

Impacto de la defoliación de *Atta cephalotes* sobre plántulas de tres especies de árboles en un bosque seco tropical con estados intermedios de sucesión

Daniel Eduardo Salazar Hoyos

UNIVERSIDAD ICESI  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES  
BIOLOGIA  
Cali  
2018

Impacto de la defoliación de *Atta cephalotes* sobre plántulas de tres especies de árboles en un bosque seco tropical con estados intermedios de sucesión

Daniel Eduardo Salazar Hoyos

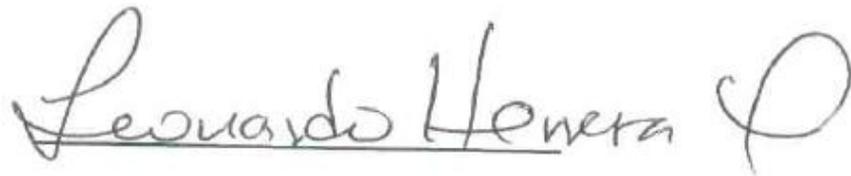
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR EL TITULO DE PREGRADO EN BIOLOGÍA

TUTORA: Camila Pizano PhD

Cali

2018

**Aprobado Por:**

A handwritten signature in black ink that reads "Leonardo Herrera" followed by a large, stylized flourish.

Leonardo Herrera, Ph.D

**Evaluador**

A handwritten signature in black ink that reads "Camila" followed by a large, stylized flourish.

María Camila Pizano, Ph.D.

**Director del proyecto**

**Cali 20 de Junio 2018**

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi tutora de tesis Camila Pizano PhD, quien sacrificó tiempo y sobre todo paciencia para guiarme, enseñarme y corregirme. A mis padres, agradezco su apoyo financiero. A Gustavo A. Zabala PhD por su apoyo en la preparación de la propuesta inicial. A la Universidad Icesi por la disposición del invernadero y de los equipos requeridos en el estudio. Al apoyo de mis compañeros Jorge E Lizarazo y Juan C Cardenas.

# Contenido

1. INTRODUCCION.....	1
2. DESCRICION DEL PROYECTO .....	3
2.1. Planteamiento del problema de investigación .....	3
2.2. MARCO TEORICO Y ESTADO DEL ARTE.....	4
2.2.1. Las hormigas <i>Atta</i> como organismo perturbador .....	4
2.2.2. Patrones de herbivoría de <i>Atta</i> .....	4
2.2.3. La abundancia de <i>Atta</i> en fragmentos de bosque seco tropical .....	6
2.2.4. Efecto de las hormigas cortadoras de hojas sobre la regeneración del bosque.....	7
3. OBJETIVOS .....	8
3.1. Objetivo General .....	8
3.2. Objetivos Específicos.....	8
4. METODOLOGIA .....	8
4.1. Zona de estudio .....	8
4.2. Plántulas y hormigas <i>Atta</i> .....	8
4.3. Diseño y ubicación de las parcelas.....	9
4.4. Supervivencia y desarrollo de las plántulas .....	10
4.5. Análisis estadísticos.....	10
5. RESULTADOS .....	11
5.1. Supervivencia.....	11
5.2. Biomasa .....	12
5.3. Área Foliar .....	14
6. DISCUSION .....	16
6.1. Impacto de la herbivoría de <i>Atta cephalotes</i> sobre la supervivencia y el desarrollo de las plántulas. ....	16
6.2. Implicaciones para la regeneración del bosque seco tropical.....	18
7. CONCLUSIONES .....	20
8. RECOMENDACIONES .....	20
BIBLIOGRAFÍA .....	22
Anexo 1.....	27

## RESUMEN

El bosque seco tropical (BST) es uno de los ecosistemas más amenazados del neotrópico debido a su degradación ecológica por la transformación casi total de su cobertura en fragmentos rodeados de matrices antrópicas, lo que le ha reducido a bosques en estados intermedios de sucesión. Esta degradación ha impuesto condiciones ideales para las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, quienes tienen gran potencial de impacto sobre la regeneración de los bosques por su alta tasa de herbivoría. Dado el estado relictual del bosque seco en el Valle del Cauca y la dificultad de restaurarlo, es importante generar conocimiento sobre el impacto que tienen las hormigas del género *Atta* en la supervivencia y desarrollo de las plántulas en este ecosistema, un aspecto vital para la regeneración de este bioma. El propósito de este estudio era estudiar el impacto de la defoliación causada por las hormigas *Atta cephalotes* sobre plántulas de árboles del bosque seco ubicadas en zonas con diferentes estados sucesionales. Para esto se montó un experimento de campo en el cual se evaluó la supervivencia y el desempeño de plántulas (área foliar y biomasa final) de tres especies de árboles características del bosque seco del Valle del Cauca (*Pithecellobium dulce*, *Samanea saman* y *Senna spectabilis*) con y sin herbivoría de *Atta* en dos zonas de bosque seco con estados de sucesión distinta: temprana y avanzada. Se encontró que la supervivencia de las plántulas es afectada por la herbivoría de *Atta* de forma distinta según el estado de sucesión y la especie de árbol. En dos de las especies (*Samanea saman* y *Senna spectabilis*) la herbivoría causó mayor mortalidad en el bosque temprano, mientras que en el bosque más conservado solo en una de ellas (*Senna spectabilis*). Por otro lado, la herbivoría no tuvo un impacto significativo en el desarrollo de las plántulas, la variación en esta respuesta estuvo determinada por la especie y el tipo de bosque. Aunque la supervivencia fue mayor en el bosque secundario, el desarrollo en este tipo de bosque fue menor que en el bosque temprano. Este estudio resalta la importancia de estudiar el papel que cumple la herbivoría de *Atta* respecto la regeneración del bosque seco en sus diferentes etapas sucesionales.

## ABSTRACT

Tropical dry forest is one of the most threatened ecosystems of Neotropics due to the reduction of its coverage to small fragments surrounded by anthropic matrices, and his ecological degradation which has reduced it into sucesional intermediate forests. These conditions are ideal to leaf cutting ants (genus *Atta*), organisms with great impact on the regeneration of forests because it's herbivory. Given the

relictual state of the dry forests in El Valle del Cauca and the difficulty of restoring it, it is very important to generate knowledge about the impact of this ants on woody seedlings, spatially on the seedlings development.

The purpose of this study was to measure the impact of defoliation by *Atta cephalotes* on seedling of dry forests trees. I develop a field experiment in which seedlings survival and their development (final leaf area and final biomass) with and without *Atta* herbivory was evaluated over six months. The species of the study were characteristic trees of the tropical dry forest of El Valle del Cauca (*Pithecellobium dulce*, *Samanea saman* y *Senna spectabilis*). The impact of defoliation was estimated in early and advanced sucesional dry forests. The ANCOVA analyzes showed that survival is significantly affected by the interaction between the species, the forest type and the treatment, finding that tow of the species (*Samanea saman* y *Senna spectabilis*) the herbivory caused greater mortality in the early forest, and in one of them (*S. spectabilis*) the herbivory of this ants prejudice survival in both secondary and early forest. The ANCOVA analyzes for the final leaf area and the biomass indicated that there was no significant difference in the development of the protected seedlings and controls, being important only the type of forest and the species. However, the treatment used to exclude *Atta* ants was not entirely effective, so new experiments with other exclusion techniques are recommended. The survival and development conclusions of previous studies were corroborated, as seedlings were found to have higher mortality in the early forests, but higher development too with regarding to secondary forests seedlings.

## 1. INTRODUCCION

El bosque seco tropical (BST) representaba el 42% de los bosques tropicales a nivel mundial (Brown & Lugo, 1982), pero en la actualidad solo quedan 1 000 000 km<sup>2</sup> de su cobertura original (Miles, y otros, 2006). Más del 50% de su cobertura se encuentra en el neotrópico (Miles, y otros, 2006), pero en Sur América la deforestación ha reducido su cobertura en un 66%, y aun así tan solo el 4.5% ha sido protegido (Portillo- Quintero & Sanchez-Azofeifa, 2010). La situación en Colombia es igualmente crítica, ya que a pesar de que se ha estimado un área original de 8´882.854 ha, los pastizales, los cultivos agrícolas y la urbanización lo han reemplazaron en más del 90% en el territorio nacional (Etter, McAlpine, & Possingham, 2008). Los estudios que han evaluado el estado actual del BST en Colombia han demostrado un muy alto grado de relictualidad (García, Corzo, Isaacs, & Etter, 2014), además de que la mayoría de su cobertura se encuentra en estados intermedios de sucesión, siendo muy escasos los bosques maduros (González-M, y otros, 2018). Este escenario ha puesto en grave riesgo la biodiversidad asociada al BST (Maass, y otros, 2005), ya que los procesos ecológicos se han visto afectados por la reducción del área interna y el efecto borde de la mayoría de los fragmentos con poca área (Corzo & Delgado, 2012; Kattan, 2002).

