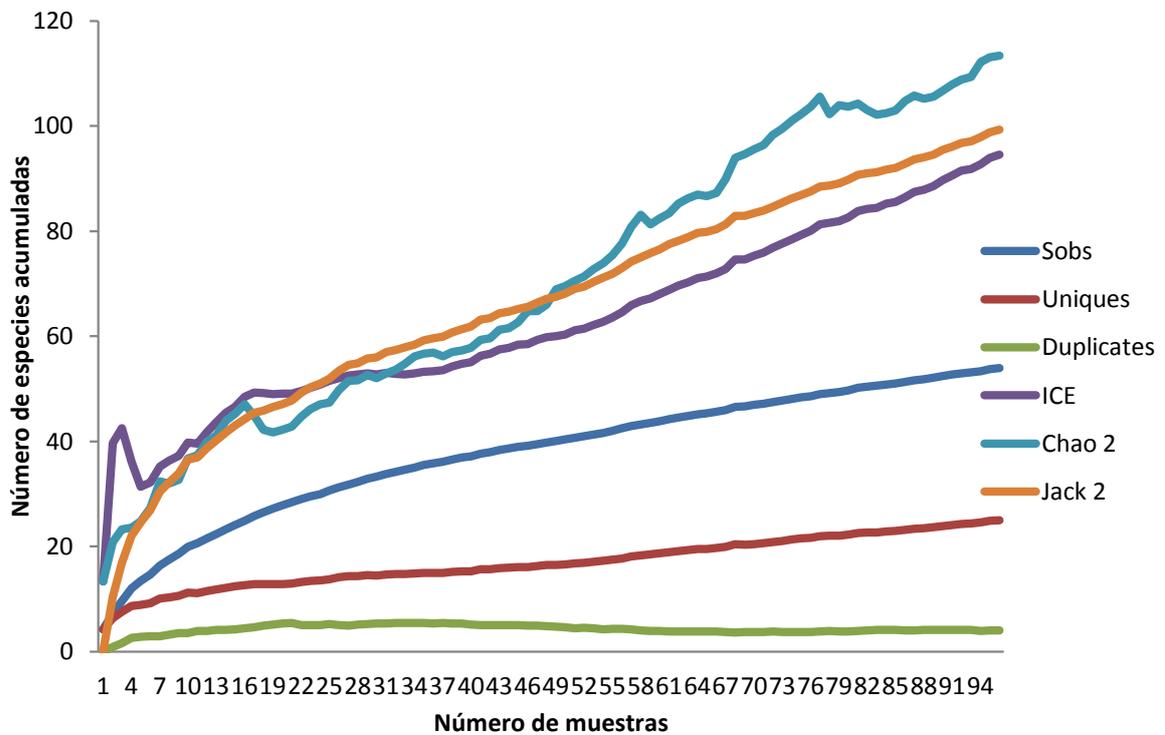
Los valores estimados de riqueza para el estrato rasante (trampas pitfall) de toda el área de estudio arrojó que con el esfuerzo de muestreo se colectaron entre 62-74% (Figura 14), para trampas mini Whinkler entre 65-76% (Figura 15) y para todos los métodos entre 50% (Figura 16). La abundancia de las especies se ajustó a una distribución serie logarítmica normal (Magurran 2004). Las parcelas no comparten especies exclusivas de acuerdo al coeficiente de similitud de Bray-Curtis (menor del 70% entre todas las parcelas).



**Figura 14.** Curva de especies capturas en trampas pitfall



**Figura 15.** Curva de acumulación de especies capturadas en trampas mini Whinkler.



**Figura 16.** Curva de acumulación de especies capturadas por muestras.

Los gremios de hormigas encontrados son especialmente dominantes omnívoras y oportunistas del suelo, en el que se encuentra los géneros *Solenopsis*, *Pheidole*, *Crematogaster* y *Camponotus* y algunos gremios de predadoras grandes epígeas y arbóreas pequeñas son menos frecuentes (Anexo 29 al 33). El índice de diversidad de Shannon en las parcelas fue similar, mientras que el índice de Simpson para equidad fue mayor para la parcela 3 y menor en la parcela 2 (Tabla 8).

**Tabla 8.** Índice de diversidad Shannon e índice de equidad Simpson para parcelas

Index	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Parcela 4
Shannon J'	0.843	0.853	0.896	0.863
Simpsons Diversity (D)	0.068	0.089	0.065	0.07
Simpsons Diversity (1/D)	14.813	11.246	15.285	14.202

#### **4.5 .Identificación de las especies asociadas *Cecropia-Azteca*.**

##### **4.5.1. Determinación taxonómica de *Cecropia mutisiana*.**

Todos los árboles colectados en la Reserva Laguna El Tabacal fueron identificados como *Cecropia mutisiana*. Esta especie se registra para Colombia en el valle del alto Magdalena en bosques secundarios, con distribución de 800 a 1800 metros de altitud; sin embargo existen registros en tierras bajas (500-200 m de altitud) en Caldas. En Cundinamarca se ha registrado para Fusagasugá, San Francisco, La Mesa y Melgar entre otras localidades (Berg & Franco-Roselli 2005). Los árboles de *Cecropia mutisiana* presentan entre 12 a 20 metros de altura, las hojas presentan lámina subcorácea, ápices redondeados, superficie escabrosa con indumento aracnoideo y triquillos fusionados. Las inflorescencias estaminadas presentan pedúnculo de 5-10 cm y espata (8-18 cm) de color vino tinto (Figura 17). Las inflorescencias pistiladas se caracterizan por estar en pares o solitarias y espata (10-13 cm).



**Figura 17.** Fotografías de inflorescencias de *Cecropia mutisiana* (A) Inflorescencia pistilada, (B) Inflorescencia estaminada

#### **4.5.2. Determinación taxonómica de *Azteca* spp. asociada a *Cecropia mutisiana*.**

Se identificaron 5 reinas extraídas de árboles de *Cecropia*, de las cuales se realizaron 2 montajes en seco para la determinación taxonómica. La identificación de 4 reinas está relacionada con un complejo de especies pertenecientes al complejo *Azteca xanthochroa* y una reina identificada como *Azteca alfari*.

El término complejo es usado para grupos de organismos fenéticamente similares los cuales: 1) El rango de variación del carácter es amplio que típicamente es observado en una única especie; 2) La variación del carácter es al menos parcialmente discontinuo, sugiriendo múltiples especies; y 3) La discontinuidad es geográficamente inestable (complejo *Azteca pittieri*) o no hay suficiente material para evaluar su estabilidad (complejo *Azteca nigricans*) (Longino 1996).

En *A. xanthochroa* las reinas son de color naranja uniforme, o de color base naranja con oscurecimiento en el centro de la cabeza y extremidades (Figura 18A). La taxonomía del complejo aún está en investigación, puesto que las disyunciones en la distribución y la variación geográfica causan confusión en el nivel taxonómico de las especies. Las trabajadoras y reinas del grupo de la especie *A. alfari* se puede distinguir de todas las demás especies obligadas a la *Cecropia* por la ausencia de setas erectas en el escapo y

tibia. La reina es relativamente pequeña en comparación con otros grupos de especies (Figura 18B). La cabeza es levemente mas larga que ancha y el borde posterior es tan redondeado como aplanado, nunca demasiado recto o angulado.



**Figura 18.** Especies de *Azteca* encontradas en *Cecropia mutisiana*. (A) Fotografía de la cabeza de *Azteca xanthochroa*, (B) Fotografía parcial de *Azteca alfari*.

#### **4.6. Características morfológicas (volumen domatios y cuerpos mullerianos) en *Cecropia mutisiana*.**

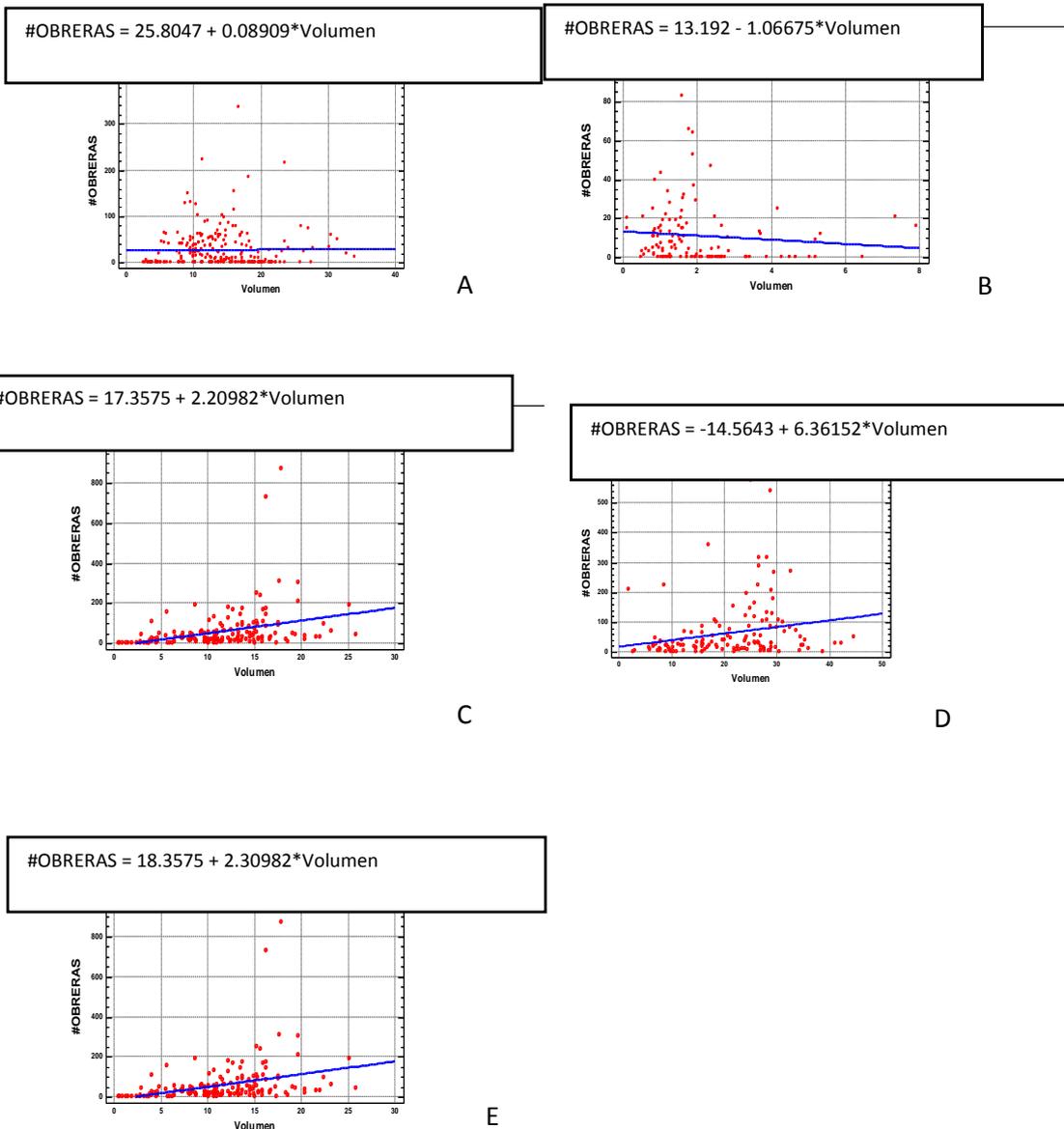
La disección de 5 árboles permitió conocer los medios del volumen de domatios y número total de cuerpos mullerianos, además el número de obreras (Tablas 9 y 10). La matriz de correlación arrojó correlación lineal entre pares de variables: Volumen medio de domatios y número total de obreras en el árbol ( $r=0,8$ ), seguido de la relación de variables entre volumen medio de domatios con la altura del árbol ( $r=0,7$ ), sin embargo no se comprobó la relación entre tamaño del árbol (altura y DAP) y cuerpos mullerianos. Para cada árbol se realizó una regresión simple, no se presentó tendencia (Figura 20, Anexos 25 al 39).

**Tabla 9.** Resultados de la disección de árboles: valores medios del volumen de domatios, número total de cuerpos mullerianos, número total de obreras, altura y DAP de los árboles.

Árbol	Volumen (cm <sup>3</sup> )	Cuerpos mullerianos	Obreras	Altura (m)	DAP (cm)
1Parcela 2	14,03	6	6466	8,1	3,5
2 Parcela 2	20,72	19	8651	6,7	4,14
1 Parcela 3	1,99	194	1273	3,9	4
2 Parcela 3	12,46	460	5089	6,1	4,13
1 Parcela 4	11,45	297	9259	6,9	3,18

**Tabla 10.** Matriz de de correlación de Pearson entre variables: cuerpos mullerianos, DAP, número de obreras, volumen medio de domatios y altura total del árbol.

	Cuerpos mullerianos	DAP	Obreras	Volumen	Altura
Cuerpos mullerianos	1				
DAP	0.0633	1			
P	0.9195				
Obreras	-0.1869	-0.4543	1		
P	0.7634	0.4421			
Volumen	-0.3571	0.0738	0.8030	1	
P	0.5552	0.9061	0.1018		
Altura	-0.3372	-0.4970	0.7764	0.7392	1
P	0.5789	0.3943	0.1226	0.1535	

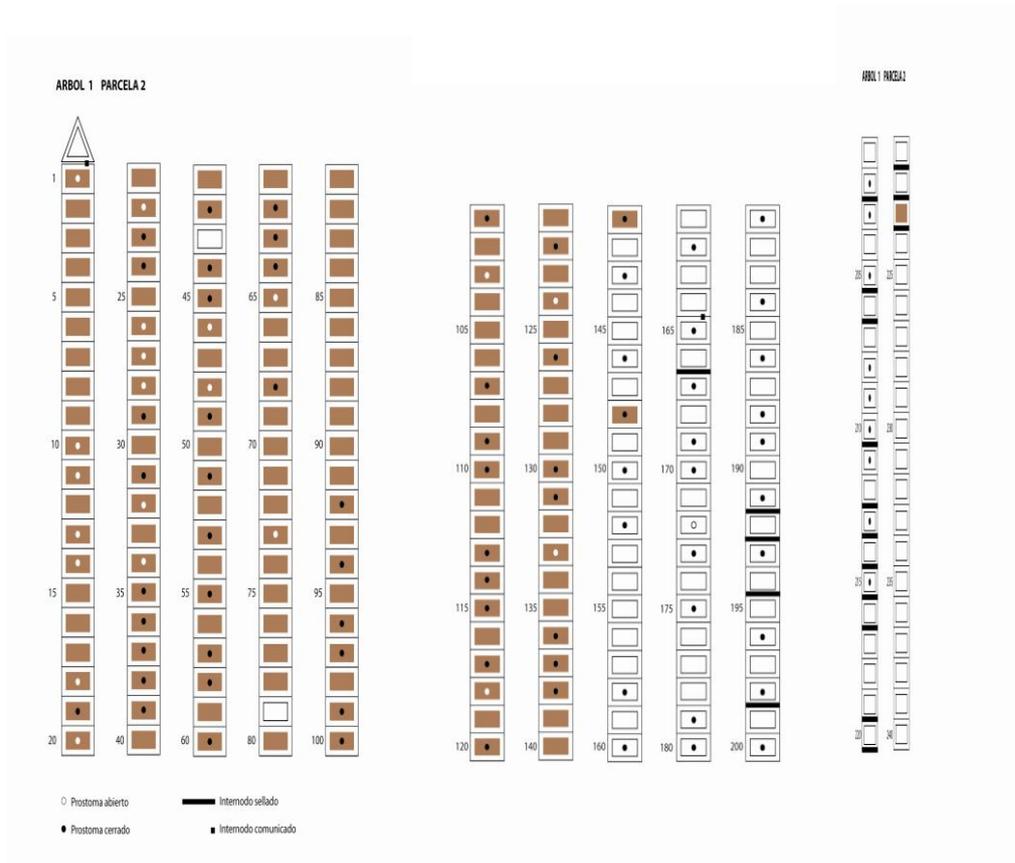


**Figura 19.** Regresión entre el volumen de los domatios y el número de obreras encontrados en los mismos. A) Árbol 1 parcela 2, B) Árbol 1 parcela 3, C) Árbol 1 parcela 4, D) Árbol 2 parcela 2 y E) Árbol 2 parcela 3.

