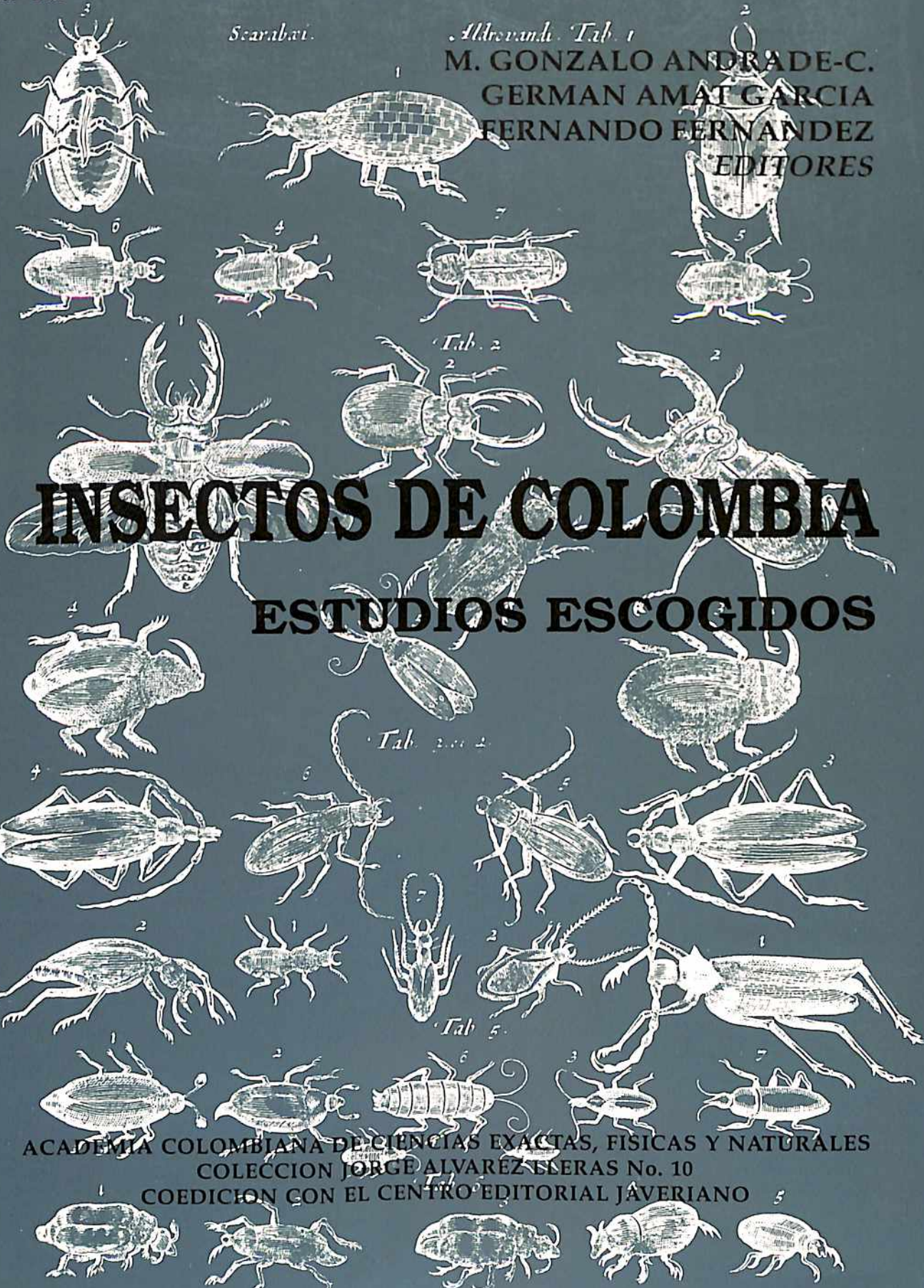


Scarabaei.

Aldebrandi Tab. 1

M. GONZALO ANDRADE-C.
GERMAN AMAT GARCIA
FERNANDO FERNANDEZ
EDITORES



INSECTOS DE COLOMBIA

ESTUDIOS ESCOGIDOS

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS No. 10
COEDICION CON EL CENTRO EDITORIAL JAVERIANO

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS No. 10
COEDICION CON EL CENTRO EDITORIAL JAVERIANO



INSECTOS DE COLOMBIA


ESTUDIOS ESCOGIDOS

Editores
M. Gonzalo Andrade-C.
Germán Amat García
Fernando Fernández

SANTAFE DE BOGOTA, D.C. - COLOMBIA
1996

Reservados todos los derechos. Este libro no puede ser reproducido total o parcialmente sin autorización.

© Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Cra. 3A No. 17-34, Piso 3o. - Apartado 44763 - Fax (571) 2838552
E.mail accefyn@colciencias.gov.co
Primera Edición, 1996

©  Centro Editorial Javeriano
Pontificia Universidad Javeriana
Cra. 7a. No. 40-62 Of. 208, Santa Fe de Bogotá
M. Gonzalo Andrade-C.
Germán Amat García
Fernando Fernández

Coordinación Editorial
Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Santiago Díaz-Piedrahita, Director de Publicaciones
Centro Editorial Javeriano:
Selma Marken Farley, Directora
Autoedición: Ingrid Alexandra Rueda Sabogal

Clasificación Dewey: CDD: 595.7

1. INSECTOS - COLOMBIA 2. ENTOMOLOGIA - HISTORIA - COLOMBIA 3. MECOPTEROS - COLOMBIA 4. COLEOPTEROS - COLOMBIA 5. INSECTOS - CLASIFICACION I. Amat García, Germán II. Andrade C., Gonzalo III. Fernández, Fernando IV. Miranda E, Rafael V. Flórez D., Rafael VI. Reyes-Castillo, Pedro VII. Escobar S., Federico VIII. Medina, Claudia Alejandra IX. Amarillo-S., Angela R. X. Nates Parra, Guiomar XI. Cubillos, William A. XII. Sarmiento M., Carlos E. XIII. Palacio G., Edgar E. XIV. Mackay, William P. XV. Mackay, Emma S. XVI. Chacón de Ulloa Patricia XVII. Baena, Martha Lucía XVIII. Bustos, Javier XIX. Aldana, Rosa Cecilia XX. Aldana, Jorge Alberto XXI. Gamboa Miguel Angel XXII. Rojas de Hernández, Angela Martha XXIII. Zúñiga de Cardoso, María del Carmen XXIV. Fagua González, Giovanni XXV. Ruiz Rodgers Natalia XXVI. Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales.

ISBN: 958-9176-80-1 (Volumen)

ISBN: 958-9205-19-4 (Obra completa)

Fotomecánica, Impresión y encuadernación
EDITORA GUADALUPE LTDA.
Apartado 29765 - Tel.: 269 07 88, Santa Fe de Bogotá, D.C.
Impreso en Colombia/Printed in Colombia

El libro *Insectos de Colombia: estudios escogidos* comprende una serie de contribuciones al conocimiento de la Biología de los insectos de Colombia; representa un esfuerzo aunado como fruto de la labor investigativa de los últimos años por parte de algunos estudiosos de la entomofauna del país. En él se incluyen, entre otros tópicos, listados de especies colombianas, se tratan los caracteres taxonómicos más relevantes que conducen al conocimiento de familias y géneros, se reseñan los principales hábitats con rangos de distribución ecogeográfica de las especies en consideración, además de reseñas comportamentales y consideraciones zoogeográficas. Se incluye también un modelo de estudio de interacción planta-insecto, abriéndose así una brecha para futuros estudios de este género en Colombia. El trabajo en referencia constituirá la primera publicación en el país, a manera de libro, sobre el estado actual del conocimiento de algunos grupos de insectos de Colombia.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	9
PRESENTACIÓN	11
Capítulo I	
APUNTES PARA UNA HISTORIA DE LA ENTOMOLOGÍA EN COLOMBIA.....	17
<i>M. Gonzalo Andrade-C</i>	
Capítulo II	
INSECTOS, BIODIVERSIDAD, CONSERVACIÓN: ¿CÓMO MONITOREAR INSECTOS EN COLOMBIA?	37
<i>Germán Amat-García, Rafael Miranda E.</i>	
Capítulo III	
LOS MECÓPTEROS DE COLOMBIA	65
<i>Eduardo Flórez D.</i>	
Capítulo IV	
LOS ESCARABAJOS-PASALIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) DE COLOMBIA-II DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ALTITUDINAL	75
<i>Germán Amat-García, Pedro Reyes-Castillo</i>	
Capítulo V	
COLEÓPTEROS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE) DE COLOMBIA: ESTADO ACTUAL DE SU CONOCIMIENTO	93
<i>Federico Escobar S., Claudia Alejandra Medina</i>	
Capítulo VI	
CLAVE SINÓPTICA PARA LAS FAMILIAS Y SUBFAMILIAS DE MARIPOSAS Y POLILLAS COLOMBIANAS.....	117
<i>Angela R. Amarillo-S., M. Gonzalo Andrade-C</i>	

Capítulo VII	
UN ESTUDIO REGIONAL DE LAS MARIPOSAS ALTOANDINAS EN LA CORDI- LLERA ORIENTAL DE COLOMBIA	149
<i>M. Gonzalo Andrade C., Germán Amat García</i>	
Capítulo VIII	
ABEJAS SIN AGUIJÓN (HYMENOPTERA:MELIPONINI) DE COLOMBIA	181
<i>Guiomar Nates Parra</i>	
Capítulo IX	
AVISPAS SOCIALES DE COLOMBIA (HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLISTINAE)	271
<i>William A. Cubillos, Carlos E. Sarmiento M.</i>	
ANEXO	343
Capítulo X	
INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LAS HORMIGAS (HYMENOPTERA:FORMICIDAE) DE COLOMBIA	351
<i>Fernando Fernández C., Edgard E. Palacio G., William P. MacKay & Emma S. de MacKay</i>	
Capítulo XI	
FAUNA DE HORMIGAS DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA	417
<i>Patricia Chacón de Ulloa, Martha Lucía Baena, Javier Bustos, Rosa Cecilia Aldana, Jorge Alberto Aldana, Miguel Ángel Gamboa</i>	
Capítulo XII	
ASPECTOS BIOECOLÓGICOS DEL ORDEN EPHEMEROPTERA EN CUENCAS DE ALGUNOS RÍOS DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA	457
<i>Angela Martha Rojas de Hernández, María del Carmen Zúñiga de Cardoso</i>	
Capítulo XIII	
RELACIONES DE HERBIVORIA ENTRE PAPILIONIDOS (LEPIDOPTERA) Y ESPECIES DE ARISTOLOCHIA (ARISTOLOCHIACEAE)	477
<i>Giovanny Fagua González, Natalia Ruiz Rodgers</i>	

AGRADECIMIENTOS

Los editores expresan sus agradecimientos a las siguientes personas e instituciones:

-A nuestros colegas participantes como autores de capítulo, por su entusiasmo, paciencia y gran disposición para compartir con los lectores su experiencia y años de estudio dedicados al conocimiento de los insectos colombianos.

-A los entomólogos: *Philip Ward* de la Universidad de California (USA), *Charles Michener*, de la Universidad de Kansas (USA), *Fermín Martín Piera* del Museo Nacional de Historia Natural de Madrid (España) y *Abraham Willink* de la Universidad Nacional de Tucumán (Argentina), por sus valiosos comentarios, críticas y recomendaciones a las primeras versiones que estructuran cada uno de los capítulos expuestos; a *David Pearson* de la Universidad del Estado de Arizona (USA), *Miguel Ángel Morón* del Instituto de Ecología (México) y *Jack Schuster* de la Universidad del Valle de Guatemala (Guatemala) por su acercamiento e interés en la evolución de los estudios ecológicos y sistemáticos de los insectos colombianos, especialmente en grupos como Cicindélidos, Melolóntidos y escarabajos-pasálidos.

-A los doctores *Orlando Vargas* y *Angela Umaña*, directores saliente y entrante (1994-1995), respectivamente, del Departamento de Biología de la Pontificia Universidad Javeriana, por su gran interés, apoyo y colaboración en la gestión de coordinación para la edición e impresión del libro.

-A los doctores *Selma Marken*, directora del Centro Editorial Javeriano y *Santiago Díaz*, Director de Publicaciones de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas y Naturales y

Carlos Corredor, Decano Académico de la Facultad de Ciencias de la Universidad Javeriana, por sus efectivas gestiones, que permitieron un trabajo muy bien planificado, ejemplo de coordinación interinstitucional, cuyo producto es la presente obra.

-A las universidades Nacional, Javeriana y a la Academia de Ciencias Exactas y Naturales.

PRESENTACIÓN

UNA de las más interesantes propuestas de formas de vida en la naturaleza es la de los artrópodos. El tema artropodiano se ha expresado en multitud de ambientes, desde las profundidades marinas hasta las nieves perpetuas y desde los remotos tiempos del precámbrico superior hasta hoy. A lo largo de su rica historia, grandes grupos de artrópodos han entrado en escena, apareciendo y desapareciendo a la par que continentes a la deriva y furtivos meteoros.

Los insectos constituyen la manifestación artropodiana más conspicua en el mundo terrestre. Un gran número de especies descritas y una infinidad sin describir, han invadido los ambientes terrestres y en menor medida los acuáticos. Cualquier área de la biología y otras pueden verse beneficiada por las lecciones que brindan las casi infinitas estrategias que los insectos poseen para resolver los problemas de sobrevivencia y reproducción. Importantes aspectos de nuestras economías penden directa o indirectamente de las oleadas de insectos que pueden diezmar cosechas u oscurecer la felicidad humana. El asombroso estudio de los insectos se convierte en una área no sólo de interés práctico sino de investigación.

El planeta está poblado de insectos. Probablemente una futura generación, menos chauvinista que las nuestras, llame a esta era no la de los mamíferos, sino la de los insectos. Aun tomando las estimaciones más conservadoras, los insectos sobrepasan en número de especies al resto de seres vivos juntos. Cuando se exploren mejor las fronteras físicas casi desconocidas —como las copas de los árboles— estas estimaciones pueden tomar figuras sorprendentes que conviertan la ficción en asombro.

Como de otras formas de vida, los trópicos son la cuna de multiplicidad de especies y formas de vida. La sorpresa que siempre acompañó a intrépidos exploradores—Darwin, Wallace, Bates, María Murillo, Richter— siempre nos acompañará cuando recorramos cualquier sendero en la montaña o cualquier sinuoso rastrojo en el corazón de la selva. La hojarasca, la rama caída, el envés de la hoja, la abrupta corteza, las multicoloras flores: cualquiera de estos lugares es la morada o punto de tránsito de cualquiera de los hexápodos de la selva tropical.

La región neotropical alberga una fauna abundante y particular debido a su rico mosaico de climas, suelos, fisiografía e historia geológica, y aunque guarda rasgos que contribuyan a su identidad y homogeneidad, posee enclaves ricos en elementos endémicos y con ensamblajes de faunas únicas como el Chocó biogeográfico, la cuenca Amazónica, las pampas y los Andes.

Un país que representa en escala la complejidad de esta región es Colombia. Además de su heterogeneidad paisajística, Colombia tiene la particularidad de unir dos mundos, el norte y el sur. El neotrópico ha sido desigualmente estudiado en su legado biótico. La proximidad de Centroamérica a los Estados Unidos—país aceptablemente inventariado— ha beneficiado a la región como lo demuestran multitud de monografías, revisiones y catálogos cuyos límites geográficos siempre se inician en el neártico y acaban—algunas veces sin razón— en Panamá. La fauna relativamente endémica y menos compleja del Caribe presenta un cuadro aceptable para esta subregión.

En Suramérica, Brasil, y los países patagónicos, gracias a una rica tradición de naturalistas y biólogos desde comienzos de siglo, posee la fauna de insectos mejor conocida del subcontinente. Aunque Colombia y sus países vecinos tengan ricas faunas, carecen de una adecuada comprensión. La mayoría de especies de insectos en Colombia son virtualmente desconocidos. Si añadimos a esto la acelerada destrucción de hábitats, es probable que gran proporción de nuestros recur-

sos entomológicos estén simplemente desapareciendo ante nuestros ojos sin nombrarse.

Colombia ha tenido algunos entomólogos pioneros que han sentado las bases para la comprensión de algunos taxones, como el Hno. Apolinar María, Leopoldo Richter, Luis María Murillo y otros diseminados a todo lo largo de la geografía e historia del país. Sin embargo, con excepción de las entomologías económica y médica, los estudios básicos de insectos eran raros y esporádicos hasta hace unas décadas.

Los tiempos cambian. Ante las puertas del siglo XXI, el reto del estudio, comprensión y admiración por los insectos no es de un puñado de afortunados o ilusos. Jóvenes generaciones de profesores y estudiantes buscan en los insectos las herramientas de su quehacer en biología.

Este impulso ha gestado este libro. Hasta donde se conoce, es la primera contribución en forma de compilaciones en entomología básica en el país. La misma naturaleza de las contribuciones es un reflejo de las diferentes tareas de los colegas con grupos particulares de insectos. Andrade inicia el volumen con un esbozo histórico de esta disciplina en Colombia, esbozo que aspira ser un núcleo en crecimiento para una futura historia de la entomología colombiana.

A continuación, Amat y Miranda presentan una perspectiva sobre Biodiversidad y Conservación en el ámbito de la entomología nacional. La excesiva destrucción o alteración de nuestros paisajes y recursos urge programas sólidos de protección y monitoreos de ambientes claves con bioindicadores adecuados.

Rojas y Zúñiga ofrecen aspectos bioecológicos de las moscas de mayo—Ephemeroptera— de las cuencas de algunos ríos del Valle del Cauca (capítulo XII). El poco conocido orden de las moscas escorpión—Mecoptera— constituye el capítulo III de Flórez.

En el orden de los coleópteros se tratan las tendencias de distribución geográfica y altitudinal de las especies de escarabajos-pasálidos (Amat y Reyes-Castillo, capítulo IV). Escobar y Medina, capítulo V, exponen generalidades de comportamiento, clasificación y distribución de los escarabajos-coprófagos, con énfasis en la familia Scarabaeidae.

Amarillo y Andrade proponen, en el capítulo VI, claves ilustradas para las mariposas —las «Rhopalocera», en el sentido tradicional— y las familias grandes de polillas —Heterocera—. Un caso de estudio regional de las mariposas de alta motaña en la Cordillera Oriental colombiana, con la inclusión de los géneros y especies más importantes en estos ambientes comprende el capítulo VII de Amat y Andrade. Dentro de los lepidópteros, finalmente Fagua y Ruíz (capítulo XIII) estudian aspectos de interacción insecto-planta, con base en hábitos de oviposición y relaciones de herbivoría entre mariposas papilionidas y plantas del género *Aristolochia*.

En el orden Hymenoptera, Nates (capítulo VIII) revisa el estado del conocimiento de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) para la región neotropical con énfasis en Colombia, incluyendo claves para géneros y subgéneros de la región. La biología y sistemática de las avispa sociales (Vespidae: Polistinae) de Colombia, acompañada de reseñas genéricas para la región tropical conforma el capítulo IX de Cubillos y Sarmiento. Fernández, Palacio, MacKay y MacKay (capítulo X) relacionan la fauna de hormigas del país con claves para subfamilias y el listado de las especies conocidas. Chacón, Baena, Bustos, Aldana, Aldana y Gamboa ofrecen un interesante estudio regional de la myrmecofauna del Valle del Cauca.

Estos capítulos representan una pequeña fracción de los grupos de insectos del país. Hay grandes ausente como termitas, saltamontes, libélulas, chinches, moscas, cigarras, parasitoideos y tantos otros, pero esta obra —con todo y sus limitaciones— pretende introducirnos a un mundo interesante, sorprendente y fértil para nuestra imaginación. Esperamos que este libro —que con optimismo denominamos volumen I—

sea el primero de una serie que refleje un progresivo trabajo de biólogos nacionales y extranjeros, interesados total o parcialmente en el conocimiento de la entomofauna colombiana. Queda la invitación para hacer realidad futuros volúmenes.

Los editores

Capítulo I
APUNTES PARA UNA HISTORIA DE LA
ENTOMOLOGÍA EN COLOMBIA

M. GONZALO ANDRADE-C.
Instituto de Ciencias Naturales.
Universidad Nacional de Colombia.
Apartado 7495, Santafé de Bogotá, D.C. Colombia.

RESUMEN

SE PRESENTA una revisión preliminar sobre la historia de la Entomología en Colombia, enfocando el tema desde el punto de vista bibliográfico y siguiendo una secuencia cronológica.

ABSTRACT

A preliminary revision on the history of Entomology in Colombia is presented herein.

El interés inicial en la Historia de la Entomología se debe a las frecuentes y recordadas conversaciones mantenidas con el profesor Roberto Jaramillo M., Botánico del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, quien ha trabajado por más de 50 años en el conocimiento de la Botánica y ha hecho algunas contribuciones a la colección de insectos del ICN-MHN, desde sus primeras salidas de campo con Leopoldo Richter hasta nuestros días. Además con los profesores Isabel S. de Arévalo y Rubén Restrepo M., profesores del ICN-MHN, quienes han trabajado durante muchos años en el

buen conocimiento de la entomología colombiana y en la formación de muchas de las personas que hoy laboramos en este campo.

Las informaciones obtenidas de una primera compilación de la literatura entomológica publicada en el país (Sanabria de Arévalo, 1980), unidas a datos obtenidos en los últimos años, gracias en gran medida a la generosidad, paciencia y estímulo de numerosos amigos y colegas, constituyen un pequeño bagaje de fuentes históricas, que ahora se sintetizan.

Este trabajo es principalmente de índole historiográfica; la labor analítica e interpretativa se dejará para una segunda ocasión, cuando se disponga de mayores datos.

La transición del período pre-darwiniano hacia el de los colectores y estudiosos especializados se puede datar hacia el año 1865; se prefiere llamarlo «pre-darwiniano», porque es a partir de la publicación del *Origen de las Especies* de Darwin (1859) cuando comienza a cambiar lentamente la actitud de los colectores y estudiosos de insectos. Antes de publicarse el *Systema Naturae* de Linnaeus (1758), las referencias a insectos del Nuevo Mundo se hacían sólo como parte de la descripción del paisaje natural, indicando sus propiedades benéficas o perniciosas, o como «curiosidades» dignas de mención. Es en esta la época (siglos XVII - XVIII) cuando estaba «de moda» entre las clases altas el poseer museos o «gabinetes» de objetos de historia natural.

Después de Linnaeus se producen los grandes viajes exploratorios apoyados por los gobiernos de España, Francia, Inglaterra, en los cuales se reúne gran cantidad de información sobre las diferentes especies encontradas en el mundo; es el período de los grandes sistematizadores y de la progresiva especialización (Lamas, 1980). Después de la publicación de Darwin se trata de explicar la distribución geográfica de las especies y sus variaciones espaciales.

Sigue un período de colectores extranjeros y nacionales, que proveen de material a los especialistas; comienzan los estudios

sobre la incidencia de los insectos en sanidad vegetal, animal y humana, con los primeros trabajos de control de insectos nocivos.

Parece ser que los primeros insectos americanos colectados datan de junio de 1494, cerca de las costas de Cuba, durante el segundo viaje de Cristóbal Colón (Clark, 1952); después aparecieron citas sobre algunos lepidópteros, en relaciones escritas por los antiguos cronistas ibéricos, durante los siglos XVI y XVII. Con excepción de unas pocas especies, principalmente aquellas representadas en el «Códice Florentino» (Sahagún, 1938, 1963) o citadas en la obra de Hernández (1628) y Cobo (1956), es casi imposible establecer su identidad con certeza; así, algunos ejemplares lograron ser extraídos durante el siglo XVII, y llegar a manos de europeos coleccionistas de curiosidades, principalmente alemanes, holandeses e ingleses (George, 1985). Las primeras descripciones con cierto cariz científico comenzaron a aparecer en los magníficos catálogos de Jonston (1653), Blankaart (1690), Petiver (1695-1703) y otros.

A partir de estos trabajos y con mayor regularidad, comienzan a aparecer nuevas obras que dan a conocer las maravillas de los insectos de América Latina y en especial de Colombia, entre las más conocidas, Sloane (1725), Edwards (1743-1751), Ehret (1748-1759), Seligmann (1751-1764), Knorr (1754-1766), Rösel (1761) y Seba (1765); todos estos trabajos poseen una tendencia artística que se sobrepone la científica; sin embargo, en la segunda mitad del siglo XVIII este estado de cosas cambió dramáticamente, gracias a dos eventos de igual importancia: la adecuación por parte de Linnaeus (1758), de su original obra sistema de nomenclatura binomial, efectuada en la décima edición de su «*Systema Nature*», y el inicio de los grandes viajes de exploración auspiciados por las potencias europeas.

Linnaeus examinó personalmente un número muy limitado de insectos y mariposas colombianos; a otras las conoció tan solo por las ilustraciones que realizaron sus antecesores, pero estas carencias fueron rápidamente superadas por sus con-

temporáneos y seguidores, Fabricius y Cramer, los dos más importantes descriptores de insectos de la segunda mitad del siglo XVIII. La grandiosa obra de Cramer (1775-1782), continuada por Stoll (1787-1791), y la gran recopilación efectuada por Fabricius en su «Entomología Systematica...» (1793) y catálogos anteriores, incrementaron significativamente el número de especies conocidas hasta fines del siglo XVIII. Fabricius (1807) inició un importante reordenamiento genérico de los lepidópteros, que se frustró por su muerte un año después, pero dicha tarea fue asumida por Hübner, quien lamentablemente nunca explicó a cabalidad los fundamentos que siguió para proponer un gran número de nombres genéricos. Esto provocó que muchísimos de sus nombres no fueran generalmente aceptados por más de un siglo, lo que produjo innumerables confusiones nomenclaturales; no obstante, años más tarde (1937), publicó Francis Hemming en el primer volumen de la Real Sociedad Entomológica de Londres, el artículo titulado Bibliografía y Sistemática acerca del trabajo entomológico de Jacob Hübner, en el cual solucionó muchas dudas que se tenían acerca de las fechas reales de publicación de las especies descritas por Hübner.

El primer comisionado y a la vez primer zoólogo en la Real Expedición Botánica al Nuevo Reino de Granada, fue Fray Diego García, quien a partir de septiembre de 1793 recorrió durante cerca de seis años los territorios de Cundinamarca, Tolima, Huila, parte de Caquetá, Santander, Magdalena, Córdoba y Cesar. El comisionado tenía instrucciones muy precisas en cuanto a su trabajo, que a la vez ratificaban los objetivos de la Expedición; debía explorar el terreno e inspeccionar las producciones naturales realizando listas de los principales árboles; y preparando esqueletos para el herbario debía recoger además piedras, cristales y otras muestras minerales. En cuanto a zoología, debía registrar la existencia de cuadrúpedos, aves, insectos, caracoles, peces y reptiles, prestando especial atención a aquellos que por su singularidad merecieran ser remitidos a los gabinetes reales. (Díaz-Piedrahita, 1993)

Lamentablemente, la mayor parte de la información zoológica obtenida por las grandes expediciones de Ruiz y Pavón (Steele, 1964) en Nueva Granada, Perú y Chile; Mutis (Steele, 1964; Estrella, 1985) en Nueva Granada y de Malaspina (Sotos, 1982) en diversos lugares de Latinoamérica, nunca fue publicada. Así mismo, el ingente material de «curiosidades» reunido por el guayaquileño Pedro Francisco Dávila (Romé de l'Isle, 1767) y adquirido en parte por Carlos III en 1771, para fundar el Gabinete de Historia Natural en Madrid - España (Dusmet, 1919; Steele, 1964), jamás fue estudiado debidamente, (Lamas, 1992).

En la primera mitad del siglo XIX, Humboldt y Bonpland coleccionaron mariposas en Venezuela, Colombia (Quindío), Ecuador, Perú, México y Cuba; estas colecciones fueron estudiadas por Latreille (1809-1817) quien, junto con Godart, preparó el importante artículo «Papillon» para la «Encyclopédie Méthodique» (Latreille & Godart, 1819-1824).

Después de la independencia y cuando el gobierno se estabilizó, una de las primeras preocupaciones del vicepresidente Santander, fue la de organizar la investigación y la cultura en el nuevo Estado. Mediante decreto firmado el 22 de julio de 1823 se conformó la que se ha conocido como «Misión Zea», empresa cuya finalidad era la de contratar científicos europeos cuya tarea era establecer en el país un Museo de Ciencias Naturales, una Escuela de Minas y organizar las cátedras de mineralogía, geología, química general y aplicada, anatomía comparada, zoología, botánica, agricultura, dibujo, matemáticas, física y astronomía. La meta de la misión no era la de promover una nueva expedición al estilo de la de Mutis, sino la de establecer un instituto similar al existente en Francia, que debería contar con el respectivo gabinete de historia natural y con un jardín botánico que sirviera como centro de investigación y aula para la docencia a través de las diferentes cátedras.

En mayo de 1822 se firmaron los contratos con Boussingault y Roulin (químico y médico respectivamente), Bourdon y Goudot (preparadores y taxidermistas entrenados en el Museo

de Historia Natural de París) y Rivero, químico y mineralogista. Estos contratos preveían la adquisición de una biblioteca especializada en ciencias naturales, de los instrumentos necesarios para adelantar las tareas docentes e investigativas y de la dotación del laboratorio de química.

Por iniciativa del mismo general Santander, el 1 de diciembre de 1826 se creó la Academia Nacional de Colombia, cuya meta era la de desarrollar las ciencias y las artes en la naciente república y colaborar con el Museo y la Universidad Central, antecesora de la actual Universidad Nacional. La Academia y la Universidad iniciaron labores luego de una solemne instalación. Debido a las conmociones políticas la Academia no prosperó debidamente. (Díaz-Piedrahita, 1993).

Hacia la mitad del siglo XIX se produce una reforma universitaria con la cual se establece el Instituto de Ciencias Naturales, Físicas y Matemáticas a cuyo cuidado quedan el observatorio Astronómico, el Jardín Botánico, el Laboratorio Químico Nacional y el Museo de Historia Natural de Bogotá. En 1857 se funda por tercera vez la Academia Nacional, esta vez por iniciativa del Liceo Granadino; tenía por objeto consagrar sus esfuerzos a la propagación y desarrollo de las ciencias, bellas artes, literatura, trabajos industriales, y muy especialmente a la creación de nuestra historia y estudio de la lengua nacional.

La Ley 18 del 24 de abril de 1865 crea el Instituto Nacional de Ciencias y Artes al cual quedan adscritos el Museo, con colecciones de momias, insectos, mamíferos, peces, reptiles y aves, la Biblioteca Nacional, la sala de Mineralogía, el Gabinete de Historia Natural, la galería de pintura y la de monumentos patrios. Igualmente le pertenecen el Observatorio Astronómico y el Jardín Botánico, (Díaz-Piedrahita, 1993).

Entre 1848 y 1859, el inglés Henry Walter Bates, permaneció 11 años en la Amazonia colombiana y brasilera, dedicado a recolectar insectos y otros animales, y a estudiar sus hábitos y distribución geográfica. Al considerar que había terminado su labor primaria en el grupo de los insectos, vendió sus colecciones a Godman, un próspero naturalista aficionado

quien años después redactaría la monumental «Biología Centrali-Americana», en colaboración con Salvin, uno de los primeros aportes al conocimiento detallado de los insectos colombianos que se conocen. Este trabajo despertó el interés de grandes entomólogos extranjeros por nuestro país, como es el caso del naturalista y entomólogo alemán Antonio Fassl (1908-1912), quien realizó uno de los trabajos más extensos sobre mariposas y polillas colombianas, recorriendo de una manera amplia el territorio nacional, y haciendo descubrimientos de nuevas especies que fueron descritas en revistas alemanas.

El evento más significativo para la lepidopterología neotropical en la primera mitad del siglo XX fue, sin duda, la publicación de la monumental obra de «Los Macrolepidópteros del Mundo», dirigida por el entomólogo alemán Adalbert Seitz; esta grandiosa obra que ofrece un tratamiento enciclopédico y conciso de todas las especies de «macrolepidópteros» del mundo, confía el tratamiento taxonómico de cada grupo a los más reputados expertos disponibles. Entre 1906 y 1944 aparecieron 16 volúmenes (más cuatro suplementos) que enumeraron gran parte de la fauna lepidopterológica del orbe. Los volúmenes 5-8 corresponden a la fauna americana (neártica y neotropical), que no llegó a completarse, al quedar truncos los volúmenes 7 y 8. El volumen 5 incluyó las mariposas diurnas, cuya versión original (en alemán y francés) vio la luz entre 1906 y 1924. Posteriormente se editó una versión en inglés y otra en francés.

No obstante, entre los años de 1904 y 1927 el Hermano Apolinar María (Nicolas Seiler F. S. C.), nacido en la aldea Remelfing, Lorena, el 5 de noviembre de 1867, es decir «tres años antes de la guerra Franco-Purisiana del 70, en uno de los territorios de la vieja disputa galo-alemana de Re-Melfing, zona Francesa del Mosella (Alsacia-Lorena)». La infancia del Padre transcurrió en medio del campo, estudiando y ayudando a sus padres en las faenas agrícolas. Ingresa al noviciado de Thillois, cerca a Reims, y viste el hábito del Instituto de los hermanos de las Escuelas Cristianas en 1884. A finales de 1903, el ministro jacobino Emilio Combes (1835-1921), quien buscaba por todos los medios la separación de la Iglesia y el Estado,

consigue de las cámaras francesas la aprobación de la ley que prohíbe a los religiosos vestir sotana y vivir en comunidad. Frente a esta situación, el hermano Apolinar busca el exilio voluntario, ya que para él como para diez mil hermanos se presenta este dilema: O dejar el hábito religioso y la vida en comunidad, o tomar el camino del destierro. No vacila un momento el santo religioso y a principios de 1904, en compañía de diez compañeros de exilio, se embarca rumbo a las playas de Colombia.

Desciende del buque León XIII en la costa del Caribe y, en Puerto Colombia, emprende su viaje en barco de vapor por el río grande de la Magdalena hasta el Puerto de Honda; para seguir su viaje por el camino de Guaduas que lo llevaría a Bogotá.

Establecido en Bogotá, se encargó de la dirección del Instituto de La Salle hasta 1910. Es una época de grandes dificultades que exigen del hermano total dedicación. No obstante, aprovecha cualquier momento de descanso para buscar en la sabana y sus alrededores plantas, animales, minerales o fósiles para la colección que se ha propuesto organizar y que ya había comenzado cuando, al iniciar su viaje por tierras colombianas, atrapó una cucaracha (*Periplaneta australaside*), primer ejemplar del Museo del Instituto de La Salle.

Al celebrarse las festividades del primer grito de independencia, el 20 de julio de 1910, inaugura el Museo, en el segundo piso de la Escuela de San Víctor, en la calle 11 de Bogotá.

En 1912 fundó la Sociedad de Ciencias Naturales, y el 1 de febrero de 1913 aparece el primer número del «Boletín de La Salle», nombre que conserva hasta 1919, cuando se convierte en «Boletín de La Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales». Esta publicación alcanzaría 110 números. En este Boletín se publicaron excelentes y novedosas investigaciones científicas que contagiaron el interés por las Ciencias en Colombia, mientras que en el extranjero querían conocer nuestras riquezas naturales. El hermano escribe sobre mineralogía, zoología, botánica o medicina, pero le dedica la mayor atención a la

entomología; se le considera el padre de la Lepidopterología en Colombia, pues dedicó gran parte de su vida a realizar la colección más grande de mariposas en esa época, la cual incluía 17.235 especímenes. Publicó 75 contribuciones a las mariposas colombianas para lo cual contó con el apoyo de renombrados estudiosos como Oberthür, Fassl, Schaus, Dyar y D'Almeida. Entre 1913 y 1942 el hermano Apolinar describe 42 taxa de mariposas. Recoge el vocabulario de términos vulgares en la Historia Natural Colombiana, y llega a publicar 2519 nombres, y un fichero con 24.500 nombres identificados científicamente. Ambos trabajos desaparecieron en el incendio del 10 de abril de 1948 junto con más de cien mil ejemplares del museo (López, 1989).

Entre los años de 1924 y 1932 aparecen algunas contribuciones de entomólogos extranjeros como son: Hering & Hopp (1929) quienes escriben sobre las mariposas del Chocó; Talbot (1932) con su informe sobre los Lepidoptera colectados por Salt en el norte de Colombia.

Jordan, en 1913, escribe sobre los Acraeinae neotropicales; este es el trabajo más completo que se tiene hasta el momento y sirve como base para cualquier trabajo de tipo sistemático.

A fines de 1928 llegaba por primera vez a Antioquia, Luis María Murillo como entomólogo del Departamento Nacional de Agricultura y con el objeto de estudiar las plagas de los cafetales, este joven bachiller, armado de sólidos estudios secundarios iniciados bajo la dirección del padre Julio Caicedo. La ciencia del bachiller-entomólogo era, sin embargo, exclusivamente teórica en biología y, por otra parte, procedía obras exóticas, salvo de algunas lecciones de don Andrés Posada Arango y del autor de los «Cuadros de la Naturaleza», don Joaquín Antonio Uribe. También había recibido lecciones de don Ricardo Lleras Codazzi, de don Santiago Cortés y del Hermano Apolinar María.

Con ese bagaje de conocimientos y en compañía de Ramón Mejía Franco, quien entonces iniciaba su brillante carrera científica por los campos de la fitopatología, y de varios

cultivadores de café, llegó al municipio cafetero de Fredonia el joven investigador, que nunca antes se había adentrado por tales labranzas. Así caminaba ahora el comisionado del Ministerio, con sus acompañantes, por entre largas calles de arbustos de fresco verdor, abombados en umbela, embellecidos por la albura de sus inflorescencias y el carmin de sus cerezas maduras y sombreados por árboles altos. Debió de presumir que aquello era una plantación de café, pero no se hubiera atrevido a asegurarlo. Afortunadamente el agrónomo puso término a su incertidumbre cuando le dijo: —«Mire, doctor; aquí tiene un buen caso de la plaga»—, y los demás acompañantes principiaron a enseñarle depredaciones e insectos y a contarle un proceso biológico que, para ser científico, solo le faltaba el vocabulario adecuado...

De este modo conoció nuestro entomólogo las primeras matas de café y recibió la primera lección práctica de entomología económica. Fue trascendental circunstancia para él, descubrir que la naturaleza es el libro más completo de sabiduría, y el campesino uno de sus principales intérpretes. Había hallado lo que sería para el resto de su vida, el Alma Mater, su Universidad.

No dejaría de ser cómica esta historia, si aquella época no hubiera sido de pobreza en el país para todo cuanto se relacionaba con las ciencias, particularmente las biológicas, las agronómicas y mucho más aquellas especializaciones aún desconocidas en nuestro ambiente cultural de entonces, como la entomología. El gobierno entregó la incipiente sección de sanidad vegetal al joven bachiller, no para que realizara obra eficiente, sino como modesta ayuda a su esfuerzo personal que más tarde podría ser aprovechable. Sus funciones se iniciaron el 19 de octubre de 1927 y su misión permanente ha sido estudiar, estudiar en el libro de la Naturaleza y en todo los libros, que no hay ventana que no conduzca a la obra de la Creación.

La modesta sección de Sanidad Vegetal dió, pues, principio a sus labores, con un empleado-estudiante, que figuraba en la nómina con el pomposo título de «Agrónomo Ayudante», una

máquina de escribir, un escritorio y una silla, que trató de dar a su organización una base duradera utilizable en mejores épocas. La dividió en tres departamentos, : botánica, fitopatología y entomología, tomó solamente el comando del último y procuró que para los otros dos se nombraran personas que ofrecieran las mejores capacidades. El ministro José Antonio Montalvo supo responder a sus insinuaciones y, como consecuencia, bien pronto fueron elegidos el ilustre botánico Pérez Arbeláez, graduado en la Universidad de Munich, y el agrónomo Antonio Miranda, de la clásica escuela agrícola de Gembloux, para las respectivas jefaturas de los departamentos de botánica y de fitopatología.

Más tarde la sección de Sanidad Vegetal se transformó en una institución de gran envergadura dentro de la Ciudad Universitaria, y fue, durante su cortísima vida, modelo de consagración y de eficiencia. La formaban el Instituto de Biología del Ministerio de la Economía y el de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional. Los departamentos de botánica, fitopatología y entomología continuaban con el espíritu y orientación de la primitiva organización.