En la situación actual de relictualidad y degradación del bosque seco, se han afectado los servicios ecosistémicos que el este bosque provee (Calvo-Rodriguez, Sanchez-Azofeifa, Duran, & Espítiru-Santo, 2016). Dentro de éstos los más importantes son el control sobre la erosión de los suelos y la regulación de nutrientes, así como la regulación hídrica y el almacenamiento de carbono, por medio del cual controlan el clima a nivel regional (Balvanera, Castillo, & Martínez-Harms, 2011). En particular, los bosque secos del neotrópico son importantes reservorios de carbono no solo en la superficie sino también debajo del suelo (Linares- Palomino, Oliveira-Filho, & Pennington, 2011). Por otro lado, su biodiversidad de aves e insectos es esencial para la polinización de cultivos, para el control de plagas y para la dispersión de semillas (Gómez & Robinson, 2014).

Para recuperar tanto la biodiversidad como los servicios ecosistémicos del bosque seco, es urgente adelantar proyectos de restauración ecológica en las áreas donde se distribuye este bosque. Así mismo, se requieren evaluar las dinámicas ecológicas dentro de los fragmentos de BST, para conocer los factores que determinan su regeneración. Ésta puede verse retardada por el impacto de varios factores como el aumento de herbivoría por la extinción o la reducción de

depredadores (Terborgh & Feeley, 2010), o por condiciones favorables para insectos que presentan una alta herbivoría como las hormigas cortadoras de hojas (Farji-Brener A. G., 2001) (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). En particular, la reducción de la complejidad estructural vegetal en los bosques ha favorecido al aumento en la abundancia de los nidos de hormigas *Atta* (Farji-Brener A. G., 2001). De hecho, algunos estudios han demostrado que la densidad de los nidos de las cortadoras de hojas puede llegar a multiplicarse por 30 cuando un bosque primario es reemplazado por pastizales y zonas de cultivos que posteriormente son abandonados (Vasconcelos & Cherrett, 1995), lo cual es frecuente en los alrededores de los fragmentos de bosque seco.

El éxito de las hormigas del género *Atta* y su alta tasa de herbivoría se deben a las complejas y organizadas sociedades que conforman, a la capacidad de modificar el entorno para su beneficio, y a la domesticación de hongos (Hölldobler & Wilson, 2011). Estos rasgos comportamentales les aventajaron por encima de cualquier otro insecto en los bosques neotropicales secos o cálidos y en los pastizales (Hölldobler & Wilson, 2011). Adicionalmente, el hecho de que las *Atta* tengan preferencia por las especies leñosas en lugar de las herbáceas hace que su herbivoría sea crítica para la recuperación del bosque (Blanton & Ewel, 1985). Dado que estas hormigas son muy abundantes en los fragmentos de bosque seco y en la matriz que los rodea, son un aspecto esencial para la evaluación de las dinámicas de regeneración de los bosques, en especial su impacto sobre la supervivencia y desarrollo de las plántulas (Fleury, Silla, Rodrigues, do Couto, & Galetti, 2015). Por lo cual, evaluar el impacto de la herbivoría de las *Atta* sobre la supervivencia de las plántulas de los bosques secos es clave para entender su posición ecológica respecto a la regeneración de los fragmentos de bosques seco (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Asimismo, es importante comparar el impacto de la herbivoría en los diferentes estados de sucesión, pues estos presentan diferentes condiciones en la complejidad de la estructura vegetal (Blanton & Ewel, 1985).

El propósito de este estudio era determinar si la herbivoría de *Atta* perjudica la supervivencia y el desarrollo de las plántulas de tres especies de árboles características de los bosques secos del valle del Cauca. El estudio se llevó a cabo en el Parque Regional Natural (PRN) el Vínculo, la reserva de bosque seco más grande del Valle del Cauca. Las plántulas de las tres especies fueron sometidas a dos tratamientos: i) controles (accesibles a las hormigas *Atta*), o ii) con protección frente a las hormigas cortadoras. Se sembraron a diferentes distancias de nidos ubicados tanto en zonas con estado temprano de sucesión como en zonas de sucesión avanzada.

## 2. DESCRICION DEL PROYECTO

### 2.1. Planteamiento del problema de investigación

Las evaluaciones del estado actual de los bosques secos de Colombia ponen en evidencia la urgencia de llevar a cabo estudios sobre las dinámicas de regeneración y las interacciones ecológicas que se dan dentro de los fragmentos y en sus alrededores, las cuales pueden influir en el proceso de recuperación (García, Corzo, Isaacs, & Etter, 2014). Por ejemplo, las hormigas cortadoras de hojas tienen gran abundancia y pueden producir un alto grado de perturbación en los bosques secos y en las matrices agropecuarias que los rodean, por lo tanto, pueden resultar críticas para la regeneración de estos ecosistemas (Vasconcelos & Cherrett, 1997).

Este estudio buscó evaluar el impacto de la defoliación de hormigas *Atta* sobre la supervivencia y el desarrollo de plántulas de tres especies de árboles de bosque seco. Específicamente, se intentaba resolver dos preguntas: 1) ¿Afecta la herbivoría de *Atta cephalotes* la supervivencia y el desarrollo de plántulas de árboles característicos del bosque seco tropical? 2) ¿Es el impacto de la herbivoría de *Atta cephalotes* más fuerte sobre las plántulas de bosques en estados de sucesión temprana que en bosques en estados más avanzados?

La información recolectada en este proyecto contribuye a mejorar nuestra comprensión sobre el rol de las hormigas cortadoras de *Atta* en la regeneración de bosques secos fragmentados rodeados por matrices de caña, otros cultivos y ganadería, lo cual es la situación presente en el Valle del Cauca (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012), y en general en Colombia (González-M, y otros, 2018).

## 2.2. MARCO TEORICO Y ESTADO DEL ARTE

### 2.2.1. Las hormigas *Atta* como organismo perturbador

Las perturbaciones son de gran importancia en la dinámica de los ecosistemas. Por ejemplo, cuando un árbol cae dentro de un bosque, hay un aumento en la disponibilidad del recurso luz, abriendo posibilidades de desarrollo para muchas especies (Kricher, 2011). Los organismos mismos pueden ser generadores de perturbación, como lo son las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, las cuales son abundantes en diferentes ecosistemas, incluyendo el bosque seco tropical (Hölldobler & Wilson, 2011). Las *Atta* pueden generar 3 tipos de perturbación: 1) Generación de espacios libres en el suelo; 2) Transformación de la composición química y física del suelo; y 3) Generación de entradas de luz en el follaje del dosel del bosque y en el sotobosque, todas tres consideradas perturbaciones facilitadoras para el desarrollo de la colonización, germinación y desarrollo de plántulas de sucesión intermedia y avanzada (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997).

Dentro de los tipos de ecosistemas tropicales donde abundan las *Atta*, los bosques secos tropicales pueden ser particularmente impactados por estas hormigas debido a la gran abundancia de nidos que presentan en los ecosistemas secos y cálidos de Sur América (Fernández, Castro-Huertas, & Serna, 2015). Por un lado, estas hormigas pueden promover las dinámicas de sucesión al servir de facilitadoras por medio de modificaciones del suelo y por generar entradas de luz al interior del bosque. No obstante, la herbivoría puede retrasar el crecimiento y hasta eliminar a plantas de diferentes edades dentro del bosque, representando una fuerza contraria a sus efectos facilitadores (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). Una colonia madura de *Atta* puede llegar a consumir la misma cantidad de biomasa vegetal que una vaca en un día, pero a diferencia del ganado sus pistas de forrajeo se extienden por todas las superficies del bosque horizontal y verticalmente (Hölldobler & Wilson, 2011). Esta herbivoría es claramente perjudicial para la supervivencia y desarrollo de las plántulas de los bosques, lo que podría ejercer un efecto negativo sobre su regeneración (Vasconcelos & Cherrett, 1997).