#### **4.6.1. Análisis por internodos de los árboles disectados**

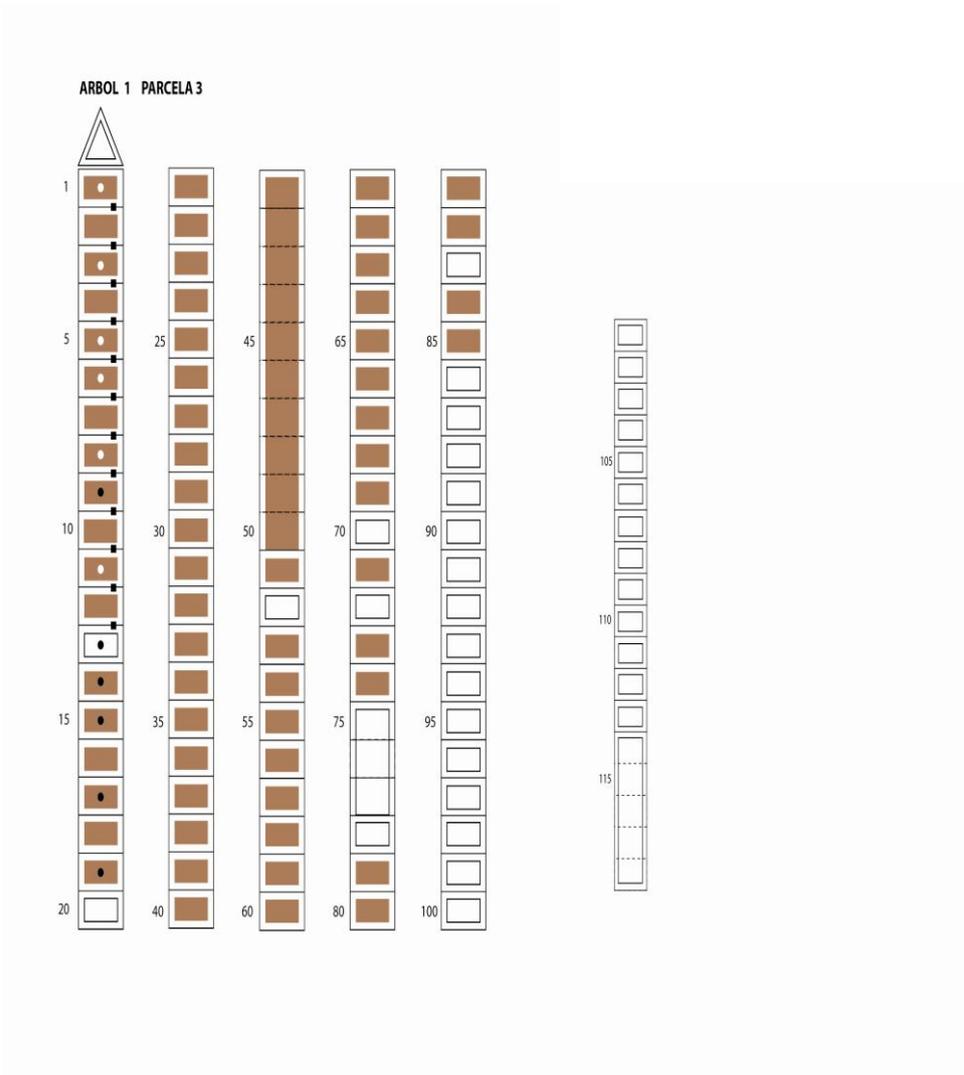
La disección de los árboles permitió observar el contenido de los domacios, la existencia de prostomas abiertos y cerrados, las interconexiones u obstrucciones entre domacios. Al igual que la distribución de hormigas y otros insectos dentro del árbol. Los prostomas abiertos son más frecuentes en la parte alta del árbol, incluso algunos domacios tienen múltiples prostomas

El árbol 1 de la parcela 2 presentó 240 domacios. De los cuales del 1 al 166 estaban sin interrupción, a pesar de tener vía libre en todo este tramo solo se hallaron hormigas desde el domacio 1 hasta el 148 (estando vacíos los domacios 43, 79, del 142 al 146, y del 148 al 166). El tramo comprendido entre el 167 (luego de la primera obstrucción) y el 191 no presentaron obstrucciones y aunque contaban con un prostoma abierto en el 172 todos estaban vacíos. Del domacio 192 hasta el 222 se presentaron múltiples obstrucciones, todos los domacios vacíos y ninguno de los prostomas abierto. En el domacio 223 se encontraron hormigas a pesar de no estar conectado ni tener prostoma (posiblemente quedaron atrapadas al cerrarse antiguas conexiones). Del 224 en adelante no se presentaron prostomas ni conexiones (Figura 20).



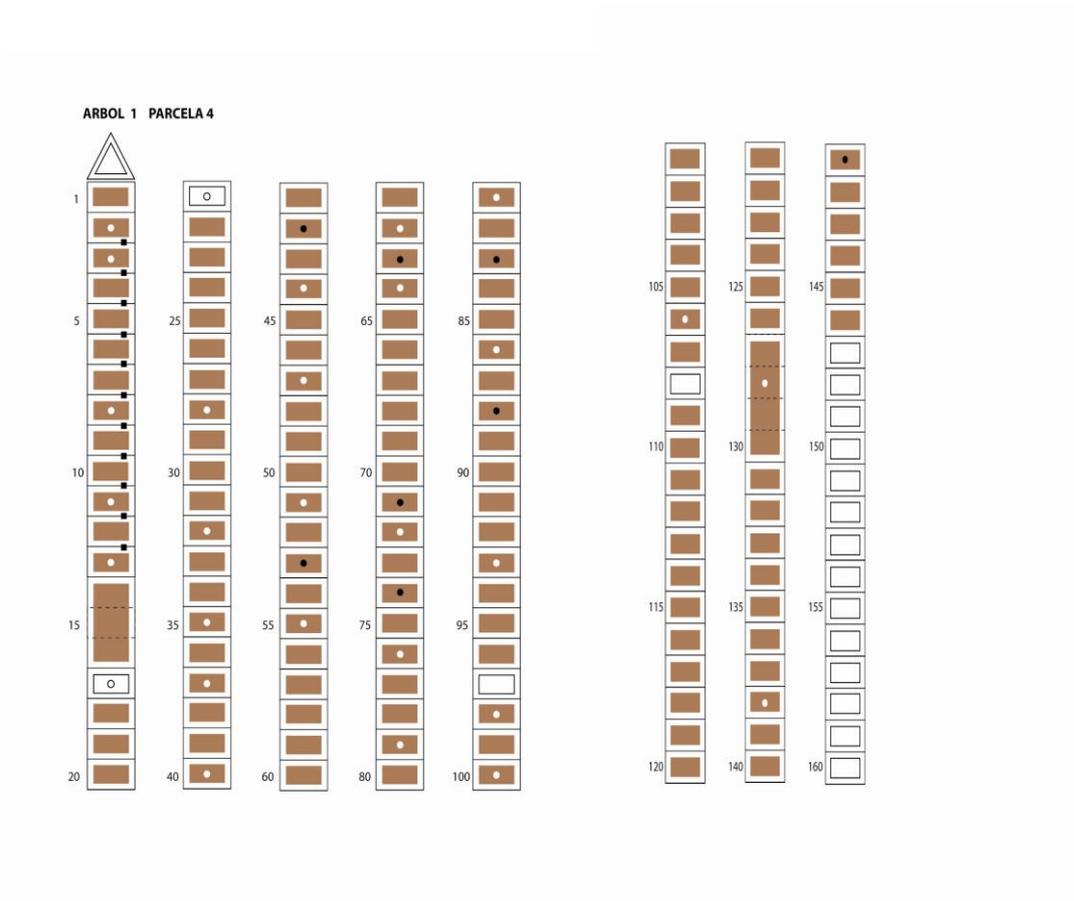
**Figura 20.** Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 2.

El árbol 1 parcela 3 presentó 118 domacios todos interconectados, se encontraron hormigas entre el 1 y el 85, los domatios vacíos en este tramo fueron los número 13, 20, 52, 70, 72, del 75 al 78 y el 83. El último prostoma abierto se encontraba en el domacio 11 y el último prostoma cerrado el 19. Se encontraron series de domacios totalmente conectados del 41 al 50, del 75 al 77, y del 114 al 118 (comúnmente la interconexión entre los domatios fue parcial) (Figura 21).



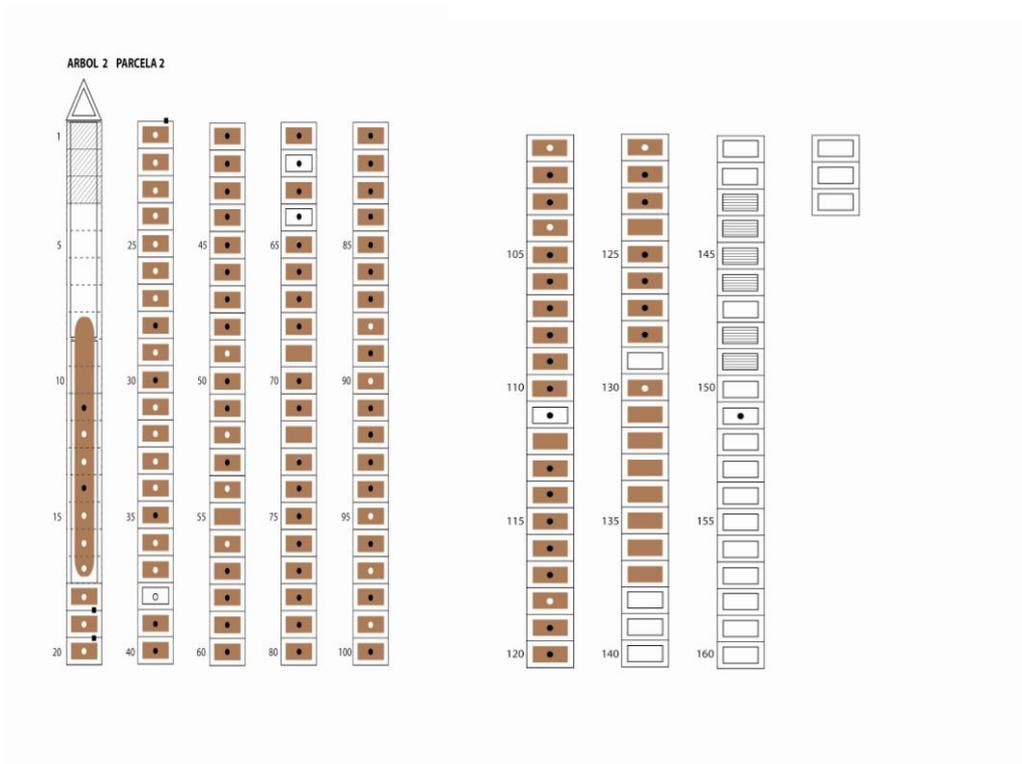
**Figura 21.** Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 3.

El árbol 1 de la parcela 4 presentó 160 domacios todos interconectados, se encontraron hormigas entre el 1 y el 146, con domacios vacíos en los números 17, 21, 97 y 108. El último prostoma abierto estaba en el 138 y el último cerrado en el 141 (Figura 22).



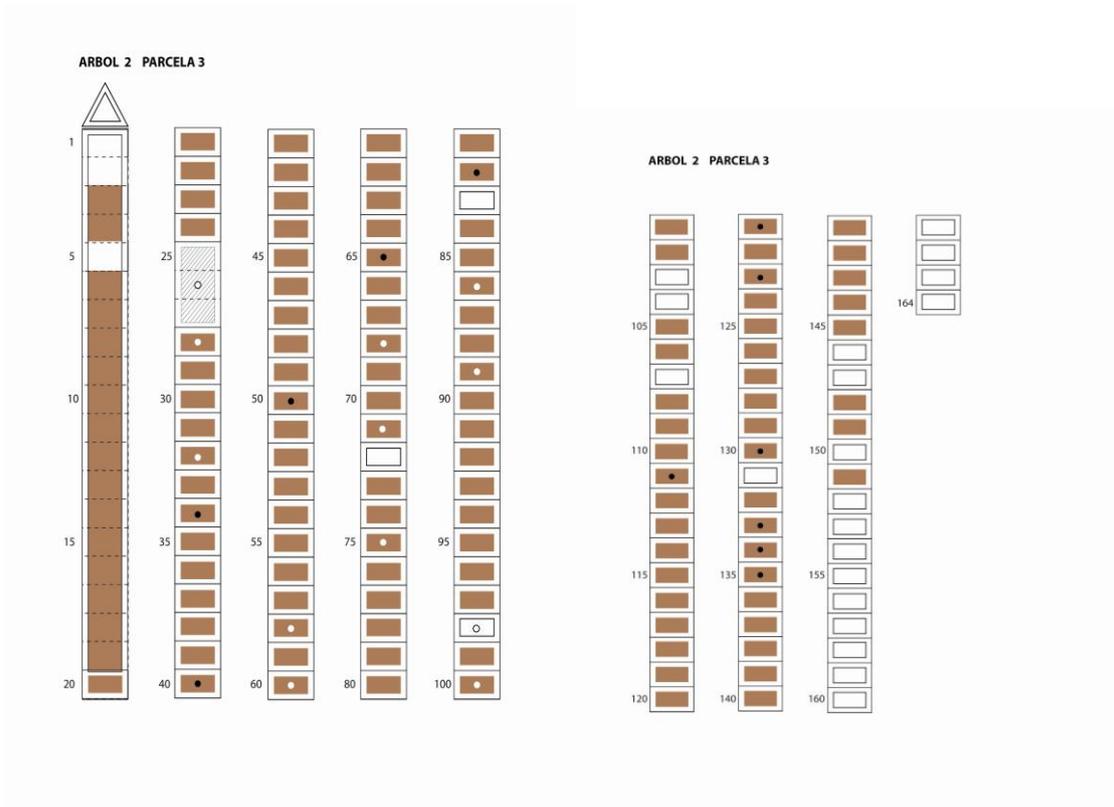
**Figura 22.** Representación longitudinal de los internodos del árbol 1 Parcela 4.

El árbol 2 de la parcela 2 se presentaron 163 domacios. Los tres primeros domacios estaban totalmente rellenos de tejido calloso que el árbol produjo para subsanar los daños causados por el ataque de un ave. Los domacios del 4 al 17 estaban totalmente conectados aunque los 4, 5, 6 y 7 estaban vacíos, entre el 8 y el 137 se encontraron hormigas, los domacios vacíos 38, 62, 64, 111 y 129 estaban vacíos. El último prostoma abierto estaba en el 130 y el último cerrado en el 151. Otros domacios rellenos fueron los números 143 al 146, 148 y 149. Del 150 en adelante todos estaban vacíos (Figura 23).



**Figura 23.** Representación longitudinal de los internodos del árbol 2 de la Parcela 2.

El árbol 2 de la parcela 3 presentó 164 domacios, del 1 al 19 estaban totalmente interconectados aunque los números 1, 2 y 5 estaban vacíos. Se encontraron hormigas entre el 3 y el 151. Los domacios 25, 26 y 27 estaban vacíos y casi rellenos por completo de callosidad aunque el 26 presentaba un prostoma abierto. El último prostoma abierto era el del domacio 98 y el último cerrado el del 135 (Figura 24).