Los institutos de Biología y de Ciencias Naturales vinieron a ser una sola cosa, no por decreto u ordenanza alguna, sino por una especie de *modus faciendi* de los funcionarios de las dos organizaciones, de las que el padre Enrique Pérez Arbeláez era el principal propulsor, y quien, desde 1927 había iniciado gestiones para lograr este propósito. Al tiempo, logró ver creado el 30 de octubre de 1936 el Departamento de Botánica en la Universidad Nacional, ente que en pocos años se transformaría en el Instituto de Ciencias Naturales.

El Instituto de Ciencias Naturales fue sorpresivamente sacado de la Ciudad Universitaria con su personal, sus laboratorios, sus colecciones y su prestigio, para la inhospitalaria granja de «La Picota», por solicitud del rector de la Universidad Nacional Dr. Luis López de Mesa, quien se vió enfrentado a tal determinación, porque el edificio levantado por el padre Pérez Arbeláez para las ciencias naturales se requería para alojamiento de una facultad.

El 30 de octubre de 1936 se funda el Departamento de Botánica en la Universidad Nacional y en 1938 se adscribe el Museo de Ciencias Naturales y según el Acuerdo 5 de 1939, cambia el nombre de Departamento de Botánica a Instituto de Botánica, tal como había sido propuesto en 1936. El Acuerdo No. 128 de 1940 crea el Instituto de Ciencias Naturales con base en el Instituto Botánico; al cambio de denominación se añade la creación de secciones de botánica, ornitología y entomología.

El despertar entomológico, se canalizó en Colombia, en dos grandes vertientes. La una, en el campo educativo con Francisco Luis Gallego, como líder indiscutible del grupo docente y la otra en el campo de la ciencia aplicada con Luis María Murillo.

La historia de la Entomología Económica en Colombia, gira alrededor de Gallego y Murillo, figuras cimeras que al dar en su época lo mejor de sus capacidades propiciaron el afloramiento de vigorosas personalidades del presente (Valenzuela, 1973). Hay que consagrar con estos dos nombres, los de Belisario Lozada y Francisco Otoya, Vicente Velasco Llanos y Adriano Cabal, Leopoldo Richter, Adalberto Figueroa, Carlos Marín, Nelson Delgado y Rafael González Mendoza, y los extranjeros Edward A. Chapin, Charles Bellou, Paul Rene Roba, Karl Knot, Robert F. Ruppel, Robert Hunter, quienes prestaron invaluable servicios a la Entomología Económica de Colombia.

La paciente labor de recolección, montaje, preservación e identificación de insectos, fue el primer gran aporte que los entomólogos de antaño dieron a la Entomología Económica del país y que los actuales han seguido enriqueciendo. Resultado de lo anterior es el Catálogo de Insectos de Colombia del que actualmente se dispone por iniciativa del Programa Nacional de Entomología del ICA. Hacia 1937 Murillo realiza un estudio sobre *Sacadodes pyralis* y entre los años de 1961 a 1962, los entomólogos del IFA, Rafael León Gracia e Iván Jiménez aportan datos sobre el ciclo biológico de *Anthonomus grandis*. El profesor Gallego llenará desde su cátedra universitaria, el gran vacío sobre tan importante capítulo de la Entomología en Colombia, al presentar en 1946, el primer «Catálogo de insectos

determinados del orden Lepidoptera existentes en la sección de entomología de la Facultad Nacional de Agronomía-Medellín», que registra muchas especies de insectos para las cordilleras Occidental y Central.

Leopoldo Richter, (1896-1984), nace el 14 de febrero de 1896 en Gross-Auheim, Alemania; su infancia y juventud transcurren en Lahr, una pequeña ciudad de la Selva Negra. Desde pequeño Richter se acostumbra a dar largos paseos por el bosque y a tomar apuntes de las diferentes especies vegetales y animales que llaman su atención. Colecciona plantas que en la casa compara con las láminas de las obras botánicas, pero sobre todo insectos, como cucarrones y mariposas, que le interesan por sus llamativos colores. En esos años aprende a observar la naturaleza: «Por mi vida pasa una línea ininterrumpida, desde los primeros años hasta hoy: mi amor por la selva».

La época escolar despierta en él nuevas inquietudes. Aprende a apreciar a los autores clásicos y desarrolla un interés, que se mantendrá a lo largo de toda su vida, por la geometría y en especial por las matemáticas, disciplina que más tarde estudiaría en Praga.

Al estallar la Primera Guerra Mundial Richter tiene dieciocho años y se ve obligado a alistarse: «A pesar de que estaba siempre en primera línea, mis capacidades adquiridas en la selva me servirían para sobrevivir en la guerra de trincheras, sin haber tenido que matar a un solo hombre. Este es mi mejor recuerdo de aquella guerra...» En 1916 fue herido en la batalla del Somme y dado de baja del servicio militar.

En 1925 participa en un curso de verano en Ginebra, dictado por Le Corbusier, en el que se trabajaban formas de expresión abstracta. En 1927, interesado en la flora y la fauna tropical, viaja a Venezuela; un año más tarde regresa a Alemania para emigrar poco tiempo después al Brasil, e instalarse en Itapiranga donde se desempeña como consejero de colonos alemanes. Hace amistad con el padre jesuita Pio Bock, eminente entomólogo del Gimnasio Anchieta de Porto Alegre, quien llama su atención sobre un grupo de insectos —los membrácidos— a cuyo estudio se dedicaría más tarde.

En 1935 se traslada a Colombia. Inicialmente se interesa, a título personal, por la vida silvestre en la región ubicada entre el alto Opón y el Carare, y más tarde, en 1939, se vincula al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, donde permanece por espacio de 23 años, realizando una importante labor como entomólogo. A partir de 1940 publica por entregas el Catálogo de los membrácidos de Colombia, ilustrado con hermosos dibujos en los cuales une la aguda observación del científico con la destreza del artista. Más tarde, con motivo de la exhibición de sus acuarelas y dibujos originales, Richter explicaría así su afición por dichos insectos:

Durante veinte años de mi vida me dediqué al estudio de estos insectos que me fascinaron porque las formas de su apéndice pronotal no obedecen a fin alguno, sino que parecen ser producto de su alegría creadora... Puse especial esmero en dibujar y pintar estos insectos, de modo que no sólo fueran científicamente exactos, sino también impecables desde el punto de vista artístico, para así aprender yo mismo y a la vez hacer conocer una belleza en la que generalmente nadie se fija.

En sus manuscritos, en alemán, destaca con mayor nitidez las dos vertientes que lo caracterizaban, la artística y la científica, lo mismo que la vasta colección de dibujos ilustrativos de las especies de membrácidos y de la diversidad de formas del apéndice pronotal de los membrácidos. El lenguaje gráfico le resultaba muchas veces más transparente y preciso para representar la plasticidad de las formas orgánicas, ya que en su trabajo biológico le interesaba más aprehender el organismo en sí que los fenómenos puntuales. Por la misma razón, no le satisfacía limitarse a dirimir problemas clasificatorios o taxonómicos, a no ser que en el intento de resolverlos, surgieran luces que permitieran visualizar y captar relaciones biológicas más profundas. Fue lo que ocurrió cuando descubrió que la clasificación existente de los membrácidos, basada en las diversas configuraciones del apéndice pronotal, conducía al establecimiento de agrupaciones arbitrarias que no reflejan las relaciones naturales y menos aún las especies biológicamente definidas.

Hayward publica en 1947 un catálogo de los Hesperidae de Colombia; este es el único trabajo que se conoce hasta hoy en día sobre esta familia y para Colombia, en él se da a conocer un listado muy completo de cada una de las especies con su respectiva sinonimia, localidad típica y lugar en donde se encuentra depositado el ejemplar tipo.

Hacia 1962 Hernán Alcaráz publica un trabajo largamente esperado sobre las principales plagas del algodón en Colombia. En 1967, Antonio Beltrán Rincón hace un aporte igualmente valioso, al publicar un folleto ricamente ilustrado sobre las principales plagas del arroz, bajo los auspicios de la Federación Nacional de Arroceros.

A finales de la época de los sesenta surgen numerosas empresas de explotación de árboles maderables que se ven abocadas a problemas entomológicos. En este nuevo frente de acción, los entomólogos colombianos tienen un reto ya planteado. Alex Bustillo, Lucrecio Lara, Raúl Vélez Angel, Lázaro Posada, Alfredo Saldarriaga, constituyen el grupo de vanguardia en el campo de la entomología forestal. A ellos se debe el conocimiento básico sobre los gusanos defoliadores *Glena bisulca* y *Catoria unipennaria*, el gusano medidor *Oxydia trichi*, el gusano rojo peludo *Lichnoptera gulo*, el gusano canasta *Oiketicus kirbi*.

El 8 de enero de 1971, el Agrónomo Benigno Lozano, envía cartas a muchos colegas, exponiéndoles la necesidad de construir la Sociedad Entomológica; al finalizar el VI Congreso de Ingenieros Agrónomos en la ciudad de Medellín, se reunieron Hernán Alcaráz, Adalberto Figueroa, Raúl Vélez, Teodoro Daza, Benigno Lozano, Alfredo Saldarriaga, Hugo Calvache y Germán Valenzuela, quienes nombraron una Junta Directiva provisional para que se encargara de organizar la Sociedad y una primera Asamblea General en un futuro inmediato; la junta provisional quedó integrada así: Presidente Hernán Alcaráz, Vicepresidente Adalberto Figueroa, Secretario Germán O. Valenzuela, Tesorero Jorge Menocal y Vocal principal Darío Galindo. La Junta así constituida, comenzó a trabajar desde

Bogotá, pero múltiples inconvenientes para organizar una Sociedad a escala nacional, la llevaron al desfallecimiento. Por varias razones, Adalberto Figueroa, Jorge Menocal y Darío Galindo, dejaron de actuar prácticamente desde las etapas iniciales. Lo que quedaba de esa Junta, es decir, el Presidente y el Secretario, tuvieron que recurrir a Antonio Beltrán e Isabel Sanabria de Arévalo para que en un acto de fe profesional, aceptaran la Vicepresidencia y la Tesorería de la Sociedad, respectivamente (Valenzuela, 1973).

Y fue así como en Bogotá durante los días 24 y 25 de mayo de 1973 se celebró el Primer Congreso de Entomología, el cual aún se continúa celebrando anualmente en diferentes ciudades de Colombia hasta hoy, 1995, la versión XXII. Vale la pena destacar a los presidentes que ha tenido la Sociedad; ellos son: Hernán Alcaráz V. (1973-1974), César Cardona M. (1974-1977), Germán Barrera W. (1977-1978), Juan D. Raigosa B. (1978-1981) Roberto Gómez A. (1981-1982), Aristóbulo López A. (1982 hasta la fecha).

En 1973, Carvajalino elabora un catálogo sobre los ropaloceros del municipio de San Antonio de Tena, Cundinamarca; este un trabajo puramente taxonómico y no sistemático. El Doctor Ernesto Osorno-Mesa (1904-1976), médico, parasitólogo y entomólogo, ha sido considerado el fundador de los estudios en entomología médica en Colombia, terminó sus estudios en 1927 en la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia e ingresó como Interno al Hospital San José, donde laboró por espacio de dos años. Su temprano interés por las ciencias naturales y la Medicina Tropical hizo que en 1926 fuera elegido miembro de la Sociedad de Medicina Tropical y de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales. En su tesis de grado para optar al doctorado en Medicina y Cirugía, hace referencia a algunos artrópodos encontrados y determinados por él en el Municipio de Bolívar (Valle); esta fue una de sus primeras contribuciones al estudio de los artrópodos que afectan la salud humana en nuestro país. Desde entonces todo el empeño y la capacidad a lo largo de su meritoria existencia, estuvieron dedicados a la investiga-

ción y a la enseñanza en el campo de los vectores de enfermedades metaxénicas del hombre y los animales.

El profesor Osorno fue el fundador de la cátedra de Entomología en la Facultad de Medicina de la Universidad Javeriana en Bogotá, al frente de la cual estuvo de 1944 a 1967, y profesor de Biología y Parasitología en la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá, desde 1951 hasta 1963. Su labor en la enseñanza de la Parasitología y la Entomología Médica fue una de sus contribuciones más fecundas al desarrollo del conocimiento de los insectos vectores de enfermedades en Colombia. Como buen maestro que era, consideraba que se podía hacer buena investigación sin docencia pero que no se podía concebir a un buen docente que no realizará investigación.

En el año de 1964 ingresó como Jefe del Subgrupo de Entomología al Instituto Nacional de Salud, y entonces decidió que era necesario hacer un estudio de la fauna de flebotómicos, *Lutzomyia* (Diptera-Psychodidae) de Colombia, grupo de insectos de importancia en la transmisión de Leishmaniasis cutánea y visceral y Bartonellosis.

Fue galardonado con la «Medalla Cívica de Mérito Asistencial Jorge Bejarano», con el Premio «Karl von Linne» de Entomología de la Fundación Camilo Mutis Daza, 1968, y el Premio Caldas de Ciencias de 1972.

El profesor Osorno se jubiló en el año de 1970, lo cual no significó que abandonara la investigación científica, pues continuó como consejero ad honorem en el subgrupo de Entomología del Instituto Nacional de Salud hasta el día de su muerte. Realizó entre 1932 y 1974, 49 publicaciones sobre entomología médica en Colombia y ecología y taxonomía de los Bombidae, los lagartos del género *Phenacosaurus* y *Leiocephalus*, y realizó el mejor estudio que hasta ahora haya sido hecho acerca de las garrapatas de Colombia, (Morales-Alarcón, 1981).

Los trabajos pioneros de Osorno-Mesa, relacionados con la entomología médica, hoy se continúan en el Instituto de Salud,

en Santafé de Bogotá; en la Universidad del Valle y en la Universidad Nacional.

D'Abbrera en 1984 escribe un libro sobre las mariposas de Suramérica, en donde muestra el tratamiento para algunas especies presentes en Colombia; lastimosamente hay mucha confusión en cuanto a los nombres de las especies, ya que están cambiados algunos nombres específicos.

En la entomología colombiana dedicada a estudios sistemáticos y ecológicos merece destacarse a Helmuth Sturm, quien incansablemente ha estudiado la entomofauna de nuestros páramos. Aunque muchos otros nombres que merecen estar en esta incompleta reseña se nos escapan, estamos viviendo hoy una nueva etapa que será escrita por nuevas generaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- ARÉVALO, S.I. y V.G.O. VALENZUELA, 1978, «Bibliografía entomológica colombiana», Notas Divulgativas No. 11, Universidad Nacional.
- BATES, W. H. 1861, Contributions to an Insects Fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae, Trans. Linn. Soc. Lond., 23:495-566.
- BELLINI, V. A., 1983, Sociedad Colombiana de Entomología Socolen, Edición conmemorativa 1973 - 1983, Papel Tinta Impresores, 33 pp.
- COBO, B., 1956, «Historia del Nuevo Mundo, Libro Noveno, pp 332-374», en: Biblioteca de Autores Españoles desde la Formación del Lenguaje hasta nuestros días, 91, Obras del P. Bernabé Cobo de la Compañía de Jesús, Madrid, Real Academia Española.
- LAMAS, G., 1980, Introducción a la historia de la entomología en el Perú 1, Inicios y período exploratorio Pre-Darwiniano, Rev. per. Ent., 23 (1):17-37
- LINNAEUS, C., 1758, «Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentis, synonymis, locis», Editio Decima, reformata, Holmiae, L. Salvius, 1:(4) 824 pp.
- MORALES-ALARCÓN, A., 1981, In Memoriam Ernesto Osorno Mesa 1904 -1976, Caldasia 13(62):195-201.
- VALENZUELA, V.G.O., 1973, «Reseña histórica de la entomología económica en Colombia», Memorias I Congreso Soc. Col. Ent., Bogotá, 8-35.

STEELE, A.R., 1964, Flowers for the King, The Expeditions of Ruiz and Pavón and the Flora of Perú, Durham, Duke University Press, xv. 378 pp.

Capítulo II
INSECTOS, BIODIVERSIDAD, CONSERVACIÓN:
¿CÓMO MONITOREAR INSECTOS EN
COLOMBIA?

GERMÁN AMAT GARCÍA
Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS)
Departamento de Biología
Pontificia Universidad Javeriana
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
Apartado Aéreo 7495. Santafé de Bogotá.

DANIEL RAFAEL MIRANDA ESQUIVEL
Escuela de Biología
Universidad Industrial de Santander (UIS)
Apartado Aéreo 678. Bucaramanga. Colombia.

AUNQUE hoy gozamos de una literatura exhuberante con referencia a la biodiversidad y aceptamos sus definiciones en torno a las propiedades que tienen los seres de ser variados (Solbrig, 1991; Grombridge, 1992), no hay suficiente claridad en las proyecciones prácticas de este concepto para la entomología; así mismo, se requiere revisar algunos aspectos de orden metodológico y explorar el sentido que en este campo se da a la Conservación, identificada equívocamente con el reconocimiento y uso de «bioindicadores» (Pearson & Cassola, 1992). A partir de tal situación surgen entonces las siguientes preguntas:

- ¿Qué relación tienen la biodiversidad y la conservación dentro de la entomología?
- ¿Cómo se ha caracterizado la entomología colombiana en la «era» de la biodiversidad?
- ¿Cómo se podría asumir una investigación coherente y productiva?

En este ensayo se pretende apenas dar un contexto a la problemática para incentivar el estudio entomológico desde la perspectiva de la crisis de la biodiversidad global.

ALGUNOS ANTECEDENTES

A grandes rasgos, la investigación entomológica más directamente relacionada con lo que hoy entendemos como biodiversidad ha estado ligada a los siguientes factores:

1. Los programas nacionales de inventarios, bajo los cuales se promovieron las tareas taxonómicas y de obtención de listados de especies.

2. La investigación ecológica, cuyo nivel de análisis fue el de comunidad. Particularmente, en Colombia se ejecutaron estudios de caracterización de comunidades de insectos de alta montaña (Rangel & Bernal, 1989). Se aprecia la adopción de variables como abundancia, densidad, constancia, frecuencia, entre otras, introducidas por las escuelas fitosociológicas europeas para la clasificación de comunidades vegetales (Whittaker, 1973). El acceso a una concepción sintética de las comunidades proporcionaba a los entomólogos una medida de la riqueza y por consiguiente daba respuestas acerca de la biodiversidad entomofaunística de algunos ecosistemas, aún desconocidos en su estructura. La gran limitante en estos estudios fue la imposibilidad de tratar los organismos con una alta resolución taxonómica (géneros, especies).

3. La cuantificación de la biodiversidad mediante índices matemáticos y descriptores estadísticos, aspecto que representó el centro focal de la ecología durante muchos años, cuando los hábitats manifestaron los grandes efectos perturbadores y el propósito era comparar comunidades naturales con aquellas modificadas por sistemas de uso antrópico.

Cobraron gran auge los índices de diversidad de Shannon-Weaver y Simpson, además de los índices de asociación, aplicados para el análisis y la delimitación de comunidades.

LA ENTOMOLOGÍA Y LA CRISIS DE LA BIODIVERSIDAD

El sentir de la crisis de la biodiversidad global nació en los terrenos de la entomología con la famosa estimación teórica del número de especies artrópodos existentes en el planeta (Erwin, 1982). Este hecho, aunque dejó en claro el retardo de los científicos en su tarea de inventariar las especies de animales y plantas, reforzó la preocupación por acelerar los programas «nacionales» de inventarios, ya en ejecución en la mayoría de países neotropicales durante la segunda mitad del siglo XX.

Se puede afirmar que la biodiversidad fue entendida en sus inicios como el número estimado de especies de una localidad, región o macrorregión, delimitadas por criterios eco-biogeográficos o bajo el artificio «geopolítico»; esto permitió la calificación de países como de muy alta, alta, media o baja diversidad biológica (Mittermeier, 1987). Frente a los fenómenos de destrucción de hábitats y extinción de especies, la crisis de la biodiversidad envolvió a todas las ciencias del conocimiento y, particularmente, en las ciencias biológicas se identificaron las siguientes prioridades: a) identificar sitios de conservación biológica; b) salvaguardar la biodiversidad y c) restaurar hábitats críticos. Frente a la mencionada crisis, la investigación entomológica involucrada en biodiversidad y conservación sufrió impactantes reacciones (Stork, 1988) y se revistió de las siguientes características:

A) EL INCREMENTO EN LA IDENTIFICACIÓN Y USO DE «BIOINDICADORES»

Si antes se pretendía estudiar vastas comunidades con una compleja composición de especies, la urgencia obligó a reducir el campo de trabajo y a visualizar unas pocas especies con gran fidelidad a sus hábitats y de un conocimiento taxonómico aceptable (Pearson & Cassola, 1992; Amat, 1995).

B) LA VIGENCIA DE LOS MODELOS MATEMÁTICOS

Las primeras ideas sobre diversidad a principio de siglo contemplaban el problema como una situación de área e

historia, asunto que solo dependía del estudio de la geografía y los mecanismos de génesis de las biotas. A principios de la década del cuarenta se formulaban preguntas sobre las proporciones de abundancia entre las diversas especies existentes en una localidad o región. En 1948 Fisher, Corbet y Williams (Ezcurra, 1990) construyeron diagramas en cuyas abscisas se consignaba el número de individuos colectados y en las ordenadas la cantidad de especies de mariposas del archipiélago malayo. Asumiendo que el número de individuos con el que está representada una especie en una muestra es una variable aleatoria, con una media que representa el «potencial biológico» de la especie, Fisher encontró un modelo que describió cómo deberían distribuirse las especies en categorías de abundancia. Si se sumaban las distribuciones estadísticas esperadas por especie, se estimaba teóricamente el número total de especies; a esto se le denominó el modelo de la serie logarítmica y fue el inicio de la utilización de herramientas matemáticas para la predicción de riqueza de especies. Estos trabajos fueron continuados por Preston quien propuso el modelo de la distribución logarítmica normal, en el que predice que la cantidad de especies presentes en una región tendrá una relación normal en el logaritmo de las abundancias.

En 1967, Mac Arthur y Wilson, al referirse a la teoría de biogeografía de islas en equilibrio de especies, proponen el modelo de la barra fraccionada; de este modelo se concluye que el número de especies en una isla ya colonizada es proporcional al área de la misma, siguiendo el modelo de Preston. Estos modelos tienen una gran vigencia en la actualidad, ya que distintos autores demostraron que muchas comunidades de insectos siguen el modelo de la serie logarítmica (Lobo & Deloya, 1993; Lobo & Morón, 1993).

En los años sesenta se modificó el paradigma tradicional de la ecología, para incluir no sólo las interacciones entre organismos frente a su entorno, sino también la forma en que se particionan los recursos por las especies que cohabitan un sitio (Schluter & Ricklefs, 1993). A la vez que se desarrollaba la biogeografía de islas, aparecía la ecología de comunidades. Para esta última la diversidad total (γ diversidad) posee dos

componentes: el local, presentado como el de número de especies (biodiversidad) de un lugar (Longino, 1994; May, 1988; 1992), y la diferencia de especies entre hábitats (β diversidad), que multiplicada por el componente α genera la diversidad total (γ diversidad) (Schluter & Ricklefs, 1993; Halftter & Ezcurra, 1992). Para estimar la α diversidad se evalúa el número de especies en un área ya sea por censo o por extrapolación (Colwell & Coddington, 1994; Longino, 1994). El componente β se obtiene al multiplicar el inverso del número medio de hábitats, localidades ocupadas por una especie, por la dimensión del muestreo, el número total de hábitats o localidades (Schluter & Ricklefs, 1993).

Con la crisis de la biodiversidad se requería comparar, extrapolar y predecir, afianzando así el nivel de interacciones a nivel de poblaciones y no propiamente de especies. Muestras de distintas procedencias con marcadas diferencias en los esfuerzos de captura, podían someterse al método de rarefacción (Ludwig & Reynolds, 1988); las extrapolaciones exigían desde relaciones de proporción entre 2 taxa hasta complejos ajustes a modelos paramétricos y no paramétricos (Colwell & Coddington, 1994). Para refinar las predicciones de la riqueza de especies se requiere el uso de funciones (logarítmicas, exponenciales, de acumulación de especies, entre otras) con ecuaciones que relacionen el esfuerzo de colecta con el tamaño del inventario (Soberon & Llorente, 1993). Por otra parte, el estudio de la estructura de las metapoblaciones con propósitos de conservación abrió un amplio campo para la creación de modelos simuladores de extinción poblacional (Gilpin & Hanski, 1991).

C) EL INCREMENTO DE ESTUDIOS POBLACIONALES SOBRE ECOLOGÍA Y ESTRUCTURA GENÉTICA

Los estudios demográficos en entomología han tenido importantes aplicaciones en el manejo y control de plagas.

En conservación se aplican para mantener estables, por razones científicas o culturales, poblaciones de insectos como la mariposa monarca, *Danaus plexippus*, especie sometida a

una gran presión ambiental (Soberon, 1989). La variación genética ha sido ampliamente estudiada en poblaciones naturales a partir de los años sesenta, con el descubrimiento de altos niveles en la mayoría de poblaciones naturales, especialmente insectos. Antes de 1990 se conocían promedios de variación genética en 160 especies de insectos (Eguiarte & Piñero, 1990). Con la crisis de la biodiversidad se estableció que factores o procesos perturbadores de los hábitats, como por ejemplo la fragmentación, reducen en gran medida tal variación hasta llevar a las poblaciones locales a los denominados «embotellamientos genéticos», caracterizados por la pérdida de flujo genético y por una gran proporción de cruces endogámicos entre los organismos.

D) TIPIFICACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE ESPECIES PARA EL RECONOCIMIENTO DE BIOTAS REGIONALES

Brown (1979) fue el pionero en emplear intensivamente insectos para caracterizar áreas de importancia biótica, calificadas bajo el término de «refugios». En varias regiones neotropicales se han seguido las pautas de caracterización de Brown para delimitar áreas naturales de gran prioridad por las altas posibilidades de encontrar una biota muy especial. En este contexto se ventila que el problema de la diversidad no es sólo un problema del número de especies presentes en un sitio; esta hecho puede ejemplarizarse con el problema de Platnick (1992) (Figura 1): «sólo se cuenta con recursos para conservar dos de tres áreas determinadas. Si se escogiese sólo por el número de especies presentes se preservarían las regiones **A** y **B**; sin embargo, 40 de 41 especies presentes en **B** ya están presentes en **A**, por lo que el número real de especies protegidas sería de 51 (en la condición máxima)». Tal problema pone de manifiesto que se requiere un estudio comparativo de las biotas.

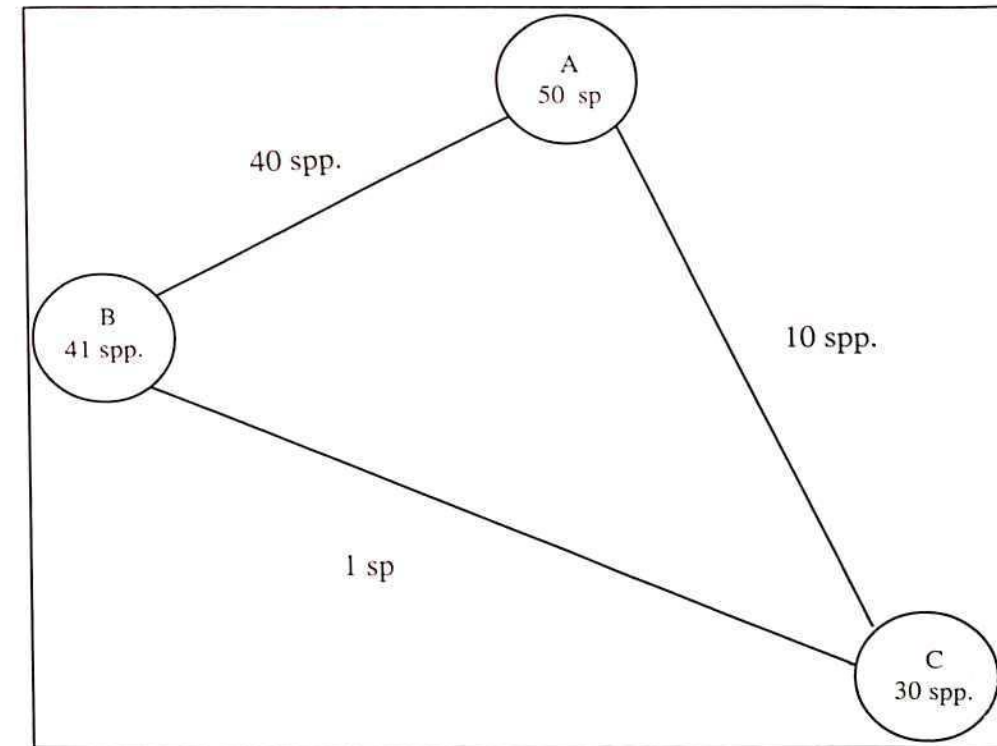


FIGURA 1. Ejemplo hipotético donde se muestran tres regiones y los valores de especies en cada región y las especies compartidas

La complementariedad (C) calculada a partir de la fórmula propuesta por Colwell & Coddington (1994). Modificado de Platnick (1992).

El índice de complementariedad, **C**, propuesto por Colwell & Coddington (1994) sirve como elemento de juicio; el valor indica la diferencia entre dos sitios (es en realidad el complemento del índice de similaridad de Jaccard). Los valores obtenidos muestran que la menor complementariedad se presenta entre las regiones **A** y **B**, mientras que el valor más alto es el del par **B** y **C**, donde se preservan 70 especies que ya incluyen las presentes en **A** (Miranda, 1995).

La solución al problema numérico se obtiene al estudiar las biotas en conjunto y observar su desarrollo, tal y como lo propone la biogeografía de la vicarianza que plantea tres preguntas como núcleo (Platnick, 1992):

1. Cuales son las áreas más pequeñas del mundo que albergan especies endémicas, cuantas de estas áreas existen y donde se localizan?

2. Dadas las áreas de endemismo, las especies que allí existen están relacionadas filogenéticamente a especies de otros lados en un patrón identificable?

3. Si existe uno o más patrones de relación entre las áreas, se correlacionan estos patrones con los eventos identificables de la historia de la tierra?

Recientemente la entomología, en su relación con la biodiversidad, se vio favorecida porque, además de los aspectos mencionados, se involucraron otros componentes de estudio como procesos, interacciones y estrategias de historias de vida.

LA ENTOMOLOGÍA EN EL ESCENARIO DE LA CONSERVACIÓN

En entomología la acepción de «Conservación» sugiere 3 aspectos:

1. Gestiones de protección de especies de insectos y artrópodos relacionados. Esta noción cuenta en la práctica con 2 obstáculos: una carga cultural muy desfavorable, ya que la cultura de occidente concibe los insectos como entidades que necesitan ser controladas o erradicadas. La pregunta es ¿«para qué conservar plagas y bichos?»; las implicaciones al respecto carecen de valor ético pues en los artrópodos se desconoce una historia de 400 millones de años y un papel de primer orden en la estructuración evolutiva de los ecosistemas (Kim, 1993). El segundo obstáculo es el impedimento taxonómico, pues se estima que sólo el 7-10% de las especies de insectos son conocidas y están formalmente descritas (Sanways, 1993); en la entomología no se aplica felizmente la expresión de «para conservar hay que conocer».

2. Gestiones de protección selectiva. Esta tendencia está relacionada con la identificación de especies sometidas a gran

presión por su calidad de «emblemáticas», de gran vulnerabilidad y en peligro de extinción. Comprende estudios tendientes a estabilizar y promover las poblaciones (Soberon, 1989), campañas de estudio y protección de hábitats asociados a las especies (New, 1987), listas rojas de especies como las incluidas en «The IUCN Invertebrate Red Data Book» (Collins & Morris, 1985) y otras gestiones «ex situ» e «in situ».

3. El empleo de insectos en valoraciones indirectas de áreas de protección y de calidad de hábitats. Está asociado con la noción de «bioindicador» ya expuesto en el presente trabajo.

Este aspecto está muy desarrollado en la entomología en cuanto a los requisitos más deseables para tener un «buen bioindicador» y sus grupos taxonómicos más promisorios.

INSECTOS Y ECOSISTEMAS FRAGMENTADOS

El estudio del efecto de la discontinuidad de los hábitats naturales sobre las especies y poblaciones de insectos ha llamado sistemáticamente la atención de los entomólogos desde hace 7 años (Vasconcelos, 1988; Klein, 1989). Se ha comprobado que la fragmentación de bosques no sólo altera la riqueza de las especies sino la composición original de las mismas y sus hábitos. En el Amazonas se evidenció que bajo condiciones de fragmentación de las selvas, la comunidad de escarabajos-coprófagos reduce su riqueza de especies, expande sus poblaciones y se concentran individuos de baja talla (Klein, 1989).

El proyecto «Dinámica Biológica en Fragmentos de Selva» del Instituto Nacional de Investigaciones del Amazonas (INPA, Brasil) evalúa desde 1979 los efectos de la fragmentación sobre la biología de plantas y animales; se han estudiado ampliamente isópteros, coleópteros, himenópteros, y dípteros (Martins, 1989; De Souza & Brown, en prensa). Ehrlich (1992) estudió el mismo fenómeno con mariposas y tal vez fue el primero en evaluar la conveniencia de estimar el tamaño mínimo poblacional viable (PMV) en poblaciones de insectos.

ALGUNAS DIRECTRICES EN LOS PROGRAMAS DE MONITOREO CON INSECTOS

El inventario y el monitoreo de áreas protegidas guardan una relación equivalente con los inventarios y monitoreos de las especies de insectos presentes en las distintas áreas de evaluación. Por inventario se entiende la enumeración taxonómica de las especies de un país, región o localidad; representa una primera descripción de la diversidad biológica del lugar y del taxón en estudio. Un programa de monitoreo tiene, en cambio, 2 componentes: un componente descriptivo en el que se establece mediante uno o varios parámetros biológicos la condición base asociada a las regiones naturales sin perturbación. El segundo componente es el experimental, que evalúa los efectos de las perturbaciones en las áreas de estudio.

Los programas de monitoreo exigen 3 estrategias importantes: selección y entrenamiento de personal, muestreos de tipo cuantitativo y una fase analítica (Longino, 1994). El entrenamiento está orientado a cumplir tareas curatoriales y de sistemas de bases de datos; los muestreos pueden contar con una periodicidad temporal a lo largo de un año con técnicas convencionales (trampeos de luz, trampeos mediante el sistema Malaise, de caída o «pitfall», de Berlesse,...etc) llevadas a cabo en parcelas o en transectos. En la fase analítica se pueden emplear los modelos ya mencionadas anteriormente o los propuestos por Colwell & Coddington (1994) y Longino (1994), basados en extrapolación y complementariedad hasta la obtención final de mapas de distribución de diversidad con valoraciones locales y/o regionales (Pearson, 1994).

El uso de insectos y en general de artrópodos es ineludible (Holloway & Stork, 1991, Platnick, 1992), dada su abundancia y papel dentro de los ecosistemas. Existe el problema estructural del desconocimiento de la sistemática de muchos grupos de insectos, por lo que la primera labor está en la formación a nivel de sistemática y parataxonomía en los distintos grupos de insectos; aunque indispensable, ésta es una tarea que no tendrá una fácil acometida dada la crisis de la sistemática.

El primer paso apunta a seleccionar el taxon de trabajo (Figura 2); debe emplearse un grupo o grupos taxonómicos que posean un respaldo de museo o de personal de museo para las labores de taxonomía (a nivel alpha), para tener una base de conocimiento mínima para la realización del proyecto. La función de los museos es de proveer la base de datos mínima para los estudios que involucren seres vivos (Vanzolini, 1992; Barrowclough, 1992); sin tal información se requiere no solo empezar de cero, sino que los datos obtenidos no son comparables más allá de la escala local cubierta en cada investigación.

Una vez que se desee elaborar un estudio de monitoreo se debe comenzar con estudios previos de inventario y conocimiento de la biodiversidad de la zona, lo que da un panorama general de los grupos a muestrear; tal enfoque tiene el inconveniente que agrega al menos un muestreo a la labor de estudio de la diversidad. Una estrategia más funcional es la de realizar una labor conjunta de inventario y evaluación tanto de los endemismos como de la diversidad del sitio. Para tal propósito se debe plantear un protocolo de muestreo que considere al menos cinco variables: sitio, método de captura, colector y tiempo del día-estación-período climático; adicionalmente se debe incluir un indicador del esfuerzo de muestreo (tiempo empleado para hacerlo, número de metros cubiertos, golpes al follaje, cantidad de hojarasca recogida, etc.).

Los métodos de captura deben ser suficientes en número para que cubran la mayoría de los microhábitats y deben ser apropiados tanto en eficiencia (número de especímenes capturados y diversidad de taxa), como en independencia frente a las otras estrategias de muestreo; pero a la vez el número de técnicas utilizadas para muestrear debe ser el menor posible ya que la inclusión de un nuevo método aumenta el número de horas-hombre no solo en campo para la colecta, sino en la determinación de los especímenes. Aquí debe existir un compromiso entre microhábitats evaluados y tiempo para las distintas labores (Coddington et al., 1991).

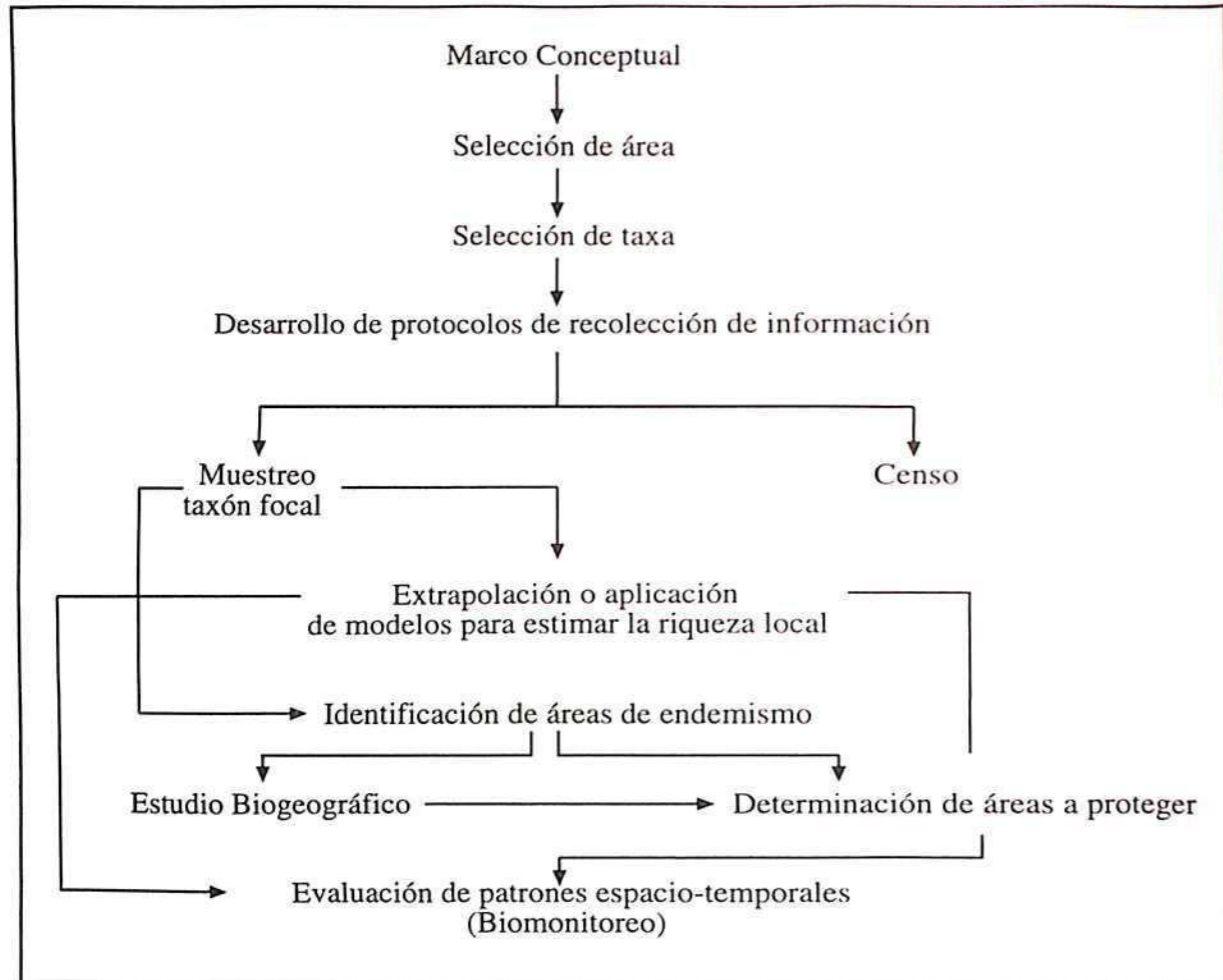


FIGURA 2. Estrategia general para la aplicación de un estudio de biodiversidad en entomología.

bajo el "principio de radio" se puede realizar un censo dentro de un área limitada para estimar la relación entre el taxón focal y el taxon bajo investigación; en lo posible tal relación debe ser recalibrada para cada hábitat homogéneo que se encuentre y para cada estación o periodo climático (Longino, 1994; Colwell & Coddington, 1994). A partir de la información que se espera coleccionar se prepara una base de datos que involucre la estrategia estadística para analizarlos; aunque parece una recomendación ingenua la información que se recolecte es crucial para la evaluación del área y posterior monitoreo de los cambios en el tiempo y el espacio.