### 2.2.2. Patrones de herbivoría de *Atta*

Las hormigas *Atta* presenta varios patrones de forrajeo que han sido evaluados. Su defoliación llega a ser crítica cuando los nidos son muy abundantes, lo cual sucede en zonas perturbadas o en estados de sucesión temprana (Vasconcelos & Cherrett, 1995). Sin embargo, en un bosque con alta diversidad vegetal el impacto de la defoliación de las *Atta* sobre los individuos de una sola especie es bajo, ya que rara vez consumen un solo individuo o especie (Hölldobler & Wilson, 2011). El

monitoreo de hormigas cortadoras de hojas ha demostrado que son herbívoros generalistas, con un espectro de especies vegetales muy amplio y una alta rotación de individuos consumidos. Por ejemplo, en el monitoreo de nidos de *Atta colombica* llevado a cabo en el bosque lluvioso tropical de la isla de Barro Colorado en Panamá, se encontró que estas hormigas defoliaron parcialmente a lo largo de un año 126 especies de plantas prefiriendo en un 64,1% los árboles y arbustos, en un 29,9 % lianas, 4,3% hemiepipítas y tan solo 1,7% hierbas (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). En estos mismos estudios se midió el efecto de la herbivoría por hormigas sobre 72 especies de plantas de las cuales el 62% eran tolerantes a la sombra, 30% eran pioneras y 7% intermedias, encontrándose que el 82% del material consumido a lo largo de un año consistía en hojas verdes, 12,7% de flores, y 6,3% partes de frutas.

Los patrones de forrajeo de las hormigas también son determinados por factores climáticos y fisiológicos. Algunos estudios demuestran que la vegetación colectada por los nidos de *Atta* durante la temporada seca se compone de material seco en más del 50%, pero en la temporada lluviosa las colectas consisten principalmente de hojas verdes (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). Lo anterior se entiende dado que las partes de flores, frutos y estípulas presentan mayor cantidad de agua y nutrientes (Dixon , 1966) y menos concentración de compuestos secundarios en comparación con las hojas (Feeny , 1976). Sin embargo, estos recursos no son abundantes en las temporadas lluviosas como sí lo son en el inicio de las secas (Croar, 1978). Esto conlleva a que la defoliación foliar disminuya considerablemente durante la temporada seca, lo que permite un período de recuperación (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). También la precipitación influye sobre la intensidad de la herbívora dado que las lluvias fuertes cesan por completo la actividad de forrajeo de las colonias (Hodgson, 1955). Finalmente, la selección de las plantas está fuertemente correlacionada con los metabolitos secundarios (Cherrett, 1972) (Howard & Wiemer, 1986), los cuales varían entre especies, e incluso en una misma planta entre diferentes temporadas (Hubbell, Howard , & Wiener, 1984). Estos patrones muestran que las *Atta* se ajustan a las variaciones espacio-temporales que se dan en la disponibilidad de sus recursos requeridos, lo que es de esperarse pues su historia evolutiva comienza desde hace 50 millones de años (Hölldobler & Wilson, The Ants, 1990).

El impacto por defoliación de *Atta* puede ser mortal para los individuos vegetales dependiendo del tipo de planta y de su edad (Karin, 1993) (Nepstad, Uhl, & Serrao, 1990). Vasconcelos y Cherrett (1997) midieron el efecto de las hormigas *Atta laevigata* sobre el desarrollo de las plántulas en un bosque lluvioso tropical en estado sucesional temprano, encontrando que la probabilidad de mortalidad por ataques de *Atta* disminuía con el tiempo de desarrollo de las plántulas. También

encontraron que el impacto sobre las plántulas es menor a medida que el bosque avanza en las etapas de sucesión, con un incremento en el número de especies y abundancia de plantas. Así mismo, hay un retraso en el desarrollo de las plántulas por el ataque de *Atta*, pero no se encontró diferencia en la abundancia de plántulas al comparar parcelas con y sin nidos de hormiga. La gran variación en la abundancia de plántulas entre parcelas incluso sin nidos oscurece el efecto de la defoliación, poniéndose en evidencia que la herbivoría de las *Atta* es tan solo uno de los factores que determinan la germinación y el éxito de plántulas (Vasconcelos & Cherrett, 1997).

### **2.2.3. La abundancia de *Atta* en fragmentos de bosque seco tropical**

El bosque seco tropical sustenta altos niveles de biodiversidad y especialmente alto endemismo en las diferentes zonas donde se distribuye (González-M, y otros, 2018). En Colombia su cobertura original ha sido reducida al punto que el bosque seco solo existe como fragmentos alejados con un área muy limitada (García, Corzo, Isaacs, & Etter, 2014). A nivel regional, pese a que el valle del río Cauca fue una de las zonas con mayor área de bosques secos, actualmente es el territorio con menor extensión de bosque seco y con el mayor grado de vulnerabilidad (Álvarez, y otros, 1998). En esta región los parches varían de tamaño entre 1 y 330 ha, pero la mayoría presentan entre 1 y 9 ha, y tan solo 9 fragmentos superan las 100 ha (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012). Adicional al tamaño pequeño de los fragmentos, éstos se encuentran muy separados entre sí y en promedio tan solo el 4,6% de las coberturas de la zona de amortiguación son boscosas, teniendo una conectividad muy limitada y una gran influencia por cambios micro climáticos por el efecto de borde (Corzo & Delgado, 2012) (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012). Tales condiciones, son ideales para el aumento en el número de nidos de hormigas *Atta* (Farji-Brener A. G., 2001), en especial en las zonas de amortiguación y alrededor de los fragmentos con pastizales, alta perturbación y zonas despejadas en el suelo.

Adicionalmente, las condiciones en las que se encuentran los fragmentos de bosque seco en el valle del río Cauca son adversas para las poblaciones de las especies que controlan los números y tamaños de las colonias de *Atta*. Estas hormigas tienen tres enemigos: los armadillos (*Dasypodidae*) que escarban sus nidos, las fóridos parásitos (*Neodohrniphora* y *Apocephalus*) que ponen huevos en las cabezas de las obreras, y las hormigas legionarias (*Eciton spp.*) (Madhu, Terborgh, & Nuñez, 2001). Estas últimas son el principal control de *Atta* en los bosques de América (Franks, 1983), sin embargo necesitan áreas grandes de bosque para que su estilo de vida nómada sea viable, y desaparecen fácilmente cuando los bosques son fragmentados (Lovejoy, y otros, 1980). Como consecuencia, las *Atta* tienen pocos controles naturales dentro de los fragmentos de bosque, y ninguno en sus alrededores.

#### **2.2.4. Efecto de las hormigas cortadoras de hojas sobre la regeneración del bosque**

En el proceso de regeneración de los bosques tropicales, las hormigas cortadoras de hojas pueden tener un papel fundamental como agentes que retrasan el proceso (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Los retoños y las plántulas sufren por los herbívoros especialmente en los estados tempranos debido a que hay menos densidad vegetal (Karin, 1993) (Nepstad, Uhl, & Serrao, 1990). Dado que las cortadoras de hoja son más abundantes en los estados tempranos, son un factor determinante para la supervivencia de las plántulas cuando se evalúan los procesos de sucesión de un bosque (Vasconcelos & Cherrett, 1995) (Vasconcelos y Cherrett, 1995). Por ejemplo, la composición de la comunidad de plantas leñosas y la densidad de árboles cambian durante los primeros años de sucesión (Uhl, 1987), lo que puede cambiar la actividad de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas. Para evaluar el efecto de estas hormigas en la sucesión de los bosques se deben llevar a cabo estudios a largo plazo, dado que los estudios de muestreo de hojas cortadas en diferentes individuos en un momento determinado tienen una marcada tendencia a subestimar las tasas de herbivoría (Landsberg & Ohmart, 1989).

El objetivo de este proyecto fue explorar si la herbivoría por parte de *Atta* impide que las plántulas de especies características de árboles del BST sobrevivan y se desarrollen en un bosque seco en dos estados de sucesión: bosque sucesional temprano y bosque secundario. Para este propósito se trabajó en el bosque del Parque Natural Regional (PNR) el Vínculo, en el departamento del Valle del Cauca. Esta reserva contiene uno de los parches más grandes de BST del departamento, y cuenta con una alta riqueza, a pesar de ser un bosque sucesional (Torres G, y otros, 2012). Por estas características es un lugar ideal para estudiar el efecto de las hormigas *Atta* sobre el desarrollo de las plántulas para comprender si la herbivoría de las cortadoras de hojas puede estar limitando el avance de la sucesión. Para ello se trasplantaron plántulas de tres especies de árboles de BST a parcelas en dos estados de sucesión del bosque, y se expusieron a dos tratamientos: con herbivoría de *Atta* (control) y sin herbivoría (plantas protegidas). Las plantas se monitorearon durante seis meses para estimar el impacto por parte de las colonias de *Atta cephalotes* sobre su desarrollo.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1. Objetivo General

El objetivo de este proyecto era estimar si la herbivoría por parte de *Atta* impide que las plántulas de especies de árboles características del BST tengan una supervivencia y un desarrollo óptimo en un bosque seco con estados de sucesión temprano y secundario.

