

**DIVERSIDAD Y GRUPOS FUNCIONALES DE HORMIGAS DEL SUELO EN
SISTEMAS CAFETEROS DEL CAUCA, COLOMBIA**

UNIVERSIDAD DEL VALLE



DELLY ROCIO GARCIA CÁRDENAS

Director

James Montoya Lerma (Ph.D.)

Co-directora

Inge Armbrecht (Ph.D.)

DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

Mayo de 2017

**DIVERSIDAD Y GRUPOS FUNCIONALES DE HORMIGAS DEL SUELO EN
SISTEMAS CAFETEROS DEL CAUCA, COLOMBIA**

DELLY ROCIO GARCIA CÁRDENAS

**Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de
Doctor en Ciencias – Biología**

Director

James Montoya Lerma (Ph.D.)

Co-directora

Inge Armbrecht (Ph.D.)

DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

Mayo de 2017

OBSERVACIONES

ALEJANDRO FARJI BRENER

Jurado

PATRICIA CHACÓN DE ULLOA

Jurado

MARIA CRISTINA GALLEGU ROPERO

Jurado

JAMES MONTOYA LERMA

Director tesis

INGE ARMBRECHT

Codirectora tesis

Tabla de contenido

RESUMEN GENERAL	6
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
Agroecosistemas y diversidad	8
La caficultura en Colombia	9
Hormigas y café.....	11
Planteamiento del problema	13
Hipótesis y predicciones generales.....	15
CAPÍTULO 1	16
Resumen	17
Summary	18
Introducción	19
Métodos	21
Resultados	23
Discusión.....	26
Conclusiones	33
Agradecimientos.....	34
Literatura citada	34
Figuras y tablas	44
CAPÍTULO 2	53
Resumen	54
Abstract	55
Introducción	56
Materiales y métodos	56
Resultados y discusión	58
Agradecimientos.....	63
Literatura citada	63
Figuras y tablas	66
CAPÍTULO 3	75
Resumen	76
Abstract	77

Introducción	77
Materiales y métodos	80
Resultados	82
Discusión.....	85
Literatura citada	90
Tablas y figuras.....	97
CAPÍTULO 4	101
Resumen	102
Abstract	103
Introducción	103
Materiales y métodos	106
Resultados	108
Discusión.....	110
Conclusiones	115
Agradecimientos.....	115
Literatura Citada	115
Figuras y tablas	122
SÍNTESIS GENERAL Y RECOMENDACIONES	126
LITERATURA GENERAL	131
ANEXOS.....	156

RESUMEN GENERAL

El funcionamiento de los ecosistemas depende de las interacciones entre sus diferentes componentes y de la capacidad de los elementos vivos para percibir y adaptarse a los cambios del ambiente. La agricultura es una de las prácticas humanas que más ha contribuido a estos cambios y, en la medida que aumenta su intensidad, más fuerte es el impacto sobre los recursos naturales. La pérdida de la biodiversidad es uno de los efectos que más preocupación genera al involucrar no sólo la desaparición *per se* de las especies, sino de los servicios que brindan y favorecen no sólo a la población humana. De allí, que se busquen soluciones para mitigar los impactos relacionados con la agricultura intensiva. No obstante, se dificulta al desconocerse en profundidad los procesos e interacciones que varían con la historia de cada lugar, sus componentes y condiciones.

El café es uno de los productos que más se cultiva en gran parte de la franja tropical, zona caracterizada por su alta diversidad. Colombia, es uno de los mayores productores y exportadores de este producto, beneficiando así un sector grande de la economía. Sin embargo, el costo ambiental de la intensificación en la producción del café, ha ocasionado un fuerte deterioro del paisaje andino colombiano. Aunque existen evidencias de que ciertas prácticas agrícolas favorecen la diversidad y aumentan los servicios ambientales, aún se tienen muchos vacíos sobre cómo deben establecerse estas prácticas de manera que no se afecte el componente económico y social de la cultura cafetera.

Aunque existen estudios que evalúan la diversidad en el contexto cafetero colombiano, sus resultados son controversiales, de manera, que no es redundante desarrollar investigaciones que permitan conocer qué y cómo funcionan las especies asociadas, bajo diferentes escenarios cafeteros. En la presente tesis doctoral, se tuvo como objetivo central evaluar la diversidad taxonómica y funcional de hormigas del suelo asociadas a dos sistemas cafeteros con manejo contrastante (con y sin sombra) en el departamento del Cauca, con énfasis en el papel de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). A este objetivo se articularon los siguientes específicos, cada uno de ellos correspondiente a un capítulo: capítulo 1: caracterizar la diversidad específica de hormigas del suelo, identificar los grupos

funcionales en dos sistemas cafeteros contrastantes y relacionar esta diversidad con algunas características del hábitat; capítulo 2: determinar a nivel local la ubicación, densidad y tamaño de nidos de *A. cephalotes* en los dos sistemas cafeteros estudiados; capítulo 3: evaluar el efecto de la construcción de nidos de hormiga arriera *A. cephalotes*, sobre las propiedades físico-químicas del suelo y su relación con el tipo de manejo del cultivo de café y, capítulo 4: determinar la tasa de herbivoría de *A. cephalotes* sobre arbustos de café y su relación con el tipo de manejo del cultivo.

Esta investigación, da a conocer la fauna de hormigas del suelo en sistemas cafeteros en una región del sur-occidente de Colombia, en una franja altitudinal superior a los 1.600 msnm, y evidencia diferencias en la composición de especies frente a otras regiones cafeteras como los Andes centrales. Se resalta el valor de los pequeños parches de bosque conservados como refugios para especies de hormigas en especial del gremio de las cazadoras, así como el uso de la sombra como herramienta que favorece el establecimiento de la fauna de hormigas. Se comprobó que *A. cephalotes* es la única especie de hormiga cortadora de hojas (arriera) presente en la región, con baja densidad en los cafetales, con un impacto mínimo de herbívora y ejerciendo su función como ingeniera del ecosistema, al modificar la estructura física del suelo.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Agroecosistemas y diversidad

Los agroecosistemas son sistemas productivos en los que a diferencia de los naturales, la biodiversidad puede ser controlada, y este manejo influye en la biodiversidad a escala regional y biogeográfica (Swift *et al.* 1997). En estos sistemas la biodiversidad se puede categorizar en planeada (presente en el cultivo por decisión del agricultor) y la asociada (los organismos que llegan de forma espontánea al cultivo). El manejo que el agricultor decide para su cultivo, define el tipo de biodiversidad asociada que ocurre, y ambas biodiversidades son responsables de los servicios ecosistémicos generados en los agroecosistemas (Figura 1) (Vandermeer y Perfecto 2012).

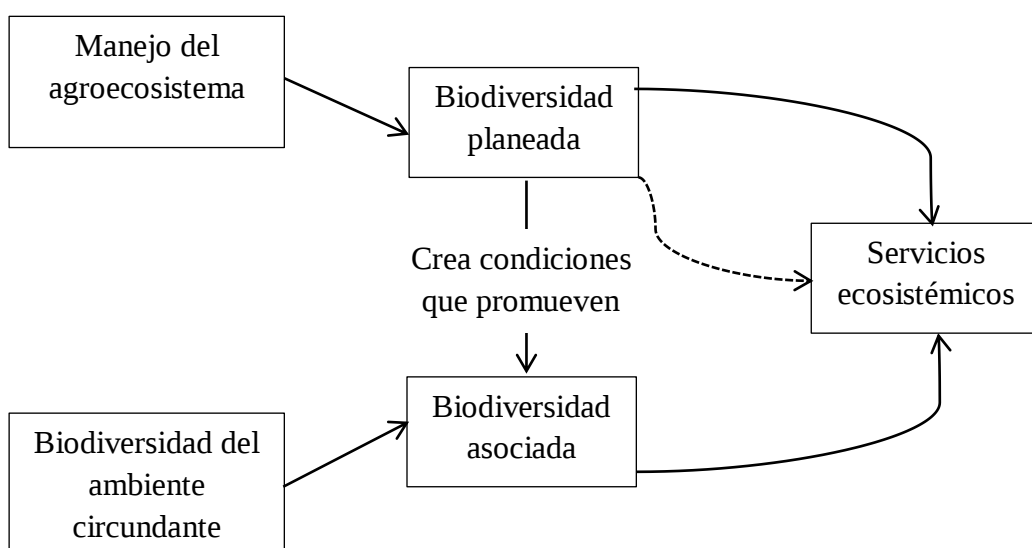


Figura 1. Diagrama de los dos componentes de la biodiversidad en agroecosistemas y su contribución a los servicios del ecosistema. La línea discontinua representa los efectos indirectos de la biodiversidad planeada (tomado de Perfecto y Vandermeer 2015).

En el Neotrópico, cerca del 80% de los ecosistemas terrestres corresponden a sistemas productivos (agropecuarios + forestales) (FAO 2012). La transformación y perturbación del hábitat constituyen amenazas significativas para la conservación de la biodiversidad y la

función del ecosistema. Una de las fuentes de esta transformación es la agricultura y su incremento, generalmente, cuando está asociada con la especialización de cultivos, mecanización, uso generalizado de agroquímicos y otros insumos externos (Philpott *et al.* 2012). Esta intensificación agrícola ha conducido a una fuerte homogenización de los paisajes agrícolas y a la pérdida de hábitats naturales y seminaturales (Foley *et al.* 2005). No obstante, los paisajes agrícolas, hacen parte de la matriz circundante de fragmentos de bosque natural y se plantea que los agroecosistemas deben estar en la agenda de conservación biológica (Perfecto *et al.* 2007, McNeely y Scherr 2003, Perfecto y Armbrrecht 2003) y se hace necesario comprender los impactos de la agricultura sobre la biodiversidad.

El café es un cultivo ideal para evaluar el impacto de la intensificación de la agricultura sobre la biodiversidad, a través de diferentes escenarios. En América la caficultura se caracteriza por presentar varios modelos de producción, desde sistemas rústicos donde los cafetos crecen bajo la sombra de los árboles del bosque nativo, hasta cultivos con alta tecnificación, donde se elimina la sombra y requieren aplicaciones de agroquímicos para sostener la producción (Moguel y Toledo 1999). Varios estudios han demostrado el efecto negativo de la intensificación del café sobre la biodiversidad asociada. En una revisión, Perfecto *et al.* (2007), indican que 18 de 22 estudios con hormigas, la diversidad declina con la intensidad del manejo. No obstante, los resultados pueden variar de acuerdo al grupo de estudio seleccionado y con la escala de análisis. Un aspecto relacionado con la biodiversidad es que la matriz, en sí misma, puede proveer de refugio a especies que, de otra manera, podrían extinguirse a causa de la pérdida de hábitat.

La caficultura en Colombia

En Colombia, el café corresponde a un mosaico de ambientes donde la matriz cafetera se alterna con remanentes de bosque nativo, otros cultivos (transitorios y permanentes) y potreros con diferentes grados de intensidad ganadera. A diferencia de Centroamérica, cerca del 90% de la región cafetera colombiana corresponde a cultivos a libre exposición, es decir, sin cobertura de árboles asociados al cultivo (FNC 2013). La franja productora del

grano se encuentra en el piso bioclimático subandino (entre 1.100 m y 2.200 m de altitud), caracterizado como el de mayor grado de intervención, dado que representa el 24% del total de los ecosistemas transformados del país (Rodríguez *et al.* 2006). En el territorio nacional, su cultivo comprende cerca de 3.000.000 de hectáreas, distribuidas en 590 municipios y 19 departamentos; de éste dependen 500.000 familias y cerca de 2,5 millones de personas (FNC 2010).

En el país sólo se cultivan variedades de *Coffea arabica* L., en zonas con características edafológicas, climáticas y socioeconómicas muy diferentes, con una amplia gama de sistemas de producción. En el extremo más tradicional se encuentran plantaciones de variedad **Típica**, con bajas densidades de siembra y sombrero denso, y en el más tecnificado, aquellas que se establecen con variedades **Colombia, Caturra y Castillo** en altas densidades y a plena exposición solar. Entre estos se presentan sistemas intermedios con rendimientos contrastantes (Sadeghian 2009), pero la **Castillo** es la predominante y ha permitido seleccionar variedades regionales con mayor productividad y beneficios adicionales para el agricultor (Alvarado *et al.* 2005) pero con afectación de la diversidad.

El cafeto es un arbusto perenne cuyo ciclo de vida en condiciones comerciales alcanza hasta 20-25 años, dependiendo de las condiciones o sistema de cultivo. Se caracteriza porque la mayor cantidad de raíces activas se encuentra muy cerca de la superficie del suelo, esto significa que la planta necesita buena disponibilidad de agua y nutrientes a esta profundidad (Arcila *et al.* 2007). En la mayoría de las regiones cafeteras del país, existe un periodo de floración de enero a marzo y otro de julio a septiembre. La cosecha principal se realiza entre septiembre y diciembre y la secundaria o “mitaca” entre abril y junio (Arcila *et al.* 2007). Estos periodos pueden variar según la ubicación geográfica de cada región que determina la disponibilidad de agua, temperatura, radiación solar y régimen de vientos para el cultivo del grano. Es así como en las zonas del sur del país, departamentos del Cauca y Nariño, se produce café en cercanías a la línea ecuatorial, a mayor altitud y temperaturas menores (Fedaración Nacional de Cafeteros, FCN 2017).

Hormigas y café

Varios grupos de animales y plantas han sido estudiados dentro del contexto de ecosistemas cafeteros, especialmente en Centroamérica donde los cultivos mantienen un porcentaje alto de sombra. Entre estos grupos las hormigas, han demostrado ser útiles como taxón focal en investigaciones agroecológicas (Philpott y Armbrrecht 2006) y como bioindicadoras en ambientes terrestres. Básicamente, ellas presentan una distribución geográfica relativamente conocida, son localmente abundantes, funcionalmente importantes en todos los niveles tróficos, relativamente fáciles de muestrear y separar en morfoespecies; son susceptibles a los cambios climáticos y permiten una clasificación en grupos funcionales debido a su diversidad, de tal manera que pueden correlacionarse con la de otros componentes bióticos del área estudiada (Andersen 2000, Alonso y Agosti 2000).

Está confirmado el impacto negativo de la intensificación del cultivo de café sobre la diversidad de hormigas y de la pérdida de la biodiversidad sobre los servicios ecosistémicos (Vandermeer y Perfecto 1997, Moguel y Toledo 1999, Perfecto y Armbrrecht 2003) y propuesto mecanismos, tanto fisiológicos como ecológicos que pueden causar esta pérdida. Por ejemplo, cambios en el ambiente que impiden la adaptación o limitan la disponibilidad de recursos e influyen en las interacciones entre especies (Philpott y Armbrrecht 2006). Con la reducción de la biodiversidad de hormigas, además de la pérdida de especies, se reducen los servicios que brindan al agroecosistema.

Entre las hormigas tropicales existen especies depredadoras, excavadoras y forrajeras generalistas (Hölldobler y Wilson 1990). Varios estudios han aportado a esclarecer su papel en los agroecosistemas de café (Perfecto & Armbrrecht 2003 y referencias contenidas). Por ejemplo, algunos han analizado la función depredadora de ciertas especies de hormigas como agentes de control biológico como reportan Vandermeer *et al.* (2003) en una plantación de café tradicional, donde especies de *Azteca*, reducen la herbivoría de larvas de lepidópteros sobre el follaje de los cafetos. En cambio Perfecto y Sediles (1992), advierten que, aunque *Solenopsis geminata* es considerada un buen agente de control, bajo condiciones de estrés puede convertirse en plaga y esto se relaciona con la calidad del

manejo del cultivo (Perfecto 1994). En Brasil, se ha reportado a *Crematogaster curvispinosus*, como depredadora de estados inmaduros de *Hypothenemus hampei*, la broca del café (Benassi 1995). En Costa Rica se registra a *S. geminata* como dominante en cultivos de café a libre exposición y también depredando broca en campo (Varón 2002). Sin embargo, en ese país, al realizar experimentos de depredación sobre la broca del café en campo y laboratorio, con cinco especies de hormigas (*Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii*, *Crematogaster torosa*, *C. curvispinosa* y *C. crinosa*), se observó depredación en laboratorio pero no en campo (Varón *et al.* 2004).

En Colombia, según Vélez *et al.* (2006), *Gnamptogenys sulcata*, especie reportada en cafetales con sombra, depreda estados inmaduros de broca en el campo. Por otra parte, Gallego-Ropero y Armbrrecht (2005) encontraron que la actividad depredadora de *Solenopsis picea* y *Tetramorium simillimum* sobre la broca, era mayor en cafetales con sombra diversa. Bustillo (2008), recalca a las especies de *Crematogaster*, como agentes potenciales para el control de la broca en Colombia y argumenta la importancia de conocer el estado de las poblaciones y el comportamiento de estas hormigas en campo.

También existen reportes de hormigas que de otra forma afectan la producción, ya sea por su agresividad y ataque a los empleados de las fincas como *Wasmannia auropunctata* o la misma *S. geminata*, las cuales interfieren en la recolección de frutos (Bustillo 2008). En ocasiones, algunas especies se asocian a insectos chupadores como cochinillas o piojos de la raíz (principalmente Pseudococcidae y Putoidae), que atacan las raíces de los cafetos. Entre los principales géneros de hormigas que transportan y protegen a estos chupadores, se encuentran *Solenopsis*, *Acropyga* y *Pheidole* (Villegas *et al.* 2009).

En Colombia, las denominadas arrieras u hormigas cortadoras de hojas son fácilmente reconocidas por los caficultores y su sola presencia genera malestar. De acuerdo con Bustillo (2008), el primer reporte de estos organismos como potenciales plagas en café se remonta a 1931. Constantino (2008), afirma que *Atta cephalotes*, se observa con frecuencia atacando viveros de cafetos y plantas jóvenes ocasionando una defoliación con posible

efectos económicos. A pesar de que las especies principalmente del género *Atta* han sido reportadas como posibles plagas del café por varios autores (Barreto *et al.* 1998; Varón *et al.* 2007; Fernández *et al.* 2015), no se conoce el verdadero impacto de estas hormigas sobre los arbustos de café y la producción del cultivo. Por otro lado, al construir nidos enormes desplazan grandes cantidades de tierra, modifican las características físicas y químicas del suelo, y son reconocidas como ingenieras del ecosistema (Alvarado *et al.* 1981, Folgarait 1998, Nkem *et al.* 2000). Gracias a su ambivalente función, herbívoras e ingenieras, estas hormigas pueden participar en el ciclado de nutrientes (Farji-Brener y Tadey 2009; Farji-Brener y Werenkraut 2015).

Planteamiento del problema

El café es el producto insignia de muchos países tropicales, su producción depende del manejo y las condiciones ambientales de cada región. En Colombia, se apuesta por una mayor producción de peso seco sin perder su sabor, invirtiendo en investigaciones para el mejoramiento genético de la especie y su adaptabilidad a las diferentes condiciones del país. El resultado ha sido, el uso de variedades que se siembran en mayor densidad y que producen más grano por arbusto, pero sólo bajo una exposición plena al sol. En otras palabras, la realidad de nuestro país es la intensificación del cultivo de café para producir a libre exposición (CLE), con un menor porcentaje de cafetales que aún mantienen la sombra (CCS) o que la reincorporaron, ya sea luego de malas experiencias, por efectos adversos del clima al despojarlos de efectos beneficiosos de los árboles o por el gasto adicional en insumos agrícolas que se utilizan para maximizar la producción en los CLE.

En general, estos monocultivos se asocian con la degradación ambiental, y aunque aún existe la polémica entre productores y conservacionistas, e incluso entre los mismos productores sobre el uso de la sombra, la decisión final es del dueño de la tierra. Algunos incentivos relacionados con el manejo de los cultivos amigables con la biodiversidad, han funcionado pero solo entre cultivadores organizados en cooperativas o grupos de apoyo, pues las exigencias para ganar un sello de calidad son complejas. Por otro lado, un gran

porcentaje de la tierra dedicada al café corresponde a pequeños agricultores, de escasos recursos y con poco acceso a la información, que están dependiendo casi de las políticas que define la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. No obstante, esta población, ha demostrado ser receptiva, siempre y cuando se comparta la información de manera clara y precisa, de hecho uno de los mayores intereses del agricultor en términos de biodiversidad es, que hay y que hace en la finca, lo que se traduce en biodiversidad y función en agroecosistemas.

El agricultor suele tener una percepción negativa de las hormigas, solo reconoce en ellas que atacan o defolian sus cultivos, pero suele ignorar la gran diversidad de especies y su importancia funcional en los ecosistemas y sus fincas. Desde una perspectiva biológica, se reconoce que los cafetales con sombra benefician el establecimiento de una mayor diversidad de hormigas, pero también que dada la heterogeneidad de la zona cafetera, la composición de hormigas y la estructura de sus comunidades pueden variar entre localidades. Por otro lado, la presencia de ciertas especies puede favorecer el establecimiento de otras especies, o al contrario, factores como la competencia inhiben o ejercen presión sobre otras poblaciones, favoreciendo la dominancia de pocas especies. La presente investigación se realizó con el objetivo de analizar la diversidad de hormigas asociada a dos tipos de manejo del cafetal (Cafetal con Sombra (CCS) y Cafetal a Libre Exposición CLE), reconocer a qué grupo funcional pertenecen y evaluar la función de uno de estos grupos dentro del agroecosistema cafetero. Para este último objetivo, se seleccionó la hormiga cortadora de hojas, también conocida en Colombia como “arriera”, por considerarla una especie carismática, dado su impacto biológico y el reconocimiento por parte de la comunidad de agricultores.

Hipótesis y predicciones generales

Capítulo 1	H1: La presencia de sombra en cultivos de café afecta de forma positiva la diversidad de hormigas	P1: Las características ambientales de los cafetales con sombra, brindan mejores condiciones a diferentes especies de hormigas del suelo, aumentando la diversidad de estas.
	H2: La carencia de sombra en los cultivos, influye de forma negativa en la función de las hormigas en los cafetales	P2: La pérdida de sombra arbórea en los cafetales tecnificados, modifica las condiciones microambientales, reduciendo las funciones en el sistema
Capítulo 2	H1: Los cafetales a libre exposición favorecen el establecimiento de nidos de hormiga arriera	P1: Las condiciones abiertas de los cafetales a libre exposición presentan mayor densidad de nidos de hormiga arriera <i>A. cephalotes</i> .
Capítulo 3	H1: La construcción de nidos de <i>A. cephalotes</i> afecta las características fisicoquímicas del suelo	P1: El suelo de los nidos de <i>A. cephalotes</i> , presenta mayor concentración de nutrientes y mayor infiltración que el suelo adyacente libre de nidos.
	H2: El uso de sombra en cafetales, influye en el efecto que producen los nidos sobre el suelo de los cultivos	P2: La presencia de vegetación asociada al cultivo CCS, favorece la presencia de materia orgánica y otros nutrientes en el suelo de los nidos de <i>A. cephalotes</i> .
Capítulo 4	H1: El uso de sombra en los cafetales, influye en el grado de defoliación de <i>A. cephalotes</i> sobre cafetos	P1: Los CCS ofrecen mayor recurso a la hormiga arriera, diluyendo la defoliación sobre los arbustos de café.
	H2: La defoliación de <i>A. cephalotes</i> , sobre arbustos de café afecta la producción de frutos.	P2: El daño en las hojas producido por la hormiga arriera, afecta la producción de frutos, así, los arbustos con mayor defoliación, producen menos frutos.

CAPÍTULO 1

Respuesta ecológica de hormigas al manejo de sombra en cultivos de café andino*

* Manuscrito traducido y sometido a la revista Biotropica (Categoría A1 – Publi-Index Colciencias), anexo certificado

Rocío García-Cárdenas¹, James Montoya-Lerma² y Inge Armbrecht³

¹Programa de Biología, Universidad del Quindío, Colombia;

rociogarcia@uniquindio.edu.co

²Docente Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia;

james.montoya@correounivalle.edu.co

³Docente Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia;

Inge.armbrecht@correounivalle.edu.co

Resumen

Colombia es uno de los principales productores de café debido al aroma y sabor que adquiere el grano al ser cultivado en condiciones de montaña, región conocida por su alta diversidad. Aunque se ha reportado que en las zona cafetera este cultivo ha desplazado a la vegetación natural y a la diversidad asociada, existen nuevas zonas productoras carentes de esta información. Con el objeto de caracterizar la diversidad específica de hormigas del suelo, identificar los grupos funcionales en dos sistemas cafeteros contrastantes y relacionar esta diversidad con algunas características del hábitat, se muestrearon ocho cafetales con sombra (CCS), ocho a libre exposición (CLE) y cuatro parches de bosque en la zona cafetera del sur del país. Se trabajó en transectos con 12 estaciones de muestreo, en cada una se empleó búsqueda activa, trampa de caída y cernido de horajasca. Se evaluaron nueve variables del hábitat para caracterizar cada sitio y relacionar estos valores con la diversidad de hormigas. Se recolectaron 15.666 individuos en 92 morfoespecies, Myrmicinae fue la subfamilia con mayor representación. La cobertura del muestreo presentó un déficit inferior al 5%. Las curvas de abundancia relativas, mostraron diferencias en el ensamblaje de hormigas. Los bosques presentaron comunidades de hormigas más diversas que la de los otros usos del suelo y mayor número de especies exclusivas; los CCS mantienen el 80,3%

de la diversidad de los bosques frente al 62,3% de ésta en CLE. En síntesis, la fauna de hormigas en los cafetales con sombra es más rica y equitativa que en los cultivos a libre exposición, reforzando la idea de que la implementación de la sombra favorece el establecimiento de la fauna de hormigas y, por ende, la funcionalidad ecológica.

Palabras clave: agroecosistemas cafeteros, diversidad asociada, hormigas, caficultura, Colombia

Summary

Coffee is cultivated on thousands of small farms in the tropics, a region known for great diversity. Colombia is a major exporter of coffee that possesses a distinct aroma and flavor acquired from the coffee bean's cultivation on mountain slopes. However, coffee cultivation has displaced natural vegetation and its associated biological diversity. The present study describes the diversity of ground-dwelling ants on eight plantations where coffee is grown in the shade (SHD), eight plantations where coffee is grown under unshaded coffee (SUN) and four patches of forest (FOS) in a coffee-growing region of Colombia. The research was conducted in transects composed of 12 sampling stations, each of which employed active collection, pitfall traps and litter sifting. Nine habitat variables were analyzed to characterize each site, and these values were related to the diversity of ants. A total of 15,666 individuals belonging to 92 morphospecies were collected. Myrmicinae was the subfamily with the highest representation. The sample coverage presented a deficit of less than 5%. The rank abundance curves exhibited differences in the ant assemblages. The ant communities found in the forest exhibited greater diversity and a larger number of exclusive species than the communities found in locations of other land uses; the SHD and SUN communities were characterized by 80.3% and 62.3%, respectively, of the diversity found in the forest communities. The shaded coffee plantations have a richer and more equitable ant fauna than the exposed coffee plantations, reinforcing the idea that shade cultivation favors the establishment of ant fauna and, consequently, ecological functionality.

Keywords: coffee plantation agro-ecosystems, associated diversity, ants, coffee growing, Colombia

Introducción

La agricultura a través de la conversión de tierras e intensificación de la producción representa una de las causas principales del cambio o la transformación de la vegetación natural y otras coberturas del suelo en zonas tropicales (Perfecto y Vandermeer 2002, Perfecto y Armbrrecht 2003, Guhl 2004, Jha *et al.* 2014). Cultivos como el café presentes, precisamente en las regiones más diversas del mundo, ocupan grandes áreas en elevaciones medias de los trópicos y conllevan a una disminución drástica de la biodiversidad (Perfecto y Vandermeer 2015). En Colombia, se estima que el 70% o más de la extensión original de su bosque andino ha sido transformada (Etter y van Wyngaarden 2000) y que gran parte de este cambio, es consecuencia de la expansión de los cultivos de café. En 2010, las plantaciones de café sumaban alrededor de 3.000.000 hectáreas en 19 departamentos, situados a lo largo del relieve andino, entre los 1.000 a 2.000 msnm (FNC 2010) y el 60% de las tierras dedicadas a este cultivo, es tecnificado o con reducción de sombra y uso de insumos químicos como plaguicidas y herbicidas, entre otros (Guhl 2004).

Aunque con la tecnificación se percibe un aumento en la producción, a cambio se someten las tierras a un fuerte proceso de intensificación generando degradación de los suelos (Perfecto *et al.* 1996). Características como la heterogeneidad espacial o el grado de homogenización en los paisajes agrícolas, así como las prácticas de manejo, pueden resultar determinantes en la diversidad y distribución de la biota local y regional, así como en la incidencia de especies invasoras o plaga (Armbrrecht *et al.* 2005, Philpott *et al.* 2008).

En las últimas décadas, las investigaciones en ecosistemas cafeteros han recibido considerable atención, en especial debido al efecto que ha tenido su intensificación sobre la biodiversidad asociada (Perfecto y Vandermeer 2015). Los estudios sobre hormigas, en particular, han demostrado ser útiles en análisis de diversidad y conservación en estos agroecosistemas. Por ejemplo, está documentado que la diversidad de hormigas puede reducirse en monocultivos de café a libre exposición debido a cambios en la luz y en la

hojarasca (Perfecto y Vandermeer 2002, Armbrrecht *et al.* 2005) y a la reducción de los sitios de nidificación para diversas especies (Roberts *et al.* 2000, Philpott y Foster 2005). Al respecto, la calidad de la estructura del microhábitat resulta ser determinante para el establecimiento de muchas especies de hormigas; destacándose los cultivos tradicionales de café con sombra, que contienen una mayor diversidad de hormigas, ya que garantizan las condiciones mínimas para la permanencia de sus comunidades (Armbrrecht y Perfecto 2003). También, se ha analizado el efecto negativo de los cultivos sin sombra sobre los gremios de hormigas depredadoras y omnívoras del suelo (García *et al.* 2008, Dias *et al.* 2013), destacando el papel de este grupo de insectos dentro de los diferentes hábitats que permite un entendimiento predictivo de la respuesta de las comunidades de hormigas a los disturbios (Andersen 1997, Leal *et al.* 2014).

En Colombia, varios estudios relacionan la diversidad de hormigas y el manejo de los cultivos de café, en particular, en la tradicionalmente conocida zona cafetera (Armbrrecht *et al.* 2005, Rivera y Armbrrecht 2005, Gallego-Ropero 2005, García *et al.* 2008, Zabala *et al.* 2013). No obstante, la ubicación geográfica del país, su topografía y las diferentes historias de vida, brindan una enorme heterogeneidad en la estructura y composición de las comunidades y, muchas veces, el contexto ecológico puede incidir en la manera en que responden las hormigas a los cambios de los usos del suelo. Esto es especialmente válido para la caficultura colombiana, cuya rápida transformación favoreció el establecimiento de cultivos a mayores alturas sobre el nivel del mar y el desplazamiento de la mayor producción hacia el sur del país (FNC 2011), de donde se tienen pocos estudios que relacionen la diversidad de hormigas y el manejo de los cultivos de café (Urrutia y Armbrrecht 2013). En el presente estudio se caracterizó la diversidad específica de hormigas del suelo e identificaron los grupos funcionales en dos sistemas cafeteros contrastantes (con sombra y sin sombra) y un sistema control (parches de bosque) en el departamento del Cauca, al suroccidente de los Andes colombianos.

Métodos

Sitio de estudio - El estudio se realizó en el Departamento del Cauca, al suroccidente de los Andes colombianos, en los municipios de Popayán y Cajibío, en una franja altitudinal entre los 1.450-1.800 msnm, definida según Holdridge (Espinal 1968), como bosque húmedo premontano (bh-PM). El clima es templado húmedo, con temperatura promedio de 27,9°C, régimen de pluviosidad bimodal, con precipitación promedio anual de 2.258 mm. La región se caracteriza por una caficultura mixta en parcelas pequeñas que poseen tanto zonas con monocultivos a plena exposición, como zonas heterogéneas que incluyen cafetales a libre exposición (CLE) y cafetales con sombra (CCS). Entre mayo a septiembre del 2014, se seleccionaron, 16 cafetales (ocho CLE y ocho CCS) y cuatro parches de bosque para un total de 20 sitios de estudio (Figura 1).

Variables de hábitat - En cada sitio, se ubicaron aleatoriamente dos puntos de muestreo separados al menos 50m entre sí. En cada punto se trazó un círculo de 24m de diámetro al interior del cual se establecieron dos ejes: uno en sentido norte-sur y otro en sentido oriente-occidente. Cada 4m de distancia sobre los ejes, se midieron y evaluaron nueve variables del hábitat verticalmente (Armbrecht 2003): 1) estrato arbóreo: cobertura de dosel, riqueza arbórea, densidad arbórea, riqueza de epífitas, altura de árboles, diámetro de árboles; 2) estrato de los arbustos de café: densidad de cafetos y altura promedio de cafetos; 3) estrato suelo: profundidad de hojarasca. Los datos fueron promediados para su posterior análisis (Meneses 2017).

Muestreo de hormigas- En términos generales se siguió el protocolo sugerido por Agosti *et al.* (2000). En cada sitio se demarcaron dos transectos de 50 metros de largo por dos metros de ancho, con 12 estaciones de muestreo separadas por 10 m de longitud. En cada estación se realizó búsqueda activa durante 20 minutos, se ubicó una trampa de caída semillena con alcohol etílico al 95%, expuesta por 24 horas. Además se tomó toda la capa de hojarasca de 1m², se cernió y llevó a sacos mini winkler durante 48 horas. En total se obtuvieron 36 muestras por sitio. Los ejemplares recolectados, se preservaron en alcohol al 90% y fueron

separados inicialmente por morfoespecies. Posteriormente, se efectuó la determinación al nivel taxonómico más bajo posible empleando las claves genéricas de Fernández (2003) y específicas de acuerdo al género. También se hizo comparación con material determinado por especialistas de la colección del Museo de Entomología de la Universidad del Valle, Cali (MUSENUV, registro nacional de colecciones 077) donde fueron depositados (Jiménez *et al.* 2016).

Grupos funcionales - Las especies de hormigas se clasificaron en grupos funcionales (Delabie *et al.* 2000, Silvestre *et al.* 2003, Silva y Brandão 2010; Groc *et al.* 2014, García-Martínez *et al.* 2015). El reconocimiento de estos grupos permite comparar funcionalmente, la composición de hormigas en los diferentes niveles de intensidad de los sitios de estudio (parches de bosque, café a libre exposición y café con sombra), a través del índice de similaridad de Sørensen, adaptado por Silvestre (2000), que incluye el número de gremios muestreados por localidad y el número de especies presente dentro de los gremios. Para las especies a las cuales no se reporta información o se desconoce su epíteto específico, la clasificación se basó en los hábitos reportados para el género.

Análisis de datos. -Se evaluó la diversidad mediante los números de Hill, en unidades de número efectivo de especies (Jost 2006): 0D (riqueza de especies), 1D (exponencial del índice de Shannon) y 2D (inverso del índice de Simpson). Estas medidas cumplen con el principio de replicación, son fáciles de interpretar y, por lo tanto, recomendables en estudios comparativos de diversidad (Jost 2010, Chao *et al.* 2014). La completitud del muestreo se midió teniendo en cuenta la cobertura de muestra (C_m) a nivel del manejo y entre diferentes cultivos y bosques (sitios). Esta medida permite comparar la diversidad de las comunidades a una misma cobertura de muestreo, mediante la extrapolación e interpolación de las coberturas de sus muestras de referencia (Chao y Jost 2012, Chao *et al.* 2014), con la subrutina R para datos de frecuencias de capturas, siendo 0 la mínima completitud y 100 la máxima (R Development Core Team 2014). Se realizó una comparación visual de los intervalos de confianza, para establecer diferencias significativas (no traslape) entre manejos o usos del suelo (Cumming *et al.* 2007) y análisis de varianza y comparaciones post anova después de comprobar la normalidad. Se analizó la composición

de especies entre usos del suelo, con el índice de similitud de Jaccard. Este índice presenta valores entre 0 (similitud mínima) y 100 (máxima similitud), y fue representado a través de un análisis de agrupamiento de parejas no ponderadas con la técnica de ligamiento de media aritmética (UPGMA). La robustez estadística de este resultado fue sustentada con el análisis de perfil de similitud (SIMPROF), empleando el programa PRIMER, versión 6.1.16 (Clarke y Gorley 2006). Para establecer la relación entre la composición de especies y sitios, explicada por las variables ambientales, se realizó un análisis multivariado de correspondencia canónica (CCA) y modelos lineales generalizados de acuerdo a la distribución de los datos y al tipo de variable con el programa R 3.2.1 (R Development Core Team 2014).

