

APROXIMACIÓN AL ANÁLISIS ZOOGEOGRÁFICO DE LAS HORMIGAS CAZADORAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) DE COLOMBIA

Fabio Herney Lozano-Zambrano

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”. Km 17 vía Cali – Palmira Oficina CIAT Paisajes Rurales; Palmira, Colombia; correo electrónico: fhlozano@humboldt.org.co

Fernando Fernández

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia; correo electrónico: ffernandezca@unal.edu.co

RESUMEN

Colombia es una de las regiones más ricas en hormigas del Neotrópico. Para Colombia actualmente se reportan cerca de 200 especies de hormigas cazadoras en 23 géneros. El presente estudio hace una aproximación al análisis numérico de la distribución de las hormigas cazadoras (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae, Paraponerinae, Proceratiinae, Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae) en Colombia, mediante el método de análisis grupal (Hagmeier & Stultz 1964 y Hagmeier 1966). Se dividió el mapa de Colombia en cuadrantes de medio grado de latitud y longitud para un total de 379 cuadrantes, excluyendo los cuadrantes fronterizos con menos del 50% de área en territorio colombiano. Se obtuvo una lista de las especies de hormigas cazadoras del país mediante revisión de literatura y colecciones de museos, con información secundaria hasta el año 2000, elaborando mapas de distribución potencial para cada especie. El dendrograma obtenido conformó siete grupos a un nivel del 50% de similitud. Estos grupos representan las primeras hipótesis de la regionalización en la distribución de las hormigas cazadoras en Colombia. Con la información obtenida en esta primera aproximación, podemos dejar algunas hipótesis biogeográficas como la afinidad de regiones como Costa Pacífica - Amazonía o Llanura Atlántica - Orinoquía como áreas zoogeográficas para la ponerofauna colombiana.

Palabras clave: Patrones biogeográficos, regiones zoogeográficas, análisis numérico, ponerofauna, grupos Poneroides y Ectatomminoides.

SUMMARY

Colombia has one of the most diverse myrmecofaunas in the Neotropics. There are nearly 200 hunting ant species reported for Colombia grouped in 23 genera. The following study presents a numerical analysis of the distribution of hunting ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae, Paraponerinae, Proceratiinae, Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae) in Colombia, using the group analysis method (Hagmeier & Stultz 1964 and Hagmeier 1966). The map of Colombia was divided in equal quadrats, half a degree latitude and longitude, for a total number of 379 quadrats, excluding the quadrats near international boundaries with less than 50% area within Colombian territory. A complete list of hunting ant species was elaborated from information gathered from literature review and museum specimens, with secondary information up to the year 2000. Maps were drawn of the potential geographical distribution of the species within the country. A dendrogram was obtained and seven groups were formed with a similarity of 50%. These groups represent the first hypotheses of regionalization in the distribution of hunting ants in Colombia. With the information obtained in this first approximation, we can propose some biogeographic hypothesis such as the affinity of the Pacific Coast region and the Amazonia, or the Atlantic coast and Orinoquia as zoogeographic areas for hunting ants in Colombia.

Key words: Biogeographic patterns, zoogeographic regions, numerical analysis, ponerofauna, Poneroides and Ectatomminoides groups.

INTRODUCCIÓN

Las unidades biogeográficas expresan patrones espaciales de distribución de la biota como resultado de la acumulación de eventos de formación del paisaje, especiación, dispersión y extinción. La definición de estas unidades es, hasta cierto punto, artificial sobre todo debido a que los límites de la distribución geográfica de los diferentes grupos de organismos no coinciden con exactitud (Pielou 1979).

Las áreas biogeográficas descritas para Colombia habían sido identificadas con base en criterios fisiográficos, geográficos o ecológicos. Hernández-Camacho et al. (1992) propusieron una zonificación biogeográfica terrestre basada en unidades jerárquicamente organizadas, en criterios fisionómicos de la vegetación, criterios de paisaje, condiciones climáticas y componentes de la biota, en nueve provincias y 93 distritos. Además, identificaron 58 centros de endemismo para la biota terrestre y acuática continental.

Es importante resaltar la necesidad de realizar estudios biogeográficos que permitan conocer y caracterizar biológicamente al país, y conocer la distribución de la biota, haciendo posible atender muchas de las necesidades de información para el manejo y la conservación de la biodiversidad colombiana (Henao 1997).

A pesar de que existen estudios de amplia cobertura y detalle sobre la regionalización biótica del país como el de Hernández-Camacho et al. (1992), pocos (Restrepo 1985, Rojas 1997, Henao 1997) exponen una metodología que permite corroborar las regiones, establecer niveles de relación entre ellas, o emplearla con grupos de organismos específicos, para así entender con más detalle su distribución e inferir elementos de su historia (Sarmiento 1999).

El presente estudio hace una primera aproximación al análisis numérico de la distribución de las hormigas cazadoras en Colombia, mediante el análisis grupal, método utilizado en biogeografía por Hagmeier & Stultz (1964) y Hagmeier (1966) para describir provincias de mamíferos en Norteamérica. El estudio presenta y describe preliminarmente, los patrones de distribución de las especies de hormigas cazadoras en Colombia.