La valoración de la abundancia y del número de especies en un sitio es crucial para los programas de conservación de áreas, en la medida que se preservan las zonas más diversas, pero éste no es el único componente que se debe tener en cuenta (ver tipificación biogeográfica de especies); la mejor estrategia es la de censo por especie, sin embargo es poco operativa desde el punto de vista práctico y logístico, por lo que se prefiere la estimación por muestreo, mecanismo más económico en cuanto a tiempo e infraestructura. La estimación por muestreo y posterior extrapolación se puede hacer al extender la curva de acumulación de especies hasta el punto donde no se adicionen nuevas especies; también se puede utilizar algún modelo de estimación, bien sea paramétrico o no paramétrico (Tabla 1, Figura 3). La más usada de las distribuciones paramétricas es la log-normal, que requiere la asignación de intervalos lo cual dificulta el manejo de los singletons (especies representadas por un solo individuo); en segundo lugar se encuentra la distribución Poisson Log-normal que no requiere la asignación de intervalos. Cada método posee bondades y dificultades cuya discusión está fuera de los objetivos de este artículo (se sugiere consultar Colwell & Coddington (1994) para un análisis y discusión en profundidad).

Otra estrategia para evaluar la riqueza es el uso de relaciones o radios. La idea básica es estudiar un grupo exhaustivamente (censo) a nivel local y a partir de los datos de este grupo y dado el cociente:

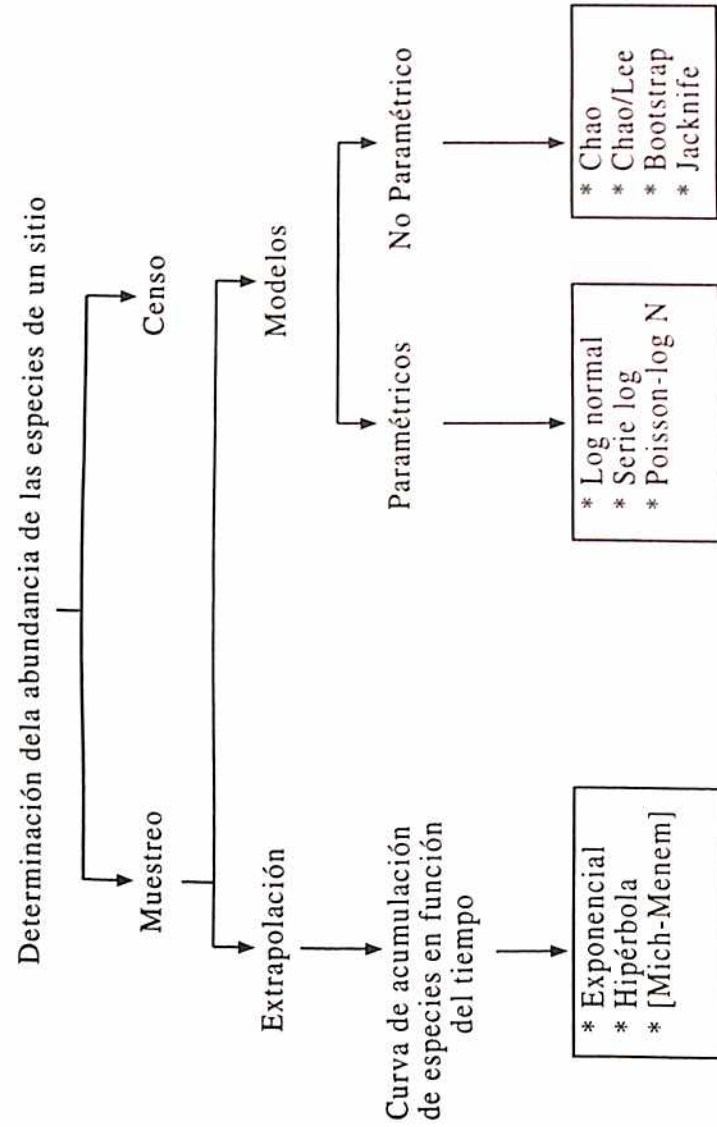


FIGURA 3. Algunas estrategias para calcular la riqueza (número máximo de especies en un sitio).

Ver también la tabla 1 para una comparación de los distintos estimativos.

Tabla 1. VALORES ESTIMADOS DE RIQUEZA DE ESPECIES CON DISTINTOS TAMAÑOS DE MUESTRA.

Estimador (E)	Número de muestras		
	12	25	121
S _{obs}	18.6	25.2	34
Chao 1	30	34.8	35
Chao 2	34.6	35.5	36.3
Jackknife 1	26.5	33.6	37
Jackknife 2	30.8	36.8	38
Bootstrap	22.1	29.2	35.6
Chao & Lee 1	30.9	38.6	38.4
Chao & Lee 2	44.4	50.2	39.2
Michaelis-Menten	26.9	29.8	35.9

Los valores corresponden a la media de 100 permutaciones en el orden de muestreo. Tomado de Colwell & Coddington (1994). Subs: N° de especies observadas. (E): N° de especies estimadas.

Grupo en estudio (F) / Grupo a estimar (I)

Para ofrecer un valor de diversidad se presentan dos tipos de relación: La primera entre grupos no relacionados en la jerarquía Linneana, como por ejemplo la relación escarabajos/plantas usada ya por entomólogos. En segundo lugar está la relación entre grupos jerárquicamente relacionados (Tabla 2), En ambos casos se parte de la premisa que la riqueza del taxon focal representa en forma homogénea (relación homogénea en distribución espacio-temporal del taxon muestreado) la diversidad del taxon estimado. Tal proposición ha llevado a Longino (1994) a plantear la ecuación:

$$\frac{Q_{\text{focal}}}{S_{\text{focal}}} = \frac{Q_{\text{investigación}}}{S_{\text{investigación}}}$$

Donde Q es el número de especies en la muestra y S el número de especies en la comunidad. Los valores de Q y S del grupo focal y el valor Q del taxon en investigación son valores conocidos, así la diversidad se mide directamente. Longino recomienda la realización de 10 replicas para estimar la varianza.

Dado un esquema de análisis se puede obtener la riqueza del sitio por extrapolación y en forma más rigurosa establecer la complementaridad o riqueza diferencial con otras zonas de estudio. Al poseer un mapa de la distribución de las especies se puede aplicar la estrategia de Morrone (1994) para obtener las áreas de endemismo, patrón que debe ser comparado con todos los grupos que posean mapas disponibles para la zona.

Tabla 2.
RELACIÓN ENTRE TAXON FOCAL (MUESTREADO)
Y TAXON EN INVESTIGACIÓN (ESTIMADO)
DENTRO DEL PROYECTO ALAS EN COSTA RICA

Taxon focal	Taxon en investigación
Ceratozetidae	Oribatida
Tarsonemidae - Pyemotidae	Heterostigmata
Melicharini	Ascidae
Araneidae - Theraphosidae	Araneae
Zygopinae	Curculionidae
Scarabaeinae	Scarabaedoidea
Tortricidae	Gelechioidea, Tortricoidea,
Drosophilidae	Tineoidea
Banchinae - Pimplinae -	Brachycera
Ophioninae	Ichneumonidae
Formicidae	Vespoidea

Tomado de Longino (1994).

Posteriormente y dentro de las labores se puede proceder a la revisión del o de los grupos trabajados (Coddington et al., 1991) e idealmente generar una hipótesis de parentesco que desemboque en un trabajo biogeográfico. El acúmulo de información de riqueza absoluta a nivel local, junto con la riqueza compartida entre sitios (complementaridad), los patrones de endemismos y de relaciones biogeográficas, permiten establecer áreas a preservar sobre la base más amplia posible (Platnick, 1992; Morrone & Crisci, 1992).

¿CÓMO HALLAR ÁREAS DE ENDEMISMO?

El primer paso y de hecho el punto crucial es la determinación de zona de endemismo, la cual ha sido definida como una «región geográfica que comprende la distribución de dos o más taxa monofiléticos que exhiben congruencia filogenética y de distribución y la presencia de sus respectivos allegados en otras zonas así definidas» (Harold & Mooi, 1994). Tal definición pone de manifiesto que se requieren hipótesis de parentesco para la realización de estudios biogeográficos en el esquema tradicional. Se ha propuesto una metodología alterna para la identificación de zonas de endemismo.

Basado en el análisis de parsimonia de endemismo (PAE) de Rosen, Morrone (1994) ha propuesto un método que en primera instancia no requiere el conocimiento de la filogenia, pero que debe basarse en el estudio de grupos monofiléticos. Según tal propuesta se utilizan cuadrantes de tamaño arbitrario como unidades operativas y se construye una matriz de presencia/ausencia de especies para cada cuadrante, se incluye en la base de datos un área hipotética sin ninguna especie y se genera un cladograma de cuadrantes por parsimonia y consenso estricto si existen varias soluciones para minimizar el efecto de los taxa con amplia distribución. Se consideran como áreas de endemismo aquellas que están definidas por la presencia de dos o más especies. De existir conflictos se replantea el tamaño de la cuadrícula, el cual es reducido y el análisis repetido. Las áreas de endemismo propuestas para cada grupo pueden ser comparadas con los

resultados para otros grupos y evaluar la concordancia entre los distintos taxa.

Una vez que tales áreas de endemismo han sido delimitadas se procede al estudio biogeográfico (Espinosa & Llorente, 1993), que requiere como condición obligatoria un estudio filogenético previo que requiere a grandes rasgos el reconocimiento de los caracteres homólogos compartidos entre los distintos taxa y su agrupamiento por parsimonia; tal hipótesis de parentesco entre taxa es convertida en una de áreas al cambiar el nombre del taxon por el área que ocupa y reducida a una solución única entre áreas. La comparación entre el patrón general de áreas y la historia geológica conocida permite responder el último interrogante.

UN EJEMPLO DE PROPUESTA CON ESCARABAJOS-PASALIDOS

Se señala a continuación un marco metodológico que, aplicado a un grupo de insectos, desarrolla el primer autor para proyectar los estudios ecológicos y sistemáticos en el área de la Conservación. Podría calificarse como una propuesta para que tenga en cuenta quien desarrolle investigación entomológica con estas orientaciones.

En la actualidad están introducidas en la entomología 2 temáticas: los Patrones de Diversidad y los Monitoreos de Diversidad (Danks, 1993); los primeros están referidos a un grupo determinado y los últimos tienen una connotación espacio-geográfica referidos en términos areales. La noción de Patrones de Diversidad, aplicada por ejemplo a los escarabajos-pasalidos está relacionada con 3 componentes: 1) el componente de composición-riqueza, en el que se cualifican las comunidades de la pasalidofauna a escalas macrorregional, regional y local; 2) el componente ecológico, en este caso relacionado con las comunidades que ocupan determinados tipos de vegetación y sustratos y 3) el componente geográfico, relacionado con una categorización de las especies de acuerdo a su rango de distribución (Figura 4).

1. Identificación de patrones de riqueza: El conocimiento de los patrones de riqueza representa la información preliminar por obtener; consiste en conocer la composición y el número de especies en el país o con más detalle a nivel regional o local. Al estudio de patrones de riqueza se incorpora la dimensión espacial, en términos de áreas de comparación. Los Patrones de riqueza tradicionalmente aparecen publicados como «Lista Comentada de Especies» de un país o «Estado Actual» de un grupo taxonómico determinado, en los que el factor espacial, en términos de áreas, nunca es relevante.

2. Caracterización de componentes ecológicos: El conocimiento de los patrones ecológicos está relacionado en primer lugar con los hábitats y microhábitats de las especies, definidos para el caso de insectos como los escarabajos pasálidos en términos de tipos de vegetación y de microespacios de actividad vital, respectivamente. En segundo lugar, las especies pueden categorizarse ecológicamente de acuerdo con parámetros corológicos, micro, meso macroespaciales, tróficos e inclusive en términos de selección r-k (Janzen, 1979).

3. Caracterización de componentes geográficos: otro componente fundamental de los patrones de diversidad de los escarabajos pasálidos está relacionado con las tendencias de distribución geográfica de las especies. A nivel local o regional pueden confluír especies muy diferentes de acuerdo a su status biogeográfico, ya sean endémicas o con amplios rangos de distribución. Lo más importante es que conociendo la categoría zoogeográfica de la especie se pueden definir áreas de endemismo y obtener información de eventos históricos a los cuales está ligada su aparición y evolución.

El conocimiento de las tendencias de distribución altitudinal es una primera herramienta de interpretación para plantear hipótesis sobre la existencia de mecanismos alopátricos de las especies. Toda la información obtenida de este enfoque se traduce en términos cartográficos para la definición de áreas especiales u obtención de tablas de valoración de áreas (Tabla 3), lo que constituye la aplicación efectiva de este grupo de insectos como modelos en estudios de diversidad y conservación.

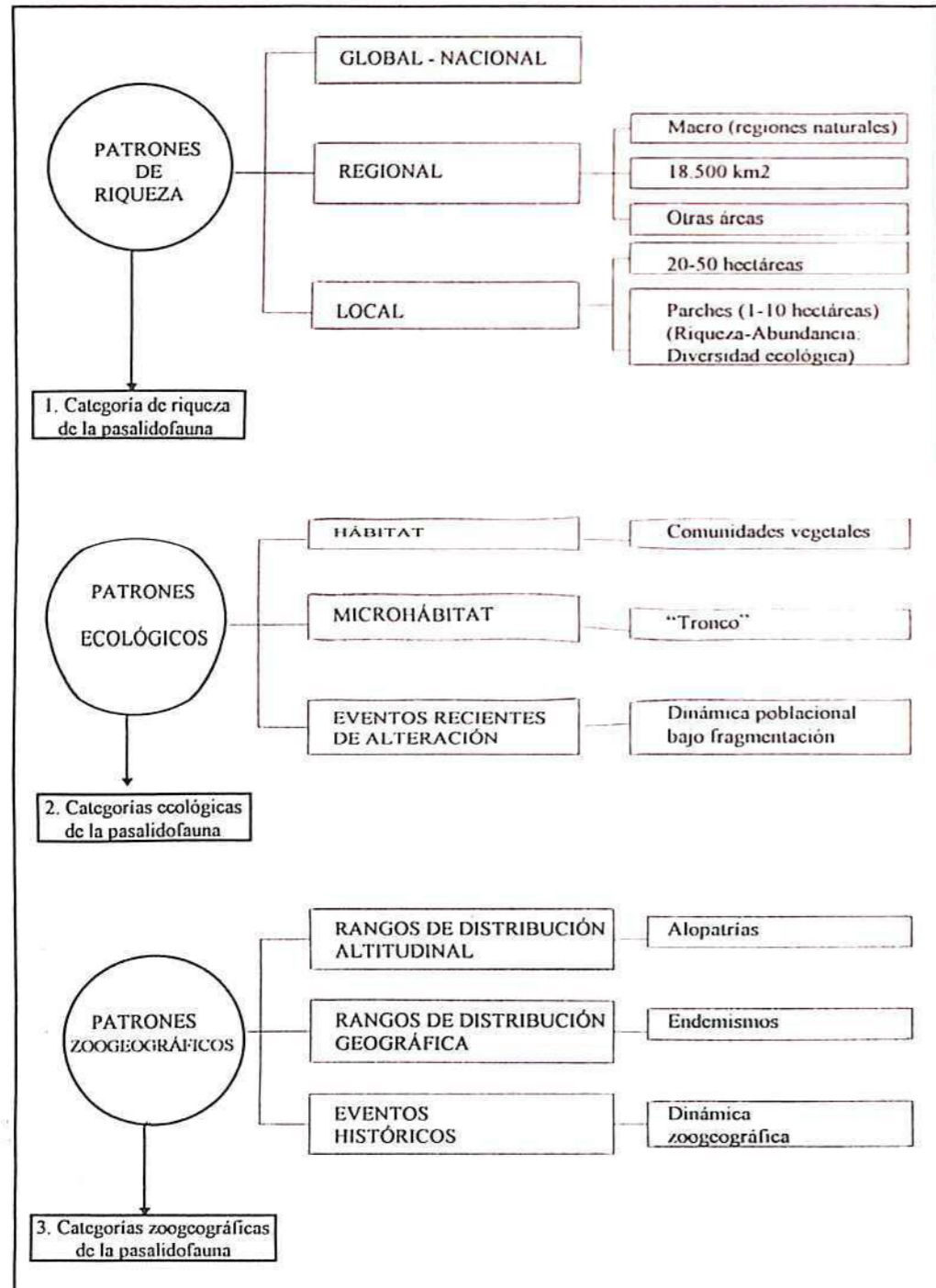


FIGURA 4. Componentes a considerar para el estudio y monitoreo de la diversidad de escarabajos-pasalidos (Coleoptera: Passalidae)

Definición cartográfica de los patrones de diversidad: El empleo de sensores remotos para conocer cómo se distribuye espacial y geográficamente la diversidad es el producto final con que culmina el estudio de los Patrones de Diversidad de la biota o de un taxón determinado. El conocimiento de los patrones de diversidad a nivel local representa un módulo de investigación fundamental por las siguientes razones:

- Aporta información con lo relacionado a Patrones de Riqueza a nivel regional y en la actualización de la composición de las especies presentes en el país.

- En su estudio se implementan técnicas de muestreo ecológico para conocer variables como riqueza de especies, tamaños poblacionales, preferencias de microhábitats de las especies y tendencias de distribución local de las poblaciones.

- Suministrar bases de datos para implementar los Monitoreos de Diversidad.

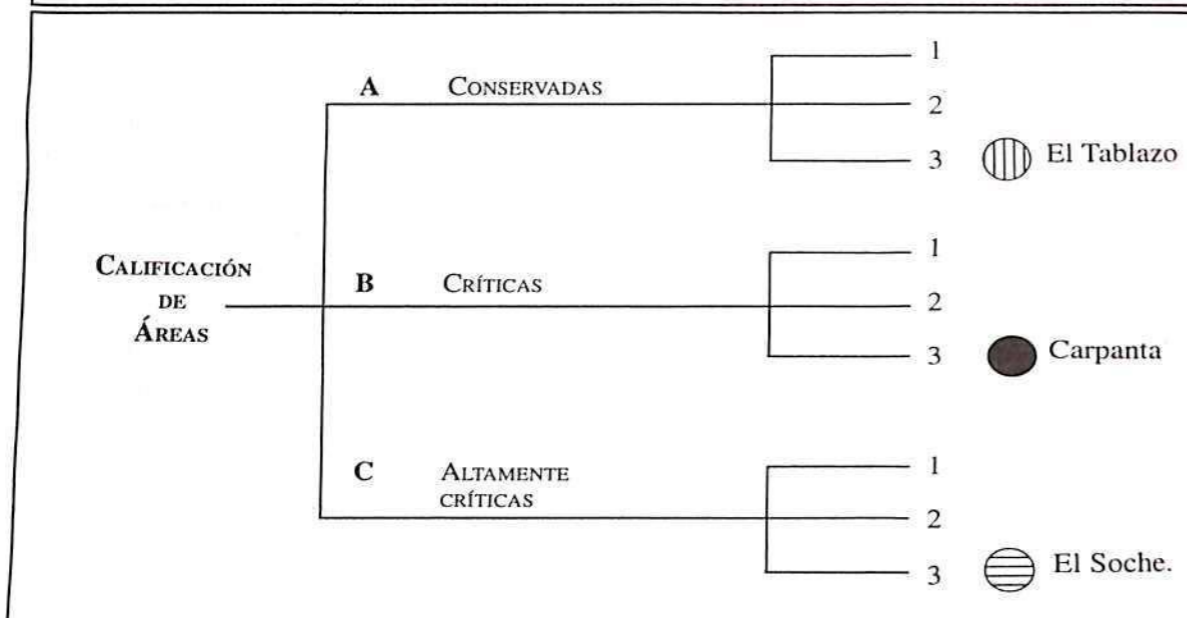
En la planificación de los muestreos se entiende por área control a una unidad geográfica para muestreos locales de aproximadamente 1900 has. de extensión (20 Km²) y con más del 50% del área ocupada por vegetación arbórea. Permiten identificar Patrones de Diversidad Local y comparar con otras áreas control para delimitaciones de áreas mayores (en la escala regional). En el monitoreo de escarabajos-tigre (Cicindelidae) en la región neotropical, ya se han diseñado unidades espacio-geográficas apropiadas y en concordancia con la biología de este grupo (Ledesma et al., 1993).

Se estima que para el caso de monitoreos de escarabajos-pasalidos de Colombia, podría obtenerse conocimiento básico sobre patrones de riqueza y ecológicos en 3 años de estudios, luego se plantearían investigaciones relacionadas con Biodiversidad Regional de las especies y posteriormente se podrían abordar problemas relacionados directamente con las poblaciones a nivel local (Tabla 4).

Tabla 3.
TABLA CON UNA PROPUESTA DE VALORACIÓN ECOLÓGICA
DE ÁREAS BOSCOSAS ALTOANDINAS BASADAS EN EL
CONOCIMIENTO DE LOS PATRONES DE DIVERSIDAD LOCAL
DE ESCARABAJOS-PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE)
(AMAT & REYES-CASTILLO, 1995).

ELEMENTOS DE CUALIFICACIÓN	ESCALA CUALITATIVA			CUALIFICACIÓN
	BAJO 1/3	MEDIO 1/3	ALTO 1/3	
1. Endemismo de escarabajos pasálidos				1/3
				1/3
				1/3
2. Riqueza de escarabajos pasálidos				1/3
				2/3
				1/3
3. Grado de presión sobre los hábitats de escarabajos				Sin Cualificación (Estimado)

VALORACIÓN DE ÁREAS		
6/3	1	Con altos requerimientos de protección
4/3, 3/3	2	Con requerimientos de protección
≤ 2/3	3	Sin requerimientos de protección



LA ENTOMOLOGÍA COLOMBIANA RELACIONADA CON BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

La entomología en Colombia ha sido más de corte técnico y agrícola lo que ha hecho que los estudios básicos se vean relegados a un segundo plano, sin negar la importancia de los planes de control de plagas como muy bien se está ejecutando en el país. Es necesario crear la infraestructura física y humana necesaria para iniciar *Un programa entomológico para el estudio y la conservación de la biodiversidad*; para ello existe una serie de labores generales e independientes del grupo o enfoque con que se consideren los insectos (Tabla 5).

El desarrollo de un trabajo conjunto permitirá la obtención de mapas de endemismos para insectos, estudios biogeográficos para las distintas áreas y por lo tanto se podrán diseñar políticas de preservación de zonas y estrategias de monitoreo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos sinceramente a todos los entomólogos colegas colombianos y extranjeros que en debates y charlas informales nos nutrieron en conocimiento sobre el valor de implementar estudios entomológicos de *Biodiversidad y Conservación* en nuestro país. Agradecemos a la estudiante de Biología, Universidad javeriana, María Alejandra Polanía por su colaboración en la edición final del manuscrito. Dedico (primer autor) este trabajo a mis estudiantes de «Artrópodos» Alejandro Lopera, Naikoa Aguilar, Juan Carlos Bello y Javier Barriga que, sin merecerlo mucho, me confiaron la privilegiada tarea de ser su director de tesis.

Tabla 4.
BASE METODOLÓGICA PARA EL EMPLEO DE ESCARABAJOS-PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN.

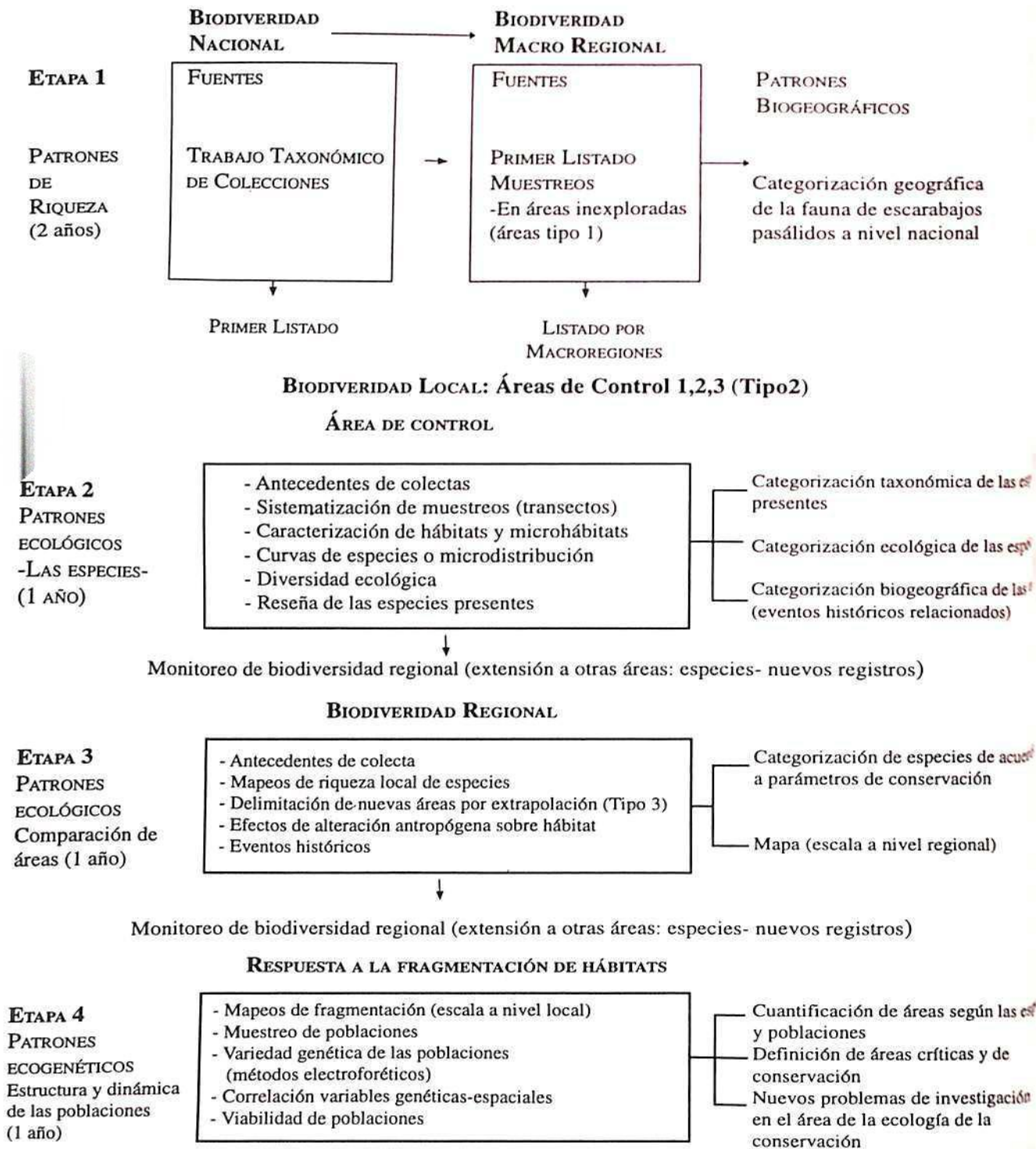


Tabla 5.
ESTRATEGIA PARA EL CONOCIMIENTO Y PRESERVACION DE LA BIODIVERSIDAD. LABORES GENERALES. TOMADO DE MIRANDA (1995).

Realización de inventarios	
•Formación	•Parataxonomía •Sistemática
<ul style="list-style-type: none"> •Establecimiento de redes de comunicación •Generación del soporte físico y logístico para el intercambio de especímenes e información •Desarrollo de protocolos de muestreo/recolección/manipulación de la información •Análisis de las relaciones entre las biotas [a todas las escalas] •Establecimiento de campañas educativas [foros, grupos de discusión, etc.] 	

BIBLIOGRAFÍA

AMAT, G., 1995, Los insectos como modelos biológicos en estudios de biodiversidad y conservación. Rev. Innovación y Ciencia, 4(2): 55. Santafé de Bogotá, D.C. Colombia.

_____, & P. REYES-CASTILLO, 1995, Importancia de los escarabajos-pasálidos (Coleoptera:Passalidae) en estudios de Biodiversidad y Conservación de hábitats: prospección en bosques de montaña de Colombia. Informe final, presentado a Fondo FEN-Colombia. 73 pp.

BARROWCLOUGH, G. F., 1992, Systematics, biodiversity, and conservation. pp. 121-143, en: ELDREDGE, N., (Ed.), Systematics, Ecology, and the biodiversity crisis. Columbia University press. New York.

BROWN, K., 1979, Ecologia geografica e evolucao nas florestas neotropicais. Padroes geograficos de evolucao em Lepidopteros Neotropicais. Tese docencia, area de Ecologia. Universidad Estadual de Campinas.

CODDINGTON, J.A., GRISWOLD, C.E., DÁVILA, D.S., PEÑARANDA, E., & S.F. LARCHER, 1991, Designing and testing sampling protocols to estimate

- biodiversity in tropical ecosystems. p 44-60, en: DUDLEY, E.C. The unity of evolutionary biology: proceedings of the fourth international congress of systematic and evolutionary biology. Dioscorides press. Portland.
- COLLINS, N. & M. MORRIS, 1985, Threatened swallowtail butterflies of the world: the IUCN Red Data Book. Cambridge, U.K.:International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- _____, & J. THOMAS (Eds.) 1991, The Conservation of Insects and their habitats. Academic press. London. 449 pp.
- COLWELL, R.K. & J.A. CODDINGTON, 1994, Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 345:101-118.
- DANKS, H., 1993, Patterns of diversity in the canadian insect fauna. Mem. ent. Soc. Can. 165:51-74.
- DE SOUZA, O. & K. BROWN (in press), Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. J. Tropical Ecology.
- EGUIARTE & PIÑERO, 1990, Genética de la Conservación: leones vemos, genes no sabemos. Rev. Ciencias, (4):34-47. México.
- ESPINOSA, D. & J. LLORENTE, 1993, Fundamentos de Biogeografías filogenéticas. Universidad Nacional Autónoma de Mexico. Mexico.
- EHRlich, 1992, Population biology of checkerspot butterflies and the preservation of global biodiversity. Oikos, 63(1):6-12.
- ERWIN, T., 1982, Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropods species. Coleopt. Bull. 36:74-75.
- EZCURRA, E., 1990, ¿Por qué hay tantas especies raras? Rev. Ciencias, (4):82-88. México.
- GILPIN & HANSKI (Eds.), 1991, Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, London. 334 pp.
- GROOMBRIDGE, B., (Eds.), 1992, Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources. Chapman & Hall. London. 585 pp.
- HAROLD, A.S. & R.D. MOOI, 1994, Areas of endemism: definition and recognition criteria. Syst. Biol. 43:261-266.
- HALFFTER, G., 1991, Historical and Ecological determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Fol. Entom. Mex. 82: 195-238.
- HALFFTER, G. & EZCURRA, E., 1992, ¿Qué es la biodiversidad? en: sLa diversidad biológica de Iberoamérica I. p. 3-24, en: HALFFTER, G. Ed. CYTED-D. Mexico.
- HOLLOWAY, J.D., & STORK, N.E., 1991, The dimensions of biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact. p. 37-62, en: HAWKSWORTH, D.L. Ed. The biodiversity of microorganisms and invertebrates: Its role in sustainable agriculture. CAB International. London.
- JANZEN, D., 1979, ¿Puede usarse la expresión «selección r y K» en la ecología de los insectos?, en: RAVINOVICH, J. & G. HALFFTER (Eds.). Tópicos en ecología contemporánea. Fondo de Cultura Económica. México. 190 pp.
- KIM, K.C., 1993, Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. Biodiversity and Conservation 2, 191-214.
- KLEIN, B., 1989, Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. Ecology, 70(6): 1715-1725.
- KREMEN, C., 1992, Assesing the indicator properties of species: a assemblages for natural areas monitoring. Ecol. Appl. 1:66-84.
- LEDEZMA, M. J., et al., 1993, Tiger beetle (Coleoptera: Cicindelidae) species richness patterns in South America: a model for developing local indicators of biodiversity with application to regional conservation problems. Inves. proyect. 1-5.
- LOBO, J., & DELOYA, C., 1993, Una predicción acerca de la diversidad de escarabaeidos (Coleoptera: Scarabaeoidea), en la Reserva de la Biósfera «La Michilia», Durango, México. Boletín Soc. Ver. Zool., 3(1):57-63.
- _____, & MORÓN, M. A., 1993, La modificación de las comunidades de coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos. G. it. Ent., 6:391-406.
- LONGINO, J.T., 1994, How to measure arthropod diversity in a tropical rainforest. Biology International, (28):3-13.
- LUDWIG, L. & J. REYNOLDS, 1988, Statistical Ecology. John Wiley & Sons. N.Y. 337 pp.
- MAC ARTHUR, R.H. & E. O. WILSON, 1967, The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- MARTINS, M. B., 1989, Invasao de fragmentos florestais por especies oportunistas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). Acta Amazónica 19: 265-271.
- MAY, R.M., 1988, How many species are there on earth? Science 241:1441-1449.
- _____, 1992, How many species inhabit the earth? Scientific American 267:42-48.
- MIRANDA D.R., 1995, Biodiversidad, sistemática y entomología médica: paradigmas inconmensurables?. Memorias XXII congreso de la sociedad colombiana de entomología.
- MITTERMEIER, R., 1987, Primate diversity and the tropical forest. Case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the Megadiversity countries. In: WILSON, E. O. (Ed.). Biodiversity National Academic Press. Washington, D.C.
- MORRONE, J.J., 1994, On the identification of areas of endemism. Syst. Biol. 43:438-441.

- _____, & J.V. Crisci. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución biológica* 6:53-66.
- NEW, T. R., 1987, Butterfly Conservation. Dep. of Zool. la Trobe University, Entomol. Soc. of Victoria. 50 pp.
- PEARSON, D., 1992, Tiger Beetles as indicators for Biodiversity Patterns in Amazonia. *Nat.Geo.Res. & Expl.* 8(1):116-117.
- _____, & CASSOLA F., 1992, World wide species richness patterns of tiger beetles (Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*, 6(3): 377-391.
- PLATNICK, N.I., 1992, Patterns of biodiversity. pp. 15-24, en: ELDREDGE, N (Ed.). *Systematics, Ecology, and the biodiversity crisis*. Columbia University press. New York.
- RANGEL, O. & A. BERNAL, 1980, Observaciones ecológicas en la Cordillera Oriental de Colombia. I. La entomofauna asociada en tres formaciones vegetales. *Boletín Divulgativo del Depto. de Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional* 1(2):34-51.
- SANWAYS, M., 1993, Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives, *Biodiversity and Conservation*, 2: 258-282.
- SOBERON, J., 1989, *Ecología de Poblaciones*. Fondo de Cultura Económica, S. A. 148 pp.
- _____, & J. LLORENTE, 1993, The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3): 480-488.
- SOLBRIG, O., (Eds.), 1991, *From genes to ecosystems: A research agenda for biodiversity*. Cambridge, Mass: IUBS. 123 pp.
- SCHLUTER, D., & RICKLEFS, R.E., 1993, Species diversity. An introduction to the problem. pp. 1-12, en: RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D., (Eds.). *Species diversity in ecological communities*. Univ. Chicago Press.
- STORK, N., 1988, Insect diversity: fact, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.* 3, 321-327.
- VANZOLINI, P.E., 1992, Third world museums and biodiversity. pp. 185-198, en: ELDREDGE, N. (Ed.). *Systematics, Ecology, and the biodiversity crisis*. Columbia University press. New York.
- WHITTAKER, R., (Eds.) 1973, Ordination and classification of communities. *Handbook of vegetation science*. Junk Pub. La Haya. Part V, 325-737.

Capítulo III LOS MECÓPTEROS DE COLOMBIA

EDUARDO FLÓREZ D.
Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Apartado Aéreo 7495
Santafé de Bogotá, Colombia.

RESUMEN

SE DESCRIBEN aspectos generales sobre la biología, ecología y filogenia del orden Mecóptera, incluyendo los registros de las especies encontradas en Colombia, indicando su distribución geográfica, y se presenta una clave para su identificación. Las especies de mecóptera con distribución en Colombia son *Issikiella amazónica*, *Nannobittacus pollex*, *N. tjederiy* y *Pazius circinctipes*, todas pertenecientes a la familia Bittacidae.

Palabras Claves: Mecóptera, Bittacidae, Colombia, moscas colgantes, bioecología, diversidad, distribución geográfica.

ABSTRACT

General aspects of the biology, ecology and phylogeny of the order Mecoptera are presented, including the reports appearing in Colombia. Their geographic distribution is indicated and a key to species is included.

Key words: Mecoptera, Bittacidae, Colombia, hanging flies, bioecology, diversity, geographic distribution.

El orden Mecóptera (meko = largo; ptera = ala) está conformado por un pequeño grupo de insectos holometábolos, conocidos con los nombres comunes de «moscas escorpión» y «moscas colgantes», con alrededor de 500 especies descritas, agrupadas en 32 géneros y nueve familias.

En Colombia los mecópteros se encuentran representados por una sola familia: Bittacidae, en la cual se incluyen las «moscas colgantes». La presente revisión se circunscribe por lo tanto a los bitacidos, y dado el desconocimiento actual de la historia natural de la mecopterofauna colombiana, la información sobre su biología, ecología y filogenia está basada en la literatura general sobre Bittacidae, particularmente en las contribuciones aportadas por Webb et al., (1975), Byers & Thornhill (1983) Y Willman (1987).

Entre los mecópteros, la familia Bittacidae presenta la distribución geográfica más amplia, con representantes en todos los continentes, alcanzando su mayor diversidad en la región neotropical.

Los adultos de bitacidos presentan un aspecto similar a los tipúlidos (dípteros con aspectos de zancudos grandes), cuerpo delgado, alas angostas y alargadas, y de patas largas y delgadas.

El tamaño corporal oscila entre 18 y 25 mm de longitud, y exhiben coloraciones que van de amarillo-pálido a café-rojizos.

La cabeza se proyecta anteriormente a manera de un pico o rostrum, debido a la prolongación del clipeo y de las subgenas, modificación que les confiere un aparato bucal de tipo succionador, provisto de un par de mandíbulas más cortas, agudas y afiliadas. Los ojos compuestos están bien desarrollados, y presentan una tríada de ocelos en la región frontal. Poseen antenas filiformes, constituidas por 16-20 artejos elongados (Figura 1).

En el tórax se alojan dos pares de alas subiguales, con venación casi completa y acople conformado por los lóbulos

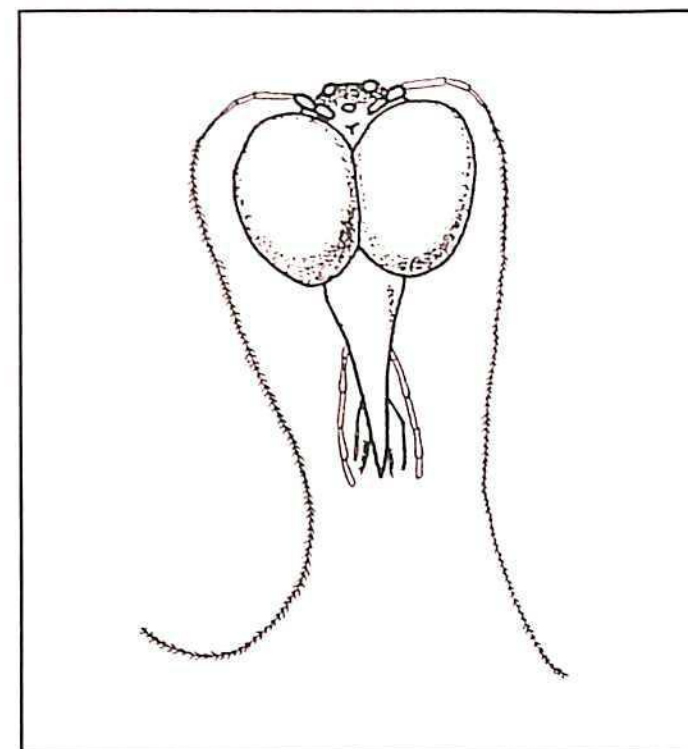


FIGURA 1. Vista frontal de la cabeza de un bittacido del género *Pazius*

Adaptado de Byers, 1977

jugal y humeral, los cuales están provistos de varias setas. El vuelo de los bitacidos es débil y sus desplazamientos son cortos.