Resultados

Descripción general.- Se recolectaron 15.666 individuos de nueve subfamilias repartidas en 40 géneros y 92 morfoespecies (Tabla 1). El 100 por ciento de los individuos se determinó a nivel de género y el 60,6 por ciento a especie. El 40 por ciento restante agrupa a géneros de difícil resolución taxonómica como *Pheidole*, *Solenopsis*, *Hypoponera* y *Camponotus* (Lyal y Weitzman 2004). Myrmicinae fue la subfamilia con mayor representación en las muestras (9.572 individuos en 44 especies), seguida por Dolichoderinae (2.808 individuos en seis especies) y Ponerinae (516 individuos en 13 especies). *Pheidole*, fue el género con mayor número de especies (14) seguido por *Solenopsis* (8) y *Strumigenys* (7). Las especies más abundantes fueron *Solenopsis* sp. 1 (2.871 individuos), *Linepithema piliferum* (2.231 individuos), *Solenopsis* sp. 2 (1.692) y *Wasmannia auropunctata* (1.617).

En los cafetales con sombra (CCS) se recolectó mayor número de especies (61 en 5.672 individuos), mientras que en los a libre exposición (CLE) se presentó un mayor número de individuos (7.813) pero con menor número de especies (48). En contraste, en los parches de bosque (Bosques) se identificaron 56 especies en pocos individuos (2.181) además que se destacaron como el manejo con mayor número de especies exclusivas (21), entre ellas *Adelomyrmex tristani*, *Apterostigma goniode*, *Cyphomyrmex salvini*, *Discothyrea horni*,

Gnamptogenys bisulca, *Gnamptogenys nigrivitre*a, *Neoponera aenescens*, *Stigmatomma orizabanum*, *Strumigenys raptans* y *Typhlomymex pusillus*.

Cobertura del muestreo y diversidad.- La cobertura del muestreo a nivel de usos del suelo, presentó un déficit inferior al 5 por ciento (rango 95,8-97,7%); por lo tanto, para comparar la diversidad en sus diferentes órdenes (qD), se interpoló al 95,8 por ciento de completitud con un IC del 95 por ciento. Los resultados totales para cada manejo o uso del suelo, muestran diferencias en la diversidad de orden cero (riqueza de especies) entre manejos con presencia de dosel (bosque y CCS) y el café a libre exposición (CLE), y muy cercanos los valores de CCS y bosques (Figura 2). Los otros niveles de diversidad (1D y 2D), muestran a los bosques significativamente más diversos que los dos sistemas de cultivos de café. La diversidad de especies comunes (1D) presentó diferencias significativas entre los cultivos, pero la diversidad de especies dominantes (2D), no diferencia entre CCS y CLE.

Al comparar la diversidad de orden cero entre todos los sitios para cada uso del suelo (Figura 3), se observa un valor promedio mayor en bosques, pero no se presentan diferencias significativas entre los tres usos del suelo ($F= 1,81$, $P < 0,19$). La diversidad 1D , mostró diferencias entre manejos ($F= 4,58$, $P < 0,025$) y la prueba de Tukey indicó que bosques y CLE eran estadísticamente diferentes ($t= -3,25$, $P < 0,0196$). De igual forma la diversidad de especies dominantes fue diferente entre manejos ($F= 3,7174$, $P < 0,025$) y la prueba de Tukey identifica que esta diferencia se da entre bosques y CLE ($t= -2,578$, $P < 0,048$). Estos resultados demuestran una variabilidad grande dentro de cada uso del suelo, y como algunos CCS presentan diversidades similares a los bosques y otros a los CLE.

Composición de especies entre usos del suelo.- Las curvas Whittaker reflejan una distribución de especies de acuerdo a sus abundancias (frecuencia de captura), diferente entre los usos del suelo (Figura 4). Las curvas con pendientes más pronunciadas se presentan en los cultivos, en especial en CLE, debido a la presencia de pocas especies muy abundantes. No obstante, en Bosques también se observa dominancia de *Solenopsis* sp. 2 y *Cyphomyrmex rimosus*, pero la pendiente se suaviza con un segundo grupo liderado por

Atta cephalotes hacia el centro de la curva, que se distribuye de manera más equitativa, hasta llegar a aquellas especies raras o con baja frecuencia de capturas. En los CCS, *W. auropunctata* fue dominante, mientras que en los CLE lo fue *Solenopsis* sp. 1. Resaltan las abundancias de *Linepithema piliferum* y *Pheidole* sp. 4 en los dos sistemas de cultivo de café.

Al comparar gráfica y estadísticamente la composición de hormigas entre los diferentes sitios (Figura 5), se observa que, a un nivel bajo de similitud (12,4%), se separan de manera significativa ($\pi = 18,64$, $P < 0,05$) el grupo de los bosques (BOS3, BOS1, BOS4, BOS2), junto con tres cafetales con sombra (CCS3, CCS1 y CCS2) de los sitios restantes. A un 23 por ciento de similitud se separan significativamente los bosques de los cafetales con sombra 3, 1 y 2 ($\pi = 2,81$, $P < 0,05$). A un 33,6 por ciento de similitud se separa el café a libre exposición 8 (CLE8) de los restantes ($\pi = 10,94$, $P < 0,05$). Al 53 por ciento de similitud se separa significativamente el café a libre exposición 4 (CLE4) de los demás ($\pi = 7,96$, $P < 0,05$) y al 64,9% de similitud se observa como los cafetales con sombra conforman un grupo separado significativamente de los cafetales a libre exposición ($\pi = 6,9$, $P < 0,05$), pero el café con sombra 8 no muestra diferencias con respecto a los cafetales a libre exposición.

Relación diversidad y variables ambientales.- La variabilidad de la composición de especies, explicada por las variables ambientales, es de 81,34 por ciento. De esta variabilidad la mayor parte fue explicada por los ejes 1 (28,6%) y 2 (16,7%). Los cafetales a libre exposición (CLE) y cinco de los ocho cafetales con sombra (CCS) muestran valores altos de las variables temperaturas del suelo y del ambiente, y densidad de cafetos. Las demás variables presentan valores mayores en los bosques, especialmente la humedad relativa, la densidad arbórea y de epífitas (Figura 6).

Grupos funcionales - Se encontraron diez grupos funcionales de hormigas, nueve en bosques, diez en cafetales a libre exposición y nueve en cafetales con sombra (Figura 7). En general, el gremio dominante omnívoras de suelo, agrupó el mayor número de especies (22), seguido por el de poneromorfos crípticos depredadoras especializadas (15 especies) y

mirmicinas crípticas depredadoras especializadas (14 especies). Estos gremios fueron los de mayor amplitud en los tres tipos de manejo. El primer grupo incluye a la mayoría de *Pheidole* y *Solenopsis* que nidifican en el suelo, son agresivas, generalistas en sus hábitos alimenticios y exhiben un forrajeo masivo. En el segundo grupo se incluyen las poneromorfos de talla pequeña que junto con el tercer gremio, nidifican a nivel de suelo o en hojarasca, por lo tanto su presencia se relaciona con la cantidad de hojarasca, lo que explica una mayor representación de este grupo en los bosques. Los gremios de pseudomirmicinas y especialistas mínimas de vegetación, fueron registradas con baja frecuencia, resultado del método empleado el cual estaba dirigido a la mirmecofauna del suelo. Por otra parte, el hábito nómada de las legionarias dificulta que fuesen observadas en campo, por lo tanto, estos tres grupos se excluyeron del análisis de similaridad funcional.

El índice de similaridad funcional o de Sørensen adaptado para gremios, muestra mayor valor entre los cafetales con sombra y a libre exposición (71,58%), estos manejos comparten 37 especies en 7 gremios, indicando una alta semejanza en la estructura de sus comunidades de hormigas, más no tanto en su composición, por lo tanto se puede afirmar que existe equivalencia ecológica en varias de sus especies. Uno de los gremios que mejor representa lo anterior es el de las depredadoras grandes, donde especies como *Neoponera verenae* y *Odontomachus eritrocephalus* complementan la función depredadora en los suelos de los cafetales con sombra, en contraste, *Ectatomma ruidum* y *O. chelifer* son más abundantes en los suelos de los cafetales a libre exposición. Las comparaciones restantes registran valores cercanos o menores al 50% de semejanza entre las comunidades de hormigas. La similitud entre bosques y cafetales con sombra es de 54%, estos dos manejos comparten 29 especies en 7 gremios. Los bosques y los cafetales a libre exposición presentan un valor de este índice de 42,11%, compartiendo 20 especies en 7 gremios.

Discusión

El uso de métodos complementarios como extracción de hojarasca con sacos winkler, trampas de caída y recolecta manual, sugeridos por Agosti *et al.* (2000), permitieron una cobertura de muestreo alta (rango 95,8-97,7%) para una familia megadiversa como

Formicidae. Estos métodos se han empleado en varios estudios en Colombia, con resultados positivos en paisajes heterogéneos (Jiménez *et al.* 2008, García *et al.* 2008).

La riqueza de hormigas registrada para la zona (92 especies), dista poco de la encontrada por otros autores en otras zonas cafeteras andinas de Colombia. Armbrecht *et al.* (2005) incluyendo hormigas de vegetación, documentaron 115 morfoespecies en Apía (Risaralda) y 65 en Támesis (Antioquia), dos localidades de los Andes centrales. En la primera región, Gallego (2005) reportó 54 especies de hormigas en cultivos de café, con la técnica de cebos de atún. Sánchez-Clavijo *et al.* (2008), con un método similar al del presente estudio, pero en tres ventanas de 2.500 ha, reportaron 75 especies para El Cairo (Valle del Cauca), 110 para Támesis (Antioquia) y 99 para Santander. Zabala *et al.* (2013), registraron 96 especies de hormigas de hojarasca en tres elementos representativos de un paisaje cafetero de los Andes occidentales de Risaralda. Cepeda-Valencia *et al.* (2014), documentaron 96 morfoespecies de hormigas asociadas a hojarasca, usando trampas winkler tanto en fragmentos de bosque como en cafetales de sombra en Cundinamarca. Con estas evidencias se puede confiar que los ensamblajes de hormigas en las zonas cafeteras de los Andes colombianos fluctúan en el centenar.

Para el departamento del Cauca, los registros más cercanos a la zona de estudio son los de Sinisterra *et al.* (2016), quienes identificaron la comunidad de hormigas presentes en los nectarios extraflorales de árboles de guamo (*Inga edulis* e *I. densiflora*), utilizados como sombra en cafetales, y la mirmecofauna sobre la hojarasca del suelo. Estos autores reportan 43 especies, de hormigas. Urrutia-Escobar y Armbrecht (2013) en una zona del Cauca aproximadamente a 60km al norte del presente estudio, reportan 82 especies de hormigas en fincas cafeteras de Caldono, Cauca, con mayor riqueza en cafetales con sombra (60 especies), seguido por los fragmentos de bosque (56 especies) y por último el café a libre exposición (33 especies). Es de notar que la composición de hormigas en los dos paisajes se diferencia en 34 especies a las registradas en el presente estudio, entre ellas varias especies de *Strumygenis* y *Gnamptogenys*. Estos ecosistemas agrícolas al parecer, están resguardando una fauna apreciable de hormigas, teniendo en cuenta que Fernández y Sendoya (2004), reportan 700 especies para Colombia.

El número de especies totales muestra en los CCS tres especies más frente a los bosques, pero estos últimos guardan la mayor cantidad de especies exclusivas (21) con una menor representación de área total en la región. No obstante, el uso del número efectivo de especies permite comparar directamente la magnitud de la diferencia entre las comunidades (Jost 2007, 2010). Además, al emplear un porcentaje de cobertura de muestreo fijo, se puede corregir el problema del número de muestras sin perder información, de esta forma se tiene mayor certeza al afirmar que los bosques presentan comunidades de hormigas más diversas que las de los otros usos del suelo. Esta diferencia implica que los bosques presentan, en promedio 1,25 y 1,60 veces más diversidad de hormigas que los CCS y CLE, respectivamente. En otras palabras, los CCS mantienen el 80,3% y el CLE el 62,3% de la diversidad de estos bosques. Es posible que debido a factores de la intensificación, los CLE, representen el ambiente con menor cantidad de especies diferenciándose estadísticamente de los otros usos del suelo y que los mecanismos que explican esta cualidad, sean factores de índole tanto fisiológicos como ecológicos como los reportados por Philpott y Armbrrecht (2006).

Nuestros resultados revelan que los fragmentos de bosque, a pesar de su reducido tamaño y alta perturbación, funcionan como un reservorio de especies o, en ocasiones, como conectores entre las zonas de cultivo y los bosques nativos, como fue encontrado por Zabala *et al.* (2013) en la región cafetera central colombiana. De igual forma los cafetales con sombra pueden funcionar como una matriz favorable para la fauna de hormigas (Philpott *et al.* 2006, Perfecto y Vandermeer 2015). Armbrrecht *et al.* (2005) y Urrutia-Escobar y Armbrrecht (2013), demuestran una disminución de la riqueza de especies de hormigas ligada a la intensificación de los cultivos de café. García *et al.* (2008), también reportan mayor diversidad de hormigas en los elementos del paisaje con mayor cobertura vegetal como son los fragmentos de bosque y los cafetales con sombra y una reducción de esta diversidad en los cafetales a libre exposición.

La composición de especies en este estudio coincide parcialmente con los registros de otras zonas cafeteras del país, a la par que amplía el estado de distribución de varias especies para el departamento del Cauca. La diversidad de hormigas en los bosques de la región, fue

significativamente diferente a la de la mayoría de los cafetales, especialmente de los carentes de sombra. De hecho, tanto en diversidad como en composición fueron los cafetales a libre exposición los que se separaron de aquellos hábitats que contienen árboles (bosques y cafetales de sombra). El valor biológico de los bosques se enfatiza por la presencia de especies exclusivas para este hábitat, como aquellas depredadoras crípticas especializadas, entre ellas *Adelomyrmex tristani*, una especie críptica de hojarasca común en bosques de montaña en Centroamérica, pero considerada rara en Suramérica (Longino 2012), *Fulakora orizabana* corresponde a un taxón relictual, que forrajea bajo el suelo o la hojarasca, donde caza presas especializadas (Ward y Fischer 2016), *Typhlomyrmex pusillus* son pequeñas pero pueden estar presentes en cultivos (Lacau *et al.* 2004), y varias especies del género *Strumigenys* como *S. raptans*, *S. nubila*, *S. connectens*, con mandíbulas especializadas para cazar ciertos artrópodos del suelo y la cultivadora de hongo *Apterostigma goniode* es una especie catalogada por Branstetter *et al.* (2017), como agricultora inferior dentro de las Attini, ya que cultiva hongos pteruláceos con forma de coral. Es necesario resaltar que que, a pesar de que estos pequeños bosques han sido fuertemente intervenidos y se encuentran sin ninguna protección, aún salvaguardan una fauna propia de ecosistemas boscosos nativos. Al igual que en otros estudios en la zona cafetera de Colombia, los cafetales con sombra, poseen una fauna de hormigas más rica y equitativa que aquellos a libre exposición, reforzando la idea de que la implementación de la sombra favorece el establecimiento de la fauna de hormigas.

Las curvas de abundancia relativas, se construyeron con base en las frecuencias de captura a lo largo de los puntos de muestreo, tratando de disminuir el efecto del tipo de forrajeo en estos insectos sociales. La distribución de las especies de acuerdo a sus abundancias varió en los tres usos del suelo, es decir, aquellas más abundantes fueron diferentes en cada manejo, esto es el resultado de diferencias en la estructura de las comunidades, en parte resultado de la historia, el uso del suelo y los requerimientos de las especies. Es interesante observar como *Cyphomyrmex rimosus*, una de las especies dominantes en el suelo de los parches boscosos, cultivadora de hongos, no fue abundante en los otros usos del suelo. Es posible que la falta de humedad y el tipo de hojarasca le haya desfavorecido al igual que

algunas prácticas agronómicas en los cultivos. Por el contrario, especies como *Linepithema piliferum* y *Pheidole* sp. 4, generalistas, fueron muy abundantes en los cultivos de café con pocos registros en los parches boscosos. Se resalta que *L. piliferum*, ha sido registrada cuidando a pulgones de la raíz como aleiródidos y pseudocóccidos (Wild 2007) y que en Colombia esta relación ha sido documentada por Mera *et al.* (2010) y por Ramírez *et al.* (2010) en los departamentos del Cauca y Valle del Cauca, respectivamente. Esta asociación requiere ser investigada en mayor detalle, dado que se observaron varios nidos de esta hormiga en la raíz de los arbustos de café, con pulgones en su interior, especialmente en los cultivos a libre exposición.

El análisis de similitud basado en la composición de especies refuerza los resultados anteriores. Los parches de bosque guardan una fauna de hormigas diferente a la de los cultivos de café, compartiendo sólo el 12,4% de sus especies con los cafetales a libre exposición. En parte porque 22 de las especies de CLE no se encontraron en los parches y en estos últimos se reportan 21 especies exclusivas. Los cafetales con sombra, ocupan una posición intermedia entre los parches boscosos y los CLE, siendo algunos CCS más parecidos en cuanto a su composición de especies a los fragmentos y otros a los CLE. Estos resultados, alertan sobre la importancia de conservar los pocos parches de bosque que aún quedan embebidos en las matrices agrícolas, sobre todo porque no cuentan con ningún tipo de protección. Se espera que ellos puedan funcionar como fuente de especies y a través de un buen manejo de la sombra en los cafetales, la diversidad asociada aumente en las zonas productivas.

La clasificación en grupos funcionales o gremios, reporta diez grupos diferentes e indica la versatilidad de roles que desempeñan estas hormigas en sistemas agrícolas cafeteros. El grupo de dominantes omnívoras del suelo, presentó la mayor riqueza de especies, esto se justifica por la presencia de *Pheidole* y *Solenopsis*. El primero es un género ampliamente distribuido por el mundo, catalogado como hiperdiverso y muy común en el neotrópico con cerca de 500 especies (Wilson 2003). Igualmente, *Solenopsis* es un género muy conspicuo en la hojarasca, representado por más de 90 especies en el neotrópico (Fernández 2003). Estos géneros, han sido reportados en sistemas agrícolas de varios países (Pacheco *et al.*

2013, Saad *et al.* 2017, Perfecto y Vandermeer 2015), y algunas de sus especies se han indicado como posibles depredadoras de la broca del café (*Hypothenemus hampei* Ferrari) (Gallego y Armbrrecht 2005, Philpott y Armbrrecht 2006).

La comparación de los gremios entre usos del suelo, también reflejó mayor similitud entre fragmentos boscosos y cafetales con sombra, pero al analizar la composición de especies, algunos grupos mostraron diferencias marcadas. Las depredadoras grandes del suelo sufren el mayor impacto, en los CLE se reportan con alta frecuencia solo dos especies de las 8 encontradas para el grupo en este estudio, *Odontomachus chelifer* (104 registros) y *Ectatomma ruidum* (84 registros) y un registro aislado de *Rasopone ferruginea*. En contraste, ésta es la depredadora mayor tamaño que domina en los parches de bosque (43 registros), lo que sugiere que esta especie no encuentra requerimientos ecológicos fundamentales para su establecimiento en los cultivos de café y queda aislada en los pocos parches de bosque que aún se conservan en la región. Resultados similares fueron encontrados por Dias *et al.* (2013), en cultivos de café sin sombra en Brasil y Philpott *et al.* (2006), en cafetales de México. Por otro lado *E. ruidum*, no se encontró en los bosques estudiados, esta especie es endémica de Centro y Sudamérica, considerada como generalista, oportunista y abundante en sitios perturbados (Fernández 1991, Arias-Penna, 2007), ha sido descrita como dominante por estar presente en una variedad de hábitats, incluso común en plantaciones de café y cacao de América Central (Lachaud *et al.* 1990, Santamaría *et al.* 2007). Posiblemente su comportamiento oportunista, le permite explorar sitios donde otras especies depredadoras no pueden competir, por tal razón su dominancia en los cafetales a libre exposición. A pesar de que esta especie presenta versatilidad trófica, por su carácter depredador y su abundancia en sistemas perturbados, se cree que podría funcionar como posible controladora de plagas, Goitia y Cerdá (1998), proponen a esta especie como controlador biológico del picudo del plátano en Venezuela.

El grupo de las mirmecinas crípticas depredadoras especializadas, también varía entre usos del suelo. En los fragmentos boscosos de las nueve especies registradas, cinco fueron exclusivas con mayor representación del género *Strumigenys*. Además, las especies dominantes por su frecuencia de capturas, fueron diferentes en cada uso del suelo, en los

bosques dominó *Strumigenys nubila*, mientras que *Nesomyrmex asper* lo hizo en los CCS y *Cardiocondyla minutior* en los CLE. En el grupo de las arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo, se puede observar alta abundancia de sus especies en los cafetales (CCS y CLE) y bajas frecuencias de captura en los bosques. Lo anterior es un indicador del cambio de las dinámicas poblacionales por efecto de la perturbación, es posible que las relaciones entre especies, como la competencia o la reducción de depredadores en los cafetales, influya en el aumento de la densidad de estas especies de hormigas, quienes además, están demostrando una adaptación a los cafetos como recurso alternativo a la vegetación del bosque.

Los bosques proveen condiciones de humedad, temperatura y materia orgánica apropiados para el establecimiento de más especies cultivadoras de hongos, con predominio de *C. rimosus*, especie de coloración críptica, inconspicua, que escavan y construyen nidos de pequeño tamaño, poco visibles y utilizan materia orgánica en descomposición para cultivar sus hongos (Della Lucia 2011). En contraste, *A. cephalotes* la llamada hormiga arriera, dominó en los CLE. Esta especie fue observada defoliando material vegetal fresco, incluyendo los cafetos, en demanda del recurso alimenticio para cultivar el hongo simbiote del cual se alimentan los integrantes de sus grandes colonias (Hölldobler y Wilson 2011). Se ha reportado que las hormigas arrieras del género *Atta*, tienen preferencia por lugares abiertos o con poca vegetación para nidificar (Vasconcelos *et al.* 2006), lo que sugiere mayor concentración de nidos en lugares alterados por el humano como es el caso de los cultivos de café a libre exposición. En general, las especies más abundantes en cultivos de café, son descritas como generalistas de amplia distribución, comunes en agroecosistemas (Delabie *et al.* 2000, García *et al.* 2008). Aunque las actividades de construcción de nidos y corte de vegetación afectan, por un lado, de manera drástica el funcionamiento de los ecosistemas (Farji-Brener e Illes 2000, Meyer *et al.* 2011) y hace que, por sus hábitos polífagos, sean consideradas entre las plagas más destructivas de Sur América (Della Lucia 2011, Montoya-Lerma *et al.* 2012), por otra parte, bajo esta situación, el servicio que la arriera presta al agro-ecosistema se aumenta e incluso se transforma en una relación positiva.

El análisis de las variables ambientales, demostró diferencias en las condiciones que presenta cada uso del suelo y cómo pueden influir en el establecimiento de las comunidades de hormigas, lo que se refleja en el 81,34 % de la variabilidad en la composición de especies encontrada. Los fragmentos boscosos guardan condiciones muy propias que los hacen ambientalmente diferentes a los cafetales. Esto evidencia la condición de intervención humana de los fragmentos estudiados. No obstante, no se encontraron diferencias estadísticamente significantes entre estos y los CCS en las variables profundidad de hojarasca, cobertura y altura de dosel, lo que sugiere que la presencia en varios CCS, de algunos árboles de porte grueso y follaje que aportan, además de sombrío, una capa espesa de hojarasca al suelo. Esto, en últimas, promueve la biodiversidad de los agroecosistemas (Majer y Delabie 1999) y representa fuentes de ingresos adicionales a los agricultores (Philpott y Dietsch 2003). Se resalta el drástico cambio que conlleva el corte de la vegetación arbórea en los hábitats manejados por el ser humano.

Conclusiones

Las 92 especies de hormigas de suelo registradas en este estudio se distribuyen con riqueza similar entre bosques y cafetales con sombra, pero con reducción de especies en los cafetales a libre exposición. La cifra de especies es comparable a la fauna de hormigas de otras zonas cafeteras, pero no en su identidad. En términos de composición de especies, los pocos bosques que quedan son muy intervenidos y están embebidos entre zonas productivas, pero guardan una fauna de hormigas no compartida con los cultivos de café. Los cafetales con sombra, demostraron ser tan ricos en especies como los bosques, compartiéndolas tanto con bosques como con cafetales a libre exposición. La agrupación en gremios, mostró que las especies omnívoras del suelo son las más abundantes en la región, y que las hormigas cazadoras o poneromorfas están mejor representadas en los bosques. De acuerdo a la función de estos gremios, los cafetales con sombra y a libre exposición muestran mayor semejanza, pero la diferencia en la composición de los gremios indica que existe equivalencia ecológica entre varias especies. En síntesis, el comportamiento ecológico de las comunidades de hormigas que sobreviven en los hábitats naturales está fuertemente afectado, tanto en composición como en diversidad por la transformación hacia

sistemas productivos, y el efecto es más drástico cuando estos hábitats se alejan estructuralmente de los naturales, como ocurre con los cafetales a libre exposición.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la comunidad, encargados y dueños de las fincas visitadas por su receptividad y colaboración y un agradecimiento especial a Wilmar Torres por su asesoría estadística. A COLCIENCIAS, Programa Nacional de Ciencias Básicas con Código 110656933821, Contrato RC. No. 0648-201, entidad que financió este estudio. A la Universidad del Quindío por la comisión de estudios y a la Universidad del Valle por su apoyo financiero y académico.

Literatura citada

Agosti D., J. D. Mayer, L. E. Alonso y T. R. Shultz (Editors). 2000. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.

Andersen A. N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433–460.

Arias-Penna T. M. 2007. Subfamilia Ectatomminae. pp. 53-107. En: Jiménez, E.; Fernández, F.; Arias, T. M.; Lozano-Zambrano, F. H. (Eds.). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 622 pp

Armbrrecht I. 2003. Habitat changes in Colombian coffee farms under increasing management intensification. *Endangered Species Update* 20 (4-5):163-178.

Armbrecht I. y I. Perfecto. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 97: 107–115.

Armbrecht I., L. Rivera y I. Perfecto. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf-litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19 (3): 897-907.

Branstetter M. G., A. Ješovnik, J. Sosa-Calvo, M. W. Lloyd, B. C. Faircloth, S. G. Brady, y T. R. Schultz. 2017. Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20170095.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0095>.

Cepeda-Valencia J., L. Pérez –Pedraza y F. Fernández. 2014. Hormigas de hojarasca asociadas a fragmentos de bosque y cafetales de la zona cafetera de Cundinamarca, 171 registros. En línea, <http://ipt.sibcolombia.net/sib/resource.do?r=unal-002>, publicado el 24/12/2014.

Chao A., N. J. Gotelli, T. Hsieh, E. L. Sander, K. Ma, R. K. Colwell y A. M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84: 45-67.

Chao, A. y L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.

Clarke, K. y R. Gorley. 2006. User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth.

Cumming G., F. Fidler y D. L. Vaux. 2007. Error bars in experimental biology. *Journal of Cell Biology* 21: 7–11.

- Delabie J. H. C., D. Agosti y I. C. Do Nascimento. 2000. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: D. Agosti, J.D. Majer, L. Alonso and T. Schultz (eds). Sampling ground-dwelling ants: case studies from the world's rain forests. (S. l.): School of Environmental Biology, (Bulletin, 18).
- Della Lucia T. M. C. 2011. Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo. Viçosa, M.G: Ed. Universidade Federal de Viçosa. 421 pp.
- Dias N. D. S., R. Zanetti, M. S. Santos, M. F. Gomes, V. Peñaflor, S. M. F. Broglio y J. H. C. Delabie. 2013. The impact of coffee and pasture agriculture on predatory and omnivorous leaf-litter ants. Journal of Insect Science 13:29. Disponible en línea: <http://www.insectscience.org/13.29>
- Espinal L. S. 1967. Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali.
- Etter A. y W. Van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. Ambio: A journal of the Human Environment 29(7): 432-439.
- Farji-Brener A. G. y A. E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the. Ecology Letters 3: 219-227.
- Federación Nacional De Cafeteros (FNC). 2010. La tierra del café. Documento electrónico disponible en: http://www.cafedecolombia.com/particulares/es/la_tierra_del_cafe. (Acceso: diciembre 2016)
- Federación Nacional De Cafeteros (FNC). 2011. Informe de gestión, Comité departamental de cafeteros del Cauca. Documento electrónico disponible en: <http://www.federaciondecafeteros.org/static/files/informegestion.pdf>. (Acceso: Julio 2016).

Fernández F.C. 1991. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. *Caldasia* 16 (79): 551-564.

Fernández F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXXVI + 398 pp.

Fernández F. y S. Sendoya. 2004. List of Neotropical nnts (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Biota Colombiana* 5(1): 3-93.

Folgarait P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity y Conservation* 7(9): 1221-1244.

Gallego-Roper M. C. 2005. Intensidad de manejo del agroecosistema de café (*Coffea arabica* L.) (monocultivo y policultivo) y riqueza de especies de hormigas generalistas. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 6(2):16-29.

Gallego-Roper M. C. y I. Armbrrecht. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)* 76: 32-40.

García R., G. Zabala y J. E. Botero. 2008. Hormigas cazadoras en paisajes cafeteros de Colombia. In: E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), pp. 461-478, capítulo 12. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá d. C. Colombia. 609 + xiv pp.

García-Martínez M. A., F. Escobar-Sarria, F. López-Barrera, G. Castaño-Meneses y J. E. Valenzuela-González. 2015. Value of riparian vegetation remnants for leaf-litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a human-dominated landscape in Central Veracruz, Mexico. *Environmental Entomology* 44(6): 1488–1497.

Goitia W. y H. Cerda. 1998. Hormigas y otros insectos asociados a musáceas y su relación con *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera: Curculinoide). *Agronomía Tropical* 48(2): 209-224.

Groc S., J. H. C. Delabie, F. Fernández, M. Leponce, J. Orivel, R. Silvestre, H. L. Vasconcelos y A. Dejean. 2014: Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rain-forest: stable functional structure versus high species turnover. *Myrmecological News* 19: 43-51.

Guhl A. 2004. Café y cambio de paisaje en la zona cafetera colombiana entre 1970 y 1997. *Cenicafé* 55(1): 29-44.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 2011. The leafcutter ants: Civilization by instinct. W. W. Norton & Company. Ltd. 160 p.

Jha S., C. M. Bacon, S. M. Philpott, V. E. Méndez, P. Läderach y R. A. Rice. 2014. Shade coffee: update on a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 64(5): 416-428.

Jiménez E., R. García-Cárdenas, S. Escobar-Ramírez, I. Armbrrecht, I. y J. Montoya-Lerma. 2016. Hormigas en cafetales con diferente intensidad de manejo en el departamento del Cauca, 3154 registros, En línea, <http://ipt.biodiversidad.co/valle/resource.do?r=hormigas-cafetales-cauca>, publicado el 26/10/2016.

Jiménez E., F. Lozano-Zambrano y G. Álvarez-Saa. 2008. Diversidad alfa (α) y beta (β) de hormigas cazadoras de suelo en tres paisajes ganaderos de los andes centrales de Colombia. En: E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), pp. 439-459, capítulo 11. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras

de Colombia. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá d. C. Colombia. 609 + xiv p.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427 – 2439.

Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207-232.

Lacau S., C. Villemant, y J. H. Delabie. 2004. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). *Zootaxa* 678(1): 1-23.

Lachaud J. P., J. Valenzuela, B. Corbara y A. Dejean. 1990. La predation chez *Ectatomma ruidum*: Etude de quelques parametres environnementaux. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 6: 151-155.

Leal I. R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. *Biotropica* 46(5): 516–528.

Longino J. T. 2012. A review of the ant genus *Adelomyrmex* Emery 1897 (Hymenoptera, Formicidae) in Central America. *Zootaxa* 3456: 1-35.

Lyal C. H. C. y A. L. Weitzman. 2004. Taxonomy: exploring the impediment. *Science* 305: 1106. doi: 10.1126/science.305.5687.1106a

Majer J. D. y J. H. C. Delabie. 1999. Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 46(3): 281-290.

- Meneses O. 2017. Ensamblaje de flora arbórea en un gradiente de intensificación de café en el suroccidente colombiano. Trabajo de Investigación de Maestría en Ciencias-Biología. Universidad del Valle, Departamento de Biología. Cali, Colombia. 70pp.
- Mera-Velasco Y. A., M. C. Gallego-Ropero y I. Armbrrecht. 2010. Asociaciones entre hormigas y otros insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 36(1):116-126.
- Meyer S. T., I. R. Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2011. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36: 14–24
- Montoya-Lerma J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3): 225-247.
- Pacheco R., H. L. Vasconcelos, S. Groc, G. P. Camacho y T. L. M. Frizzo. 2013. The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation* 22: 983–997
- Perfecto I., R. A. Rice, R. Greenberg, y M. E. VAn Der Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46: 598–608
- Perfecto I. y J. H. Vandermeer. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.
- Perfecto I. y I. Armbrrecht. 2003. Technological change and biodiversity in the coffee agroecosystem of Northern Latin America (Chapter 6) pp 159-194. In Vandermeer, J. (Editor) *Tropical agroecosystems*. CRC Press LLC. Boca Raton, Florida.

Perfecto I. y J. H. Vandermeer. 2015. Coffee agroecology: A new approach to understanding agricultural biodiversity, ecosystem services, and sustainable development. Routledge, New York.

Philpott S. M. y T. Dietsch. 2003. Coffee and conservation: a global context and the value of farmer involvement. *Conservation Biology* 17:1844-1846.

Philpott S. M. y P. E. Foster. 2005. Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests promote maintenance of arboreal ant diversity. *Ecological Applications* 15: 1478-1485.

Philpott S. M. y I. Ambrecht. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31: 369–377.

Philpott S. M., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2006. Effects of management intensity and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. *Biodiversity Conservation* 15: 139–155

Philpott S. M., W. Arendt, I. Ambrecht, P. Bichier, T. Dietsch, C. Gordon, R. Greenberg, I. Perfecto, L. Soto-pinto, C. Tejeda-Cruz, G. Williams y J. Valenzuela. 2008. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: Reviewing evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22: 1093-1105

Ramírez M., J. Herrera y I. Ambrecht. 2010. Hormigas que depredan en potreros y cafetales colombianos: ¿bajan de los árboles? *Revista Colombiana de Entomología* 36(1):106-115.

Rivera L. y I. Ambrecht. 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. *Revista Colombiana de Entomología* 31 (1): 89-96.

- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Roberts D.L., R. J. Cooper y L. J. Petit. 2000. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. *Conservation Biology* 14: 192-199.
- Saad L. P., D. R. Souza-Campana, O. C. Bueno y M. S. C. Morini. 2017. Vinasse and Its Influence on Ant (Hymenoptera: Formicidae) Communities in Sugarcane Crops. *Journal of Insect Science* 17(1): 11.
- Sánchez-Clavijo L. M., S. M. Duran, J. G. Vélez, R. García y J. E. Botero. 2008. Estudios regionales de biodiversidad en las zonas cafeteras de Colombia. *Avances Técnicos Cenicafé* 378: 1-8. Cenicafé, Chinchiná.
- Santamaría C., I. Armbrrecht y J. P. Lachaud. 2009. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. *Sociobiology* 53 (2B): 517-541.
- Sinisterra R. M., M. C. Gallego-Ropero y I. Armbrrecht. 2016. Hormigas asociadas a nectarios extraflorales de árboles de dos especies de Inga en cafetales de Cauca, Colombia. *Acta Agronómica* 65: 9-15.
- Silvestre R. 2000. Estrutura de comunidades de formigas do Cerrado. Ribeirão Preto, SP, FFCL-USP. (Tesis de Doctorado). 216 pp.
- Silvestre R., C. R. F. Brandão y R. R. Da Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En: F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp. 113-148 capítulo 7. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Urrutia-Escobar X. y I. Armbrrecht. 2013. Effect of two agroecological management strategies on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity on coffee plantations in Southwestern Colombia. *Environmental Entomology* 42(2):194-203.

Vasconcelos H. L., E. H. M. Vieira-Neto, F. M. Mundim y E. M. Bruna. 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical savannas. *Biotropica* 38(5): 661-665.

Ward P. S. y B. L. Fisher. 2016. Tales of dracula ants: the evolutionary history of the ant subfamily Amblyoponinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 41(3): 683-693.

Wild A. L. 2007. Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). University of California Press, Berkeley, CA, EEUU.

Wilson E. O. 2003. La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de *Pheidole*. p. 363-370. In: F. Fernández, (eds). Introducción a las hormigas de la región Neotropical I. Instituto Humboldt. Bogotá, xxvi + 398 pp

Zabala G. A., L. M. Arango y P. Chacón de Ulloa. 2013. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un paisaje cafetero de Risaralda. Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 39:141-149.

Figuras y tablas

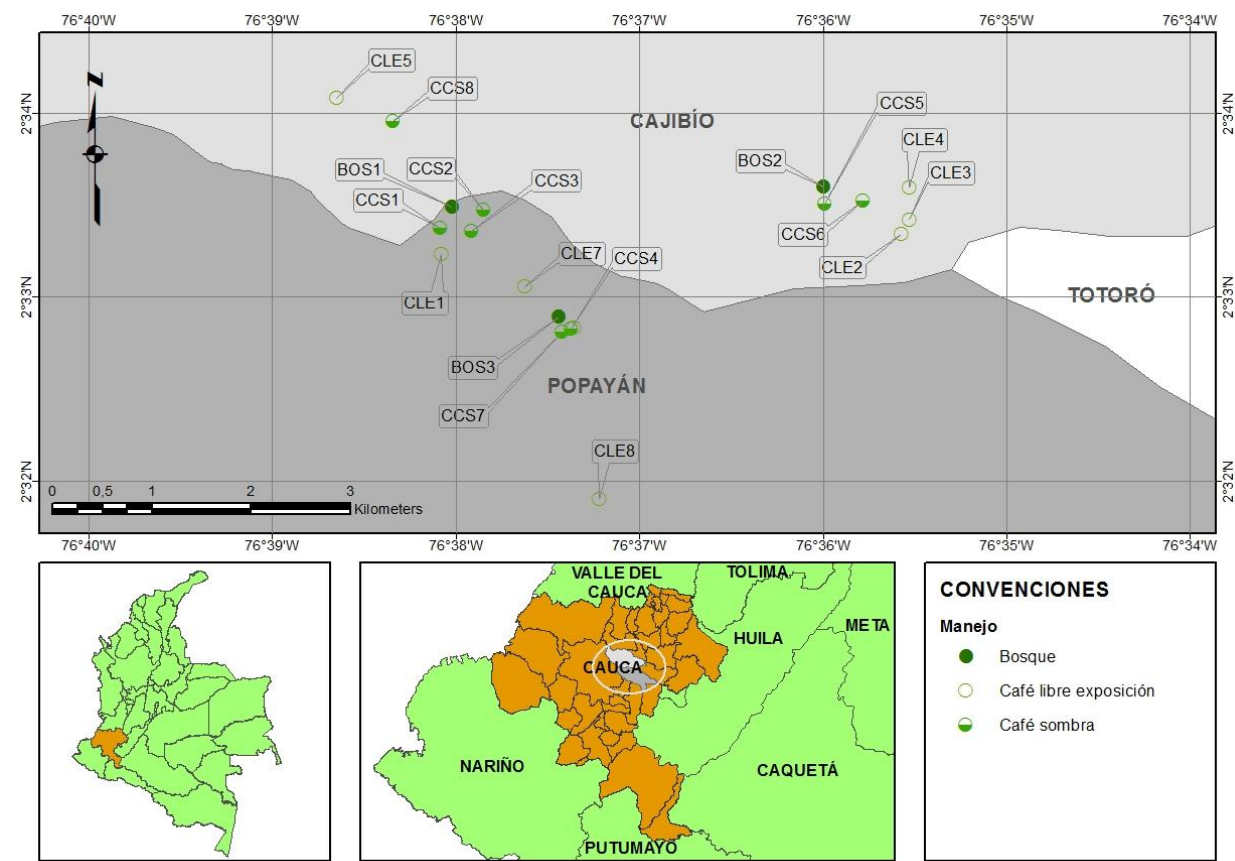


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio en el departamento del Cauca, suroccidente de Colombia.

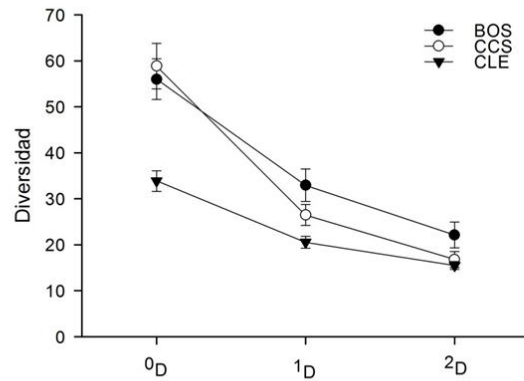


Figura 2. Comparación de los tres órdenes de diversidad de hormigas del suelo, en las tres usos del suelo (BOS: parches de bosque, CCS: café con sombra y CLE: café a libre exposición. 0D : riqueza, 1D : diversidad típica, 2D : Diversidad de las especies más abundantes.

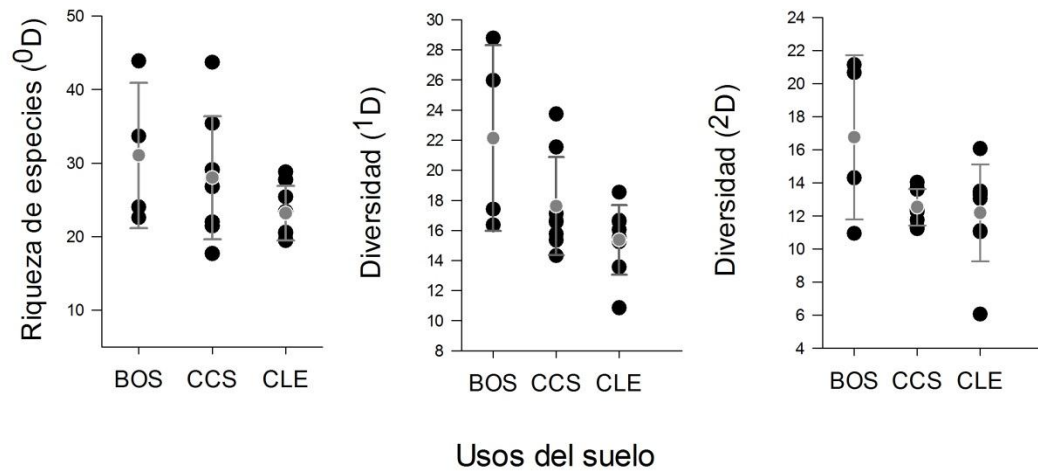


Figura 3. Diversidad puntual (α) de hormigas en los sitios agrupados por uso del suelo. Los puntos grises representan la media y las barras los intervalos de confianza al 95%.

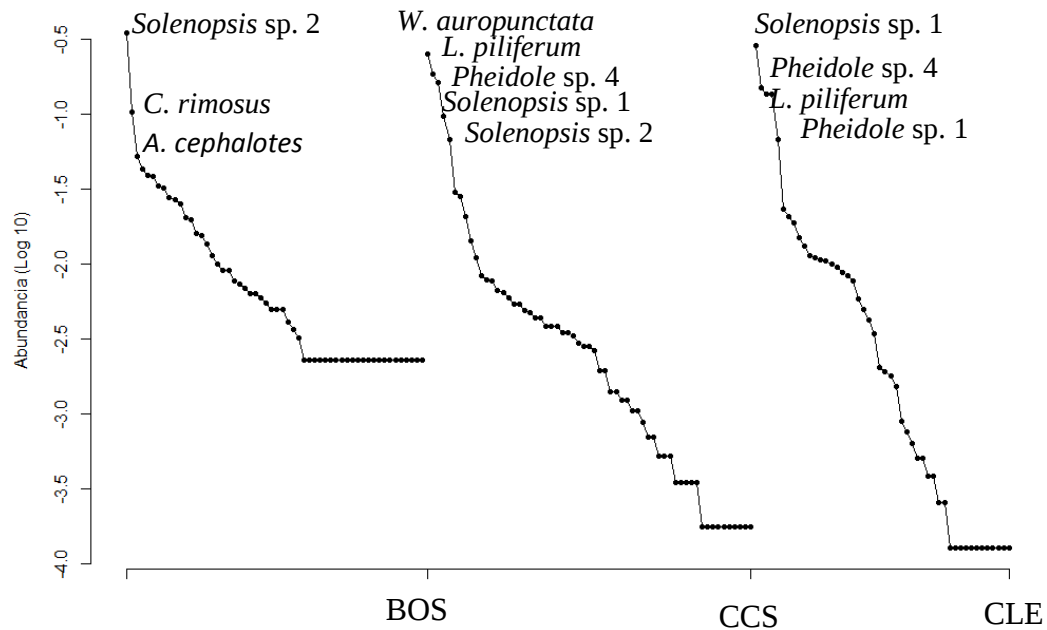


Figura 4. Curvas de abundancia relativa para cada uso del suelo

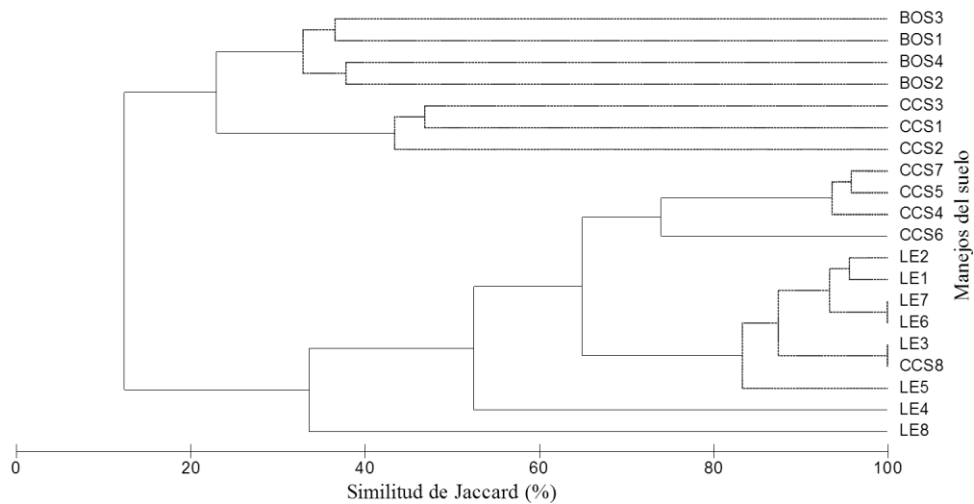


Figura 5. Dendrograma del ensamblaje de hormigas asociado a los diferentes usos del suelo en la región cafetera del Cauca, basado en el índice de similitud de Jaccard. Las líneas continuas muestran grupos estadísticamente diferentes, y las líneas punteadas los grupos no

separados estadísticamente por SIMPROF. BOS: bosques, CCS: café con sombra y LE: café a libre exposición.

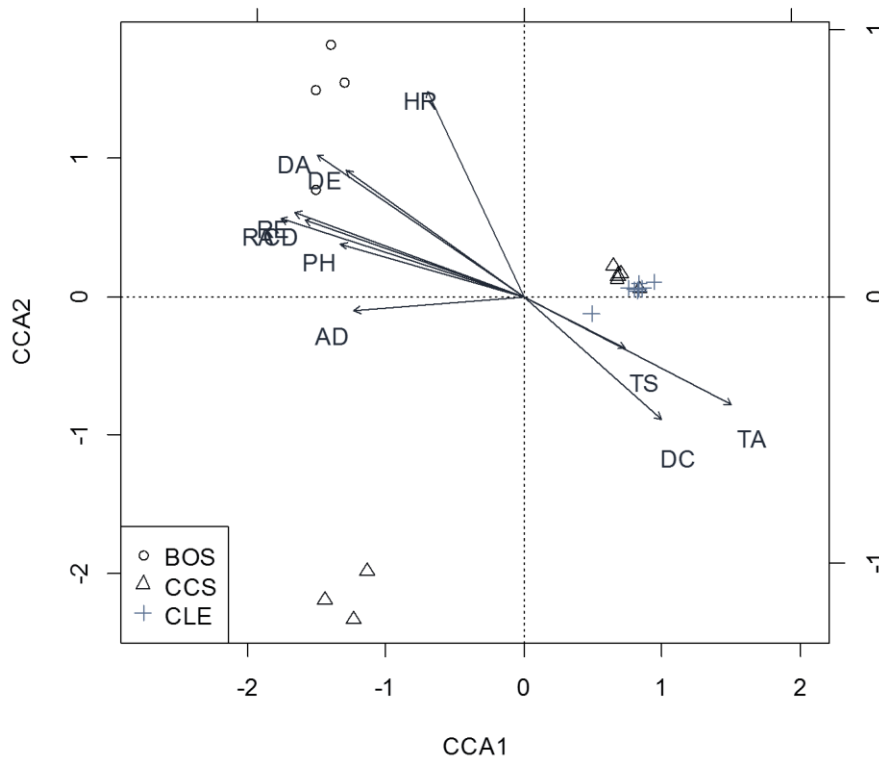


Figura 6. Análisis de correspondencia canónica. AC: altura de cafetos, AD: altura de dosel, DA: densidad arbórea, DC: densidad de cafetos, DE: densidad de epífitas, PH: profundidad de hojarasca, HR: humedad relativa, RA: riqueza arbórea, RE: riqueza de epífitas, TS: temperatura suelo TA: temperatura ambiente.

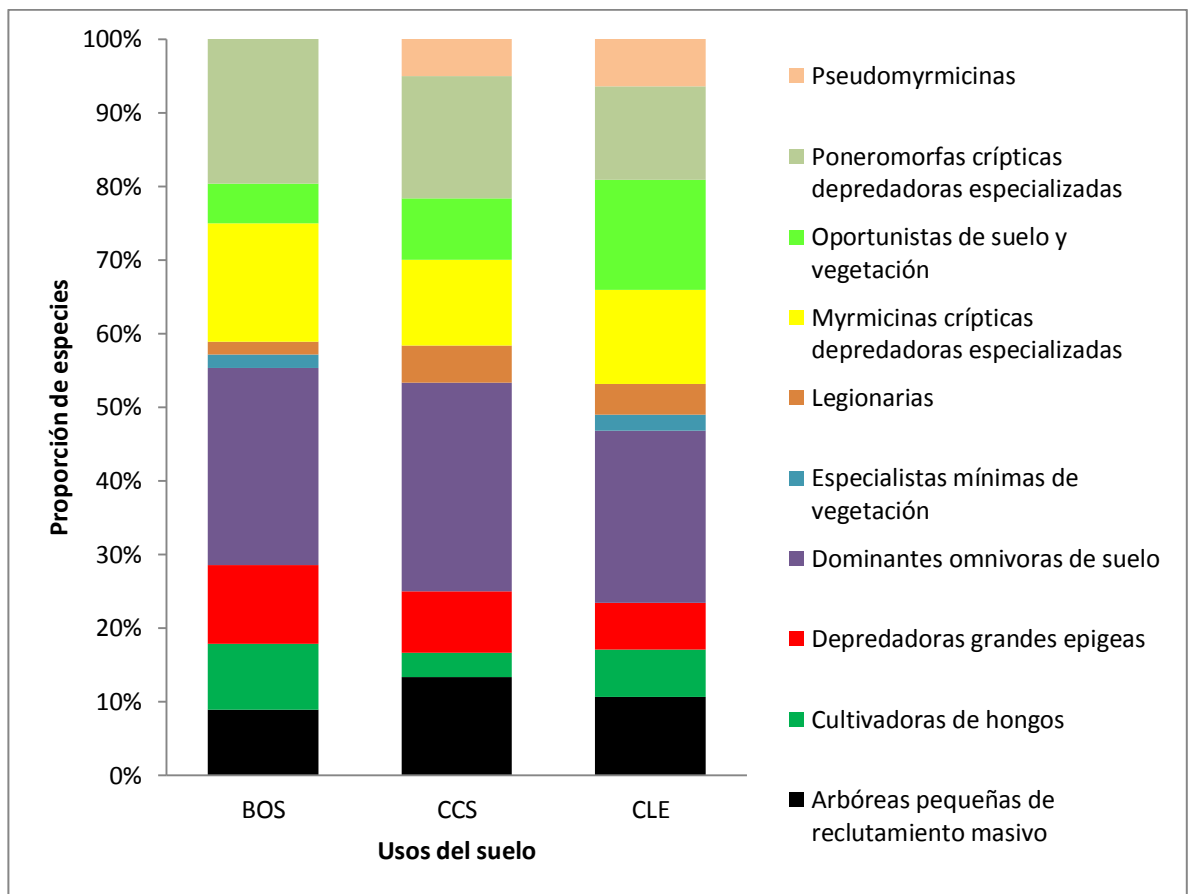


Figura 7. Distribución proporcional del número de especies por gremio para cada uso del suelo. BOS: parches de bosque, CCS: café con sombra y CLE: café a libre exposición.

Tabla 1. Listado de especies de hormigas en cada uso del suelo.

ESPECIES	BOS	CLE	CCS	TOTAL
<i>Adelomyrmex tristani</i>	3			3
<i>Apterostigma gonoides</i>	4			4
<i>Atta cephalotes</i>	114	182	8	304
<i>Azteca velox rochai</i>			2	2
<i>Brachymyrmex heeri</i>	11	6	4	21
<i>Brachymyrmex longicornis</i>	20	79	118	217
<i>Camponotus</i> sp. 2		2	22	24
<i>Camponotus</i> sp. 4		1		1
<i>Camponotus</i> sp. 7		1	8	9
<i>Camponotus</i> sp. 9		1	1	2
<i>Cardiocondyla minutior</i>		33		33
<i>Cheliomyrmex andicola</i>		39	11	50
<i>Crematogaster crinosa</i>	12		17	29
<i>Crematogaster nigropilosa</i>	3		28	31
<i>Cyphomyrmex cornutus</i>	17	66		83
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	228	84	7	319
<i>Cyphomyrmex salvini</i>	11			11
<i>Discothyrea horni</i>	1		1	2
<i>Dorymyrmex biconis</i>		12		12
<i>Ectatomma ruidum</i>		84	17	99
<i>Gnamptogenys andina</i>			15	15
<i>Gnamptogenys bisulca</i>	55			55
<i>Gnamptogenys dichotoma</i>			1	1
<i>Gnamptogenys nigrivitrea</i>	22			22

<i>Heteroponera microps</i>	15	27	19	61
<i>Hypoponera</i> sp. 1	8	7	11	26
<i>Hypoponera</i> sp. 2		69	20	89
<i>Hypoponera</i> sp. 3	5	46	22	73
<i>Hypoponera</i> sp. 4	7	4	34	45
<i>Hypoponera</i> sp. 5	1		2	3
<i>Labidus coecus</i>	13	1		14
<i>Labidus praedator</i>			31	31
<i>Leptogenys pucuna</i>	1			1
<i>Linepithema fuscum</i>		164	63	227
<i>Linepithema iniquium</i>	4	61	25	90
<i>Linepithema neotropicum</i>		75	171	246
<i>Linepithema piliferum</i>	95	1.075	1.061	2.231
<i>Mayaponera constricta</i>	2			2
<i>Myrmelachista zeledoni</i>	2	1		3
<i>Neivamyrmex punctaticeps</i>			27	27
<i>Neoponera aenescens</i>	9			9
<i>Neoponera verenae</i>	14		6	20
<i>Nesomyrmex asper</i>	1		45	46
<i>Nylanderia steinheili</i>	84			84
<i>Octostruma balzani</i>		2	7	9
<i>Octostruma stenoscapa</i>	3			3
<i>Odontomachus chelifer</i>	1	104	44	149
<i>Odontomachus eritrocephalus</i>			48	48
<i>Pachycondyla fuscoatra</i>	1			1
<i>Pheidole</i> sp. 1	1	1.063	161	1.225
<i>Pheidole</i> sp. 11	45		1	46
<i>Pheidole</i> sp. 12	61			61

<i>Pheidole</i> sp. 13	73	3	3	79
<i>Pheidole</i> sp. 14	2			2
<i>Pheidole</i> sp. 15	16	3	82	101
<i>Pheidole</i> sp. 16	85			85
<i>Pheidole</i> sp. 21	14		22	36
<i>Pheidole</i> sp. 22	1			1
<i>Pheidole</i> sp. 3	25			25
<i>Pheidole</i> sp. 4	2	1.179	931	2.112
<i>Pheidole</i> sp. 5		1	3	4
<i>Pheidole</i> sp. 6		132	31	163
<i>Pheidole</i> sp. 7	59		37	96
<i>Prionopelta amabilis</i>		1	20	21
<i>Pseudomyrmex ejectus</i>			1	1
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> gr.			1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 3			1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 4		1		1
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 5		5		5
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 7		1		1
<i>Rasopone ferruginea</i>	43	1	6	50
<i>Rhopalothrix</i> sp. 1	5			5
<i>Rogeria belti</i>	5	1	1	7
<i>Solenopsis geminata</i>			38	38
<i>Solenopsis</i> sp. 1	30	2.288	553	2.871
<i>Solenopsis</i> sp. 2	768	535	389	1.692
<i>Solenopsis</i> sp. 3		87	2	89
<i>Solenopsis</i> sp. 4			2	2
<i>Solenopsis</i> sp. 6	34	4	25	63
<i>Solenopsis</i> sp. 7		90	5	95
<i>Solenopsis</i> sp. 8			16	16

<i>Stigmatomma orizabanum</i>	3			3
<i>Strumigenys connectens</i>	3			3
<i>Strumigenys denticulata</i>	11	15		26
<i>Strumigenys louisianae</i>		14	1	15
<i>Strumigenys margaritae</i>			3	3
<i>Strumigenys nubila</i>	71		4	75
<i>Strumigenys raptans</i>	20			20
<i>Strumigenys skia</i>		16	2	18
<i>Typhlomyrmex pusillus</i>	2			2
<i>Wasmannia auropunctata</i>	35	147	1.435	1.617
Total general	2.181	7.767	5.672	15.666

CAPÍTULO 2

NIDOS DE *Atta cephalotes* (HYMENOPTERA: MYRMICINAE) EN SISTEMAS CAFETEROS CONTRASTANTES, DEPARTAMENTO DEL CAUCA, COLOMBIA*

*** Artículo publicado:** VILLANUEVA, D., GARCÍA, R. y MONTOYA LERMA, J., 2016.- Nidos de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en sistemas cafeteros contrastantes, departamento del Cauca, Colombia. *Bol. Cient. Mus.Hist. Nat. U. de Caldas*, 20 (2): 138-150. DOI : 10.17151/bccm.2016.20.2.10

Daniela Villanueva-M¹, Rocío García-C² y James Montoya-Lerma³

1. Bióloga, Universidad del Quindío.
2. Docente programa de Biología, Universidad del Quindío. Armenia, Colombia.
Autor para correspondencia. Correo-e: rociogarcia@uniquindio.edu.co
3. Docente departamento de Biología. Universidad del Valle
Correo-e: james.montoya@correounivalle.edu.co

Resumen

El presente estudio se propuso localizar, cuantificar y caracterizar los nidos de hormigas arrieras en dos sistemas cafeteros de manejo contraste en la región cafetera de los municipios de Popayán y Cajibío en el departamento del Cauca. Para este fin se seleccionaron ocho cafetales con sombra, ocho cafetales a libre exposición y cuatro fragmentos de bosque. En cada una de las fincas se realizaron recorridos y se ubicaron los nidos activos y, en cada uno, se recolectaron e identificaron los individuos de diferentes castas. Además se midieron los soldados. Se calculó el área de los nidos, el número y tamaño de las pistas de forrajeo y se registraron las plantas defoliadas. Se relacionó el número y área de los nidos con variables ambientales y se correlacionó el tamaño de los soldados con el área de los nidos. Se recolectaron 276 individuos pertenecientes a *Atta cephalotes*. Se registraron cuatro nidos en fragmentos de bosque, ocho en cafetales con sombra y nueve en cafetales a libre exposición. El área de los nidos varió entre 0,90 y 758,34 m², con pistas de 1 a 32 m de longitud y 2,9 y 16,2 cm de ancho. El área de los nidos en los cafetales a libre exposición presentó diferencias significativas con respecto a los ubicados en cafetales con sombra y fragmentos de bosque, siendo estos últimos los de mayor tamaño. Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de los nidos y las variables riqueza arbórea, cobertura de dosel y espesor de hojarasca. Mientras que esta correlación fue inversa con la temperatura ambiente. Se encontró una correlación positiva entre el ancho de la cabeza por encima de los ojos y el área de los nidos de hormiga arriera. Se registraron 32 especies de plantas con signos de defoliación por *A. cephalotes*, lo que

confirma el hábito generalista de esta especie. Se resalta la importancia de mantener especies asociadas al cultivo de café como recursos alternativos y de protección para el cultivo al forrajeo de la hormiga.

Palabras Claves: colonias, cortadoras de hojas, hormiga arriera.

NESTS OF *Atta cephalotes* (HYMENOPTERA: MYRMICINAE) UNDER CONTRASTING COFFEE MANAGEMENT SYSTEMS IN CAUCA DEPARTAMENT, COLOMBIA

Abstract

The aim of the present study was to locate, identify, quantify and characterise the nests of the leaf cutting ants (LCA) under two contrasting management systems in coffee areas of the municipalities of Popayan and Cajibío, department of Cauca. Eight shaded plantations, eight at sun exposure and four forest fragments were selected and an active search for LCA nests was carried out at each site. *Atta cephalotes* was the only LCA present, all individuals (n= 276) from different castes belonged to this species and its nests were found in all study areas: four in fragments of forest, eight in shaded coffee plantations and nine in coffee plantations under sun exposure. Soldiers were measured and a positive correlation between the width of their head and the nest area was found. Nest areas varied between 0.90 and 758.34 m², with trails 1 up to 32 m length and 2.9 and 16.2 cm wide. In average, area of the nests located in the sun exposure coffee plantations was significantly larger than those nests in shaded coffee plantations and forest fragments. A positive correlation between size of the nests and tree variables vegetation richness, canopy cover and thickness of litter was found. While this correlation was inversely with local temperature. A total of 32 plant species presented signs of defoliation by *A. cephalotes*, confirming the wide range of herbivory for this species. However, at the same time, it highlights the importance of species plant diversity associated to coffee culture as alternative resources for foraging ant.

Key Words: Ant colonies, leaf cutter, mule ant.

Introducción

Las especies de hormigas de *Atta* y *Acromyrmex*, comúnmente, conocidas como podadoras, arrieras, forrajeras o corta hojas, se diferencian de los otros géneros de Attini por su capacidad de utilizar el material vegetal que puede ser cortado cuando aún está vivo y se utiliza para el cultivo del hongo *Leucoagarycus gongylophorus* (Escobar *et al.* 2002). Las cortadoras de hojas se encuentran entre las plagas más destructivas de Suramérica; afectan cultivos de importancia económica y su efecto defoliador puede ser devastador, si no es controlado a tiempo (Della Lucia 2011; Santos - Oliveira 2006; Montoya-Lerma *et al.* 2012). Se considera que, bajo ciertas circunstancias, estas hormigas pueden ser generalistas, pero por lo común, su dieta difiere entre especies. Algunas prefieren plantas monocotiledóneas, como es el caso de *Ac. landolti*, mientras que otras como *A. cephalotes*, *A. sexdens* y *A. colombica* presentan una dieta mucho más amplia (Hölldobler y Wilson 1990; Vélez 1997; Ortiz y Guzmán 2007).

En Antioquia, en aproximadamente un 70% de los 69 municipios muestreados, la hormiga arriera fue registrada en cultivos principalmente de café (variedades colombia y caturro), yuca, ñame, frijol, caña de azúcar, cítricos, mango, pastos y plantas ornamentales (Ortiz y Guzmán 2007). A pesar que se desconoce su verdadero impacto o daño económico son catalogadas como plagas en estos cultivos (Montoya-Lerma, com. per.) y, por lo general, los agricultores recurren a diferentes estrategias de control, como el uso de insecticidas altamente tóxicos y costosos para intentar eliminar el problema. Ante esta perspectiva, en el caso del café, surge el interrogante sobre ¿cuál es el impacto de la hormiga arriera en sistemas cafeteros? Como paso inicial en la búsqueda de una respuesta, es necesario ampliar el conocimiento sobre algunos aspectos biológicos de este insecto tales como verificar su presencia, identificar las especies en la zona así como sus preferencias de nidificación y herbivoría. Todo esto en un escenario de caficultura con manejo contrastante, como son los cafetales a libre exposición y los cafetales con sombrero.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en los corregimientos La Rejoya, municipio de Popayán y La Venta, municipio de Cajibío, departamento del Cauca (Figura 1) ubicados en la franja altitudinal entre los 1.450 y 1.750 msnm, zona caracterizada por una caficultura a pequeña escala, donde se seleccionaron ocho sitios (fincas) con cultivos de café a libre exposición y otros ocho sitios con cafetales con sombra. Además se incluyeron en los muestreos cuatro fragmentos de bosque definido, según Holdridge (Espinal 1968), como un bosque húmedo premontano (bh-PM).

Fase de campo. Entre julio y diciembre de 2014 se realizaron tres recorridos en cada uno de los sitios seleccionados, registrando (presencia o ausencia) de nidos de hormiga arriera. Fueron considerados todos aquellos sitios con nidos activos (i.e. con hormigas con carga forrajera entrando al nido o con presencia de soldados). Cada nido fue georreferenciado y marcado con una estaca y número de referencia (Figura 2). En cada colonia se tomaron muestras de individuos de diferentes castas y se preservaron en viales con alcohol al 90% para su posterior determinación taxonómica en laboratorio.

Se calculó el área superficial de los nidos tomando los montículos más externos como puntos de referencia para medir el ancho y el largo. Se midió el número de pistas o caminos de forrajeo del nido, teniendo en cuenta el ancho (cm) y largo (m) de las pistas, éstas se tomaron desde su origen en el nido hasta la base de las plantas de forrajeo. Las especies vegetales defoliadas por arriera fueron determinadas en el Herbario de la Universidad del Valle (CUVC) con base a las muestras recolectadas en campo. Cada planta con signos de defoliación se contó como un individuo y se registró la especie para análisis posteriores. Además se analizaron variables de hábitat (cobertura de dosel, riqueza arbórea, espesor de hojarasca, humedad relativa, temperatura ambiente y del suelo), con el fin de determinar si existe una relación entre estas variables y el número y área de los nidos.

Fase de laboratorio. Los individuos recolectados (en promedio 10 soldados por nido), se determinaron en el laboratorio de ecología de hormigas de la Universidad del Valle, con ayuda de un estereoscopio y las claves taxonómicas de Mackay y Mackay (1986) y Fernández *et al.* (2015). Luego de determinados se depositaron en la colección del Museo

de Entomología de la Universidad del Valle (MUSENUV). En las medidas de los soldados: longitud total de la cabeza, ancho de la cabeza por encima de los ojos, distancia entre los ojos, largo de la antena, largo y ancho del tórax y longitud total, se usó un microscopio-estereoscopio Nikon SMZ 1B y el programa ImageJ (Rasband 1997).

Análisis de datos. Se realizaron análisis de correspondencia y de correlaciones canónicas para caracterizar los tipos de hábitat y relacionar la influencia de las variables de hábitat sobre la densidad y el tamaño de los nidos utilizando el programa R (R Core Team 2015). Se correlacionó el tamaño de los soldados con el tamaño de los nidos aplicando el coeficiente de correlación de Spearman con el software SigmaPlot (Systat Software, San José, CA). Para analizar las variaciones en los tamaños superficiales de los nidos entre sitios se realizó un ANOVA de un solo factor, donde no se cumplió el supuesto de normalidad a partir de la prueba de Shapiro-Wilk, lo que conllevó a realizar una transformación de la variable con logaritmo natural, cumpliendo así con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, validando el modelo, posterior a ello se realizó la prueba de comparación múltiple de Tukey en el software R (R Core Team 2015).

Resultados y discusión

Identificación de las hormigas recolectadas. La totalidad de los 276 individuos de diferentes castas recolectados directamente en los nidos o en pistas cercanas al orificio principal de entrada a la colonia, correspondieron a *Atta cephalotes* (Linnaeus 1758). Aunque no se puede descartar la presencia de otra especie de hormiga cortadora de hojas, nuestros resultados sugieren que ésta es dominante en la región. De hecho, *A. cephalotes* es la hormiga arriera con más amplia distribución en bosques y regiones agrarias del país y habita desde el nivel del mar hasta los 2.000 metros de altura (Ortiz y Guzmán 2007; Montoya-Lerma *et al.* 2012; Fernández *et al.* 2015). Los nidos en este estudio estaban

ubicados entre los 1.598 y 1.776 msnm, altura concordante con el rango de distribución de la especie.

Caracterización de nidos. El número de colonias por sitio fue bajo, entre 1 y 2 nidos, tal como se describe en otros estudios para *Atta* (Weber 1972; Fowler *et al.* 1986). En total se encontraron 21 nidos: cuatro en los fragmentos de bosque, ocho en cafetales con sombra y nueve en cafetales a libre exposición. En Costa Rica Varón *et al.* (2007), reportan una densidad de nidos de *A. cephalotes*, mayor en cafetales a libre exposición en comparación con los de sombra. Es de anotar que, en nuestro caso, la baja densidad de nidos en la zona de estudio no permite hacer este tipo de comparación, dado que los sitios de estudio presentan áreas reducidas y que además tienen una caficultura a pequeña escala con fragmentos de bosque muy incipientes y altamente intervenidos. Sumado a esto, debe tenerse en cuenta que en las zonas de cultivo, la densidad de nidos de arriera depende también del manejo y control que el agricultor decide implementar.

Los nidos presentaron áreas superficiales entre 0,90 y 758,34 m², tamaños considerados relativamente grandes a pesar de su ubicación en áreas de cultivo donde se emplean productos químicos para el control de plagas. Las pistas de forrajeo presentaron una longitud promedio entre 1 y 32 m y un ancho promedio entre 2,9 y 16,2 cm; en ocho nidos no se observaron pistas asociadas (Tabla 1). El área superficial de los nidos varió entre al menos dos de los tres tipos de manejo analizados ($F= 7,311$; $p= 0,0067$), la prueba Tukey mostró diferencias entre las áreas de los nidos en cafetales a libre exposición con respecto a los de los bosques ($t= -3,577$; $p = 0,0085$) y a los de cafetales con sombra ($t= 2,671$; $p = 0,045$), siendo menor en los cafetales a libre exposición. Esta misma prueba evidenció que entre los tamaños de los nidos de los cafetales con sombra y los fragmentos de bosque, no hubo diferencias significativas ($t= -1,488$; $p > 0,33$).