Las hormigas cazadoras en Colombia: Grupos Poneroides y Ectatomminoides

Una de las regiones más ricas en hormigas del Neotrópico es Colombia (Fernández 1990). El número de especies descritas se aproxima a 1000, con un número similar o mayor de especies sin describir. Sin embargo, los estudios de la mirme-cofauna colombiana han ido incrementándose solo recientemente, situación que ha dificultado la consolidación de inventarios regionales y nacionales.

Las hormigas cazadoras poneroides (poneromorfos *sensu* Bolton 2003) comprenden un ensamblaje de hormigas que por un buen tiempo se han considerado como miembros de la llamada subfamilia Ponerinae (según Bolton 1995). Varias observaciones sugerían que este ensamblaje no era natural (Ward 1994) hasta que recientemente Bolton (2003) dividió Ponerinae en varias subfamilias, considerándolas como una agrupación informal, no monofilética, con el nombre de “poneromorfos”. Aunque la propuesta de Bolton (2003) no estuvo acompañada de estudios filogenéticos que la apoyen, el término tuvo cierta aceptación por un tiempo (p.e. Fernández & Sendoya 2004). Dos estudios independientes con genes (Moreau et al. 2006, Ouellette et al. 2006) muestran que los “poneromorfos” son un ensamblaje artificial, con un clado monofilético (clado “poneroideo”) excluyendo las subfamilias Heteroponerinae y Ectatommininae. Éstas se ubican cerca de Myrmicinae y Formicinae en el clado “formicoideo”. De acuerdo a estos estudios, Ponerinae en sentido amplio incluye Ponerinae *s.str.*, Paraponerinae, Proceratiinae y Amblyoponinae. Un tercer y muy extenso estudio (Brady et al. 2006), usando casi 6 kb de secuencias de ADN de 162 especies sugiere algunas líneas de consenso con los dos estudios anteriores.

Una consecuencia de los estudios en morfología (Bolton 2003) y genes (Moreau et al. 2006, Ouellette et al. 2006, Brady et al. 2006) es que, como se ha señalado arriba, los nombres Ponerinae (Bolton 1995) y poneromorfos (Bolton 2003) corresponden a grupos no naturales, y deben abandonarse. El estudio objeto del presente artículo nació y se desarrolló en una época en que el taxón Ponerinae se aceptaba como natural, y ahora los autores se enfrentan a una agrupación artificial.

Por las razones expresadas antes, en este artículo se entenderá por hormigas cazadoras o ponerofauna a aquellas hormigas que antes hacían parte de la subfamilia Ponerinae en el sentido de Fernández (1990) o “poneromorfos” en el sentido de Bolton (2003) y que ahora se dividen en dos clados

aparentemente naturales, el clado Poneroides (subfamilias Ponerinae s.str., Paraponerinae, Proceratiinae y Amblyoponinae) y el clado Ectatomminoides (subfamilias Heteroponerinae y Ectatommininae) del clado Formicoide (Brady et al. 2006). El clado Poneroides incluye también la subfamilia Agroecomyrmecinae, la cual no se incluye aquí debido a que apenas se ha registrado una especie para Caquetá.

Fernández (1990) reportó 160 especies de Ponerinae *sensu lato* en 25 géneros para Colombia. Actualmente se reconocen unas 190 especies de hormigas cazadoras, agrupadas en 23 géneros.

Las hormigas cazadoras son un amplio grupo que muestra en general rasgos primitivos en algunos aspectos morfológicos y comportamentales (Fernández 1990, Lattke 2003b). El grupo es esencialmente tropical con un notable desarrollo en el hemisferio sur. Los patrones geográficos en el hemisferio sur, así como los endemismos, implican una expansión rápida en la transición entre el Cretáceo Superior y el Paleoceno (Fernández 1990, Grimaldi et al. 1997). Las orogenias han contribuido a la diversificación de la mirmecofauna, por ejemplo el levantamiento de los Andes que dividió fauna a ambos lados separando poblaciones en valles andinos (Lattke 2003a). Sin embargo, a pesar del progreso de la mirmecología americana en describir y explicar la distribución de las hormigas, este tema aún se encuentra muy inmaduro para consolidar información que permita generar y explicar escenarios biogeográficos (Lattke 2003a). Estudios sobre la distribución geográfica de las poneroides y ectatomminoides en Colombia son aún escasos y es notable la ausencia de registros en muchas localidades del país (región de la Orinoquia, Amazonia y Caribe, principalmente).

MÉTODOS

Área de Estudio

La República de Colombia está ubicada en la esquina noroccidental de Suramérica, dentro de la franja intertropical del mundo. La extensión continental del territorio del país se calcula en 1141748 km². En Colombia, sobresale la presencia de la cadena montañosa de los Andes, que atraviesa el territorio de sur a norte. De acuerdo con esta característica, el país se puede dividir en dos grandes regiones: la montañosa al occidente y una región plana al oriente y norte. Al sur los Andes forman tres cadenas montañosas (cordilleras Occidental, Central y Oriental) al norte del Nudo

de los Pastos. Las tres cordilleras son producto de orogenias diferentes y están separadas por los valles de los ríos Magdalena (cordillera Oriental y Central) y Cauca (cordillera Occidental y Central) (I.G.A.C. 1992 citado por Instituto Humboldt 1997). Para el análisis zoogeográfico se utilizaron las áreas geográficas definidas como unidades por Hernández-Camacho et al. (1992).