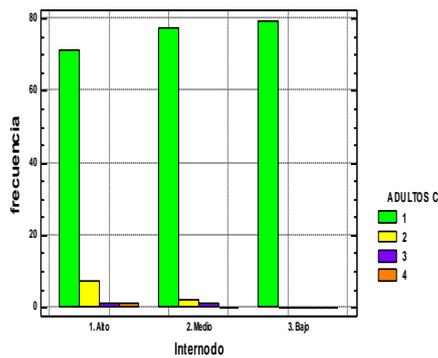


**Figura 24.** Representación longitudinal de los internodos del árbol 2 Parcela 3.

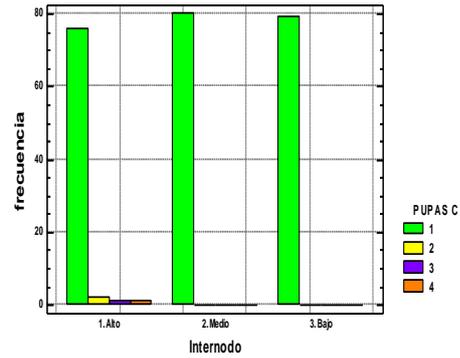
#### 4.6.2 Número de hormigas en los domacios.

Se contó y analizó el número de hormigas encontradas en los domacios de acuerdo a su estado de desarrollo (huevo, pupa y adulto) para cada árbol disectado. Se categorizaron los internodos como alto, medio y bajo de acuerdo a su posición en el árbol. Además se establecieron rangos de acuerdo con la cantidad de hormigas.

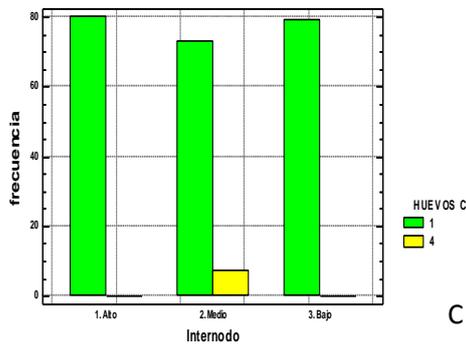
En el árbol 1 de la parcela 2 se encontró mayor número de adultos en los internodos altos y medios (categoría 2 y 3), mientras que los internodos bajos y medios presentaron menor cantidad de adultos. El mayor número de pupas se registra en los internodos altos, y muy pocas en internodos medios y bajos. Los huevos están ubicados en la parte media del árbol, junto con la reina (Figura 26 Anexo 40).



A



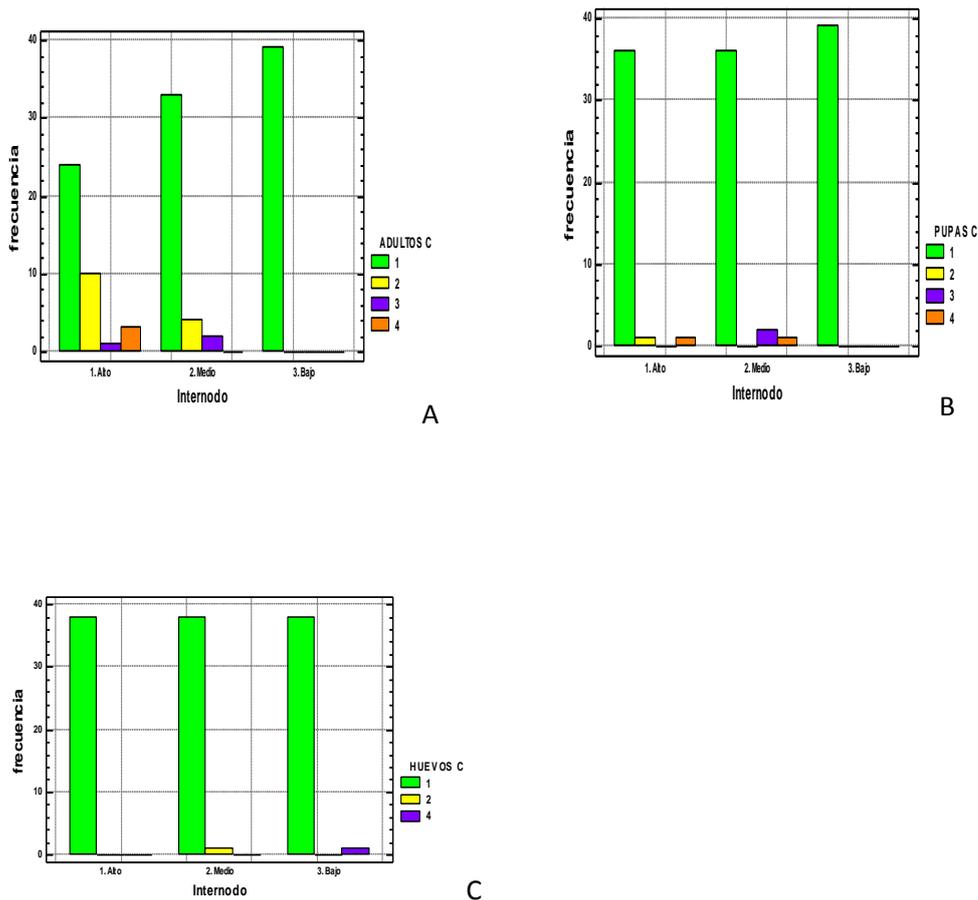
B



C

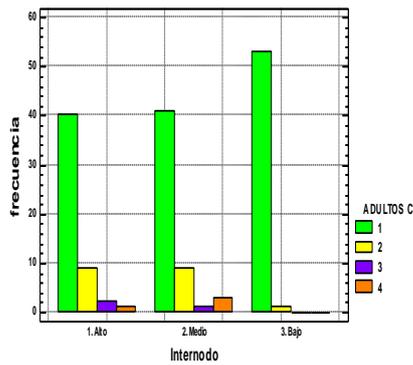
**Figura 25.** Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferente estado de desarrollo en el árbol 1 de la Parcela 2. A) Adultos, B) Pupas y C) Huevos

En el árbol 1 de la parcela 3 se encontró mayor número de adultos en los internodos altos y medios (categoría 3 y 4), mientras que los internodos bajos y medios presentaron menor cantidad de adultos. El mayor número de pupas se registró en los internodos altos y medios, y muy pocas en internodos bajos. Algunos huevos estaban ubicados en la parte media del árbol y la mayor parte en los internodos bajos, junto a la reina (Figura 27, Anexo 41).

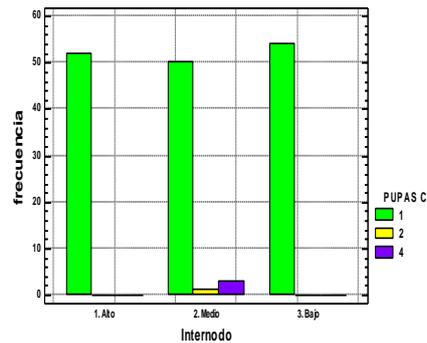


**Figura 26.** Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferente estado de desarrollo en el árbol 1 Parcela 3. A) Adultos, B) Pupas y C) Huevos

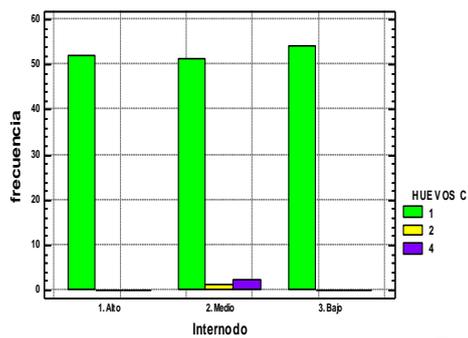
En el árbol 1 de la parcela 4 se encontró mayor número de adultos en los internodos altos y medios (categoría 3 y 4), mientras que los internodos bajos y medios presentaron menor cantidad de adultos. El mayor número de pupas se registraron en los internodos medios, y muy pocas en internodos altos y bajos. Los huevos estaban ubicados en la parte media del árbol, junto a la reina (Figura 28, Anexo 42).



A



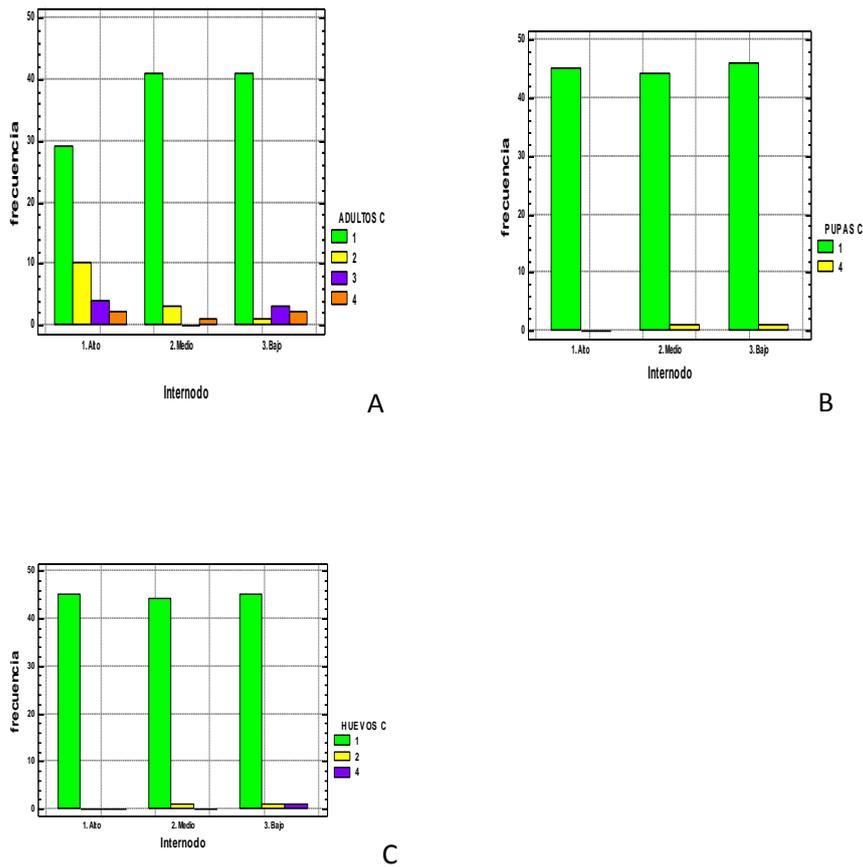
B



C

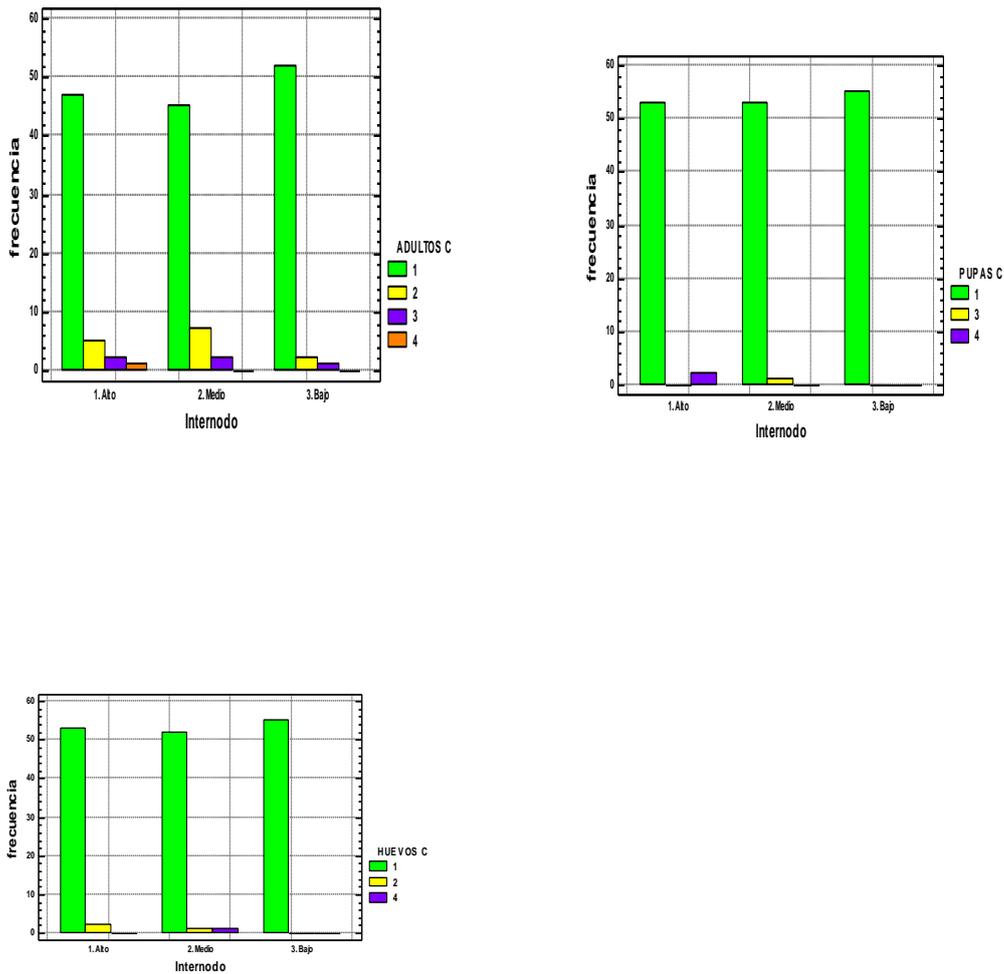
**Figura 27.** Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferente estado de desarrollo en el árbol 1 de la Parcela 4. A) Adultos, B) Pupas y C) Huevos

En el árbol 2 de la parcela 2 se encontró que los adultos se distribuían en todo el árbol, en mayor número en internodos altos y bajos (categoría 3 y 4), mientras que los internodos bajos y medios presentaron menor cantidad de adultos. El mayor número de pupas se registró en los internodos medios y bajos. La mayor parte de los huevos estaban ubicados en la parte baja del árbol, junto a la reina (Figura 29, Anexo 43).



**Figura 28.** Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferente estado de desarrollo en el árbol 2 de la Parcela 2. A) Adultos, B) Pupas y C) Huevos

En el árbol 2 de la parcela 3 se encontró que los adultos se distribuían en todo el árbol, en mayor número en internodos altos (categoría 3 y 4). El mayor número de pupas se registró en los internodos altos y medios. La mayor parte de los huevos estaban ubicados en la parte media y alta del árbol, junto a la reina (Figura 30, Anexo 44).



**Figura 29.** Representación por categorías del número de individuos de hormigas en diferente estado de desarrollo en el árbol 2 Parcela 3. A) Adultos, B) Pupas y C) Huevos

#### 4.6.3. Observaciones de campo de la asociación *Cecropia- Azteca*

Algunos árboles sufren ataques por aves en los internodos apicales posiblemente atraídos por la presencia de hormigas que habitan y patrullan este sector, aunque el árbol logra sellar estas aberturas, el proceso no es suficientemente veloz como para impedir la entrada de insectos más grandes (cucarrones y hormigas grandes). Los

ataques se pueden repetir y es por eso que los árboles muestran signos de distintas épocas (Figura 31).

El árbol produce gran cantidad de tejido para tapar estas aberturas dejando un espacio reducido para la circulación de las hormigas.