En general, se observa un área más grande en nidos ubicados en sitios con mayor cobertura de dosel o sombra. En los cafetales a libre exposición, la temperatura y radiación solar son mayores y, en consecuencia, se reduce la humedad lo que puede afectar el tamaño del nido, dado que las obreras deben dedicar más tiempo a controlar las condiciones

microambientales del nido para el crecimiento del hongo simbionte y protección de las crías (Bollazi y Roces 2002). Tampoco se puede desconocer que en los cafetales a libre exposición, la caficultura alcanza su máxima tecnificación con empleo de productos químicos y deshierbe de las arvenses, entre ellos se reporta el uso del organosfosforado Lorsban® (clorpirifos) para el control de hormiga arriera que aunque reduce fuertemente el tamaño de los nidos o su desplazamiento, no inhibe la defoliación sobre el cafeto (obs. pers.). Moreira *et al.* (2004), señalan que el parámetro área del montículo no siempre representa el tamaño interno real del nido en *A. laevigata* y *A. bisphaerica* y, en especial, esto puede suceder cuando son manipulados por los agricultores.

Los resultados del análisis de correlación canónica (Figura 2), permite sugerir que el área superficial del nido se relaciona de manera directa con la riqueza arbórea y la cobertura de dosel, seguido por el espesor de hojarasca. Es decir, que a medida que la riqueza arbórea, cobertura de dosel y espesor de hojarasca sean mayores, el área superficial del nido también será más grande, característica encontrada en los cafetales con sombra y los bosques. Por otro lado, se presenta una relación inversa entre el área del nido y la temperatura ambiente. Por lo tanto a medida que se tenga una mayor temperatura el área superficial del nido será menor, tal como se reporta en los cafetales a libre exposición. Esto concuerda con lo planteado por Forti *et al.* (2011), quienes afirman que *A. cephalotes*, generalmente, construye sus nidos en lugares húmedos y sombreados, siendo estos parámetros (humedad y temperatura), importantes de controlar para el crecimiento del hongo. De igual forma en hábitats expuestos o con mayor incidencia de sol y mayores temperaturas, la colonia debe regular la temperatura en el interior del nido y una forma de hacerlo es modificando su arquitectura, al construir cámaras más profundas (Bollazi y Roces 2007).

La representación gráfica de la relación entre variables ambientales y sitios, permite visualizar qué tan similares son los sitios, así los sitios con características similares se ubicarán más cercanos entre sí, en este caso los cafetales con sombra se agrupan al lado superior derecho de la gráfica, los cafetales a libre exposición en la parte inferior derecha y los bosques en el lado izquierdo (Figura 3).

En los soldados recolectados la longitud total varió entre 8,03 y 15,59 mm, las medidas restantes se promediaron para su posterior análisis (Tabla 2). Se encontró una correlación positiva entre el ancho de la cabeza por encima de los ojos y el área superficial de los nidos ($r= 0,830$; $p= 0,050$), es decir, que nidos grandes presentan soldados con cabezas grandes (Figura 4). La presencia de soldados es una característica apropiada para definir a los nidos maduros (Hölldobler y Wilson 2011) y la relación entre el ancho de la cabeza de los soldados y el área de los nidos podría ser usada para confirmar la madurez de estos, no obstante se resalta que en nidos tratados con productos químicos, se reduce temporalmente el tamaño de la población y, es posible, que no se encuentren soldados en sus colonias, lo que podría hacer confusa la edad real del nido.

Plantas defoliadas. Se observaron huellas de herbivoría y pistas de forrajeo de *A. cephalotes* en 32 especies vegetales distribuidas en 18 familias, siendo Melastomataceae, con cuatro especies, la más consumida seguida por Asteraceae, Lauraceae y Myrtaceae, con tres especies cada una (Tabla 2). En los bosques se registraron 16 especies de plantas defoliadas, seguida por los cafetales con sombra con 12 y, finalmente, los cafetales a libre exposición con 9. En este último manejo, las plantas defoliadas se ubicaron principalmente en los bordes de los cafetales siendo empleadas como cercas vivas. Un estudio simultáneo, sobre caracterización vegetal realizado en cada sitio, reportó 77 especies de plantas en los relictos de bosque, 37 de ellas en cafetales con sombra y 12 en cafetales a libre exposición ubicadas como cercas vivas (com. pers. Oscar Meneses). De acuerdo con lo anterior, *A. cephalotes* defolia el 75% de las especies que ocurren en los cafetales a libre exposición, mientras que en los cafetales con sombra sólo alcanza el 32,4% de las especies y el 20,8% en los bosques (Figura 5).

Entre las plantas más apetecidas por *A. cephalotes*, se encuentran *Miconia cf. affinis* defoliada en repetidas ocasiones tanto en boques como en cafetales con sombra; *Meriania speciosa* conocida como flor de mayo, empleada como cerca viva y arbusto ornamental en las fincas, aunque presenta varios metabolitos secundarios con actividad antioxidante en sus

hojas (Ocampo *et al.* 2014), fue una de las especies más consumida por la arriera en los cafetales con sombra. En los bosques las arrieras prefirieron forrajear sobre varios individuos de *Lacistema aggregatum*, un árbol maderable cuyas hojas son glabras (Vásquez 1997); también se observaron en individuos de *Hedyosmum* cf. *bonplandianum*, árbol cuyas hojas aromáticas son empleadas como tranquilizantes, con gran cantidad de terpenos (Caballero *et al.* 2001) y en *Nectandra lineatifolia* conocida como laurel o aguacatillo, de hojas brillantes y glabras (Vargas 2002).

Se resalta que en los cultivos, además de las especies vegetales asociadas, se observó herbivoría sobre los arbustos de café (*Coffea arabica*). La mayoría de los reportes de hormiga arriera como plaga del café se ubican en Centroamérica, donde se cultiva entre los 600 a 1.000 msnm, altura caracterizada por la abundancia de estas hormigas (Varón *et al.* 2007) y poco se conoce sobre su impacto en cafetales de Suramérica (Barreto *et al.* 1998).

Estas observaciones confirman el hábito generalista de estas hormigas en un contexto agrícola, al defoliar tanto especies silvestres como cultivadas. De hecho, varios estudios se han centrado en el impacto económico de las arrieras por el daño que causan en diferentes cultivos (Montoya-Lerma *et al.* 2012) y son consideradas como una de la cinco plagas más importantes en Latinoamérica, causando daños cuantiosos en cultivos forestales (ej. *Pinus* spp., *Eucalyptus* spp.), agrícolas (ej. *Citrus* spp., cacao *Theobroma cacao*, yuca *Manihot esculenta*, café *Coffea arabica*, maíz *Zea mays*, algodón *Gossypium hirsutum*) y en los pastizales (ej. *Brachiaria* spp.) (Della Lucia 2013; Zanetti 2007; Meyer 2008).

Este estudio permite concluir que en la zona cafetera del Cauca, *A. cephalotes* es la única especie de hormiga arriera y la especie de hormiga más conspicua. La especie exhibe hábitos generalistas tanto para nidificar como en la selección de sustratos para cultivar su hongo, sin que exista una preferencia detectable y atribuible al tipo de manejo, pues el número de nidos fue similar en los tres tipos estudiados. No obstante, la evidencia recopilada mostró que las áreas de los nidos son mayores en los sistemas con sombra de árboles posiblemente porque brindan mejores condiciones para esta hormiga. Se resalta la vegetación asociada a los cultivos, ya que juega un papel importante como recurso para

estas hormigas, lo que podría disminuir el impacto sobre las especies productivas, en este caso el café.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la comunidad, encargados y dueños de las fincas visitadas por su receptividad y colaboración. Así como al proyecto cofinanciado por COLCIENCIAS, Programa Nacional de Ciencias Básicas con Código 110656933821, Contrato RC. No. 0648-201, y la Universidad del Valle, entidades que financiaron este estudio.

Literatura citada

Barreto M. R., N. Anjos y V. F. Rezende. 1998. Ataque de formigas cortadeiras (*Atta sexdens rubropilosa* Forel) em cafezal (*Coffea arabica* Linnaeus). Acta Biologica Leopoldensia 20: 20-205.

Bollazzi M. y F. Roces. 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. Insectes Sociaux 49: 153-157.

Bollazzi M. y F. Roces. 2007. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. Animal Behavior 74: 1349-1355.

Caballero-George P., M. L. Vanderheyden, P. N. Solis, L. Pieters, A. A. Shahat, M. P. Gupta, G. Vauquelin y A. J. Vlietinck. 2001. Phytomedicine biological screening of selected medicinal Panamanian plants by radioligand-binding techniques. Phytomedicine 8(1): 59–70

Della Lucia T.M.C. 2011. Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo. Viçosa, M.G: Ed. Universidade Federal de Viçosa. 421 pp.

Escobar Duran R., F. García Cossio, N. Y. Rentería y J. C. Neita. 2002. Manejo y control de hormiga arriera (*Atta* spp. y *Acromyrmex* spp.) en sistemas de producción de

importancia económica en el departamento del Chocó. Cartilla 1 y 2. Ministerio de Agricultura- PRONATTA-Universidad Tecnológica del Chocó. CO.53 pp.

Espinal L. S. 1968. Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali.

Fernández F.; V. Castro-Huertas y F. Serna. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* y *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Fauna de Colombia, Monografía No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 350 pp.

Forti L. C., A. A. Moreira, A. P. Andrade, M. A. Castellani y N. Caldato, 2011. Nidificação e arquitetura de ninhos de formigas-cortadeiras. Capítulo 6: 102-125. In: Formigas-cortadeiras da bioecologia ao manejo, Della Lucia T. M. C. (ed.). Viçosa, MG: Ed. UVF.

Fowler H. G., L. C. Forti, V. Pereira-Da-Silva y N. B. Saes. 1986. Economics of GrassCutting Ants: 18. In: Lofgren. S. C y Vander M. R. K (eds). Fire ants and leaf- cutting ants. Biology and Management. Westview Press.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 1990. The Ants. Harward University Press. Cambridge, MA, EEUU. 712 pp.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 2011. The Leafcutter Ants: Civilization by Instinct. W. W. Norton y Co. Ltd. 160 pp.

Mackay W. P. y E. E. Mackay. 1986. Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta*. Revista Colombiana de Entomología 12: 23-30.

Meyer S.T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests. Edge-mediated hyper abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, micro-climate and regeneration. PhD thesis dissertation. Technical University Kaiserslautern, Alemania. 159 pp.

- Montoya-Lerma J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3): 225-247.
- Moreira A. A., L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto y J. F. S. Lopes. 2004. Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39(2): 109-116.
- Ocampo D. M., C. L. Valverde, A. J. Colmenares y J. H. Isaza. 2014. Fenoles totales y actividad antioxidante en hojas de dos especies colombianas del género *Meriania* (Melastomataceae). *Revista Colombiana de Química* 43: 41-46.
- Ortiz A. y G. E. Guzmán. 2007. Las hormigas cortadoras de hojas en el departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Secretaría de Agricultura de Antioquia, Gobernación de Antioquia, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. 112 pp.
- Rasband W. S. 1997–2014. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, MD. Disponible en <http://imagej.nih.gov/ij/> (Acceso: diciembre 2015).
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Santos-Oliveira M. F. S. 2006. Controle de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) com produtos naturais. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Estatal Paulista “Julio de mesquita Filho”, Rio Claro, Brasil. 125 pp.
- Vargas W. G. 2002. Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los Andes Centrales. Colección Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Editorial Illustrated. 813 pp.
- Varón E. H., S. D. Eigenbrode, N. A. Bosque-Pérez y L. Hilje. 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Agricultural and Forest Entomology* 9(1): 47-55.

Vásquez M. R. 1997. Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú. Allpahuayo-Mishana, Explornapo Camp, Explorama Lodge. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 63: 54—55.

Vélez R. 1997. Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Segunda edición. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 482 pp.

Weber N.A. 1972. The Attines: The fungus-culturing Ants. American Scientist 60:448

Zanetti R. 2007. Manejo integrado de formigas cortadeiras e cupins em áreas de eucalipto da Cenibra. Laudo técnico FSC-Cenibra. Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Brasil. 74 pp.

Figuras y tablas

Tabla 1. Datos de caracterización de los nidos de hormiga arriera (CCS: cafetal con sombra, SOL: cafetal a libre exposición y BOS: parche de bosque).

Manejo	Área nido (m ²)	Pistas activas	Longitud pista (m)	Ancho pista (cm)
CCS1	122,87	1	18,53	4
		2	8,56	3
CCS2	89,26	1	5,2	4,6
		2	9,67	3,7
CCS2	57,23	1	4	5,8
CCS3	297,79	1	24,35	4,4
CCS4	37,58	1	22,6	3,2
CCS5	28,12	1	6,45	5,55
CCS6	11,825	0	0	0
CCS7	318,75	3	23,6	16,2

CLE1	6,1	1	10,3	4,7
CLE1	16,16	0	0	0
CLE2	1	0	0	0
CLE2	0,98	0	0	0
CLE3	9	0	0	0
CLE4	91,53	1	1,0	2,9
CLE5	3,04	0	0	0
CLE5	96,425	2	12,9	6,1
CLE5	2,75	0	0	0
BOS1	164,39	0	0	0
BOS2	463,37	1	6,82	4
BOS2	403,92	1	5,27	14
BOS3	758,34	1	32,36	13,5

Tabla 2. Medidas promedio de los soldados recolectados en cada nido. (CCS: cafetal con sombra, CLE: cafetal a libre exposición y BOS: parche de bosque)

Manejo	Longitud total	Ancho tórax	Largo tórax	Longitud cabeza	Ancho cabeza	Distancia entre ojos	Largo antena
CCS	12,05	1,52	5,59	4,07	5,48	3,88	10,37
CCS	13,81	2,17	6,73	4,25	5,99	4,23	10,56
CCS	9,92	1,39	4,71	3,43	4,18	3,05	9,54
CCS	13,32	2,11	6,55	4,48	5,84	4,06	9,61
BOS	12,69	1,52	6,23	3,88	5,16	3,7	9,01
CLE	8,03	1,08	5,05	3,28	3,62	2,76	8,24
CLE	15,59	1,85	6,97	4,39	5,6	3,75	8,58
BOS	15,38	1,95	7,11	4,63	6,03	4,35	7,63

BOS	14,07	1,67	6,73	4,03	5,67	3,97	8,32
BOS	15,14	2,06	7,89	4,52	6,58	4,64	9,46

Tabla 3. Listado de plantas, por familia y especies, presentes en los sitios de estudio (CCS: cafetal con sombra, CLE: cafetal a libre exposición y BOS: parches de bosque).

Familia	Especie	Sitios
Araceae	<i>Anthurium</i> sp. 1	BOS3.
	<i>Anthurium</i> sp. 2	BOS3.
Asteraceae	<i>Tithonia diversifolia</i>	CCS1.
	<i>Baccharis trinervis</i>	CLE1.
	<i>Emilia</i> sp.	BOS2.
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum bonplandianum</i>	BOS2, BOS3.
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	CLE3.
Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp.	BOS2.
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum citrifolium</i>	CLE3, CLE2.
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i> sp.	CLE3.
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	CCS1.
	<i>Albizia carbonaria</i>	CLE2.
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i>	BOS1, BOS2, BOS3.
Lamiaceae		BOS2.
Lauraceae	<i>Persea americana</i>	CCS3.
	<i>Nectandra</i> sp.	CLE1.
	<i>Nectandra lineatifolia</i>	BOS1, BOS2.
	<i>Meriania speciosa</i>	CCS1, CCS2.
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	CCS2.
	<i>Tibouchina lepidota</i>	CCS4, BOS1.

	<i>Miconia cf. affinis</i>	BOS3.
Myrsinaceae/	<i>Myrsine latifolia</i>	CCS1, CCS3, CLE1, CLE3,
Primulaceae		BOS2.
	<i>Myrsine cf. coriacea</i>	CLE3.
	<i>Psidium</i> sp.	CCS2, CCS3.
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> sp.	CCS3.
	<i>Syzygium jambos</i>	BOS2, BOS3.
Rubiaceae	<i>Palicourea</i> sp.	BOS3.
	<i>Coffea arabica</i>	CLE1, CLE2, CLE3, CLE4, CCS1, CCS2, CCS3, CCS4.
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i>	CCS4.
	<i>Citrus limon</i>	CCS4.
Solanaceae	<i>Cestrum</i> sp.	CLE1.
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.	BOS2.

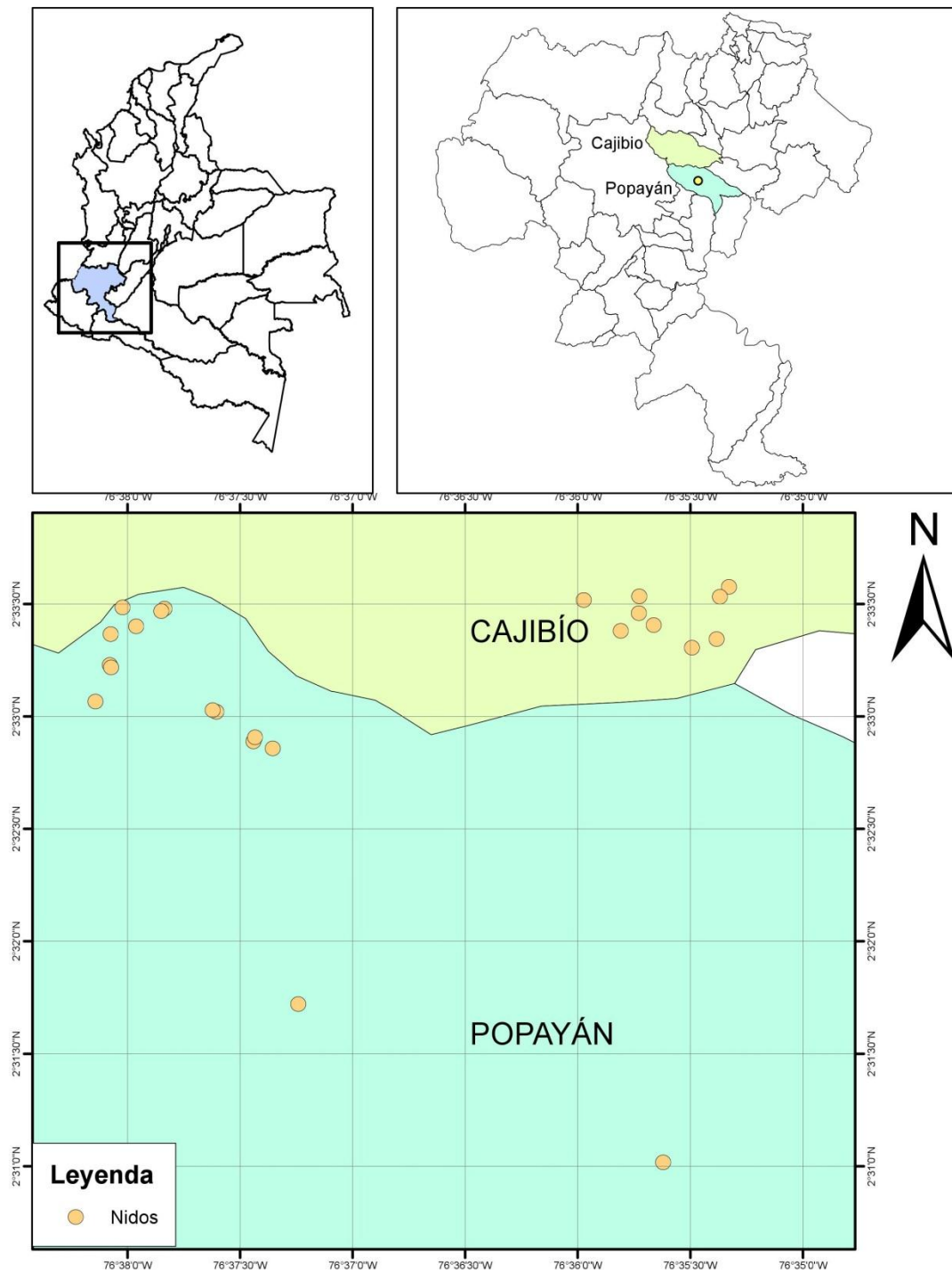


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio en el departamento del Cauca, Colombia. Los puntos representan los nidos de *Atta cephalotes* en los municipios de Popayán y Cajibío.

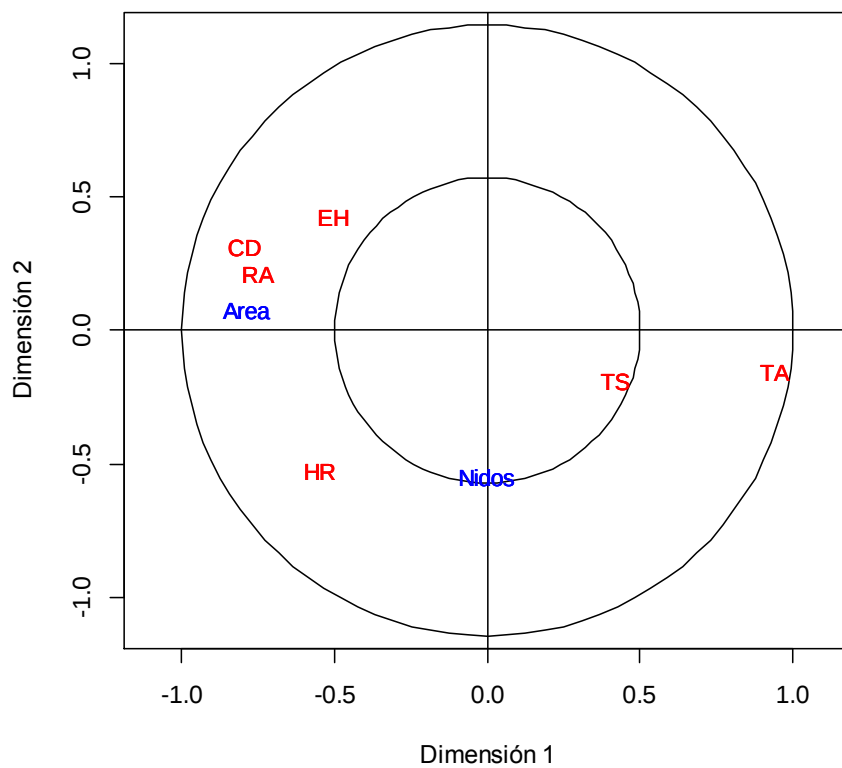


Figura 2. Análisis de correlación canónica entre variables ambientales y el tamaño y el número de nidos. Las letras de color rojo simbolizan RA: Riqueza arbórea, CD: cobertura de dosel, EH: espesor de hojarasca, HR: humedad relativa, TS: Temperatura del suelo y TA: Temperatura ambiente; en azul el área de los nidos y el número de nidos.

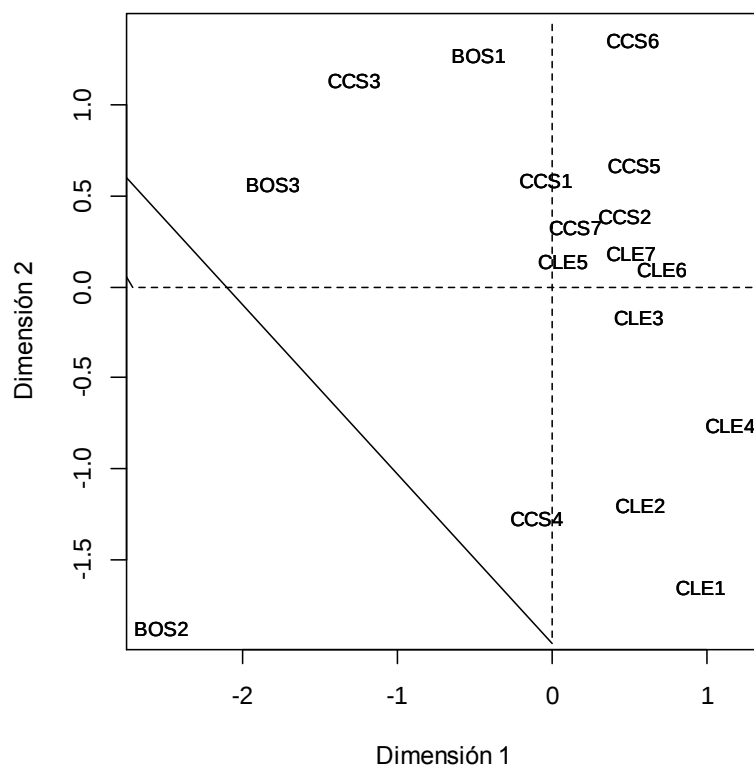


Figura 3. Agrupación de los sitios de acuerdo a la relación con las variables ambientales analizadas. (CCS: cafetal con sombra, CLE: cafetal a libre exposición y BOS: parches de bosque).

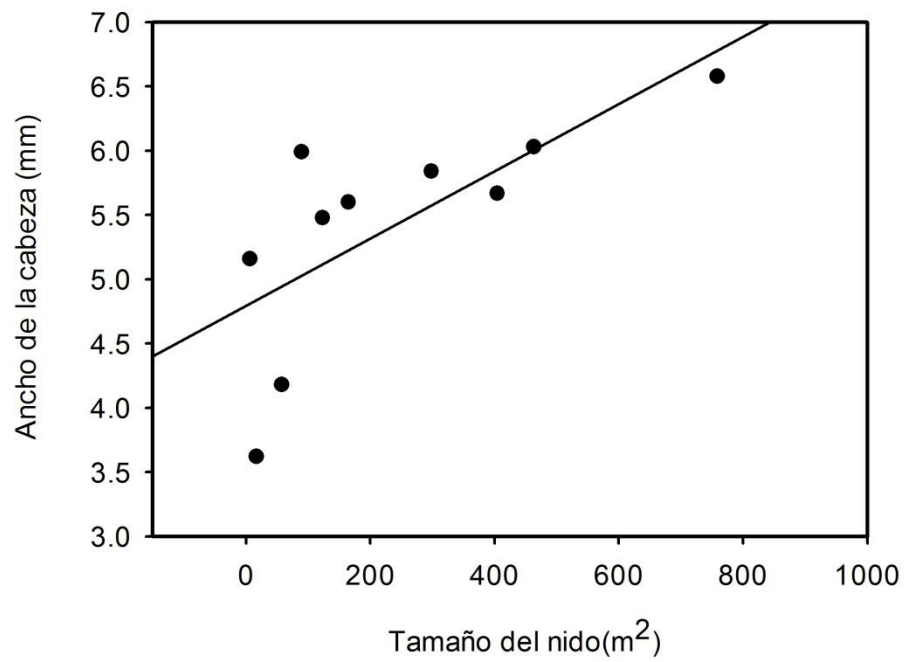


Figura 4. Análisis gráfico de regresión entre el ancho de la cabeza por encima de los ojos y el tamaño superficial de los nidos ($r= 0,830$; $p= 0,050$).

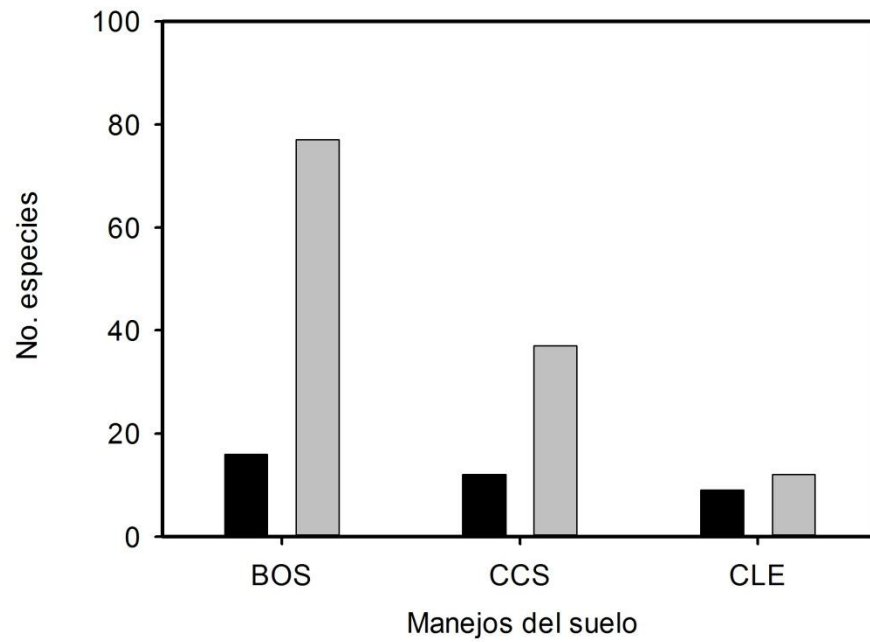


Figura 5. Número de especies vegetales presentes en cada tipo de manejo (barras grises) y especies defoliadas por *A. cephalotes* en la zona de estudio (barras negras). BOS: parches de bosque, CCS: cafetal con sombra y CLE: café a libre exposición.

CAPÍTULO 3

EFFECTO DE LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS DE HORMIGA ARRIERA *Atta cephalotes*, SOBRE EL SUELO DE CAFETALES COLOMBIANOS*

* Manuscrito preparado para ser sometido a la revista Biología Tropical (Categoría A2 – Publi-Index Colciencias)

Rocío García-Cárdenas¹, James Montoya-Lerma² y Inge Armbrecht³

¹Programa de Biología, Universidad del Quindío, Colombia;

rociogarcia@uniquindio.edu.co

²Docente Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia;

james.montoya@correounivalle.edu.co

³Docente Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia;

Inge.armbrecht@correounivalle.edu.co

Resumen

Se conoce que las hormigas arrieras construyen nidos que desplazan gran cantidad de suelo y aportan nutrientes a este, desde sus cámaras de desechos, por lo cual se les denomina ingenieras del ecosistema. Este estudio planteó evaluar si la presencia de nidos de *Atta cephalotes* modifica el suelo en cultivos de café. Se seleccionaron 10 nidos activos en cada manejo (CCS y CLE), se tomaron muestras mixtas de suelo en la superficie de cada nido y como control, en suelo sin nido adyacente. Se analizaron los parámetros físico-químicos y se midió la infiltración con un infiltrómetro de disco. Los suelos presentaron una textura franco-arenosa y franco-limosa, con valores altos de retención de agua, densidad aparente y porosidad total. No se encontraron diferencias estadísticas en la actividad microbiana entre tratamientos ni entre manejos. Los porcentajes de arena y limo del suelo de los nidos difirieron significativamente con el control. Así mismo, estos suelos presentaron significativamente mayor infiltración que el suelo sin nido. Las propiedades químicas reflejan suelos ácidos, pero los valores mostraron diferencias estadísticas por efecto del manejo y no por la presencia de nidos. El azufre fue el único elemento que mostró valores significativamente más altos en el suelo de los nidos. En sistemas productivos de café, los nidos de *A. cephalotes* invierten el contenido de suelos minerales, y mejoran la infiltración del agua, por tal razón se confirma que funcionan como ingenieras en los ecosistemas cafeteros.

Palabras claves: ingenieros del ecosistema, hormigueros, Colombia

Abstract

It has been established that leaf-cutter ants are ecosystem engineers. While construct their nests, they remove and displace a great amount of soil, enriching it with organic matter. This study was directed to evaluate if the presence of nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* provides structure to the soil of two contrasting coffee crop managements. Ten active nests were selected from each management (shade and sun coffee plantations), mixed soil samples were taken on the surface of each nest. Mixed samples from areas without nests were used as control. Physical-chemical parameters were analyzed and the infiltration was measured with a disk infiltrometer. Overall, soils presented a sandy loam and silt loam texture, with high values of water retention, apparent density and total porosity. No statistical differences were found in microbial activity between treatments or between managements. The sandy and silty percentages of soil of the nests differed significantly with the control. Likewise, these soils had greater hydraulic conductivity. Chemical properties reflect acid soils and their values showed statistical differences due to the management effect but for nests presence. Sulfur was the only element that showed significantly higher values in the nests soil. In coffee production systems, *A. cephalotes* nests translocate the content of mineral soils, and improve water infiltration, thus confirming that this species is an engineer in the coffee ecosystems.

Keywords: ecosystem engineers, ant colony, Colombia.

Introducción

En la naturaleza, las termitas y hormigas, son los dos grupos de artrópodos que posiblemente tienen mayor significancia en la estructura de los suelos tropicales (Coleman y Wall 2007). Durante el proceso de construcción de sus nidos, ciertas especies de estos insectos, entre las cuales se destacan las hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, mueven grandes volúmenes de suelo y redistribuyen materiales orgánicos e

inorgánicos dentro del perfil del suelo (Nkem *et al.* 2000, Moreira *et al.* 2004, Sternberg *et al.* 2007). En el neotrópico, varios estudios han demostrado que estas hormigas afectan, de diversas maneras, los nutrientes del suelo y su concentración de materia orgánica (Meyer *et al.* 2013; Farji-Brener y Tadey 2009; Corrêa *et al.* 2010). Al remover el suelo generan una morfología edáfica diferente en la superficie del nido y, en ocasiones, reducen la resistencia a la penetrabilidad (Alvarado *et al.* 1981). Por otra parte, en sus nidos se acumula material orgánico con alta concentración de nutrientes y semillas (Farji-Brener y Ghermandi 2004; Moutinho *et al.* 2003). También crean claros en los hábitats, al limpiar la hojarasca y la vegetación sobre los nidos (Farji-Brener y Illes 2000; Corrêa *et al.* 2010), de igual forma sus actividades de forrajeo pueden afectar la disponibilidad de luz y el ensamblaje de plantas en los bosques (Corrêa *et al.* 2016).

Los nidos de las especies de *Atta* pueden alcanzar más de 200 metros cuadrados en la superficie (Montoya-Lerma *et al.* 2006), con túneles subterráneos que representa un movimiento de hasta 40 toneladas de suelo hacia el exterior del nido (Wirth *et al.* 2003), al punto que Perfecto y Vandermeer (1993) calculan que, en un bosque tropical en Costa Rica, en un rango de 200-300 años *A. cephalotes* puede provocar una rotación (recambio) completa del suelo. De esta forma, estos insectos, según el contexto ecológico en que se encuentren, pueden generar una morfología edáfica diferente en la superficie del nido y mejorar la penetrabilidad, la aireación y drenaje del suelo (Moutinho *et al.* 2003), lo que facilita la formación de raíces finas. Farji-Brener y Medina (2000), al medir el efecto de la presencia o ausencia de desechos orgánicos externos, sobre la abundancia de raíces finas y la composición del banco de semillas en los suelos superficiales cerca de los hormigueros de *A. cephalotes* y *A. colombica*, concluyeron que la ubicación de los desechos es importante en determinar cuáles son los diferentes tipos de plantas que pueden recolonizar los nidos abandonados y, por tanto, la abundancia relativa de estas especies puede influir en la estructura y composición de los bosques tropicales.

Aunque en general se acepta el efecto positivo de la construcción de nidos de arriera sobre el suelo, algunos estudios contrastan con este punto de vista, reportando efectos

completamente opuestos con la presencia de las hormigas, es decir menos nutrientes en el suelo de los nidos que en el suelo sin nidos (Madureira *et al.* 2013; Meyer *et al.* 2013). En un meta-análisis, Farji-Brener y Werenkraut (2015), encontraron que el efecto de los nidos sobre la fertilidad del suelo obedece al material de desecho acumulado en sus basureros y, en últimas, depende de la ubicación y la fuente de estos nutrientes. En otras palabras, de la ubicación de los basureros y esto, a su vez, se correlaciona con la especie de hormiga, pues algunas especies depositan su basura en la superficie mientras otras la entierran profundamente.