Procesamiento y análisis de datos

Se elaboró una lista de las especies de hormigas cazadoras de Colombia mediante la revisión de la literatura publicada hasta el año 2000 (Kempff 1972, Fernández & Schneider 1989, Fernández 1990, Baena & Alberico 1991, Fernández 1991, Baena 1993, Fernández 1993, Medina et al. 1993, Bustos 1996-1997, Zenner 1994, Fernández & Palacio 1995, Armbrrecht 1996, Chacón de Ulloa et al. 1996, Fernández et al. 1996, Aldana 1996, Aldana et al. 1996, Usma et al. 1997, Osorio 1998) (Tabla 1). Se revisaron dos colecciones de Formicidae: la del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (Cali) y la del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Villa de Leyva), seguramente la más completa en Colombia. La lista de especies se estableció tomando como guía el esquema taxonómico propuesto por Fernández et al. (1996) incluyendo en el análisis especies de los géneros: *Amblyopone*, *Prionopelta*, *Platythyrea*, *Probolomyrmex*, *Typhlomyrmex*, *Proceratium*, *Discothyrea*, *Ectatomma*, *Paraponera*, *Acanthoponera*, *Heteroponera*, *Gnamptogenys*, *Odontomachus*, *Anochetus*, *Belonopelta*, *Dinoponera*, *Hypoponera*, *Simopelta*, *Centromyrmex*, *Pachycondyla*, *Lep-togenys* y *Thaumatomyrmex*.

De las especies de poneroides y ectatomminoides registradas en la literatura para Colombia, la verificación y revisión en las colecciones biológicas, se elaboró una lista con 160 especies para el país. De esta lista se excluyeron 31 especies del análisis; éstas correspondían a hormigas sin localidad de colecta específica.

Con el fin de detectar patrones latitudinales y longitudinales se dividió el mapa de Colombia en cuadrantes de medio grado de latitud y longitud arrojando un total de 379 cuadrantes. De este procedimiento se excluyeron los cuadrantes fronterizos que presentaban menos del 50% de su área en territorio colombiano. Con base en la información recopilada acerca de la distribución geográfica de las hormigas y datos ecológicos disponibles en la literatura, se elaboraron mapas de áreas de distri-

bución potencial de las 129 especies de poneromorfos que se utilizaron en el análisis. Para desarrollar estos mapas se tuvo en cuenta información de distribución latitudinal y altitudinal propuesta para cada especie por los diferentes autores de la literatura consultada. Además, se complementaron los mapas de distribución potencial con criterios como: presencia de las especies en áreas de bos-

que o en agroecosistemas, rangos altitudinales de los registros y el número de registros en localidades específicas de cada especie. Esta información se cruzó con el mapa de bosques del país estableciendo polígonos de presencia potencial para las especies con suficientes datos. Para las especies con registros insuficientes no se desarrollaron mapas.

Tabla 1. Lista de localidades por Departamento, utilizada para la definición de las áreas de distribución potencial de las hormigas cazadoras en Colombia.

Departamentos de Colombia	Localidades con registros
Amazonas	Parque Nacional Natural Amacayacu, Parque Nacional Natural Cahuinari.
Antioquia	Venecia, Santa Fe de Antioquia, Urabá, Urrao.
Arauca	Saravena.
Bolívar	Zambrano.
Boyacá	Villa de Leyva, Puerto Boyacá.
Caldas	Norcasia, Chinchiná.
Caquetá	Florencia, Araracuara.
Casanare	Villanueva.
Cauca	Guapi.
Chocó	San José del Palmar, Parque Nacional Natural Ensenada de Utría.
Córdoba	San Bernardo del Viento.
Cundinamarca	San Antonio de Tena, Puerto Salgar, La Vega.
Guainía	Puerto Inárida.
Guajira	Riohacha.
Guaviare	San José del Guaviare.
Huila	Neiva, La Plata.
Magdalena	Parque Nacional Natural Tayrona.
Meta	Parque Nacional Natural La Macarena, caño La Curia, San Pedro de Arimena, Mesetas, Acacías, Vista Hermosa, San Juan de Arama.
Nariño	Barbacoas, Sanquianga, Reserva Natural Río Nambi, Reserva Natural La Planada, El Cumbal.
Norte de Santander	Valle del río Zulía, Cucutilla.
Putumayo	Villagarzón.
Quindío	Valle de Cocora.
Risaralda	Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya, Reserva Natural Ucumarí, Planes de San Rafael, Pueblo Rico.
Santander	Piedecuesta, Socorro.
Sucre	Sincelejo, Betulia.
Tolima	Parque Nacional Natural Los Nevados, Mariquita.
Valle del Cauca	Bajo Calima, Escalerete, Parque Nacional Natural Los Farallones de Cali, El Quere-mal, Reserva Bosque de Yotoco, Bajo Anchicaya, Puerto Merizalde, San Cipriano, Restrepo.
Vaupés	Mitú.
Vichada	Puerto Carreño.