#### 3.2. Objetivos Específicos

- Evaluar la supervivencia y el desarrollo de plántulas de tres especies de árboles característicos del bosque seco (*Pithecellobium dulce*, *Samanea saman* y *Senna spectabilis*) con, y sin herbivoría de *Atta cephalotes*.
- Estimar si el impacto de la herbivoría de *A. cephalotes* sobre las plántulas de las especies indicadas es mayor en las zonas de bosque seco en estado de sucesión temprana que en zonas con sucesión más avanzada.

### 4. METODOLOGIA

#### 4.1. Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el PNR El Vínculo (3°50'23"N; 76°18'07"O), la reserva natural de bosque seco de mayor extensión del Valle del Cauca (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012), a 3km al sur del municipio de Buga. Su altitud varía entre los 977 y los 1150 msnm. Presenta por lo general dos períodos secos en el año: enero-abril y julio-agosto, y dos de lluvia: marzo-junio y septiembre-diciembre (Parra, 1994). La temperatura promedio es de 24°C y la precipitación anual promedio es de 1379mm. La reserva ha estado bajo protección del estado desde 1969, momento en que se suspendió el uso de su territorio para explotación agropecuaria. De las 74 ha 30 ha son bosque intangible (Rojas, 1991), el resto se compone de bosque sucesional temprano y de zonas con infraestructura. Por lo que se pueden identificar dos tipos de bosque: sucesión avanzada y sucesión temprana.

#### 4.2. Plántulas y hormigas *Atta*

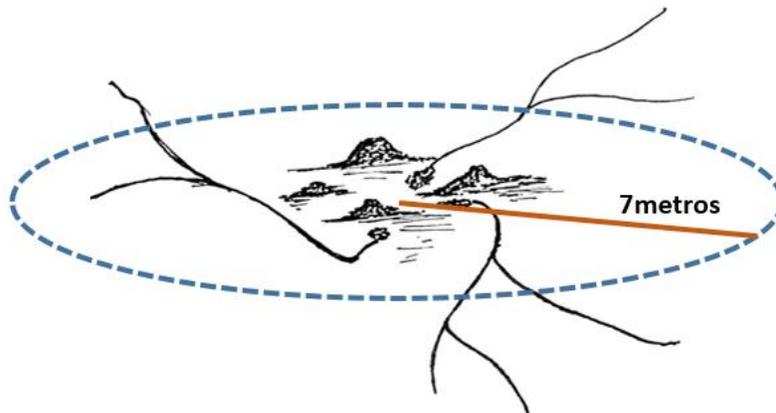
Se emplearon plántulas de tres especies de árboles típicos de los bosques secos tropicales del Valle del Cauca: *Pithecellobium dulce*, *Senna spectabilis* y *Samanea saman*. Las semillas fueron sembradas en el invernadero de la Universidad Icesi. Después de germinar, las plántulas se desarrollaron durante 3 meses y luego fueron transportadas hasta el PRN El Vínculo, donde fueron trasplantadas.

Las hormigas cortadoras de hojas que dominan en el PRN El Vínculo son de la especie *Atta cephalotes*, la cual está especializada en defoliar especies leñosas principalmente en el dosel (Hölldobler & Wilson, 2011). Como la mayoría de *Attas*,

estas hormigas defolian a los individuos cercanos a sus nidos para mantener estas áreas despejadas (Hölldobler & Wilson, 2011).

#### 4.3. Diseño y ubicación de las parcelas

En cada tipo de bosque (temprano y secundario), se establecieron tres parcelas circulares con un radio de 7 m alrededor del centro de un nido maduro de *Atta cephalotes* (Figura 1). En cada parcela se trasplantaron 20 plántulas de cada especie, de las cuales diez fueron protegidas contra las hormigas *Atta* por un anillo de plástico liso, transparente y semirrígido, mientras que las otras diez quedaron expuestas a las hormigas cortadoras de hojas (control) (Figura 2). Se sembraron a diferentes distancias del nido. En total se sembraron 60 plántulas por especie en cada bosque, para un total de 360 plántulas.



**Figura 1.** Diseño de cada parcela.



**Figura 2.** Plántulas protegidas de la herbivoría de las hormigas *Atta cephalotes* y sin protección (controles) en bosque temprano en el PRN el Vínculo

#### **4.4. Supervivencia y desarrollo de las plántulas**

Se tomaron dos respuestas: Supervivencia y desarrollo de las plántulas. La supervivencia fue estimada como el porcentaje de plántulas que sobrevivieron después de los seis meses del estudio en cada tratamiento, es decir, de las diez plántulas por tipo de bosque, especie, parcela y tipo de tratamiento (control o protegida) cuántas lograron persistir hasta el final del estudio. El desarrollo se estimó con el área foliar y la biomasa. El área foliar final se midió con un escáner y con el programa ImageJ; se realizó una correlación entre el área foliar y el largo de los folíolos para cada especie, y con la ecuación resultante se calculó el área foliar inicial usando los largos de los folíolos que se midieron en el inicio del estudio. La biomasa final se estimó con el peso seco tomado de las plántulas después de tres días en un horno a 60°C. También se llevó a cabo una correlación entre el área foliar final y la biomasa final para cada especie, y se empleó la ecuación para estimar la biomasa inicial usando el área foliar inicial de cada plántula.

#### **4.5. Análisis estadísticos**

Las áreas foliares inicial y final, y la biomasa inicial y final fueron transformadas con logaritmo en base diez para conseguir la distribución normal de los datos. La prueba de normalidad para estas variables y para los porcentajes de supervivencia por tratamiento se realizó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov en el software Minitab 18. El porcentaje de supervivencia de cada tratamiento se analizó con un diseño factorial completo. Las variables de respuestas de área foliar final y biomasa final de las plántulas fueron analizadas con un diseño factorial completo de análisis de covarianza (ANCOVA). Ambos análisis se llevaron a cabo en Minitab 18. En el caso de la biomasa y área foliar los factores dentro del modelo fueron el tipo de bosque, la especie y el tratamiento (plántulas controles y protegidas). Como covariables se usaron la distancia de cada plántula al nido más cercano en ambos casos, y el área foliar inicial en el caso de área foliar final como respuesta, y biomasa inicial en el caso de biomasa final como. Adicionalmente, las dos respuestas para el desarrollo de las plántulas (biomasa y área foliar) fueron analizadas con pruebas de Tukey.