El impacto de las hormigas cortadoras de hojas puede ser observado en múltiples escalas espacio-temporales. Como ingenieras del ecosistema no solo afectan el resto de la biota cercana, ellas también intervienen en la sucesión vegetal, creando y manteniendo hábitats para otras especies (Folgarait 1998; Leal *et al.* 2014). No obstante, por sus hábitos polífagos, la presencia de nidos de arriera en sistemas cultivados o en áreas urbanas, tiene una connotación negativa para los agricultores, quienes las identifican entre las plagas más destructivas en diversos cultivos (Della Lucia 2014, Montoya-Lerma *et al.* 2012). Las construcciones de los nidos causan irregularidades en el terreno, e inestabilidad del suelo; además las hormigas arrieras pueden interferir directamente sobre las plantas, el suelo, dañar los caminos rurales y provocar accidentes con maquinaria y animales (Hölldobler y Wilson 2011).

El papel de las hormigas cortadoras de hojas en general y el de *A. cephalotes*, en particular, sobre el ciclaje de nutrientes en suelos con vocación agrícola, hasta donde se conoce, ha sido pobremente analizado. Es posible asumir que este proceso depende de muchos factores ambientales como el clima, la heterogeneidad del hábitat, la composición y sucesión de especies y la fertilidad del suelo (Della Lucia 2014), sumado a esto, es necesario tener en cuenta que en los sistemas agrícolas, el ser humano establece prácticas de manejo que influyen directamente en la estructura y calidad de los suelos y esto, a su turno, en el establecimiento y actividad de las hormigas.

En el presente capítulo se estudia el papel de la hormiga *A. cephalotes* en el aporte de nutrientes, bajo un contexto productivo cafetero. El café es uno de los principales productos de exportación en muchos países tropicales y, a través del mundo, se puede encontrar un rango de sistemas de cultivo con mayor o menor sombra y con diferentes especies de árboles y manejos (Perfecto y Vandermeer 2015). En América, se reporta a la hormiga arriera como plaga de este cultivo (Barreto *et al.* 1998, Varón *et al.* 2007, Della Lucia 2014). No obstante, se desconoce el efecto de la construcción de nidos de esta hormiga sobre las propiedades físico-químicas del suelo y su relación con el tipo de manejo del cultivo del café (cafetales a libre exposición CLE y cafetales con sombra CCS). Se espera que en los cafetales con sombra diversificada, gracias a la presencia de diferentes especies vegetales asociadas al cultivo y producción de hojarasca, los nidos de arriera presenten mayor cantidad de materia orgánica y por lo tanto de otros nutrientes, además de favorecer las condiciones físicas del suelo, en comparación con el suelo de nidos en cafetales a libre exposición.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en el Departamento del Cauca, en los municipios de Popayán y Cajibío, en monocultivos de café a libre exposición (CLE) y en cultivos de café con sombra (CCS, principalmente utilizando la leguminosa Fabaceae *Inga* spp.). La zona está definida, según Holdridge (Espinal 1967), como un bosque húmedo premontano (bh-PM). Geológicamente pertenece a la Formación Popayán, con estructuras propias del Mioceno superior y el Cuaternario, conformada principalmente por rocas y depósitos de origen volcánico-sedimentario cuyas fuentes están localizadas en la cima de la Cordillera Central colombiana. Los suelos del altiplano de Popayán se han desarrollado de mantos de cenizas volcánicas que sepultan diferentes sustratos geológicos predominando los andisoles seguidos por los inceptisoles. En este contexto, se caracterizan por altos contenidos de carbón orgánico, reacción extremada hasta ligeramente ácida, muy baja saturación de bases, alta saturación de aluminio y fertilidad baja a muy baja (IGAC 2009).

Nidos de arrieras. Se seleccionaron y georreferenciaron, con receptor GPS, 20 nidos de *A. cephalotes* en dos tipos de cafetales con manejo contrastante, 10 de estos nidos ubicados en cafetales con sombra (CCS) y 10 a libre exposición (CLE), el criterio de selección fue la actividad de la colonia y la presencia de la casta soldado para garantizar la madurez del nido. Los nidos pequeños fueron excluidos.

Muestreo y análisis de suelos. La toma de muestras se hizo tres meses después de la última fertilización, reduciendo así el riesgo de sobre o subvalorar algunas propiedades del suelo que son afectadas por esta práctica. En el centro de cada nido se tomaron muestras compuestas de suelo a nivel superficial (0-10 cm de profundidad). Como control se tomaron muestras, de la misma naturaleza, pero a 3 m de distancia del borde del nido sin efectos por la actividad de la hormiga. En cada punto de muestreo se extrajeron tres submuestras alteradas que fueron mezcladas para obtener una muestra representativa para análisis químicos y biológicos de cada punto. Además se extrajeron muestras inalteradas utilizando un barreno de núcleo con cilindros para los análisis físicos. Las muestras fueron debidamente empacadas, marcadas y enviadas para sus análisis químicos, físicos y biológicos. Las pruebas físicas y actividad microbiana fueron analizadas por el grupo ILAMA del laboratorio de física ambiental de la Universidad del Valle en Cali, a través del método de gravimetría para las propiedades físicas y la metodología del centro de agrobiología de Brasil, para medir la actividad microbiana, mientras que los análisis químicos fueron realizados por el laboratorio AGRILAB en la ciudad de Bogotá (Anexos).

En todos los nidos se evaluó y cuantificó: pH, C ele, C org, N-NH₄, N-NO₃, P, S, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn, Cu, Zn, B, la actividad microbiana como (kgC-CO₂/ha*día) y las características físicas fueron porcentaje de arena, limo y arcilla, capacidad de regulación de agua, densidad aparente, espacio poroso total, humedad de muestreo, macroporos y microporos. La infiltración se midió en campo con un infiltrómetro de mini disco de 32,7 cm de longitud y capacidad de almacenamiento de agua de 135 ml. Se tomó el dato de flujo de agua cada minuto hasta alcanzar el nivel de saturación. Para calcular la infiltración se usaron los registros de altura, los parámetros de Van Genutchen para el tipo de suelo y el nivel de succión (Carsel y Parrish 1988, Dane y Topp 2002).

Análisis de datos. Teniendo en cuenta la naturaleza pareada del diseño (las muestras de suelo de un nido y su respectivo control proceden de un mismo lote de cultivo) y de evitar pseudoreplicación, se emplearon modelos lineales mixtos para evaluar las diferencias entre los tratamientos (suelo de nido y suelo control) y entre manejos (CCS y CLE). La devianza se analizó a través de una Chi cuadrada (χ^2) y, en los casos con interacción, se realizaron comparaciones múltiples con una prueba de Tukey. Para los análisis se empleó el programa R 3.2.1 (R Development Core Team 2014).

Resultados

Efecto de los nidos sobre las propiedades físicas y biológicas del suelo. Los resultados de los análisis físicos y la actividad microbiana se resumen en la Tabla 1. De acuerdo al porcentaje de arena, limo y arcilla, los suelos presentaron una textura franco-arenosa y franco-limosa. En concordancia con el tipo de suelo andisol, perteneciente a la Asociación Puente (Oxic Dystrandept) (IGAC 1992). La humedad disponible y la capacidad de regulación del agua presentaron valores muy altos si se tiene en cuenta que lo recomendado es entre 108-198 mm (Suárez *et al.* 1984). Esto, a su vez, se relaciona con la densidad aparente, la cual reveló valores entre 0,54 y 0,8 g/cm³ y la porosidad total entre 60,2 y 81,5 %, las cuales están en los rangos óptimos de acuerdo con Suárez *et al.* (1984) de 0,37-0,79 g/cm³ para densidad aparente y 66,1-82 % de porosidad total.

El comportamiento de la actividad microbiana del suelo en términos de liberación de CO₂ por hectárea al día, osciló entre 19,45 y 25,36 (kgC-CO₂/ha*día). Estos valores se relacionan con la cantidad de materia orgánica en el suelo y se pensaría que es un efecto directo de la presencia de mayor hojarasca en los CCS. No obstante, al comparar estos valores, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (χ^2 : 0,452 P= 0,83) ni entre manejos (χ^2 : 0,2342 P= 0,62).

En la Tabla 2 se relacionan los resultados de las comparaciones estadísticas entre manejos (CCS y CLE) y entre tratamientos (suelo del nido y suelo control) con diferencias

significativas. El suelo del montículo comparado con su respectivo control, mostró diferencias estadísticas en los parámetros, porcentaje de arena, limo y arcilla. Pero estos mismos parámetros no se diferencian entre los manejos. El porcentaje de arena fue mayor en el suelo de los nidos comparados que en el control; en contraste el de limo fue menor en el suelo de los nidos con respecto a su control. Por otro lado, las diferencias en el porcentaje de arcilla muestran un efecto de la interacción entre manejos y tratamientos y las pruebas de contrastes múltiples indicaron que fue significativamente mayor en el suelo de nidos comparada con su respectivo control en los cafetales CLE (Z: 3,93; $P < 0,001$). También se encontraron diferencias al comparar el suelo control entre los manejos de sombra y a CLE (Z: 2,82; $P = 0,0204$), siendo mayor la concentración de arcilla en los cafetales a libre exposición CLE.

La capacidad de retención del agua en campo sólo mostró diferencias significativas en la interacción entre manejos y tratamientos. En el análisis de contrastes múltiples, el suelo de los nidos de los cafetales a libre exposición, presentó mayor capacidad para retener agua que el suelo de los nidos de los cafetales con sombra, con una probabilidad cercana al límite de significancia (Z: 1,750, $P = 0,08$), mientras que el suelo control de los cafetales con sombra retiene más agua que el suelo de los nidos pero, igualmente, las diferencias no alcanzan a ser significativas (Z: 1,797, $P = 0,07$). El análisis de infiltración en condición de saturación, indicó una aptitud de transmisión del agua significativamente mayor en el suelo de los nidos independiente del manejo (χ^2 : 1,4733; $P = 0,018$) (Figura 1).

La densidad aparente fue estadísticamente diferente al comparar el suelo entre manejos, siendo mayor en los cafetales de sombra, independientemente de si es suelo de nido o control y la porosidad (macroporosidad y microporosidad) no mostró diferencias significativas entre tratamientos ni entre manejos.

Efecto de los nidos sobre las propiedades químicas del suelo. Los resultados se sintetizan en la Tabla 3. Los análisis, tanto de suelo de nido como de su control, muestran suelos ácidos con un pH entre 4,83 y 5,23. Los valores muy bajos, pueden indicar alguna deficiencia en nutrientes o toxicidad por Al o Mn (ICA 1992). La materia orgánica, medida

como porcentaje de carbono orgánico osciló entre 6,62 y 10,82%, considerado un rango normal para el cultivo del café (Uribe y Salazar 1981). En contraste, el aluminio registró valores que variaron entre 65 y 116 ppm, por encima del rango viable de producción (< 90 ppm) de acuerdo con Valencia y Salazar (1993). El Na, presentó valores entre 25,5 y 27,9 ppm.

Macronutrientes: Las cantidades de nitratos presentaron valores entre 51,1 y 98,6 pero con una variabilidad muy alta entre cada sitio medido. Para amonio, los valores variaron entre 17,9 y 26,9. No obstante, en algunos sitios los valores registrados oscilaron entre 2,8 y 6,11, por debajo de las condiciones apropiadas de productividad (Valencia y Salazar 1993). Con base en los datos de estos autores, el potasio cuyo valor varió entre 87,1 y 126,4 se considera, en la mayoría de los casos, dentro del rango óptimo (117,3 – 156,4), el magnesio presentó valores altos especialmente en los CCS (82,5 – 148,8 ppm), comparados con el rango óptimo (60,8 – 109,4 ppm) y el azufre varió entre 8,64 y 17,24 ppm, cercano o dentro del rango óptimo de 12 -20 ppm para cultivos de café (Valencia y Salazar 1993).

Micronutrientes. Al comparar los datos con los rangos óptimos propuestos por Valencia y Salazar (1993) para cultivos de café en Colombia, se encuentra que el contenido de hierro osciló entre 7,10 y 56,70 ppm, siendo más bajo en cafetales con sombra, su rango óptimo es 25-50 ppm. El manganeso se registró con valores muy altos entre 15,28 y 22,38 ppm, con un rango óptimo de 5-10 ppm. El cobre con valores entre 2,06 y 2,27 estuvo entre el rango óptimo (1-3 ppm) a diferencia del zinc que estuvo por encima de su rango (1,5- 3 ppm) con valores entre 3,15 y 8,26 ppm. Los resultados para el boro muestran valores muy similares y dentro del rango óptimo (0,2 – 0,4 ppm), no obstante este elemento se encuentra en pequeñas trazas en el suelo, y en ocasiones se dificulta una correcta cuantificación.

Las respuestas de los parámetros químicos entre tratamientos y manejos se observan en la Tabla 4. La conductividad eléctrica al igual que el nitrato mostró diferencias entre manejos, con valores más altos en los cafetales con sombra. Los nidos presentaron valores significativamente más altos en la cantidad de azufre, al ser comparados con el suelo control independientemente del tipo de manejo. La cantidad de calcio y magnesio del suelo

de los cafetales con sombra, fue significativamente mayor que en las muestras de los a libre exposición. En contraste, la cantidad de hierro de los cafetales a libre exposición fue más alta que en los con sombra, indicando diferencias significativas entre estos manejos. En general, las propiedades químicas del suelo mostraron diferencias principalmente a nivel de manejo, pero no entre tratamientos.

Discusión

Las actividades y el manejo que el agricultor da a sus cultivos, influyen en la calidad de los suelos y, por lo tanto, en los resultados obtenidos. En un escenario agroforestal como lo son los cafetales con sombra, se esperaría que la presencia de hojarasca proveniente de los árboles de sombra, así como las raíces de las arvenses, proporcionara la suficiente biomasa para influir en la cantidad de materia orgánica y, así, en la actividad microbiana, la densidad, la porosidad y en el contenido de algunos nutrientes. No obstante, nuestros resultados, en ciertos aspectos contrastan con dichas predicciones. Por otro lado, se confirma que los nidos de *A. cephalotes*, no aportan nutrientes adicionales a la superficie del suelo, pero si proporciona minerales, alterando el tamaño de las partículas, es decir, modificando la morfología del suelo y mejorando su infiltración.

Se ha demostrado que el material de desecho de las hormigas presenta mayor cantidad de nutrientes que el suelo adyacente. Sin embargo, una revisión de literatura realizada por Farji-Brener y Tadey (2009), revela que la magnitud de este efecto, depende de la especie de hormiga y del tipo de hábitat. Farji-Brener y Werenkraut (2015), al analizar los resultados de varios estudios, confirman que el material de los desechos contiene mayor cantidad de nutrientes que el suelo de los nidos y, además, que los basureros externos son más ricos en nutrientes que aquellos internos. Según la especie, las hormigas sitúan sus desechos ya sea interna (cámaras enterradas) o externamente, pero una misma especie no tiene ambas opciones.

Los nidos de *A. cephalotes* se caracterizan por sus basureros internos y el material de desecho que allí se acumula, es rico en materia orgánica y nutrientes (Wirth *et al.* 2003). Nuestros resultados, sin embargo, no midieron este tipo de aporte de materia orgánica de

los nidos, ya que las muestras se tomaron en la superficie de los nidos. Consideramos, no obstante, que el proceso de enriquecimiento del suelo puede darse por traslocación y, además, ser lento (Perfecto y Vandermeer 1993) y afectado por el régimen de lluvias. Después de la precipitación, se suelen lixiviar los nutrientes a horizontes más profundos sin que sean detectados en la superficie o exterior de los montículos. Es notable que, aunque no se encontraron diferencias significativas a nivel de nutrientes, los porcentajes de arena y arcilla fueron mayores en la superficie de los nidos que en los del suelo control. Alvarado *et al.* (1981), afirman que la continua deposición de suelos minerales a la superficie del nido (como la inversión de las capas del suelo) puede producir un nuevo horizonte edáfico que, generalmente, tiene contenido mineral elevado y es pobre en nutrientes (Meyer *et al.* 2013, Leal *et al.* 2014). Por otro lado, el establecimiento de las colonias puede estar relacionado con las características físicas de los suelos, y la presencia de arcilla en los montículos de *A. cephalotes*, puede favorecer la construcción de los nidos, funcionando como un material de soporte estructural dentro de las cavidades y en los montículos externos, proceso descrito por Oberts *et al.* (2016) para termitas basales, donde ellas depositan arcilla dentro de los troncos y estructuras de madera, como apoyo mecánico mientras se alimentan de la madera.

Los nidos presentaron una superficie limpia, tal como lo describen otros autores (Farji-Brener y Illes 2000, Meyer *et al.* 2011), con una capa de hojarasca muy incipiente sobre ellos en los cafetales de sombra, lo que posiblemente influyó en los resultados de la actividad microbiana, donde no se encontraron diferencias entre tratamientos ni entre manejos. Por otro lado, debe tenerse en cuenta que la actividad microbiana está influenciada por las raíces de las plantas y las muestras fueron tomadas en la superficie, alejadas de estas raíces. Aunque hubo mucha variabilidad entre sitios, en general los resultados mostraron mayor actividad microbiana en los suelos de los nidos comparados con sus controles, pero sin diferencias significativas. La actividad microbiana es regulada por las características físicas y químicas del suelo, por la composición de los materiales orgánicos y por la naturaleza de la comunidad microbiana (Cardona y Sadeghian 2005). Lamentablemente la relevancia de las bacterias y hongos y sus interacciones con otros

organismos en la estructuración del suelo se reduce al conocimiento que se tiene de las especies cultivables.

El suelo de la región cafetera estudiada, mostró una textura franco-arenosa y franco-limosa, condición considerada buena para el cultivo del café y es propia de suelos provenientes de cenizas volcánicas, lo que les brinda textura (francos) y estructura (granular), buena profundidad efectiva (40-60 cm), buen drenaje interno, capacidad de retención de humedad y mayor resistencia a la erosión, debido al predominio de minerales amorfos como la alófana, propio de los andisoles (Arcila *et al.* 2007). Esta característica fue consistente con los demás parámetros evaluados, como los valores para la humedad disponible y la capacidad de retención del agua, la densidad aparente, la porosidad total, los micro y macroporos. Lo anterior indica que los suelos de la región, no han sufrido de una compactación excesiva, a pesar de las prácticas agrícolas y de los potreros adyacentes a los cultivos de café.

Las diferencias estadísticas en la densidad aparente entre manejos, mas no entre tratamientos, sugiere que su variación obedece a las prácticas agrícolas (uso o no de sombra) y no a la construcción de nidos de arrieras. Por otro lado, llama la atención la falta de diferencias entre tratamientos y entre manejos en términos del espacio poroso total, macroporos y microporos. Nuestros resultados contrastan con los obtenidos por Cherret (1989), quien afirma que la construcción de cámaras y túneles, promueve un incremento en la porosidad y densidad aparente del suelo. Así mismo Moutinho *et al.* (2003), registran en el suelo de los nidos menor densidad aparente, macroporosidad más alta y menor microporosidad que en el suelo adyacente. Aunque nuestros resultados no muestran diferencias significativas en este aspecto, la textura del suelo, está indicando la presencia de granos de mayor tamaño en la superficie de los nidos, representado por mayor porcentaje de arena en estos montículos que en el suelo control, lo que a su vez, facilita una mayor velocidad de infiltración del agua en los suelos de los nidos. Por otra parte, es necesario tener presente que las diferencias entre los tipos de suelo dificultan cualquier comparación.

Los resultados sugieren que la construcción de los nidos no afecta la capacidad de retención del agua en el suelo de los cafetales y que no existe un efecto del manejo del cultivo sobre este parámetro. Por otro lado, se demostró que independientemente del manejo, los nidos favorecen la tasa de infiltración del agua, actuando como sumideros de este líquido; es decir, captan y conducen el agua superficial hacia el subsuelo, lo que podría favorecer al cultivo, especialmente durante periodos secos, dado que el estrés hídrico puede afectar la maduración de los frutos alterando el llenado de los granos o disminuyendo su tamaño (Arcila *et al.* 2007). Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Cameraat *et al.* (2002), en un ensayo bajo condiciones climáticas húmedas pero no secas y con el trabajo de Lobry de Bruyn y Conacher (1994), quienes reportan una fuerte influencia de los nidos de hormigas de los géneros *Camponotus*, *Pheidole* y *Rhytidoponera*, con mayor infiltración que el suelo control, pero solo bajo condiciones de presión de agua positiva.

La presencia de nidos no afectó el pH de los suelos de la región que, por su origen volcánico, son ácidos. Tampoco el uso de sombra en el cultivo del café influyó en los valores de este parámetro, lo que concuerda con lo encontrado por Verza *et al.* (2017), al comparar el pH de las cámaras de los nidos de *Acromyrmex* spp., a diferentes profundidades. En general, los valores de los parámetros químicos presentaron mucha variabilidad entre cada muestra, y esto se relaciona con las otras condiciones del suelo, como textura, la cantidad de materia orgánica y, obviamente, la cantidad y calidad de fertilizantes que cada agricultor emplea en su finca. El único elemento que mostró diferencias significativas, fue el azufre entre suelos de nido y control, donde la superficie de los nidos presentó mayor proporción de este macronutriente que en el suelo sin nidos. Aunque al momento de discutir los procesos sintéticos que ocurren cuando se da la descomposición casi siempre se gira en torno al N y su importancia en la producción del cultivo, el S también hace parte del protoplasma celular y, por tanto, se encuentra en el material permeable del suelo al descomponerse la materia orgánica. Es absorbido por las plantas como sulfato y es muy importante porque es constituyente de aminoácidos, vitaminas, enzimas y actúa en el ciclo de los hidratos de carbono y en los lípidos, además de intervenir en los mecanismos de óxido-reducción de las células (Gregory y Nortcliff

2013). Al encontrarse en mayor cantidad en la superficie de los nidos, puede ser absorbido por raíces de plantas y arbustos de pequeña envergadura, este aporte de los nidos de arriera representa una fuente adicional para el cultivo.

Otras diferencias estadísticas fueron resultado del efecto del manejo, es decir, el uso o no de sombra en los cafetales. En general los cafetales con sombra presentaron mayor conductividad eléctrica, en promedio los valores estuvieron por debajo de 1, indicando suelos no salinos. De igual forma los cafetales con sombra, presentaron mayor cantidad de nitrato, calcio y magnesio, mientras que los a libre exposición, presentaron mayor cantidad de hierro. El uso de sombrío puede traer como ventajas, además de las microclimáticas, una mejor regulación en el ciclaje de nutrientes gracias a la presencia de hojarasca (Jaramillo 2005).

En varios estudios en los cuales reportan mayor contenido de nutrientes sobre el suelo de los nidos, indican que las muestras fueron tomadas sobre los basureros o sitios de desecho de las hormigas, en contraste, aquellos estudios en los que se reporta igual o menor contenido de nutrientes en el suelo de nidos, describen muestreos en la superficie de nidos y no incluyen muestras de los basureros (Farji-Brener y Werenkraut 2015). El proceso de construcción de los montículos, ocasiona movimiento y redistribución de materiales orgánicos e inorgánicos dentro del perfil del suelo (Nkem *et al.* 2000) y mejora sustancialmente la penetrabilidad del suelo en relación con los suelos sin nido (Moutinho *et al.* 2003). En general, se acepta que las hormigas cortadoras de hojas mejoran el contenido de nutrientes del suelo alrededor de los nidos y que las plantas responden con un aumento en el crecimiento, abundancia y / o rendimiento (Farji-Brener y Werenkraut 2015). No obstante, algunos estudios indican lo contrario (Jimenez *et al.* 2008, Hudson *et al.* 2009, Meyer *et al.* 2013) y al parecer estos resultados, se relacionan con la ubicación de los basureros (externos o internos), el género de la hormiga, la ubicación geográfica de los nidos y el nivel de organización de las plantas estudiadas (Farji-Brener y Werenkraut 2015).

En conclusión, en sistemas productivos de café los nidos de *A. cephalotes* caracterizados por alcanzar tamaños enormes con muchas cámaras subterráneas y basureros internos, invierten el contenido de suelos minerales, presentando mayor cantidad de arena y limo en su superficie que en los suelos sin nidos. Además, estos nidos presentan mayor infiltración o velocidad de flujo de agua hacia el interior del suelo, actuando como sumideros, propiedad fundamental ya que habilita a las plantas a usar reservas de agua del suelo. Por otro lado, aunque en general, las condiciones químicas de la superficie del suelo no son afectadas por la construcción de los nidos, sí lo son por el tipo de manejo de los cultivos de café, donde la presencia de sombra favorece un mayor contenido de materia orgánica y de otros nutrientes para las plantas, lo que podría facilitar el ciclaje de nutrientes. Aunque no se analizó el suelo de las cámaras de desechos, nuestros resultados demuestran que la hormiga arriera *A. cephalotes* en cafetales, funciona como ingeniera del ecosistema al modificar algunos parámetros físicos del suelo que pueden influir en la presencia de otras especies. Queda, a partir de este estudio la pregunta de si, a largo plazo, esta translocación de materiales contribuye a la formación de un horizonte diferente.

Literatura citada

Alvarado A., C. W. Berish y F. Peralta. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of Andepts in Costa Rica. Soil Science Society of America Journal 45: 790-794.

Arcila P., J. Farfán, F. Moreno, A. Salazar, L. F. Hincapié y E. J. Arcila. 2007. Sistemas de producción de café en Colombia Chinchiná, Cenicafé. 309 pp.

Barreto M.R., N. Anjos y V. F. Rezende. 1998. Ataque de formigas cortadeiras (*Atta sexdens rubropilosa* Forel) em cafezal (*Coffea arabica* Linnaeus). Acta Biologica Leopoldensia 20: 201-205

Cammeraat L. H., S. J. Willott, S. G. Compton y L. D. Incoll. 2002. The effects of ants' nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma* 105(1): 1-20.

Cardona C. C. y D. A. Sadeghian. 2005. Ciclo de nutrientes y actividad microbiana en cafetales a libre exposición solar y con sombrío de *Inga* spp. *Cenicafé* 56 (2): 127-141

Carsel, R. F. y R. S. Parrish. 1988. Developing joint probability distributions of soil water retention characteristics. *Water Resources Research* 24: 755-769.

Cherret J. M. 1989. Leaf-cutting ants, biogeographical and ecological studies. En: *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem* (eds Lieth, H. & Werger, M.). Elsevier, New York, pp. 473-478.

Coleman D. C. y D. H. Wall. 2007. Fauna: the engine for microbial activity. Chapter 7. In: Paul, E. A. *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. Academic Press.

Corrêa M. M., P. S. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli y I. R. Leal. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162(1): 103.

Corrêa M. M., P. S. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli y I. R. Leal. 2016. Foraging activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in Atlantic forest. *Ecological Entomology* 41(4): 442-450.

Dane J. H. y G. C. Topps. 2002. *Methods of soil analysis Part 4. Physical methods*. Soil Science Society of America, Madison, WI.

Della Lucia T. M. C., L. C. Gandra y R. N. Guedes. 2014. Managing leaf-cutting ants: peculiarities, trends and challenges. *Pest Management Science* 70(1): 14-23.

Espinal L. S. 1967. Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali.

Farji-Brener A. G. y A. E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forest?: a critical review of the. *Ecology Letters* 3: 219-227.

Farji-Brener A. G. y C. A. Medina. 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. colombica*. *Biotropica* 32(1): 120-126.

Farji-Brener A. G. y L. Ghermandi. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science* 15(6): 823-830.

Farji-Brener A. G. y M. Tadey. 2009. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: causes and consequences. *Soil Fertility* (ed. By D. P. Lucero and J. E. Boggs), Chapter 6, pp. 81–91. Nova Science Publishers, New York, New York.

Farji-Brener A. G. y V. Werenkraut. 2015. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. *Ecological Entomology* 40: 150–158.

Folgarait P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation* 7(9): 1221-1244.

Gregory P. J. y S. Nortcliff. 2013. Soil conditions and plant growth. Blackwell Publishing Ltd. EEUU. 496 pp.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 2011. The leafcutter ants: Civilization by instinct. W. W. Norton & Company. Ltd. 160 pp.

Hudson T. M., B. L. Turner, H. Herz y J. S. Robinson. 2009. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry* 41(6): 1088-1093.

Instituto Colombiano de Agricultura (ICA).1992. Fertilización en diversos cultivos. Quinta aproximación. Produmedios, Santafé de Bogotá.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 2009. Subdirección de Agrología Estudio General de Suelos y Zonificación de Tierras del Departamento del Cauca / El Instituto. Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia. 542 pp.

Jaramillo A. 2005. Clima andino y café en Colombia. Chinchiná, Colombia. Cenicafé. 196 p.

Jiménez J. J., T. Decaëns y P. Lavelle. 2008. C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology* 40(1): 120-128.

Leal I. R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. *Biotropica* 46(5): 516–528

Lobry de Bruyn L. A. y A. J. Conacher. 1994. The effect of ant biopores on water infiltration in soils in undisturbed bushland and in farmland in a semi-arid environment. *Pedobiologia* 38: 193-207.

Madureira M. S., J. H. Schoereder, M. C. Teixeira y T. G. Sobrinho. 2013. Why does *Atta robusta* (Formicidae) not change soil features around their nests as other leaf-cutting ants do?. *Soil Biology and Biochemistry* 57: 916-918.

Meyer S. T., I. R. Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2011. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36(1): 14-24.

Meyer S. T., M. Neubauer, E. J. Sayer, I. R. Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 38(5): 497-504.

Moutinho P., D. C. Nepstad y E. A. Davidson. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84(5): 1265-1276.

Montoya-Lerma J. M., P. C Chacón De Ulloa y M. R Manzano. 2006. Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología* 32(2): 151.

Montoya-Lerma J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3): 225-247.

Moreira A. A., L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto y J. F. S. Lopes. 2004. Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39(2): 109-116.

Nkem J. N., L. A. Lobry De Bruyn, C. D. Grant y N. R. Hulugalle. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia* 44: 609–621.

Oberst S., J. C. Lai y T. A. Evans. 2016. Termites utilise clay to build structural supports and so increase foraging resources. *Scientific Reports* 6, 20990; doi: 10.1038/srep20990

Perfecto I. y J. Vandermeer. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta* cephalotes in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica*: 316-321.

Perfecto I. y J. H. Vandermeer. 2015. *Coffee agroecology: A new approach to understanding agricultural biodiversity, ecosystem services, and sustainable development*. Routledge, New York.

R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Sternberg L., M. C. Pinzon, M. Z. Moreira, P. Moutinho, E. I. Rojas y E. A. Herre. 2007. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 274(1608): 315-321.

Suárez V., S., R. A Caballero, G. J. Chavarriaga G, P. H. Quevedo. 1984. Caracterización física y manejo de algunos suelos de la zona cafetera Colombiana. *Suelos Ecuatoriales* 14: 236-243.

Uribe A. y N. Salazar. 1981. Distancias de siembra y dosis de fertilizante en la producción de café. *Publicación del Centro Nacional de Investigaciones de Café*. Chinchiná, Caldas, Colombia 32(3): 71-87.

Valencia A. G. y J. N. Salazar. 1993. La materia orgánica y su importancia en el cultivo del

café. Boletín Técnico Cenicafé 16: 1-24.

Varón E. H., S. D. Eigenbrode, N. A. Bosque-Pérez y L. Hilje. 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. Agricultural and Forest Entomology 9(1): 47–55

Verza S. S., E. A. Diniz, M. F. Chiarelli, R. M. Mussury y O. C. Bueno. 2017. Waste of leaf-cutting ants: disposal, nest structure, and abiotic soil factors around internal waste chambers. Acta Ethologica 1-8.

Wirth R., H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag y B. Hölldobler. 2003. Herbivory of leaf cutting ants. A case study in the tropical rainforest of Panama. Ecological Studies 164. Springer, Berlin. Alemania

Tablas y figuras

Tabla 1. Parámetros físicos del suelo de nidos de *A. cephalotes* y de su control correspondiente.

Variable	Café con sombra				Café a libre exposición			
	Nido $\overline{X}$	ds	Control	sd	Nido	ds	Control	Sd
Actividad microbiana (kgC-CO₂/ha*día)	24,61	8,16	21,34	9,76	19,45	9,23	25,36	7,09
Arena (%)	26,80	10,16	23,00	4,64	31,80	5,92	24,00	9,19
Limo (%)	43,40	11,28	59,20	5,43	44,60	11,78	49,40	9,71
Arcilla (%)	29,80	6,29	17,80	4,16	23,60	7,59	26,60	8,49
Capacidad Retención de agua (mm)	138,43	19,81	159,59	24,32	159,02	31,42	142,68	28,30
Densidad aparente (g/cm³)	0,65	0,10	0,65	0,08	0,59	0,11	0,54	0,11
Espacio poroso total (%)	69,17	3,90	74,22	4,79	71,04	4,83	71,24	4,31
Humedad total (mm)	124,87	13,12	130,41	10,38	139,19	22,52	127,95	17,64
Macroporos (%)	23,02	6,97	21,02	7,69	18,04	7,91	23,69	6,69
Microporos (%)	46,14	6,60	53,20	8,11	53,01	10,47	47,56	9,43

Tabla 2. Resultados del análisis MLM (modelo lineal mixto) para parámetros físicos entre manejos (CCS y CLE), y entre tratamientos (suelo nido y suelo control). CR: capacidad de retención del agua, DA: densidad aparente.