El mapa de Colombia, dividido en cuadrantes, se superpuso a cada uno de los mapas de distribución de las especies, obteniendo finalmente una matriz de presencia-ausencia de las 129 especies en los 379 cuadrantes. Posteriormente, utilizando el programa SAS (Versión 6.07), se calculó la matriz de similitudes basada en el coeficiente de comunidades Jaccard, con el fin de estimar los patrones zoogeográficos en la distribución de la ponerofauna del país.

Se graficaron las relaciones de la matriz de similitudes utilizando el programa NTSYS 1.8, (Rohlf 1993) para generar un dendrograma que mostrara los patrones generales de forma similar a los trabajos de Hagmeier & Stults (1964) y Hagmeier (1966) para mamíferos de Norteamérica. Los resultados obtenidos en los dendrogramas se presentan como mapas para facilitar la visualización de los patrones zoogeográficos encontrados.

RESULTADOS

En el proceso de revisión de literatura y verificación de colecciones biológicas se establecieron aproximadamente 650 registros de localidades. Al extrapolar estos datos para la elaboración de los mapas de distribución potencial de especies de hormigas cazadoras, se usaron 13481 registros potenciales en los 379 cuadrantes. Estos datos permitieron obtener el dendrograma de similitudes.

Al analizar el dendrograma obtenido por este método, se observó que al nivel de 2% de similitud se separa un pequeño grupo conformado por tres cuadrantes los cuales corresponden a áreas por encima de los 1500 m del resto del país.

Al nivel del 32% el dendrograma separa además dos grandes zonas; la primera (I) conformada aproximadamente por las áreas geográficas de la Llanura Caribe, Chocó, Región Montañosa Antioqueña, Altiplano Cundi-Boyacense, Cuenca del Río Magdalena, lado oriental Cordillera Central, lado occidental de la Cordillera Oriental y la Orinoquía. La segunda zona (II), aproximadamente está conformada por la Amazonía, lado oriental de la Cordillera Oriental, lado occidental de la Cordillera Central, Valle Geográfico del Río Cauca, Cordillera Occidental, Costa Pacífica desde Nariño hasta el Río San Juan y el Macizo Colombiano en parte (Figura 1).



Figura 1. Zonas zoogeográficas al nivel de 30% de similitud. Las zonas se identifican con números romanos en su interior.

Al nivel de 50% de similitud se encontró un total de siete grupos (Figura 2); dentro de la zona (I), se separa el Chocó (grupo 1) del resto de las áreas geográficas de la zona (I) (grupo 2). Dentro de la zona (II) se encuentra la Amazonia (grupo 3), la Cordillera Occidental y el andén Pacífico desde Nariño hasta el Río San Juan (grupo 4), Patía y el Macizo Colombiano en parte (grupo 5), Valle Geográfico del Río Cauca y lado oriental de la Cordillera Occidental (grupo 6) y el último (grupo 7), conformado por un solo cuadrante que abarca parte de la región sur del eje cafetero.

A un nivel más detallado, 70% de similitud, aparece un total de 20 subgrupos (Figura 3). En la zona (I) se muestra básicamente, el Chocó (1), El Altiplano Boyacense (2A), Cordillera Central (2B), Altiplano Cundinamarqués y Cordillera Oriental Santandereana, en parte (2C), Delta Magdalenense y Sierra Nevada de Santa Marta (2D), Alta-Baja Guajira y Serranía de Perijá (2E), la Orinoquía excepto Arauca (2F), Valle Alto del Magdalena y Macizo Colombiano parte oriental (2G), Región Costera de Bolívar y Depresión Momposina (2H) una gran zona comprendida entre la Región Montañosa Antioqueña, Valle Bajo

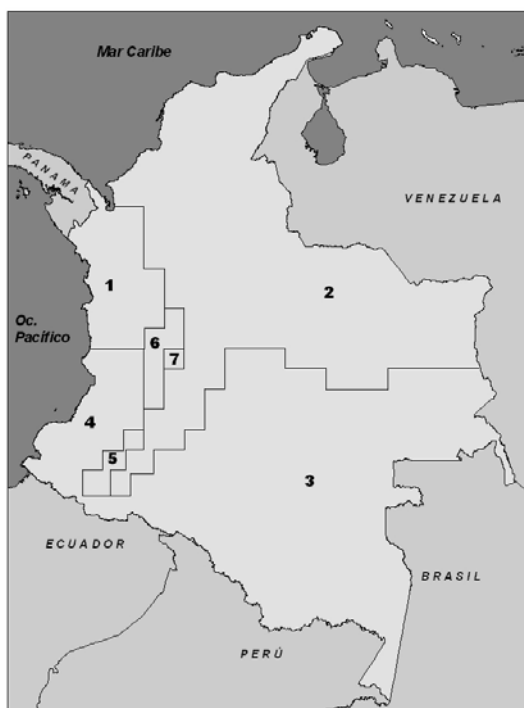


Figura 2. Grupos zoogeográficos al nivel de 50% de similitud. Los grupos se identifican con números arábigos en su interior.

del Cauca, Valle del Sinú, Bajo Bolívar, Urabá, Magdalena Medio, Cordillera de los Motilones, parte de Montaña Santandereana y Arauca (2F).