Las patas son de tipo raptorial, debido a la modificación del quinto tarsómero capacitado para replegarse contra el cuarto tarsómero, los que utiliza para asir a sus presas, con la acción complementaria de varias espinas tibiales y una fuerte uña tarsal.

El abdomen es subcilíndrico y consta de diez segmentos alogando, en los dos últimos aloja a los órganos genitales (figura 2). Las estructuras del aparato genital de los machos sirven para la diferenciación de género y especies de Bittacidae.

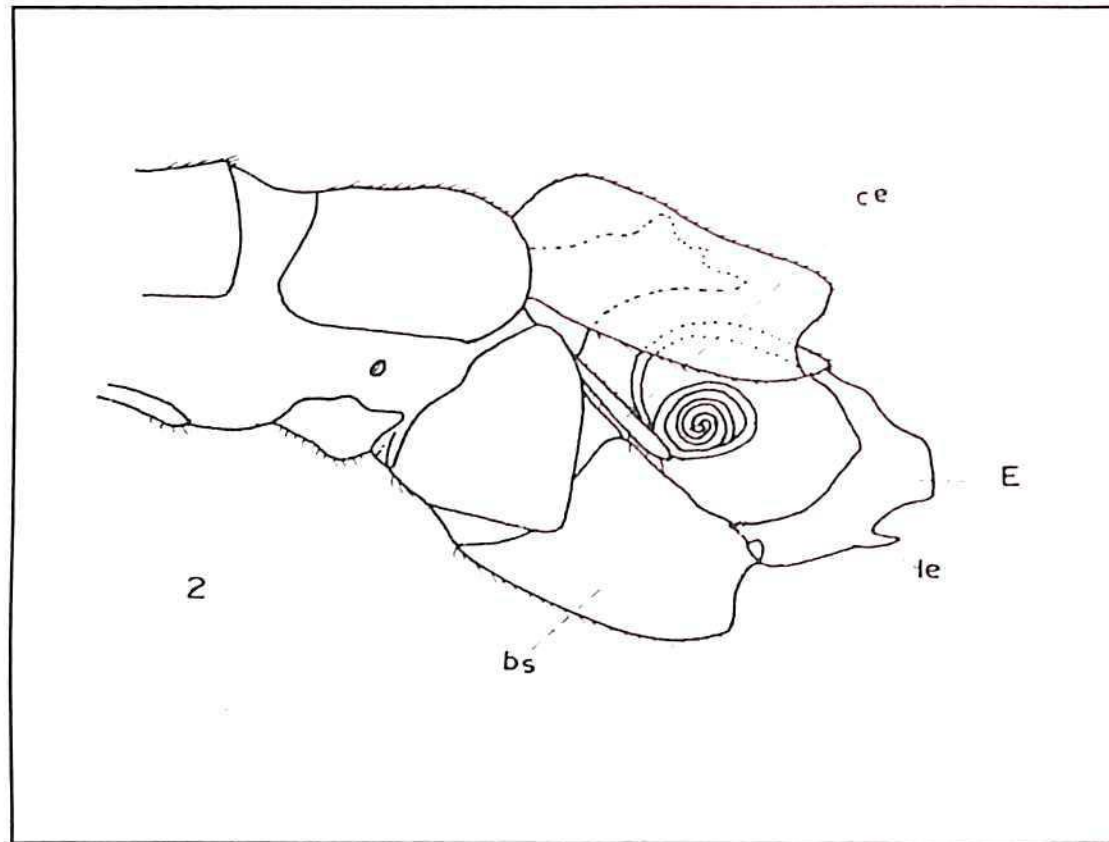


FIGURA 2. Segmentos terminales del abdomen de un macho de *Pazius cinetipes*, mostrando las estructuras genitales.

bs: basiestilo. ce: cerco, E: edeago, le: lóbulo epiandrial (Adaptado de Byers y Flórez, 1995).

Las larvas son de tipo eruciforme, con una cápsula cefálica bien esclerotizada, la cual porta un par de antenas cortas tres ocelos, dos laterales y uno medial. Las larvas de los bitácidos se caracterizan por poseer un par de proyecciones carnosas sobre el mesonoto, el metanoto y dorso de los segmentos abdominales 1-9. Cada proyección culmina con tres ramificaciones provistas de setas, que se utilizan como caracteres de importancia en la identificación de especies.

El desarrollo larval consta de cuatro instares; luego de estos se desarrolla una prepupa que se encarga de construir una

celda oval en el suelo, dentro de la cual se transforma en una pupa de tipo exarata.

Los hábitos alimenticios de los bitácidos varían drásticamente durante el transcurso de su ciclo de vida. En su estado larval son saprófagos, aceptando tanto material vegetal y animal en descomposición, mientras que en estado adulto son depredadores, aunque también pueden recurrir esporádicamente a fuentes de néctar.

Los bitácidos adultos pasan la mayor parte del tiempo colgados por sus patas anteriores de ramas y hojas de arbustos, al acecho de insectos voladores a los que capturan con sus patas posteriores prensiles, llevándolos luego a su aparato bucal para proceder a desgarrarlos con sus mandíbulas y finalmente succionar los tejidos líquidos y semilíquidos, desechando los caparazones quitinosos. Las patas posteriores también pueden ser utilizadas para tantear o rastrear presas en sustratos cercanos.

Los patrones de actividad de los bitácidos son variables; se encuentran especies que forrajean activamente durante el crepúsculo y en la noche, mientras que otras lo hacen durante el día. La mayoría de las especies habitan en los estratos inferiores de bosques húmedos, prefiriendo los bordes de los bosques y espacios abiertos con abundante vegetación herbácea.

Los registros fósiles de la fauna mecopteroide se remontan hasta el Pérmico inferior, y su secuencia indica que alcanzaron una significativa diversidad durante el Mesozoico; luego ocurrió un progresivo declive que culmina con la presente fauna relictual.

La filogenia del grupo se ha constituido en una pieza clave en la dilucidación del origen de los insectos holometábolos. Los mecópteros han sido considerados como una rama ancestral a partir de la cual se originaron diversos órdenes, tales como Díptera, Siphonáptera, Trichóptera y Lepidóptera, Grasse (1951), Byers & Thornhill (1983).

La peculiar morfología de los mecópteros ha sido en términos generales conservativa, y algunos taxa parecen haber sobrevivido con pocos cambios desde el Pérmico, lo que los acredita para ser incluidos dentro del grupo de «fósiles vivientes». Willmann (1987) abordó el estudio filogenético de los mecópteros, y ubicó a la familia Bittacidae como una de las más primitivas del orden.

ESPECIES DE MECÓPTERA REGISTRADAS EN COLOMBIA

El primer registro de una especie de Mecóptera para Colombia data de hace solo 30 años. Hasta la fecha se conocen cuatro especies, tres de ellas halladas en los últimos cuatro años. Sin embargo los especímenes en colecciones son escasos, y la mayoría de las especies descritas se conocen sólo por el ejemplar holótipo.

Las especies de mecópteros encontrados en Colombia corresponden a la familia Bittacidae y se reseñan a continuación:

1. **Nannobittacus tjederi** Byers, 1965.

Localidad: Holótipo macho, Antioquia, entre San Bartolo y Volcán, 600 msnm.

Región Natural y formación vegetal: Andina, selva húmeda de vertiente.

Distribución: Endémica.

2. **Nannobittacus pollex** Byers & Roggero, 1992.

Localidad: Parátipo macho, Valle, Buenaventura, Alto Anchicayá, 500 msnm.

Región natural y formación vegetal: Pacífica, bosque muy húmedo tropical.

Distribución: Panamá y Colombia.

3. **Issikiella amazónica** Byers & Flórez, 1995.

Localidad: Holótipo macho, Amazonas, Parque Nacional Natural Amacayacu, 100 msnm.

Región natural y formación vegetal: Amazonía, selva húmeda.

Distribución: Endémica.

4. **Pazius cinctipes** Byers & Flórez, 1995.

Localidad: Holótipo macho, Amazonas, Parque Nacional Natural Amacayacu, 100 msnm.

Región natural y formación vegetal: Amazonía, selva húmeda.

Distribución: Endémica.

De las cuatro especies registradas para Colombia, tres son endémicas, y su distribución geográfica se ilustra en la figura 3.

CLAVE PARA LAS ESPECIES DE MECÓPTERA (BITTACIDAE) DE COLOMBIA

Esta clave ha sido adaptada tomando con base en los trabajos de Byers & Roggero (1992) y Byers & Flórez (1995), y se basa en la genitalia de los machos.

1. Ojos compuestos en contacto por debajo de las inserciones antenales **Pazius cinctipes**
 1' Ojos compuestos separados 2
 2. Edeago enrollado; nerviación Cu₂ del ala anterior termina antes o al nivel de la primera bifurcación de M
 **Issikiella amazónica**
 2' Edeago recurvado sencillamente; nerviación Cu₂ del ala anterior va más allá del nivel de la primera bifurcación de M (Nannobittacus) 3
 3. Cerco mucho más corto que los basiestilos; lóbulos epiandriales ensanchados (en perfil lateral)
 **Nannobittacus tjederi**
 3' Cerco más largo que los basiestilos; lóbulos epiandriales angostos **Nannobittacus pollex**

CONSIDERACIONES FINALES

Aunque el número de especies de mecópteros registrados hasta el momento para Colombia es reducido, es bastante probable que un incremento de muestreos en bosques húme-

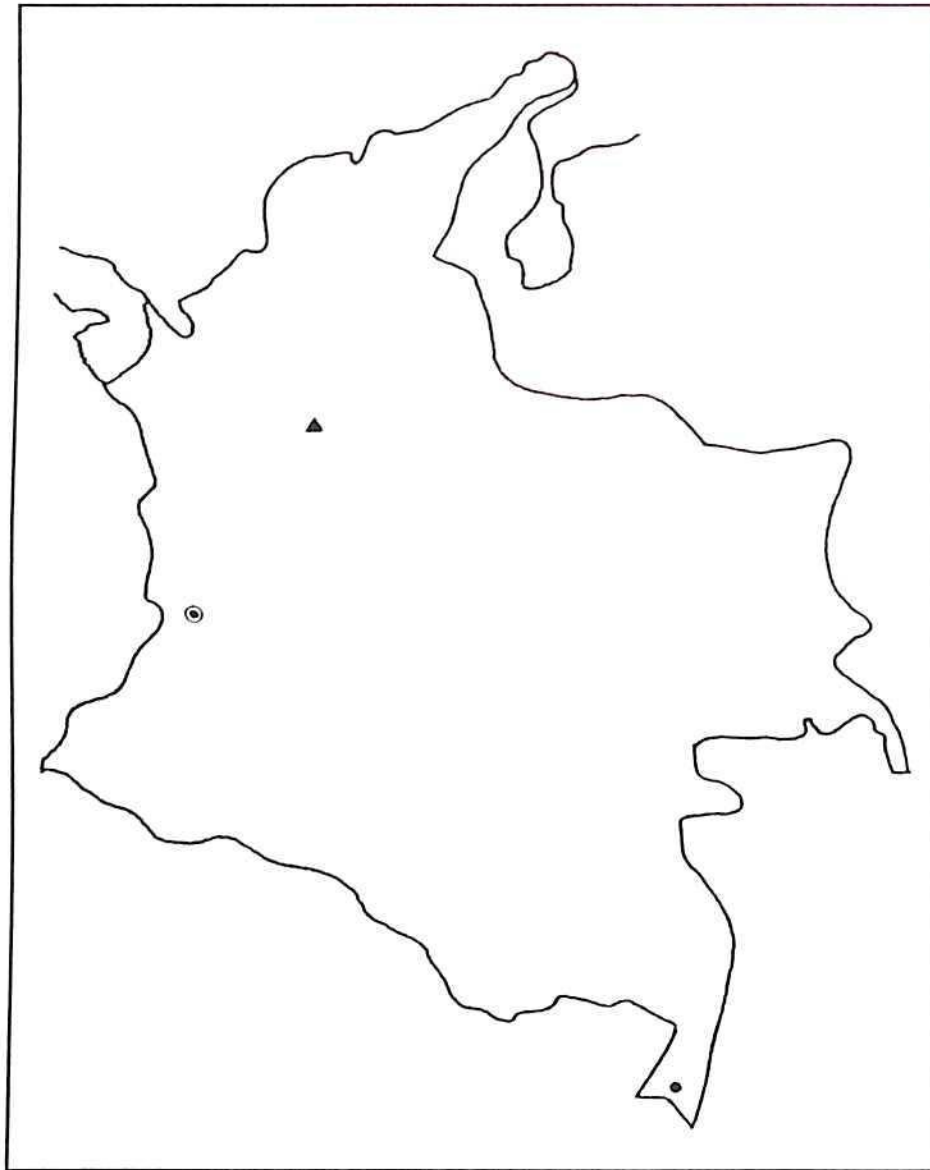


FIGURA 2. Ubicación geográfica de las especies de Bittacidae (Mecóptera) registradas en Colombia. ▲ *Nannobittacus tjederi*, ⊙ *N. pollex*, ● *Pazius cinctipes* e *Issikiella amazónica*.

dos empleando trampas de malaise, de luz, y barridos con red entomológica de la vegetación baja, favorezca el aumento significativo de la diversidad de la mecopterofauna colombiana en los próximos años. es urgente además, conocer aspectos sobre la biología, el comportamiento y el papel que desempeñan los mecópteros en los bosques tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. George W. Byers, especialista en Mecoptera del Snow Entomological Museum, University of Kansas, U.S.A., a quién se debe en gran parte el conocimiento de la mecopterofauna neotropical, y que generosamente me ha proporcionado información y literatura sobre éste particular grupo de insectos.

BIBLIOGRAFÍA

- BYERS, G.W., 1965, «New and uncommon neotropical Mecoptera», *Journal of Kansas Entomological Society*, 38(2): 135-144.
- BYERS, G.W., & FLOREZ, D.E., 1995, «Two new species of Bittacidae (Mecoptera) from the Amazonian forest of Southern Colombia», *Tropical Zoology*, 8: 153-158.
- BYERS, G.W., & ROGGERO, R.J., 1992, «Hanging-files of Panama, (Mecoptera: Bittacidae)», en: *Insects of Panama and Mesoamerica, Selected studies*, Oxford Science Publications, Oxford-New York, Chapter 39, pp. 594-599.
- BYERS, G.W., & THORNHILL, R., 1983, *Biology of the Mecoptera*, *Annual Review of Entomology*, 28: 203-228.
- GRASSE, P.P., 1951, «Ordre des mecopteres», en: *Traite de Zoologie*, Tom. X, Fasc. 1, Masson et Cie., Eds. Paris, pp. 71-124.
- WEBB, D.W., PENNY, N.D., & MARLIN, J.C., 1975, *The Mecoptera or scorpionflies of Illinois*, *Bulletin of Illinois Natural History Survey*, 31: 251-316.
- WILLMANN, R., 1987, *The phylogenetic system of the Mecoptera*, *Systematic Entomology*, 12: 519-524.

Capítulo IV
LOS ESCARABAJOS-PASALIDOS
(COLEOPTERA: PASSALIDAE) DE COLOMBIA-II:
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ALTITUDINAL*

GERMÁN AMAT GARCÍA
Unidad de Ecología y Sistemática. Departamento de Biología
Pontificia Universidad Javeriana
Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Apartado Aéreo 7495, Santafé de Bogotá. Colombia.

PEDRO REYES CASTILLO
Instituto de Ecología, A. C.
Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Veracruz. México.

RESUMEN

SE IDENTIFICARON preliminarmente dos grupos de especies con marcadas preferencias de distribución altitudinal y se reconocieron, por la alta frecuencia de colectas, las principales especies que conforman la Biodiversidad a nivel macro-regional. De acuerdo con los patrones zoogeográficos, las especies que componen la fauna pasálida de Colombia se pueden clasificar en tres categorías: elementos de amplia distribución en las regiones bajas del neotrópico, elementos con distribución en Centroamérica y el norte de Suramérica, en los cuales

* Trabajo parcialmente desarrollado dentro del Programa de Investigaciones en Biodiversidad y Biología de la Conservación, Depto. de Biología, Universidad Javeriana y en parte auspiciado por el Fondo para la protección del Medio Ambiente «José Celestino Mutis» FEN Colombia y la Fundación MacArthur.

se incluyen las especies con distribución montana y elementos exclusivamente suramericanos. Finalmente se proponen algunas prioridades que orienten futuras investigaciones para el conocimiento de los Passalidae de Colombia.

Palabras Clave: Passalidae, Zoogeografía, Entomofauna tropical, Colombia.

ABSTRACT

Two species groups of frequently collected passalidus were first recognized based on altitudinal distribution. According to zoogeographic patterns, the Colombian passalid fauna can be classified in three categories; 1) elements of widespread distribution in lowland neotropical regions; 2) elements with distribution in Centroamerica and northern-South America, which includes montane species and 3) elements exclusively South American. Finally, we propose some priorities that may guide future research on Colombian passalids.

Key Words: Passalidae, Zoogeography, Tropical entomofauna, Colombia

INTRODUCCIÓN

El territorio colombiano representa en América una entidad geográfica de gran importancia biológica, por ser el escenario de importantes procesos evolutivos que han conducido al establecimiento de una biota muy particular. Las condiciones de megadiversidad referidas a Colombia están asociadas directamente con sus características histórico-geológicas y su heterogeneidad paisajística (Hernández et al., 1992).

Para explicar el origen y la distribución actual de muchos grupos de insectos neotropicales se han destacado importantes procesos migratorios durante el cretácico-paleoceno y en la transición plio-pleistocénica; en Colombia se posibilitó así la dispersión en dirección sur-norte de las faunas procedentes de la región guayano-amazónica que contribuyó a estructurar la

entomofauna mesoamericana con la introducción de varios linajes. Posterior al restablecimiento del puente centroamericano, hace aproximadamente cinco millones de años, se originaron dos rutas recientes de emigración: una de penetración a Suramérica, con grandes implicaciones para Colombia por la introducción de elementos neárticos y otra en dirección sur-norte, comprobada por la relación de elementos ancestrales suramericanos con algunas especies propias de la entomofauna mesoamericana actual (Halffter, 1974).

Dado que la biodiversidad global y los patrones de distribución regional y/o local de los escarabajos pasálidos pueden apoyar, como una primera aproximación, a la definición de procesos históricos y ecológicos (Reyes-Castillo & Halffter, 1978; MacVean & Schuster, 1981; Schuster, 1992), en Colombia puede constituir un importante grupo de aplicación para futuros estudios de Biosistemática y Biogeografía (Amat, 1995a). Existen niveles jerárquicos a nivel espacial para el estudio de la diversidad de un componente faunístico (local, regional, nacional, etc.). Aspectos de la biodiversidad de la fauna pasálida de Colombia se conocen recientemente con los trabajos de Reyes-Castillo & Amat (1991; 1995), Schuster (1993) y Amat (1995b); actualmente se requiere el conocimiento de conjuntos de especies que tipifiquen importantes unidades ecogeográficas desde escalas locales (20 km²) a escalas macrorregionales (por el orden de miles de Km²).

En este trabajo se hace un análisis preliminar de la distribución de los Passalidae presentes en el país, teniendo en cuenta criterios altitudinales y ecogeográficos. Se realiza una primera caracterización de la fauna pasálida de acuerdo con las regiones ecogeográficas más importantes del país. Finalmente se propone una categorización de acuerdo con el status geográfico de las especies.

METODOLOGÍA

Los datos obtenidos para el estudio de la distribución se basan en identificaciones y colectas del primer autor durante

el período comprendido entre 1990 y 1994, realizadas aproximadamente cada tres meses en distintas regiones del país; a esta información se suman las tareas de identificación y examen directo de ejemplares pertenecientes a las siguientes colecciones:

-Museo de Historia Natural del Instituto de Ciencias Naturales, Sección de Entomología, Bogotá (MHN-ICN), Universidad Nacional de Colombia.

-Colección Entomológica del Departamento de Biología de la Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá (MUJ).

-Colección de referencia del primer autor, Bogotá (GAG).

-Colección Entomológica de la Universidad del Valle, Cali (UNIV).

-Museo de Historia Natural de la U. del Cauca, Popayán.

-Colección de Coleoptera del Instituto de Ecología, México.

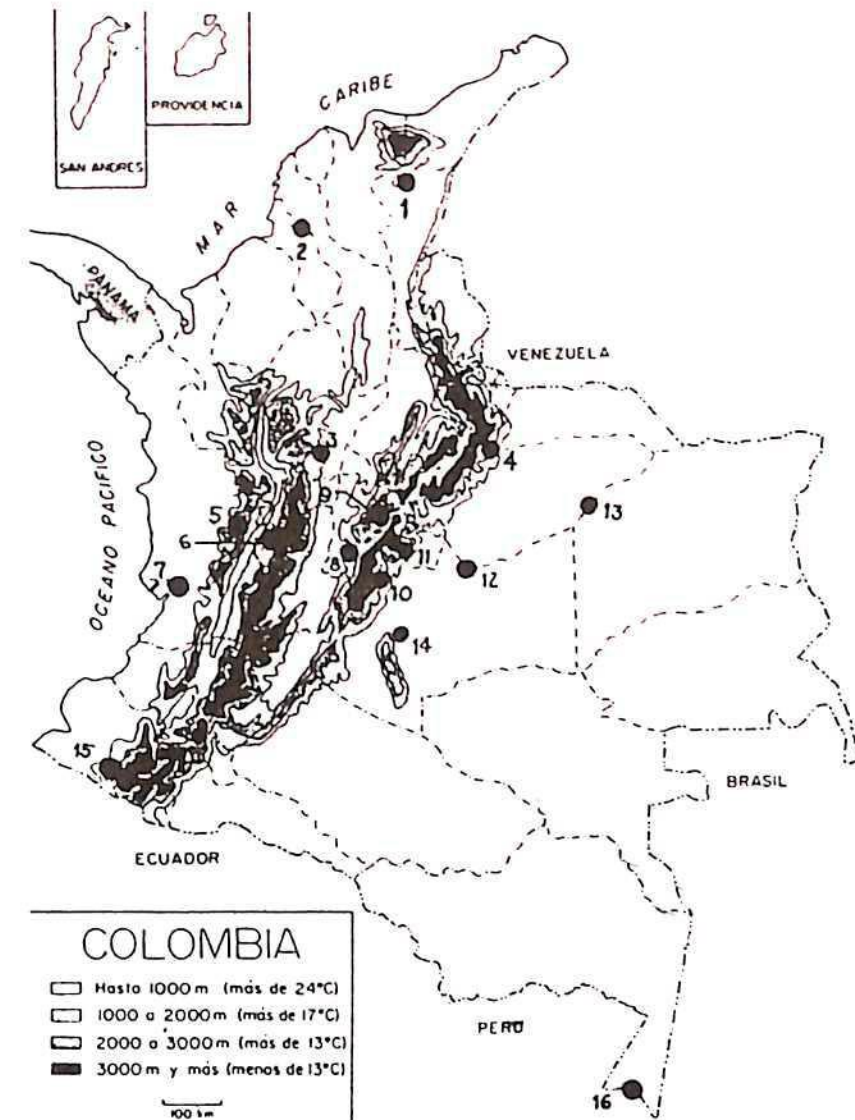
-Colección de referencia del segundo autor, Xalapa, México.

-Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala (UVG), Guatemala.

La colecta de los ejemplares vivos en los muestreos respectivos se realizó con una intensidad de esfuerzo de cinco horas durante cinco días por localidad, abriendo troncos y tocones húmedos en estado de descomposición. En el montaje y etiquetado se siguieron las normas tradicionales, con preservación de individuos adultos, junto con los distintos estados de desarrollo (huevos, larvas, pupas) en alcohol etílico (70%) o propanol (70%).

RESULTADOS

De acuerdo con la revisión de 780 ejemplares, en Colombia se conoce la existencia de aproximadamente 73 especies, agrupadas en diez géneros: ocho de la tribu Proculini y dos de Passalini (Anexo 1). Se colectaron un total de 570 ejemplares procedentes de 16 localidades (Figura 1), de este material examinado se identificaron 43 especies; las 30 especies restantes se identificaron de material depositado en las colecciones de referencia citadas. El 58% de las especies reconocidas pertenecen a *Passalus* Fabricius, un género con gran diversi-



Localidades

1. Sierra Nevada de Santa Marta
2. Serranía San Jacinto (Colossó)
3. Río Claro
4. Cocuy
5. Santa Cecilia
6. Parque Regional "Ucumari"
7. Bajo Calima
8. "El Soche"

9. Subachoque ("El tablazo")
10. Parque N.N "Chingaza"
11. Reserva "Carpanta"
12. Puerto López
13. Orocué
14. Parque N.N "La Macarena" (La curía)
15. Reserva "La Planada"
16. Parque N.N "Amacayacu"

FIGURA 1. Localidades de visita para el estudio de la distribución de los escarabajos - pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia (●).

Tabla 1

TABLA 1. PREFERENCIAS ALTITUDINALES DE LAS ESPECIES DE ESCARABAJOS PASALIDOS EN COLOMBIA

TIERRAS Bajas (0-1000 m.s.n.m.)	TIERRAS ALTAS DEL SISTEMA ANDINO (1000-2.800 m.s.n.m.)
Passanini: <i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Daiman <i>Passalus (Pertinax) latifrons</i> Percheron <i>Passalus (Pertinax) maillei</i> Percheron <i>Passalus (Pertinax) rhodocantopoides</i> (Kuwert) <i>Passalus (Pertinax) rugosus</i> Gravely <i>Passalus (Pertinax) spinulosus</i> Hincke <i>Passalus (Mitrorhinus) arrowi</i> Hincke <i>Passalus (Passalus) bucki</i> Luederwaldt <i>Passalus (Passalus) epiphanooides</i> (Kuwert) <i>Passalus (Passalus) glaberrimus</i> Esch <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> L. <i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Esch <i>Passalus (Passalus) mucronatus</i> Burmeister <i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lep. et Serv. <i>Paxillus camerani</i> Rosmini <i>Paxillus leachi</i> Mac Leay	Passanini: <i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erickson <i>Passalus (Pertinax) chingaensis</i> Reyes-Castillo & Amat <i>Passalus (Pertinax) incertus</i> Percheron <i>Passalus (Pertinax) spiniger</i> Bates <i>Passalus (Passalus) mucronatus</i> Burmeister
Proculini: <i>Popilius eclipticus</i> (Turqui) <i>Popilius gibbosus</i> (Burmeister) <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Verres hageni</i> Kaup <i>Verres sternbergianus</i> Zang <i>Veturius caquetaensis</i> Boucher <i>Veturius galeatus</i> Boucher <i>Veturius sinuatocollis</i> Kuwert <i>Veturius sinuasus</i> (Drapiez) <i>Veturius transversus</i> (Dalman)	Proculini: <i>Petrejoidea</i> sp. <i>Publius crassus</i> (Smith) <i>Popilius fisheri</i> (Pereira) <i>Popilius gibbosus</i> (Burmeister) <i>Publius impresus</i> Hincks <i>Publius libericornis</i> Luederwald <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Popilius novus</i> Kuwert <i>Publius oberthuri</i> Hincks <i>Veturius platyrhinus</i> (Westwod)

ficación en el norte de Suramérica. Aproximadamente 140 ejemplares examinados de colectas directas proceden de las regiones andina y orinocense. Las otras regiones están parcialmente muestreadas y sólo las regiones del complejo insular oceánico carecen de información sobre fauna pasálida.

De un total de 43 especies, cuyos ejemplares se obtuvieron por colectas directas, se identificó un grupo de especies cuyo patrón de distribución muestra gran afinidad con las tierras bajas (0-1000 m.); el otro grupo de especies presentan hábitos de distribución montana, principalmente a lo largo del sistema andino (1000- 2800 m.s.n.m) (Tabla No 1).

En las regiones bajas de Colombia se distribuyen la mayoría de las especies de Passalini (géneros *Passalus* y *Paxillus*) y en los ambientes de montaña el grupo de los Proculini es el predominante (principalmente los géneros *Popilius*, *Publius*, *Petrejoidea* y *Veturius*). Géneros como *Passalus*, *Popilius* y *Veturius* cuentan con especies representantes a todo lo largo del gradiente altitudinal, entre 0 y 2800 m.s.n.m. *Publius* es el único género que cuenta exclusivamente con especies cuya distribución se limita a los ambientes de montaña.

En los muestreos realizados en la Cordillera Oriental se confirmó la presencia de *Passalus chingaensis* a 2800 m. en el Parque Nacional Natural Chingaza y de *Passalus spiniger* a 3000 m. en la Reserva Biológica Carpanta; de acuerdo con Schuster (1978), existen registros de colecta de *Passalus incertus* a 3000 m. en el Cerro de Munchique, Valle. Todo parece indicar que 2800-3000 m. es el rango superior altitudinal para las especies colombianas.

BIODIVERSIDAD MACRO-REGIONAL DE LAS ESPECIES COLOMBIANAS

Los datos de procedencia de la mayoría de especies permitieron establecer de manera previa el inventario de la fauna pasálida entre las grandes macro-regiones del país (Tabla No 2). De la Amazonia colombiana son 15 las especies con la

mayor frecuencia de colecta; 13 de éstas cuentan con una amplia distribución en la región amazónica y en las Guayanas (Boucher, 1986). Las selvas de galería de la Orinoquia colombiana cuentan con los hábitats de ocupación más importantes por parte de la fauna pasávida; por la composición de especies se observa una menor riqueza que en la Amazonia y una gran similitud por la mayoría de especies comunes. Los Andes colombianos, que comprende las regiones bajas interandinas y montañosas, representa hasta ahora la región ecogeográfica con mayor riqueza en especies y posiblemente con el mayor grado de endemismo; esta región es la de mayor gradiente altitudinal, mayor heterogeneidad ambiental y de gran complejidad desde el punto de vista fitogeográfico. El 25% de las especies de Passalidae de esta región, con distribución en las tierras bajas, también ocupan hábitats amazónicos. Para futuros estudios de biodiversidad regional de escarabajos pasálidos es necesario, en principio, subdelimitar el sistema montañoso andino en Selva Andina (1000-2400 m.) y Selva Altoandina (2400-2800 m.).

Regiones como La Sierra de La Macarena, La Sierra Nevada de Santa Marta, La Serranía del Baudó, entre otras, son ambientes que se excluyen del Sistema Andino y son considerados como regiones del complejo insular continental del territorio colombiano. Por sus historia geológica constituyen áreas claves en la interpretación de patrones zoogeográficos.

Es urgente obtener información sobre diversidad local de especies Pausálidae; Los autores de este trabajo realizaron muestreos en áreas con extensiones aproximadas a 20 km² en selvas húmedas bajas del «Parque Nacional Natural La Macarena» sometidas a disturbio; el número de especies encontradas fue de 13 (Amat & Reyes-Castillo, en preparación). En tres localidades de montaña ubicadas en áreas boscosas altoandinas que rodean la Sabana de Bogotá se registraron entre tres y cuatro especies por localidad; aunque no hay una sistemática consulta de antecedentes de colecta, es muy posible que se integren entre dos y cuatro especies más. Se espera con nuevas áreas de referencia y estimadores matemáticos establecer los niveles de alta, media o baja

diversidad de escarabajos pasálidos a nivel local (Amat & Reyes-Castillo, 1995).

STATUS BIOGEOGRÁFICO DE LAS ESPECIES PRESENTES EN EL PAÍS

De acuerdo con los rangos de distribución observados en las especies registradas, la fauna de escarabajos pasálidos de Colombia puede clasificarse de manera provisional en tres categorías (Figura No 2):

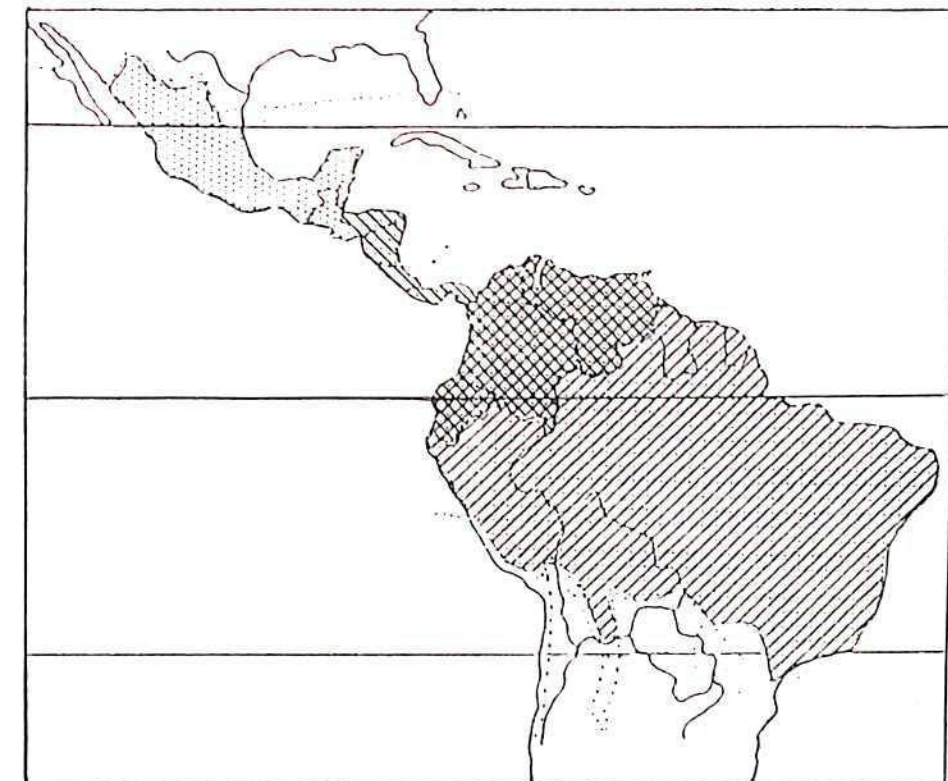


FIGURA 2. Categorización zoogeográfica de las especies que componen la fauna de escarabajos pasálidos de Colombia.

- Convenciones
- Categoría zoogeográfica 1
 - //// Categoría zoogeográfica 2
 - //// Categoría zoogeográfica 3

1. Especies con amplia distribución en América, desde México hasta Brasil: este grupo incluye especies que ocupan hábitats de las tierras bajas. Se trata de taxa euritópicos que habitan las selvas bajas húmedas y subhúmedas, así como su disclímax; pueden penetrar en formaciones forestales con afinidades septentrionales situadas hasta los 1800-2000 m.; zoogeográficamente, presentan el patrón de dispersión «Neotropical Típico» (Reyes-Castillo, 1982). En Colombia muchas especies con este patrón se distribuyen en el piedemonte andino de las regiones orinocense y amazónica.

Con este patrón figuran, entre otras: *Paxillus leachi*, *Passalus caelatus*, *Passalus interstitialis*, *Passalus punctiger* y *Popilius eclipticus*.

2. Especies con distribución en Centroamérica y el norte de Suramérica (Colombia, Venezuela, Ecuador): este grupo representa especies con origen en Centroamérica (*Verres hageni*, *Verres sternbergianus*, *Veturius sinuatocollis*) pero que penetran en las tierras bajas suramericanas. También incluye especies de origen suramericano (*Passalus incertus*, *Passalus spiniger*, *Passalus interruptus*) con amplia distribución en la región sur centroamericana (Nicaragua, Costa Rica, Panamá).

3. Especies exclusivamente suramericanas: este grupo se puede subdividir en: a) especies endémicas de Colombia, como *Passalus chingaensis* y *Publius crassus*, con distribución en las montañas andinas; b) especies de la región norandina de Suramérica, con una gran diversificación en las selvas montañas de la Cordillera Oriental de Colombia, de gran afinidad taxonómica con especies de la Cordillera de Los Andes venezolanos (*Publius spp.*, *Popilius spp.*) y con un patrón de distribución «Suramericano-andino», c) especies con distribución en las regiones amazónicas de Colombia, Brasil, Ecuador, Venezuela y Perú y las Guayanas. Entre las más importantes de este grupo figuran: *Passalus rhodocantopoides*, *Passalus camerani*, *Passalus convexus*, *Passalus epiphanooides*, *Passalus latifrons*, *Passalus bucki*, *Verres furcibris* y *Veturius assimilis*. En algunas de estas especies está comprobada su presencia en las selvas de galería de la Orinoquia.

TABLA 2. PRINCIPALES ESPECIES DE COLOMBIA QUE CONFORMAN LA BIODIVERSIDAD DE ESCARABAJOS PASALIDOS (PASSALIDAE: LAMELLICORNIA) A NIVEL MACROREGIONAL. DATOS PRELIMINARES (NÚMERO DE ESPECIES) *PRIMER REGISTRO PARA COLOMBIA.

<p style="text-align: center;">REGIÓN AMAZÓNICA (15 ESPECIES)</p>	<p><i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Daiman <i>Passalus (Passalus) bucki</i> Luederwaitd <i>Passalus (Passalus) glaberrimus</i> Esch <i>Passalus (Passalus) epiphanooides</i> (Kuwert) <i>Passalus (Pertinax) latifrons</i> Percheron <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> L. <i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Esch <i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lep. et Serv. <i>Passalus (Pertinax) rhodocantopoides</i> (Kuwert)* <i>Paxillus camerani</i> Rosmini <i>Paxillus leachi</i> Mac Leay <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Veturius assimilis</i> (Weber) <i>Veturius sinuosus</i> (Drapiez)</p>
<p style="text-align: center;">REGIÓN ORINOCENSE (8)</p>	<p><i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Daiman <i>Passalus (Pertinax) rugosus</i> Gravely <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> L. <i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Esch <i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lep. et Serv. <i>Paxillus leachi</i> Mac Leay <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Veturius transversus</i> (Dalman)*</p>
<p style="text-align: center;">REGIÓN DEL CHOCÓ BIOGEOGRÁFICO (7)</p>	<p><i>Passalus (Mitrorhinus) arrowi</i> Hincke <i>Passalus (Pertinax) spinulosus</i> Hincke <i>Petrejoides</i> sp. <i>Popilius eclipticus</i> (Turqui) <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Veturius sinuatocollis</i> Kuwert* <i>Veturius platyrhinus</i> (Westwod)</p>
<p style="text-align: center;">REGIÓN BAJA INTERANDINA (10)</p>	<p><i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Daiman <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> L. <i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Esch <i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lep. et Serv. <i>Passalus (Pertinax) rugosus</i> Gravely <i>Paxillus leachi</i> Mac Leay <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Verres sternbergianus</i> Zang <i>Veturius sinuosus</i> (Drapiez) <i>Veturius platyrhinus</i> (Westwod)</p>

TABLA 2. (CONTINUACIÓN). PRINCIPALES ESPECIES DE COLOMBIA QUE CONFORMAN LA BIODIVERSIDAD DE ESCARABAJOS PASÁLIDOS (PASSALIDAE LAMELLICORNIA) A NIVEL MACROREGIONAL. DATOS PRELIMINARES (NÚMERO DE ESPECIES) *PRIMER REGISTRO PARA COLOMBIA.

<p>REGIÓN MONTAÑOSA ANDINA (12)</p>	<p><i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erickson <i>Passalus (Pertinax) chingaensis</i> Reyes-Castillo & Amat <i>Passalus (Pertinax) incertus</i> Percheron <i>Passalus (Pertinax) spiniger</i> Bates <i>Passalus (Pertinax) incertus</i> Percheron <i>Publius crassus</i> (Smith) <i>Popilius fisheri</i> (Pereira) <i>Popilius gibbosus</i> (Burmeister) <i>Publius impresus</i> Hincks <i>Publius libericornis</i> Luederwald <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Publius oberthuri</i> Hincks <i>Veturius platyrhinus</i> (Westwod)</p>
<p>REGIONES DEL COMPLEJO INSULAR CONTINENTAL (10)</p>	<p><i>Passalus (Passalus) epiphanooides</i> (Kuwert) <i>Passalus (Passalus) glaberrimus</i> Esch <i>Passalus (Passalus) interruptus</i> L. <i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Esch <i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lep. et Serv. <i>Passalus (Pertinax) latifrons</i> Percheron <i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Daiman <i>Popilius marginatus</i> (Percheron) <i>Verres furcibris</i> (Esch) <i>Veturius platyrhinus</i> (Westwod)</p>

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Los factores más determinantes de la riqueza de escarabajos pasálidos en el territorio colombiano son la confluencia de las faunas mesoamericana y amazónica y la heterogeneidad ambiental del sistema montañoso andino. Si se tiene en cuenta que en otros países la mayor parte de las especies endémicas se encuentran en la alta montaña (Schuster, 1985), se prevee, con cuidadosos muestreos entre los 1800 y los 2800 m.s.n.m., un incremento de la riqueza de especies en un 30% de la composición actual.