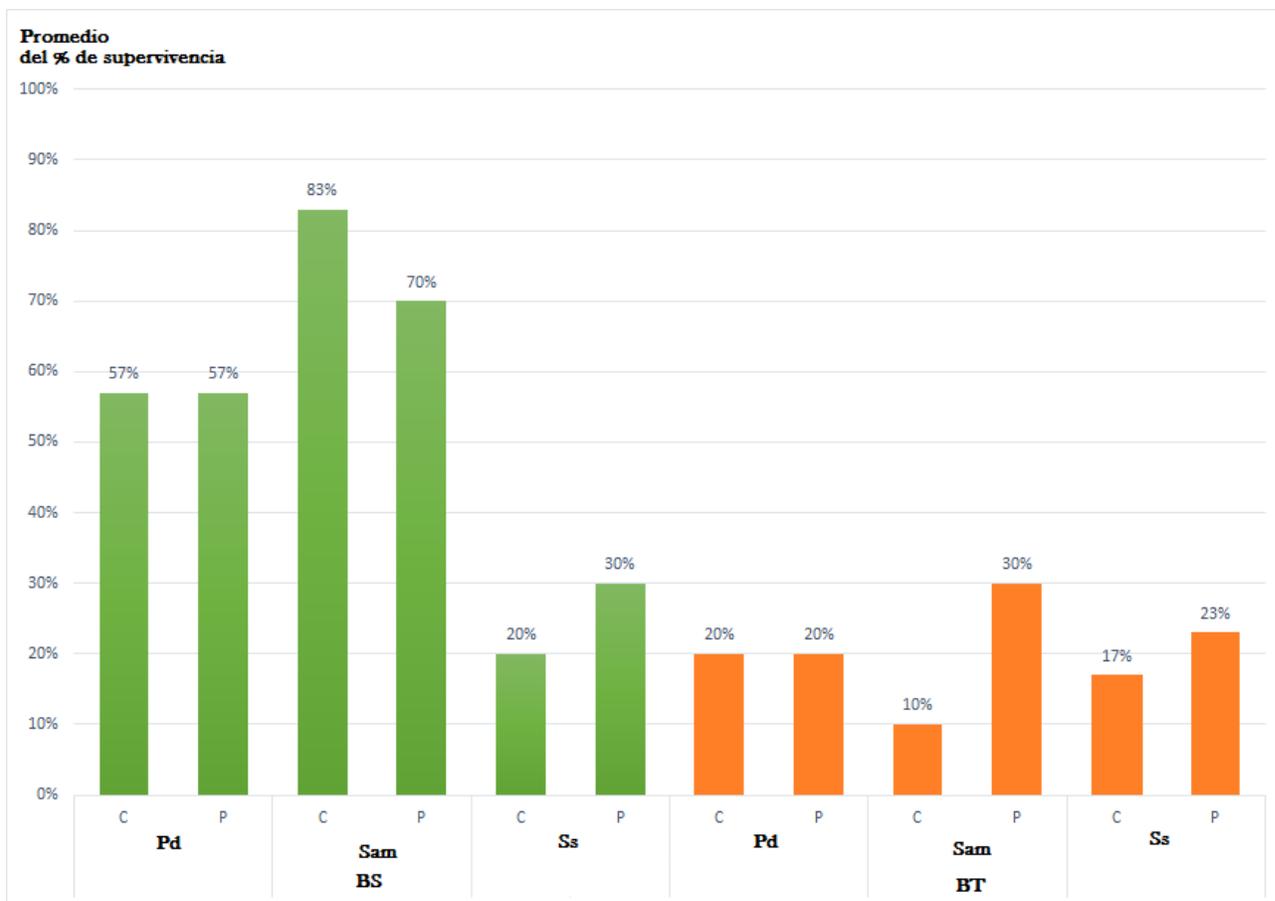
## 5. RESULTADOS

### 5.1. Supervivencia

La distribución de los porcentajes de supervivencia fueron evaluados con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, e indicaron un comportamiento normal ( $P=0.150$ ). La supervivencia se vio afectada por la interacción entre la especie, el tipo de bosque y el tratamiento (Tabla 1). Sin embargo, el tratamiento por sí solo no tuvo un efecto significativo. Las tres especies tuvieron una supervivencia mayor en el bosque secundario que en el bosque temprano (Figura 3). En el bosque secundario, *S. saman* superó en supervivencia a las otras especies, y *P. dulce* superó a *S. spectabilis*. En el bosque secundario, las plántulas de *S. saman* protegidas tuvieron menor mortalidad que las controles, pero en el bosque temprano ocurrió lo contrario. En el caso de *S. spectabilis* las plántulas protegidas tuvieron menor mortalidad en ambos bosques que los controles, y para *P. dulce* la supervivencia fue igual entre tratamientos en ambos bosques. En general, *S. spectabilis* fue la especie con mayor tasa de mortalidad, tanto en bosque secundario como en temprano.

**Tabla 1.** Resultados del ANCOVA para el porcentaje de supervivencia de plántulas de 3 especies de bosque seco tropical (*P. dulce*, *S. saman* y *S. spectabilis*). Las parcelas fueron usadas como bloques. Los factores principales fueron el tipo de bosque, las especies y el tratamiento, así como sus interacciones. Los valores significativos están en negrilla.

Fuente	GL	Valor F	Valor P
Bosque	1	38.37	<b>0.001</b>
Especie	2	15.44	<b>0.004</b>
Tratamiento	1	5.62	0.055
Parcela	2	4.89	0.055
Bosque x Especie	2	14.37	<b>0.005</b>
Bosque x Tratamiento	1	4.26	0.085
Especie x Tratamiento	2	1.44	0.308
Bos x Esp x Trat	2	5.84	<b>0.039</b>
Error	6		



**Figura 3.** Promedio del porcentaje de la supervivencia por tratamiento de las tres parcelas. Pd: *P. dulce*; Sam: *S. saman*; Ss: *S. spectabilis*. BS: Bosque secundario (verde); BT: Bosque temprano (anaranjado). C: Tratamiento control; P: Plántulas protegidas.

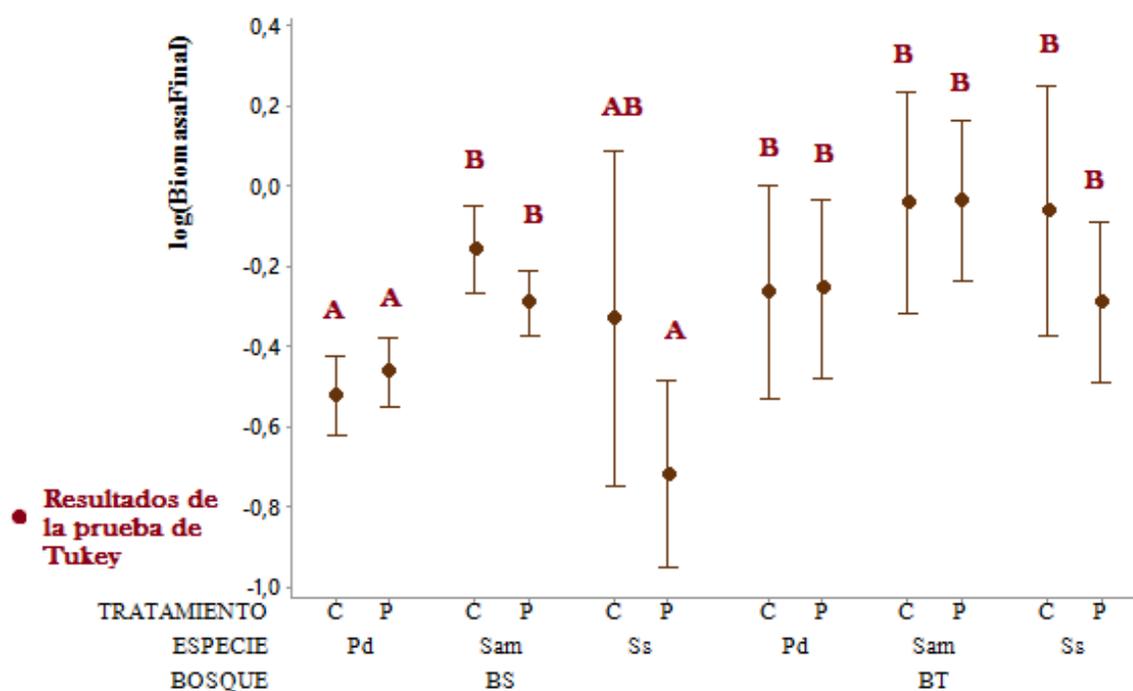
## 5.2. Biomasa

Las biomazas final e inicial se transformaron con logaritmo en base diez para lograr la normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov  $P=0.150$ ). Las respuestas transformadas se usaron para el análisis estadístico. La biomasa final varió según el tipo de bosque y la especie, pero no según el tratamiento (Tabla 2). Las interacciones entre factores no fueron significativas. Para este factor no tuvieron un efecto significativo ni la parcela, ni la distancia, ni la biomasa inicial.

La prueba de Tukey demostró que la biomasa de *P. dulce* y *S. spectabilis* fue mayor en el bosque temprano que en el bosque secundario (Figura 4). Por otro lado, en este mismo tipo de bosque, *S. saman* superó a *P. dulce* en biomasa.

**Tabla 2.** Resultados del ANCOVA para la biomasa final de plántulas de 3 especies de bosque seco tropical (*P. dulce*, *S. saman* y *S. spectabilis*). Los factores principales fueron el tipo de bosque, las especies y el tratamiento, así como sus interacciones. En el modelo se incluyeron la biomasa inicial y la distancia al nido más cercano como covariables, y parcelas como bloques. Los valores significativos se muestran en negrilla.

Fuente	GL	Valor F	Valor P
Distancia	1	0.05	0.829
Biomasa Inicial	1	1.12	0.292
Bloque (Parcela)	2	0.36	0.697
Bosque	1	<b>12.25</b>	<b>0.001</b>
Especie	2	<b>3.89</b>	<b>0.023</b>
Tratamiento	1	2.52	0.115
Bosque X Especie	2	0.22	0.802
Bosque X Tratamiento	1	0.92	0.340
Especie X Tratamiento	2	2.77	0.067
Bosque X Especie X Tratamiento	2	0.52	0.429
Error	117		



**Figura 4.** Promedio e intervalos de varianza de la biomasa final (transformada a logaritmo base diez) para los dos tipos de bosque (BS: secundario; BT: temprano), las tres especies (Pd: *P.dulce*; Sam: *S. saman*; Ss: *S. spectabilis*) utilizadas en el experimento, y los tratamientos (C: controles; P: plántulas protegidas). Los resultados de las pruebas de Tukey están representadas por letras rojas; las letras diferentes indican diferencias significativas.