En la Zona (II) se encuentra, la Alta Amazonía y la Macarena (3A), Baja Amazonía y Trapecio Amazónico (3B), Costa y Montaña Pacífica Vallecaucana (4A), Costa y Montaña Pacífica Nariñense y Caucana (4B), Macizo Colombiano parte occidental (5A), Enclave Seco del Patía compuesto por un solo cuadrante (5B), Valle Geográfico del Río Cauca y lado Oriental de la Cordillera Occidental (6A), lado Occidental de la Cordillera Central entre los Municipios de Pradera y Florida compuesto por un solo cuadrante (6B), zona cafetera de Risaralda y Caldas compuesto por un solo cuadrante (6C) y Zona Norte del Valle del Cauca y Quindío compuesto también por un solo cuadrante (7).

Los cuadrantes por encima de los 1500 m (69, 130 y 167) fueron los que presentaron la más baja riqueza de Poneromorfos; 7, 14 y 10 especies respectivamente. Los cuadrantes únicos, que fueron separados por la matriz entre el 50 y 70% de similitud presentan valores intermedios de riqueza (en-

tre 23 y 40 especies). Finalmente, el área con mayor riqueza de especies fue el subgrupo 4A de la Costa y Montaña Pacífica Vallecaucana con valores desde 57 especies hasta el valor más alto registrado en un cuadrante para Colombia, de 76 especies de poneromorfos.

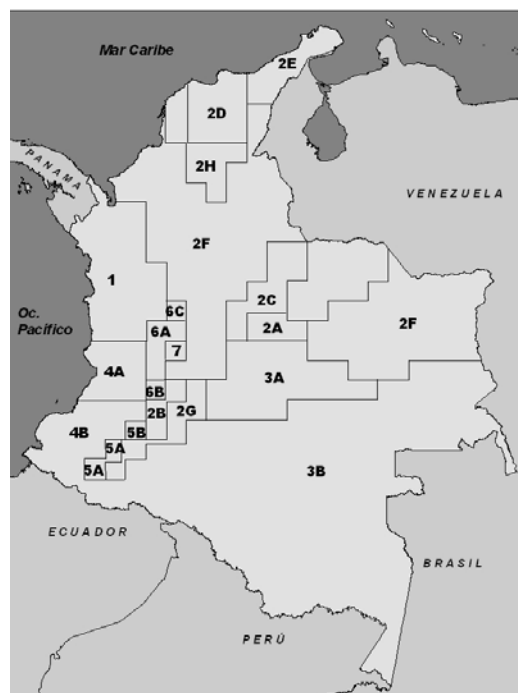


Figura 3. Subgrupos zoogeográficos a nivel del 70% de similitud. Los bloques se identifican con números arábigos y se acompañan con una letra, para ilustrar a que subgrupo pertenecen.

DISCUSIÓN

Los resultados de similitud deben estudiarse con cautela ya que los inventarios y muestreos que se tienen al nivel de varias regiones del país son apenas aceptables.

En los resultados obtenidos por el análisis numérico, se encuentra una rápida separación en el dendrograma de tres cuadrantes que corresponden a cuadrantes por encima de los 1500 m. Esto se debe principalmente a que la mayor parte de las especies de hormigas poneroides y ectatomminoides no tienen rangos de distribución por encima de los 1500 m, y muy pocas, como algunas *Ectatomma*, *Hypoconera*, *Belonopelta* y por ejemplo, *Pachy-*

condyla carbonaria son los pocos ejemplos de cazadoras que sobrepasan los 2000 m (Fernández 1990).

Hernández-Camacho (1992), Henao (1997) y Rojas (1997) dividen el país en dos regiones cerca de un nivel del 30% de similitud. Una región Trans-interandina donde incluye la tres cordilleras, los valles interandinos y las fajas litorales caribeña y pacífica, y una región Cisandina que abarca las llanuras de la Orinoquía y la Amazonía. Este patrón biogeográfico no se observó en el estudio de la ponerofauna del país, ya que éste se dividió en el mismo nivel de similitud, en tres áreas que separaban principalmente los cuadrantes exclusivos por encima de los 1500 m, la Amazonía y la Costa Pacífica Colombiana, del resto del país.

Este resultado está sustentado por evidencia empírica, como es el estudio de Baena & Alberico (1991) en donde argumentan que la presencia de *Odontomachus biumbonatus* en el Amazonas y ahora en la Isla de Gorgona, se debe probablemente a que su distribución antes del surgimiento de los Andes abarcó toda la porción sur de Colombia, y una vez surgieron los Andes estas lograron sobrevivir como reliquias disyuntas de afinidad amazónica.