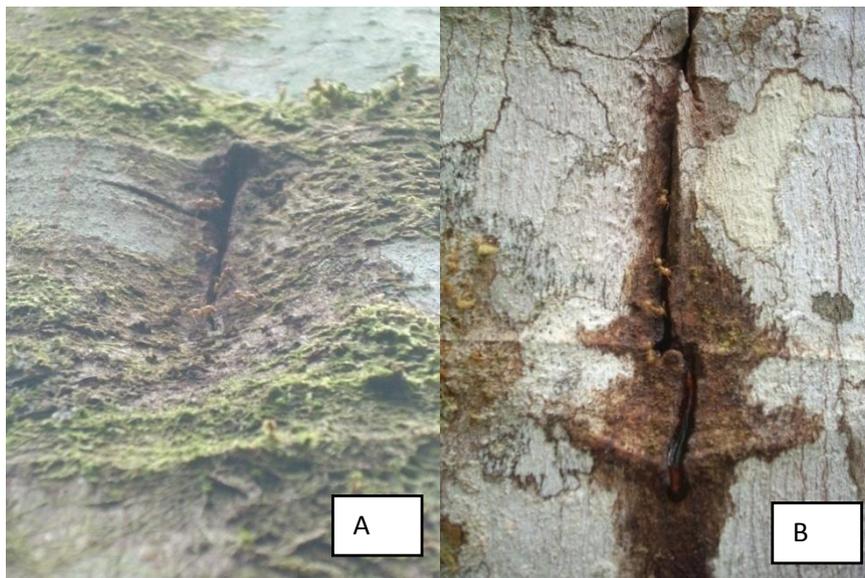


**Figura 30.** Fotografías de daño en la parte apical de los árboles de *Cecropia mutisiana*

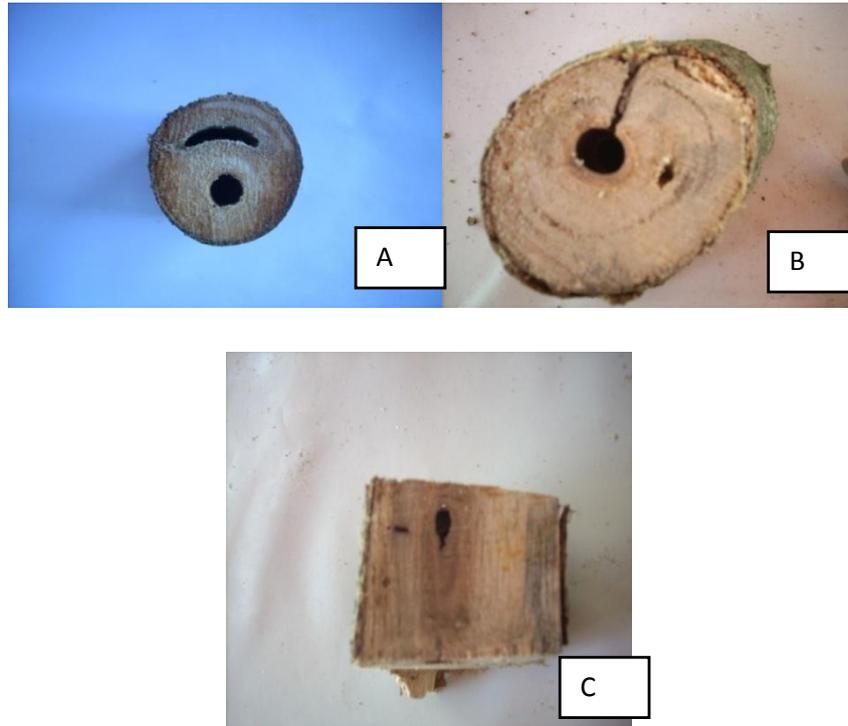
En algunos de los domacios se encontraron restos de otros insectos traídos por las Aztecas al interior del árbol, estas recamaras parecían estar especialmente dedicada a la acumulación de los mismos. Aunque durante el día no se observaron Aztecas forrajeando fuera del árbol, otros estudios han observado que *Azteca* sp. sale de noche avanzando por las copas de los árboles sin necesidad de descender del árbol (Sánchez comunicación personal).

En épocas húmedas las plantas presenta sobre sus tallos musgos y líquenes, usualmente los prostomas abiertos se encuentran en la parte anterior del árbol (parte expuesta al sol y el viento).

Al hacer la disección se encontró una cavidad longitudinal diferente a la cavidad central de los domacios. Dicha cavidad cuyo corte transversal presenta forma de media luna no presentó interrupciones y abarca largos trayectos de área habitada del árbol. Al parecer, estos corredores parecen facilitar el tránsito de las hormigas por el árbol sin tener que pasar por los estrechos orificios en las interconexiones de los domacios. Las hormigas que hacen constante presencia en estos corredores reaccionan masivamente y con mayor velocidad ante posibles amenazas. Es posible que estos corredores también permitan la entrada de un mayor flujo de aire para refrigerar el interior. La entrada es longitudinalmente más amplia que la de los prostomas comunes aunque muy seguramente estas aperturas fueron excavadas aprovechando el total de la hendidura en la que se encuentran los prostomas normalmente (Figuras 31 y 32).



**Figura 31.** Fotografía del prostoma desde la parte exterior del árbol



**Figura 32.** Fotografía del prostoma en internodos disectados.

Se encontró agua en la cavidad del domacio en la parte inferior en los árboles de *Cecropia* y además una especie de cera marrón oscuro similar a la usada por las hormigas para construir los habitáculos en los cuales almacenaban huevos y pupas (Figura 33).



**Figura 33.** Fotografía de un corte del internodo de *Cecropia*, en su interior se observa la cera producida por *Azteca* para almacenar huevos y pupas.

Los únicos herbívoros observados atacando las *Cecropias* habitadas por *Azteca* fueron orugas de mariposas, posiblemente porque las mariposas deposita directamente los huevos sobre las hojas, cuando abandonan el árbol tienden un hilo de seda para descender hasta el suelo. Sin embargo, este ataque no resulta significativo pues las mariposas se reproducen en una época específica y parecen tener preferencia por otro tipo de hojas lo cual se evidencia en la diferencia de área vegetal consumida en las plantas cercanas a *Cecropia* (Figura 34).



**Figura 34.** Fotografía de los herbivoros encontrados sobre *Cecropia mutisiana*.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Asociación *Cecropia mutisiana* y dos especies de *Azteca* en la Reserva Laguna El Tabacal

*Cecropia mutisiana* es un género presente en los Andes Colombianos, se ha registrado en los departamentos de Tolima, Chocó, Caldas y Cundinamarca (Berg & Franco-Roselli 2005). Esta investigación reporta la presencia de *Cecropia mutisiana* en la Reserva Laguna El Tabacal, lo cual puede sugerir que la distribución de la especie abarca gran parte de la cordillera oriental. En lugares como el Valle del Magdalena se ha recomendado para procesos de restauración ecológica la siembra de *Cecropia mutisiana* debido a su altura (entre 12-20 metros), área foliar, alta producción de hojarasca y su tolerancia a la luz (Melo & Vargas 2003).

Debido a las características ecológicas del género *Cecropia* como colonizador de los claros en los bosques, la morfología y dinámica poblacional están relacionadas, al parecer, por diversas variaciones espaciales. En esta investigación, en la Reserva Laguna El Tabacal, los árboles de *C. mutisiana* presentan promedios de altura y diámetro a nivel de pecho (DAP) similares; si se asume que árboles más pequeños son evidencia de una colonización reciente, el resultado de esta investigación no coincide con ese hecho según el análisis de las fotografías aéreas de la cobertura vegetal. Estos resultados sugieren que aunque se presentan variaciones en las condiciones ambientales (escala temporal), así como de nutrientes y pendiente del terreno (escala espacial) no son factores importantes en las características de *Cecropia* (altura y DAP). Algunos estudios han evaluado la influencia de las variaciones espaciales en la dinámica poblacional del género *Cecropia*, entre estos Alvaréz-Bulla *et. al.* (1996) relacionaron las características de los claros de los bosques con la estructura poblacional de *C. obtusifolia*, concluyendo que las condiciones de sitio pueden influir en las características genéticas de los árboles así como la distribución de mismo. La investigación realizada por Cordero (1999) registró la influencia del viento en las características morfológicas de las plantas de *C. schreberiana*, dado que en áreas

protegidas del viento como resultado de la pendiente y árboles altos en la vegetación circundante, esta especie pueden presentar mayor crecimiento y DAP mayores que aquellos que están expuestos al viento. Sin embargo se desconocen los efectos de las variaciones espaciales y temporales en la dinámica poblacional de *C. mutisiana*.

En esta investigación, la población de *C. mutisiana* presentó algunas diferencias en cuanto a la altura, por ejemplo en la parcela 2 algunos árboles alcanzan los 20 metros de altura, esto podría ser explicado por varios factores: 1) La pendiente moderada (27%) del área en donde crecieron; 2) Estos árboles no están expuestos a la acción directa del viento en las tormentas (comunes en la zona de estudio); y 3) La mayor disponibilidad de luz debido a la ausencia de árboles altos de otras especies en esta zona. En la parcelas 3 y 4 pocos árboles alcanzan los 20 metros, a pesar de ser una zona con un mayor tiempo de restauración; puede ser que al estar ubicados en terrenos de alta pendiente sean expuestos al embate del viento y el agua en las tormentas, árboles bajos pueden resistir mejor estas condiciones; una evidencia de este hecho fueron las ramas rotas y árboles caídos de otras especies que se encontraban en las parcelas 3 y 4 luego de las tormentas. Según Cordero (1999) *C. schreberiana* los niveles de nitrógeno es mayor en plantas expuestas al viento, menor altura y DAP, en esta investigación los Sin embargo es necesaria mayor evidencia para comprobar estas hipótesis.

Esta investigación reporta 66 árboles de *Cecropia mutisiana* todos colonizados por hormigas. Además, se observó la colonización de *Azteca* en árboles jóvenes de menos de un metro de altura. Estos resultados contrastan con las observaciones reportadas por Bonato *et. al.* (2003) en la Amazonia Central en donde de 50 árboles de *Cecropia purpurascens*, 32 estaban ocupados por hormigas; además reportan que la colonización de por *Azteca* se presenta en árboles con alturas superiores a 2,5 metros.

## 5.2 Presencia de las especies de *Azteca* en *Cecropia mutisiana*

Esta es la primera vez que se registran en Colombia reinas de *A. xanthochroa* y *A. alfari* en árboles de *Cecropia mutisiana*. Aunque no se encontraron árboles de *Cecropia mutisiana* con más de una reina de *Azteca*, si se encontraron algunos con obreras de *Azteca* sin reina. En los árboles disectados no había machos alados de ninguna de las especies. Se desconoce que otras especies de *Azteca* colonizan *Cecropia mutisiana* (Longino comunicación personal).

Existen diferencias morfológicas entre especies de *Azteca xanthochroa* y aun dentro de una misma especie en relación con su ubicación geográfica. Los cambios en la distribución de esta especie y la variación geográfica causan confusión a nivel taxonómico. Así, las reinas de las tierras altas andinas del tipo local de la subespecie *australis* son casi idénticas a las reinas de México pero su tamaño decrece sustancialmente en las tierras bajas de la Amazonía. Hacia Suramérica la cabeza de la reina se vuelve larga y elongada, con lados muy rectos. La forma de la cabeza de la reina *A. xanthochroa* de las laderas orientales de los Andes y es similar a la de la cuenca amazónica. Cuando las reinas de Costa Rica y las de la Cuenca Amazónica se colocan una junto a la otra, son sorprendentemente diferentes, aunque aún pueden conectarse por una serie continua de caracteres intermedios encontrados en reinas de Suramérica (Longino 1991a). Otros registros de especies simpátricas no descritas aún tomados en los Andes venezolanos y Bolivia, sugieren que hay una diversidad inexplorada de especies relacionadas a lo largo de los trópicos Suramericanos (Longino 1991a). *Azteca xanthochroa* encontrada en la Reserva Laguna El Tabacal presenta coloración naranja uniforme, a diferencia de aquella encontrada en Costa Rica (Longino comunicación personal), cuyo color no es uniforme presentando oscurecimiento en algunas zonas de la cabeza y las extremidades. Estas características sugieren que la especie encontrada en la Reserva Laguna El Tabacal puede ser una subespecie del complejo y que a su vez sus caracteres morfológicos estén influenciados por las variaciones espaciales. En Colombia no existen reportes previos de *Azteca xanthochroa* en *Cecropia*.

La reina de la especie *A. alfari* se puede distinguir de otras especies obligadas de *Cecropia* por la ausencia de setas erectas en el escapo y tibia; su tamaño (es relativamente pequeño en comparación con otras especies); y la forma de la cabeza (es levemente más larga que ancha y el borde posterior es tan redondeado como aplanado, nunca demasiado recto o angulado). *A. alfari* y *A. ovaticeps* son consideradas un complejo taxonómico que difieren en el grado de pilosidad. Este complejo tiene la distribución más amplia de las habitantes obligadas de *Cecropia*, presentándose desde el sur de México hasta Argentina y en varias islas caribeñas. Las dos especies son ampliamente simpátricas, tanto en la escala geográfica como del micro-hábitat (Longino 1991a). En Colombia, Longino (1989) reportó *A. alfari* en la Isla de San Andrés y Providencia, Guajira, Santa Marta y Tolima, no se tienen registros de *A. ovaticeps*; sin embargo es posible que se encuentre en los Andes Colombianos.

La presencia de *A. xanthocrhoa* en 4 de los 5 árboles disectados sugiere una alta tasa de colonización y persistencia de la colonia en los árboles de *Cecropia mutisiana*. La reina de *A. alfari* se registró en la parcela 2, que de acuerdo con el análisis de cobertura vegetal a través de los años (1987-2003) es un área de reciente restauración. Este resultado concuerda con los registros de Longino (1991b) que reporta *A. alfari* en hábitats abiertos y *A. xanthocrhoa* en bosques cerrados. En cuanto al número de obreras, en colonias de *A. xanthocrhoa* es proporcional al tamaño del árbol, aunque en esta investigación no se encontró relación, en árboles mayores de 6 metros se presentó un número de obreras similar (hasta 9000 obreras). El árbol disectado de mayor altura presentó cerca de 6000 obreras de *A. alfari*. Estos resultados no concuerdan con lo reportado por Longino (1991b) según los cuales *Azteca alfari*, (debido al pequeño tamaño de sus reinas) tiene altas tasas de colonización en árboles bajos y en contraste *A. xanthocrhoa* es común en árboles altos. Es necesario realizar más observaciones de árboles de *Cecropia* en los trópicos con el fin de comprobar esta hipótesis.

El número de obreras se relacionó con la especie de *Cecropia* colonizada. Davidson (2005) encontró que las colonias de *A. alfari* presentes en árboles de *Cecropia distachya* presentaban de 2 a 3 veces más obreras que aquellas en *Cecropia ullei*. Muchas colonias

de *Cecropia ullei* mostraron signos de senescencia y 3 de las 9 colonias examinadas no tenían reina y algunas de las 6 restantes tenían poblaciones pequeñas. Se desconoce si existen variaciones en el tamaño de la colonia de las especies de *Azteca* que habitan en *Cecropia mutisiana* (Longino comunicación personal).

### **5.3 Otras especies de hormigas presentes en *Cecropia mutisiana***

En cuanto a las observaciones realizadas en esta investigación, los árboles de *C. mutisiana* presentes en la parcela 2 y 4, mostraron presencia de otras hormigas diferentes a *Azteca* en la parte baja de al menos 3 árboles. Lo cual sustenta las observaciones de Vasconcelos y Casimiro (1997) quienes observaron en árboles altos de *Cecropia* patrones de territorialidad entre *Azteca alfari* y *Camponotus blandus*; la colonia de *Camponotus* usualmente se establece en la parte media del tronco evitando encuentros con *Azteca*, presumiblemente disuadidas por los rastros químicos dejados por *Azteca* en los límites de su territorio (parte alta del árbol).

En la parcela 1 se registraron dos árboles de *C. mutisiana* habitada por dos morfoespecies de *Camponotus* (con reinas y machos alados) y una especie de *Azteca* (sin reina). Al examinar los domacios se encontraron obreras de *Azteca* en todo el árbol (incluso en la zona ocupada por *Camponotus*), mientras que no se observaron *Camponotus* en la parte alta del árbol. La presencia de *Camponotus* sobre *C. mutisiana* pueden ser explicada por varias razones: mortalidad de reinas en los internodos (aunque no se observó en los árboles diseccionados ninguna colonización fallida), baja capacidad de colonización de las reinas de *Azteca* o alta competencia con otras hormigas después de instalada la colonia (Longino 1991b).