Al comparar las faunas pasálidas entre algunos países neotropicales se observa que Colombia presenta altos niveles de riqueza (Tabla No 3), las especies de Passalini se triplican en Colombia con respecto a las especies de los países de Centroamérica. A diferencia de Colombia, en México predominan las especies proculinas con una gran diversificación de especies montañas y esto se explica en gran parte por su ubicación en la zona de transición o de convergencia entre la región neártica y neotropical y por la existencia de los complejos sistemas montañosos mexicanos. Un tercer aspecto que merece la atención es la gran extensión del territorio colombiano con relación a los demás países neotropicales, exceptuando Brasil; este factor hace que el territorio colombiano sea hasta ahora el menos explorado, lo que aumenta sin duda la posibilidad de nuevas especies y futuros nuevos registros para el país.

En futuros estudios es necesario definir nuevas categorías regionales por debajo de las establecidas en este trabajo e intentar interpretar la incidencia de los agentes históricos, como lo fueron la orogenia andina y los períodos de glaciación pleistocénica, o ecológicos que puedan explicar causalmente la distribución observada. Sin duda, los primeros ejercieron gran influencia sobre los procesos de diversificación del grupo y mecanismos de aislamiento de las especies. También es prioritario continuar con los muestreos a nivel de biodiversidad local y confrontar las faunas que van siendo identificadas con las áreas calificadas como «refugios» y de endemismos del país.

El panorama fitogeográfico puede reflejar patrones de distribución de su fauna pasálida asociada, como es el caso de los bosques de fagáceas, betuláceas y algunas bignonáceas, lo que obliga incorporar caracterizaciones de composición y fisonomía de la vegetación. Finalmente, es pertinente caracterizar conjuntos de especies por su condición alar y estudiar así su relación con el rango geográfico de tales grupos, con el fin de explicar la capacidad de dispersión y el carácter endémico de algunas especies.

CONCLUSIONES

El desarrollo parcial del presente estudio permite obtener las siguientes conclusiones:

-Los factores más determinantes de la alta riqueza de escarabajos pasálidos son la confluencia de elementos mesoamericanos y amazónicos, y la heterogeneidad ambiental del complejo montañoso andino.

-En la fauna pasálida colombiana, hasta hoy conocida, se manifiestan importantes patrones de distribución de acuerdo con la altitud y la presencia de seis grandes regiones ecogeográficas del país: la Amazonia, el Chocó biogeográfico, la Orinoquia, las zonas bajas interandinas, las zonas montañosas andinas y el complejo insular continental.

-Los escarabajos pasálidos de Colombia se pueden clasificar zoogeográficamente en tres categorías: especies con amplia distribución en las regiones bajas neotropicales, especies con distribución en el sur de Centroamérica y norte de Suramérica («Patrón Neotropical de Montaña») y aquellas exclusivamente suramericanas.

-Por la gran extensión del territorio colombiano, en comparación con la mayoría de los países neotropicales, se carece de importantes registros de colecta, factor que aumenta considerablemente la posibilidad de hallar nuevas especies y nuevos registros para el país.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al apoyo interinstitucional de la Pontificia Universidad Javeriana (Colombia), el Fondo FEN (Colombia) y el Instituto de Ecología (México), que permitieron el avance de la Etapa I del Programa: «Los insectos como modelos biológicos en estudios de Biodiversidad y conservación». Con la financiación de las dos primeras instituciones se cumplieron los trabajos de curatoría, los muestreos de prospección en campo y las visitas del primer autor a colecciones entomológicas de México y Guatemala. Hacemos un agradecimiento especial al doctor Martín Fermín Piera, entomólogo del Departamento de Biodiversidad (Entomología) del Museo Nacional de Ciencias de Madrid, España por sus valiosas recomendaciones al manuscrito, a Jack Schuster y Enio Cano, entomólogos de la Universidad del Valle de Guatemala, por sus contribuciones al trabajo, a los profesores-investigadores de la Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS) de la Pontificia Universidad Javeriana y a nuestros entomólogos amigos que nos acompañaron en intensas jornadas de colectas (Ficus, Angela, Carlos, William, Alejandro, Sandra, Naikoa y demás colegas).

BIBLIOGRAFÍA

- AMAT, G., 1995a, «Los insectos como modelos biológicos en estudio de Biodiversidad y Conservación (II)», *Rev. Innovación y Ciencia*, 4(2):55.
- _____, 1995b, «Los Escarabajos-pasálidos de Colombia (Coleoptera: Passalidae): Composición y Distribución de especies y un caso particular de Biodiversidad Regional», Tesis M Sc. (Biología-Sistemática), U. Nal. de Colombia.
- _____, & P. REYES-CASTILLO, (en prensa), 1995a, Los escarabajos-pasálidos del Parque Nacional Natural «La Macarena», *Bol. Mus. U. del Valle*, Bogotá, Colombia.
- _____, 1995, Importancia de los Escarabajos-pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en estudios de Biodiversidad y Conservación de Hábitats, Informe final, U. Javeriana-FEN.
- BOUCHER, S., 1986, «Contribution a l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea)», *Annls Soc. Ent. Fr.*, (N.S.) 22(4)., pp. 491-533.

- HALFFTER, G., 1974, Elements anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogeographiques, *Quest. entomol.*, 10: 223-262.
- HERNANDEZ, J., WALSBURGER, TH., ORTIZ, R., Y A. HURTADO, 1992, «Origen y Distribución de la Biota Suramericana y Colombiana, In Halffter, G. (compilador)», *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Acta Zool. Mex.*, Vol. especial, pp. 55-103.
- MACVEAN, C., Y J. SCHUSTER, 1981, «Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America», *Biotrópica* 13(1), pp. 29-38.
- REYES-CASTILLO, P., Y G. HALFFTER, 1978, «Análisis de la distribución geográfica de la tribu proculini (Coleoptera, Passalidae)», *Folia Entom.*, Mex., 39-40: 222-226.
- REYES-CASTILLO, P., 1982, «Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en la Zona de transición Mexicana, In Salinas, P. (Ed.), *Zoología Neotropical*», *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Vol. 2: 1387-1397.
- _____, & G. AMAT, 1991, «Notas sobre la taxonomía y distribución de Passalidae (Insecta: Coleoptera) en Colombia y descripción de una nueva especie», *Caldasia* 16(79), pp. 501-508.
- SCHUSTER, J., 1978, «Biogeographical and ecological limits of New World Passalidae», *Coleopterists Bull.*, 32(1), pp. 21-28.
- _____, 1985, «Pasálidos como organismos indicadores de áreas bióticas para el establecimiento de reservas biológicas», en *Mem. Primer Congr. Nac. Biol.*, Guatemala: 161-169.
- _____, 1992, «Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in northern Central America: post-pleistocene montane refuges», *Tul. Stud. in Zool. and Bot. Suppl. Publ.*, 1: 285-292.
- _____, 1993, «Passalidae: Clave para géneros de Colombia», *Bol. Mus. U. del Valle* 1(2):55-61, Bogotá, Colombia.

ANEXO 1. Especies de PASSALIDAE Leach presentes en Colombia.

TRIBU PASSALINI

Género *Passalus* Fabricius, 1792:

1. *Passalus* (*Pertinax*) *convexus* Dalman
2. *Passalus* (*Pertinax*) *caelatus* Erickson
3. *Passalus* (*Pertinax*) *latifrons* Percheron
4. *Passalus* (*Pertinax*) *pseudoconvexus* Boucher
5. *Passalus* (*Pertinax*) *epiphanooides* (Kuwert)
6. *Passalus* (*Pertinax*) *incertus* Percheron
7. *Passalus* (*Pertinax*) *maillei* Percheron
8. *Passalus* (*Pertinax*) *punctatostriatus* Percheron
9. *Passalus* (*Pertinax*) *rugosus* Gravely
10. *Passalus* (*Pertinax*) *spiniger* (Bates)
11. *Passalus* (*Pertinax*) *perparvulus*
12. *Passalus* (*Pertinax*) *beneshi* Hincks
13. *Passalus* (*Pertinax*) *lestradei* Boucher
14. *Passalus* (*Pertinax*) *spinulosus* Hincks
15. *Passalus* (*Pertinax*) *rhodocantopoides* Kuwert
16. *Passalus* (*Passalus*) *chingaencis* Reyes-C. & Amat
17. *Passalus* (*Passalus*) *glaberrimus* Eschscholtz
18. *Passalus* (*Passalus*) *abortivus* Percheron
19. *Passalus* (*Passalus*) *coniferus* Eschscholtz
20. *Passalus* (*Passalus*) *variiphyllus* (Kuwert)
21. *Passalus* (*Passalus*) *bucki* Luederwaldt
22. *Passalus* (*Passalus*) *cuneatus*
23. *Passalus* (*Passalus*) *interruptus* (Linneo)
24. *Passalus* (*Passalus*) *interstitialis* Eschscholtz
25. *Passalus* (*Passalus*) *punctiger* Lep. et Serv.
26. *Passalus* (*Passalus*) *elfriedae* Luederwaldt
27. *Passalus* (*Mithorhinus*) *arrowi* Hincks

Género *Spasalus* Kaup, 1869:

28. *Spasalus* sp.

Género *Paxillus* Leach:

29. *Paxillus* *leachi* Mac Leay, 1819
30. *Paxillus* *pentaphylloides* Luederwaldt
31. *Paxillus* *camerani* Rosmini

TRIBU PROCULINI

Género *Petrejoides* Kuwert, 1896:

32. *Petrejoides subrecticornis* Kuwert

Género *Popilius* Kaup, 1871:

33. *Popilius parvicornis* Gravely
34. *Popilius fisheri* Pereira
35. *Popilius gibbosus* (Burmeister)
36. *Popilius marginatus* (Percheron)
37. *Popilius eclipticus* (Truqui)
38. *Popilius novus* Kaup

Género *Publius* Kaup, 1871:

39. *Publius crassus*
40. *Publius spinipes* Zang

Género *Verres* Kaup, 1871:

41. *Verres furcibris* (Eschscholtz)
42. *Verres sternbergianus* Zang
43. *Verres hageni* Kaup.

Género *Veturius* Kaup, 1871:

44. *Veturius platyrhinus* (Eschscholtz)
45. *Veturius transversus* (Dalman)
46. *Veturius assimilis* (Weber)
47. *Veturius louwerensi* Doesburg
48. *Veturius galeatus* Boucher
49. *Veturius caquetaensis* Boucher
50. *Veturius heydeni* Kaup
51. *Veturius sinuosus* (Drapiez)
52. *Veturius sinuatocollis* Kuwert
53. *Veturius cirratus*

Género *Odontotaenius* Kuwert, 1896:

54. *Odontotaenius striatopunctatus* (Percheron)

Género *Pseudoarrox* Reyes-Castillo, 1970:

55. *Pseudoarrox caldasi* Reyes-C. & Pardo.

Capítulo V
COLEÓPTEROS COPRÓFAGOS
(SCARABAEIDAE) DE COLOMBIA:
ESTADO ACTUAL DE SU CONOCIMIENTO

FEDERICO ESCOBAR S.
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
"Alexander von Humboldt"

CLAUDIA ALEJANDRA MEDINA
Bióloga. Universidad del Valle. A.A. 26167 Cali-Valle

RESUMEN

EN EL presente documento se exponen generalidades del comportamiento, clasificación y distribución de los coleópteros coprófagos, con especial énfasis en la familia Scarabaeidae. Además, se presenta una revisión general del estado del conocimiento de los Scarabaeidae coprófagos en Colombia, resaltando la falta de investigación básica en este grupo de insectos. En la parte final se exponen los resultados del monitoreo de Scarabaeidos en una zona montañosa del sur de Colombia (Reserva Natural La Planada), y se documentan los cambios en la riqueza y abundancia de las especies ocasionados por la deforestación. También se incluye información sobre los hábitos alimenticios, ritmos de actividad y estacionalidad.

INTRODUCCIÓN

Existen tres familias de la superfamilia Scarabaeoidea con hábitos coprófagos: Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae

(Moron 1984, Borror et al. 1989). Estos insectos se conocen como coprófagos, ya que su principal alimento es el excremento de vertebrados, en especial de mamíferos (Halffter & Edmonds 1982, Hanski 1989). Sin embargo, en las tres familias existen especies con hábitos alimenticios diferentes del excremento. Entre los Aphodiidae y Geotrupidae hay especies que se alimentan de hongos y materia orgánica humificada (Moron 1984, Cambefort 1991a), mientras que muchas especies de Scarabaeidae aprovechan carroña, además de hojarasca y frutas en descomposición (Gill 1991, Halffter 1991).

Por la alta riqueza de especies, los Scarabaeidae tienen gran importancia en el neotrópico, donde se han descrito cerca de 2500 especies (Halffter 1991), y alcanzan densidades de 2000 individuos por hectárea en áreas boscosas (Peck & Forsyth 1982). Lo contrario ocurre en Aphodiidae y Geotrupidae, los cuales son más abundantes hacia las zonas templadas (Cambefort 1991a).

Los coleópteros coprófagos han sido objeto de múltiples estudios ecológicos relacionados principalmente con las estrategias de reproducción (Halffter & Edmonds 1982, Halffter & Halffter 1989), competencia (Peck & Forsyth 1982, Hanski & Cambefort 1991a), formas de utilización del excremento (Hanski & Cambefort 1991b) y biogeografía (Cambefort 1991a), así como también se ha estudiado el efecto del tipo de suelo y cobertura vegetal sobre la comunidad de coprófagos (Nealis 1977, Lumaret & Kirk 1991, Doube 1991). En la actualidad se evalúan las posibilidades de su uso como indicadores de la deforestación en bosques tropicales (Halffter & Favila 1993, Escobar 1994).

La actividad de estos coleópteros está estrechamente ligada a procesos naturales, importantes en el funcionamiento de los ecosistemas. El aprovechamiento que hacen de las heces ayuda al reciclaje de nutrientes y remoción del suelo (Medina et al. 1991), al control de parásitos e insectos de importancia médica (Waterhouse 1974) y a la dispersión secundaria de semillas (Janzen 1982, Estrada & Coates-Estrada 1991).

En Colombia no se han realizado trabajos sistemáticos en este grupo de coleópteros. La información aislada que existe sobre coprófagos, se ha reunido en el presente documento que presenta generalidades del grupo de coprófagos Scarabaeidae y el estado actual del conocimiento del mismo en nuestro país. También se muestran los resultados de un estudio sobre la composición, riqueza y abundancia de coprófagos, realizado en la Reserva Natural La Planada, al suroccidente colombiano.

CLASIFICACIÓN

En este capítulo, se ha escogido la clasificación propuesta por Cambefort (1991b), la cual considera a los Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae como familias dentro de la superfamilia Scarabaeoidea Laparosticti (*ver* Tabla 1). Otros autores han considerado estos tres grupos como subfamilias dentro de la familia Scarabaeidae (Halffter & Edmonds 1982, Borror et al., 1989), sin embargo, la clasificación de Cambefort (1991b) reconoce la especificidad de cada uno de estas familias y dentro de la familia Scarabaeidae reconoce dos taxas equivalentes, que corresponden a los grupos biológicos de cavadores (subfamilia Coprinae) y rodadores (subfamilia Scarabaeinae: Tabla 2).

Varios autores consideran a los Scarabaeidae como los verdaderos coleópteros coprófagos (Halffter & Edmonds 1982, Hanski 1991, Halffter 1991). Estos insectos son de forma ovalada, compactos y robustos; varían desde muy pequeños (unos pocos milímetros hasta 6.5 centímetros). En la mayoría de estos insectos sus patas anteriores son aplanadas y adaptadas para cavar, así como en muchos se presenta un marcado dimorfismo sexual, que consiste de cuernos y tubérculos principalmente en la cabeza y protorax de los machos (Morón 1984).

Morfológicamente los Scarabaeidae se diferencian de los Geotrupidae y Aphodiidae por la presencia de una espina apical en la tibia posterior, coxas medias separadas y el

escutelo reducido o ausente (Borror et al. 1989). Tanto los Geotrupidae como los Scarabaeidae presentan dimorfismo sexual (Moron 1984, Borror et al. 1989), mientras que los Aphodiidae generalmente comprende especies de tamaño pequeño, de color pardo oscuro o negras, las cuales viven principalmente asociadas a estiércol de ganado (Borror et al., 1989).

Tabla 1
FAMILIAS Y SUBFAMILIAS DE SCARABAEOIDEA:
LAPAROSTICTI, Y SU DIETA. ADAPTADO DE CAMBEFORT
(1991B)

Familia Subfamilia	Dieta
Geotrupidae	
Athyreinae	?
Bolboceratinae	Humus (larvas); hongos (adultos)
Geotrupinae	Humus, hongos, excremento
Lethrinae	Hojas
Aphodiidae	
Aphodiinae	Excremento, humus
Corithoderinae	Hojas en nidos de termitas
Eupariinae	Humus, excremento
Odochilinae	Humus
Psammodiinae	Humus
Rhyparinae	Humus, excremento
Termitoderinae	Hojas en nidos de termitas
Thinorycterinae	Raíces, humus
Scarabaeidae	
Coprinae	Excremento, carroña, humus
Scarabaeinae	Excremento, carroña, humus

HISTORIA NATURAL DE LOS SCARABAEIDAE

En los bosques tropicales de Sur América, se encuentra la más alta riqueza de especies de Scarabaeidae (Halffter 1991) Ta-

bla 2. Diferentes autores han argumentado que la diversidad de especies de coprófagos en el neotropico se debe a fenómenos geográficos e históricos; relacionados con la extinción de la megafauna mamífera y a la expansión de bosques durante el pleistoceno (Halffter 1991, Gill 1991, Cambefort 1991a). Estos factores repercutieron en sus hábitos alimenticios al explotar el excremento de otros vertebrados, y al usar otras fuentes alimenticias como carroña y materia orgánica en descomposición (Cambefort 1991a, Gill 1991).

Tabla 2
DIVISIÓN DE LA FAMILIA SCARABAEIDAE EN SUBFAMILIAS Y
TRIBUS. TOMADO DE CAMBEFORT (1991B).

Subfamilia	Tribu
Coprinae (cavadores)	Coprini Dichotomiini Oniticellini Onitini Onthophagini Phanaeini
Scarabaeinae (Rodadores)	Canthonini Eucraniini Eurysternini Gymnopleurini Scarabaeini Sisyphini

El estudio del comportamiento reproductivo y de los patrones de nidificación en los coprófagos ha sido de gran importancia para entender la filogenia y evolución de este grupo de insectos (Halffter & Edmonds 1982).

El comportamiento básico de alimentación y nidificación de los Scarabaeidae comienza con la localización del excremento, carroña u otros sustratos (Halffter y Matthews 1966). La pronta detección del excremento, es especialmente importante

para los Scarabaeidae en bosques tropicales, donde las altas temperaturas y la precipitación deterioran las condiciones del recurso (Gill 1991). Los Scarabaeidae detectan el alimento a través del olfato, bien sea volando en contra del viento, o perchados sobre la vegetación a diferentes alturas (Howden & Young 1978).

Otro aspecto importante del comportamiento en estos insectos es la posterior relocalización del alimento. La relocalización consiste en enterrar parte del excremento directamente en el lugar donde éste es encontrado (relocalización vertical) o transportarlo a cierta distancia para enterrarlo (relocalización horizontal) (Halffter & Halffter 1989). En términos generales la nidificación incluye la protección del excremento en galerías al interior del suelo y el cuidado parental que en algunos grupos alcanza grados avanzados de subsociabilidad (Halffter & Edmonds 1982, Cambefort & Hanski 1991).

Con este comportamiento reproductivo los Scarabaeidae han alcanzado una ventaja selectiva importante ya que protegen su alimento y el de su prole de competidores (Halffter & Halffter 1989). Este comportamiento de relocalización marca dos líneas evolutivas bien diferenciadas dentro de la subfamilia, agrupados etológica y morfológicamente como cavadores y rodadores (Halffter & Halffter 1989, Cambefort & Hanski 1991)

Morfológicamente los cavadores y rodadores se diferencian por la forma de sus patas medias y posteriores. En los rodadores las patas son delgadas y alargadas, en los cavadores las patas son cortas y fuertes. Por otro lado, el comportamiento de nidificación en ambos grupos difiere; los cavadores preparan previamente una galería para luego aprovisionarla con excremento, mientras que los rodadores fabrican una bola de excremento y la entierran directamente (Figura 1). También existen diferencias en el grado de cooperación bisexual y en el papel que juega cada sexo en el proceso de nidificación (ver Halffter & Edmonds 1982).

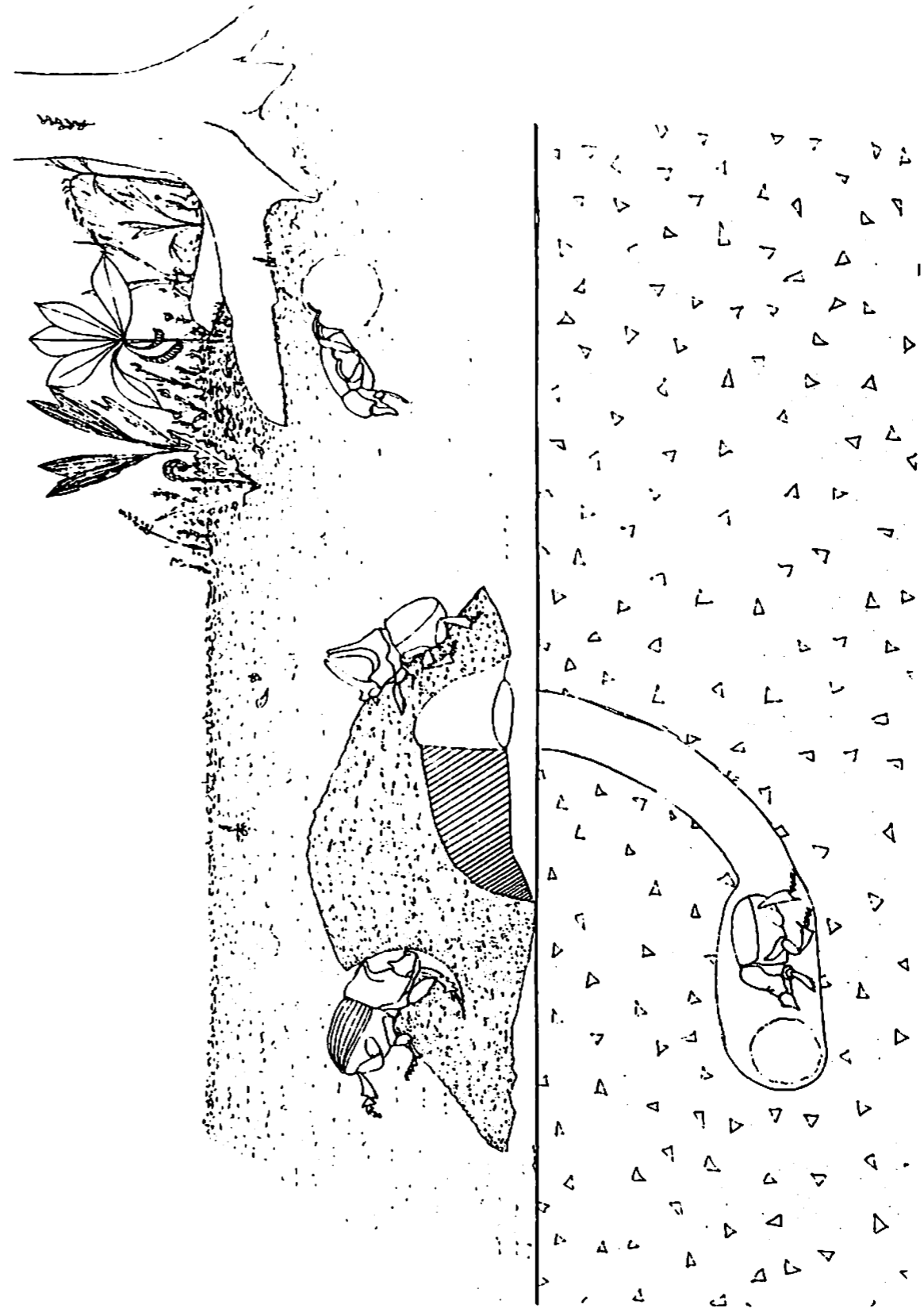


FIGURA 1. Cavadores y rodadores trabajando en la relocalización del excremento.

**ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO
DE LOS SCARABAEIDAE EN COLOMBIA**

En Colombia, hasta el momento no se han realizado inventarios detallados en este grupo de coleópteros y el estado de su conocimiento es precario. El listado más actualizado de los coprófagos del país, es el de Blackwelder (1951). Dada la antigüedad de este listado, muchas de las especies registradas para Colombia pueden, en el momento, ser sinonimias, o estar agrupadas en otros géneros.

Con base en la revisión de diferentes colecciones y museos entomológicos del país, y apoyados en material bibliográfico se ha podido reunir información sobre la distribución, preferencias alimenticias y métodos de captura de los Scarabaeidae de Colombia. Con esta información los autores actualmente preparan un listado actualizado de las especies de Scarabaeidae de Colombia (Medina & Escobar, en preparación). Hasta el momento se registran 227 especies, agrupadas en 23 géneros (Tabla 3), lo cual corresponde al 33 % de los 70 géneros reportados para el neotrópico. De estos 23 géneros 17 son endémicos del neotrópico, por lo cual este grupo se considera clave en estudios biogeográficos y de conservación.

Del material examinado se han podido identificar 16 géneros y 65 especies (Apéndice 1). Aunque no se ha revisado la totalidad de las colecciones existentes en el país, esta revisión preliminar presenta especímenes de un rango altitudinal amplio y proveniente de áreas protegidas y ecológicamente importantes (Tabla 4). El material ha sido colectado principalmente revisando excremento de ganado y de otros animales domésticos. También se han realizado colecciones en trampas de caída «pitfall» cebadas con diferentes tipos de atrayentes como carroña y excremento humano, en fuentes de luz, troncos en descomposición y en redes para murciélagos y pájaros (ver Apéndice 1).

**Tabla 3.
GÉNEROS Y ESPECIES DE COLEÓPTEROS (SCARABAEIDAE)
REGISTRADAS PARA COLOMBIA.**

Géneros (Autor)	Especies	regis-tradas	Distribución
<i>Agamopus</i> (Bates)	1	(4)	Neotropical*
<i>Anisocanthon</i> (Mart & Per.)	1	(4)	Neotropical*
<i>Ateuchus</i> (Weber)	4	(79)	Neártica- Neotropical
<i>Bdelyrus</i> (Harold)	1	(3)	Neotropical*
<i>Canthidium</i> (Erichson)	16	(153)	Neotropical*
<i>Canthon</i> (Hoffmannsegg)	57	(129)	Neártica- Neotropical
<i>Copris</i> (Müller)	1	(17)	Mundial
<i>Coprophanaeus</i> (Olsoufieff)	2	(28)	Neotropical*
<i>Cryptocanthon</i> (Balthasar)	4	(12)	Neotropical*
<i>Dendropaemon</i> (Perty)	1	(25)	Neotropical*
<i>Deltochilum</i> (Eschscholtz)	25	(81)	Neotropical*
<i>Diabroctis</i> (Gistel)	1	(3)	Neotropical*
<i>Dichotomius</i> (Hope)	28	(148)	Neotropical*
<i>Eurysternus</i> (Dalman)	9	(28)	Neotropical*
<i>Ontherus</i> (Erichson)	8	(36)	Neotropical*
<i>Onthophagus</i> (Latreille)	23	(99)	Mundial
<i>Oxysternon</i> (Laporte)	4	(15)	Neotropical*
<i>Phanaeus</i> (MacLeay)	8	(48)	Neártica- Neotropical
<i>Pseudocanthon</i> (Bates)	2	(8)	Neártica- Neotropical
<i>Scatimus</i> (Erichson)	1	(8)	Neotropical*
<i>Scybalocanthon</i> (Martinez)	4	(16)	Neotropical*
<i>Sulcophanaeus</i> (Olsoufieff)	5	(14)	Neotropical*
<i>Uroxys</i> (Westwood)	14	(55)	Neotropical*
Total 23	220	(1013)	

* Género endémico para el neotrópico.

El número en paréntesis indica las especies de ese género descritas para el neotrópico. Fuente: Blackwelder (1951), Vulcano y Pereira (1967), Edmonds (1972), Howden y Young (1981), Cambefort (1991a), Hanski y Cambefort (1991c), Edmonds (1994).

Tabla 4.

**PRINCIPALES LOCALIDADES DONDE SE HAN REALIZADO
MUESTREOS DE SCARABAEIDAE EN COLOMBIA.
(P.N.N. = PARQUE NATURAL NACIONAL).**

Localidad	Departamento	Formación vegetal Espinal (1977)
P.N.N. Amacayacu	Amazonas	bh-T
P.N.N. La Macarena	Meta	bh-T
P.N.N. Tinigua	Meta	bh-T
P.N.N.S.N. Santa Marta	Ces, Guaj, Magd.	bh-T
P.N.N. Isla Gorgona	Cauca	bmh-T
P.N.N. Los Farallones	Valle	bmh-PM
Reserva Natural La Planada	Nariño	bmh-PM
Reserva Natural Río Nambí	Nariño	bh-T
Calima Bajo y Medio	Valle	bmh-T, bp-T

Los géneros mejor representados en las colecciones son: *Deltochilum*, *Dichotomius* y *Uroxys* con el 42 % del total de especies. El bajo número de especies encontradas en géneros como *Canthon*, *Canthidium*, *Coprophanæus* y *Phanaeus* puede deberse a la falta de colecciones en el interior de los bosques, donde muchas de estas especies se encuentran asociadas al excremento de mamíferos frugívoros y omnívoros (Howden & Young 1981, Estrada et al., 1993).

Es evidente que existe la necesidad de estudios en este grupo de coleopteros, y más si se tiene en cuenta que el acelerado proceso de deforestación de zonas señaladas en Colombia por su alta biodiversidad (Chocó biogeográfico, Amazonia y bosques de niebla) limitan la posibilidad de completar el inventario de los Scarabaeidae. Por otro lado, es importante destacar, que este grupo de insectos puede ser usado en la evaluación de la incidencia de la actividad humana en áreas de bosque, así como para el monitoreo de la diversidad en dichas áreas (Halffter & Favila 1993).

Howden y Nealis (1975) mostraron por primera vez el efecto de la deforestación en bosques de la Amazonia colombiana

sobre la riqueza de especies de Scarabaeidae. Recientemente, Escobar (1994) realizó un estudio de evaluación y monitoreo de la riqueza y abundancia de coleópteros coprófagos en un bosque de niebla al suroccidente del país.

Aunque se sabe que en Colombia aún existe un vacío en inventarios y conocimiento en general de diferentes grupos faunísticos, está claro que es una prioridad el trabajar grupos vulnerables a los procesos de deforestación que se están llevando a cabo en el país, como es el caso de los coleópteros coprófagos.

COPROFAUNA DE LA RESERVA NATURAL LA PLANADA

La Reserva Natural La Planada se encuentra localizada en la vertiente Pacífica de la cordillera occidental en el municipio de Ricaurte, Departamento de Nariño (1° 17'N, 78° 15'O). Presenta un rango altitudinal que varía entre los 1300 y los 2100 m. de elevación. La precipitación promedio anual es de 4900 mm. con una marcada estación seca entre junio y agosto; la temperatura fluctúa entre los 12° y los 24°C. Por las características climáticas y ecológicas corresponde a la zona de vida de bosque pluvial premontano (bp-PM; Espinal 1977).

La coprofauna de la R.N. La Planada fue estudiada entre enero y diciembre de 1993. En la captura de los especímenes se utilizaron trampas de caída modificadas cebadas con excremento humano (ver Escobar 1994). El monitoreo de los Scarabaeidae se llevó a cabo en tres tipos de hábitat, bosque primario, bosque secundario y potrero, realizando en cada hábitat el mismo esfuerzo de muestreo.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y ABUNDANCIA

Un total de 18 especies (11 géneros) fue registrado en la R.N. La Planada (Tabla 5). Las especies más abundantes son *Deltochilum spinipes*, *Uroxys brachialis*, *Uroxys nebulinus*, *Sulcophanaeus velutinus* y *Ontherus compressicornis* con el 82

% del total de individuos capturados. Contrario a lo que sucede con *Bdelyrus seminudus*, *Canthon aberrans*, *Deltochilum mexicanum*, *Eurysternus foedus* y *Oxysternon conspicillatum*, las cuales pueden considerarse como especies raras en el área de estudio (1.23 % del total; Tabla 5).

Al discriminar los hábitats evaluados de acuerdo con la presencia o ausencia de cobertura vegetal, nueve especies fueron capturadas en uno de los dos tipos de ambiente. Cinco especies en hábitats con cobertura vegetal (bosque primario y secundario) y cuatro en zonas abiertas. Es importante destacar que aunque la gran mayoría de las especies disminuyen su abundancia en los hábitats perturbados, otras como: *Aphodius brasiliensis* (Scarabaeidae: Aphodiinae), *Eurysternus marmoreus* y *Onthophagus acuminatus* tienden a incrementar en número en estos hábitats.

El grado de especificidad por un determinado hábitat en los coleópteros coprófagos varía con la estructura de la vegetación y tipo de suelo (Nealis 1977, Hanski 1989, Doube 1991). En La Planada, las zonas en proceso de regeneración presentan un sotobosque espeso, compuesto por arbustos muy ramificados, lo cual puede dificultar el vuelo y la localización del excremento por los coprófagos en el interior de este hábitat. Tanto la estratificación vertical como la densidad de la vegetación son factores que explican los cambios en la riqueza y abundancia de las especies (Peck & Forsyth 1982, Doube 1991, Cambefort & Walter 1991).

En zonas de potrero, la compactación del suelo y disminución de su capacidad de drenaje por acción del ganado, así como los cambios climáticos (incremento de temperatura y disminución de la humedad), dificultan el establecimiento de los Scarabaeidae en zonas abiertas dedicadas al pastoreo (Escobar 1994).

Como se observa en la Tabla 5, las áreas desforestadas se constituyen en una barrera para la dispersión de la mayoría de las especies de coprófagos, lo cual puede originar cambios en el flujo genético y demografía de las especies, incrementando

las probabilidades de extinción (Wilcox & Murphy 1985). Esto parece ser más importante para organismos de tamaño pequeño como invertebrados y muchas de las especies de aves (Saunders 1991, Bierregaard et al., 1992).

Tabla 5.
NÚMERO TOTAL DE INDIVIDUOS POR ESPECIE CAPTURADOS
EN CADA UNO DE LOS HÁBITATS
EN LA RESERVA NATURAL LA PLANADA
ENTRE ENERO Y DICIEMBRE DE 1993

Especies	Hábitats			Total
	bp	bs	po	
<i>Aphodius brasiliensis</i>			15	15
<i>Bdelyrus seminudus</i>		1		1
<i>Canthon aberrans</i>			6	6
<i>Deltochilum spinipes</i>	1571	724	9	2304
<i>Deltochilum mexicanum</i>	7	2		9
<i>Dichotomius satanas</i>	371	77	6	454
<i>Dichotomius sulcatus</i>	300	83	16	399
<i>Eurysternus marmoreus</i>	9	30	53	92
<i>Eurysternus foedus</i>			3	3
<i>Ontherus compressicornis</i>	619	180	53	852
<i>Onthophagus acuminatus</i>		5	24	29
<i>Sulcophanaeus velutinus</i>	767	278	1045	
<i>Oxysternon conspicillatum</i>			3	3
<i>Uroxys brachialis</i>	1720	143	4	1867
<i>Uroxys depressifrons</i>	229	22	1	252
<i>Uroxys cuprescens</i>	240	31	271	
<i>Uroxys nebulinus</i>	1234	105	2	1341
<i>Uroxys sp.</i>	132	19	151	
Total	7199	1700	195	9094

(bp = bosque primario, bs = bosque secundario, po = potrero).

ESTACIONALIDAD

La Figura 2, representa el total de individuos capturados durante cada mes en los tres hábitats. Al comparar las curvas, se observa que en bosque primario existen marcados cambios

en el número de individuos a lo largo del año, con tres picos bien definidos, el primero en el mes de marzo, el segundo en el mes de julio y el tercero hacia finales del año, entre los meses de octubre y noviembre. Diferente a lo que ocurre en bosque secundario y potrero, en donde el número de capturas es uniforme a través del tiempo. En ninguno de los casos se encontró correlación con la precipitación.

Un comportamiento similar al anteriormente descrito se presenta en los valores de abundancia de algunas de las especies encontradas en bosque primario. De acuerdo con esto es posible reconocer tres patrones: el primer patrón formado por las especies más abundantes al comienzo del año (*U. brachialis* y *U. nebulinus*). Contrario a *S. velutinus* y *D. sulcatus*, las cuales incrementaron su abundancia en los meses de octubre y noviembre. Al tercer patrón pertenecen las especies con tres picos de abundancia en el año *U. cuprescens*, *Uroxys* sp. y *D. spinipes*.

La estacionalidad en insectos es generalmente controlada por tres factores: disponibilidad del recurso, temperatura y precipitación (Wolda 1988). En el trópico se han reportado cambios estacionales en la abundancia de las especies de Scarabaeidae, con un pico durante la estación lluviosa y un notable descenso durante la estación seca (Howden & Young 1981, Janzen 1982, Lumaret & Kirk 1991). En muchos casos la severidad de la estación seca restringe la actividad de muchas especies de coleópteros coprófagos (Janzen 1982). En contraste, los resultados obtenidos indican que no existen estacionalidad en los patrones de abundancia; sin embargo, se observa que algunas de las especies disminuyen su abundancia a finales de la estación seca (mes de septiembre) e incrementan en número al comenzar los meses más lluviosos del año, entre octubre y noviembre (ver Figura 2).

Poco se sabe sobre el ciclo de vida de los coleópteros coprófagos en el neotrópico. Los picos de abundancia encontrados para las especies en bosque primario en la zona de estudio parecen alternarse a lo largo del año; esta asincronía puede permitir la coexistencia de las especies, disminuyendo

la competencia. Aunque Hanski (1989) asegura que el recurso excremento no es estacional, para muchos mamíferos frugívoros, existen picos en la producción de frutos en el interior de los bosques dependiendo de las condiciones locales (Estrada & Coates-Estrada, 1991). Esto puede determinar variaciones en la composición y disponibilidad del excremento a lo largo del año. Algunos trabajos sugieren cambios en las preferencias alimenticias según la estación y los requerimientos nutricionales de las especies correlacionadas con la época reproductiva (Gill, 1991), de acuerdo con el contenido de nitrógeno, agua y fibra del excremento (Edwards, 1991).

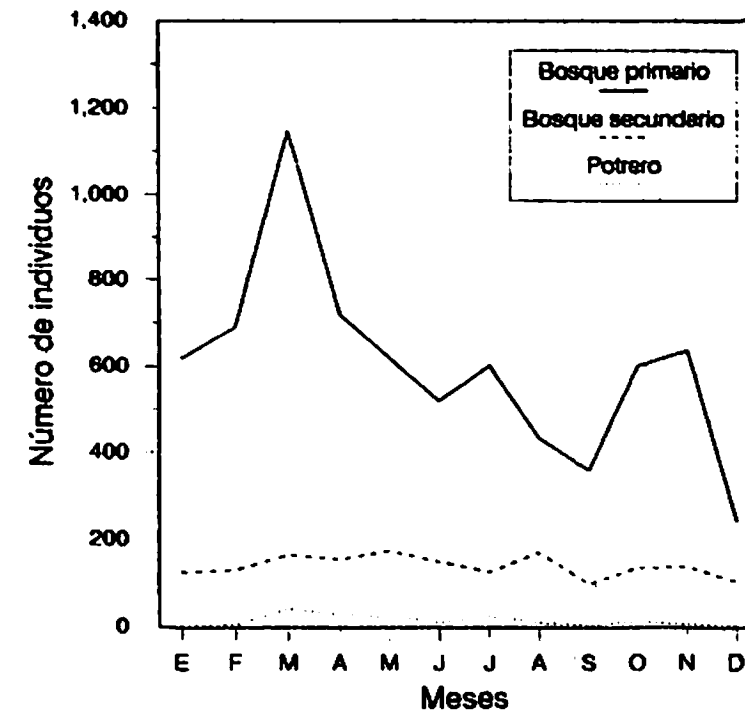


FIGURA 2. NÚMERO TOTAL DE INDIVIDUOS DE COLEÓPTEROS COPRÓFAGOS CAPTURADOS POR HÁBITAT DURANTE LOS DOCE MESES DE MUESTREO EN LA RESERVA NATURAL LA PLANADA

RITMOS DE ACTIVIDAD Y PREFERENCIAS ALIMENTICIAS

De las 18 especies capturadas, doce son activas en horas de la noche y seis durante el día. Al primer grupo pertenecen las especies del género *Uroxys*, *Deltochilum*, *Dichotomius* así como *E. marmoreus*, *O. compressicornis* y *B. seminudus*. Al segundo

grupo pertenecen *A. brasiliensis*, *C. aberrans*, *E. foedus*, *S. velutinus*, *O. acuminatus* y *O. conspicillatum*.