De igual forma, otra evidencia es la distribución de más de 60 especies de amplia distribución por toda América Tropical Continental, desde el sur de México hasta el Valle del Amazonas, constituyendo el más amplio núcleo de evolución y expansión cuyo centro de origen pudo ser el Amazonas (Fernández 1990). Teniendo en cuenta de que la mayoría de las especies de hormigas cazadoras no prosperan a alturas mayores a los 1500 m y el hecho de que la región Atlántica colombiana podría resultar muy seca para muchas especies mesófilas, posiblemente esta fauna se consolidó en un tiempo en el cual los Andes aún no constituían barreras físicas importantes para la expansión de especies. Es importante resaltar que el promedio de especies en la costa Atlántica fue de 21, mientras el promedio nacional fue de 36 ± 17 , lo que ratifica la baja diversidad en esta región del país. Estas razones están entonces a favor del argumento que sustenta la afinidad de la ponerofauna del valle del Amazonas con las tierras bajas del Pacífico.

Un resultado del agrupamiento algo contradictorio con estas argumentaciones, fue la separación del Chocó como área poco afín con el resto de la Cos-

ta Pacífica y el Amazonas. Una explicación de peso es que a pesar de que las selvas de Chocó y las selvas del Bajo Calima en el Valle son las zonas de mayores endemismos y de más interés biogeográfico en todo el país (Fernández 1990), el Chocó es de las áreas con menos estudios e inventarios completos de hormigas. El submuestreo de esta zona comparado al mejor muestreo del Valle, Cauca, Nariño y Amazonas, podría estar afectando el resultado arrojado por el dendrograma de similitudes.

El agrupamiento de toda la Costa Atlántica incluida la Guajira y la Orinoquía, puede ser explicado entre otras razones, por la baja riqueza de especies de poneroides y ectatomminoides, lo que la convierte en una de las áreas con menor ponerofauna del país. Una razón para esta pobreza podría ser que esta región es básicamente xérica, de paisajes abiertos, con baja heterogeneidad en su vegetación, lo que genera ambientes que son poco propicios para muchas especies de hormigas cazadoras de biología básicamente mesófilas. La ponerofauna atlántica es esencialmente de especies ecológicamente polivalentes (*Ectatomma*, *Odontomachus*, etc.) y de especies crípticas (*Thaumatomyrmex*, *Prionopelta*, etc.) (Fernández 1990).

En los resultados obtenidos por Hernández-Camacho et al. (1992) y Rojas (1997) proponen la Provincia Biogeográfica Norandina, en la cual se incluyen las tres cordilleras y los valles interandinos. En los resultados de este estudio, la región andina posee una fauna de hormigas cazadoras casi tan baja como la Atlántica. Sus afinidades con otras regiones no son claras y su composición mixta obedece más bien a aportes de las regiones adyacentes, como la Pacífica y la Oriental. La razón más importante para la baja ponerofauna andina se debe al aspecto altitudinal, pues la mayor parte de las especies no prosperan por encima de los 1500 m. Esta región en Colombia ha sido una de las más perturbadas y fragmentos de bosque poco intervenidos son escasos en las alturas habitables por las hormigas cazadoras.

Las relaciones de similitud del dendrograma muestran al valle del río Magdalena con afinidades con la Cordillera Oriental, a la vez, el Valle Geográfico del río Cauca con afinidades a la Cordillera Occidental y el Pacífico Colombiano. Aunque el Valle Geográfico del río Cauca también se encuentra asociado a la Cordillera Central y Cuatrecasas (1989) lo explica al considerarlo una depresión que separó esta región andina en los dos

bloques actuales; en el dendrograma aparece asociado con más fuerza al bloque occidental montañoso. Las razones de esto no son claras. La afinidad entre Cordillera Oriental y el valle del Magdalena, podría ser parcialmente explicada, como resultado del reciente levantamiento de esta cordillera frente a la antigüedad de las otras dos (Cuatrecasas 1989). Sin embargo, se esperaría como consecuencia del mismo proceso, una mayor similitud entre la fauna de hormigas de la Amazonía y el Valle del Magdalena, situación que no se reflejó en los resultados de la matriz.

Los resultados obtenidos por Hernández-Camacho et al. (1992) y Henao (1997), en donde encuentran una similitud del 40% entre la Amazonía y la Orinoquía, tampoco se reflejaron en el estudio zoogeográfico de la ponerofauna del país. La región de la Orinoquía presenta rasgos de más afinidad con la región de la costa Atlántica y podría ser explicado ya que climática y fisiográficamente ambas regiones presentan rasgos intermedios. También, esta similitud es favorecida, debido a que la Orinoquía es un área que presenta niveles bajos de riqueza de poneroides y ectatomminoides y las especies allí presentes son de distribuciones amplias. El bajo número de endemismos puede deberse a la relativa uniformidad paisajística en todos los llanos Orientales; de hecho, los pocos elementos endémicos tienden a concentrarse hacia la cordillera andina o la sierra de la Macarena, formaciones que favorecen los climas mesófilos aptos para estas hormigas (Fernández 1990).

Con la información disponible en la literatura sobre la distribución de las hormigas poneroides y ectatomminoides, revisión de colecciones y criterios básicos para extrapolar los datos, se generaron por primera vez mapas con áreas de distribución potencial de las especies de hormigas cazadoras para Colombia. Este ejercicio sumado al método de análisis numérico, permitió analizar preliminarmente hipótesis sugeridas por algunos autores para explicar la distribución de las hormigas cazadoras de Colombia. El dendrograma obtenido conformó siete grupos a un nivel del 50% de similitud. Estos grupos, con estudios más detallados y con mayor cobertura geográfica, podrán ayudar a llenar los vacíos de información y poner a prueba las hipótesis zoogeográficas que resultaron de la regionalización en la distribución de las hormigas cazadoras en Colombia.