#### **5.4 Coccoideos presentes en Colonias de *Azteca***

Las dos especies de *Azteca* encontradas en los árboles de *C. mutisiana* cultivan cóccidos y pseudocóccidos en los domacios. Los cóccidos observados pertenecen a la subfamilia Myzolecaniinae género del grupo Toumeylla, (dos nuevos registros de género para Colombia) y pseudocóccidos de la especie *Dysmicoccus brevipes*. Bailey (1985) observó que las hormigas cuidan tanto a los cóccidos como a sus propios huevos, larvas y pupas, los ponen en sus mandíbulas y los llevan a cualquier rincón en el que puedan estar seguros. En los nidos artificiales las trabajadoras pasan horas atendiendo y acariciando los cóccidos y alimentándose de sus exudados azucarados. Incluso las hormigas excavan huecos en los domacios que permiten a los cóccidos alimentarse, dado que las cavidades medulares están repletas de una capa densa de esclerénquima, este hecho se observó en varios árboles disectados en esta investigación. Además, en árboles ocupados por *Camponotus* se encontraron números cocoideos, lo cual podría sugerir que estas hormigas utilizan recursos de estos insectos, sin embargo no existen reportes al respecto y es necesaria mayor evidencia para esta hipótesis. En las plantas mirmecófilas africanas las hormigas cortan a través del cambium e inducen la formación de callos nutritivos (Heckroth 1998). Los resultados de esta investigación pueden dar un indicio de que las hormigas del género *Azteca* dependen de exudados de cóccidos y pseudocóccidos que satisfacen sus requerimientos nutricionales y sin alimentarse exclusivamente de las sustancias producidas por las plantas de *Cecropia mutisiana*. Es necesario estudiar la relación tritrófica (planta-hormiga-escama) en la cual están ligadas estas especies de la Reserva Laguna El Tabacal.

#### **5.5 Efecto de la variación espacial y temporal sobre la asociación *Cecropia mutisiana* y dos especies de *Azteca***

No se encontró relación entre las condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad relativa y precipitación) y las características morfológicas de *Cecropia mutisiana* (altura y DAP). Diferentes condiciones ambientales provocan cambios en la fenología de *Cecropia*, así por ejemplo, datos obtenidos de la fenología de *Cecropia* en épocas secas

y lluviosas sugieren una correlación entre el régimen de lluvias y los patrones de reproducción; sin embargo, la influencia de las condiciones climáticas sobre los procesos de ramificación y floración han sido poco estudiados para este género (Zalamea *et al.* 2008).

La luz que es un factor intrínseco complejo que afecta todos los fenómenos biológicos, varía en el espacio y en el tiempo en todas las escalas dentro de la Reserva Laguna El Tabacal. Chazdon (1987) recomienda la utilización de estimaciones estadísticas de medias y porcentajes debido a las distribuciones sesgadas en las mediciones de luz en los bosques. Al parecer la combinación de factores abióticos como luz y nutrientes afecta de manera directa las asociaciones planta-hormiga (Kersch & Fonseca 2005).

Un experimento realizado por Folgarait *et. al.* (1994) quienes removieron los cuerpos mullerianos en plantas expuestas a diferentes niveles de luz, diferentes concentraciones de nutrientes y una combinación de nutrientes y niveles de luz; propusieron que las plantas parecen responder mejor a altas concentraciones de nutrientes que a los estímulos de luz, aunque la capacidad para regular los cuerpos mullerianos depende tanto de la luz como de los nutrientes (principalmente nitrógeno). En los resultados de esta investigación los arboles de la parcela 2 (6) reportaron el menor número de cuerpos mullerianos y fue allí donde el análisis del suelo arrojó los valores más altos de magnesio, hierro y zinc; sin embargo los valores de nitrógeno y carbono fueron los menores. El mayor número de cuerpos mullerianos se registró en la parcela 3 (460), en donde se presentaron mayores niveles de carbono y poca concentración de nitrógeno. Estos resultados podrían responder a la pregunta de investigación planteada por la relación existente entre cuerpos mullerianos y condiciones nutricionales, sin embargo es necesario determinar cuáles son requerimientos nutricionales específicos de *Cecropia mutisiana* para comprobar esta hipótesis.

En esta investigación se observaron hongos sobre algunos de los triquillos de plántulas menores a 1 metro, lo cual puede ser explicado por la aparición temprana de caracteres mirmecófilos y baja colonización por *Azteca*, que provoca pérdidas energéticas a las

plántulas, comprometiendo su supervivencia. En *Cecropia* la producción de cuerpos mullerianos es regulada de manera directa por la presencia de hormigas (Janzen 1973, Davidson & Fisher 1991). Experimentos de remoción de cuerpos mullerianos en plantas cultivadas en invernadero bajo condiciones controladas de nutrientes y luz evidenciaron que *Cecropia* economiza recursos cuando los cuerpos mullerianos no son cosechados y su producción aumenta en el caso contrario (Folgarait *et al.* 1994). En esta investigación, el número de cuerpos mullerianos de los árboles disectados no se relacionó con el número de obreras presentes en los mismos, por lo tanto es necesario realizar nuevas observaciones en *Cecropia mutisiana* para validar o rechazar esta hipótesis.

## **5.6 Efecto de las características morfológicas de *Cecropia mutisiana* sobre las especies de *Azteca***

Este trabajo analiza por primera vez en Colombia el volumen de los domatios en asociaciones planta-hormiga. La propuesta metodológica modificada de Andrade (1984) en cuanto a la disección de árboles es efectiva para la recolección de reinas de *Azteca*. A través de esta metodología se pueden analizar los componentes bióticos presentes en los domacios, tanto hormigas como cóccidos y psedocóccidos. Además, la utilización de cloroformo asegura que el análisis del número de las hormigas presentes en los domacios sea correcto.

Los resultados de las disecciones de los árboles concuerdan con lo planteado por Fonseca (1993) quién proporcionó evidencias de que el volumen de los domacios de plantas mirmecófilas restringe el tamaño de la colonia. En esta investigación el número de obreras de *Azteca* en los domatios está relacionado positivamente con el volumen de los domacios ( $r=0,8$ ). Sin embargo es necesario comparar las características de los árboles ocupados por otras especies de hormigas diferentes a *Azteca* puesto que Bonato *et al.* (2003) no encontraron diferencias significativas entre el volumen de los cuerpos mullerianos de plantas colonizadas por *Camponotus balzani* y aquellos ocupados por *Azteca*.

En esta investigación se encontraron diferencias significativas en la temperatura entre la parte baja del árbol y a los 15 metros de altura. McClure *et. al* (2008) encontraron patrones de actividad diarios en *Azteca alfari*. Las actividades comienzan al amanecer y presentan una meseta al medio día; en las tarde se observa mayor actividad debido a la producción de los cuerpos mullerianos. Es posible que los patrones de comportamiento de las hormigas reflejen los cambios ambientales y presenten un patrón diario. En comparaciones realizadas con otras hormigas presentes en *Cecropia*, como el caso de *Camponotus blandus* se encontró que la actividad incrementa gradualmente con un máximo durante el mediodía, evidenciando que *Azteca alfari* es la especie más activa. Es posible que haya recambio general de comportamiento entre especies debido a la variación termica (McClure *et. al.* 2008). Se desconoce si *Azteca* tenga preferencia térmica o un reloj interno relacionado con la producción de los cuerpos mullerianos o un patrón de interacción con hormigas simpátricas a partir de las condiciones ambientales.

En este trabajo no se encontró relación ni en altura y ni el DAP de los individuos de *Cecropia* (5 disecciones) con los cuerpos mullerianos presentes, dado que fueron pocos los individuos en los que se contabilizaron estos últimos obtener, el dato no es concluyente. Se encontraron pocos cuerpos mullerianos disponibles en arboles con colonias numerosas, posiblemente debido a la hora en que fue cortado el árbol (6 de la tarde). Se registraron cuerpos mullerianos dentro de los domacios cercanos a la ubicación de la reina, debido a los altos requerimientos nutricionales de las mismas.

### **5.7 Relación de la diversidad biológica de hormigas con la presencia de las especies de *Azteca* en *Cecropia***

La diversidad de hormigas encontrada en las parcelas no se relacionó con la cobertura vegetal, los índices de similitud indicaron independencia entre las parcelas. Esto puede explicarse por el número de especies únicas encontradas en cada una de las parcelas.

Los gremios encontrados en la Reserva fueron dominantes omnívoros y oportunistas del suelo.

La presencia de hormigas del género *Azteca* en todos los árboles de *Cecropia mutisiana* analizados indican que son altamente dominantes en el dosel. Los géneros *Azteca* y *Dolichoderus* son comunidades dominantes en ambientes cálidos y abiertos por su carácter agresivo (Agosti *et al.* 2000). Se observaron árboles de *Cecropia mutisiana* colonizados por diferentes morfotipos de *Camponotus*, sin embargo la presencia dominante de *Azteca* sugiere que son pocos los árboles no colonizados por esa hormiga. En cuanto a la producción de cuerpos mullerianos por *Cecropia mutisiana*, *Camponotus* no consume cuerpos mullerianos como *Pheidole* y *Solenopsis*.

En cuanto a los cambios en la coberturas vegetales a través del tiempo fueron evidencia de que los claros antropogénicos pueden tener importancia crucial en la ecología actual de las especies de *Cecropia* y su asociación con *Azteca*, investigaciones realizadas por Fáveri y Vasconcelos (2004) han demostrado que las plantas presentes en estos hábitats no necesitan protección biótica dado su baja tasa de herbivoría. Es posible que las condiciones del cambio en las coberturas vegetales por procesos antropogénicos hubiesen podido influir en la baja tasa de herbivoría de los árboles de *Cecropia mutisiana*.

En el caso de las parcelas de investigación cercanas a la Laguna El Tabacal, las condiciones de humedad relativa presentaron diferencias marcadas en contraste con aquellas ubicadas lejos de la Laguna. Sin embargo, la presencia de *Azteca alfari* y de 2 morfotipos del género *Camponotus* en las parcelas 1 y 2 dan indicios de una baja tasa de colonización en esta zona de la Reserva, al menos en árboles de altura media (menos de 6 metros). Otros estudios de la asociación en la rivera de los ríos reportan que en estos lugares aumentan los ataques por parásitos. Es necesario relacionar las tasas de colonización de plántulas de *Cecropia* con la presencia de *Azteca* en la Reserva Laguna El Tabacal.

## 6. CONCLUSIONES

1. Los resultados del meta-análisis arrojaron que la interacción *Cecropia* -*Azteca* están relacionados positivamente con el daño foliar por lo cual con existe relación entre la inversión en defensas químicas y bióticas de la planta, la ocupación de *Cecropia* por otras hormigas provoca pérdidas en la inversión en defensa biótica generando efectos negativos en el meta-análisis en la utilización de los cuerpos mullerianos y ocupación por *Azteca* y las características morfológicas de *Cecropia* permiten la ocupación de los domatios predominantemente por hormigas *Azteca* (efecto positivo) lo cual implica, al parecer posibles coincidencias ecológicas históricas en sus procesos de evolución.
2. Se registraron las especie *Cecropia mutisiana*, *A. xanthochroa* y *A. alfari* en la Reserva Laguna El Tabacal. Además se registraron cóccidos de la subfamilia Myzolecaniinae género del grupo Toumeylla, y pseudocóccidos de la especie *Dysmicoccus brevipes* en los internodos ocupados por *A. xanthochroa* y *A. alfari* en árboles de *Cecropia mutisiana*.
3. No se encontró relación estadística entre las características topográficas del suelo (pendiente) con las características morfológicas del *Cecropia mutisiana* (altura y DAP) en la Reserva Laguna El Tabacal.
4. No se encontró relación estadística entre las condiciones ambientales (luz, temperatura y humedad relativa) y las características morfológicas de *Cecropia mutisiana* en la Reserva Laguna El Tabacal.
5. No se encontró relación entre las características nutricionales y abundancia y tipo de especie de *Azteca* que ocupa *Cecropia mutisiana* en la Reserva Laguna El Tabacal por tanto las especies pueden asociarse en diferentes condiciones espaciales y temporales.
6. Existen diferencias de temperatura entre la parte baja y alta del árbol lo cual puede generar diferentes conductas de forrajeo y defensa por parte de *Azteca*.
7. Se observó colonización por otras hormigas diferentes a *Azteca* en árboles de *Cecropia mutisiana* en la Reserva Laguna El Tabacal. La colonización de otras hormigas en todo el árbol solo se observó en la parcela 1, mientras que en las

parcelas 2 y 4 se presentan otras especies ocupando los internodos bajos del árbol, lo cual sugiere que *Azteca* presenta conductas territoriales.

8. El volumen del domacios está relacionados con número de hormigas de *Azteca* en los internodos de *Cecropia mutisiana*. Sin embargo el número de cuerpos mullerianos y hormigas no presentan relación.
9. Los gremios de hormigas encontrados en la Reserva Laguna El Tabacal fueron dominantes omnívoras y oportunistas del suelo. Los géneros con mayor número fueron *Solenopsis*, *Pheidole*, *Crematogaster* y *Camponotus*. Sin embargo, no se encontró relación entre la diversidad de hormigas con el número de *Azteca* presentes en *Cecropia mutisiana*.

## 7. RECOMENDACIONES

- La metodología propuesta en esta investigación y modificada de Andrade (1984) es útil para la obtención de reinas de *Azteca* y el estudio del volumen de domacios así como la identificación de cóccidos y pseudocóccidos asociados. Sin embargo, es necesario aplicar algún químico al árbol para evitar el deterioro de los insectos si la disección va a tardar más de un día (principalmente en climas cálidos y con alta humedad).
- Realizar numerosas disecciones de árboles de *Cecropia mutisiana* con el fin de identificar las reinas de *Azteca*, cóccidos y pseudocóccidos presentes en los domacios.
- Registrar la cantidad y posición de cóccidos y pseudocóccidos presentes en los internodos de *Cecropia*, puesto que darían evidencia de la dependencia nutricional de las hormigas *Azteca*, y del tipo de relaciones tritróficas presentes en bosques subandinos.
- Realizar experimentos con el fin de conocer los patrones diarios de *Azteca* en *Cecropia mutisiana*.
- Realizar observaciones del número de cuerpos mullerianos y calidad de estos producidos por *Cecropia mutisiana* en condiciones de invernadero y comparar estas características en condiciones de campo.
- Medición de la variable luz en la Reserva Laguna El Tabacal utilizando fotografías de dosel a diferentes intervalos del bosque y radiación fotosintética activa (RFA) por medio de dataloggers o sensores de cuanta.

## 8. BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL, A. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* 1998, **79**(6): 2100-2112.
- AGRAWAL, A. & DUBIN-THALER, B.. Induced responses to herbivory in the Neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential inducing cues. *Behavior Ecology and Sociobiology* 1999, 45: 47-54.
- AGOSTI, D., MAJER, D. J., ALONSO, L.E & SCHULTZ T. R (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press. 2000. 280 pp.
- ALBRECHT, M & GOTELLI, N.J. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecología*, 2001 126: 134-141.
- ALONSO L.E. Spatial and temporal variation in the ant occupants of a facultative ant-plant. *Biotropica* 1998, **30**(2):201-213.
- ALONSO, L. E. Spatial and temporal variation in the ant occupants of a facultative ant-plant. *Biotropica* 1998, **30**(2):201-213
- ALCALDÍA MUNICIPAL DE LA VEGA. Gobernación de Cundinamarca. Maloka, Centro Interactivo de Ciencia y Tecnología. Estudio de prefactibilidad Escenario Pedagógico del Parque Ecológico Laguna El Tabacal, Municipio de La Vega. Cundinamarca 2005: 16-38.
- ALVAREZ- BUYLLA, E. R., CHAOS, A., PIÑERO, D & GARAY, A. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution*. 1996, 50: 1155-1166
- ANDRADE, J. C. Desempenho e distribucao de *Azteca Alfari* (Formicidae) em *Cecropia lyratiloba* Var. Nana (Cecropiaceae) na restinga do recreio dos bandeirantes, Rio de Janeiro. *Atas Soc. Biol.* 1984, 24: 11-15.
- ANDRADE, J. C. & CARUTA, J. P. Associação *Cecropia Azteca* na restinga do Recreio dos Bandeirantes, RJ. *Bradea* 1979, 3(5): 31-33
- ARMBRECHT, I. y CHACÓN-ULLOA, P. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 1999, **31**(4): 646-653.
- ARQNVIST, G & D. WOOSTER. Meta-analysis. Synthesizing research findings in ecology and evolution. *Tree* 1995, 10:236-240.
- BERG, C. Flora de Venezuela. Cecropiaceae. En: Riinia R. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" 2000, 192-212.
- BERG, C. & FRANCO-ROSSELLI, P. Cecropiaceae. En: Harling, G y Andersson, L. (Eds.) *Flora of Ecuador*. 1992: 3-55.