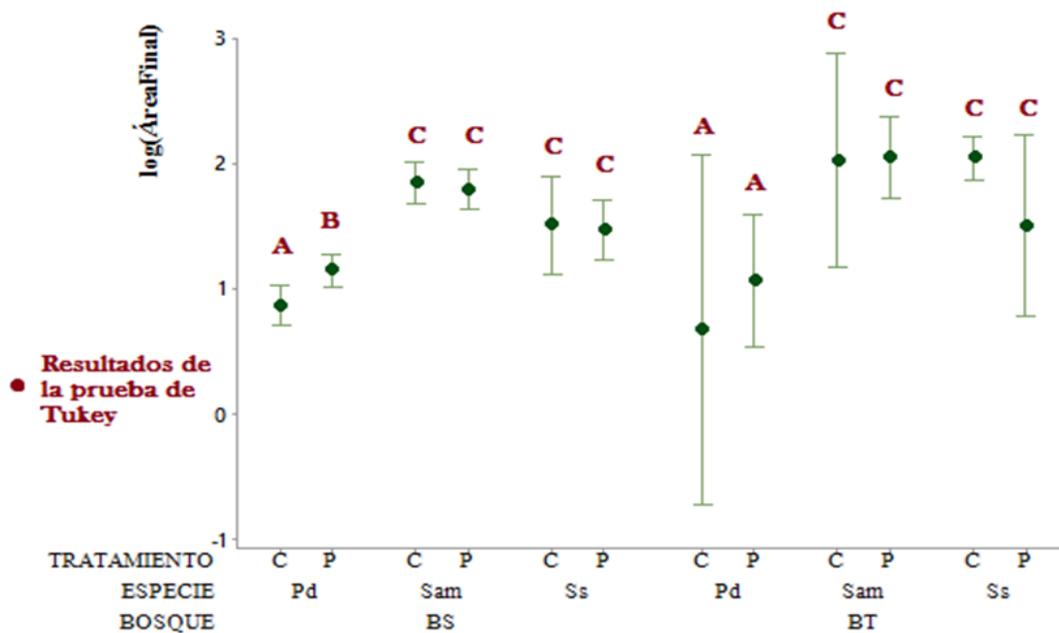
### 5.3. Área Foliar

Las áreas foliares final e inicial se transformaron con logaritmo en base diez para lograr la normalidad. La prueba de Kolmogorov-Smirnov demostró la normalidad de las áreas iniciales transformadas ( $P=0.150$ ) y de las finales transformadas ( $P=0.095$ ). Los valores transformados fueron los usados para el análisis estadístico. El análisis de covarianza para el área foliar indicó que hay una diferencia entre especies, pero no entre bosques ni entre los tratamientos. La distancia no fue una covariable significativa, pero si el área inicial. Por otro lado, hubo diferencias significativas entre parcelas. Ninguna interacción de los factores fue significativa en el modelo.

Los resultados anteriores fueron corroborados por las pruebas de Tukey (Figura 5). No hubo diferencias entre los tipos de bosques, ni entre tratamientos. Sin embargo, las plántulas protegidas de *P. dulce* tuvieron una mayor área foliar que las control en bosque secundario. El área foliar de las plántulas de *S. saman* y *S. spectabilis* no se diferenciaron entre sí, pero ambas fueron superiores a las de *P. dulce*.

**Tabla 3.** Resultados del ANCOVA para el área foliar final de plántulas de 3 especies de bosque seco tropical (*P. dulce*, *S. saman* y *S. spectabilis*). En el modelo se incluyeron área foliar inicial, distancia al nido más cercano de hormigas *Atta* como covariables, y parcelas como bloques. Los factores principales del modelo fueron el tipo de bosque, las especies, los tratamientos, y sus interacciones. Los valores significativos se muestran en negrilla.

Fuente	GL	Valor F	Valor P
<b>Distancia</b>	1	1.68	0.201
<b>Área foliar inicial</b>	1	<b>7.53</b>	<b>0.005</b>
<b>Bloque (Parcela)</b>	2	4.77	0.025
<b>Bosque</b>	1	1.51	0.641
<b>Especie</b>	2	<b>48.28</b>	<b>0.001</b>
<b>Tratamiento</b>	1	0.63	0.093
<b>Bosque X Especie</b>	2	0.02	0.363
<b>Bosque X Tratamiento</b>	1	0.14	0.900
<b>Especie X Tratamiento</b>	2	3.52	0.088
<b>Bosque X Especie X Tratamiento</b>	2	0.99	0.429
<b>Error</b>	117		



**Figura 5.** Promedio e intervalos de varianza de área foliar final (transformada a logaritmo base diez) para los dos tipos de bosque (BS: secundario; BT: temprano), las tres especies (Pd: *P.dulce*; Sam: *S. saman*; Ss: *S. spectabilis*) utilizadas en el experimento, y los tratamientos (C: control; P: plántulas protegidas). Los resultados de las pruebas de Tukey están representadas por letras rojas; las letras diferentes indican diferencias significativas.

## 6. DISCUSION

### 6.1. Impacto de la herbivoría de *Atta cephalotes* sobre la supervivencia y el desarrollo de las plántulas.

Varios estudios han demostrado que las hormigas *Atta*, incluyendo a la especie *Atta cephalotes*, afectan de forma negativa el desarrollo y la supervivencia tanto de plántulas introducidas (Vasconcelos & Cherrett, 1997) como nativas de los bosques tropicales (Moser, 1986) (Ribeiro & Woessner, 1980). Sin embargo, el impacto de la herbivoría de *Atta* es distinto según la etapa sucesional del bosque. Por ejemplo, Chantal Blanton y John Ewl (1985) concluyeron con sus investigaciones que en un bosque seco en Costa Rica las obreras de *Atta* tienden a coleccionar más material vegetal de las zonas más simplificadas, con menor índice de área foliar y con menor complejidad estructural. Además, la abundancia de nidos es mucho mayor en zonas perturbadas o con estados tempranos de sucesión al favorecer la colonización por parte de reinas fecundadas y el desarrollo de los nidos (Vasconcelos & Cherrett, 1995) (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Por lo que las etapas tempranas de la sucesión son el momento crítico del impacto negativo de las hormigas cortadoras de hojas sobre la regeneración (Farji-Brener A. G., 2001) (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). Por lo cual, en este estudio se esperaba tanto en la supervivencia como en el desarrollo de las plántulas un efecto negativo significativo de las hormigas cortadoras de hojas en la zona con sucesión temprana del PNR el Vínculo, mientras que en el bosque más conservado se esperaba que el impacto fuese o muy poco, o inexistente.

El tipo de bosque y la especie fueron los factores que afectaron la supervivencia (Tabla 1), así como la interacción entre estos dos factores (Tabla 1), por lo que la respuesta varió para los dos tipos de tratamientos (con protección y controles) según la zona y la especie. Se observó que en bosque secundario en una de las tres especies (*S. spectabilis*) las plántulas protegidas tuvieron menor mortalidad que las controles (Figura 3), pero en el bosque temprano fueron dos de las tres especies (*S. spectabilis* y *S. saman*) en las que las plántulas protegidas sufrieron menos mortalidad por herbivoría de *Atta* que las controles. Este resultado comprueba lo encontrado por los estudios antes mencionados. Tanto en el bosque secundario del PRN el Vínculo (que sigue siendo un bosque en estado intermedio de sucesión), como en la zona temprana, las plántulas sin protección tuvieron mayor mortalidad, pero fue en el bosque temprano donde se dio con mayor grado en dos de las tres especies. Estas hormigas tienen variación en su dieta y en la cantidad de material coleccionado según los cambios en la complejidad estructural vegetal, en la disponibilidad de recursos tanto cercanos como a varios metros de sus nidos, y a condiciones microclimáticas del bosque (Hölldobler & Wilson, 2011), tales modificaciones en el comportamiento de forrajeo de las *Atta* se ve reflejado

en el impacto que tienen sobre los individuos vegetales que se encuentran accesibles en el territorio de un nido (Hölldobler & Wilson, 2011) (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). Lo anterior nos indica que las variaciones entre distintos bosques y diferente disponibilidad de recursos afecta el impacto que pueden tener las plántulas, por lo que es coherente que el tratamiento (controles vs plántulas protegidas) fuese significativo solamente en su interacción con el tipo de bosque y las especies.