Variable	Manejo	Tratamiento	Interacción
Arena	χ^2 : 3,6357 P= 0,2248	χ^2 : 1,4733 P= 0,01894**	χ^2 : 0,6548 P= 0,4184
Limo	χ^2 : 1,8981 P= 0,1682	χ^2 : 10,8910 P= 0,0009**	χ^2 : 3,1054 P= 0,0780
Arcilla	χ^2 : 0,3626 P= 0,5470	χ^2 : 4,3445 P= 0,03713*	χ^2 : 12,067 P=0,000513**
CR agua	χ^2 : 0,0489 P= 0,8250	χ^2 : 0,0831 P= 0,7731	χ^2 : 5,0789 P= 0,02422*
DA	χ^2 : 6,4541 P= 0,0110**	χ^2 : 0,5583 P=0,4549	χ^2 : 0,558 P= 0,4549

Tabla 3. Parámetros químicos del suelo de nidos de *A. cephalotes* y de su control correspondiente. Celec: conductividad eléctrica, Corg: carbono orgánico, NH₄: Amonio, NO₃: nitrato, P: fósforo, S: azufre, K: potasio, Ca: calcio, Mg: magnesio, Na: sodio. Al: aluminio, Fe: hierro, Mn: manganeso, Cu: cobre, Zn: zinc y B: boro

Café con sombra					Café a libre exposición			
Variable	Nido	ds	Control	DS	Nido	ds	Control	DS
pH	5,19	0,50	5,21	1,02	4,83	0,29	5,23	0,91
Celec	0,60	0,37	0,54	0,22	0,39	0,14	0,43	0,29
Corg	6,62	3,58	10,82	3,72	7,28	4,84	7,11	3,83
NH ₄	26,90	13,58	23,60	7,23	17,90	7,69	24,50	10,42
NO ₃	98,60	46,96	79,40	41,53	59,50	16,75	51,10	10,07
P	2,81	2,14	5,56	4,22	3,29	1,67	6,11	9,24
S	13,57	6,15	8,,64	3,57	17,24	13,26	11,39	2,97
K	126,30	67,44	87,10	15,31	126,40	90,90	115,70	113,13
Ca	951,80	820,73	778,20	708,82	396,40	235,63	544,80	480,84
Mg	141,20	98,41	148,80	122,28	82,50	68,72	92,50	64,64

Na	27,90	9,42	27,90	2,96	25,50	3,60	27,40	4,25
Al	65,00	82,46	116,00	108,93	111,24	99,07	79,09	91,60
Fe	13,50	16,44	7,10	6,40	56,70	99,13	23,10	25,98
Mn	22,38	11,37	19,02	10,32	15,28	5,95	16,44	12,04
Cu	2,06	0,37	2,24	0,50	2,27	0,77	2,16	0,67
Zn	3,65	0,90	8,26	9,14	5,47	7,99	3,15	1,81
B	0,05	0,01	0,05	0,01	0,04	0,00	0,05	0,00

Tabla 4. Resultados del análisis MLM (modelo lineal mixto) para parámetros químicos entre manejos (CCS y CLE), y entre tratamientos (suelo nido y suelo control). Celec: conductividad eléctrica, NO₃: nitrato, S: azufre, Ca: calcio, Mg: magnesio, Fe: hierro

Variable	Manejo	Tratamiento	Interacción
Celec	χ^2 : 3,6357, P= 0,005*	χ^2 : 0,005, P= 0,943	χ^2 : 0,005, P= 0,943
NO ₃	χ^2 : 10,535, P= 0,0011**	χ^2 : 1,766, P= 0,1838	χ^2 : 0,270, P= 0,602
S	χ^2 : 1,7521, P= 0,1856	χ^2 : 4,940, P= 0,026**	χ^2 : 0,035, P= 0,849
Ca	χ^2 : 4,2535, P= 0,0391*	χ^2 : 0,004, P= 0,947	χ^2 : 0,708, P= 0,399
Mg	χ^2 : 3,9431, P= 0,047*	χ^2 : 0,0924, P= 0,7612	χ^2 : 0,0017, P= 0,966
Fe	χ^2 : 5,3208, P= 0,0210**	χ^2 : 1,5564, P= 0,2121	χ^2 : 0,6170, P= 0,432

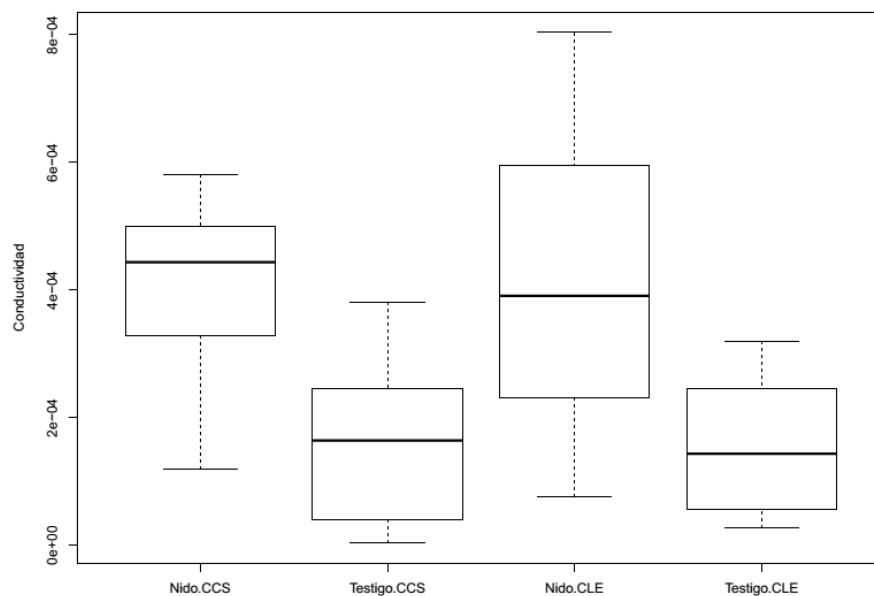


Figura 1. Infiltración del agua en cada uso del suelo y para cada tratamiento en nidos de *A. cephalotes* y su respectivo control.

CAPÍTULO 4

Herbivoría de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) sobre arbustos de café en el Cauca, Colombia¹

¹Manuscrito preparado para ser sometido a la revista Socolen (Categoría A1 – Publi-Index Colciencias)

ROCIO GARCÍA-CÁRDENAS¹, JAMES MONTOYA-LERMA² Y MARTHA LUCIA BAENA³

¹Programa de Biología, Universidad del Quindío, Colombia;

rociogarcia@uniquindio.edu.co

²Docente Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia;

james.montoya@correounivalle.edu.co

³ Investigadora Instituto de Investigaciones Biológicas. Universidad Veracruzana-Región Xalapa. mbaena@uv.mx

Resumen

La arriera es una hormiga propia del neotrópico, herbívora, polífaga considerada plaga de diferentes cultivos. No obstante, son pocos los estudios que evalúan el efecto de su herbivoría sobre las plantas y su producción. Este estudio evaluó la tasa de herbivoría de *A. cephalotes* en dos tipos de manejo, cinco cafetales con sombra (CCS) y cinco a libre exposición (CLE), en tres estados del cultivo (pre cosecha, cosecha y post cosecha). En una parcela de 2.500m², se contó la cantidad de arbustos con daño, en diez de ellos se marcaron diez ramas en las cuales se midió el área total y defoliada de las hojas; de acuerdo al área defoliada se propuso cinco categorías de daño. Se calculó el índice de herbivoría (IH) y la proporción de daño (PD) y se relacionó con la cantidad de frutos por arbusto. Los datos permitieron analizar el efecto del tipo de manejo y del estado del cultivo en la PD y el IH. El 7,68% de los cafetos presentó alguna evidencia de defoliación y el 50,64% de las hojas tenía evidencia de daño. Se encontraron diferencias significativas en el IH y la PD entre manejos, con mayor daño en arbustos de CLE, pero sin diferencias significativas entre los estados del cultivo. La producción de frutos no presentó una relación con el IH ni con el tipo de manejo. Se concluye que, independiente del manejo (con o sin sombra), el forrajeo de *A. cephalotes* sobre los cafetos es tan bajo que no afecta la producción de frutos, pero el uso de la sombra favorece al cultivo al disuadir la herbivoría sobre los cafetos.

Palabras clave: Hormiga arriera. Defoliación. Cortadora de hojas. Cafetales.

Abstract

The so called “arrieras” or leaf cutter ants, are the most important herbivorous in Neotropical countries. They are polyphagous considered pests of different crops. However, there are few studies evaluating the effect of their herbivory on crop production. The herbivory rate of the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* was evaluated on five shaded coffee (SC) and five unshaded coffee (USC) during three stages (pre - harvest, harvest and postharvest) of the culture. In a plot of 2,500m², the number of coffee shrubs with damage was counted. In ten of them, ten branches were marked in which the total and defoliated area of leaves were measured. According to the grade of defoliation, five categories of damage were proposed. An herbivory index (HI) and a proportion of damage (PD) were calculated and related to the number of fruits per bush. The effect of the type of management and the state of the crop in the PD and the HI were analyzed. The 7.68% of coffee trees showed some evidence of defoliation and 50.64% of their leaves had clear signs of damage. Significant differences were found in HI and PD between manages, with greater damage in USC shrubs, but with no significant differences between cropping stages. The fruit production did not present a relation with the HI nor with the type of management. It is concluded that, disregard of management (unshaded or shaded), *A. cephalotes* forages on the coffee trees. Herbivory rate is so low that does not affect beans production, nevertheless shadow appears to favor the crop by deterring the herbivory on the coffee trees.

Key words: Mule ants- Leaf-cutter ants. Defoliation. Coffee crops

Introducción

La herbivoría se constituye en una de las interacciones más importantes que las plantas sostienen con otros organismos, pero en especial con los insectos (Delaney *et al.* 2008). El impacto producido por los herbívoros en los tejidos vegetales se refleja en efectos variables

sobre la fisiología, los procesos de defensa y fotosíntesis, afectando el crecimiento y la producción primaria de las plantas (Aldea *et al.* 2006). La eliminación de tejido de la hoja representa una reducción directa de la capacidad fotosintética y puede ocasionar un efecto indirecto en la supresión de la fotosíntesis del tejido restante (no defoliado), ya sea por daños en el suministro vascular o en otros procesos fisiológicos. En contraste, la defoliación también puede aumentar la fotosíntesis cuando no compromete células especializadas, mediante la alteración de la función osmótica en el tejido restante de las hojas atacadas o en las hojas vecinas (Welter 1989).

El papel de los herbívoros en los ecosistemas es fundamental al afectar el crecimiento, el éxito reproductivo y la capacidad fotosintética de las plantas (Doyle *et al.* 2002, Bañuelos *et al.* 2004). En ecosistemas terrestres los herbívoros remueven, aproximadamente, el 15% de la producción primaria neta, no obstante estos cálculos pueden subestimar el verdadero efecto, ya que poco se sabe sobre la variación en las tasas de herbivoría entre ecosistemas y cómo influyen los herbívoros en la distribución global de la vegetación (Cyr y Pace 1993). En sistemas modificados por el humano los herbívoros experimentan un auge en sus poblaciones (Wirth *et al.* 2008), tal como sucede con los sistemas productivos. Se calcula que los insectos pueden consumir aproximadamente el 14% del total de los productos de la agricultura global (Oerke y Dehne 1997). De esta manera, la actividad de los defoliadores tiene impacto en especies vegetales tanto silvestres como agrícolas.

En el trópico, las hormigas arrieras o cortadoras de hojas son los herbívoros dominantes (Hölldobler y Wilson 2011) y representan un modelo ideal para entender el impacto de los herbívoros en paisajes modificados por el hombre (Wirth *et al.* 2007). Leal *et al.* (2014), al analizar los múltiples impactos de estas hormigas en bosques neotropicales perturbados, resaltan la importancia de la herbivoría de las especies de *Atta* y *Acromyrmex* como una potente fuerza evolutiva, pero cuyo impacto ha sido desestimado. Una colonia de arriera puede en un año cortar, cargar y procesar de 22 a 940 kg de material vegetal en forma de millones de pequeños fragmentos de hojas y flores (Herz *et al.* 2007). En los bosques, crean claros de vegetación que se extienden desde el sotobosque hasta el dosel (Farji-Brener y Illes 2000), cambiando las condiciones microclimáticas como la disponibilidad de luz, la

temperatura y humedad del suelo (Meyer *et al.* 2011). Por otro lado, la creación de claros también modifica los procesos de sucesión vegetal, dando origen a un patrón de crecimiento de ciertas especies de plantas (Corrêa *et al.* 2010). Las hormigas arrieras son altamente polífagas y defoliadoras (Della Lucia 2014), alrededor de medio centenar de especies de plantas de uso agrícola y hortícola y 13 de pastos son atacadas por ellas (Fernández *et al.* 2015). Aunque no es claro el mecanismo de selección, se conoce que tienen preferencia por ciertas especies de plantas, a las cuales defolían repetidamente, entre ellas está el café (*Coffea arabica* L.).

En varios países de América Latina, las áreas del cultivo del café son generalmente coincidentes con la presencia de la hormiga arriera, al menos hasta cierta altura sobre el nivel del mar (es poco abundante o desaparece en alturas mayores a los 1.800m s.n.m.). Sin embargo, relativamente pocos estudios han establecido el impacto de su herbivoría. La mayoría de reportes se ubican en Centroamérica (Varón *et al.* 2007) y Brasil (Barreto *et al.* 1998), donde el café se cultiva entre los 600 a 1.000 msnm y donde, al igual que en otros sistemas agrícolas, las hormigas arrieras interfieren directamente sobre las plantas, el suelo, dañan los caminos rurales y provocan accidentes con maquinarias y animales (Hölldobler y Wilson 2011). Eventualmente, en especial con el aumento de la tecnificación, pueden llegar a convertirse en una plaga de importancia económica (Cherret 1986, Barreto *et al.* 1998), pues los cultivos donde se ha eliminado la vegetación que produce sombra y se aplican productos químicos, suelen ser menos resistentes a las plagas (Brun *et al.* 1989). En contraste, los cultivos bajo sombra constituyen una matriz agrícola de alta calidad para cierta fauna silvestre, que proporciona diversos servicios ecológicos y económicos, especialmente en países que han sido devastados por la deforestación (Perfecto *et al.* 2009). Los árboles con amplia cobertura vegetal, que proyectan sombra en sistemas agroforestales, pueden también proteger los cultivos al reducir las densidades o ataque de insectos herbívoros (Sileshi *et al.* 2005).

En Colombia, la hormiga arriera *Atta cephalotes* es considerada como la especie con mayor impacto en los agroecosistemas del país (Fernández y Jaffé 1995, Montoya-Lerma *et al.* 2012, Fernández *et al.* 2015). Aunque no existen datos que cuantifiquen su impacto

defoliador en cultivos de café, su sola presencia es percibida como un problema por los caficultores quienes emplean la fumigación con insecticidas altamente tóxicos para su control (Bustillo 2008). Recientemente, la proliferación de hormiga arriera en zonas altas de Colombia con vocación cafetera (1.200 – 1.600 m.s.n.m.: R. García, obs. pers.), al igual que otros insectos estudiados en estos sistemas productivos a través de modelos climáticos, ha originado preocupación en este contexto, lo cual puede ser un problema mayor si no se atiende a tiempo. Por otro lado, se desconoce el efecto de la defoliación de la hormiga arriera sobre la producción de los cafetos, y su preferencia por la edad, la variedad o el estado fisiológico de los arbustos. Aunque se ha reportado que *A. cephalotes* es un herbívoro generalista, en algunos estudios han observado que puede detectar diferencias cualitativas y cuantitativas en los constituyentes de las hojas (Hubbel y Wiemer 1983). El presente estudio tuvo como objetivo determinar el grado de herbivoría de *A. cephalotes* sobre los arbustos de café en dos sistemas de manejo cafetero y en tres estados fisiológicos del cultivo (precosecha, cosecha y postcosecha). Este estudio se desarrolló bajo la hipótesis de que el tipo de manejo del cultivo de café influye en la actividad de defoliación de la hormiga arriera. Se predice que, en el espectro de plantas disponibles en los dos manejos cafeteros (CLE y CCS), la herbivoría por la arriera *A. cephalotes*, será mayor sobre plantas de café cultivadas en los sistemas a libre exposición que aquellas con beneficio de la sombra, debido a que en los primeros solo se da un tipo de oferta vegetal (el cafeto). Además, se espera que los arbustos con alta defoliación reduzcan la producción de frutos.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en el corregimiento La Rejoya, municipio de Popayán, departamento del Cauca (entre 1.450 y 1.750 msnm). La zona está definida como un bosque húmedo premontano (bh-PM, Espinal 1967). La temperatura oscila entre 12,3°C y 25,7°C y presenta un régimen pluviométrico bimodal con valores de hasta el 72% de humedad relativa (Alcázar *et al.* 2002). Esta zona se caracteriza por tener diferentes tipos de manejo como cultivos de café tecnificado, a libre exposición, como zonas de

configuración heterogénea que incluyen cafetales a libre exposición (CLE), cafetales con sombra (CCS) y potreros. Se visitaron 20 fincas de la zona (Figura 1), donde se tuvo en cuenta los siguientes parámetros para desarrollar el estudio:

Selección de los cafetales. Para tener similitud de condiciones y evitar el efecto de otras variables relacionadas tanto con la edad y variedad del cultivo como con la actividad y edad del nido de arriera, se seleccionaron cultivos de café que cumplieran con los siguientes criterios: que todos fuesen variedad castillo, con edades superiores a tres años y con presencia de un solo nido activo (Villanueva *et al.* 2016) y maduro de *A. cephalotes* (*i. e.* con presencia de la casta soldado y con pistas de forrajeo activas) y registro de daño foliar evidente en los arbustos de café. Antes de iniciar las mediciones, se solicitó a los agricultores prescindir de cualquier estrategia de control (química y física) sobre el hormiguero durante el año del estudio.

Diseño del muestreo. Una vez ubicado el nido de *A. cephalotes*, se hizo una cuadrícula de 50 x 50 m para contar el número de cafetos con y sin marcas de defoliación por la hormiga. Debido al bajo número de cafetos con evidencia de herbivoría, se seleccionaron 10 arbustos de café que estuvieron alrededor del nido, dada la mayor actividad de la hormiga sobre los cafetos. En cada arbusto se seleccionaron 10 ramas y se evaluaron las hojas totales de cada rama (min= 3; máx= 28). El área foliar se midió directamente en campo, empleando la reglilla diseñada en el Centro Nacional de Investigaciones en Café (Cenicafé) (Arcila y Chaves 1995) y se aplicó el índice de herbivoría puntual (IH) propuesto por Domínguez y Dirzo (1995):

$$IH = \sum(n_i \times c_i) / N$$

donde:

n_i = Número de hojas en la categoría i

c_i = Categoría de daño

N = Número total de hojas

El IH presenta valores entre 0 y 5, siendo 5 el valor más alto de defoliación, o defoliación total por arbusto. Este procedimiento se realizó teniendo en cuenta el tipo de manejo de café, y para los tres estados del cultivo: antes, durante y posterior a la cosecha (precosecha, cosecha y postcosecha). Las hojas con señales de defoliación se ubicaron en seis categorías de daño: 0 = intacta; 1 = < 6%; 2 = 6 - 12%; 3 = 12 - 25%; 4 = 25 - 50% y 5 = > 50% de daño (Figura 2).

Análisis de datos. Para evaluar si el tipo de manejo y los estados del cultivo influyeron en la herbivoría de la hormiga, se emplearon dos modelos: el primero, Modelo Lineal Generalizado de efectos Mixtos (MMLG), con distribución de errores binomial, usando la proporción de daño (área defoliada/área total de la hoja) como variable de respuesta y el tipo de manejo como factor fijo, mientras que los estados del cultivo a través del tiempo (medidas repetidas), se definieron como factores al azar. El segundo, Modelo Lineal de efectos Mixtos (MLG), con distribución normal, en este caso usando el índice de herbivoría como variable respuesta. Cuando se presentó un efecto de interacciones significativo, se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de contrastes múltiples de Tukey para identificar los pares de interacciones significativas. Para evaluar si las distancias de los arbustos al nido de la arriera influían en la herbivoría, en los modelos anteriores se incluyó la distancia como covariable. Finalmente, para analizar el efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos, se empleó un MMLG con distribución Poisson, con el índice de herbivoría y la proporción de daño como covariables. Todos los análisis se realizaron con el programa R 3.2.1 (R Development Core Team 2014).

Resultados

En las cuadrículas muestreadas se encontró un total de 10.724 arbustos de café (Min=822 y Máx=1.550 por parcela), de los cuales 824 presentaron signos de herbivoría. Es decir, el 7,68% de los arbustos de café presentaron alguna evidencia de defoliación debida a *A. cephalotes*. Al analizar por separado, se encontró que un porcentaje similar (8,6%) de herbivoría se obtuvo al revisar 6.002 arbustos en los CLE. Un porcentaje menor se registró en los CCS, de 4.722 arbustos, 307 presentaron evidencia de consumo por la hormiga (*i.e.*

6,5% de herbivoría). En ambos casos, la mayoría de los arbustos atacados se encontraron aledaños a los nidos de la hormiga arriera. La distancia promedio de los arbustos al nido fue de 159,26 cm con alta variabilidad entre ellas (DE= 79,6. Valor mínimo de 34,7 cm y máximo de 424,5 cm).

En las ramas seleccionadas, se contaron y midieron 28.280 hojas, con un área foliar promedio por arbusto de 34,84 cm² (DE= 19,46; min= 1,50; max= 113) y con un área promedio de herbivoría de 7,43 cm² por arbusto (DE= 16,39; min=0; max= 110). De estas hojas, el 49,36% no presentaron evidencias de daño, el 18, 14% se ubicaron en la categoría de daño 5 y el 12,70% en 1, las demás categorías de daño estuvieron representadas por valores entre 7 y 8%. El índice de herbivoría (IH) por arbusto de café mostró valores entre 0 (arbustos sin daño) y 4,97 (arbustos con defoliación casi total). Los valores del IH en los cultivos a libre exposición oscilaron entre 0,48 y 4,90, mientras que en los cafetales con sombra fueron menores (0 y 3,95) (Figura 2).

El análisis de varianza indicó diferencias significativas en el IH entre los tipos de manejos (χ^2 : 87,32; $P= 2,2 \times 10^{-16}$), con mayor daño en las hojas de los CLE pero sin diferencias entre los estados del cultivo (precosecha, cosecha y postcosecha) (χ^2 : 1,09; $P= 0,57$) e interacción significativa entre los tipos de manejos y estados del cultivo (χ^2 : 195,31; $P= 2,2 \times 10^{-16}$). Las comparaciones múltiples mostraron diferencias significativas entre CCS y CLE en sus diferentes estados (precosecha, cosecha y postcosecha), pero no al comparar diferentes estados dentro de un mismo manejo (Tabla 1). Por otro lado, al considerar la proporción de daño como variable de respuesta, de nuevo se encontraron diferencias estadísticas significativas entre los manejos (χ^2 : 6,02; $P= 0,01$) con mayor herbivoría sobre cafetos en CLE, pero no entre los estados (χ^2 : 2,077; $P= 0,35$) como tampoco en la interacción de estos dos factores (χ^2 : 2,58; $P= 0,27$).

La distancia de cada arbusto de café al nido de arriera, no mostró un efecto sobre la proporción del daño en las hojas (χ^2 : 0,04; $P= 0,83$), ni en el índice de herbivoría (χ^2 : 0,40; $P= 0,52$). En otras palabras, la hormiga arriera defolia con la misma intensidad arbustos de café sin importar la distancia de estos al nido, dentro de la parcela de observación. Por otro

lado, en términos del efecto de la herbivoría de la arriera sobre la producción de café, el modelo MMLG estima una relación positiva significativa entre el IH y el número de frutos, es decir, a medida que aumenta el daño en las hojas, el arbusto produce más frutos (Figura 3), pero existe efecto de los otros factores como el manejo y el estado del cultivo. La devianza mostró diferencias significativas entre los valores del IH, entre estados y en la interacción entre manejos y estados con respecto al número de frutos (Tabla 2). Ahora, al usar la proporción de daño como covariable, los resultados son similares (Tabla 2) y una vez más se establece una relación de tipo positiva entre proporción de daño y número de frutos (Figura 4).

Discusión

El número de cafetos por cuadrícula fue variable entre los cultivos y manejos, como resultado de una densidad de siembra diferente (número de plantas por unidad de área de terreno). Esto se relaciona con el tipo de manejo de la sombra y las decisiones del caficultor y por tanto, el número de arbustos de café fue mayor en los CLE. Duque (2004) reporta que para la variedad **castillo**, caracterizada por un porte bajo, se recomienda aproximadamente 10.000 arbustos por hectárea bajo condiciones de plena exposición al sol mientras que bajo sombra en promedio entre 2500 a 5000 arbustos.

De acuerdo al número de arbustos y de hojas de café defoliadas por *A. cephalotes*, los resultados confirman la predicción inicial, mayor actividad de esta hormiga en los cafetales a libre exposición, no obstante el porcentaje de arbustos de café con señales de herbivoría fue bastante bajo en ambos sistemas. Por otra parte, la presencia de árboles de sombra y otra vegetación asociada a los cafetales y los resultados de este estudio sugieren que un agroecosistema biodiverso está más protegido de la herbivoría. Casi el 50% de las hojas analizadas en los arbustos con alguna señal de actividad, no presentaron afectación lo que indica que la hormiga, por sus hábitos polífagos, forrajea sobre otras especies vegetales asociadas al cultivo o cercanas a él como fue reportado para los mismos sistemas cafeteros del Cauca por Villanueva *et al.* (2016). Estos autores, reportan la actividad herbívora de *A.*

cephalotes sobre 32 especies de plantas, empleadas como sombra en cafetales, cercas vivas o dentro de fragmentos de bosques cercanos a los cultivos. Estos resultados son igualmente consistentes a lo observado por Varón *et al.* (2007) en cultivos de café en Costa Rica, en los que la hormiga *A. cephalotes* recolectó hojas de más de 35 especies vegetales. Se sugiere que la complejidad florística de un cultivo o comunidad de plantas, puede reducir la probabilidad de ataques de plagas (Altieri y Letourneau 1982), gracias al incremento de enemigos naturales o porque le dificulta al herbívoro encontrar su planta hospedera. En particular para hormigas arrieras, Blanton y Ewel (1985) reportan que *A. cephalotes* reduce significativamente el consumo en cultivos de yuca con alta diversidad vegetal asociada, dado que la hormiga es oportunista y aprovecha otras fuentes diferentes a la planta cultivada, dependiendo de su disponibilidad.

No solo es importante conocer cuántos arbustos pueden ser defoliados por la arriera, es indispensable saber cuál es la intensidad de este daño. En este estudio, se encontraron arbustos totalmente defoliados y otros con algunas señales de corte en sus hojas. Los análisis realizados teniendo en cuenta el índice de herbivoría y la proporción del daño, mostraron diferencias significativas entre los manejos, con mayor daño en arbustos de café ubicados en CLE. Estos resultados demuestran que la herbivoría en los cultivos más diversos se reduce, tal como lo han indicado investigaciones en otros países. La eliminación de la sombra y el aumento en la aplicación de productos químicos, convierte a los CLE en un agroecosistema altamente vulnerable a la presencia y aumento de las plagas (Brun *et al.* 1989). En Brasil, Barreto *et al.* (1998), registraron que el 16,6% de los cafetos fue atacado y solo el 1% fue deshojado totalmente por la hormiga arriera *A. sexdens rubropilosa*. En Costa Rica Varón *et al.* (2007) en cultivos de café, reportan que aproximadamente el 40% del material forrajeado por *A. cephalotes*, fueron hojas de café en los monocultivos y sólo el 10% o menos fueron hojas de café en sistemas diversificados. Es posible que la oferta de otros recursos cercanos que favorecen el mejor desarrollo del hongo simbiote influya en esta selección y, por el contrario, en los cafetales a libre exposición, sean forzadas a recolectar hojas de café o forrajear a distancias más grandes, probando una vez más el oportunismo de la especie. Algunos autores proponen que la hipótesis de concentración de

recursos podría explicar la reducción en la densidad de insectos fitófagos en ciertos cultivos diversificados (Altieri y Letourneau 1982, Letourneau 1987), no obstante, en este estudio la proporción de café forrajeado incluso en los CLE fue muy bajo. Aun así, es de resaltar que haya sido significativamente más alta la herbivoría debido a un tipo de manejo menos biodiverso.

Aunque el análisis de varianza no mostró diferencias en el factor “estados del cultivo”, la interacción de los factores manejo y estados si indicó diferencias, y las comparaciones múltiples muestran que efectivamente al comparar los diferentes estados del cultivo respecto a los dos tipos de manejo (CLE y CCS), hubo diferencias en la cantidad de daño causado por la hormiga, es decir, en los CLE se observó mayor herbivoría en los diferentes estados del cultivo al compararlos con los CCS, pero no al comparar los diferentes estados dentro de un mismo manejo. Se sugiere, en futuros estudios, añadir la variable de respuesta tasa fotosintética, que permita visualizar el efecto de la pérdida de follaje en la fisiología del arbusto y así, probablemente, se entendería en cuál estado (momento) del arbusto, es más susceptible al ataque de la arriera.

Teniendo en cuenta que las hojas son los órganos en los cuales se realizan los tres procesos fisiológicos más importantes de las plantas (la fotosíntesis, la respiración y la transpiración), es plausible suponer que el cafeto sea susceptible a la defoliación especialmente durante el crecimiento de los frutos (Arcila *et al.* 2007). En nuestro estudio se encontró un efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos, pero fue de tipo positiva. Aunque este resultado se apoya en correlaciones positivas de valores bajos, el análisis de varianza para el modelo, refuerza estos resultados. También existe un fuerte efecto de interacción especialmente relacionado con el estado del cultivo, donde las correlaciones más fuertes se dan en el estado de cosecha, justo cuando la producción de frutos alcanza su máximo valor. Este resultado puede explicarse a través de mecanismos compensatorios de las plantas ante situaciones de estrés como el ataque de herbívoros, en las cuales pueden compensar los efectos perjudiciales, dependiendo de la intensidad, duración y tipo de estrés experimentado. De igual forma pueden manifestar prioridades a la hora de recuperar daños en distintas estructuras o componentes de sus ciclos (Retuerto *et al.*

2003). Esta respuesta compensatoria puede incluir un incremento en la tasa fotosintética, movilización en las reservas de almacenamiento o incluso una asignación hacia la reproducción sexual (Obeso 1998). No obstante, debe tenerse en cuenta que la respuesta al estrés son dependientes del tiempo, así una respuesta compensatoria inicial puede diluirse con el tiempo y luego manifestarse una reducción del “fitness” del individuo.

Las observaciones durante un año permitieron verificar que las hormigas forrajean en los arbustos de café cercanos al nido, y que estos vuelven a producir hojas casi que en igual cantidad (se observó un número similar de hojas entre los diferentes estados), y producen frutos aún con pocas hojas, no obstante, es posible que una planta que sufre ataques constantes, pueda ser afectada en sus próximas cosechas. Por otro lado, no se tuvo en cuenta el peso seco del grano cosechado, y esta es una medida importante de la productividad del cultivo (Arcila *et al.* 2007). En el estudio, se midió la cantidad de frutos por rama, pero el llenado de estos frutos es otra condición que puede ser afectada por la defoliación y, en últimas, este factor tiene un impacto económico ya que el agricultor vende el producto por su peso en seco.

La distancia reportada entre arbustos con daño y el nido de arriera, hace énfasis en aquellos cafetos cercanos al nido. Después de un pre-muestreo en todo el cultivo, se verificó que sólo eran atacados, con mayor intensidad y de forma recurrente, los cafetos alrededor del nido, por lo tanto, para obtener mediciones a través del tiempo se decidió enfocar las mediciones de herbivoría en esta zona de la parcela. No obstante, al seguir las pistas de forrajeo, se pudo observar distancias de hasta 32, 36 m de longitud hacia recursos diferentes al café [datos complementarios en Villanueva *et al.* (2016)]. Esta distancia es casi el triple a la reportada por Varón *et al.* (2007) en cultivos de café con diferente manejo en Costa Rica. Pero en bosques tropicales, Hölldobler y Wilson (2011), documentan que las pistas de forrajeo pueden extenderse hasta 250 m del nido. La arriera *A. cephalotes*, se ha descrito como una especie generalista (Wirth *et al.* 2007), pero con habilidad para utilizar unas pocas especies vegetales si éstas son las únicas disponibles, demostrando una dieta oportunista, lo que predispone a esta hormiga a ser catalogada como plaga en diferentes cultivos (Zanuncio *et al.* 1996).

El daño por arriera en los cultivos de café resultó ser bajo, teniendo en cuenta la oferta de cafetos en las parcelas, esto podría estar relacionado con la calidad nutritiva pobre de la hoja o la presencia de alcaloides purínicos como cafeína y teobromina que han sido aislados de esta especie y funcionan como repelentes contra herbívoros (Frischknecht *et al.* 1986).

Sobre las actividades de forrajeo de las hormigas cortadoras de hojas se considera que, al igual que otros insectos herbívoros, seleccionan hojas ricas en nutrientes, lo que beneficia el crecimiento del hongo simbiote (Mundim *et al.* 2009). Pero no se cuenta con suficientes estudios, y los pocos que se han desarrollado sobre el tema, han obtenido resultados contradictorios. Algunos autores reportan una relación positiva entre el contenido de Nitrógeno de las hojas y el consumo de estas por parte de arrieras, así como preferencia por las hojas jóvenes, que son las más nutritivas (Howard 1988, Berish 1986, Mundim *et al.* 2009). No obstante, esto puede ser un problema en sistemas agrícolas, dado que el uso de fertilizantes o abonos orgánicos que incorporen nitrógeno y otros elementos esenciales para aumentar la producción, también aumentan el contenido de nitrógeno en las hojas (Taiz y Zieger 2002). Por tal razón, se recomienda realizar un ensayo controlado, que contraste la proporción de Nitrógeno adicionado al cultivo y el porcentaje de defoliación de hormiga arriera.

En varios reportes, sin datos del nivel de daño económico, catalogan a la arriera *A. cephalotes* como plaga en cultivos de café, especialmente en estado de plántulas cuando son más vulnerables (Fernández *et al.* 2015, Montoya-Lerma *et al.* 2012, Bustillo (2008). Este estudio permitió comprobar efectivamente su forrajeo sobre arbustos en el cultivo, aportando una estimación así sea gruesa del daño causado por este herbívoro en cafetales del suroccidente colombiano. Nuestros resultados, aunque parten de un método que mide una herbivoría puntual, dan base para el desarrollo de estudios futuros que evalúen y comparen la producción en términos de grano seco y en otras variedades. A partir de los resultados también se puede especular que el cálculo del valor de nivel de daño económico de la hormiga arriera, podría estar muy por encima de lo reportado, ya que la producción pareció no verse negativamente afectada con los niveles de defoliación encontrados en ninguno de los dos tipos de manejo.

Conclusiones

La hormiga arriera *A. cephalotes* forrajea sobre arbustos de café de la variedad castillo, pero el porcentaje de arbustos con señales de herbivoría es muy bajo (7,68%), además la mitad de hojas evaluadas en estos arbustos, no presentaron señales de daño indicando que no es una plaga limitante en el escenario agroecológico estudiado. El índice de herbivoría por arbusto, mostró mayor defoliación sobre cafetos en los cultivos a libre exposición comparados con los cafetales con sombra, de esta manera se confirma que mayor diversidad en los cultivos reduce el efecto de la herbivoría de *A. cephalotes* sobre los arbustos de café. Además, se encontró evidencia de que la herbivoría se relaciona de forma positiva con la producción de frutos, estimulando una mayor producción.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la comunidad, encargados y dueños de las fincas visitadas por su receptividad y colaboración y un agradecimiento especial al estadístico Wilmar Torres y al Postgrado en Ciencias-Biología por financiar su asesoría estadística. A la universidad del Quindío por la comisión de estudio otorgada. A COLCIENCIAS, Programa Nacional de Ciencias Básicas con Código 110656933821, Contrato RC. No. 0648-201, entidad que financió el presente estudio en asocio con la Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Literatura Citada

- Alcázar C., S. L. Díaz, B. E. Salgado y B. Ramírez. 2002. Estructura y composición de un relicto de bosque subandino, Popayán, Colombia. La Botánica del nuevo milenio: Memorias del tercer congreso ecuatoriano de Botánica, Quito.
- Aldea M., J. G. Hamilton, J. P Resti, A. R. Zangerl, M. R Berenbaum, T. D Frank y T. M. C. Della Lucia. 2006. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. *Oecologia* 149: 221–232.

- Altieri M.A. y D. Letourneau. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection* 1: 405-430.
- Arcila-Pulgarín J. y B. Chaves-Córdoba. 1995. Desarrollo foliar del cafeto en tres densidades de siembra. *Cenicafé* 46 (1): 5-20.
- Arcila P., J. Farfán, F. Moreno, A. Salazar, L. F. Hincapié y E. J. Arcila. 2007. Sistemas de producción de café en Colombia Chinchiná, *Cenicafé*. 309 pp.
- Bañuelos M. J., M. Sierra y J. R. Obeso. 2004. Sex, secondary compounds and asymmetry. Effects on plant-herbivore interaction in a dioecious shrub. *Acta Oecologica* 25: 151-157.
- Barreto M.R., N. Anjos y V. F. Rezende. 1998. Ataque de formigas cortadeiras (*Atta sexdens rubropilosa* Forel) em cafezal (*Coffea arabica* Linnaeus). *Acta Biologica Leopoldensia* 20: 201-205.
- Berish C. W. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *The American Midland Naturalist* 115: 268-276.
- Blanton C. M. y J. J. Ewel. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* 66: 860-869.
- Brun L, C. Marcillaud, V. Gaudichon y D. Sucking. 1989. Endosulfan resistance in *Hypothenemus hampei*. New Caledonia. *Journal of Economic Entomology* 82: 1311-1316.
- Bustillo P. A. Editor. 2008. Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana. Chinchiná (Colombia). *Cenicafé*. 466 pp.
- Corrêa M. M., P. S. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli y I. R. Leal. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: 1-103.

Cyr H. y M. L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150.

Cherret J. M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. p.10-17. En: Lofgren, C. S.; Vander Meer R. K. (eds.). *Fire ants and leaf-cutting ants. Biology and management*. Westview Press, Boulder y Londres. 435 pp.

Delaney K. J., F. J. Haile, R. K. Peterson y L. G. Higley. 2008. Impairment of leaf photosynthesis after insect herbivory or mechanical injury on common milkweed, *Asclepias syriaca*. *Environmental Entomology* 37(5): 1332-1343

Della Lucia T. M. C., L. C. Gandra y R. N. Guedes. 2014. Managing leaf-cutting ants: peculiarities, trends and challenges. *Pest Management Science* 70(1): 14-23.