BERG, C. & FRANCO-ROSSELLI, P. Distributional Patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A Panbiogeographic analysis. *Caldasia* 1997, **19** (1-2): 285-296.

BERG, C. & FRANCO-ROSSELLI, P. *Cecropia*. Flora Neotropica Monograph 94. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. 2005, 230 pp.

BEGON, M., HARPER, L. & TOWNSEN, C. Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition. 2006. 752 pp.

BETTIE, A. J. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press. 1985, 182 pp.

BILLICK, I & TONKEL K. The relative importance of spatial vs. temporal variability in generating a conditional mutualism. *Ecology* 2003, **81** (2): 289-295.

BONATO, V., COGNI, R & MARTINS-VENTICINQUE, E. Ant nesting on *Cecropia purpurascens* (Cecropiaceae) in Central Amazonia: Influence of Tree Height, Domatia Volume and Food Bodies. *Sociobiology* 2003, **42** (3):719-727.

BOUCHER, D.H., JAMES, S. & KEELER, K. The ecology of Mutualisms. *Annual Review Ecology and Systematics* 1982, 13: 315-347

BRONSTEIN, J. L. The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica* 1998, **30** (2): 150-161.

BUSTOS, H. J y ULLOA-CHACÓN, P. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva natural Hato viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 1996-1997, 44 (3) y 45 (1): 259-266.

BRYANT, J. I., CHAPIN, F.S & KLEIN D. R. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 1983, **40**:357-368.

COHEN, J. Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences. Second Edition. Lawrence Erlbaum Associates, Inc. 1988: 10-14.

COLEY, P. D. Cost and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia*: 1986, 70:238-241.

COLEY, P. D. Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? En: Clark, D. Dirzo y Fetcher (Eds.) *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Revista de Biología Tropical* 35. Suplemento 1. 1987: 151-164.

COLEY, P. D & BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1996, 27: 305-335.

COLEY, P. D., BRYANT, J. P & CHAPIN III, F. S. Resource availability and plant

antiherbivore defense. *Science* 1985, 230:895-899.

COLWELL, R. K. EstimateS: Statistical Estimation of Species richness and shared species from samples. Version 5. User's Guide and application. 1998, Web site: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

CORDERO R. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in a elfin cloud forest: growth, gas Exchange, arquitectura and stem biomechanics. *Tree physiology* 1999, 19: 153-163.

CLARK, D.A y CLARK, D. B. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. En: Clark, D. Dirzo y Fetcher (Eds.) Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. *Revista de Biología Tropical* 35, suplemento 1. 1987: 41-52.

CLARKE, L.G. *Elementos de Ecología*. Editores Omega. S. A. Barcelona. 1963, 142 pp.

CUSHMAN, J.H. & ADDICOTT, J.F. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualism. En: Huxley CR, Cutter DF (Eds.) Ant-plant interactions. Oxford University Press. 1991: 92-103.

CHACÓN de ULLOA, P y ARMBRECHT I. Estudio de Caso. Las hormigas del ecosistema bosque seco tropical. En: Chaves, M. E y Santamaría , (Eds.) 2006. Informe sobre el avance del conocimiento y la información de la biodiversidad 1998-2004. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia, 2006. Tomo II: 345-352.

CHAZDON, R. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en Bosques Tropicales. *Revista de Biología Tropical*. 1987, 35: 191-196.

DAVIDSON, D. W. Ecological Stoichiometry of ants in a New World rain forest. *Oecologia* 2005, 42:221-231

DAVIDSON D. W & FISHER, B. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regimen. En: C.R. Huxley, D. F Cutter (Eds.) Ant plant Interactions, Oxford University Press. 1991: 289-309.

DAVIDSON D. W & MCKEY, D. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal Hymenoptera Research* 1993, 2:13-83.

DELABIE, J. H., OSPINA, M y ZABALA, G. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En: Fernández, F. (ed.). 2003. Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. Colombia. 2003, 167-180.

DEL VAL, EK y DIRZO, R. Mirmecofilia: las plantas con ejército propio. *INCI* 2004 29 (12): 673-679.

DIRZO, R. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en “Los Tuxtlas, Veracruz. En: Clark, D. Dirzo y Fetcher (Eds.) Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques

- mesoamericanos. *Revista de Biología Tropical* 35, suplemento 1. 1987: 119-131.
- DUARTE-ROCHA, C. F & GODOY-BERGALLO, H. Bigger ant colonies reduce herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia* 1992, 91:249-252.
- FÁVERI, S. B & VASCONCELOS, H.L. The Azteca-Cecropia Association: Are ants always necessary for their host plants? *Biotrópica* 2004, 36(4):641-646.
- FERNÁNDEZ, F. (ed.). Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. Colombia. 2003: 424 pp.
- FERGUSON, B., BOUCHER, D., PIZZI, M., & RIVERA, C. Recruitment and Decay of a Pulse in Nicaraguan Rain Forest Damaged by Hurricane Joan : Relation to Mutualism with *Azteca* ants . *Biotropica* 1995, 27(4):445-460.
- FOLGARAIT, P. & DAVIDSON, D. Antiherbivore defensas of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos* 1994, 71(2):305-320.
- FOLGARAIT, P., JOHSON, H & DAVIDSON, D. Responses of *Cecropia* to experimental removal of Mullerian bodies. *Functional Ecology* 1994, 8:23-28
- FONSECA, C. R. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 1993, 67:473-482.
- FRANCO-ROSSELLI, P. & BERG, C. Distributional Patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A pandiogeographic analysis. *Caldasia*. 1997, 19 (1-2): 285-296.
- FREDERICKSON, M. E. Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia* 2005, 143:387-395.
- FUTUYMA, D.J. *Evolutionary Biology*. Second Edition. State University of New York at Stony Brook, by Sinauer Associates, Inc. 1986. : 27-497
- HALL, L., KRAUSMAN P. & MORRISON M. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 1997, 25: 173-182.
- HECKROTH, H. P., FIALA, B., GULLAN, P. J. IDRIS, A. H & MASCHWITZ, U. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal Tropical Ecology*. 1998, 14: 427-443.
- HERNANDEZ, R., FERNANDEZ, C y BAPTISTA, P. *Metodología de la Investigación*. 1997. México. Mc Graw Hill. 720 pp.
- HOWE, F & WESTLEY, C. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press. 1990: 216 pp.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). *Diccionario Geográfico*

de Colombia. Tomo 2. Corcovada-Lynval and Cove. Tercera Edición. 1996: 1180.

INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). Estudio General de Suelos y Zonificación de tierras. Subdirección de Agrología. Departamento de Cundinamarca. Tomo 2. 2000, 126 pp.

JANZEN, D.H. Dissolution of Mutualism between *Cecropia* and *Azteca* ants. *Biotropica* 1973, 5(1): 15- 28

JOLIVET, P. Interrelationship between Insects and Plants. CRC Press. 1998: 123-142.

KASPARI, M. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. *Oecologia* 1993, 91: 81-99.

KASPARI, M. Testing recourse-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 1993, 76:443-454.

KERSH, M. F & FONSECA, C. R. Abiotic Factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 2005, 86(8):2117-2126.

LEROY C., JAUNEAU, A., QUILICHINI, A., DEJEAN, A & ORIVEL, J. Comparison between the Anatomical and Morphological Structure of Leaf Blades and Foliar Domatia in the Ant-plant *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). *Annals of Botany. Oxford Journals* 2007: 1-7.

LONGINO, J. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. *Biotropica* 1989, 21:126-132.

LONGINO, J. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure, an behaviour. En: C.R. Huxley, D. F Cutter (Eds.) Ant plant Interactions, Oxford University Press. 1991a: 271-288.

LONGINO, J. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. *Journal of Natural History* 1991b , 25:1571-602.

LONGINO, J. Taxonomic Characterization of Some Live-Stem Inhabiting *Azteca* (Hymenoptera:Formicidae) in Costa Rica, with Special Reference to Ants to *Cordia* (Boraginaceae) and *Triplaris* (Polygonaceae). *Journal of Hymenoptera Research* 1996, 5: 131-156.

MCCLURE, M. CHOUTEAU M & DEJEAN A. Territorial aggressiveness on the arboreal ant *Azteca alfari* by *Camponotus blandus* in French Guiana due to behavioural constraints. *Comptes Rendus Biologies* 2008, 331: 663- 667.

MACKAY, W. P & VINSON, S.B. A guide to the species identification of New World ants. *Sociobiology* 1989, 16: 3-47.

MAESTRE, F., ESCUDERO A. y BONET, A. (Eds.). Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Modelos y Aplicaciones. Universidad Rey Juan Carlos. Editorial Dykinson S.L. Madrid. España. 2008: 240 pp.

- MAGURRAN A. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing. 2004: 265 pp.
- MAJER, J.D. Ants: Bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. *Environmental Management* 1983, 7 (4): 375-383.
- MARGALEF, R. Ecología. Editorial Omega. Barcelona. 1995: 524-542
- MAZANCOURT, C., LOREAU, M & DIERKMANN, U. Understanding Mutualism when there is a adaptation to the Partner. *Journal of Ecology* 2005, 93:305-314.
- MELO, O y VARGAS, R. Evaluación Ecológica y Silvicultural de Ecosistemas Boscosos. Universidad del Tolima. CARDER, CORPOCALDAS, CORTOLIMA. 2003. 235 pp.
- MITCHELL, C., TURNER, M & PEARSON, S. Effects of historical land use and forest patch on myrmecochores and ant communities. *Ecology Applications* 2002, 12 (5): 1364- 1377.
- MOLINEIRO, L. M. Análisis de Contingencia de más de dos cualitativas. Asociación de la Sociedad Española para la lucha contra la hipertensión arterial. 2003: 9 pp.
- MOONEY, H. A & GORDON, M. Disturbance and Ecosystems. Springer- Verlag, Berlín. 1983 p. 292.
- MORENO, C. Manual de Métodos para medir la biodiversidad. Universidad Veracruzana. 2001: 49 pp.
- NORMA TÉCNICA COLOMBIANA NTC 4113-4 (Primera actualización). Calidad de Suelo. Muestreo. Parte 4. Guía sobre el procedimiento para la investigación de sitios naturales, seminaturales y cultivados. 2004-04-28: 18 pp.
- NICHOLS, E. LARSEN, T. SPECTOR, S. DAVIS, L. A. ESCOBAR, F. FAVILA, M. AND VULINEC, K. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 2007, 137: 1-19.
- ODUM, P. Ecología. Interamericana. Tercera Edición. México, México D.F. 1987: 340 pp.
- PALACIO, G.E. Clave para los géneros de hormigas de Colombia. Santa Fé de Bogotá. 1998.Sin publicar. Págs 25.
- PALLARIS, K. Modelling the Distribution of *Cecropia* species using GIS based techniques. Implications for Tropical Forest Conservation. Part of an Geography MSc. degree at King's College London. 1998: 71 pp.
- PALMER, T. M., STANTON, M & YOUNG, T. Competition and Coexistence: Exploring Mechanisms that Restrict and Maintain Diversity within Mutualist Guild. *The American Naturalist* 2003, 162: 64-77.

PENN J.D. Coevolution: Host-Parasite. Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group. 2001. [www.els.net](http://www.els.net). Consultado 26 Noviembre 2009.

PEREA, E. y PERÉZ-TORRES, J. Meta-análisis en la interacción *Cecropia* (Cecropiaceae)- *Azteca* (Formicidae: Dolichoderinae). 2008. En publicación.

RICO-GRAY, V. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of Coastal Veracruz, México. *Biotropica* 1993, 25: 301-315.

RICO-GRAY, V., OLIVEIRA, P. S., PARRA-TABLA, V., CUAUTLE, M & DIAZ-CASTELAZO, C. Ant-plant Interactions: Their Seasonal Variation and Effects on Plant Fitness. *Ecological Studies*: 2004, 171: 221-238.

QUEK, S-P., DAVIES, S.J., ITINO, T. & PIERCE, N. Codiversification in an ant-plant mutualism: stem texture and the Evolution of host use in *Crematogaster* (formicidae: myrmicinae) Inhabitants of *Macaranga* (euphorbiaceae). *Evolution* 2004, 58(3):574-570.

RICKSON, F. R. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. *American Journal of Botanic* 1977, **64** (5): 585-596.

ROTH, D., PERFECTO, I & RATHCKE, B. The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 1994, **4** (3): 423-436.

SAMSON, D., RICKART, E & GONZALES, P. Ant diversity and abundance along an Elevation Gradient in the Philippines. *Biotropica* 1997, **29** (3):349-363.

SAGERS, C. L., GINGER, S. M & EVANS, R. D. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ants-plant mutualism. *Oecologia* 2000, 123:582-586

STILING, P. *Ecology: Theories and Applications*. Second Edition. Prentice Hall. Series in the Life Sciences. 1996: 539 pp.

TILMAN, D. & PACALA, S. The maintenance of Species Richness in Plant Communities. En: Ricklefs, R, y D. Schluter (Eds.) *Species diversity in Ecological Communities. Historical and Geographic perspectives*. Chicago Press. Chicago. 1993: 13-25.

VASCONCELOS, H y CASIMIRO, A. Influence of *Azteca alfari* Ants on the Exploitation of *Cecropia* Tree by a Leaf-Cutting Ant. *Biotropica* 1997, **29** (1):84-92.

VAZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA. Dispersal of seeds by animals: effect on light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. En: Estrada, A and Flemming, T. H (Eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrechth. 1986:71-77.

VILLARREAL, H., ALVAREZ, M., CORDOBA, S., ESCOBAR, F., FAGUA, G., GAST. F., MENDOZA. H., OSPINA, M y UMAÑA A.M. Manual de métodos para el

desarrollo de inventarios de biodiversidad. Segunda Edición. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 2006, 236 pp.

WOOD, S.L. *Scolytodes atratus panamensis*. En: Janzen, D. H. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. Chicago. 1983: 236 pp.

YU, D. W & DAVIDSON, D.W. Experimental studies of Species-Specificity in *Cecropia*-ant relationships. *Ecological Monographs* 1997, **67** (3):273-294

ZALAMEA, P., STEVENSON, P. MADRIÑAN, S. AUBERT P-M & HEURET, P.. Growth Pattern and Age determination for *Cecropia Sciadophyla* (Urticaceae). *American Journal of Botany* 2008, **95** (3): 263-271.

ZAR, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Third Edition. Prentice Hall, Inc. United States of América. 662 pp.