Aunque se esperaba que el desarrollo de las plántulas fuese similar a lo encontrado para la supervivencia, el tratamiento no tuvo un efecto significativo ni como factor individual ni en su interacción con el bosque y con la especie para la biomasa (Tabla 2) como para el área foliar (Tabla 3). El único caso en el cual las plantas protegidas presentaron mayor área foliar que las desprotegidas, fue *P. dulce* en el bosque (Figura 5). Sin embargo, el hecho de que el desarrollo no se haya visto influenciado por el tratamiento pero sí la supervivencia podría indicar que aquellas plántulas que fueron defoliadas por *Atta cephalotes* terminaron muertas, siendo las supervivientes aquellas que no fueron atacadas en general. Según lo anterior, no hubo diferencia en el desarrollo entre plántulas protegidas y controles porque los controles supervivientes representaron plántulas que no sufrieron ataques o en las que estos ataques fueron muy esporádicos durante el estudio. Lo anterior tendría importantes implicaciones para la regeneración del bosque seco, principalmente porque revela que las plántulas de bosque seco entre los cuatro y seis meses desde la germinación no soportan los ataques de *Atta*. Por lo tanto, se necesitaría estudiar la robustez de las plántulas a los ataques de estas hormigas en las distintas etapas de la regeneración de los bosques secos.

Por otro lado, la biomasa varió según la especie y el tipo de bosque (Tabla 2). En el bosque secundario, *S. saman* y *S. spectabilis* superaron a *P. dulce* en biomasa, pero no en el bosque temprano. Para todas las especies, el bosque secundario significó menor desarrollo de biomasa respecto a las plántulas del bosque temprano (Figura 4). Cuando observamos la supervivencia, pasa lo contrario: en el bosque secundario las tres especies mostraron menos mortalidad que en el temprano. Por lo tanto, podemos ultimar que en el bosque temprano se da una alta mortalidad de plántulas, pero para aquellas que logran mantenerse vivas hay un mejor desarrollo que en plántulas de bosque secundario. Este resultado se esperaba porque en las temporadas secas de los bosques secos tropicales el estrés hídrico causa una alta mortalidad de plántulas, y en zonas como pastizales o bosques intervenidos la deshidratación alcanza niveles críticos (Karin, 1993). Por otro lado, aunque las especies de dosel, como *S. saman*, *S. spectabilis* y *P. ducle*, tienen tolerancia a la sombra, su crecimiento se ve favorecido por la formación de claros en el follaje del bosque, y sin estas entradas de luz, su desarrollo se ve limitado (Bazzaz & Pickett, 1980) (Brokaw, 1985). Dado que en el

bosque temprano hay mayores niveles de luz, el crecimiento de estas especies se pudo ver favorecido en este tipo de bosque como mostraron los resultados.

## **6.2. Implicaciones para la regeneración del bosque seco tropical**

En este estudio se encontró que la herbivoría de *Atta cephalotes* aumenta la mortalidad de las plántulas de especies de bosque seco, incluso en la zona boscosa más conservada del PRN el Vínculo, que es considerado el fragmento de bosque con mejor calidad de conservación en el Valle del Cauca (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012). Por lo tanto, podríamos esperar que en la gran mayoría de los otros fragmentos de bosque seco, con menores tamaños y en estados tempranos de sucesión, la herbivoría de *Atta* estaría causando una mortalidad en las plántulas que podría ser superior a lo encontrado en este estudio. Adicionalmente, la mayor mortalidad encontrada por el ataque de *Atta cephalotes* en el bosque temprano del Vínculo corrobora el papel perjudicial de estos organismos sobre la regeneración de bosque secos en etapas muy tempranas. En particular, se conoce que muchos de estos fragmentos presentan zonas de amortiguación deterioradas, demasiado pequeñas, o incluso ausentes (Arcila Cardona, Valderrama, & Chacón de Ulloa, 2012). Además, los fragmentos se encuentran en un alto grado de relictualidad y están rodeados de matrices con alta transformación (González-M, y otros, 2018). En conjunto, estos hechos muestran la necesidad de estimar la mortalidad de plántulas por la herbivoría de las hormigas cortadoras de hojas en los fragmentos de bosque seco que no tienen la misma calidad de manejo ni de protección que PRN el Vínculo, porque que, a pesar de ser de los mejores representantes de este bioma, resulto ser afectado negativamente en su zona más avanzada en el proceso de sucesión.

Por otro lado, si la ausencia de efecto en el tratamiento para el desarrollo se debe a que las plántulas supervivientes no fueron atacadas por las *Atta*, mientras que los controles que sí fueron atacados resultaron muertos, se amplifica la problemática de la gran abundancia de estos organismos en los bosques secos y en la matriz que les rodea. Podría especularse que las plántulas entre tres y seis meses de edad no tienen robustez frente a los ataques de estos herbívoros. Surge por tanto otra línea de investigación relevante. Evaluar en qué etapa del desarrollo de una plántula el ataque de las *Atta* conlleva a la muerte del individuo sería un dato importante en la comprensión de las dinámicas de regeneración de los bosques secos; este aspecto podría estudiarse en las diferentes etapas de sucesión de los bosques en cuestión.

Pese a que varios autores han demostrado que las hormigas cortadoras de hojas imponen condiciones que facilitan la colonización y la germinación de las semillas de las plántulas leñosas (Costa, Vasconcelos, Vleira-Neto, Ernane, & Bruna, 2008) (Farji-Brener & Medina, 2000) (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997), los resultados de este estudio junto a los de otros investigadores demuestran que

la herbivoría de las *Atta* contrarresta estos efectos positivos al retener la regeneración por la mortalidad causada sobre las plántulas de especies leñosas, especialmente en etapas tempranas de sucesión. Además, la generación de entradas de luz en el follaje del bosque, la generación de zonas despejadas en el suelo, y la transformación física y química del suelo son efectos facilitadores cuya importancia depende del estado de sucesión del bosque (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997). A excepción de la transformación del suelo, sus efectos facilitadores son importantes solo en bosques donde ya hay una sucesión avanzada, donde la luz y los espacios libres en el suelo se hacen muy escasos (Wirth, Herz, Ryel, Beyschlag, & Hölldobler, 1997) (Karin, 1993). Por lo tanto, los efectos facilitadores podrían entrar en juego en etapas avanzadas de sucesión, mientras que los efectos negativos para la regeneración se darían en las etapas tempranas e intermedias de este proceso.

De forma global, este estudio resalta la importancia de tres aspectos relacionados con la regeneración del bosque seco tropical: 1) Es necesario reducir al máximo las perturbaciones antrópicas alrededor de los fragmentos, evitando generar pastizales y reducir la complejidad de la estructura vegetal; 2) La zona de amortiguación es crítica para el impacto de las hormigas sobre la regeneración de este bioma, dado que representan mayor mortalidad para plántulas ubicadas en o cerca de zonas con poca cobertura vegetal; 3) Es necesario evaluar varios aspectos del impacto de *Atta* en los bosques secos con etapas de sucesión más tempranas y con condiciones menos apropiadas que las encontradas en el PRN el Vínculo.

## 7. CONCLUSIONES

Este estudio comprobó que la supervivencia de plántulas del bosque seco se ve afectada negativamente por la herbivoría de las hormigas cortadoras de hojas, en particular, *Atta cephalotes*. Este efecto varió según el tipo de bosque, la especie y el tratamiento (con y sin protección frente a la herbivoría de *A cephalotes*). En el bosque temprano dos de las tres especies sufrieron mayor mortalidad por la herbivoría, mientras que en el bosque secundario solo una de las especies tuvo menor supervivencia. Aunque también se estudió el desarrollo de las plántulas (área foliar y biomasa), no se encontró un efecto significativo de la herbivoría sobre estas respuestas. Lo que podría indicar que las plántulas que sufrieron ataques de *Atta cephalotes* se murieron, y los controles que sobrevivieron fueron plántulas que no sufrieron ataques durante el estudio. Los estudios sobre la supervivencia de plántulas han indicado que los bosques tempranos presentan alta mortalidad, y este estudio comprobó dicha observación. No obstante, la abundancia del recurso luz en el bosque temprano permitió que aquellas plántulas que superen el estrés hídrico tengan, en mejores épocas, un mejor desarrollo. De forma general, los estudios previos y los resultados de este proyecto resaltan la importancia de estudiar el impacto de *Atta* en los bosques que no cuentan con el mismo manejo de conservación que el PRN el Vínculo, en los que el efecto negativo sobre la regeneración podría ser mucho mayor.

## 8. RECOMENDACIONES

- Para un futuro estudio de estas características sería prudente sembrar las semillas de las especies en recipientes ubicados en la zona de estudio, si ésta tienen algún espacio que sirva como invernadero, para evitar viajes largos con plántulas; es más fácil transportar semillas, baldes vacíos y costales de tierra que baldes con tierra y plántulas vivas.
- Se recomienda usar otras metodologías de aislamiento para comparar el desempeño de plántulas con y sin herbivoría (Anexo 1). Por ejemplo, en lugar de usar plásticos aislantes sería más eficiente establecer parcelas donde haya actividad de *Atta* y parcelas en donde no haya nidos cerca.
- Se ha demostrado que entre las distintas especies del género *Atta* hay diferencias en los patrones de herbivoría (Bernardes Munique & Soares Calixto, 2018), por lo que los futuros estudios deberían incluir esta variable y no concluir respecto al género *Atta* de manera tan generalizada, como ocurre en gran parte de la bibliografía estudiada para este proyecto.