Algunas observaciones preliminares indican que las especies presentan períodos diferenciales de actividad durante el día, por ejemplo, *S. velutinus*, es activo entre las 06:00 y las 10:00 de la mañana, hora en la cual los micos presentan la mayor actividad. En la noche *D. spinipes* es más abundante entre las 18:00 y 21:00 horas y entre las 04:00 y 06:00 horas. Mientras que *O. compressicornis*, *U. brachialis* y *U. nebulinus* presentan un mayor número de individuos entre las 20:00 y las 24:00 horas. La actividad de los coleópteros coprófagos parece decrecer entre las 24:00 y las 04:00 horas (F. Escobar, observación personal).

A. brasiliensis, *E. marmoreus* y *E. foedus* se encuentran principalmente asociadas al excremento de vaca. En el interior del bosque, las especies del género *Deltochilum* se alimentan de un amplia variedad de sustratos, pero prefieren carroña (carne de pescado en descomposición). *S. velutinus* fue la única especie encontrada en excremento de mico (*Allouata palliata*). Algunas especies del género *Uroxys* son atraídas por excremento de oso (*Tremarctos ornatus*) tanto en áreas de potrero como en el interior del bosque. El comportamiento de *C. aberrans* y *B. seminudus* es interesante; la primera especie fue encontrada arrastrando cadáveres de insectos y depredando lombrices de tierra, la segunda en frutos en descomposición, del género *Quoraribea* (Bombacaceae) y en troncos en descomposición.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen muy especialmente al Dr Henry F. Howden de Carleton University, Canadá por el envío de material bibliográfico y colaboración en la identificación y confirmación de los especímenes. A la sección de Entomología de la Universidad del Valle por su apoyo logístico. A Iván Jiménez de la Universidad de los Andes, Fernando Fernández del ICN de la Universidad Nacional de Colombia, Mario Baracaldo de la Universidad Nacional, Víctor Hugo Serrano, Rosa Aldana, y

Jorge Aldana de la Universidad del Valle por la colección y envío de especímenes. A la Reserva Natural La Planada y al programa de becas para la Conservación de GEA-WCS por la financiación del trabajo realizado en La Planada. Finalmente, a Bruce Gill (Entomology Unit, Agriculture & Agri-food, Canadá) por sus valiosas observaciones al manuscrito final.

BIBLIOGRAFÍA

- BLACKWELDER, R. E., 1951, Catalogo de Coleopteros Colombianos, Rev. Acad. Col. Ci. Ex. Fis y Nat., Vol. 8, No. 30: 221-229.
- BIERREGAARD JR., R.O., T.E. LOVEJOY, V., KAPOs, A.A., DOS SANTOS & R.W. HUTCHINGS, 1992, The biological dynamics of tropical rainforest fragments, BioScience Vol. 42 (11), pp. 859-866.
- BORROR, D.J., C.A. TRIPLEHORN, & N.F. JOHNSON, 1989, An Introduction to the Study of Insects, Sixth edition, Saunders College Publishing, USA.
- CAMBEFORT, Y., 1991a, Biogeography and evolution, pp. 51-68, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT (Eds.), Dung beetle ecology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- _____, 1991b, From saprophagy to coprophagy, pp. 21-35, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT (Eds.), Dung beetle ecology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- _____, & I. HANSKI, 1991, Population biology, pp. 36-50, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT (Eds.), Dung beetle ecology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- _____, & P. WALTER, 1991, Dung beetles in tropical forests in África, pp. 198-210, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), Dung beetle ecology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DOUBE, B.M., 1991, Dung beetles of southern África, pp 133-155, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), Dung beetles ecology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- EDMONDS, W.D., 1972, Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phaneine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), The University of Kansas Science Bulletin 49(11): 731-874.
- EDMONDS, W.D., 1994, Revision of *Phanaeus* MacLeay, a new world genus of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae), Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, No. 443: 1-105.

- EDWARDS, 1991, Seasonal variation in the dung of african grazing mammals, and its consequences for coprophagous insects, *Functional Ecology*, 5: 617-628.
- ESCOBAR, F., 1994, Excrementos, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al sur occidente de Colombia, Tesis de pregrado Biología- Entomología, Universidad del Valle.
- ESPINAL, S., 1977, Zonas de vida y formaciones vegetales de Colombia, Instituto Geográfico Augustin Codazzi, IGAC, Vol. XIII No. 11, Bogotá, 337 pp.
- ESTRADA, A., & R. COATES-ESTRADA, 1991, Howler monkey (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, *Journal Tropical Ecology* 7, México, pp. 475-490.
- ESTRADA, A., G. HALFFTER, R. COATES-ESTRADA & D.A. MERRIT JR, 1993, Dung beetles attracted mammalian hervivore (*Allouatta palliata*) and omnivores (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, *Journal Tropical Ecology* 9, México, pp. 45-54.
- GILL, B.D., 1991, Dung beetles in tropical american forest, pp. 211-229, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT (Eds.), *Dung beetles ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HALFFTER, G., 1991, Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), *Folia Entomológica Mexicana* 82: 195-238.
- _____, & E.G. MATTHEWS, 1966, The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14: 1-312.
- _____, & W.D. EDMONDS, 1979, Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual, *Folia Entomológica Mexicana* 4(2): 13-20.
- _____, & W.D. EDMONDS, 1982, The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach, Instituto de Evología, Publicación No. 10, México, D.F.
- _____, & V. HALFFTER, 1989, Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae:), Instituto de Ecología, A.C., México, D.F., 32, pp. 1-53.
- _____, & M.E. FAVILA, 1993, The Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes, *Biology International* No. 27, 21 pp.
- HANSKI, I., 1989, The dung beetles, en H. LIETH, & J.A. WEGER (Eds), *Ecosystems of the world 14b: tropical forests*, Elsevier, Amsterdam.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, 1991a, Competition in dung beetle, pp 305-329, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), *Dung beetle ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- _____, 1991b, Resource partitioning, pp 331-349, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), *Dung beetles ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- _____, 1991c, Index of the genera in Scarabaeidae, pp. 465-473, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), *Dung beetle ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HOWDEN, H.F. & V.D. NEALIS, 1975, Effects of the clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetles fauna (Coleoptera), *Biotrópica* 7, pp. 77-83.
- _____, & O.P. YOUNG, 1978, Observations on heiht of perching in some tropical dung beetle, *Biotrópica* 10(1), pp. 43-46.
- _____, 1981, Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae), *Contributions of the American Entomological Institute* 18, pp. 1-204.
- JANZEN, H.D. 1982, Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pastures, *Oikos* 33, pp. 274-283.
- LUMARET, J.P. & A.A. KIRK, South temperate dung beetles, 1991, pp. 97-115, en I. HANSKI & Y. CAMBEFORT, (Eds.), *Dung beetles ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MORON, M.A., 1984, Escarabajos 200 millones de años de evolución, Instituto de Ecología, Museo de Historia Natural, México D.F.
- MEDINA C.A., F. ESCOBAR & M. ROJAS DE HERNANDEZ, 1991, Aspectos ecológicos y biomecánicos de *Oxysternon conspicillatum* (Coleoptera: Scarabaeidae) en el Valle del Cauca, *Revista Sociedad Colombiana de Entomología*, 16(2), pp. 54-61.
- NEALIS, V.G., 1977, Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae), *Canadian Journal Zoology* 5, pp. 138-147.
- PECK, S.B. & A. FORSYTH, 1982, Composition, structure and comparative behavior in guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), *Canadian Journal Zoology* 60, pp. 1624-1634.
- SAUNDERS D.A., R.J. HOBBS, & C.R. MARGULES, 1991, Biological consequencens of ecosystem fragmentation: a review, *Conservation Biology*, 5(1): 18-32.
- VULCANO M.A. & F.S. PEREIRA, 1967, Sinópse dos Passalidae e Scarabaeidae S, Str. da regio Amazonica, (Insecta: Coleóptera), *Atas do Simposio sobre a biota Amazonica* Vol. 5 (Zoología), pp. 533-603.
- WATERHOUSE, D.F., 1974, The ecological control of dung, en T. EISNER & E.O. WILSON, (Eds.), *The Insects*, W. H. Freeman and company, San Francisco, California.
- WILCOX, B.A. & D.D. MURPHY, 1985, Conservation strategy: the effects

of fragmentation on extinction, American Naturalist 125, pp. 879-887.

WOLDA, H., 1988, Insects seasonality, Ann. Rev. Ecol. Syst., 19, pp. 1-18.

Apéndice 1.
ESPECIES DE COLEÓPTEROS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE) DE COLOMBIA.

Espece	Localidad	Altura	Ex	Ca	Fr	Ot
<i>Eurysternus foedus</i>	Nariño, Amazonas, Valle	90-1800	x			
<i>Eurysternus marmoreus</i>	Nariño, Valle	1700-1800	x			p
<i>Eurysternus plebejus</i>	Amazonas, Meta, Magdalena	90		x		
<i>Onthophagus clypeatus</i>	Nariño	1800	x		x	
<i>Onthophagus acuminatus</i>	Nariño	1300-1700	x			
<i>Onthophagus sharpi</i>	Valle, Magdalena	150-1000			x	
<i>Onthophagus incensus</i>	Antioquia	3200	x			
<i>Onthophagus atriglabus</i>	Valle	1000				h
<i>Onthophagus marginicollis</i>	Valle	1000	x			
<i>Onthophagus spp.</i>	Valle, Putuma., Tol., Antio.	300-1000				
<i>Oxystemon conspiciellatum</i>	Va., Cau., Nar., Amaz., Meta	40-1900	x		x	
<i>Oxystemon sitenus</i>	Meta, Amazonas, Nariño	50-500	x			r
<i>Coprophanaeus felamon</i>	Nariño	1800	x			
<i>Coprophanaeus telamon</i>	Meta	400			x	
<i>Coprophanaeus spp.</i>	Va., Cau., Met., Amaz., To., Atl.	10-1800	x		x	
<i>Sulcophanaeus cupricollis</i>	Valle	75	x			
<i>Sulcophanaeus velutinus</i>	Nariño	1800	x		x	
<i>Sulcophanaeus leander.</i>	Casanare, Meta	1000	x			
<i>Sulcophanaeus sp. 1</i>	Meta	350-400	x			

Ex = Excremento

Ca = Carroña

Fr = Fruta

Ot = Otros:

p = trampa pitfall.

f = fuente de luz

t = tronco en descomposición.

h = hojarasca

APÉNDICE 1. Continuación

Especie	Localidad	Altura	Ex	Ca	Fr	Ot
<i>Sulcophanaeus sp.</i> ₂	Nariño	1000-1800				
<i>Phanaeus pyrois</i>	Valle	1800	x			p
<i>Phanaeus hermes</i>	Meta	350-400	x	x		
<i>Bdelyrus seminudus</i>	Nariño	1000-1800	x			t
<i>Ontherus trituberculatus</i>	Nariño	1350	x	x		
<i>Ontherus compressicornis</i>	Nariño, Valle	1600-2600	x			p
<i>Ontherus spp.</i>	Valle, Meta, Cauca	400-1800	x			
<i>Ontherus sp.</i> ₁	Nariño	50-1300	x			
<i>Dichotomius satanas</i>	Cund., Nariño, Ant., Sant.	1800	x	x		p
<i>Dichotomius sulcatus</i>	Tolima, Nariño, Valle	270-1800	x	x		
<i>Dichotomius achamas</i>	Cund., Nariño, Valle, Boyacá	2500-3000			s	r
<i>Dichotomius horridus</i>	Valle	270	x			
<i>Dichotomius belus</i>	Valle, Met., Amaz., Boy., San	90-1800	x			f
<i>Dichotomius podalirius</i>	Meta	400	x			
<i>Dichotomius mamillatus</i>	Meta	400	x			
<i>Dichotomius boreus</i>	Meta	400	x			
<i>Dichotomius sp.</i> ₁	Meta	400	x			
<i>Dichotomius sp.</i> ₂	Huila	1000	x			
<i>Dichotomius sp.</i> ₃	Cun., Met., Caque., Boy., Nar.	3000				f
<i>Dichotomius sp.</i> ₄	Santander, Huila					
<i>Dichotomius sp.</i> ₅	Vicha., Met., Casa., Boyacá	200-1000				

APÉNDICE 1. Continuación

Especie	Localidad	Altura	Ex	Ca	Fr	Ot
<i>Canthidium sp.</i>	Met., Amaz., Nariño, Antio.	90-400	x	x		p
<i>Uroxys nebulinus</i>	Nariño	1350-1800	x	x		
<i>Uroxys sp.</i>	Nariño	1800	x	x		
<i>Uroxys brachialis</i>	Nariño, Valle	1351-1800	x	x		
<i>Uroxys depressifrons</i>	Nariño	1800	x	x		
<i>Uroxys cuprescens</i>	Nariño	1350-1800	x	x		
<i>Ateuchus sp.</i>	Nariño	50				p
<i>Deltochilum mexicanum</i>	Nariño, Valle, Meta	350-2300	x	x		
<i>Deltochilum spinipes</i>	Nariño	1500-1800	x	x		
<i>Deltochilum gibbosum</i>	Bolívar, Valle	300-500		x		p
<i>Deltochilum hypponium</i>	Valle	1700-2500	x			
<i>Deltochilum sp.</i>	Valle, Meta	350-2800	x			
<i>Deltochilum parile</i>	Chocó, Valle, Amazonas	90-1800	x			p
<i>Cryptocanthon altus</i>	Cundinamarca	2500	x			
<i>Canthon aberrans</i>	Nariño	1800	x			
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	Amazonas	90		x		

Ex = Excremento Ca = Carroña Fr = Fruta Ot = Otros: p = trampa pitfall.
 r = red de murciélagos f = fuente de luz t = tronco en descomposición. h = hojarasca
 Material revisado del Museo de Entomología Universidad del Valle, Museo de Entomología Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia y colección de los autores.

APÉNDICE 1. Continuación

Especie	Localidad	Altura	Ex	Ca	Fr	Ot
<i>Canthon septemmaculatus</i>	Amazonas	90		x		
<i>Canthon mutabilis</i>	Magdalena, Valle	90-1100	x			p
<i>Canthon aequinoctialis</i>	Antioquia	1440	x			
<i>Canthon spp.</i>	Meta, Val., Amaz., Magd., Nar.	90-1800	x	x		p
<i>Canthon sp.</i> ₁	Nariño	50-500				p
<i>Canthon sp.</i> ₂	Nariño	50-500				p
<i>Canthon sp.</i> ₃	Nariño	50-500				p

Ex = Excremento

Ca = Carroña

Fr = Fruta

Ot = Otros:

p = trampa pitfall.

r = red de murciélagos f = fuente de luz t = tronco en descomposición. h = hojarasca

Material revisado del Museo de Entomología Universidad del Valle, Museo de Entomología Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia y colección de los autores.

Capítulo VI CLAVE SINÓPTICA PARA LAS FAMILIAS Y SUBFAMILIAS DE MARIPOSAS Y POLILLAS COLOMBIANAS

ANGELA R. AMARILLO S.
M. GONZALO ANDRADE C.
*Instituto de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Colombia,
Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.*

RESUMEN

SE PRESENTA una clave sinóptica para la determinación de las familias y subfamilias de mariposas (Rhopalocera) y para las familias más comunes de polillas (Heterocera) de Colombia.

Palabras clave: Clave, sinóptica, Colombia, Heterocera, Rhopalocera.

ABSTRACT

It present a sinoptic key for families and subfamilies of butterflies (Rhopalocera) and families of more common moths (Heterocera) from colombia.

Key words: Key, sinoptic, Colombia, subfamilies, Heterocera, Rhopalocera.

INTRODUCCIÓN

Generalmente la utilización de claves para la determinación de organismos en campo o sin la utilización de aparatos de aumento como estereoscopios o microscopios es limitada, dado que muchos de los caracteres requeridos son muy pequeños o complejos; de otra parte, la forma dicotómica tradicional de trabajo hace que sólo se pueda avanzar en la determinación si se cuenta con el organismo completo para asegurar la continuidad dentro de la clave, encontrándose no muy pocas veces, que se dificulta el proceso por la falta de partes o estructuras indispensables, haciéndola además complicada para los que apenas se están familiarizando con el uso de estos instrumentos.

Es por esto que, tendiendo a solucionar en parte los problemas que se mencionan, se presenta en este artículo una clave sinóptica para la determinación de las familias y subfamilias de mariposas (Rhopalocera) así como para las familias más comunes de polillas (Heterocera) de Colombia; clave que ha sido pensada para su utilización en campo y laboratorio sin el requerimiento de caracteres demasiado pequeños y a veces hasta engorrosos para el determinador.

Una de las principales ventajas de la clave es que se puede acceder a ella por cualquiera de sus numerales según la disponibilidad de estructuras del organismo, haciéndose mucho más flexible que el modelo dicotómico (Galeano et al, 1988).

Para la realización de la clave se revisaron los ejemplares de la colección de la sección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural (ICN-MHN) de la Universidad Nacional de Colombia y los ejemplares de la colección personal del primer autor. En promedio se revisaron 25 individuos por taxón; se efectuó posteriormente una matriz de caracteres e ilustraciones de la venación de las alas, comparándolos con los propuestos por otras claves (Ackery, 1984; Andrade, 1990; De Zayas, 1989; Ehrlich, 1958; Lemaire, 1970, Borrór Et Al, 1970, De Vries, 1987).

ESTRUCTURA DE LA CLAVE

La clave que se presenta a continuación está dividida en secciones que corresponden a la determinación de:

- I: Divisiones de Lepidóptera
- II: Familias de Rhopalocera
- III: Subfamilias de Pieridae
- IV: Subfamilias de Nymphalidae
- V: Subfamilias de Hesperidae
- VI: Familias mas comunes de Macroheterocera.

Todas estas poseen la misma estructura : En primer lugar, se encuentran divididas en partes numeradas que corresponden a cada uno de los caracteres requeridos para la determinación; cada una de estas partes o caracteres, presenta varios estados representados en las letras bajo cada carácter. Así por ejemplo, en la clave para las divisiones de Lepidoptera el carácter 1 (Antenas) presenta varias alternativas o estados: a. con el ápice ensanchado formando una bola o gancho y b. filamentosas, plumosas, pectinadas o fusiformes. Al frente de cada alternativa se encuentran en bastardilla los números de los taxa a que corresponde; estos se hallan al final de cada clave. Continuando con el ejemplo anterior, el número al frente de la alternativa 1a. es el (2), que corresponde al final de esta sección con la división Rhopalocera.

También en algunas ocasiones encontramos en la clave una forma de carácter entre paréntesis; en este caso, todos los taxa comparten esta alternativa con excepción del mencionado en la segunda opción.

FORMA DE USAR LA CLAVE

La mejor manera de comprender el uso de la clave es mediante un ejemplo:

Supongamos que estamos interesados en determinar la familia de un Rhopalocera que tenemos y que éste ha perdido las antenas, en cuyo caso no podremos empezar por el carácter

1. Nuestro ejemplar posee sus seis patas normales; se encuentra incluido en las opciones del carácter 2.1.c: 1,2,3,4 y 7. Dado que a simple vista no son muy visibles los caracteres 2.2 y 2.3 acudimos al carácter 3 y entre éste al 3.1 en donde vemos que nuestro ejemplar posee las venas radiales como lo indica la alternativa b. Entonces de los taxa 1,2,3,4 y 7 cancelamos el número 1, ya que en esta ocasión está excluido quedando 2,3,4 y 7.

Pasando al carácter 3.2 encontramos que el ejemplar examinado posee las venas medias como lo indica la alternativa a. Entonces se anulan los demás taxa 2,4 y 7, quedando como único el número 3 que corresponde a la familia Piéridae de acuerdo con la numeración asignada al final de la clave.

Resumiendo

- Con la alternativa 2.1 se proponen los números 1,2,3,4 y 7
- Con la alternativa 3.1 se excluye el número 1, quedando 2, 3, 4 y 7
- Con la alternativa 3.2 se excluyen los números 2,4 y 7 quedando el número 3
- El número 3 corresponde a la familia Piéridae.

Las alternativas entre paréntesis se interpretan así:

En la sección para las familias de Rhopalocera el carácter «Antenas» presenta tres alternativas:

- a. Extremo apical dilatado con ápice agudo y recurvado en forma de gancho : 1
- b. Filamentosas (Apariencia de polilla)
- c. (Extremo apical dilatado formando una bola)

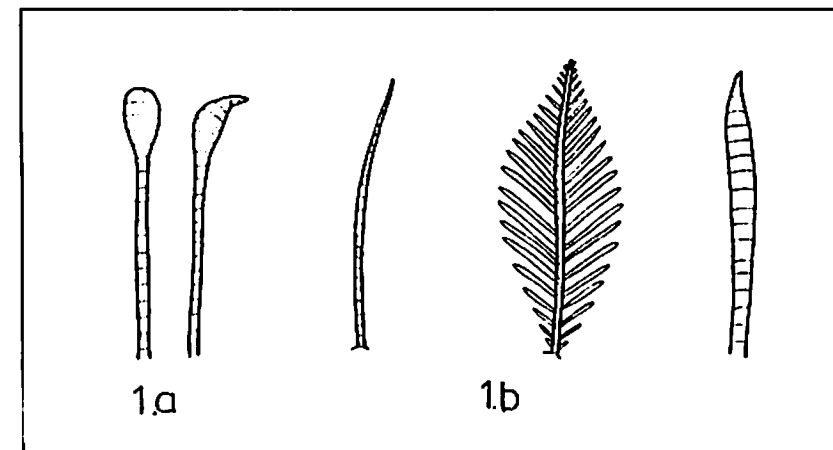
Esto quiere decir que todas las familias de Rhopalocera presentan la forma c con excepción de los Hesperiidae que presentan la forma a y los Hedylidae que poseen las antenas de la forma b.

Complementando el uso de la clave, para cada una de las alternativas presentadas aparecen ilustraciones que ejemplifican cada caso, numerándose de igual manera que la opción seleccionada. De igual manera, al finalizar la misma se encuentran ilustraciones de la venación alar de las familias y subfamilias mencionadas en el texto.

SECCIÓN I: DIVISIONES DE LEPIDOPTERA

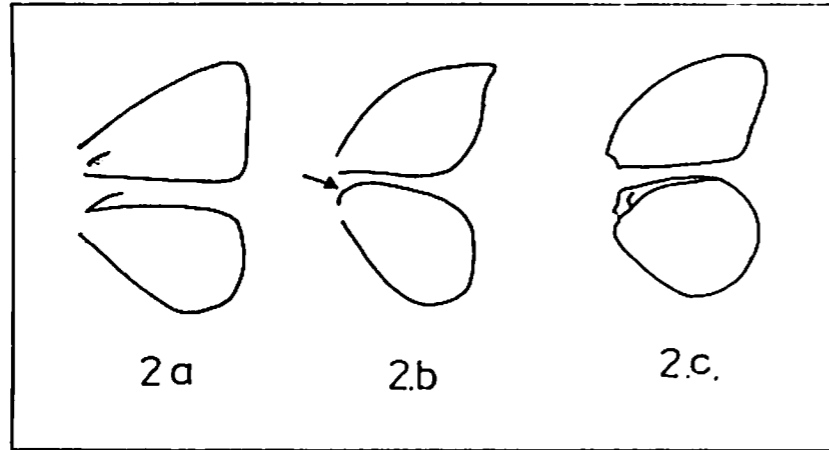
1. Antenas

- a Con el ápice ensanchado formando una pequeña bola o gancho : 2
- b Filamentosas, plumosas, pectinadas ó fusiformes : 1, 2 (Hedylidae)



2. Alas

- a. Alas posteriores unidas a las anteriores por el sistema frénulo (en las alas posteriores)- retináculo (En las alas anteriores): 1, 2 (Hedylidae)
- b. Alas posteriores sin frénulo, sin vena humeral y ángulo humeral bastante ensanchado : 1
- c. Alas posteriores sin frénulo, con vena humeral y subcostal fuertemente arqueadas en la base: 2
- d. Alas posteriores sin frénulo, con una o dos venas humerales y proboscis ausente : 1



3. Hora de vuelo

- a. Diurnas en su mayoría : 2
- b. Nocturnas en su mayoría : 1

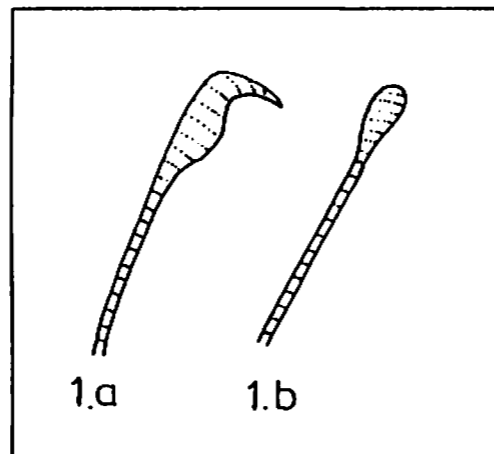
Divisiones de Lepidoptera:

- 1. Heterocera (Sección VI)
- 2. Rhopalocera (Sección II)

SECCIÓN II: FAMILIAS DE RHOPALOCERA

1. Antenas

- a. Extremo apical dilatado con ápice agudo y recurvado en forma de gancho: 1
- b. (Extremo apical dilatado formando una bola)
- c. Filamentosas (Apariencia de polilla) : 7



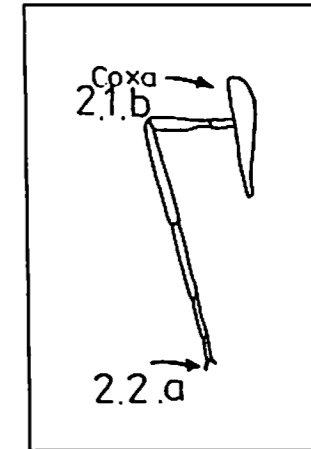
2. Patas

- 2.1 Primer par de patas
 - a. Reducido en ambos sexos : 6

- b. Reducido únicamente en los machos; cuando no, con la coxa extendiéndose por debajo del trocanter : 5
- c. Seis patas normales : 1,2,3,4,7

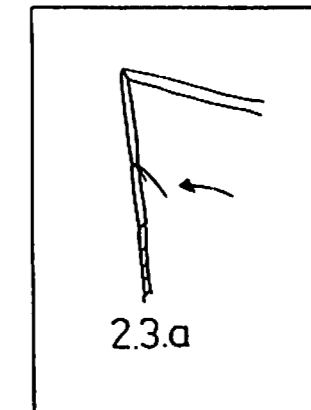
2.2 Garras tarsales

- a. Bífidas : 3,7
- b. Ausentes : 4,6



2.3 Segmentos tarsales

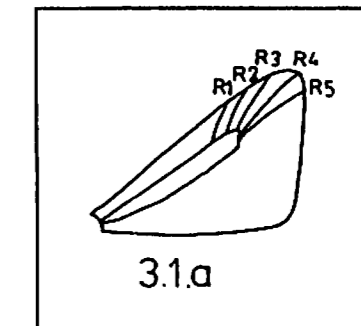
- a. Primer segmento tarsal del segundo par de patas con una espina visible a simple vista : 1
- b. (No como el anterior)



3. Alas anteriores.

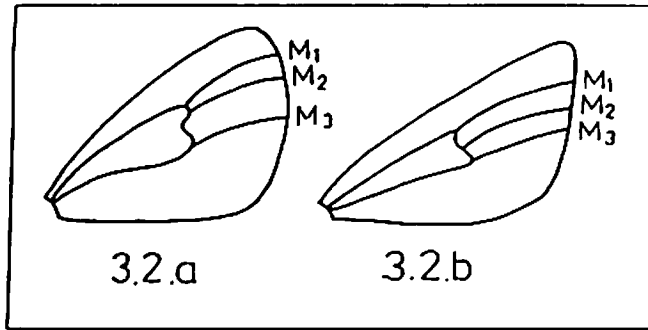
3.1 Venas radiales

- a. Cinco venas naciendo todas separadas de la celda discal : 1
- b. (No naciendo separadamente de la celda discal)



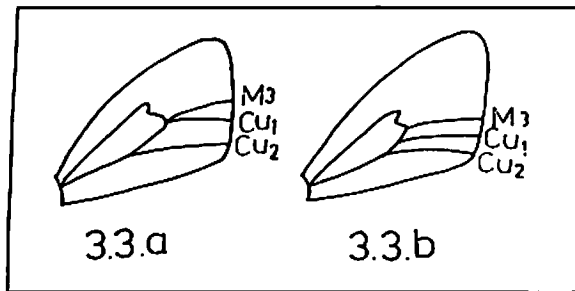
3.2 Venas medias

- a. Vena M2 originándose en un extremo de la celda discal, cerca a M1 : 3
- b. (Vena M2 originándose en el centro de la celda discal, equidistante a M1 y M3)



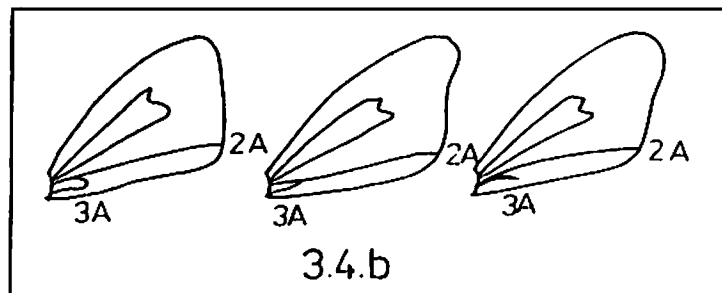
3.3 Venas cubitales

- a. Cu1 saliendo del ápice de la celda discal, junto con M3: 5
- b. (Cu1 saliendo equidistante de M3 y Cu2 en la celda discal)



3.4 Venas anales

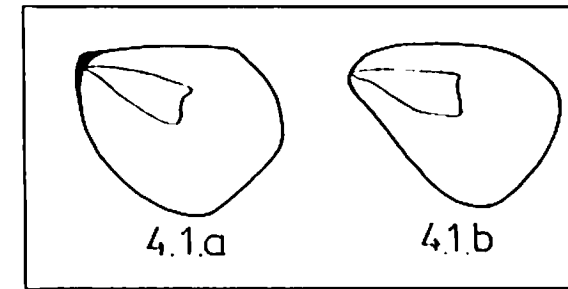
- a. (Una vena)
- b. Dos venas : 2



4. Alas posteriores

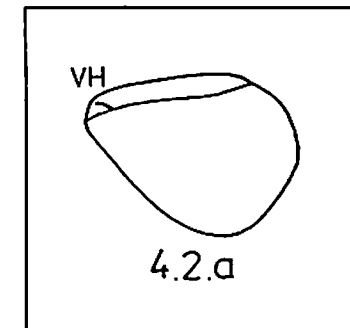
4.1 Margen costal

- a. Con la base engrosada : 5
- b. (No como el anterior)



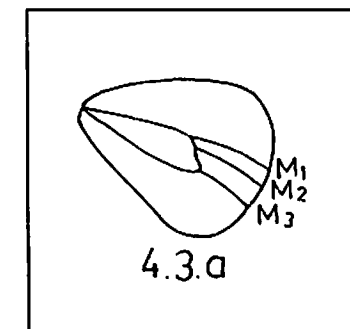
4.2 Vena humeral

- a. Presente : 2,3,5,6
- b. Ausente : 1,4,7



4.3 Venas medias

- a. M2 originándose más cerca a M1 que a M3 : 3
- b. (No como el anterior)



FAMILIAS DE RHOPALOCERA

- 1. Hesperiidae (Sección V)
- 2. Papilionidae
- 3. Pieridae (Sección III)
- 4. Lycaenidae

- 5. Riodinidae
- 6. Nymphalidae (Sección IV)
- 7. Hedyliidae

SECCION III: SUBFAMILIAS DE PIERIDAE**1. Alas anteriores****1.1 Venas radiales**

- a. De tres a cinco, al menos una saliendo de la celda discal : 2,3
- b. Cinco venas peioladas; R1 saliendo del ápice de la celda discal : 1

2. Alas posteriores**2.1 Vena humeral**

- a. Usualmente larga : 2
- b. Usualmente muy corta : 3

3. Color

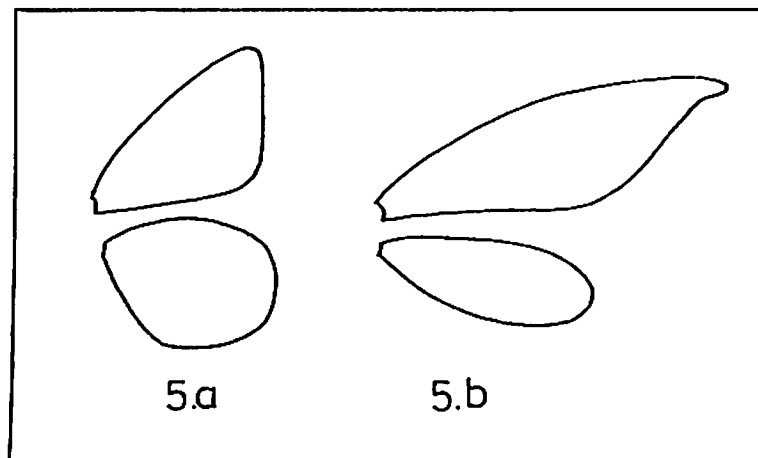
- a. Predominantemente amarillo o naranja : 3
- b. Predominantemente blanco o crema : 2

4. Tórax

- a. Patagio esclerotizado : 3
- b. Patagio no esclerotizado : 2

5. Forma de las alas

- a. Alas anteriores triangulares y alas posteriores redondeadas : 2,3
- b. Alas anteriores y posteriores más largas que anchas : 1

**6. Genitalia del macho**

- a. Tegumen más largo que el uncus : 2
- b. Tegumen usualmente más corto que el uncus : 3

Subfamilias de Pieridae

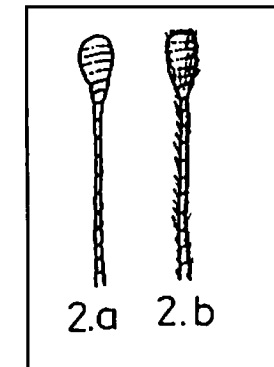
- 1. Dismorphiinae
- 2. Pierinae
- 3. Coliadinae

SECCIÓN IV: SUBFAMILIAS DE NYMPHALIDAE**1. Cabeza**

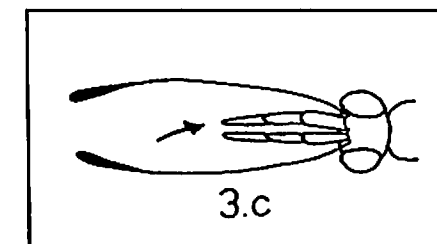
- a. Cabeza y tórax con puntos blancos dorsal y ventralmente: 5
- b. (No como el anterior)

2. Antenas

- a. Con escamas : 2,3,4,12
- b. Desnudas : 5,6
- c. Desnudas y con el ápice aplanado a manera de espátula : 10

**3. Palpos labiales**

- a. Primer segmento más corto que el segundo : 5
- b. Primer segmento largo; casi como el segundo : 6
- c. Largos, a manera de «picos» : 11

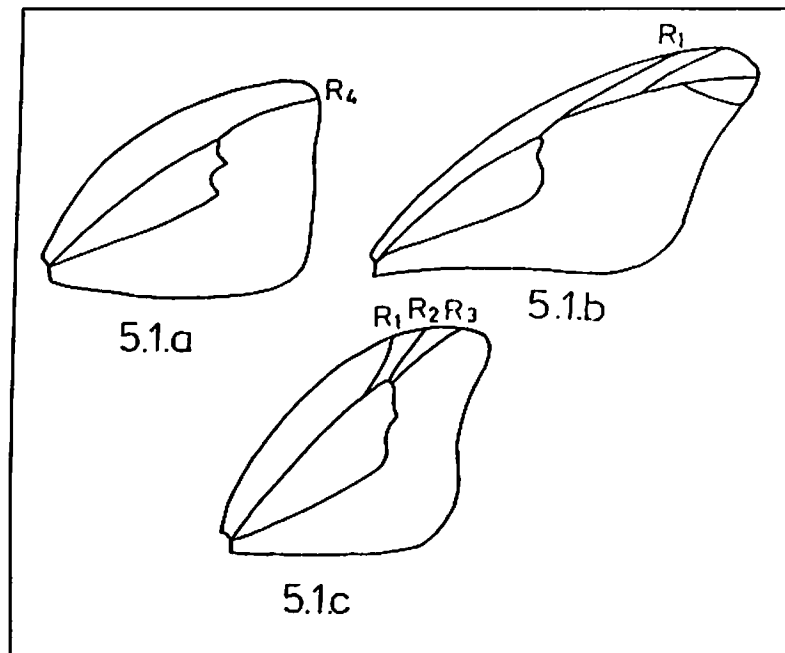


4. Tórax

- a. Parapatagio esclerotizado : 9
- b. (No como el anterior)

5. Alas anteriores**5.1 Venas radiales**

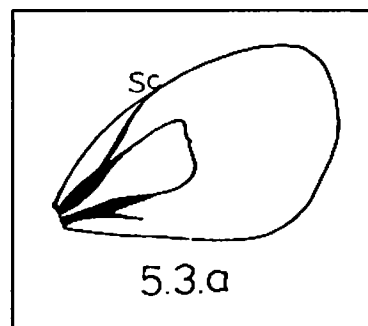
- a. R4 terminando entre el ápice y el subápice : 1
- b. Únicamente R1 originándose directamente de la celda discal : 7
- c. Al menos tres venas originándose de la celda discal : 8

**5.2 Venas medias**

- a. M2 saliendo más cerca a M1 que a M3 : 9
- b. (M2 saliendo equidistante de M1 y M3)

5.3 Venas cubitales

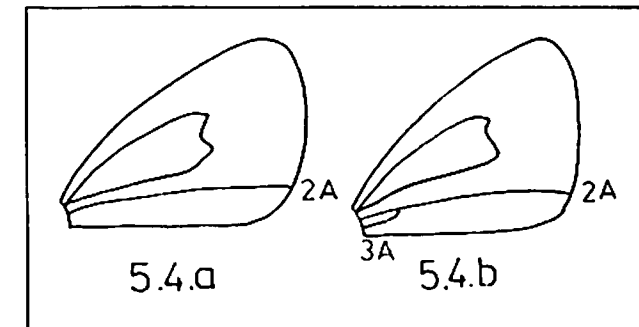
- a. Junto con la subcostal y a veces la segunda anal, con la base dilatada : 2



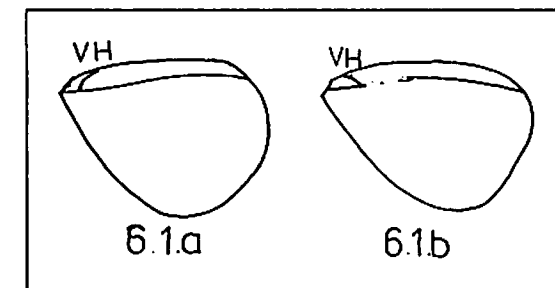
- b. (No como la anterior)

5.4 Venas anales

- a. 2A no bifurcada en la base : 1,2,3,4, 7,8
- b. 2A bifurcada en la base, formando la 3A : 5,6,9

**6. Alas posteriores****6.1 Vena humeral**

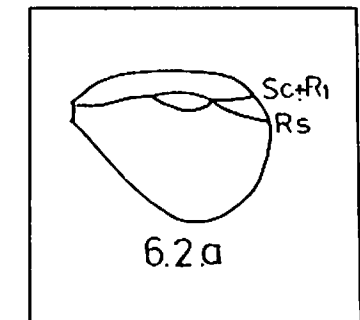
- a. Curvada hacia el área apical : 3
- b. Curvada hacia el área basal : 4,7,8