## 9. ANEXOS

**Anexo 1.** Levantamiento topográfico y posición geográfica de las parcelas. (A) Sistema de Posicionamiento Global (GPS). (B) Levantamiento topográfico con Estación Total



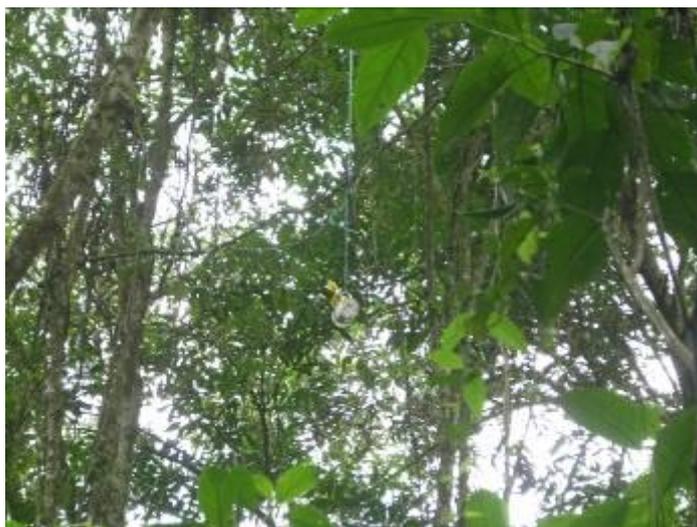
**Anexo 2.** Aparato 4 en 1 marca Lutron LM800 que permite la medición de luz, temperatura, humedad relativa y viento (anemómetro, higrómetro, termómetro y luxómetro)



**Anexo 3.** Pluviómetro marca Lhaura Vet S.A empleado en las distintas parcelas.



**Anexo 4.** Ubicación de datalogger en las parcelas estudiadas.



**Anexo 5.** Imagen de datalogger de temperatura marca Stow Away XTI (Tomado de <http://www.rickly.com/sm/Stowaway.htm>)



**Anexo 6.** Toma de muestras de suelo. A) Excavación para tomar submuestra del suelo. (B) Profundidad del hoyo ara tomar la submuestra del suelo. (C) Homogenización de las submuestras de la parcela.



**Anexo 7.** Trampa pitfall (A) Perforación del hoyo en el suelo para la colocación de la trampa de caída o pitfall. (B) instalación del vaso plástico con agua y alcohol.



**Anexo 8.** Recolección de hojarasca para trampa mini Winkler (A) Toma de hojarasca en un metro cuadrado. (B) La muestra se tamiza con un cernidor de hojarasca. (C) Hojarasca almacenada en bolsa plástica debidamente etiquetada.



**Anexo 9.** Trampa mini Winkler (A) Vista lateral de Trampas Mini-Winkler (B) Vista frontal de Trampas Mini-Winkler.



**Anexo 10.** Trampas de Cebo o Corner (A) Hipogea. (B) Arbórea. (C) Epigea.



**Anexo 11.** Etapa de disección del árbol de *Cecropia* spp. (A) Envolver el árbol con papel vinipel desde la base. (B) Envolver el árbol con vinipel hasta la parte alta. (C) Taladro manual para perforar el tronco. (D) Perforación del fuste de la planta. (E) Inserción del algodón impregnado de cloroformo a través de la perforación. (F) Corte del árbol desde la base.





**Anexo 12.** Ubicación del árbol de *Cecropia* spp. a disectar. (A) Vista de la estación ubicada a 500 metros del lugar de estudio. (B) Colocación del árbol a diseccionar en la zona de estudio.



**Anexo 13.** Disección del árbol de *Cecropia* spp. en la estación experimental. (A) Remoción del vinipel que envuelve el árbol. (B) Conteo de cuerpos mullerianos en los tricomas de la base de los peciolos de *Cecropia* spp. (C) Medición de la longitud del internodo con calibrador convencional. (D) Medición de prostomas presentes en el internodo usando calibrador convencional. (E) Corte con segueta del internodo. (F) Medición del diámetro interno del internodo con calibrador convencional.



**Anexo 14.** Tablas de análisis de varianza para las variables humedad relativa, temperatura y luz.

Número de variables dependientes: 3

Número de factores categóricos: 1

A=Parcela

Número de factores cuantitativos: 0

### **Análisis de Varianza para Humedad Relativa**

<i>Fuente</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Gl</i>	<i>Cuadrado Medio</i>	<i>Razón-F</i>	<i>Valor-P</i>
Modelo	1360.42	3	453.472	4.98	0.0019
Residuo	124138.	1364	91.0103		
Total (Corr.)	125498.	1367			

### **Análisis de Varianza para Luz**

<i>Fuente</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Gl</i>	<i>Cuadrado Medio</i>	<i>Razón-F</i>	<i>Valor-P</i>
Modelo	9.00996E8	3	3.00332E8	38.13	0.0000
Residuo	1.07449E10	1364	7.87749E6		
Total (Corr.)	1.16459E10	1367			

### **Análisis de Varianza para Temperatura**

<i>Fuente</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Gl</i>	<i>Cuadrado Medio</i>	<i>Razón-F</i>	<i>Valor-P</i>
Modelo	128.787	3	42.9289	11.39	0.0000
Residuo	5141.34	1364	3.76931		
Total (Corr.)	5270.12	1367			

## Anexo 15. Estadísticos usados para la variable humedad relativa

### Descriptivos

Humedad\_Relativa

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	344	69.7410	9.06208	.48859	68.7800	70.7020
2.00	344	69.3395	9.43440	.50867	68.3390	70.3400
3.00	340	67.3341	10.11621	.54863	66.2550	68.4133
4.00	340	67.8718	9.52380	.51650	66.8558	68.8877
Total	1368	68.5773	9.58153	.25905	68.0691	69.0855

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Humedad\_Relativa

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
.686	3	1364	.561

### ANOVA

Humedad\_Relativa

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1360.415	3	453.472	4.983	.002
Intra-grupos	124138.068	1364	91.010		
Total	125498.483	1367			

### Pruebas post hoc

#### Comparaciones múltiples

Humedad\_Relativa

HSD de Tukey

(I) Parcela	(J) Parcela				Intervalo de confianza al 95%	
		Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Límite inferior	Límite superior
1.00	2.00	.40145	.72741	.946	-1.4696	2.2725
	3.00	2.40687*	.72955	.005	.5303	4.2834
	4.00	1.86922	.72955	.051	-.0073	3.7458
2.00	1.00	-.40145	.72741	.946	-2.2725	1.4696
	3.00	2.00542*	.72955	.031	.1289	3.8820
	4.00	1.46777	.72955	.184	-.4088	3.3443
3.00	1.00	-2.40687*	.72955	.005	-4.2834	-.5303
	2.00	-2.00542*	.72955	.031	-3.8820	-.1289
	4.00	-.53765	.73168	.883	-2.4197	1.3444
4.00	1.00	-1.86922	.72955	.051	-3.7458	.0073
	2.00	-1.46777	.72955	.184	-3.3443	.4088
	3.00	.53765	.73168	.883	-1.3444	2.4197

\*. La diferencia de medias es significativa al nivel 0.05.

## Anexo 16. Estadísticos usados para la variable luz

### Descriptivos

Luz

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	344	1654.4913	1584.34567	85.42219	1486.4740	1822.5086
2.00	344	2531.2733	2354.57969	126.95043	2281.5739	2780.9726
3.00	340	3117.0618	3153.29383	171.01137	2780.6847	3453.4388
4.00	340	3872.0088	3688.27554	200.02483	3478.5627	4265.4549
Total	1368	2789.6104	2918.78560	78.91492	2634.8029	2944.4179

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Luz

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
40.197	3	1364	.000

### ANOVA

Luz

	Suma de cuadrados	Gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	9.010E8	3	3.003E8	38.125	.000
Intra-grupos	1.074E10	1364	7877492.599		
Total	1.165E10	1367			

### Pruebas post hoc

#### Comparaciones múltiples

Luz

HSD de Tukey

(I) Parcela	(J) Parcela	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
1.00	2.00	-876.78198*	214.00789	.000	-1427.2533	-326.3106
	3.00	-1462.57049*	214.63640	.000	-2014.6585	-910.4825
	4.00	-2217.51754*	214.63640	.000	-2769.6055	-1665.4296
2.00	1.00	876.78198*	214.00789	.000	326.3106	1427.2533
	3.00	-585.78851*	214.63640	.033	-1137.8765	-33.7005
	4.00	-1340.73557*	214.63640	.000	-1892.8236	-788.6476
3.00	1.00	1462.57049*	214.63640	.000	910.4825	2014.6585
	2.00	585.78851*	214.63640	.033	33.7005	1137.8765
	4.00	-754.94706*	215.26308	.003	-1308.6470	-201.2471
4.00	1.00	2217.51754*	214.63640	.000	1665.4296	2769.6055
	2.00	1340.73557*	214.63640	.000	788.6476	1892.8236
	3.00	754.94706*	215.26308	.003	201.2471	1308.6470

\*. La diferencia de medias es significativa al nivel 0.05.

## Anexo 17. Estadísticos usados para la variable temperatura

### Descriptivos

Temperatura

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	344	25.3020	1.86303	.10045	25.1045	25.4996
2.00	344	25.6323	1.76874	.09536	25.4447	25.8198
3.00	340	25.9271	2.09601	.11367	25.7035	26.1507
4.00	340	26.1115	2.02380	.10976	25.8956	26.3274
Total	1368	25.7416	1.96348	.05309	25.6375	25.8457

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Temperatura

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
1.866	3	1364	.133

### ANOVA

Temperatura

	Suma de cuadrados	Gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	128.787	3	42.929	11.389	.000
Intra-grupos	5141.337	1364	3.769		
Total	5270.123	1367			

## Pruebas post hoc

### Comparaciones múltiples

Temperatura

HSD de Tukey

(I) Parcela	(J) Parcela				Intervalo de confianza al 95%	
		Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Límite inferior	Límite superior
1.00	2.00	-.33023	.14804	.115	-.7110	.0505
	3.00	-.62502*	.14847	.000	-1.0069	-.2431
	4.00	-.80944*	.14847	.000	-1.1913	-.4275
2.00	1.00	.33023	.14804	.115	-.0505	.7110
	3.00	-.29479	.14847	.194	-.6767	.0871
	4.00	-.47920*	.14847	.007	-.8611	-.0973
3.00	1.00	.62502*	.14847	.000	.2431	1.0069
	2.00	.29479	.14847	.194	-.0871	.6767
	4.00	-.18441	.14890	.602	-.5674	.1986
4.00	1.00	.80944*	.14847	.000	.4275	1.1913
	2.00	.47920*	.14847	.007	.0973	.8611
	3.00	.18441	.14890	.602	-.1986	.5674

\*. La diferencia de medias es significativa al nivel 0.05.

## Anexo 18. Estadísticos utilizados para temperatura mañana y tarde.

### Descriptivos

Temperatura

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	708	25.1898	1.94871	.07324	25.0460	25.3336
2.00	660	26.3335	1.80143	.07012	26.1958	26.4712
Total	1368	25.7416	1.96348	.05309	25.6375	25.8457

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Temperatura

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
2.750	1	1366	.098

### ANOVA

Temperatura

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	446.767	1	446.767	126.527	.000
Intra-grupos	4823.357	1366	3.531		
Total	5270.123	1367			

## Anexo 19. Estadísticos utilizados para variable humedad relativa en mañana y tarde.

### Descriptivos

Humedad\_Relativa

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	708	70.6602	9.38884	.35285	69.9674	71.3529
2.00	660	66.3429	9.28470	.36141	65.6332	67.0525
Total	1368	68.5773	9.58153	.25905	68.0691	69.0855

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Humedad\_Relativa

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
.224	1	1366	.636

### ANOVA

Humedad\_Relativa

	Suma de cuadrados	Gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	6366.690	1	6366.690	73.002	.000
Intra-grupos	119131.793	1366	87.212		
Total	125498.483	1367			

## Anexo 20. Estadísticos utilizados para la variable luz en mañana y tarde

Luz

					Intervalo de confianza para la media al 95%	
	N	Media	Desviación típica	Error típico	Límite inferior	Límite superior
1.00	708	3516.9040	3264.20745	122.67643	3276.0503	3757.7577
2.00	660	2009.4227	2250.11796	87.58572	1837.4420	2181.4035
Total	1368	2789.6104	2918.78560	78.91492	2634.8029	2944.4179

### Prueba de homogeneidad de varianzas

Luz

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
52.050	1	1366	.000

### ANOVA

Luz

	Suma de cuadrados	Gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	7.762E8	1	7.762E8	97.551	.000
Intra-grupos	1.087E10	1366	7957289.782		
Total	1.165E10	1367			

## Anexo 21. Estadísticos usados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 1

### Estadísticos de muestras relacionadas

	Media	N	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1 Temperatura l Arriba	25.3020	344	1.86303	.10045
Temperatura l Abajo	23.7940	344	6.87433	.37064

### Correlaciones de muestras relacionadas

	N	Correlación	Sig.
Par 1 Temperatura l Arriba y Temperatura l Abajo	344	-.074	.170

### Prueba de muestras relacionadas

		Diferencias relacionadas		
		Media	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura l Arriba - Temperatura l Abajo	1.50802	7.25454	.39114

### Prueba de muestras relacionadas

		t	Gl	Sig. (bilateral)
Par 1	Temperatura l Arriba - Temperatura l Abajo	3.855	343	.000

**Anexo 22.** Estadísticos usados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 2

Estadísticos de muestras relacionadas					
		Media	N	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura2Arriba	25.6323	344	1.76874	.09536
	Temperatura2Abajo	22.5066	344	5.15712	.27805

Correlaciones de muestras relacionadas				
		N	Correlación	Sig.
Par 1	Temperatura2Arriba y Temperatura2Abajo	344	-.053	.330

Prueba de muestras relacionadas				
		Diferencias relacionadas		
		Media	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura2Arriba - Temperatura2Abajo	3.12564	5.53951	.29867

Prueba de muestras relacionadas				
		t	gl	Sig. (bilateral)
Par 1	Temperatura2Arriba - Temperatura2Abajo	10.465	343	.000

**Anexo 23.** Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 3

Estadísticos de muestras relacionadas					
		Media	N	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura3Arriba	25.9271	340	2.09601	.11367
	Temperatura3Abajo	26.5331	340	5.42292	.29410

Correlaciones de muestras relacionadas				
		N	Correlación	Sig.
Par 1	Temperatura3Arriba y Temperatura3Abajo	340	-.181	.001

Prueba de muestras relacionadas				
		Diferencias relacionadas		
		Media	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura3Arriba - Temperatura3Abajo	-.60603	6.15840	.33399

Prueba de muestras relacionadas				
		t	gl	Sig. (bilateral)
Par 1	Temperatura3Arriba - Temperatura3Abajo	-1.815	339	.070

**Anexo 24.** Estadísticos utilizados para la variable temperatura arriba y abajo parcela 4

Estadísticos de muestras relacionadas					
		Media	N	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura4Arriba	26.1115	340	2.02380	.10976
	Temperatura4Abajo	26.2675	340	11.53176	.62540

Correlaciones de muestras relacionadas				
		N	Correlación	Sig.
Par 1	Temperatura4Arriba y Temperatura4Abajo	340	.255	.000

Prueba de muestras relacionadas				
		Diferencias relacionadas		
		Media	Desviación típ.	Error típ. de la media
Par 1	Temperatura4Arriba - Temperatura4Abajo	-.15606	11.18809	.60676

Prueba de muestras relacionadas				
		t	gl	Sig. (bilateral)
Par 1	Temperatura4Arriba - Temperatura4Abajo	-.257	339	.797

**Anexo 25.** Resumen descriptivo de las variables climáticas (humedad relativa, luz, temperatura), variables morfológicas (altura y DAP) y características del terreno (pendiente)

Resumen Estadístico	Altura	DAP	Parcela	PENDIENTE	Promedio de Humedad Relativa	Promedio de Luz	Promedio de Temperatura
Recuento	66	66	66	66	66	66	66
Promedio	12.2576	12.1362	2.65152	-7.42803	68.4794	2750.87	25.7548
Mediana	12.0	12.41	3.0	-5.645	68.6299	2729.17	25.7556
Moda	9.0		3.0	0.0			25.1941
Varianza	12.5711	25.2893	1.09207	736.497	3.97752	355650.	0.21352
Desviación Estándar	3.54557	5.02885	1.04502	27.1385	1.99437	596.364	0.462082
Coefficiente de Variación	28.9256%	41.4367%	39.4123%	-365.352%	2.91237%	21.6791%	1.79416%
Error Estándar	0.43643	0.619009	0.128634	3.34052	0.24549	73.4073	0.0568783
Mínimo	3.0	2.55	1.0	-63.32	63.5821	1692.45	24.75
Máximo	20.0	24.19	4.0	55.04	71.8	4076.88	26.8214
Rango	17.0	21.64	3.0	118.36	8.21786	2384.43	2.07143