Dominguez C. A. y R. Dirzo. 1995. Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock, S.H., E. Medicna y H.A Mooney (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 304-325.

Doyle R. D., M. Grodowitz, R. M. Smart y C. Owens. 2002. Impact of herbivory by *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on growth and photosynthetic potential of *Hydrilla verticillata*. *Biological Control* (24): 221-229.

Duque O. H. 2004. *Cómo reducir los costos de producción en la finca cafetera*. 2. ed. Chinchiná, Cenicafé. 101 pp.

Espinal L. S. 1967. *Apuntes sobre ecología colombiana*. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali.

Farji-Brener A. G. y A. E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the. *Ecology Letters* 3: 219-227.

Fernández J. V. y K. Jaffe. 1995. Dano economico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F. Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. E elementos para o manejo da praga. *Annais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24: 287- 289.

Fernández F., V. Castro-Huertas, F. Serna. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* & *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Fauna de Colombia, Monografia No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 350 pp.

Frischknecht, P. M., J. Ulmer-Dufek, y T. W. Baumann. 1986. Purine alkaloid formation in buds and developing leaflets of *Coffea arabica*: expression of an optimal defence strategy?. *Phytochemistry* 25(3): 613-616

Herz H., W. Beyschlag y B. Hölldobler. 2007. Herbivory rate of leafcutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica* 39: 482–488.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 2011. The leafcutter ants: Civilization by instinct. W.W. Norton & Company. Ltd. 160 pp.

Howard J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69: 250–260.

Hubbel S. P. y D. F. Wiemer. 1983. Host plant selection by an Attini ant. In: Jaisson, P. (Ed.). *Social Insects in the tropics*. Paris: University of Paris Press. V. 2, P. 133-154.

- Leal I. R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. *Biotropica* 46(5): 516–528.
- Letourneau D.K. 1987: The enemies hypothesis: tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. *Ecology* 68: 1616-1622.
- Meyer S. T., I. R Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2011. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36: 14–24.
- Montoya-Lerma J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3): 225-247.
- Mundim F. M., A. N. Costa y H. L. Vasconcelos. 2009. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130(1): 47-54.
- Obeso J. R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 12: 486-491.
- Oerke E. C y H. W. Dehne. 1997. Global crop production and the efficacy of crop protection current situation and future trends. *European Journal of Plant Pathology* 103: 203–215.
- Perfecto I., J. H. Vandermeer y A. Wright. 2009. *Natures matrix, linking agriculture, conservation and food sovereignty*. Earthscan. Londres, Sterling, V.A.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Retuerto R., S. Rodríguez-Roiloa, B. Fernández-Lema y J. R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Revista Ecosistemas* 12(1).

Sileshi G., P.L. Mafongoya, F. Kwesiga, P. Nkunika. 2005. Termite damage to maize grown in agroforestry systems, traditional fallows and monoculture on nitrogen-limited soils in eastern Zambia. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 61- 69.

Taiz L. y E. Zeiger. 2002. *Plant physiology*. 3. ed. Sunderland, Sinauer Associates, 690 pp.

Varón E. H., S. D. Eigenbrode, N. A. Bosque-Pérez y L. Hilje. 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Agricultural and Forest Entomology* 9(1): 47-55.

Villanueva D., R.Garcia, J. Montoya-Lerma. 2016. nidos de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en sistemas cafeteros contrastantes, departamento del Cauca, Colombia. *Boletín Científico del Centro de Museos, museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas* 20 (2): 138-150.

Welter S. C. 1989. Arthropod impact on plant gas exchange, pp. 135-150. In: E. A. Bernays (ed.), *Plant-insect interactions*, vol I. CRC, Boca Raton, FL.

Wirth R., S. T. Meyer, W. R. Almeida, M. V. Araujo, Jr., V. S. Barbosa y I. R. Leal. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23(04): 501–505

Wirth R., I. R. Leal y M. Tabarelli. 2008. Plant-herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 423–448

Zanuncio J. C., A. P. Cruz Da, D. F. Santos Dos y M. A. Oliveira. 1996. Eficiência da isca mirex-s (Sulfuramida 0,3%) no controle de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) em três dosagens. *Acta Amazônica* 26: 115 – 120.

Figuras y tablas

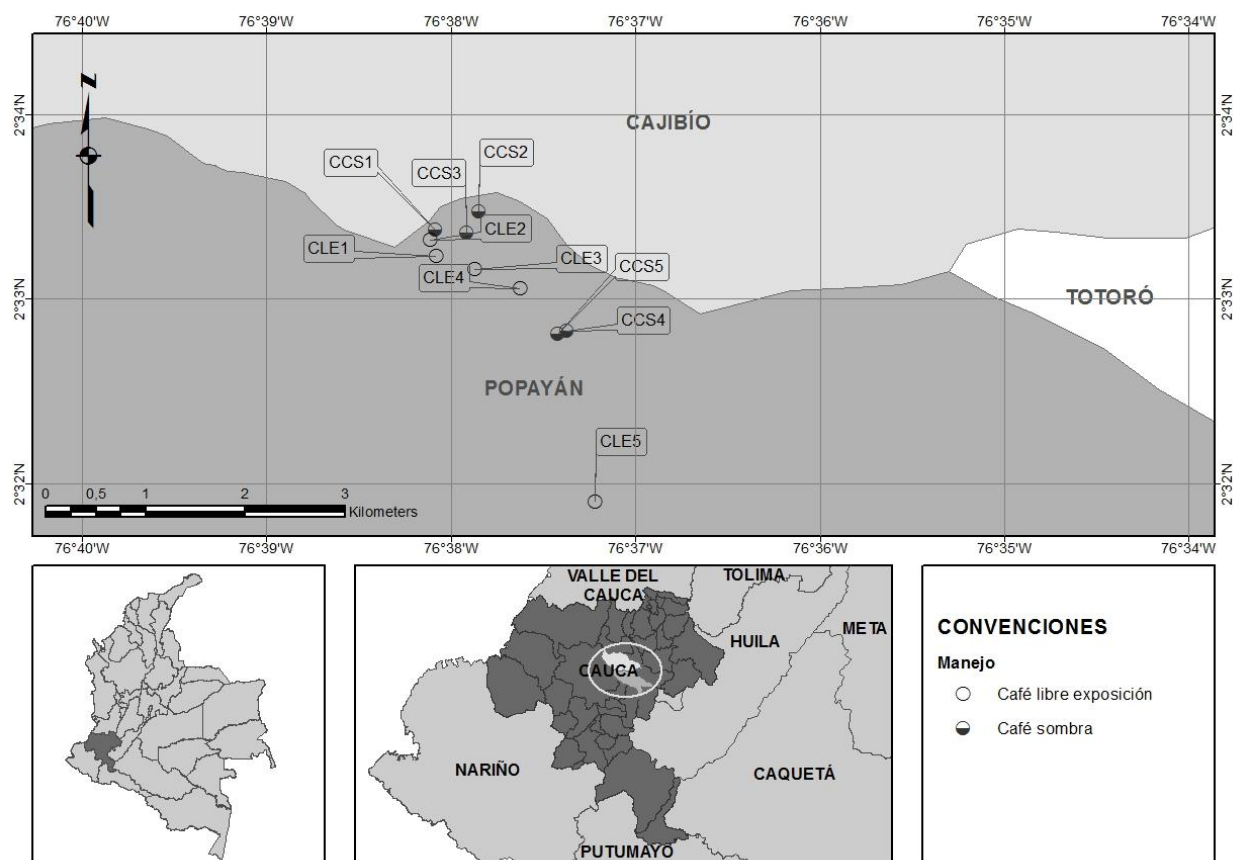


Figura 1. Zona cafetera en el municipio de Popayán, Cauca, Colombia. Se indican los cafetales con sombra (CCS) y los cafetales a libre exposición (CLE), seleccionados por la presencia de nidos de *Atta cephalotes* activos.

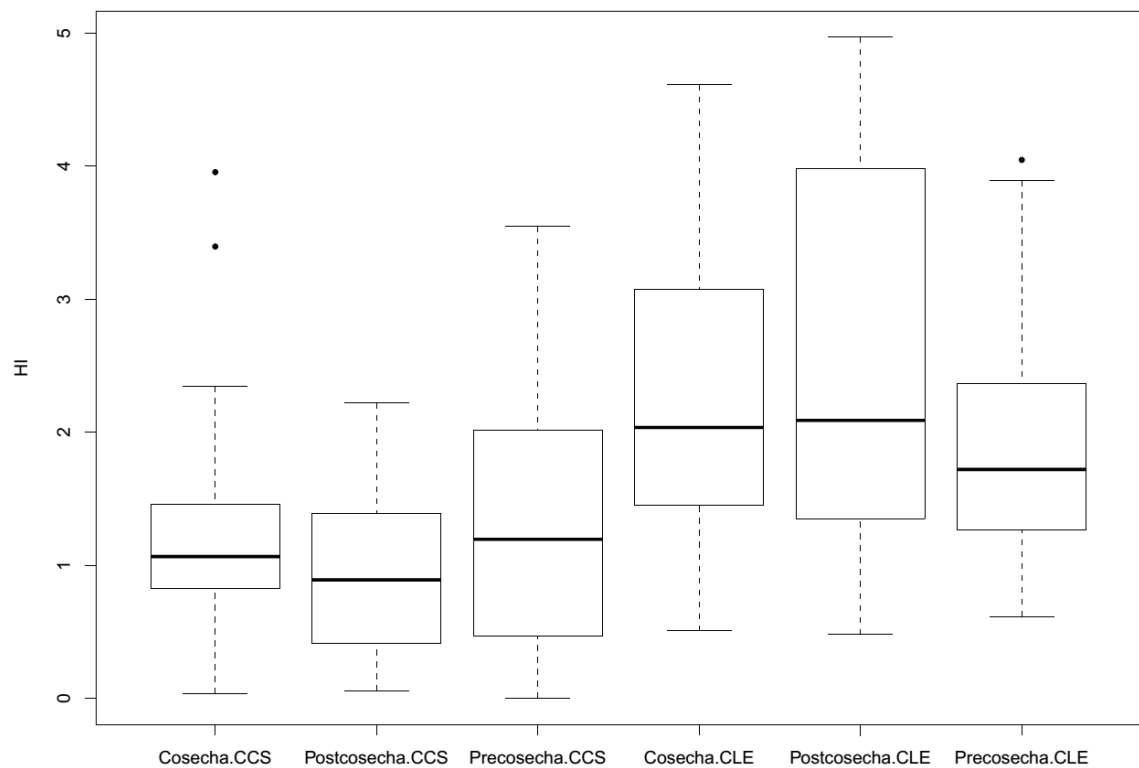


Figura 2. Estimación de los promedios y de los intervalos de confianza al 95% del índice de herbivoría (IH), entre manejos (CCS y CLE) y entre estados del cultivo (precosecha, cosecha y postcosecha).

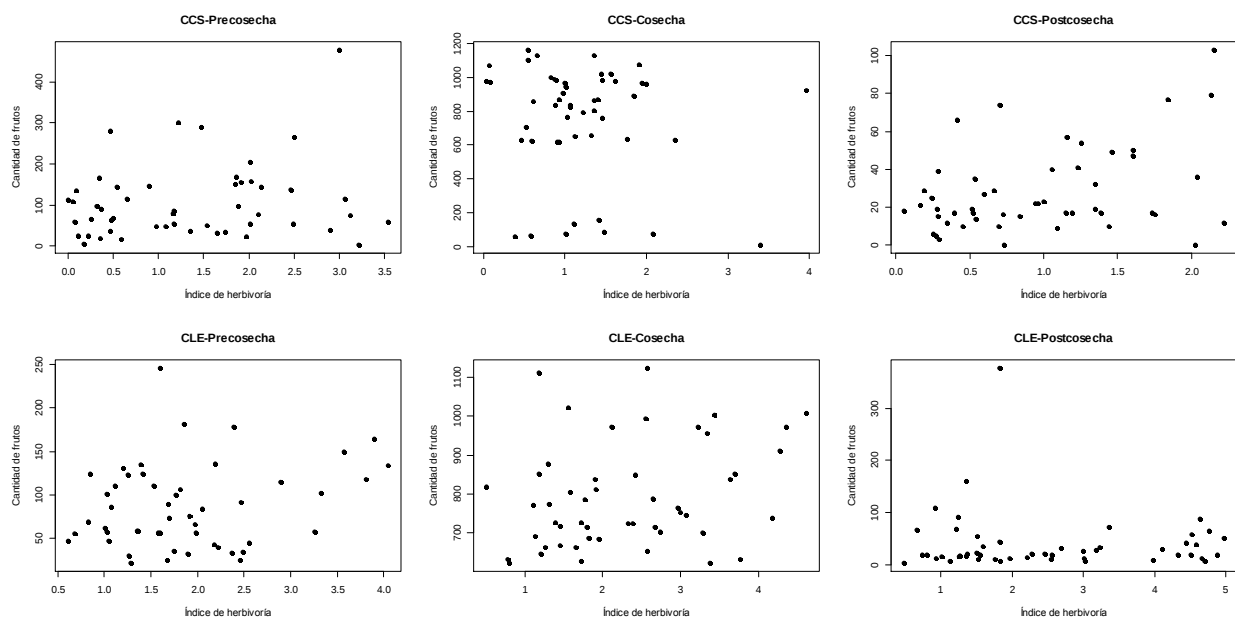


Figura 3. Análisis por MMLG del efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos, con la covariable índice de herbivoría.

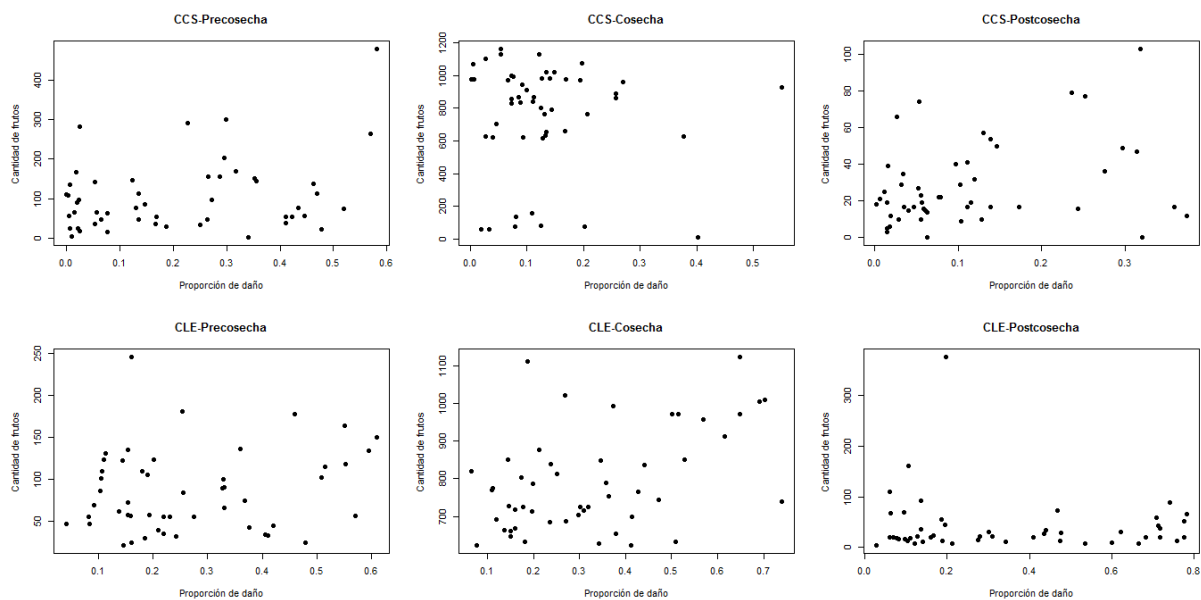


Figura 4. Análisis por MMLG del efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos, con la covariable la proporción de daño.

Tabla 1. Comparaciones múltiples, contrastes de Tukey para analizar las interacciones entre manejos de café y estados del cultivo. Se incluyen sólo las interacciones significativas.

	CCS precosecha	CCS cosecha	CCS postcosecha
CLE precosecha	Z: 2,736; P= 0,06836	Z: 3,467; P= 0,00698	Z: 4,721; P< 0,001
CLE cosecha	Z: 4,832; P< 0,001	Z: 5,564 ; P< 0,001	Z: 6,819; P< 0,001
CLE postcosecha	Z: 5,900; P< 0,001	Z: 6,632; P< 0,001	Z: 7,886; P< 0,001

Tabla 2. Modelo lineal generalizado de efectos mixtos con distribución de errores Poisson para relacionar el índice de herbivoría y la proporción de daño con el manejo y el estado del cultivo.

Análisis	Factor fijo	χ^2	P
MMLG con la covariable IH	IH	11,30	0,00077
	Manejo	1,59	0,206
	Estado	64016,83	$2,2 \times e^{-16}$
	Manejo x estado	195,31	$2,2 \times e^{-16}$
MMLG con la covariable proporción de daño	Proporción de daño	25,044	$5,604 \times e^{-7}$
	Manejo	1,409	0,2352
	Estado	64080,89	$2,2 \times e^{-16}$
	Manejo x estado	181,78	$2,2 \times e^{-16}$

SÍNTESIS GENERAL Y RECOMENDACIONES

En los paisajes cafeteros evaluados ubicados al suroccidente colombiano, caracterizados por cultivos de café a mayor altitud, se confirmó que los parches de bosque, a pesar de estar sujetos a una alta perturbación, se constituyen en el principal reservorio para la fauna de hormigas. Esta situación amerita ser tomada en cuenta ya que estos parches no cuentan con planes de conservación, son pocos y de tamaño reducido, además algunos registros de especies de hormigas con frecuencias bajas de captura, pueden estar evidenciando una inversión de la función, al pasar estos bosques de ser fuentes a convertirse en sumideros de diversidad. Entre muchos factores, el aislamiento al que han sido sujetos por estar rodeados de matrices productivas, impide el flujo de especies y debilita a las poblaciones. En la zona Andina de Colombia, se observan paisajes altamente fragmentados, con bosques naturales inmersos dentro de una matriz agrícola y ganadera donde operan diferentes mecanismos de pérdida de biodiversidad (Kattan y Murcia 2003). Es allí donde la matriz se torna importante, pues de acuerdo a su estado, puede o no permitir el flujo de especies entre bosques, fragmentos, o incluso el establecimiento de sus poblaciones.

Los cafetales con sombra resultaron ser los sistemas más parecidos a los parches de bosque en términos de la composición de hormigas de hojarasca y suelo, incluso al totalizar el número de especies se observó un número mayor de hormigas en estos cafetales que en los bosques (cuatro especies). Este resultado puede reflejar la presencia de hormigas errantes, ser fortuito u obedecer al número de muestras por sistema (comparación desbalanceada). Aquí se resaltan dos aspectos para efectos de llegar a conclusiones generales, la necesidad de usar métodos que permitan comparar a un mismo nivel de cobertura o completitud del muestreo y tener en cuenta la identidad de estas especies. Esto último nos lleva a un punto muy importante, la función de estas especies en los agroecosistemas. Al conocer que la diversidad de hormigas cambia entre los usos del suelo evaluados, cabe preguntarse ¿cómo se estructuran entonces los grupos funcionales en estos sistemas agrícolas y cómo influyen las comunidades de hormigas como consumidoras en los procesos ecosistémicos?. Aunque los grupos funcionales fueron los mismos en los tres usos del suelo, su composición varió.

Se resalta que los grupos que incluyen depredadoras fueron más amplios en los relictos de bosque, lo que podría indicar menor competencia por recursos en ellos. Además la función de las cazadoras grandes fue realizada por diferentes especies en cada uso del suelo, demostrando la equivalencia ecológica de las especies.

Se confirmó que en los paisajes cafeteros andinos los bosques, ya sea en su promedio total o por cada sitio, son más diversos y poseen especies únicas o exclusivas para este uso del suelo, entre ellas se destaca el grupo de las mirmicinas crípticas depredadoras especializadas, como *Adelomyrmex tristani* y *Fulakora orizabana* que podrían considerarse como indicadoras de zonas conservadas para la región, así como varias especies del género *Strumigenys*. De igual forma, la depredadora grande de suelo *Rasopone ferruginea*, se propone como otra posible indicadora de conservación y se recomienda, profundizar en el estudio de sus poblaciones. En contraste, hay un efecto marcado y muy dominante de *Solenopsis* sp. 2 en los bosques, la cual aunque también abunda en los cafetales debe competir con otras especies muy dominantes en estos cultivos que regulan sus poblaciones. Estudios futuros, teniendo como base estos resultados deben considerar a *Solenopsis* sp. 2 como posible especie indicadora negativa, que está demostrando el estado de perturbación en el cual se encuentran los pocos parches de bosque en la región. Cabe destacar que el número de especies, está en parte determinado por las interacciones ecológicas, pero también por la historia evolutiva y biogeográfica del área de estudio y de los biota que los componen (Moreno y Halffter 2000). En un estudio paralelo sobre vegetación en la zona de estudio, Meneses (2017), reporta que la vegetación dominante de los parches de bosque es secundaria, en diferentes estados sucesionales donde se destacaron especies arbóreas pioneras, no se cuenta en la zona con bosques maduros, lo que impide tenerlos como un sistema de referencia y además agrava la situación de la biodiversidad de la región.

En el análisis de la función de las hormigas en los cultivos de café, se estudió a la hormiga arriera o cortadora de hojas *A. cephalotes*, especie carismática, ampliamente reconocida por los agricultores por sus nidos muy visibles e impacto defoliador en diversos cultivos. Esta es la única especie de hormiga cortadora de hojas en la región y llama la atención la

ausencia de especies del género *Acromyrmex*, reportadas por Fernández *et al.* (2015) para el departamento del Cauca. Es recomendable ampliar la búsqueda para verificar la distribución de las especies en el departamento, pues al parecer se encuentra restringida, y solo se tiene registros del Parque Natural Munchique a 1.400 msnm.

En esta investigación también se logró evaluar la función de *A. cephalotes* como defoliadora del café y el efecto de la construcción de sus nidos sobre el suelo de los cultivos. A diferencia de otros trabajos realizados en café como los de Centroamérica, encontramos un número reducido de nidos por hectárea, y en la mayor parte de las fincas, no se detectó la presencia de la hormiga debido a una constante presión con insecticidas químicos (como el clorpirifós metil Lorsban®), su presencia causa pánico y tiene un efecto social interesante entre los agricultores, que valdría la pena evaluar. Bajo este panorama, resultó difícil concluir, si esta densidad es producto de la altura, de las características biogeográficas o históricas, o simplemente es un efecto del control humano hacia una especie catalogada como plaga. Tampoco está claro que la hormiga cause daño económico, al menos para cafetales adultos (pues en cafetales recién sembrados el panorama puede ser diferente).

Por otro lado, en la región, la agricultura se desarrolla a pequeña escala, de tal modo, que el café se siembra en áreas pequeñas y los fragmentos de bosque que aún permanecen son muy reducidos. Es posible que la heterogeneidad que se presenta en el paisaje permita una dinámica poblacional de la hormiga a una escala mayor que la considerada en este estudio. Se recomienda desarrollar nuevas perspectivas a nivel del paisaje que permita evaluar los diferentes componentes de este, y entender los patrones de distribución de la hormiga, pues los límites de los cultivos o de los bosques no son necesariamente restrictivos para las hormigas. Los nidos de *A. cephalotes* resultaron ser más grandes en los CCS y en los bosques, y esto se relacionó con variables ambientales que caracterizan este tipo de hábitat como riqueza arbórea, cobertura de dosel y espesor de hojarasca. No obstante, es necesario tener en cuenta la presión química que es muy activa en los cafetales tecnificados como los CLE. Estos resultados deben ser interpretados con precaución. Es indispensable que los

agricultores no piensen que al eliminar la sombra de sus cultivos reducen el tamaño de los nidos de arriera.

Al analizar la función de la hormiga arriera se muestra que su impacto sobre los cultivos de café, es dual: modifican el suelo y cosechan hojas de los cafetos. Se encontró que efectivamente, en las áreas con nidos se da una inversión de minerales del suelo hacia la superficie, y en este movimiento mejoran las propiedades físicas del suelo, como su capacidad de infiltración la cual favorece al ciclaje de nutrientes. No se encontró un aporte de nutrientes por parte del nido, salvo en las cantidades de azufre, pero se concluye que las condiciones nutricias del suelo mejoran al establecer sombrío en los cultivos de café, ya que aumenta el contenido de materia orgánica del suelo y de otros nutrientes asociados con la descomposición de esta materia. Aunque este estudio se enfocó en medir los cambios en la superficie del suelo, no se descarta que esta especie de hormiga pueda favorecer el ciclado de nutrientes, en especial en plantas cuyas raíces sean profundas y que puedan llegar hasta las cámaras de desechos, las cuales pueden alcanzar una profundidad de hasta de 2 m (Della Lucia 2011).

De acuerdo con la segunda función evaluada para *A. cephalotes* en cafetales, los resultados del capítulo 4, indican que pese a que la hormiga si corta hojas de los arbustos de café, esta presión es más fuerte en los CLE. Lo que podría asociarse a que el tamaño superficial de estos nidos no está reflejando el verdadero tamaño de la colonia o, como se mencionó en los capítulos 2 y 4, la presencia de otras especies asociadas a los CCS como los árboles de sombra y las arvenses puede diluir el efecto de la hormiga arriera sobre los cafetos. Llama la atención que teniendo áreas de nido mucho mayores en los bosques y CCS, sea más fuerte la presión por herbivoría en los cafetales a libre exposición que en los con sombra, denotando un efecto desproporcionadamente alto de las hormigas sobre cafetos en un contexto más desprotegido (cafetales sin árboles o CLE).

Las arrieras defolian hojas de café y suelen hacerlo casi siempre sobre los mismos arbustos, lo que implica que algunos cafetos sufren de defoliación total. Esto, por obvias razones, es lo que genera alarma en el agricultor. No obstante, estos resultados indican que en promedio sólo el 8% de los cafetos presentaron algún signo de defoliación y, en general, circunscrita al nido. Se podría pensar, que la hormiga defolia los cafetos sobre el nido o alrededor de este, más como una estrategia de limpieza y búsqueda de luz directa sobre el nido, característica descrita por otros autores (Meyer *et al.* 2011). No obstante, para confirmar lo anterior se tendría que analizar de forma cuantitativa, el sustrato de cultivo del hongo. Ahora, el efecto de esta herbivoría sobre la producción de frutos, indicó una relación positiva o compensatoria ante el estrés. No obstante, esto fue medido durante un año (con un único evento de cosecha), se desconoce si con el tiempo, ante repetidas defoliaciones, los arbustos reduzcan su eficacia biológica (“fitness”) y por ende su producción.

Finalmente, este estudio permite concluir que en sistemas productivos cafeteros las comunidades de hormigas juegan un papel preponderante en el ecosistema y son sensibles a los cambios en el ambiente relacionados con las dinámicas propias de paisajes agrícolas. Se aportan datos relevantes sobre diversidad de hormigas en una región cafetera, cuya historia social, económica y ecológica es muy particular. Dada la importancia de las hormigas en los agroecosistemas, comprender su papel ecológico en los ecosistemas es clave, pues a partir de esto se pueden tomar decisiones de manejo. Se resalta en el caso de la hormiga arriera, que es necesario que se busque un enfoque de control con convivencia, más que de supresión, comprendiendo mejor la ecología de estos sistemas.

LITERATURA GENERAL

Agosti D., J. D. Mayer, L. E. Alonso y T. R. Shultz (Editors). 2000. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.

Alcázar C., S. L. Díaz, B. E. Salgado y B. Ramírez. 2002. Estructura y composición de un relicto de bosque subandino, Popayán, Colombia. *La Botánica del nuevo Milenio: Memorias del tercer congreso ecuatoriano de Botánica*, Quito.

Aldea M., J. G. Hamilton, J. P. Resti, A. R. Zangerl, M. R. Berenbaum, T. D. Frank y T. M. C. Della Lucia. 2006. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. *Oecologia* 149: 221–232.

Alonso L. E. y D. Agosti. 2000. Biodiversity studies, monitoring and ants: an overview. In: D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (Eds.). *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. pp. 1-8. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Altieri M.A. y D. Letourneau. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection* 1: 405-430.

Alvarado A., C. W. Berish y F. Peralta. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of Andepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal* 45: 790-794.

Alvarado A. G., H. E. Posada y G. Cortina. 2005. Castillo: Nueva variedad de café con resistencia a la roya. *Cenicafé (Colombia). Avance Técnico* 337. 8 pp.

Andersen A. N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433–460.

Andersen A. N. 2000. Global ecology of rainforest ants, functional groups in relation to environmental stress and disturbance. Pages 25-34. In: Agosti D., J. D. Mayer, L. E. Alonso y T. R. Shultz (Editors). 2000. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.

Arcila-Pulgarín J. y B. Chaves-Córdoba. 1995. Desarrollo foliar del cafeto en tres densidades de siembra. *Cenicafé* 46 (1): 5-20.

Arcila P., J. Farfán, F. Moreno, A. Salazar, L. F. Hincapié y E. J. Arcila. 2007. *Sistemas de producción de café en Colombia Chinchiná*, Cenicafé. 309 pp.

Arias-Penna T. M. 2007. Subfamilia Ectatomminae. pp. 53-107. En: Jiménez, E.; Fernández, F.; Arias, T. M.; Lozano-Zambrano, F. H. (Eds.). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 622 pp.

Armbrecht I. 2003. Habitat changes in Colombian coffee farms under increasing management intensification. *Endangered Species Update* 20 (4-5):163-178.

Armbrecht I. y I. Perfecto. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 97: 107–115.

Armbrecht I., L. Rivera y I. Perfecto. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf-litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19 (3): 897-907.

Bañuelos M. J., M. Sierra y J. R. Obeso. 2004. Sex, secondary compounds and asymmetry. Effects on plant–herbivore interaction in a dioecious shrub. *Acta Oecologica* 25: 151–157.

Barreto M.R., N. Anjos y V. F. Rezende. 1998. Ataque de formigas cortadeiras (*Atta sexdens rubropilosa* Forel) em cafezal (*Coffea arabica* Linnaeus). Acta Biologica Leopoldensia 20: 201-205.

Benassi V. L. R. M. 1995. Levantamento dos inimigos naturais da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferr.) (Coleoptera, Scolytidae) no norte do Espírito Santo. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 24: 635- 638.

Berish C. W. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. The American Midland Naturalist 115: 268–276.

Blanton C. M. y J. J. Ewel. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. Ecology 66: 860-869.

Bollazzi M. y F. Roces. 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. Insectes Sociaux 49: 153-157.

Bollazzi M. y F. Roces. 2007. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. Animal Behavior 74: 1349-1355.

Branstetter M. G., A. Ješovnik, J. Sosa-Calvo, M. W. Lloyd, B. C. Faircloth, S. G. Brady y T. R. Schultz. 2017. Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. Proceedings of the Royal Society B 284: 20170095.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0095>.

Brun L., C. Marcillaud, V. Gaudichon y D. Sucking. 1989. Endosulfan resistance in *Hypothenemus hampei*. New Caledonia. Journal of Economic Entomology 82: 1311-1316.

Bustillo P. A. Editor. 2008. Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana. Chinchiná (Colombia). Cenicafé. 466 pp.

- Caballero-George P., M. L. Vanderheyden, P. N. Solis, L. Pieters, A. A. Shahat, P. Gupta, M., G. Vauquelin y A. J. Vlietinck. 2001. Phytomedicine Biological screening of selected medicinal Panamanian plants by radioligand-binding techniques. *Phytomedicine* 8(1): 59–70.
- Cammeraat L. H., S. J. Willott, S. G. Compton y L. D. Incoll. 2002. The effects of ants' nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma* 105(1): 1-20.
- Cardona C. C. y D. A. Sadeghian. 2005. Ciclo de nutrientes y actividad microbiana en cafetales a libre exposición solar y con sombrío de *Inga* spp. *Cenicafé* 56 (2): 127-141.
- Carsel, R. F. y R. S. Parrish. 1988. Developing joint probability distributions of soil water retention characteristics. *Water Resource Research* 24: 755-769.
- Cepeda-Valencia J., L. Pérez –Pedraza y F. Fernández. 2014. Hormigas de hojarasca asociadas a fragmentos de bosque y cafetales de la zona cafetera de Cundinamarca, 171 registros. En línea, <http://ipt.sibcolombia.net/sib/resource.do?r=unal-002>, publicado el 24/12/2014.
- Chao, A. y L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- Chao A., N. J. Gotelli, T. Hsieh, E. L. Sander, K. Ma, R. K. Colwell y A. M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84: 45-67.
- Cherret J. M. 1989. Leaf-cutting ants, biogeographical and ecological studies. En: *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem* (eds Lieth, H. y Werger, M.). Elsevier, New York, pp. 473-478.

- Clarke, K. y R. Gorley. 2006. User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth.
- Coleman D. C. y D. H Wall. 2007. Fauna: the engine for microbial activity. Capter 7. In: Paul, E. A. Soil microbiology, ecology and biochemistry. Academic Press.
- Constantino L. M. 2008. La hormiga arriera, *Atta cephalotes*. Capítulo 21, pp. 323-329. En: Bustillo A. E. (Ed.). Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana. Blanecolor Ltda. Manizales.
- Corrêa M. M., P. S. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli y I. R. Leal. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: 1-103.
- Corrêa M. M., P. S. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli y I. R. Leal. 2016. Foraging activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in Atlantic forest. *Ecological Entomology* 41(4): 442-450.
- Cumming G., F. Fidler y D. L. Vaux. 2007. Error bars in experimental biology. *Journal of Cell Biology* 21: 7–11.
- Cyr H. y M. L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150
- Cherret J. M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. p.10-17. En: Lofgren, C. S.; Vander Meer R. K. (eds.). Fire ants and leaf-cutting ants. Biology and management. Westview Press, Boulder y Londres. 435 pp.
- Dane J. H. y G. C. Topps. 2002. Methods of soil analysis Part 4. Physical methods. Soil Science Society of America, Madison, WI.
- Delabie J. H. C., D. Agosti y I. C. Do Nascimento. 2000. Litter ant commutities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: D. Agosti, J.D. Majer, L. Alonso and T. Schultz

(eds). Sampling ground-dwelling ants: case studies from the worlds' rain forests. (S. l.): school of Environmental Biology, (Bulletin, 18).

Delaney K. J., F. J. Haile, R. K. Peterson y L. G. Higley. 2008. Impairment of leaf photosynthesis after insect herbivory or mechanical injury on common milkweed, *Asclepias syriaca*. Environmental Entomology 37(5): 1332-1343.

Della Lucia T. M. C. 2011. Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo. Viçosa, M.G: Ed. Universidade Federal de Viçosa. 421 pp.

Della Lucia T. M. C., L. C. Gandra y R. N. Guedes. 2014. Managing leaf-cutting ants: peculiarities, trends and challenges. Pest Management Science 70(1): 14-23.

Dias N. D. S., R. Zanetti, M. S. Santos, M. F. Gomes, V. Peñaflor, S. M. F. Broglio y J. H. C. Delabie. 2013. The impact of coffee and pasture agriculture on predatory and omnivorous leaf-litter ants. Journal of Insect Science 13:29. En línea:
<http://www.insectscience.org/13.29>

Dominguez C. A. y R. Dirzo. 1995. Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock, S.H., E. Medina y H.A Mooney (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 304-325.

Doyle R. D., M. Grodowitz, R. M. Smart y C. Owens. 2002. Impact of herbivory by *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on growth and photosynthetic potential of *Hydrilla verticillata*. Biological Control (24): 221–229.

Duque O. H. 2004. Cómo reducir los costos de producción en la finca cafetera. 2. ed. Chinchiná, Cenicafé. 101 pp.