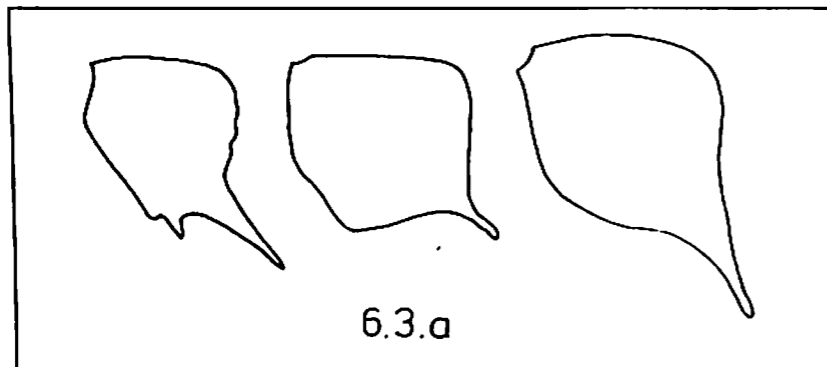
**6.2 Vena subcostal**

- a. Sc + R1 fusionada secundariamente con Rs: 6
- b. (No como el anterior)

6.3 Forma

- a. Generalmente con colas u otras proyecciones: 1,9
- b. (No como la anterior)





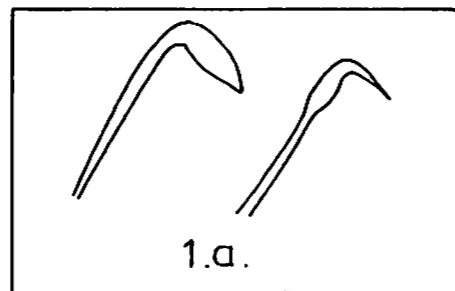
Subfamilias de Nymphalidae

- | | |
|----------------|-----------------|
| 1. Nymphalinae | 7. Heliconiinae |
| 2. Satyrinae | 8. Morphinae |
| 3. Acraeinae | 9. Charaxinae |
| 4. Brasolinae | 10. Melitaeinae |
| 5. Danaeinae | 11. Libytheinae |
| 6. Ithomiinae | 12. Apaturinae |

SECCIÓN V: SUBFAMILIAS DE HESPERIIDAE

1. Antenas

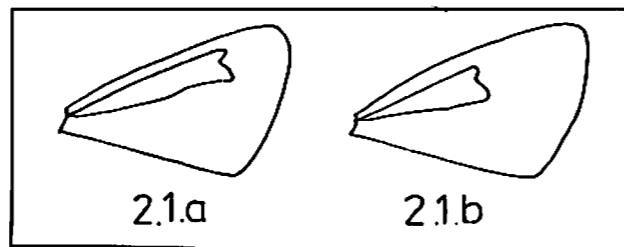
- a. Apice abultado y redondeado: 1
- b. Apice agudo y delgado: 2,3



2. Alas anteriores

2.1 Celda discal

- a. Larga, tanto como el dorso y más de dos terceras partes la longitud de la costa: 1

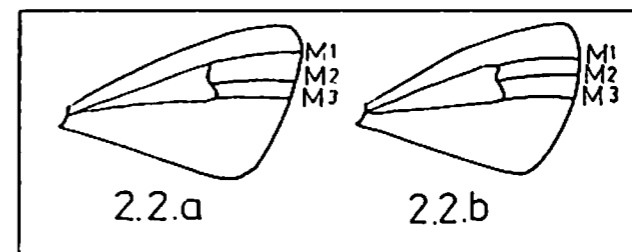


- b. Tamaño variable, aproximadamente dos tercios la longitud de la costa ó sino corta: 2

2.2 Venas medias

- a. M2 saliendo más cerca a M3 que a M1: 1,3
- b. M2 saliendo equidistante de M1 y M3 ó sino más cerca a M1: 2

Subfamilias de Hesperidae

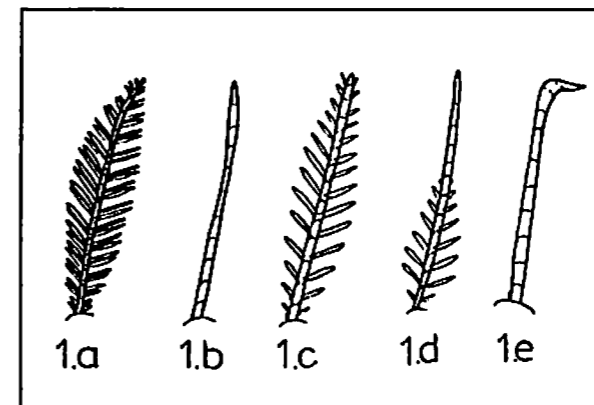


- 1. Pyrrhopyginae
- 2. Pyrginae
- 3. Hesperinae

SECCIÓN VI: FAMILIAS MAS COMUNES DE MACROHETEROCERA

1. Antenas

- a. Cuadripectinadas en los machos: 1,8



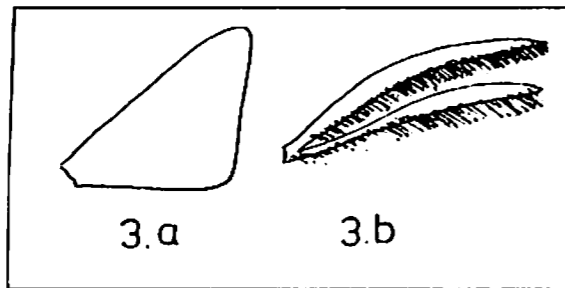
- b. Filamentosas: 3,4,5,6,7,11,15,16,17,18,21,22,23
- c. Bipectinadas en toda su longitud: 1,9,18,20,21,22
- d. Bipectinadas desde la base hasta la mitad :
 - 1 (Subfamilia Ctenuchinae): 10,11
- e. Fusiformes o ahusadas con un pequeño «gancho» en el ápice : 2
- f. Dentadas y dilatadas apicalmente : 19

2. Aparato bucal

- a. Presente: 2,3,4,5,6,7,10,15,16,17,19,21,23
- b. Ausente : 1,8,9,18,20,22

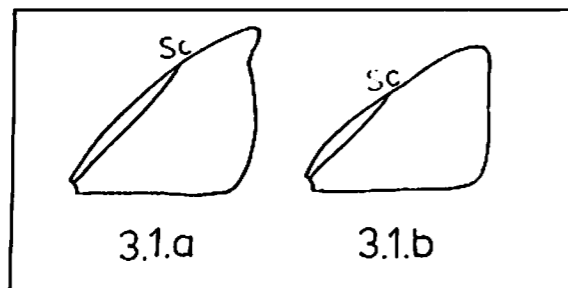
3. Alas anteriores

- a. (Enteras)
- b. Fuertemente lobuladas, a manera de plumas : 16



3.1 Vena subcostal

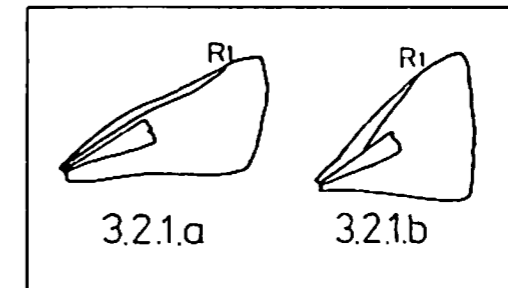
- a. Terminando en el área subapical: 1,22
- b. Terminando en el área media: 2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,17,18,19,20,21,23



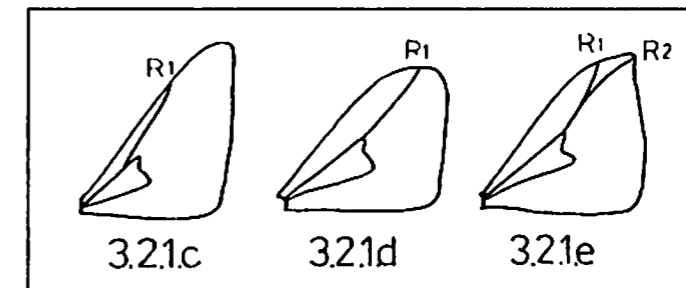
3.2 Venas radiales

3.2.1 Primera vena radial

- a. Paralela a la celda discal en toda su longitud : 2
- b. Saliendo de la mitad de la celda discal: 3,8,9,10,12,19

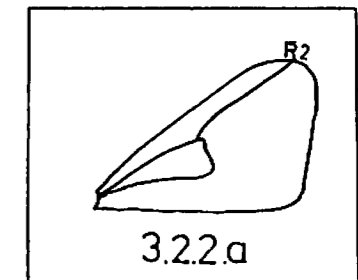


- c. Saliendo más allá de la mitad de la celda discal : 1,4,5,6,11,13,17,20,21,23
- d. Saliendo del ápice de la celda discal : 7,14,15
- e. Saliendo junto con R2, peciolada de la celda discal: 18
- f. Representada por una vena transversa que conecta más allá de la celda discal la Sc y R: 22



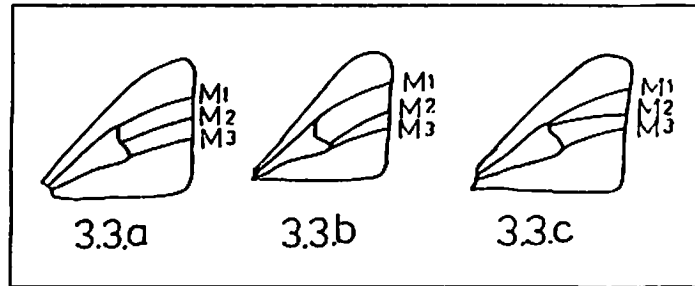
3.2.2 Segunda vena radial

- a. Saliendo directamente de la celda discal: 1,6,7,10,11,15,17,20,21
- b. No como el anterior : 2,3,4,5,8,22,9,12,13,14,23



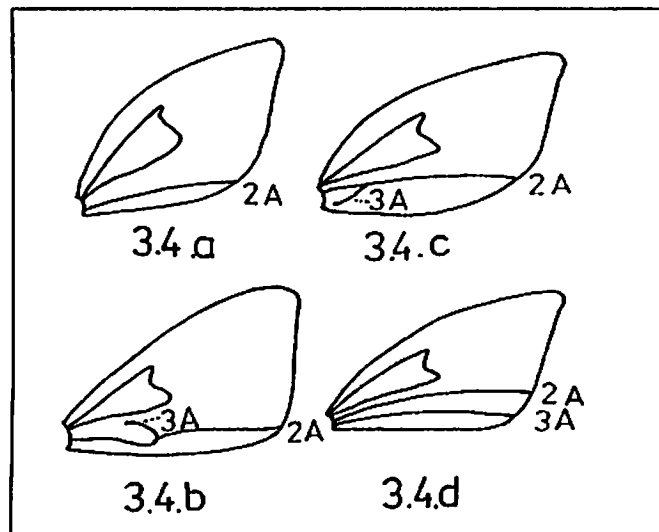
3.3 Venas medias

- a. M2 saliendo equidistante a M1 y M3 : 1,2,3,5,7,9,12,15,23
- b. M2 saliendo más cercana a M3 que a M1: 4,6,8,10,11,13,14,17,19,20,21,22
- c. M2 saliendo más cerca a M1 : 18



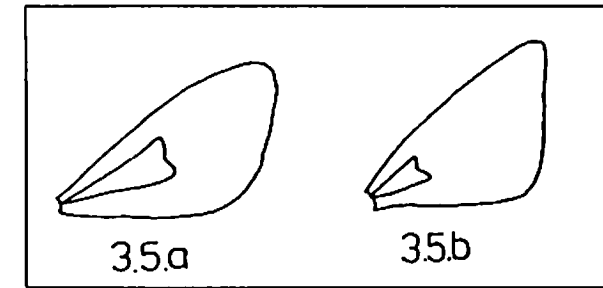
3.4 Venas anales

- a. Una vena anal: 1,2,3,4,5,6,7,8,13,14,15,17,18,23
- b. Dos venas; 3A plegada a manera de «gancho» y 2A saliendo de ella : 11
- c. Dos venas anales; 3A a manera de «horquilla» en la base : 9,12
- d. Dos venas completas: 7,10,20,21,22
- e. Dos venas; 3A terminando en el área media del margen anal: 19



3.5 Celda discal

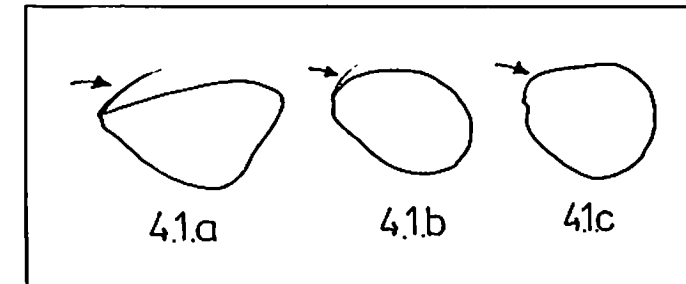
- a. (Terminando en el área media)
- b. Terminando en el área submedia : 3,23
- c. Terminando en el área posmedia : 21



4. Alas posteriores

4.1 Frénulo

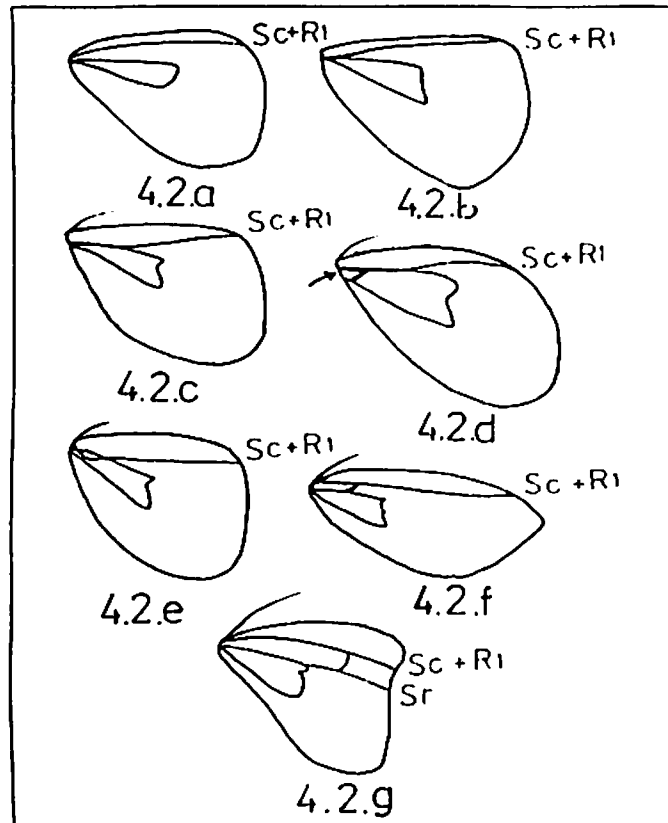
- a. Presente y bastante desarrollado : 10,11,19
- b. Presente y de tamaño variable: 2,4,5,6,7,12,13,14,17,20,21,22
- c. Ausente : 1,3,8,9,15,18,23



4.2 Vena subcostal + primera radial (Sc + R1)

- a. Separada en toda su longitud de la celda discal : 1,3,10,14,15,18,19
- b. Unida a la celda discal en la base: 8,9,23
- c. Fusión a la celda discal hasta la mitad : 4,7,17,20
- d. Fusión a la celda discal hasta la mitad y formando una «horquilla» pronunciada con la radial, viéndose como un triángulo en la base del ala: 5,23
- e. Formando con la radial un pequeño óvalo en la base del ala : 6,12,13,20

- f. Unida a la celda discal por una vena transversal : 2
- g. Unida a la subradial por una vena transversal, más allá de la celda discal: 11
- h. Saliendo del ápice de la celda discal: 21,22

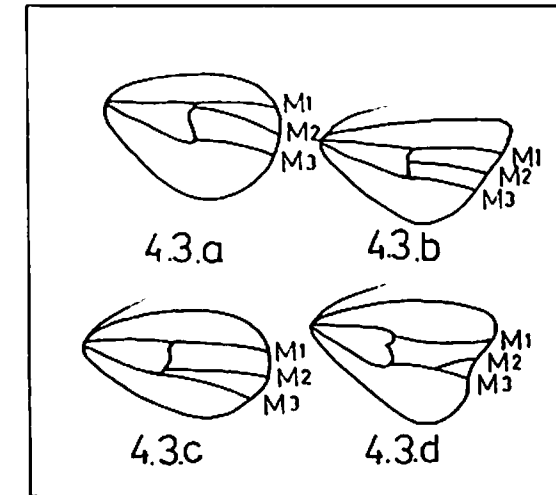


4.3 Venas medias

- a. M2 saliendo más cerca a M1 que a M3: 1,3,15,18,23
- b. M2 saliendo equidistante a M1 y M3: 2,5,7,9,10,12,20
- c. M2 saliendo más cerca a M3 que a M1: 4,6,8,13,14,17,19,21,22
- d. M2 saliendo peciolada de M3 : 11

4.4 Venas cubitales

- a. 3-ramificadas: 1,2,3,5,7,9,10,12,15,18,19,20,23
- b. 4-ramificadas : 4,6,8,11,13,14,17,21,22



4.5 Venas anales

- a. Una vena : 1,3,15,18,23
- b. Dos venas: 2,4,5,6,7,8,9,11,12,13,19
- c. Tres venas : 10,14,17,20,21,22

4.6 Márgenes distal y anal

- a. (Redondeados)
- b. Alargados formando una proyección a manera de «colas» : 3,23

Familias de macroheterocrea

- | | | |
|------------------|-------------------|-------------------|
| 1. Saturniidae | 9. Mimallonidae | 17. Pyralidae |
| 2. Sphingidae | 10. Cossidae | 18. Cercophanidae |
| 3. Uraniidae | 11. Psychidae | 19. Castniidae |
| 4. Arctiidae | 12. Apatelodidae | 20. Limacodidae |
| 5. Geometriidae | 13. Lymantridae | 21. Zygaenidae |
| 6. Noctuidae | 14. Pericopidae | 22. Megalopygidae |
| 7. Notodontidae | 15. Oxitenidae | 23. Sematuridae |
| 8. Lasiocampidae | 16. Pterophoridae | |

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar sus agradecimientos al auxiliar de entomología del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de

Historia Natural (ICN-MHN), Sr. Freddy Castellanos, por su valiosa ayuda en el extendido del material.

BIBLIOGRAFÍA

- ACKERY, P., 1984, Systematic and faunistic studies on butterflies pp 9-21, In VANE-WRITE, R.I. & P.R. ACKERY (Eds), The biology of butterflies. Academic Press, London, pp. 429.
- ANDRADE, M., 1990, Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia., Caldasia 16, (77): pp. 197-200, Bogotá.
- BORROR, D. & R. WHITE, 1970, A field guide to the insects, Houghton Mifflin Company, Boston, pp. 404.
- DE ZAYAS, F., 1989, Entomofauna Cubana, Tomo VI, Ediciones Científico Técnica La Habana, pp. 188
- DE VRIES, P., 1987, The Butterflies of Costa Rica and their natural history, Princeton Univ. Press., New Jersey, pp. 327.
- EHRlich, P., 1958, Comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea), The University of Kansas, Science bulletin, N° 8, pp. 307-369.
- GALEANO, G. & R. BERNAL, 1988, Clave sinóptica para los géneros de palmas de Colombia, Mutisia N° 69, pp. 1-23.
- LEMAIRE, C., 1978, Les Attacidae Americains, The Attacidae of America, Claude Lemaire Edit., Paris.

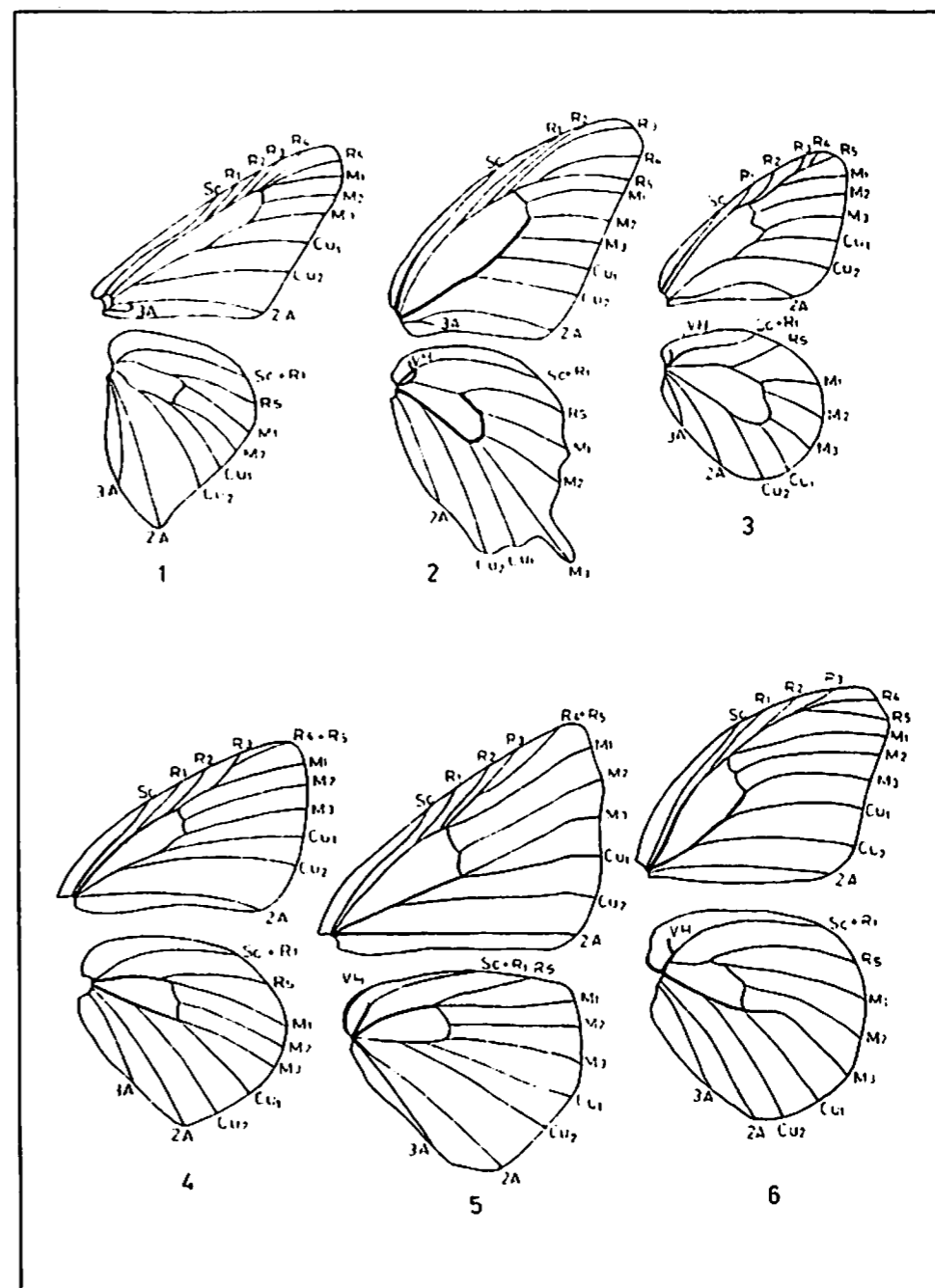


FIGURA 6.1. Venación alar de Las Familias de Rhopalocera.
(Sección II)

Los números corresponden a los empleados en las claves para designar cada taxón.

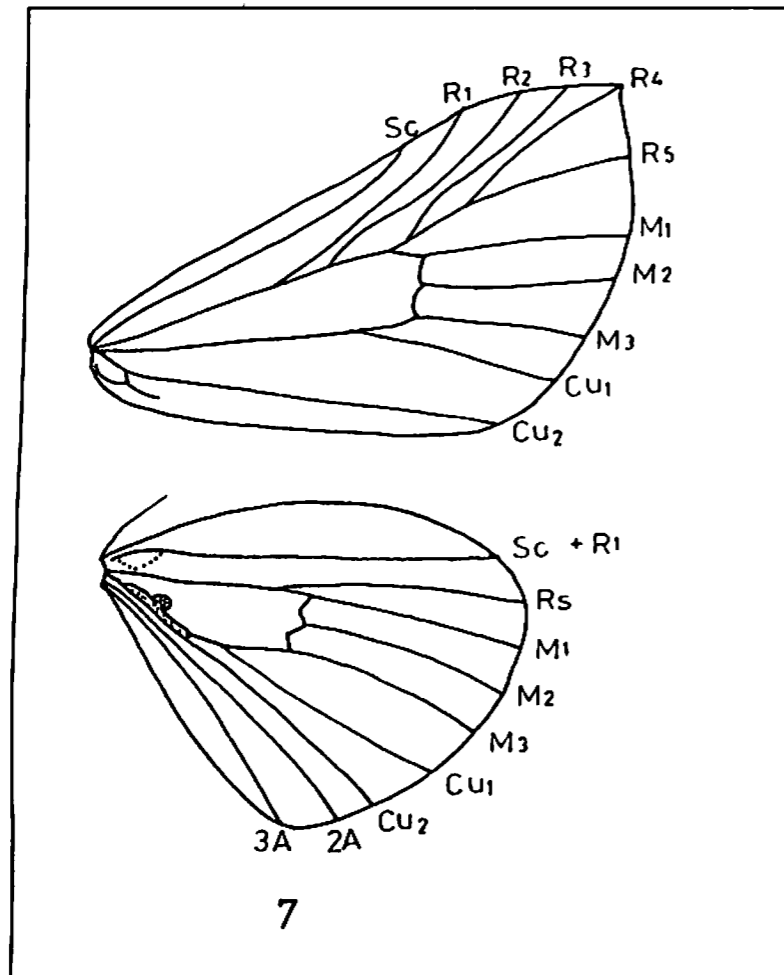


FIGURA 6.1. Venación alar de Las Familias de Rhopalocera. Continuación

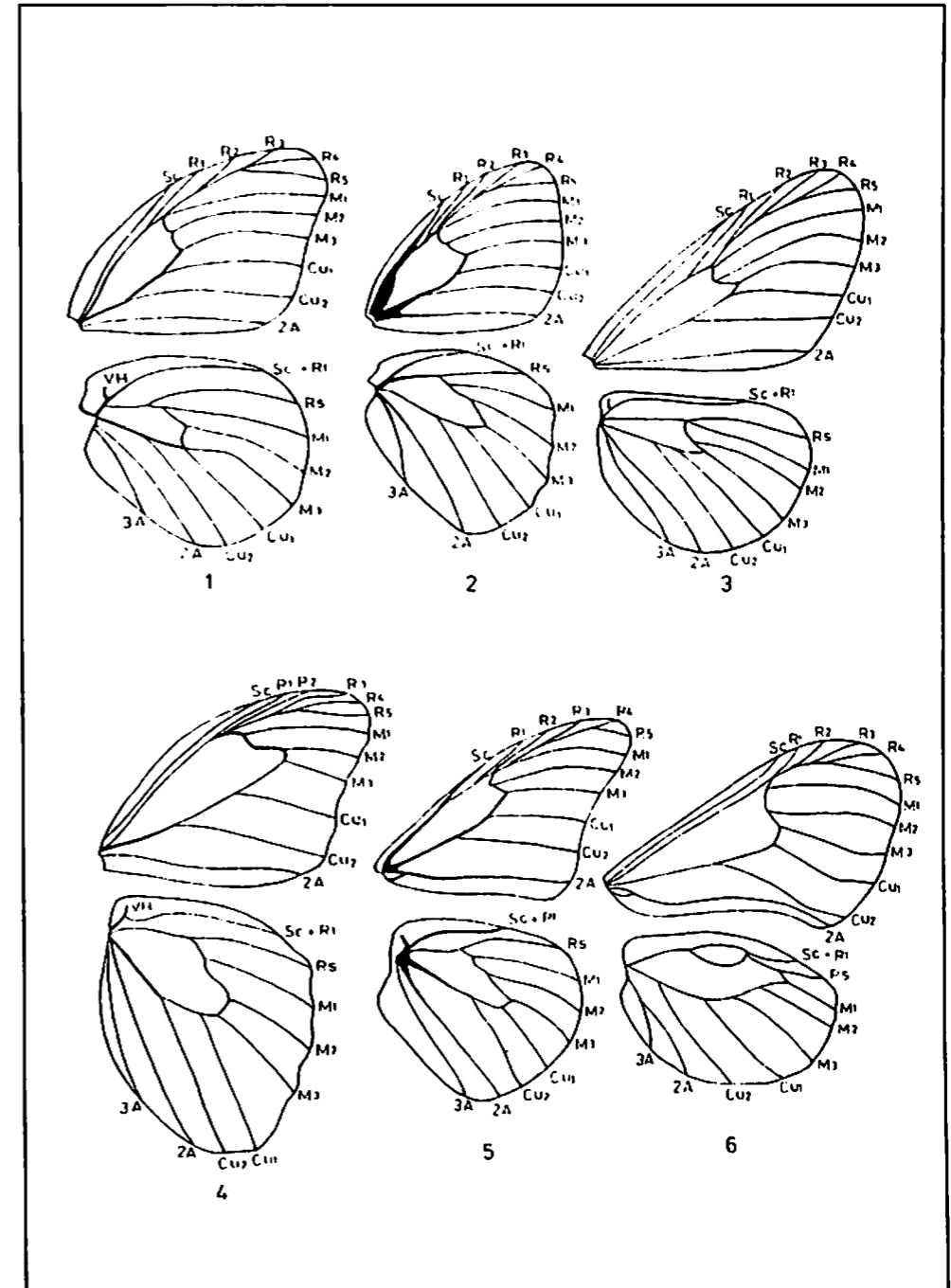


FIGURA 6.2. Venación alar de las subfamilias de Nymphalidae. (Sección IV)

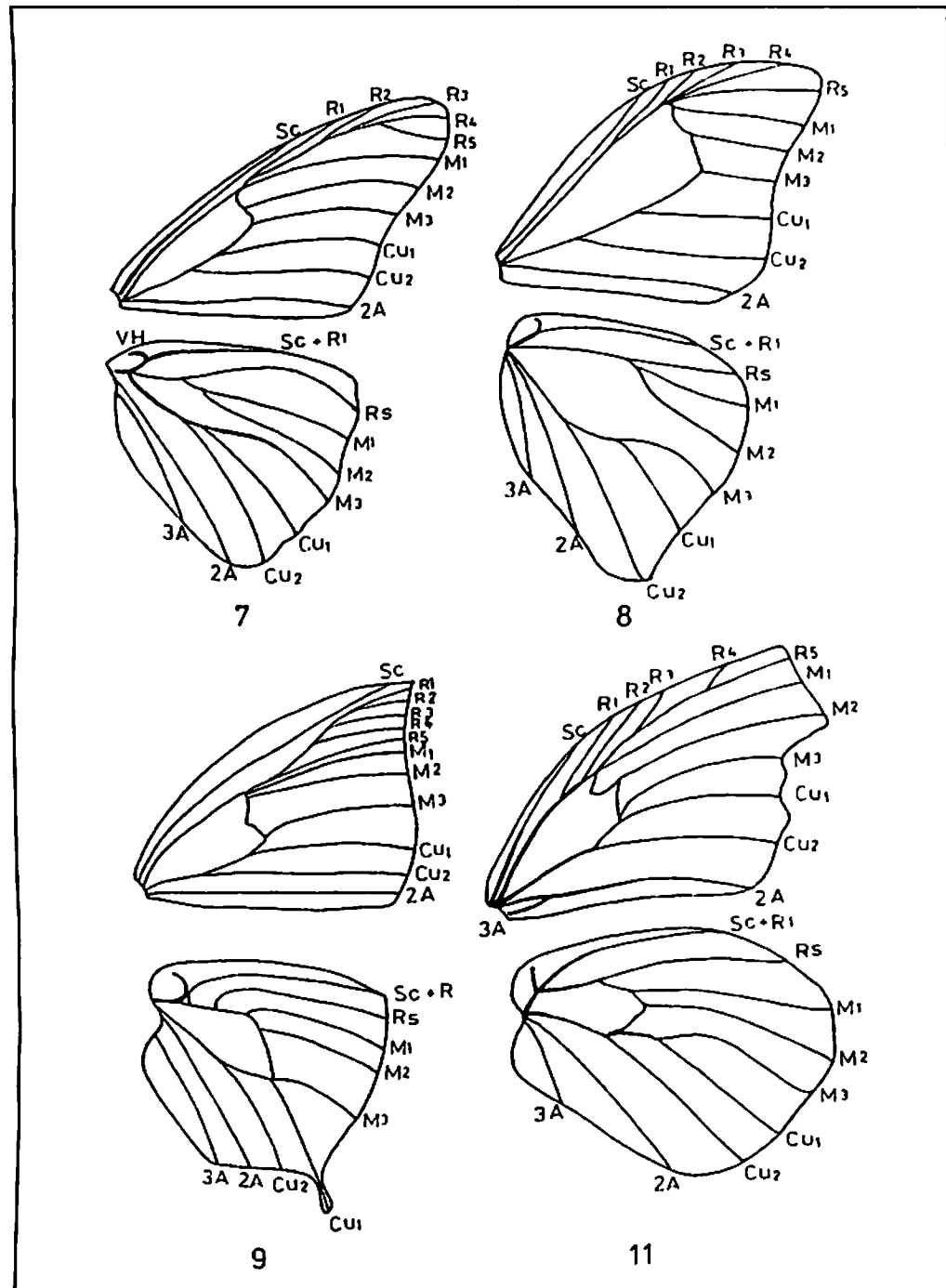


FIGURA 6.2. Continuación.

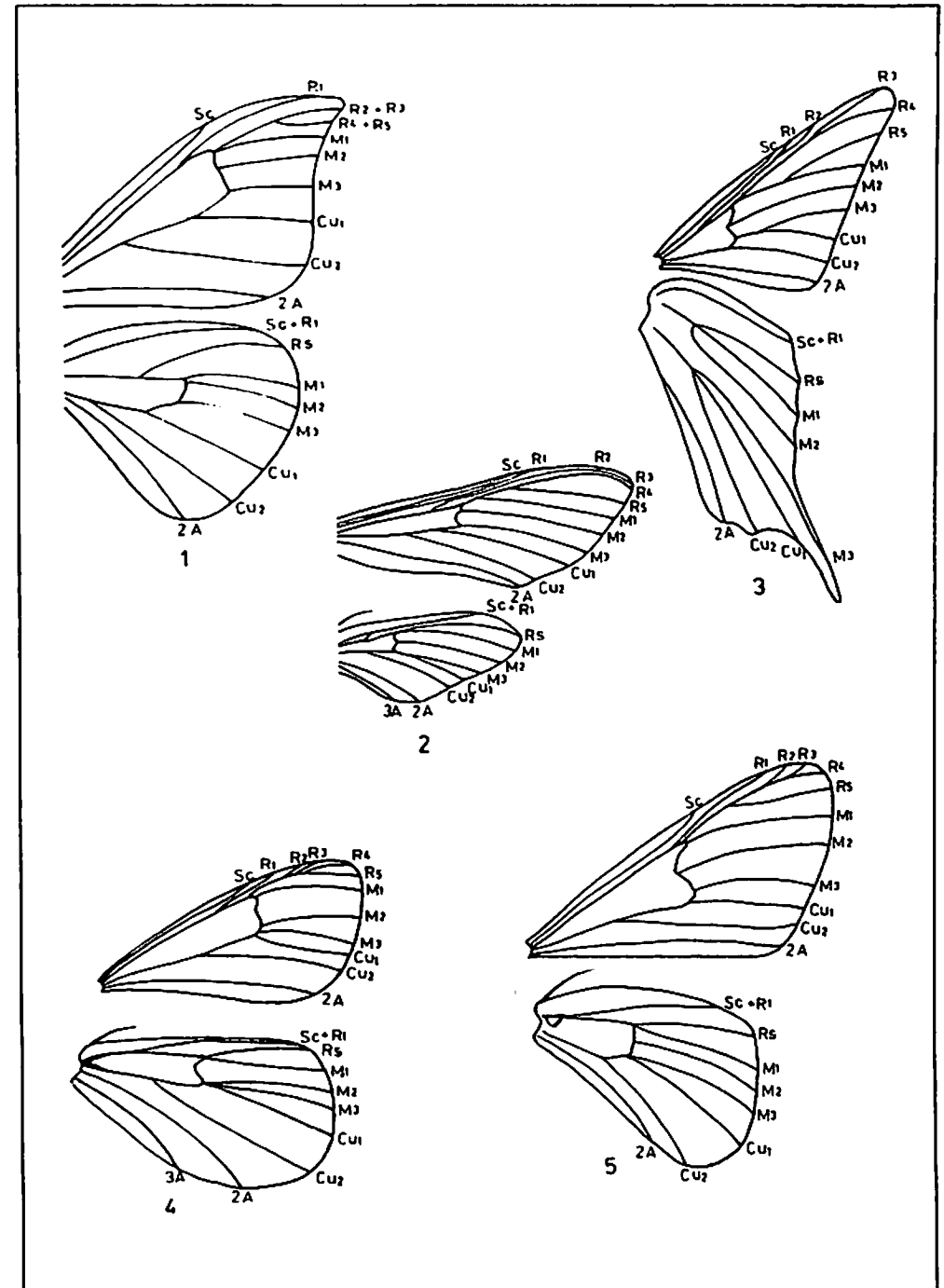


FIGURA 6.3. Venación alar de las familias de macroheterocera. (Sección VI)

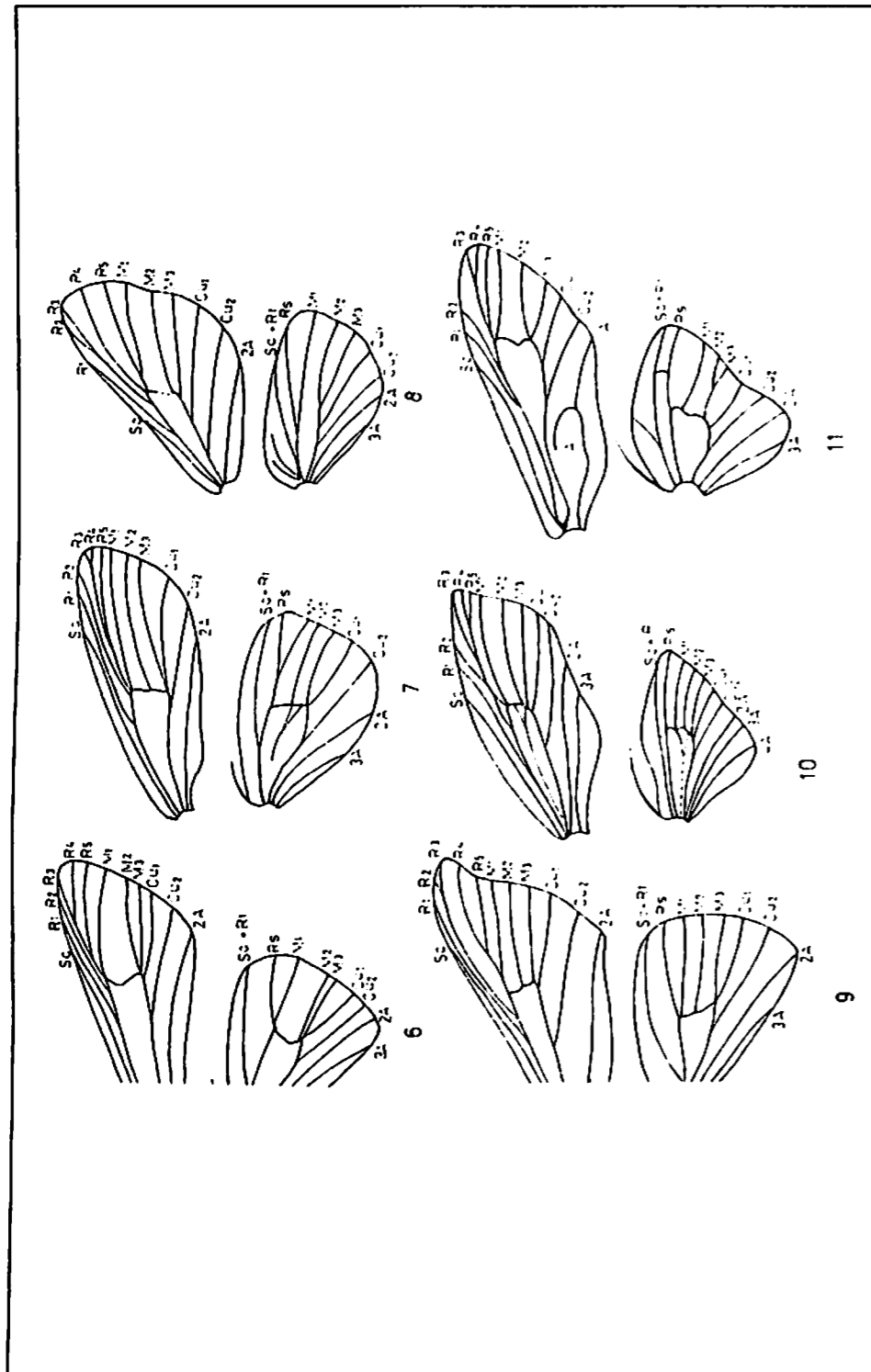


FIGURA 6.3. Continuación Venación alar de las familias de macroheterocera. (Sección VI)