**Anexo 26.** Listado de géneros de hormigas capturados en la Reserva Laguna El Tabacal.

Género	Número
Solenopsis	638
Pheidole	386
Crematogaster	257
Labidus	91
Ectatomma	61
Camponotus	26
Paratrechina	42
Pseudomyrmex	20
Linepithema	21
Gnamptogemys	24
Octostruma	23
Wasmania	12
Cyphomyrmex	53
Brachymyrmex	30
Strumigenys	8
Azteca	2
Hypoponera	8
Pachycondyla	12
Acropyga	3
Neivamyrmex	1
Procryptocerus	1
Ecton	5
Atta	1
Dolichoderus	4
Odontomachus	3

**Anexo 27.** Listado de géneros de hormigas capturados en la parcela 1

Géneros	Número
Solenopsis	200
Pheidole	85
Crematogaster	55
Labidus	36
Ectatomma	35
Camponotus	23
Paratrechina	23
Pseudomyrmex	16
Linepitema	10
Gnamptogenys	6
Octostruma	5
Wasmania	3
Cyphomyrmex	2
Brachymyrmex	2
Cyphomyrmex	
Azteca	1
Hypoconer	1
Pachycondyla	1

**Anexo 28.** Listado de género de hormigas capturados en parcela 2

Géneros	Número
Solenopsis	183
Pheidole	104
Crematogaster	38
Paratrechina	17
Gnamptogenys	8
Ectatomma	7
Cyphomyrmex	5
Strumigenys	3
Acropyga	1
Camponotus	1

**Anexo 29.** Listado de géneros de especies capturadas en la parcela 3.

Género	Número
Solenopsis	183
Pheidole	118
Crematogaster	83
Cyphomyrmex	38
Brachymyrmex	27
Ectatomma	13
Octostrumma	12
Gnamptogenys	8
Pachycondyla	6
Odontomachus	3
Strumigenys	3
Paratrechina	2
Camponotus	1
Hypoconera	1
Neivamyrmex	1
Procryptocerus	1

**Anexo 30.** Listado de géneros capturados en la parcela 4.

Género	Número
Crematogaster	81
Pheidole	79
Solenopsis	72
Labidus	55
Linepithema	11
Wasmania	9
Cyphomyrmex	8
Ectatomma	6
Hypoconera	6
Octostruma	6
Eciton	5
Pachycondyla	5
Dolichoderus	4
Pseudomyrmex	4
Acropyga	2
Gnamptogenys	2
Strumigenys	2
Atta	1
Azteca	1
Brachymyrmex	1
Camponotus	1

**Anexo 31.** Resumen de valores estadísticos utilizados en la correlación entre cuerpos mullerianos, diámetro (DAP), número de obreras, volumen de domacios y altura del árbol.

	<i>Cuerpos mullerianos</i>	<i>DAP</i>	<i>Obreras</i>	<i>Volumen</i>	<i>Altura</i>
Recuento	5	5	5	5	5
Promedio	195.2	3.79	6147.6	12.13	6.34
Mediana	194.0	4.0	6466.0	12.46	6.7
Moda					
Varianza	36831.7	0.1846	1.02329E7	45.1972	2.388
Desviación Estándar	191.916	0.429651	3198.89	6.72289	1.54532
Coefficiente de Variación	98.3176%	11.3364%	52.0348%	55.4237%	24.3741%
Error Estándar	85.8274	0.192146	1430.59	3.00657	0.691086
Mínimo	6.0	3.18	1273.0	1.99	3.9
Máximo	460.0	4.14	9259.0	20.72	8.1
Rango	454.0	0.96	7986.0	18.73	4.2

**Anexo 32.** Resumen estadístico de la regresión del árbol 1 parcela 2.

Variable dependiente: #OBRERAS

Variable independiente: Volumen

Lineal:  $Y = a + b \cdot X$

#### Coefficientes

	<i>Mínimos Cuadrados</i>	<i>Estándar</i>	<i>Estadístico</i>	
<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error</i>	<i>T</i>	<i>Valor-P</i>
Intercepto	25.8047	6.85057	3.7668	0.0002
Pendiente	0.08909	0.447917	0.198898	0.8425

#### Análisis de Varianza

<i>Fuente</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Gl</i>	<i>Cuadrado Medio</i>	<i>Razón-F</i>	<i>Valor-P</i>
Modelo	70.4925	1	70.4925	0.04	0.8425
Residuo	422308.	237	1781.89		
Total (Corr.)	422378.	238			

Coefficiente de Correlación = 0.0129188

R-cuadrada = 0.0166894 por ciento

R-cuadrado (ajustado para g.l.) = -0.405181 por ciento

Error estándar del est. = 42.2124

Error absoluto medio = 28.4636

Estadístico Durbin-Watson = 1.01687 (P=0.0000)

Autocorrelación de residuos en retraso 1 = 0.490269

**Anexo 33.** Resumen estadístico de la regresión del árbol 1 parcela 3

Variable dependiente: #OBRERAS

Variable independiente: Volumen

Lineal:  $Y = a + b \cdot X$

#### Coefficientes

	<i>Mínimos Cuadrados</i>	<i>Estándar</i>	<i>Estadístico</i>	
<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error</i>	<i>T</i>	<i>Valor-P</i>
Intercepto	13.192	2.45126	5.38173	0.0000
Pendiente	-1.06675	1.00659	-1.05977	0.2915

#### Análisis de Varianza

<i>Fuente</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Gl</i>	<i>Cuadrado Medio</i>	<i>Razón-F</i>	<i>Valor-P</i>
Modelo	258.012	1	258.012	1.12	0.2915
Residuo	25959.4	113	229.729		
Total (Corr.)	26217.4	114			

Coefficiente de Correlación = -0.0992031

R-cuadrada = 0.984125 por ciento

R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 0.107878 por ciento

Error estándar del est. = 15.1568  
 Error absoluto medio = 10.7647  
 Estadístico Durbin-Watson = 0.725899 (P=0.0000)  
 Autocorrelación de residuos en retraso 1 = 0.626208

### Anexo 34. Resumen estadístico de la regresión árbol 1 parcela 4

Variable dependiente: #OBRERAS  
 Variable independiente: Volumen  
 Lineal:  $Y = a + b \cdot X$

#### Coefficientes

	Mínimos Cuadrados	Estándar	Estadístico	
Parámetro	Estimado	Error	T	Valor-P
Intercepto	-14.5643	18.415	-0.79089	0.4302
Pendiente	6.36152	1.46921	4.32989	0.0000

#### Análisis de Varianza

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Modelo	177781.	1	177781.	18.75	0.0000
Residuo	1.49827E6	158	9482.73		
Total (Corr.)	1.67605E6	159			

Coefficiente de Correlación = 0.325686  
 R-cuadrada = 10.6072 por ciento  
 R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 10.0414 por ciento  
 Error estándar del est. = 97.3793  
 Error absoluto medio = 49.4348  
 Estadístico Durbin-Watson = 0.89264 (P=0.0000)  
 Autocorrelación de residuos en retraso 1 = 0.547693

### Anexo 35. Resumen estadístico regresión árbol 2 parcela 2

Variable dependiente: #OBRERAS  
 Variable independiente: Volumen  
 Lineal:  $Y = a + b \cdot X$

#### Coefficientes

	Mínimos Cuadrados	Estándar	Estadístico	
Parámetro	Estimado	Error	T	Valor-P
Intercepto	17.3575	19.5771	0.886622	0.3769
Pendiente	2.20982	0.8637	2.55854	0.0116

#### Análisis de Varianza

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Modelo	56486.5	1	56486.5	6.55	0.0116
Residuo	1.16491E6	135	8628.97		
Total (Corr.)	1.2214E6	136			

Coefficiente de Correlación = 0.215052  
 R-cuadrada = 4.62474 por ciento  
 R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 3.91826 por ciento  
 Error estándar del est. = 92.8922  
 Error absoluto medio = 57.9712  
 Estadístico Durbin-Watson = 0.828891 (P=0.0000)  
 Autocorrelación de residuos en retraso 1 = 0.570122

## Anexo 36. Resumen estadístico árbol 2 parcela 3

Variable dependiente: #OBRERAS

Variable independiente: Volumen

Lineal:  $Y = a + b \cdot X$

### Coefficientes

Parámetro	Mínimos Cuadrados Estimado	Estándar Error	Estadístico T	Valor-P
Intercepto	17.3575	19.5771	0.886622	0.3769
Pendiente	2.20982	0.8637	2.55854	0.0116

### Análisis de Varianza

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Modelo	56486.5	1	56486.5	6.55	0.0116
Residuo	1.16491E6	135	8628.97		
Total (Corr.)	1.2214E6	136			

Coefficiente de Correlación = 0.215052

R-cuadrada = 4.62474 por ciento

R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 3.91826 por ciento

Error estándar del est. = 92.8922

Error absoluto medio = 57.9712

Estadístico Durbin-Watson = 0.828891 (P=0.0000)

Autocorrelación de residuos en retraso 1 = 0.570122

## Anexo 37. Resumen por categoría de hormigas en Arbol 1 parcela 2

### Tabla de Frecuencias para Internodo por ADULTOS C

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	71	7	1	1	80
	29.71%	2.93%	0.42%	0.42%	33.47%
2. Medio	77	2	1	0	80
	32.22%	0.84%	0.42%	0.00%	33.47%
3. Bajo	79	0	0	0	79
	33.05%	0.00%	0.00%	0.00%	33.05%
Total por Columna	227	9	2	1	239
	94.98%	3.77%	0.84%	0.42%	100.00%

### Tabla de Frecuencias para Internodo por PUPAS C

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	76	2	1	1	80
	31.80%	0.84%	0.42%	0.42%	33.47%
2. Medio	80	0	0	0	80
	33.47%	0.00%	0.00%	0.00%	33.47%
3. Bajo	79	0	0	0	79
	33.05%	0.00%	0.00%	0.00%	33.05%
Total por Columna	235	2	1	1	239
	98.33%	0.84%	0.42%	0.42%	100.00%

### Tabla de Frecuencias para Internodo por HUEVOS C

	1	4	Total por Fila
1. Alto	80	0	80
	33.47%	0.00%	33.47%
2. Medio	73	7	80
	30.54%	2.93%	33.47%
3. Bajo	79	0	79
	33.05%	0.00%	33.05%
Total por Columna	232	7	239
	97.07%	2.93%	100.00%

### Anexo 38.. Resumen por categorías de hormigas en Árbol 1 parcela 3

**Tabla de Frecuencias para Internodo por ADULTOS C**

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	24	10	1	3	38
	20.69%	8.62%	0.86%	2.59%	32.76%
2. Medio	33	4	2	0	39
	28.45%	3.45%	1.72%	0.00%	33.62%
3. Bajo	39	0	0	0	39
	33.62%	0.00%	0.00%	0.00%	33.62%
Total por Columna	96	14	3	3	116
	82.76%	12.07%	2.59%	2.59%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por PUPAS C**

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	36	1	0	1	38
	31.03%	0.86%	0.00%	0.86%	32.76%
2. Medio	36	0	2	1	39
	31.03%	0.00%	1.72%	0.86%	33.62%
3. Bajo	39	0	0	0	39
	33.62%	0.00%	0.00%	0.00%	33.62%
Total por Columna	111	1	2	2	116
	95.69%	0.86%	1.72%	1.72%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por HUEVOS C**

	1	2	4	Total por Fila
1. Alto	38	0	0	38
	32.76%	0.00%	0.00%	32.76%
2. Medio	38	1	0	39
	32.76%	0.86%	0.00%	33.62%
3. Bajo	38	0	1	39
	32.76%	0.00%	0.86%	33.62%
Total por Columna	114	1	1	116
	98.28%	0.86%	0.86%	100.00%

### Anexo 39. Resumen por categorías de hormigas en Árbol 1 parcela 4

**Tabla de Frecuencias para Internodo por ADULTOS C**

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	40	9	2	1	52
	25.00%	5.63%	1.25%	0.63%	32.50%
2. Medio	41	9	1	3	54
	25.63%	5.63%	0.63%	1.88%	33.75%
3. Bajo	53	1	0	0	54
	33.13%	0.63%	0.00%	0.00%	33.75%
Total por Columna	134	19	3	4	160
	83.75%	11.88%	1.88%	2.50%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por PUPAS C**

	1	2	4	Total por Fila
1. Alto	52	0	0	52
	32.50%	0.00%	0.00%	32.50%
2. Medio	50	1	3	54
	31.25%	0.63%	1.88%	33.75%
3. Bajo	54	0	0	54
	33.75%	0.00%	0.00%	33.75%
Total por Columna	156	1	3	160
	97.50%	0.63%	1.88%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por HUEVOS C**

	1	2	4	Total por Fila
1. Alto	52	0	0	52
	32.50%	0.00%	0.00%	32.50%
2. Medio	51	1	2	54
	31.88%	0.63%	1.25%	33.75%
3. Bajo	54	0	0	54
	33.75%	0.00%	0.00%	33.75%
Total por Columna	157	1	2	160
	98.13%	0.63%	1.25%	100.00%

## Anexo 40. Resumen por categorías en Árbol 2 parcela 2

**Tabla de Frecuencias para Internodo por ADULTOS C**

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	29	10	4	2	45
	21.17%	7.30%	2.92%	1.46%	32.85%
2. Medio	41	3	0	1	45
	29.93%	2.19%	0.00%	0.73%	32.85%
3. Bajo	41	1	3	2	47
	29.93%	0.73%	2.19%	1.46%	34.31%
Total por Columna	111	14	7	5	137
	81.02%	10.22%	5.11%	3.65%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por HUEVOS C**

	1	2	4	Total por Fila
1. Alto	45	0	0	45
	32.85%	0.00%	0.00%	32.85%
2. Medio	44	1	0	45
	32.12%	0.73%	0.00%	32.85%
3. Bajo	45	1	1	47
	32.85%	0.73%	0.73%	34.31%
Total por Columna	134	2	1	137
	97.81%	1.46%	0.73%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por PUPAS C**

	1	4	Total por Fila
1. Alto	45	0	45
	32.85%	0.00%	32.85%
2. Medio	44	1	45
	32.12%	0.73%	32.85%
3. Bajo	46	1	47
	33.58%	0.73%	34.31%
Total por Columna	135	2	137
	98.54%	1.46%	100.00%

## Anexo 41. Resumen por categorías en Árbol 2 Parcela 3

**Tabla de Frecuencias para Internodo por ADULTOS C**

	1	2	3	4	Total por Fila
1. Alto	47	5	2	1	55
	28.66%	3.05%	1.22%	0.61%	33.54%
2. Medio	45	7	2	0	54
	27.44%	4.27%	1.22%	0.00%	32.93%
3. Bajo	52	2	1	0	55
	31.71%	1.22%	0.61%	0.00%	33.54%
Total por Columna	144	14	5	1	164
	87.80%	8.54%	3.05%	0.61%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por PUPAS C**

	1	3	4	Total por Fila
1. Alto	53	0	2	55
	32.32%	0.00%	1.22%	33.54%
2. Medio	53	1	0	54
	32.32%	0.61%	0.00%	32.93%
3. Bajo	55	0	0	55
	33.54%	0.00%	0.00%	33.54%
Total por Columna	161	1	2	164
	98.17%	0.61%	1.22%	100.00%

**Tabla de Frecuencias para Internodo por HUEVOS C**

	1	2	4	Total por Fila
1. Alto	53	2	0	55
	32.32%	1.22%	0.00%	33.54%
2. Medio	52	1	1	54
	31.71%	0.61%	0.61%	32.93%
3. Bajo	55	0	0	55
	33.54%	0.00%	0.00%	33.54%
Total por Columna	160	3	1	164
	97.56%	1.83%	0.61%	100.00%