Es apresurado con esta información preliminar describir subdivisiones al nivel de provincias para

explicar patrones zoogeográficos en el territorio Colombiano. Sin embargo, con la información obtenida, quedan hipótesis como la afinidad de regiones como Costa Pacífica - Amazonía o Llanura Atlántica - Orinoquía como áreas zoogeográficas para la ponerofauna colombiana.

Es importante resaltar la presencia del cuadrante (164) al nivel de 50% de similitud, cubriendo parte de la región del eje cafetero. Los bosques altoandinos bien conservados como el del Parque Regional Ucumari (Risaralda), el cañón del Río Barbas (Quindío y Risaralda) y el bosque del alto Quindío, poseen elementos quizá relictos de poblaciones endémicas adaptadas a condiciones de bosque de montaña. La conservación de estos bosques es fundamental para el mantenimiento de poblaciones de hormigas cazadoras que tienen distribuciones por encima de los 1500 m.

El alto número de especies y endemismos que posee la región pacífica, principalmente en la región del Bajo Calima (Valle del Cauca) puede ser efecto principalmente del aislamiento del resto de Colombia y Suramérica debido a las cordilleras andinas, lo que seguramente ha favorecido procesos de especiación. De igual forma el corredor natural desde Chocó hasta el Ecuador, sustenta la gran afinidad de la región Pacífica con la mirmecofauna centroamericana, gracias a la interacción entre ambas regiones a través de Panamá (por ejemplo *Aphaenogaster* o *Stenamma*); en donde el bosque primario bajo hasta los bosques de ladera y montaña, ofrecen una gran variedad de microhábitats y grandes posibilidades de interacciones ecológicas para la ponerofauna de esta exuberante región.

El resultado de los 20 subgrupos formados por el dendrograma al nivel del 70% de similitud, presenta mayor dificultad para la interpretación zoogeográfica. La separación de la Guajira del resto del grupo de la zona I, deja como interrogante si ésta puede constituir una unidad zoogeográfica con la fauna de hormigas del litoral caribe venezolano o este resultado es atribuible al hecho que es una zona muy árida, mucho más seca que las demás zonas del litoral. La separación como un subgrupo del altiplano boyacense puede estar relacionada con un efecto de muestreo pues esta zona tiene la mayor presencia de mirmecólogos en el país. Para la zona II, la separación de la Amazonía en una subregión Alta y Baja, puede deberse a que el río Putumayo es el límite más meridional para la distribución de varias especies amazónicas co-

mo *Dinoponera*, *Anochetus horridus*, *O. biumbonatus* y *O. mayi* entre otras.

Aunque el análisis numérico de los patrones de distribución de las hormigas poneromorfas en el país no corrobora los resultados obtenidos por Hernández-Camacho et al. (1992), sí soporta preliminarmente las explicaciones dadas en la literatura por algunos autores (e.g. Fernández 1990) a los patrones de distribución de las hormigas cazadoras en Colombia. Sin embargo, es necesario seguir estimulando trabajos que llenen los vacíos en información sobre distribución, aspectos taxonómicos y ecológicos de la mirmecofauna del país, de manera que permita poner a prueba estas hipótesis zoogeográficas de distribución, consolidar mapas de presencia para cada especie y se apoye

la planificación para la conservación de la biodiversidad colombiana desde la perspectiva de las hormigas cazadoras.

AGRADECIMIENTOS.

Al profesor Michael Alberico (que en paz descanse), por ser el actor intelectual de la idea de generar análisis zoogeográficos y por conllevar la propuesta de hacerlo desde la perspectiva de un grupo de invertebrados. Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, por apoyar la pasantía que permitió la revisión de la colección de hormigas cazadoras en Villa de Leyva. A Ángela María Arcila, Diana Patricia Ramírez y Elizabeth Jiménez por sus aportes al manuscrito final.