Escobar Duran R., F. García Cossio, N. Y. Rentería y J. C. Neita. 2002. Manejo y control de hormiga arriera (*Atta* spp. y *Acromyrmex* spp.) en sistemas de producción de

importancia económica en el departamento del Chocó. Cartilla 1 y 2. Ministerio de Agricultura- PRONATTA-Universidad Tecnológica del Chocó. CO.53 pp.

Espinal L. S. 1967. Apuntes sobre ecología colombiana. Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali.

Etter A. y W. Van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio: A journal of the Human Environment* 29(7): 432-439.

Farji-Brener A. G. y A. E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the. *Ecology Letters* 3: 219-227.

Farji-Brener A. G. y C. A. Medina. 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. colombica*. *Biotropica* 32(1): 120-126.

Farji-Brener A. G. y L. Ghermandi. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science* 15(6): 823-830.

Farji-Brener A. G. y M. Tadey. 2009. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: causes and consequences. *Soil Fertility* (ed. By D. P. Lucero and J. E. Boggs), Chapter 6, pp. 81–91. Nova Science Publishers, New York, New York.

Farji-Brener A. G. y V. Werenkraut. 2015. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. *Ecological Entomology* 40: 150–158.

Federación Nacional De Cafeteros (FNC). 2010. La tierra del café. Disponible en línea: http://www.cafedecolombia.com/particulares/es/la_tierra_del_cafe. (acceso: diciembre 2016).

Federación Nacional De Cafeteros (FNC). 2011. Informe de gestión, Comité departamental de cafeteros del Cauca. Disponible en línea: <http://www.federaciondecafeteros.org/static/files/informegestion.pdf>. (acceso: julio 2016).

Federación Nacional de Cafeteros (FNC). 2013. Área cultivada en café http://www.federaciondecafeteros.org/particulares/es/quienes_somos/119_estadisticas_historicas/ (acceso: agosto de 2016).

Federación Nacional de Cafeteros (FNC). 2017. La tierra del café. Disponible en línea: <http://www.cafedecolombia.com> (acceso: marzo 2017).

Fernández F.C. 1991. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. *Caldasia* 16 (79): 551-564.

Fernández J. V. y K. Jaffe. 1995. Dano economico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F. Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. E elementos para o manejo da praga. *Annais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24: 287- 289.

Fernández F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXXVI + 398 pp.

Fernández F. y S. Sendoya. 2004 . List of Neotropical ants (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Biota Colombiana* 5(1): 3-93.

Fernández F., V. Castro-Huertas y F. Serna. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* y *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Fauna de Colombia, Monografía No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 350 pp.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2012. Global spatial of Agricultural land-use statistics. Disponible en línea: <http://kids.fao.org/agromaps> (acceso: noviembre de 2016).

Foley J. A., R. Defries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutt y P. K. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309(5734): 570-574.

Folgarait P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation* 7(9): 1221-1244.

Forti L. C., A. A. Moreira, A. P. Andrade, M. A. Castellani y N. Caldato. 2011. Nidificação e arquitetura de ninhos de formigas-cortadeiras. Capítulo 6: 102-125. In: Formigas-cortadeiras da bioecologia ao manejo, Della Lucia T. M. C. (ed.). Viçosa, MG: Ed. UVF.

Fowler H. G., L. C. Forti, V. Pereira-Da-Silva y N. B. Saes. 1986. Economics of grass cutting ants: 18. In: Lofgren. S. C y Vander M. R. K (eds). Fire ants and leaf- cutting ants. Biology and Management. Westview Press.

Frischknecht, P. M., J. Ulmer-Dufek, y T. W. Baumann. 1986. Purine alkaloid formation in buds and developing leaflets of *Coffea arabica*: expression of an optimal defence strategy?. *Phytochemistry* 25(3): 613-616

Gallego-Ropero M. C. 2005. Intensidad de manejo del agroecosistema de café (*Coffea arabica* L.) (monocultivo y policultivo) y riqueza de especies de hormigas generalistas. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 6(2):16-29.

Gallego-Ropero M. C. y I. Armbrrecht. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) 76: 32-40.

García R., G. Zabala y J. E. Botero. 2008. Hormigas cazadoras en paisajes cafeteros de Colombia. In: E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), pp. 461-478, capítulo 12. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de investigación de Recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá d. C. Colombia. 609 + xiv pp.

García-Martínez M. A., F. Escobar-Sarria, F. López-Barrera, G. Castaño-Meneses y J. E. Valenzuela-González. 2015. Value of riparian vegetation remnants for leaf-litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a human-dominated landscape in Central Veracruz, Mexico. Environmental Entomology 44(6): 1488–1497.

Goitia W. y H. Cerda. 1998. Hormigas y otros insectos asociados a musáceas y su relación con *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera: Curculinoide). Agronomía Tropical 48(2): 209-224.

Gregory P. J. y S. Nortcliff. 2013. Soil Conditions and Plant Growth. Blackwell Publishing Ltd. EEUU. 496 pp.

Groc S., J. H. C. Delabie, F. Fernández, M. Leponce, J. Orivel, R. Silvestre, H. L.

Vasconcelos y A. Dejean. 2014: Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rain-forest: stable functional structure versus high species turnover. *Myrmecological News* 19: 43-51.

Guhl A. 2004. Café y cambio de paisaje en la zona cafetera colombiana entre 1970 y 1997. *Cenicafé* 55(1): 29-44.

Herz H., W. Beyschlag y B. Hölldobler. 2007. Herbivory rate of leafcutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica* 39: 482–488.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University Press. Cambridge, MA, EEUU. 712 pp.

Hölldobler B. y E. O. Wilson. 2011. The leafcutter ants: Civilization by instinct. W.W. Norton & Company. Ltd. 160 pp.

Howard J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69: 250–260.

Hubbel S. P. y D. F. Wiemer. 1983. Host plant selection by an Attini ant. In: Jaisson, P. (Ed.). *Social Insects in the tropics*. Paris: University of Paris Press. V. 2, P. 133-154.

Hudson T. M., B. L. Turner, H. Herz y J. S. Robinson. 2009. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry* 41(6): 1088-1093.

Instituto Colombiano de Agricultura (ICA). 1992. Fertilización en diversos cultivos. Quinta aproximación. Produmedios, Santafé de Bogotá.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 2009. Subdirección de Agrología Estudio General de Suelos y Zonificación de Tierras del Departamento del Cauca / El Instituto. Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia. 542 pp.

Jaramillo A. 2005. Clima andino y café en Colombia. Chinchiná, Colombia. Cenicafé. 196 pp.

Jha S., C. M. Bacon, S. M. Philpott, V. E. Méndez, P. Läderach y R. A. Rice. 2014. Shade coffee: update on a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 64(5): 416-428.

Jiménez E., R. García-Cárdenas, S. Escobar-Ramírez, I. Armbrrecht, I. y J. Montoya-Lerma. 2016. Hormigas en cafetales con diferente intensidad de manejo en el departamento del Cauca. En línea, <http://ipt.biodiversidad.co/valle/resource.do?r=hormigas-cafetales-cauca>, publicado el 26/10/2016.

Jiménez E., F. Lozano-Zambrano y G. Álvarez-SAA. 2008. Diversidad alfa (α) y beta (β) de hormigas cazadoras de suelo en tres paisajes ganaderos de los andes centrales de Colombia. En: E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), pp. 439-459, capítulo 11. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de investigación de Recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá d. C. Colombia. 609 + xiv pp.

Jiménez J. J., T. Decaëns y P. Lavelle. 2008. C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology* 40(1): 120-128.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427 – 2439.

Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207-232.

Kattan G. H. y C. Murcia, C. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. In: *How landscapes change* (pp. 183-200). Springer Berlin Heidelberg.

Lacau S., C. Villemant y J. H. Delabie. 2004. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). *Zootaxa* 678(1): 1-23.

Lachaud J. P., J. Valenzuela, B. Corbara y A. Dejean. 1990. La predation chez *Ectatomma ruidum*: Etude de quelques parametres environnementaux. *Insectes Sociaux* 6: 151-155.

Leal I. R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. *Biotropica* 46(5): 516–528.

Letourneau D.K. 1987: The enemies hypothesis: tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. *Ecology* 68: 1616-1622.

Lobry de Bruyn L. A. y A. J. Conacher. 1994. The effect of ant biopores on water infiltration in soils in undisturbed bushland and in farmland in a semi-arid environment. *Pedobiologia* 38: 193-207.

Longino J. T. 2012. A review of the ant genus *Adelomyrmex* Emery 1897 (Hymenoptera, Formicidae) in Central America. *Zootaxa* 3456: 1-35.

Lyal C. H. C. y A. L. Weitzman. 2004. Taxonomy: exploring the impediment. *Science* 305: 1106. doi: 10.1126/science.305.5687.1106a

Mackay W.P. y E. E. Mackay. 1986. Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta*. Revista Colombiana de Entomología 12: 23-30.

Madureira M. S., J. H. Schoereder, M. C. Teixeira y T. G. Sobrinho. 2013. Why does *Atta robusta* (Formicidae) not change soil features around their nests as other leaf-cutting ants do?. Soil Biology and Biochemistry 57: 916-918.

Majer J. D. y J. H. C. Delabie. 1999. Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. Insectes Sociaux 46(3): 281-290.

McNeely J. A. y S. J. Scherr. 2003. Ecoagriculture: strategies to feed the world and save wild biodiversity. Island press. Washington D.C.

Meneses O. 2017. Ensamblaje de flora arbórea en un gradiente de intensificación de café en el suroccidente colombiano. Trabajo de Investigación de Maestría en Ciencias-Biología. Universidad del Valle, Departamento de Biología. Cali, Colombia. 70 pp.

Mera-Velasco Y. A., M. C. Gallego-Ropero y I. Armbrrecht. 2010. Asociaciones entre hormigas y otros insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca Colombia. Revista Colombiana de Entomología 36(1):116-126.

Meyer S. T., I. R. Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2011. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. Ecological Entomology 36: 14-24

Meyer S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests. Edge-mediated hyper abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, micro-climate and regeneration. PhD tesis. Technical University Kaiserslautern, Alemania. 159 pp.

- Meyer S. T., M. Neubauer, E. J. Sayer, I. R. Leal, M. Tabarelli y R. Wirth. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 38(5): 497-504.
- Moguel P. y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149–15
- Moutinho P., D. C. Nepstad y E. A. Davidson. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84(5): 1265-1276.
- Montoya-Lerma J. M., P. C. Chacón De Ulloa y M. R. Manzano. 2006. Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología* 32(2): 151.
- Montoya-Lerma J., C. Giraldo-Echeverri, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3): 225-247.
- Moreira A. A., L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto y J. F. S. Lopes. 2004. Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39(2): 109-116.
- Mundim F. M., A. N. Costa y H. L. Vasconcelos. 2009. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130(1): 47-54.

Nkem J. N., L. A. Lobry De Bruyn, C. D. Grant y N. R. Hulugalle. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia* 44: 609–621.

Obeso J. R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 12: 486-491.

Oberst S., J. C. Lai y T. A. Evans. 2016. Termites utilise clay to build structural supports and so increase foraging resources. *Scientific Reports* 6: 20990; doi: 10.1038/srep20990.

Ocampo D. M., C. L. Valverde, A. J. Colmenares y J. H. Isaza. 2014. Fenoles totales y actividad antioxidante en hojas de dos especies colombianas del género *Meriania* (Melastomataceae). *Revista Colombiana de Química* 43: 41-46.

Oerke E. C y H. W. Dehne. 1997. Global crop production and the efficacy of crop protection current situation and future trends. *European Journal of Plant Pathology* 103: 203–215.

Ortiz A. y G. E. Guzmán. 2007. Las hormigas cortadoras de hojas en el departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Secretaría de Agricultura de Antioquia, Gobernación de Antioquia, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. 112 pp.

Pacheco R., H. L. Vasconcelos, S. Groc, G. P. Camacho y T. L. M. Frizzo. 2013. The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation* 22: 983–997

Perfecto I. y J. Vandermeer. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica*: 316-321.

Perfecto I. 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 98:184-192.

Perfecto I. y A. Sediles. 1992. Vegetational diversity, ants (Hymenoptera: Formicidae), and herbivorous pests in a Neotropical agroecosystem. *Environmental Entomology* 21:61-67.

Perfecto I., R. A. Rice, R. Greenberg y M. E. Van Der Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46: 598–608.

Perfecto I. y J. H. Vandermeer. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.

Perfecto I. y I. Armbrrecht. 2003. Technological change and biodiversity in the coffee agroecosystem of Northern Latin America (Chapter 6) pp 159-194. In: Vandermeer, J. (Editor) *Tropical agroecosystems*. CRC Press LLC. Boca Raton, Florida.

Perfecto I., I. Armbrrecht, S. M. Philpott, L. Soto-Pinto y T. V. Dietsch. 2007. Shaded coffee and the stability of rainforest margins in northern Latin America. Pags. 227-263 En: Tscharrntke T., C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhardja y A. Bidin (Eds.). *The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation*. Springer Verlag Berlin, Alemania. 531 pp.

Perfecto I., J. H. Vandermeer y A. Wright. 2009. *Natures matrix, linking agriculture, conservation and food sovereignty*. Earthscan. Londres, Sterling, V.A.

Perfecto I. y J. H. Vandermeer. 2015. *Coffee agroecology: A new approach to understanding agricultural biodiversity, ecosystem services, and sustainable development*. Routledge, New York.

Philpott S. M. y T. Dietsch. 2003. Coffee and conservation: a global context and the value of farmer involvement. *Conservation Biology* 17:1844-1846.

Philpott S. M. y P. E. Foster. 2005. Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests promote maintenance of arboreal ant diversity. *Ecological Applications* 15: 1478-1485.

Philpott S. M., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2006. Effects of management intensity and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. *Biodiversity Conservation* 15: 139–155.

Philpott S. M. y I. Armbrrecht. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31: 369–377.

Philpott S. M., W. Arendt, I. Armbrrecht, P. Bichier, T. Dietsch, C. Gordon, R. Greenberg, I. Perfecto, L. Soto-pinto, C. Tejeda-Cruz, G. Williams y J. Valenzuela. 2008. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: Reviewing evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22: 1093-1105.

Philpott S. M., G. L. Pardee y D. Gonthier. 2012. Cryptic biodiversity effects: Importance of functional redundancy revealed through addition of food web complexity. *Ecology* 93: 992–1001.

Ramírez M., J. Herrera y I. Armbrrecht. 2010. Hormigas que depredan en potreros y cafetales colombianos: ¿bajan de los árboles? *Revista Colombiana de Entomología* 36(1):106-115.

Rasband W. S. 1997–2014. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, MD. Disponible en línea <http://imagej.nih.gov/ij/> (acceso: diciembre 2015).

Rivera L. y I. Armbrrecht. 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. *Revista Colombiana de Entomología* 31 (1): 89-96.

R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Retuerto R., S. Rodríguez-Roiloa, B. Fernández-Lema y J. R. Obeso. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Revista Ecosistemas* 12(1).

Roberts D.L., R. J. Cooper y L. J. Petit. 2000. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. *Conservation Biology* 14: 192-199.

Rodríguez N., D. Armenteras, M. Morales y M. Romero. 2006. Ecosistemas de los Andes colombianos. Segunda edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 154 pp.

Saad L. P., D. R. Souza-Campana, O. C. Bueno y M. S. C. Morini. 2017. Vinasse and its influence on ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in sugarcane crops. *Journal of Insect Science* 17(1): 11.

Sadeghian K. S. 2009. Calibración de análisis de suelo para N P K y Mg en cafetales al sol y bajo semisombra. *Cenicafé* 60(1): 7-24.

Sánchez-Clavijo L. M., S. M. Duran, J. G. Vélez, R. García y J. E. Botero. 2008. Estudios regionales de biodiversidad en las zonas cafeteras de Colombia. *Avances Técnicos Cenicafé* 378: 1-8. Cenicafé, Chinchiná.

Santamaría C., I. Armbrrecht y J. P. Lachaud. 2009. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. *Sociobiology* 53 (2B): 517-541.

Santos-Oliveira M. F. S. 2006. Controle de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) com produtos naturais. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Estatal Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Rio Claro, Brasil. 125 pp.

Sileshi G., P.L. Mafongoya, F. Kwesiga, P. Nkunika. 2005. Termite damage to maize grown in agroforestry systems, traditional fallows and monoculture on nitrogen-limited soils in eastern Zambia. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 61- 69.

Sinisterra R. M., M. C. Gallego-Ropero y I. Armbrrecht. 2016. Hormigas asociadas a nectarios extraflorales de árboles de dos especies de Inga en cafetales de Cauca, Colombia. *Acta Agronómica* 65: 9-15.

Silvestre R. 2000. Estrutura de comunidades de formigas do Cerrado. Ribeirão Preto, SP, FFCL-USP. (Tesis de doctorado). 216 pp.

Silvestre R., C. R. F. Brandão y R. R. Da Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En: F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp. 113-148 capítulo 7. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Sternberg L., M. C. Pinzon, M. Z. Moreira, P. Moutinho, E. I. Rojas y E. A. Herre. 2007. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 274(1608): 315-321.

Suárez V., S., R. A Caballero, G. J. Chavarriaga G y P. H. Quevedo. 1984. Caracterización física y manejo de algunos suelos de la zona cafetera Colombiana. *Suelos Ecuatoriales* 14: 236-243.

Swift M. J., J. Vandermeer, P. S. Ramakrishnan, J. M. Anderson, C. K. Ong y B. A. Hawkins. 1997. Biodiversity and agroecosystem function. pages 261-298. In: H.A. Mooney, J. H. Cushman, E. Medina, O.E. sala and E. D. Schulze (Editors). *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. John Wiley and Sons Ltd.

Taiz L. y E. Zeiger. 2002. Plant physiology. 3. ed. Sunderland, Sinauer Associates, 690 pp.

Uribe A. y N. Salazar. 1981. Distancias de siembra y dosis de fertilizante en la producción de café. Publicación del Centro Nacional de Investigaciones de Café. Chinchiná, Caldas, Colombia 32(3): 71-87.

Urrutia-Escobar X. y I. Armbrrecht. 2013. Effect of two agroecological management strategies on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity on coffee plantations in Southwestern Colombia. Environmental Entomology 42(2):194-203.

Valencia A. G. y J. N. Salazar. 1993. La materia orgánica y su importancia en el cultivo del café. Boletín Técnico Cenicafé 16: 1-24.

Vandermeer J. y I. Perfecto. 1997. The Agroecosystem: a need for the conservation biologist's lens. Conservation Biology 11:591-592.

Vandermeer J., I. Perfecto, G. Ibarra-Nunez, S. Phillpot y A. García Ballinas. 2003. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. Agroforestry Systems 56: 271-276.

Vandermeer J. y I. Perfecto. 2012. Syndromes of production in agriculture: prospects for social-ecological regime change. Ecology and Society 17 (4) 39. Disponible en línea: www.ecologyandsociety.org/vol17/iss4/art39/ (acceso: septiembre 15 de 2016).

Vargas W. G. 2002. Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los Andes Centrales. Colección Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Editorial Illustrated. 813 pp.

Varón E. H. 2002. Distribución espacio-temporal de hormigas con potencial como depredadoras de *Hypothenemus hampei* e *Hypsipyla grandella*, en sistemas agroforestales de café, en Costa Rica. Tesis de Master. Catie, Turrialba, Costa Rica, 97 pp.

Varón E. H., P. Hanson, P. Borbón, M. Carballo y L. Hilje. 2004. Potencial de hormigas como depredadoras de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en Costa Rica. Revista Manejo Integrado de Plagas y Agroecología. No 73.

Varon E. H., S. D. Eigenbrode, N. A. Bosque-Perez y L. Hilje. 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. Agricultural and Forest Entomology 9(1): 47–55.

Vasconcelos H. L., E. H. M. Vieira-Neto, F. M. Mundim y E. M. Bruna. 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical savannas. Biotropica 38(5): 661-665.

Vásquez M. R. 1997. Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú. Allpahuayo-Mishana, Explornapo Camp, Explorama Lodge. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 63: 54—55.

Vélez R. 1997. Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Segunda edición. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 482 pp.

Vélez-Hoyos, M., A. E. Bustillo-Pardey y F. J. Posada-Flórez. 2006. Depredación de *Hypothenemus hampei* por hormigas durante el secado solar del café. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología 77:62-69.

Verza S. S., E. A. Diniz, M. F. Chiarelli, R. M. Mussury y O. C. Bueno. 2017. Waste of leaf-cutting ants: disposal, nest structure, and abiotic soil factors around internal waste chambers. *Acta Ethologica* 1-8.

Villanueva D., R. Garcia, J. Montoya-Lerma. 2016. nidos de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en sistemas cafeteros contrastantes, departamento del Cauca, Colombia. *Boletín Científico del Centro de Museos, Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas* 20 (2): 138-150

Villegas G. C., G. A. Zabala, A. A. Ramos. 2009. Identificación y hábitos de cochinillas harinosas asociadas a las raíces del café en el Quindío. *Cenicafé* 60(4): 362-373.

Ward P. S., y B. L. Fisher. 2016. Tales of dracula ants: the evolutionary history of the ant subfamily Amblyoponinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 41(3): 683-693.

Weber N.A. 1972. The Attines: The fungus-culturing Ants. *American Scientist* 60:448.

Welter S. C. 1989. Arthropod impact on plant gas exchange, pp. 135-150. In: E. A. Bernays (ed.), *Plant-insect interactions*, vol I. CRC, Boca Raton, FL.

Wild A. L. 2007. Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). University of California Press, Berkeley, CA, EEUU.

Wilson E. O. 2003. La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de *Pheidole*. p. 363-370. In: F. Fernàndez, (eds). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* I. Instituto Humboldt. Bogotá, xxvi + 398 pp

Wirth R., H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag y B. Hölldobler. 2003. Herbivory of leaf cutting ants. A case study in the tropical rainforest of Panama. Ecological Studies 164. Springer, Berlin. Alemania

Wirth R., S. T. Meyer, W. R. Almeida, M. V. Araújo, V. S. Barbosa y I. R. Leal. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. Journal of Tropical Ecology 23(04): 501-505.

Wirth R., I. R. Leal y M. Tabarelli. 2008. Plant-herbivore interactions at the forest edge. Progress in Botany 69: 423–448

Zabala G. A., L. M. Arango y P. Chacón de Ulloa. 2013. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un paisaje cafetero de Risaralda. Colombia. Revista Colombiana de Entomología 39:141-149.

Zanetti R. 2007. Manejo integrado de formigas cortadeiras e cupins em áreas de eucalipto da Cenibra. Laudo técnico FSC-Cenibra. Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Brasil. 74 pp.

Zanuncio J. C., A. P. Cruz Da, D. F. Santos Dos y M. A. Oliveira, 1996. Eficiência da isca mirex-s (Sulfuramida 0,3%) no controle de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) em três dosagens. Acta Amazônica 26: 115 – 120.

ANEXOS

[Home](#)[Author](#)[Review](#)

Submission Confirmation

[Print](#)

Thank you for your submission

Submitted to Biotropica

Manuscript ID BITR-17-119

Title Ecological response of ants to agroforestry management or monocultures of Andean coffee

Authors García Cárdenas, Dolly Rocío
Montoya-Lerma, James
Ambrecht, Inge

Date Submitted 10-May-2017

[Author Dashboard](#)



Grupo de Investigación en Ciencias Ambientales y de la Tierra - ILAMA
Laboratorio de Física Ambiental
UNIVERSIDAD DEL VALLE
Teléfono: (02) 3212389
EMAIL: ilama@univalle.edu.co

Descripción: Análisis Biológico y Físico de suelos

Proyecto: Funciones ecológicas y hormigas en cafetales con diferente intensidad de manejo

Municipio: Popayan - Cauca

Recepción de muestras: 28 / 01 / 2016

Tipo de análisis: Determinación de actividad microbiana, capacidad de retención de agua, densidad aparente, espacio poroso total, humedad de muestreo, macroporosidad y microporosidad del suelo.

No.	Descripción	Actividad microbiana (kgC-CO ₂ /ha*día)	Capacidad de retención de agua (mm)	Densidad aparente (g/cm ³)	Espacio poroso total (%)	Humedad de muestreo (mm)	Macroporos (%)	Microporos (%)
1	N1T - Mercy	39,5	120,0	0,73	70,3	119,0	30,3	40,0
2	N1 - Mercy	16,4	187,3	0,66	68,9	136,6	6,4	62,4
3	N2T - Laura	34,8	108,4	0,70	64,9	107,8	28,7	36,1
4	N2 - Laura	26,7	143,6	0,84	64,2	144,9	16,4	47,9
5	N3T - Laura	17,0	123,7	0,56	67,5	123,3	26,3	41,2
6	N3 - Laura	22,0	134,3	0,60	71,8	129,3	27,1	44,8
7	N4T - Carmen	30,7	130,0	0,70	68,0	121,0	24,6	43,3
8	N4 - Carmen	10,5	170,8	0,74	68,0	142,2	11,1	56,9
9	N5T - Mireya	23,3	129,0	0,80	65,0	121,4	22,0	43,0
10	N5 - Mireya	15,7	117,0	0,74	68,2	110,4	29,2	39,0
11	N6T - La Cascada	18,6	120,0	0,56	67,5	128,0	27,5	40,0
12	N6 - La Cascada	26,2	119,0	0,60	66,1	119,0	26,4	39,7
13	N7T - Don Nubio	30,3	186,0	0,58	69,4	114,1	7,4	62,0
14	N7 - Don Nubio	25,8	109,4	0,57	68,9	128,0	32,4	36,5
15	N8T - Don Nubio	18,4	144,6	0,53	74,7	122,0	26,5	48,2
16	N8 - Don Nubio	20,3	149,9	0,64	70,2	137,9	20,2	50,0
17	N9T - Vecinos	20,5	198,6	0,41	77,1	135,0	10,9	66,2
18	N9 - Vecinos	17,1	119,7	0,55	70,5	106,1	30,6	39,9
19	N10T - Mirande	35,5	169,4	0,56	73,2	148,2	16,7	56,5
20	N10 - Mirande	25,4	153,8	0,48	72,3	125,3	21,0	51,3

MÉTODOS IMPLEMENTADOS

PARÁMETROS FÍSICOS: Gravimétrico (NTC 5167)
ACTIVIDAD MICROBIANA: Metodología del Centro de Agrobiología del Brasil

Vo.Bo. Orlando Zúñiga Escobar Ph. D
Director Laboratorio de Física Ambiental

1



Grupo de Investigación en Ciencias Ambientales y de la Tierra - **ILAMA**
Laboratorio de Física Ambiental
UNIVERSIDAD DEL VALLE
Teléfono: (02) 3212389
EMAIL: ilama@univalle.edu.co

Descripción: Análisis Biológico y Físico de suelos

Proyecto: Funciones ecológicas y hormigas en cafetales con diferente intensidad de manejo

Municipio: Popayan - Cauca

Recepción de muestras: 28 / 01 / 2016

Tipo de análisis: Determinación de actividad microbiana, capacidad de retención de agua, densidad aparente, espacio poroso total, humedad, macroporosidad y microporosidad del suelo.

No.	Descripción	Actividad microbiana (kgC-CO ₂ /ha*día)	Capacidad de retención de agua (mm)	Densidad aparente (g/cm ³)	Espacio poroso total (%)	Humedad de muestreo (mm)	Macroporos (%)	Microporos (%)
21	N11T - Mirande	27,8	170,1	0,57	73,7	139,3	17,0	56,7
22	N11 - Mirande	26,6	134,3	0,42	60,2	107,8	15,5	44,8
23	N12T - Arturo Potosi	27,8	198,9	0,54	77,4	164,1	11,1	66,3
24	N12 - Arturo Potosi	15,7	189,7	0,65	73,4	165,8	10,2	63,2
25	N13T - Arturo Potosi	26,6	154,2	0,47	75,3	150,9	23,9	51,4
26	N13 - Arturo Potosi	8,5	184,7	0,49	76,6	156,8	15,0	61,6
27	N14T - Olmedo	19,0	160,1	0,59	72,2	127,0	18,8	53,4
28	N14 - Olmedo	14,9	195,0	0,52	80,2	169,4	15,3	65,0
29	N15T - Santa Anita	22,2	160,8	0,58	72,3	127,7	18,7	53,6
30	N15 - Santa Anita	24,2	168,1	0,66	71,2	145,2	15,1	56,0
31	N16T - Normandia	7,4	148,9	0,45	78,7	131,0	29,1	49,6
32	N16 - Normandia	42,3	138,9	0,76	74,6	125,3	28,3	46,3
33	N17T - Normandia	6,3	170,1	0,51	78,4	125,3	21,7	56,7
34	N17 - Normandia	25,1	159,5	0,61	71,1	141,9	17,9	53,2
35	N18T - Normandia	17,9	158,2	0,54	81,5	140,3	28,7	52,7
36	N18 - Normandia	26,8	129,0	0,55	69,9	115,1	26,9	43,0
37	N19T - La Cabaña	20,3	114,1	0,82	72,4	107,8	34,4	38,0
38	N19 - La Cabaña	10,3	109,1	0,77	65,8	99,1	29,4	36,4
39	N20T - La Cabaña	23,0	157,5	0,65	75,3	130,6	22,8	52,5
40	N20 - La Cabaña	40,0	161,5	0,58	70,2	134,3	16,4	53,8

MÉTODOS IMPLEMENTADOS

PARÁMETROS FÍSICOS: Gravimétrico (NTC 5167)
ACTIVIDAD MICROBIANA: Metodología del Centro de Agrobiología del Brasil

Vo.Bo. Orlando Zúñiga Escobar Ph. D
Director Laboratorio de Física Ambiental

2

GRUPO DE INVESTIGACION GEAHNA- ANÁLISIS CONVENCIONAL DE SUELOS

CULTIVO: CAFE

DEPARTAMENTO: CAUCA MUNICIPIO: CAJIBIO

Remitente: Ing. CRISTIAN JIMENEZ - Fecha de Recepción: 06/05/2016

No. Laboratorio	Identificación	Arena	Limo	Arcilla	Textura	pH	C.Elec dS/m	Sat. Media %	C.I.C.E. me/100g	C. Org. %
		%								
144280	Punto- N1	30	40	30	Fr-Ar	4,51	0,38	33	4,59	5,07
144281	Punto- N2	38	30	32	Fr-Ar	4,82	0,28	38	5,1	2,61
144282	Punto- N3	30	56	14	Fr-L	4,83	0,5	43	4,59	9,38
144283	Punto- N4	40	24	36	Fr-Ar	5,39	0,07	48	2,32	1,99
144284	Punto- N5	32	38	30	Fr-Ar	4,4	0,48	37	5,48	5,01
144285	Punto- N6	20	54	26	Fr-L	4,54	0,77	50	5,92	8,57
144286	Punto- N7	20	44	36	Fr-Ar	5	0,45	47	3,19	6,27
144287	Punto- N8	34	36	30	Fr-Ar	4,78	0,32	47	3,14	4,68
144288	Punto- N9	20	44	36	Fr-Ar	5,14	0,21	44	3,1	5,05
144289	Punto- N10	30	40	30	Fr-Ar	5,61	0,34	45	7,66	5,14

Métodos: Textura Bouyoucos; pH Pasta saturación; C. Eléctrica Extracto saturación; C.I.C.E. Suma de Cationes; Carbono Org. Walkley-Black; N-NH₄ NaCl; N-NO₃ AcONa; P Bray II; S, B Fosfato monocalcico; K, Ca, Mg, Na AcONH₄; Fe, Mn, Cu, Zn Mehlich. Observaciones: N.A. No aplica

Atentamente,

Bogotá, D.C., 25/05/2016

MYRIAM BENDECK LUGO
 Química Director Técnico PQ-1168

Página 1 de 3

PAOLA DÍAZ PINTO
 Química Coordinadora de Área - PQ 3257

CIENCIA Y TECNOLOGÍA AL SERVICIO DEL SECTOR AGRÍCOLA

GRUPO DE INVESTIGACION GEAHNA- ANÁLISIS CONVENCIONAL DE SUELOS

CULTIVO: CAFE

DEPARTAMENTO: CAUCA MUNICIPIO: CAJIBIO

Remitente: Ing. CRISTIAN JIMENEZ - Fecha de Recepción: 06/05/2016

No. Laboratorio	Identificación	N-NH4	N-NO3	P	S	K	Ca	Mg	Na	Al	Fe	Mn	Cu	Zn	B
		p.p.m.													
144280	Punto- N1	17	65	3,5	52	55	244	36	23	246	29	20	2,3	3,1	0,05
144281	Punto- N2	12	53	7	26	328	490	86	23	84	320	22	3,6	4,4	0,05
144282	Punto- N3	14	87	4,8	10	78	450	85	23	113	4	23	1,8	3,6	0,05
144283	Punto- N4	10	17	1,9	15	35	242	34	21	54	60	7,8	2,6	3,6	0,05
144284	Punto- N5	15	60	4	13	70	280	51	25	296	102	16	2,7	2,2	0,05
144285	Punto- N6	19	153	8,2	8,1	86	400	75	23	259	11	19	2	4,1	0,05
144286	Punto- N7	17	108	2,3	10	70	352	95	23	24	8	15	1,5	3	0,05
144287	Punto- N8	13	65	3,6	14	187	302	55	25	46	11	15	2,6	4,2	0,07
144288	Punto- N9	15	62	2,1	7,6	94	392	61	23	19	6	18	2,4	2,8	0,06
144289	Punto- N10	31	88	0,86	10	179	1030	200	53	N.A.	10	14	1,9	5	0,05

Atentamente,

Bogotá, D.C., 25/05/2016

MYRIAM BENDECK LUGO
 Química Director Técnico PQ-1168

Página 2 de 3

PAOLA DÍAZ PINTO
 Química Coordinadora de Área - PQ 3257

CIENCIA Y TECNOLOGÍA AL SERVICIO DEL SECTOR AGRÍCOLA

GRUPO DE INVESTIGACION GEAHNA- ANÁLISIS CONVENCIONAL DE SUELOS - RELACIONES

CULTIVO: CAFE

DEPARTAMENTO: CAUCA MUNICIPIO: CAJIBIO

Remitente: Ing. CRISTIAN JIMENEZ - Fecha de Recepción: 06/05/2016

No. Laboratorio	Identificación	Sat. K	Sat. Ca	Sat. Mg	Sat. Na	Sat. Al	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K	(Ca+Mg)/K
		%								
144280	Punto- N1	3,13	26,6	6,48	2,09	59,7	4,11	8,5	2,07	10,6
144281	Punto- N2	16,5	47,9	13,9	2,04	18,4	3,45	2,91	0,84	3,75
144282	Punto- N3	4,46	49	15,3	2,27	27,4	3,21	11	3,42	14,4
144283	Punto- N4	3,81	52,2	12,1	3,75	25,7	4,31	13,7	3,17	16,8
144284	Punto- N5	3,35	25,4	7,67	2,06	60	3,32	7,6	2,29	9,9
144285	Punto- N6	3,71	33,8	10,4	1,76	48,6	3,23	9,09	2,81	11,9
144286	Punto- N7	5,49	55,4	24,3	3,28	8,54	2,28	10,1	4,43	14,5
144287	Punto- N8	15,3	48	14,4	3,6	16,4	3,33	3,15	0,95	4,09
144288	Punto- N9	7,76	63,2	16,3	3,1	6,98	3,88	8,15	2,1	10,2
144289	Punto- N10	6,06	67,1	21,5	3,06	N.A.	3,12	11,1	3,55	14,6

Atentamente,

Bogotá, D.C., 25/05/2016

MYRIAM BENDECK LUGO
Química Director Técnico PQ-1168

Página 3 de 3

PAOLA DÍAZ PINTO
Química Coordinadora de Área - PQ 3257

CIENCIA Y TECNOLOGÍA AL SERVICIO DEL SECTOR AGRÍCOLA