- Este tipo de estudios no deberían limitarse a zonas de conservación particulares, ya que el efecto de las *Atta* puede variar entre fragmentos de bosque de la región debido que no todos tienen las mismas medidas de manejo ni el mismo grado de sucesión.

## BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, M., Escobar, F., Gast, F., Mendoza, H., Repizzo, A., & Villareal, H. (1998). Bosque seco Tropical. En M. Chavés, & N. Arango, *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997* (págs. 56-72). Bogotá: Instituto Humboldt.
- Arcila Cardona, A. M., Valderrama, A. C., & Chacón de Ulloa, P. (2012). Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 86-101.
- Balvanera, P., Castillo, P., & Martínez-Harms, M. (2011). Ecosystem services in seasonally dry tropical forests. En R. Dirzo, H. Young, H. Mooney, & G. Ceballos, *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (págs. 259-277). London, UK: Island Press.
- Bazzaz, F., & Pickett, S. (1980). Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 287- 310.
- Bernardes Munique, L., & Soares Calixto, E. (2018). Spatial and Temporal Variation of Plant Fragment Removal by Two Species of Atta Leaf-Cutting Ants. *Journal of Insect Behavior*.
- Blanton, C. M., & Ewel, J. J. (1985). Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*, 861-869.
- Blanton, C., & Ewel, J. (1985). Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*, 66: 861-869.
- Brokaw, N. (1985). Treefalls, regrowth and community structure in a tropical forest. En S. Pickett, & P. White, *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (págs. 53-69). Orlando: Academic Press.
- Brwon , S., & Lugo, A. (1982). The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, 14 161-87.
- Calvo-Rodriguez, S., Sanchez-Azofeifa, A., Duran, S., & Espítiru-Santo, M. (2016). Assessing ecosystem services in Neotropical dry forests: a systematic review. *Environmental Conservation*, 1-10.
- Cherrett, J. (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J Anim Ecol*, 41: 647-660.
- Corzo, G., & Delgado, J. (2012). Escenarios Geográficos para la Restauración del Bosque seco en Colombia. Informe final de consultoría. *Universidad Icesi* -

- Costa, A., Vasconcelos, H., Vleira-Neto, Ernane, H., & Bruna, E. (2008). Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science*, 19: 849-854.
- Croar, T. (1978). *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Dixon, A. (1966). The effect of population density and nutritive status of the host plant on the summer reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum plantanoides*. *Ecol Appl*, 36:105-112.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: a regionalized spatial approach. *Ann. Assoc. Am. Geogr.*, 98 2-23.
- Farji Brener, A., & Silva, J. (1995). Leaf-Cutting Ant Nests and Soil Fertility in a Well- Drained Savanna in Western Venezuela. *Biotropica*, 250-254.
- Farji-Brener, A. G. (2001). Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *OIKOS*, 92:169-177.
- Farji-Brener, A., & Medina, C. A. (2000). The importance of where to dump the refuse: Seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A colombia*. *BIOTROPICA*, 32(1): 120-126.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. *Rec Adv Phytochem*, 10:1-40.
- Fernández, F., Castro-Huertas, V., & Serna, F. (2015). *Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: Acromyrmex & Atta (Hymenoptera:Formicidae)*. Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Fleury, M., Silla, F., Rodrigues, R. R., do Couto, H. T., & Galetti, M. (2015). Seedling fate across different habitats: The effects of herbivory and soil fertility. *Basic and Applied Ecology*, 141-151.
- Franks, N. (1983). Ecology and population regulation in the army ant *Eciton burchelli*. En E. Leigh, A. S. Rand, & D. Windsor, *Ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes* (págs. 389-394). Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- García, H., Corzo, G., Isaacs, P., & Etter, A. (2014). Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: Insumos para su gestión. En C. Pizano, & H. García, *El Bosque Seco Tropical en*

Colombia (págs. 231-251). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Gómez, J., & Robinson, S. (2014). Aves del Bosque Seco Tropical de Colombia: Las comunidades del valle alto del río Magdalena. En C. Pizano, & H. García, *El bosque seco tropical en Colombia* (págs. 95-127). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

González-M, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., . . . Pizano, C. (2018). Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environ. Res. Lett*, 13.

Hodgson, E. (1955). An ecological study of the behavior of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecology*, 36:293-304.

Hölldobler, B., & Wilson, E. (1990). *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts.

Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (2011). *The LEAF CUTTER ANTS Civilization by Instinct*. New York: Norton & Company, Inc.

Howard, J., & Wiemer, D. (1986). Chemical Ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Lofgren CS, Vander Meer RK (eds) Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, 260-273.

Hubbell, S., Howard, J., & Wiener, D. (1984). Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65: 1067-1076.

Karin, G. (1993). Tree seedling development in tropical dry abandoned and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science*, 4:95-102.

Kattan, G. (2002). Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En M. Guariguata, & G. Kattan, *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* (págs. 561-589). Costa Rica: Libre Universitario Regional (EULAG-GTZ).

Kricher, J. (2011). *Tropical Ecology*. New Jersey: Princeton University Press.

Landsberg, J., & Ohmart, C. (1989). Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts. *Trends Ecol Evol*, 4: 96-100.

Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., & Pennington, T. (2011). Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. En R. Dirzo, H. Young, H. Mooney, & G. Ceballos, *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (págs. 3-21). London, UK: Island Press.

- Lovejoy, T., Bierregaard, R., Rylands, A., Malcolm, J., Quintela, C., Harper, L., . . . Hays, M. (1980). Edge and other effects of isolation on Amazonian forest fragments. En M. Soule, *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (págs. 257-285). Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Maass, J., Balvanera, M., Castillo, A., Daily, G., Mooney, H., Ehrlich, P., . . . Surakhán, J. (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, 10:1-17.
- Madhu, R., Terborgh, J., & Nuñez, P. (2001). Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conservation Biology*, 624-633.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., . . . Gordon, J. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr*, 33 491-505.
- Moser, J. (1986). Estimating timber losses from a town ant colony with aerial photographs. *Southern Journal of Applied Forestry*, 10:45-47.
- Nepstad, D., Uhl, C., & Serrao, E. (1990). Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Para, Brazil. *Anderson, A. (ed) Alternatives to deforestation, steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest*, 215-229.
- Parra, G. (1994). Polinización de especies útiles de la estación biológica El Vínculo (Buga-Valle). *Cespedesia*, 20(64-65): 47-86.
- Portillo- Quintero, C., & Sanchez-Azofeifa, G. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.*, 143 144-55.
- Ribeiro, G., & Woessner, R. (1980). Efeito de diferentes niveis de desfolha artificial para avaliacao de danos causados por saúvas (*Atta* spp) em arvores de *Gmelia arborea*. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 9:261-272.
- Rojas, O. (1991). Generalidades sobre el estudio de la dinámica de regeneración en el santuario de El Vinculo. *Cespedesia*, 18(60): 39-43.
- Terborgh, J., & Feeley, K. (2010). Propagation of trophic cascades by multiple pathways in tropical forests. En J. Terborgh, & J. Estes, *Thropic cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature* (págs. 125-140). Washington: Island Press.
- Torres G, A. M., Adarve, J. B., Cárdenas, M., Vargas, J. A., Londoño, V., Rivera, K., . . . González, Á. M. (2012). Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 66-85.

- Uhl, C. (1987). Factors controlling succession following slash and burn agriculture in Amazonia. *J Ecol*, 75: 377- 407.
- Vasconcelos, H. L., & Cherrett, M. J. (1997). Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 357-370.
- Vasconcelos, H. L., & Cherrett, M. J. (1997). Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 357-370.
- Vasconcelos, H., & Cherrett, J. (1995). Changes in leaf-cutting ant population (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 107-113.
- Wirth, R., Herz, H., Ryel, R., Beyschlag, W., & Hölldobler, B. (1997). Herbivory of Leaf-Cutting Ants A Case Study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama. *Ecological Studies*.

**Anexo 1.** Deterioro y problemas con el método de protección contra la herbivoría de *A. cephalotes*



Figura 5. Antes (izquierda) y después (derecha) del plástico aislante del experimento de campo en el PRN el Vínculo. El barro curtió el plástico, generando una textura que sí permitía el ingreso de obreras de *Atta*. Además, se observa que varios cuerpos caen sobre el plástico, volviendo accesibles las ramas y hojas de las plántulas a las hormigas.