LITERATURA CITADA

- Aldana, R.C. 1996. Hormigas de la cuenca media del río Calima: Diversidad e indicadores biológicos. Tesis pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Aldana, R.C., J.S. Usma & G.H. Katan. 1996. Diversidad y heterogeneidad espacial de la fauna de hormigas de la Reserva Forestal de Escalerete. *Cespedesia*, 21(68): 103-120.
- Armbrecht, I. 1996. Análisis de la diversidad del ensamblaje de hormigas en fragmentos de bosque seco en el Valle del Cauca, Colombia. Tesis Maestría, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Baena, M.L. 1993. Hormigas cazadoras del género *Pachycondyla* de la Isla Gorgona y la planicie pacífica colombiana. *Boletín del Museo de Entomología Universidad del Valle*, 1(1): 13-21.
- Baena, M.L. & M. Alberico. 1991. Relaciones biogeográficas de las hormigas de la Isla Gorgona. *Revista Colombiana de Entomología*, 17(2): 24-31.
- Brady, S.G., T.R. Schultz, B.L. Fisher. & P.S. Ward. 2006. Evaluating alternative hypothesis for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(48): 18172-18177.
- Bolton, B. 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71: 1-370.
- Bustos, J. & P. Ulloa-Chacón. 1996-1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3)/45(1): 259-266.
- Chacón de Ulloa, P., M.L. Baena, J. Bustos, R.C. Aldana, J.H. Aldana & M.A. Gamboa. 1996. Fauna de hormigas del departamento del Valle del Cauca. Capítulo XI. Pp. 417-451, en: *Insectos de Colombia: Estudios escogidos* (M.G. Andrade, G. Amat & F. Fernández, eds.). Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 10. Coedición con el Centro editorial Javeriano. Santafé de Bogotá, Colombia.
- Chaves, M.E. & N. Arango. 1998. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia 1997: Capacidad Nacional actual para la conservación y el uso sostenible de la biodiversidad biológica. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Santafé de Bogotá.
- Cuatrecasas, J. 1989. Aspectos de la vegetación natural en Colombia. *Perez-Arbelaezia*, 2 (8): 155-283.
- Fernández, F. & L. Schneider. 1989. Reconocimiento de hormigas en la Reserva La Macarena. *Revista Colombiana de Entomología*, 15(1): 38-44.
- Fernández, F. 1990. Hormigas cazadoras de Colombia. Tesis de Pregrado. Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- Fernández, F. 1991. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* en Colombia. *Caldasia*, 16(79): 551-564.

- Fernández, F. 1993. Hormigas de Colombia III: Los géneros *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr y *Paraponera* Smith. *Caldasia*, 17(2): 249-258.
- Fernández, F. & E. Palacio. 1995. Hormigas de Colombia IV: Nuevos registros de géneros y especies. *Caldasia*, 17(82-85): 587-596.
- Fernández, F., E. Palacio, W. Mackay & E.D. Mackay. 1996. Introducción al estudio de las hormigas de Colombia. Capítulo X. Pp. 351-399, en: *Insectos de Colombia: Estudios Escogidos* (M.G. Andrade, G. Amat, & F. Fernández, eds.). Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 10. Coedición con el Centro editorial Javeriano. Santafé de Bogotá, Colombia.
- Fernández, F. & S. Sendoya. 2004. List of Neotropical ants. *Biota Colombiana*, 5(1): 3-88.
- Grimaldi, D., D. Agosti & J.M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous Amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, 3208: 1-43.
- Hagmeier, E.M. 1966. A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. II. Re-evaluation of the provinces. *Systematic Zoology*, 15: 279-299.
- Hagmeier, E.M. & C.D. Stultz. 1964. A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. *Systematic Zoology*, 13: 125-155.
- Henao, L.D. 1997. Análisis numérico de los patrones de distribución de las "atrapamoscas" (Aves: Tyrannidae) en Colombia. Tesis Pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Hernández-Camacho, J.A., H. Guerra, R.O. Quijano & T. Walschburger. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. Pp. 105-151, en: *La diversidad biológica de Iberoamérica*. (G. Halffter, ed.). Acta Zoológica Mexicana. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Kempff, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da regio Neotropical. *Studia Entomologica*, 15(1-4):3-334.
- Lattke, J.E. 2003a. Capítulo 4. Biogeografía de las hormigas neotropicales. Pp. 65- 85, en: *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (F. Fernández, ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Lattke, J.E. 2003b. Capítulo 16. Subfamilia Ponerinae. Pp. 261-276, en: *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (F. Fernández, ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Medina, C., S. Lapointe & P. Chacón. 1993. Fauna de hormigas asociadas con forrajes tropicales y su implicación como depredadoras de huevos y ninfas del salivazo de los pastos *Aeneolamia* spp. *Revista Colombiana de Entomología*, 19(4): 143-150.
- Moreau, C.S., C.D. Bell, R. Vila, S.B. Archibald & N.E. Pierce. 2006. Phylogeny of the ants: Diversification in the age of Angiosperms. *Science*, 312:101-104.
- Osorio, L.A. 1998. Hormigas cazadoras y su diversidad en fragmentos de bosque seco tropical del Valle del Cauca y Risaralda. Tesis Pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Ouellette, G., B.L. Fisher & D.K. Girman. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2): 359-369.
- Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. New York: Wiley.
- Restrepo, J.H. 1985. Zoogeografía de las serpientes del departamento del Valle. Tesis Pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Rojas, V. 1997. Análisis biogeográfico y problemática de conservación de los mamíferos de Colombia. Tesis Pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Rohlf, F.J. 1993. NTSYS.pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analisis System. Version 1.8. Applied Biostatistics Inc., N.Y.
- Sarmiento, C.E. 1999. Distribución de las avispas sociales en Colombia. *Biogeographica*, 75(1): 17-30.
- SAS Institute. 2000. JMP Statistics and Graphics Guide, Version 6.07. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Usma, J.S., R.C. Aldana & G. Katan. 1997. Patrones de distribución espacial de las hormigas a nivel del paisaje en el Parque Regional Ucumari. Informe Fundación Ecoandina.
- Ward, P.S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology*, 19(2): 159-175.
- Zenner, I. 1994. Hormigas depredadoras en el ecosistema de palma de aceite. *Palmas*, 15(4): 33-39.