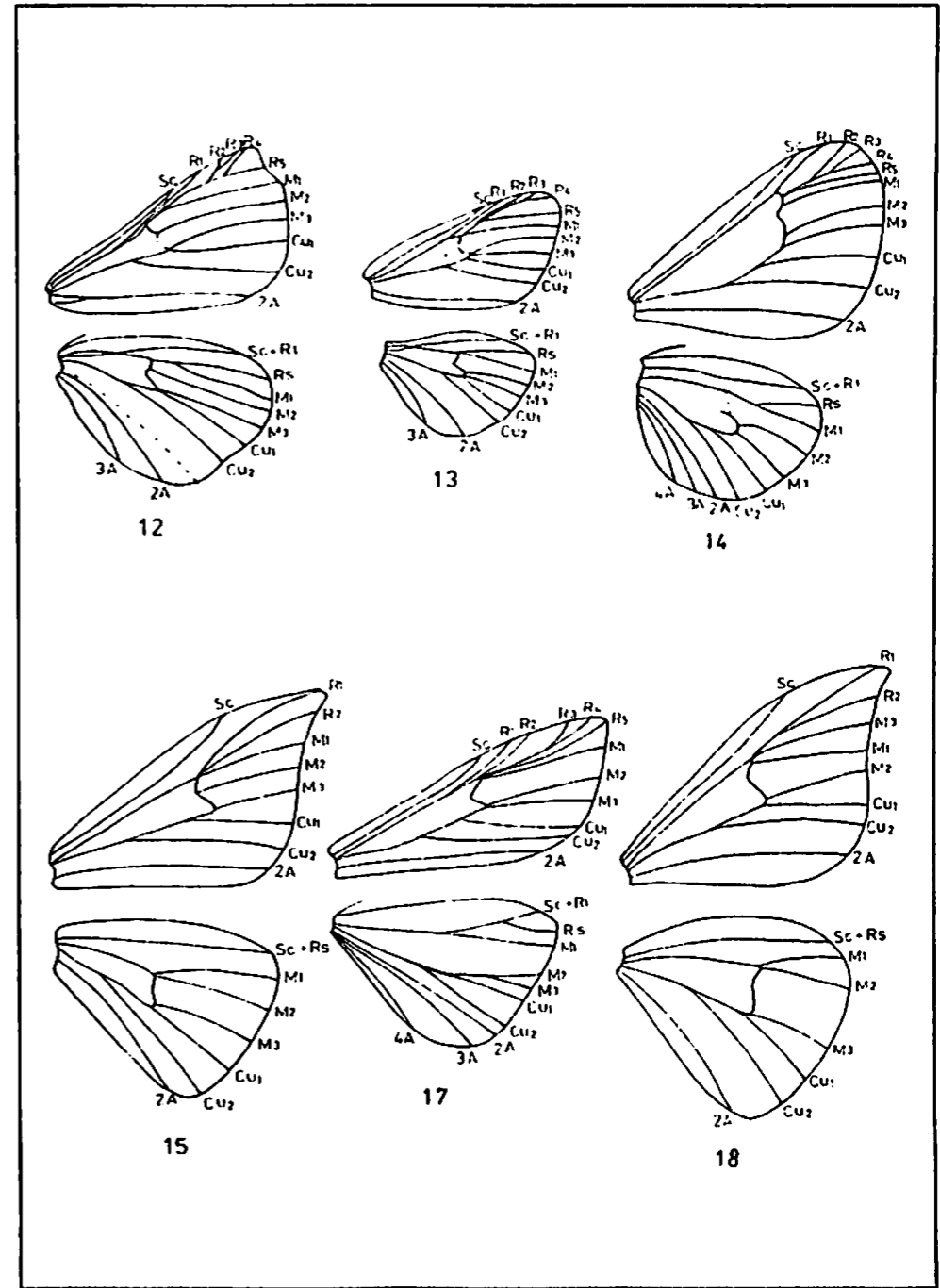


Figura 6.3. Continuación Venación alar de las familias de macroheterocera. (Sección VI)

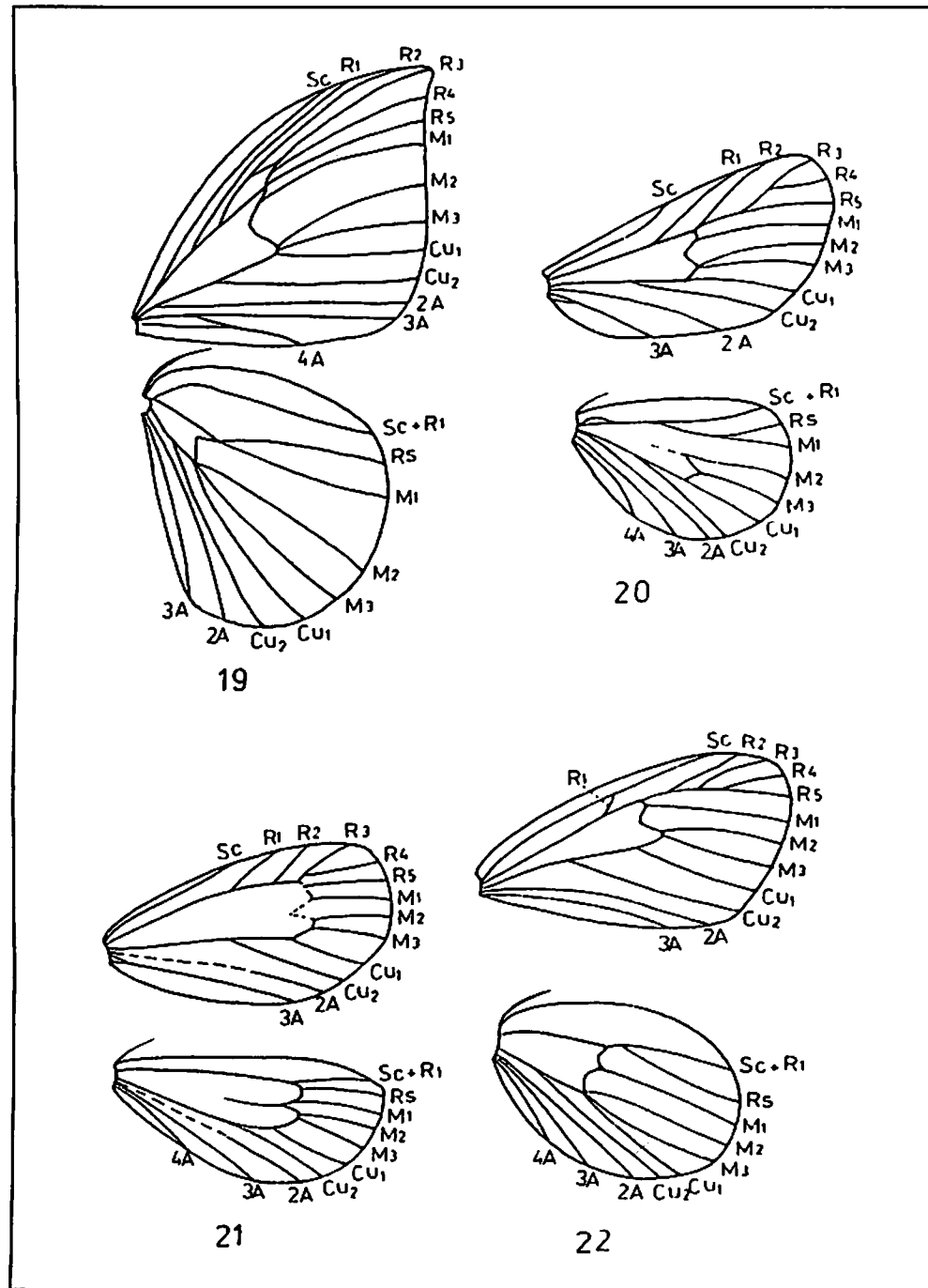


FIGURA 6.3. Continuación Venación alar de las familias de macroheterocera. (Sección VI)

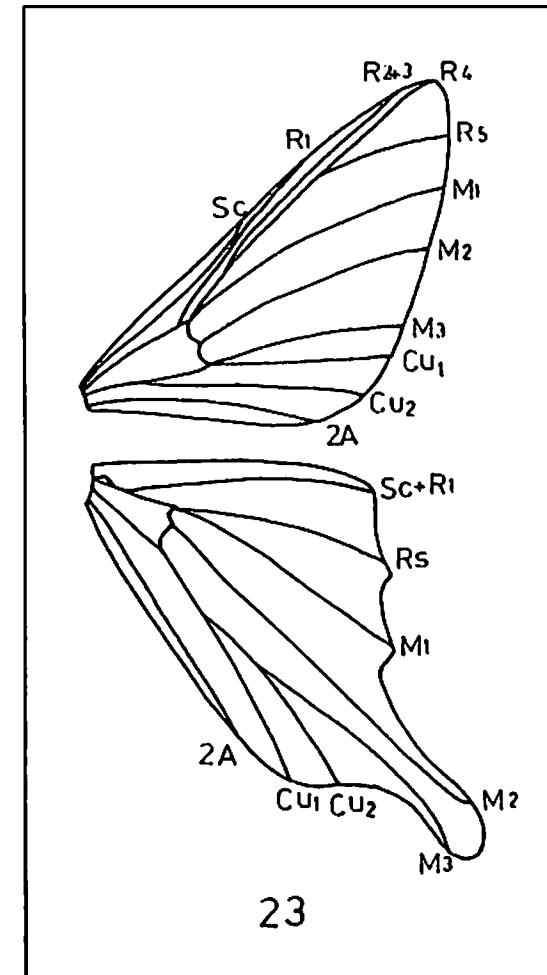


FIGURA 6.3. Continuación Venación alar de las familias de macroheterocera. (Sección VI)

Capítulo VII
UN ESTUDIO REGIONAL DE LAS MARIPOSAS
ALTOANDINAS EN LA CORDILLERA ORIENTAL
DE COLOMBIA

M. GONZALO ANDRADE C.
Instituto de Ciencias Naturales-MHN, Universidad Nacional de Colombia,
Apartado Aéreo 7495, Santafé de Bogotá, Colombia. S.A.

GERMÁN AMAT GARCÍA
Instituto de Ciencias Naturales Univeridad Nacional de Colombia
Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana
Apartado Aéreo 56710, Santafé de Bogotá, Colombia. S.A.

RESUMEN

SE PRESENTA una reseña sobre la fauna de mariposas de las altas montañas tropicales; se dan a conocer los géneros y especies registrados en la Cordillera Oriental de Colombia, entre los 2600 y los 3800 m. Se describe preliminarmente un caso específico de distribución regional en la Cordillera Oriental con una composición de diez géneros y quince especies para el Parque Nacional Natural Chingaza. También se incluyen diagnosis, referencias de hábitats y esquemas de los géneros más importantes.

Palabras Clave. Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lepidoptera, Entomofauna andina, Cordillera Oriental, Colombia.

ABSTRACT

A list of the species recorded both in literature and collections from Colombian Eastern Cordillera, between 2600 and 3800 m are presented. A more detailed study is accomplished on the butterflies' patterns of distribution in the Chingaza Natural National Park. The study includes a graphic key to the genus and information on habitats, associated vegetation and photographs for each species.

INTRODUCCIÓN

En los páramos altoandinos las mariposas diurnas están representadas principalmente por especies de las familias *Hesperiidae*, *Pieridae*, *Satyridae*, *Nymphalidae* y *Lycaenidae*. En Colombia se calcula que existen cerca de 3000 especies de mariposas diurnas (Andrade-C., 1990), pero se desconocen con detalle los patrones de distribución, diversificación de las especies e identificación de plantas hospederas en áreas de páramo y subpáramo, particularmente entre los 3000 y los 3800 m. A lo largo de esta franja altitudinal el grupo de mariposas más diverso corresponde a las Pronophilini, una tribu de la subfamilia *Satyrinae*.

Las primeras observaciones de mariposas, hechas por Whimper en los Andes, indican una gran escasez de especies en los pisos térmicos superiores correspondientes al páramo y superpáramo (Chardin, 1951). Hasta hace 50 años se conocían alrededor de 30 especies con gran distribución en las regiones de páramo del norte de los Andes; los registros se incrementaron aproximadamente a 70 especies, de las cuales la mayoría provienen de los páramos y las punas (Descimon, 1986). Los bosques altoandinos son importantes hábitats de las mariposas diurnas de montaña y es indiscutible la gran diversificación del grupo si se compara con su presencia en los páramos y subpáramos.

Las primeras referencias de distribución regional de mariposas de montaña se consignaron en los apuntes entomológicos

del Hermano Apolinar María (1914, 1914a, 1914b, 1925) para la Cordillera Oriental de Colombia y las investigaciones de Fassl (1918) y Hovanitz (1945, 1945a) para esta importante región fisiográfica. Los trabajos recientes sobre lepidoptero-faunas como los de Takajashi (1981), Adams (1985, 1986), indican un carácter diferencial en la composición de especies de la Cordillera Oriental colombiana, con respecto a las cordilleras Central y Occidental.

En este trabajo se da a conocer un primer listado de especies de mariposas altoandinas de la Cordillera Oriental, con un registro regional de las principales especies ubicadas en áreas de páramo y subpáramo del Parque Nacional Natural Chingaza, entre los 2800 y los 3200 m. También se hace una reseña sobre la biología y distribución de las mariposas tropicales de la alta montaña.

PARTICULARIDADES SOBRE LA BIOLOGÍA DE LAS MARIPOSAS DE ALTA MONTAÑA

En la alta montaña de la región norte de los Andes se han llevado a cabo complejos procesos de radiación adaptativa en lo que concierne a la fauna de mariposas ropaloceras. Los principales factores de selección son la temperatura atmosférica y la radiación solar, con considerables variaciones diurnas, la luz, el viento, los factores microclimáticos, en especial la humedad y las fuentes alimenticias suministradas por las plantas.

Existe un gran número de respuestas biológicas de los insectos de gran altitud frente a tales factores restrictivos (Figura 1); en las mariposas las más conocidas son la termorregulación, el melanismo y una reducción en la talla corporal (Mani, 1962).

La termorregulación es un mecanismo observado en especies altoandinas en su mayoría pertenecientes a la familia *Pieridae* (Somme, 1989); los individuos elevan su temperatura interna hasta lograr los 36 grados centígrados para poder

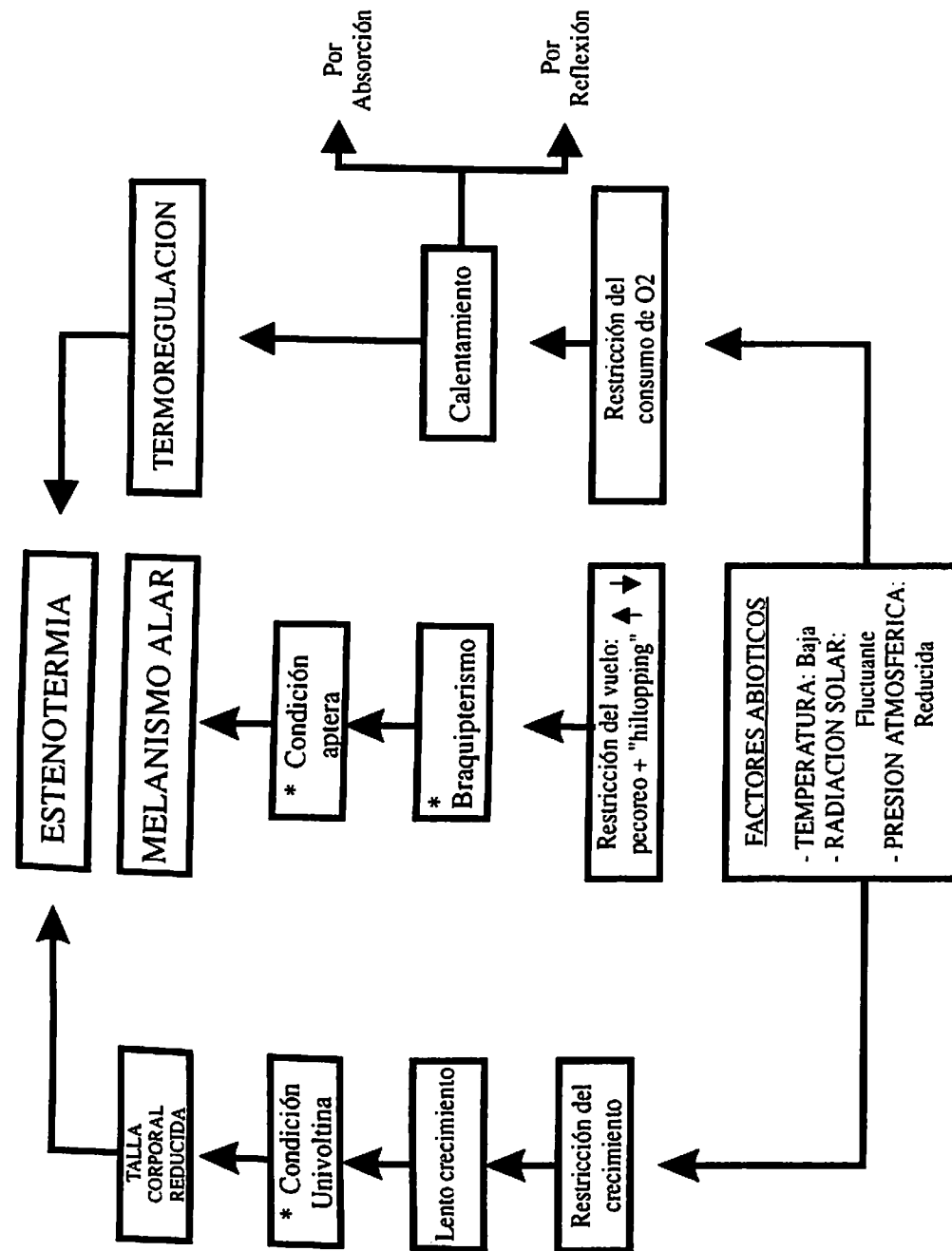


FIGURA 7.1. Factores abióticos de restricción y algunas respuestas biológicas de los insectos en ambientes de alta altitud (*) Estados ausentes en lepidoptera

iniciar el vuelo. Las mariposas no controlan su temperatura, como lo hacen la mayoría de animales que se calientan aumentando su ritmo de producción metabólica de calor. Para aumentar su temperatura interna absorben la radiación solar hasta iniciar el vuelo (Clench, 1966; Descimon, 1986).

Para su exposición al sol, las alas absorben o reflejan la radiación. En el primer caso las alas se extienden horizontalmente con relación al cuerpo o se mantienen verticalmente sobre el cuerpo; en estas dos posturas la única radiación que sirve para aumentar la temperatura del cuerpo es la que incide en el área basal de las alas. El color de las escamas del ala juega un papel muy importante en la termorregulación de la mariposa, ya que es determinante de las longitudes de onda que intervienen en la absorción y de la eficacia de la reflexión de la luz hacia el cuerpo. La talla corporal reducida es otra particularidad en la biología de las mariposas de alta montaña ya que contribuye a un calentamiento rápido y a una menor pérdida de calor (Heinrich, 1987; Kingsolver, 1983).

MATERIALES Y MÉTODOS

1- LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Los muestreos de la lepidoptero fauna se llevaron a cabo en el Parque Nacional Natural Chingaza, localizado a los 4, 41' LN, 73 49' LO, departamento de Cundinamarca, durante el período de más bajas precipitaciones (noviembre-enero) en tres sectores representativos del páramo y subpáramo: alrededores de la laguna de Chingaza (3100 m.), Sector del túnel de conducción en el río Guatiquía (3300 m.) y alrededores del embalse de Chuza (2800 m.), (Figura 2).

2- COLECCIONES CONSULTADAS

Con el fin de completar los registros de distribución de especies en la Cordillera Oriental, se hicieron consultas al Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de La Salle

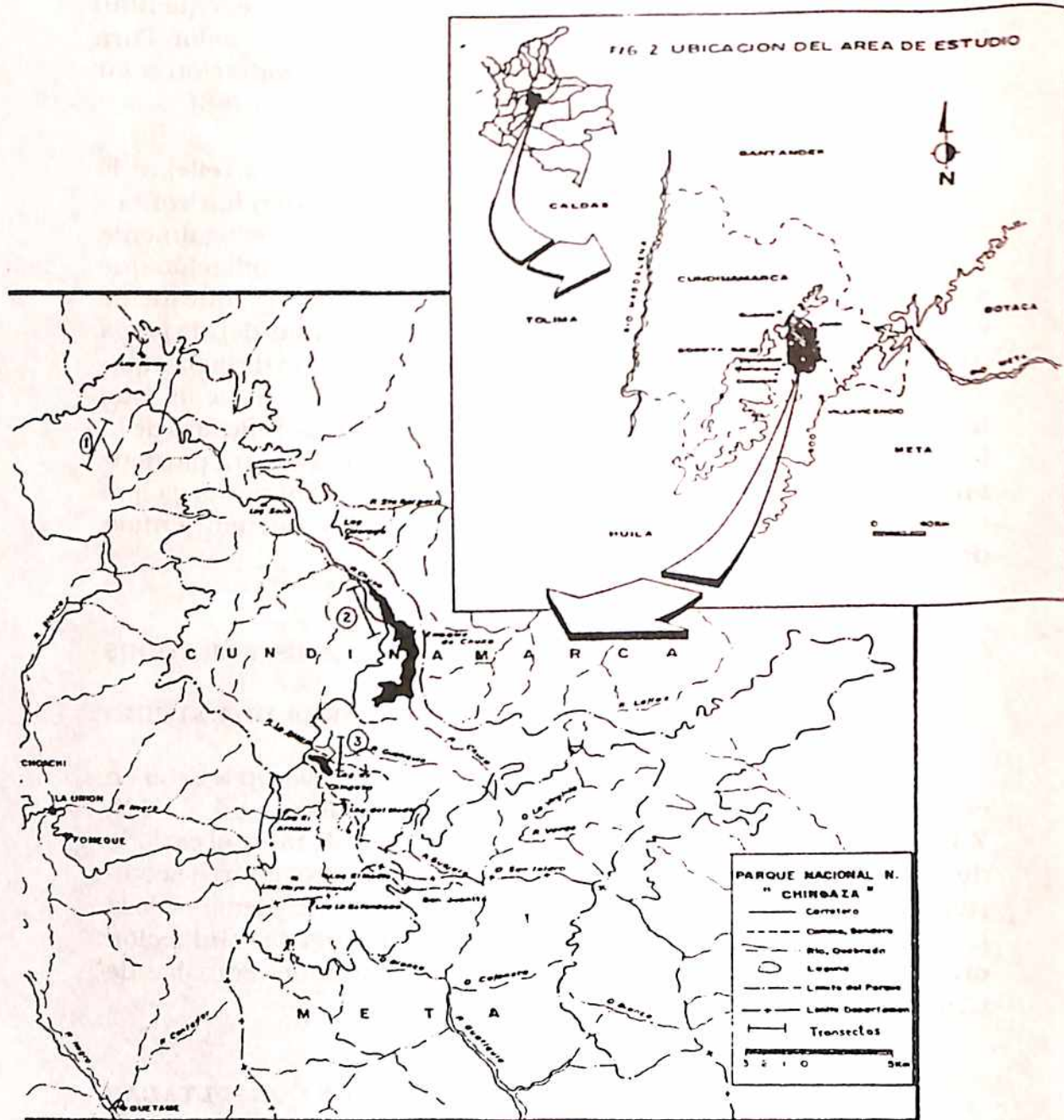


FIGURA 7.2. Ubicación del área de estudio

(MUS), Santafé de Bogotá. Fototipos del British Museum of Natural History, London (BMNH). Las determinaciones taxonómicas se basaron en los trabajos de Seitz (1924), Costa Lima (1949), Lewis (1977), Torres (1986), DeVries (1987), Dabrera (1987), Moreno (1988), Andrade (1990; 1991).

3- COLECTA DE EJEMPLARES

Los ejemplares fueron colectados con una jama lepidopterológica y sacrificados por presión digital en el tórax; posteriormente se depositaron en sobres triangulares de papel milano blanco, a los cuales se les anotó la respectiva localidad de colecta.

Los ejemplares colectados se encuentran en las colecciones entomológicas de referencia del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de Colombia (ICN-MHN) y en el Museo de Zoología de la Universidad Javeriana (MUJ).

RESULTADOS

RESEÑA SOBRE LA LEPIDOPTEROFAUNA DE LA CORDILLERA ORIENTAL

La Cordillera Oriental, principal cadena montañosa de Colombia, es extremadamente extensa y de topografía accidentada, con aproximadamente 1200 km. de longitud. En su amplia cadena de áreas de páramo, a nivel de los 3000 m. hasta los 4000 m. de altitud se distribuye una lepidopterofauna caracterizada por presentar la mayor riqueza de especies y el más alto grado de endemismo, con relación a las cordilleras Central, Occidental y a otras regiones montañosas del país.

En la tabla 1 se consigna un registro parcial y aproximado del número de especies existente para cada una de las principales familias, de acuerdo con la observación directa de ejemplares y las referencias de Andrade-C (1991, 1991a, 1992),

Tabla 1.
COMPARACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES EN
MARIPOSAS RHOPALOCERAS DE 5 REGIONES
ECOGEOGRÁFICAS DE COLOMBIA

Taxa	CO	CC	CO _r	SP	SNSM
<i>Hesperiidae</i>	5	11	28	0	0
<i>Papilionidae</i>	6	2	26	0	0
<i>Pieridae</i>	18	18	19	0	46
<i>Pierinae</i>	9	11	10	0	15
<i>Coliadinae</i>	8	4	0	0	20
<i>Dismorphiinae</i>	1	3	9	0	11
<i>Nymphalidae</i>	147	156	255	0	66
<i>Charaxinae</i>	17	15	16	0	0
<i>Melitaeinae</i>	7	0	0	0	0
<i>Nymphalinae</i>	19	31	15	0	5
<i>Heliconiinae</i>	14	4	7	0	15
<i>Acraeinae</i>	3	5	4	0	0
<i>Ithomiinae</i>	10	4	2	0	4
<i>Satyrinae</i>	70	95	205	35	39
<i>Morphinae</i>	1	0	1	0	0
<i>Brassolinae</i>	4	0	2	0	0
<i>Danainae</i>	2	2	3	0	3
<i>Riodinidae</i>	4	4	0	0	0
<i>Lycaenidae</i>	2	2	0	0	0
Total especies	182	193	328	35	112

CO=Cordillera Occidental. CC=C.Central. CO_r=C.Oriental. SP=Sierra de Perijá. SNSM=Sierra Nevada de Santa Marta.

Apolinar María (1913, 1914, 1914a, 1914b, 1914c, 1914d; 1915, 1915b, 1915c, 1915d, 1915e; 1917, 1923, 1923a; 1924a, 1924b, 1924c, 1924d; 1925, 1925b, 1925c, 1925d; 1926, 1926a, 1926b, 1926c; 1927, 1927a, 1927b; 1928; 1930; 1940, 1940b, 1940c; 1941, 1942, 1945, 1946), Moreno (1986; 1988), Salazar (1989; 1990, 1990a; 1991, 1991a, 1991b), Seitz (1924), Takajashi (1973, 1973a; 1974, 1976, 1977, 1978, 1981), Wells et a (1983). El dato 0 (cero) obedece más a la falta de colecta regional que a la ausencia de las especies.

En la Cordillera Oriental, entre la franja altitudinal de los 2600 a los 3800 m., se registra un número aproximado de 114 especies, con una alta diversificación dentro de la subfamilia Satyrinae. De acuerdo con las fuentes de registros, la mayor parte de las especies presentan un patrón de zonación, si se tiene en cuenta la distribución de las vertientes (Tabla 2). Otras categorías de zonación, como corresponde al presente estudio, pueden incluir grandes áreas locales, en donde los patrones de distribución están determinados por la distribución de las comunidades vegetales en las que se encuentran las plantas hospederas.

El mayor número de especies endémicas (Tabla 2) hace que la Cordillera Oriental sea una de las más importantes regiones ecogeográficas para la fauna de mariposas de montaña en Colombia.

UN CASO DE DISTRIBUCIÓN REGIONAL DE MARIPOSAS EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA

El P.N.N. Chingaza se caracteriza por presentar grandes extensiones de páramos atmosféricamente húmedos y en menor grado áreas de subpáramo y bosque. En los últimos 20 años estas áreas han sufrido la acción del hombre y sus efectos han desencadenado importantes procesos vegetacionales de carácter regenerante. Los microhábitats derivados de las comunidades dieron origen a la ocupación de microespacios por elementos faunísticos, en este caso de especies lepidópteras asociadas a sus plantas hospederas (Figura 3).

Tabla 2.

**PRINCIPALES ESPECIES DE LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA
EN AMBIENTES DE ALTURA DE LA CORDILLERA ORIENTAL.
CON PREFERENCIAS ALTITUDINALES ENTRE LOS 2600
Y LOS 3800 M. EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA**

HESPERIIDAE		
Pyrrhopyginae:		
<i>Pyrrhopyge telassa</i> Hewitson, 1858	2600 m.	C
<i>Myscelus epigona</i> Herrich-Schaeffer	2600 m.	Oc
Hesperiinae:		
<i>Dalla frater</i> Mabeille, ?	2800 m.	Or
<i>Dalla hesperioides</i> Felder, 1862	2600-3200 m.	O
<i>Atrytine myron</i> Godman & Salvin, 1868	2600-3000 m.	O
<i>Serdis viridicans</i> Felder, 1868	2800-3300 m.	O
Pyrginae:		
<i>Potamanax unifasciata</i> Felder, ?	2600 m.	C
<i>Potamanax flavofasciata</i> Hewitson, 1863	2600 m.	Oc
PIERIDAE		
Pierinae:		
<i>Catasticta uricoecheae</i> Felder, 1861	3000-3200 m.	C
<i>Catasticta semiramis</i> Lucas, 1852	2750-3200 m.	C
<i>Colias dimera</i> Doubleday & Hewitson, ?	2600-3500 m.	C
<i>Leptophobia tovaria</i> (Felder, 1861)	2800 m.	C
<i>Leptophobia eleone</i> (Doubleday & Hewitson, 1847)	2800 m.	C
<i>Tatochila xanthodice</i> Lucas	2800 m.	C
NYMPHALIDAE		
Satyriinae:		
<i>Altopedaliodes nebris</i> (Thieme, 1905) *	2800-3500 m.	Or
<i>Corades chelonis</i> Hewitson, 1863	2600-2850 m.	C
<i>Corades pannonia ploas</i> Thieme, 1907	2600 m.	C
<i>Corades cistene dymantis</i> Thieme, 1907	2600-3250 m.	C

* = spp. endémicas para Colombia; C= distribución en toda la cordillera; Oc= distribución en la vertiente occidental; Or= distribución en la vertiente oriental.

Tabla 2. (continuación)

<i>Corades chirone</i> Hewitson, 1863	2600-2750 m.	Or
<i>Daedalma dinias</i> Hewitson, 1858	2600 m.	C
<i>Daedalma drusilia</i> Hewitson, 1858 *	2650-3350 m.	C
<i>Eretris porphiria porphiria</i> (Felder & Felder, 1867)	2600-2700 m.	C
<i>Eretris apuleja apuleja</i> (Felder & Felder, 1867)	2650-2850 m.	Oc
<i>Eretris apuleja ochrea</i> Thieme, 1905	2700-3000 m.	Or
<i>Eretris apuleja subrufescens</i> (Groes & Kirby, 1895)	2600-2700 m.	Or
<i>Eretris apuleja altamira</i> Adams & Bernard, 1979	2600-3100 m.	C
<i>Eretris centralis</i> Kruger, 1924	3150 m.	Or
<i>Eretris ocellifera</i> (Felder & Felder, 1867)	2600-2650 m.	Oc
<i>Idioneurula erebioides</i> (Felder & Felder, 1867) *	2600-3500 m.	Or
<i>Junea dorinda</i> (Felder & Felder, 1862)	2650-3350 m.	Oc
<i>Junea doraete</i> (Hewitson, 1858)	2850-3300 m.	Or
<i>Lasiophila circe</i> Felder & Felder, 1859	2600-3350 m.	Or
<i>Lymanopoda altis</i> Weymer, 1890	2600-2650 m.	Or
<i>Lymanopoda albocincta</i> Hewitson, 1861	2600-2800 m.	Or
<i>Lymanopoda paramera</i> Adams & Bernard, 1979	3400 m.	Oc
<i>Lymanopoda melia</i> Weymer, ? *	3200 m.	Or
<i>Lymanopoda samius</i> Westwood, 1851	2600-2850 m.	Or
<i>Lymanopoda ionius</i> Westwood, 1851	2600-3150 m.	C
<i>Lymanopoda schmidtii</i> Adams, 1986	3200 m.	Oc
<i>Lymanopoda lactea</i> Hewitson, 1861 *	2950-3300 m.	Or
<i>Lymanopoda melendeza</i> Adams, 1986 *	2800-2850 m.	Or
<i>Lymanopoda viventieni</i> (Apolinar, 1924) *	2900-3350 m.	Or
<i>Lymanopoda lebbaea</i> Felder & Felder, 1867 *	2600-2800 m.	Or
<i>Mygona irmina</i> (Doubleday, 1849)	2600-2900 m.	Or
<i>Panyapedaliodes phila philaenitis</i> (Thieme, 1905)	2600-2650 m.	Oc
<i>Parapedaliodes zipa</i> Adams, 1986 *	2600-3150 m.	Oc
<i>Pedaliodes poesia</i> (Hewitson, 1862)	2600-2650 m.	Or
<i>Pedaliodes phoenissa</i> (Hewitson, 1862)	2650-3150 m.	Oc
<i>Pedaliodes proerna</i> (Hewitson, 1862)	2600-2650 m.	?
<i>Pedaliodes pimienta</i> Adams, 1986 *	2650 m.	Oc
<i>Pedaliodes manneja</i> Thieme, 1905	2600-2850 m.	Or
<i>Pedaliodes pisonia</i> (Hewitson, 1862)	2600 m.	?

Tabla 2. (continuación)

<i>Pedaliodes antigua</i> Adams & Bernard, 1981	2600-2750 m. Or
<i>Pedaliodes phrasicla</i> (Hewitson, 1874)	2600-2650 m. Oc
<i>Pedaliodes pallantis</i> (Hewitson, 1862)	2600-3200 m. C
<i>Pedaliodes polla</i> Thieme, 1905	2600-2850 m. Or
<i>Pedaliodes polusca</i> (Hewitson, 1862)	2650-3300 m. C
<i>Pedaliodes empusa</i> (Felder & Felder, 1867)	2650-3300 m. Or
<i>Pedaliodes ralphi</i> Adams, 1986 *	2650-3150 m. Or
<i>Pedaliodes guicana</i> Adams, 1986 *	3400 m. Or
<i>Pedaliodes fuscata fuscata</i> (Felder & Felder, 1868)*	2600-2900 m. Or
<i>Pedaliodes fuscata parapatra</i> Adams, 1986 *	2600-2800 m. C
<i>Pedaliodes phaea phaea</i> (Hewitson, 1862) *	2600-3000 m. Or
<i>Pedaliodes phaea achrotaenia</i> (Felder & Felder, 1867)*	2600-3000 m. Or
<i>Pedaliodes phaeina</i> Staudinger, 1897	2600-3300 m. Oc
<i>Pedaliodes bernardi</i> Adams, 1986 *	2650-2750 m. Or
<i>Pedaliodes porcia</i> (Hewitson, 1869)	3000 m. Or
<i>Pedaliodes hardyi</i> Adams, 1986 *	3150-3300 m. Oc
<i>Pedaliodes arnotti</i> Adams, 1986 *	3000-3150 m. Or
<i>Pedaliodes thiemei</i> Staudinger, ?	2800-3300 m. Or
<i>Pedaliodes tyrrheoides</i> Adams & Bernard, 1979	2700 m. Oc
<i>Pedaliodes zuleta</i> Adams & Bernard, 1979 *	2600-2900 m. Oc
<i>Pedaliodes vallenata</i> Adams & Bernard, 1979	2900-3050 m. Oc
<i>Penrosada lanassa</i> (Felder & Felder, 1867) *	2600-2700 m. C
<i>Penrosada levana</i> (Godman, 1905) *	2600-3300 m. Or
<i>Penrosada apiculata</i> (Felder & Felder, 1867)	2650-3500 m. Or
<i>Pronophilia orchewitsoni</i> Adams & Bernard, 1979	2600-2650 m. Or
<i>Punapedaliodes cocytia</i> (Felder & Felder, 1867)	2600-3300 m. Or
<i>Steroma superba</i> Blatteire, ?	2800-3300 m. Or
<i>Steroma pronophila</i> (Felder & Felder, 1867)	2600-3800 m. Or
<i>Steroma bega andensis</i> Felder & Felder, 1867	2600-2650 m. Or

Tabla 2. (continuación)

<i>Dangond dangondi</i> Adams & Bernard, 1979 *3400 m.	3400 m.	Oc
HELICONIINAE:		
<i>Dione glicera</i> Felder	2800 m.	Or
<i>Dione moneta</i> Hubner	2600 m.	Or
<i>Podotricha eucroia</i> Doubleday	2800 m.	Or
<i>Heliconius xanthocles</i> Bates	2800 m.	C
<i>Heliconius cydno</i> Doubleday & Hewitson	2600 m.	C
<i>Heliconius clysonimus</i> Latreille	2600 m.	C
BRASSOLINAE:		
<i>Dynastor macrosiris</i> Weymeri	2600 m.	C
<i>Opsiphanes tamarindi</i> Felder	2600 m.	C
NYMPHALINAE:		
<i>Marpesia coresia</i> (Godart, 1823)	2600 m.	C
<i>Marpesia merops</i> (Boisduval, 1836)	2600-3000 m.	C
<i>Hamadryas chloe</i> Stoll	2600-2800 m.	C
<i>Hamadryas iphtime</i> (Bates, 1864)	2600-2800 m.	C
<i>Hamadryas arinome</i> (Goodman & Salvin, 1883)	2600-3000 m.	C
<i>Hypanartia lindigii</i> Felder	2600-2800 m.	C
<i>Hypanartia dione</i> Latreille	2600 m.	C
<i>Siproeta steleness</i> (Fruhstorfer, 1907)	2600-3200 m.	C
<i>Tegosa anieta</i> (Hewitson, 1864)	2600-3000 m.	C
<i>Telenassa jana</i> Felder	2600-2800 m.	C
<i>Euptoieta hegesia</i> Staudinger *	2900 m.	Oc
<i>Gnatotriche exclamations</i> Kollar	2600-3000 m.	C.
<i>Anartia amathea</i> (Linnaeus, 1763)	3000 m.	C.
<i>Anartia jatrophae</i> (Linnaeus, 1763)	3000 m.	C.
<i>Junonia evarete</i> (Cramer, 1872)	3000 m.	C.
<i>Perisama aenea</i> Rober, 1924	2800 m.	C.
<i>Perisama oppelli</i> Latreille	2800 m.	C.
<i>Perisama humboldtii</i> Guerin	2600 m.	C.
<i>Perisama alicia</i> Rober, 1924	2600-2800 m.	C.
<i>Vanessa virginiensis</i> (Drury, 1773)	2600-3000 m.	C.
MORPHINAE:		
<i>Morpho sulkowskii</i> Kollar	2600 m.	C.
ACRAEINAE:		
<i>Actinote hylonome</i> Doubleday, 1844	2600 m.	C.
<i>Actinote flavibasis</i> Jordan, 1913	2650 m.	Oc.
<i>Actinote melampeplos</i> Godman & Salvin, 1882	2900 m.	Oc.
<i>Actinote equatoria</i> Bates, 1864	2900 m.	Oc.

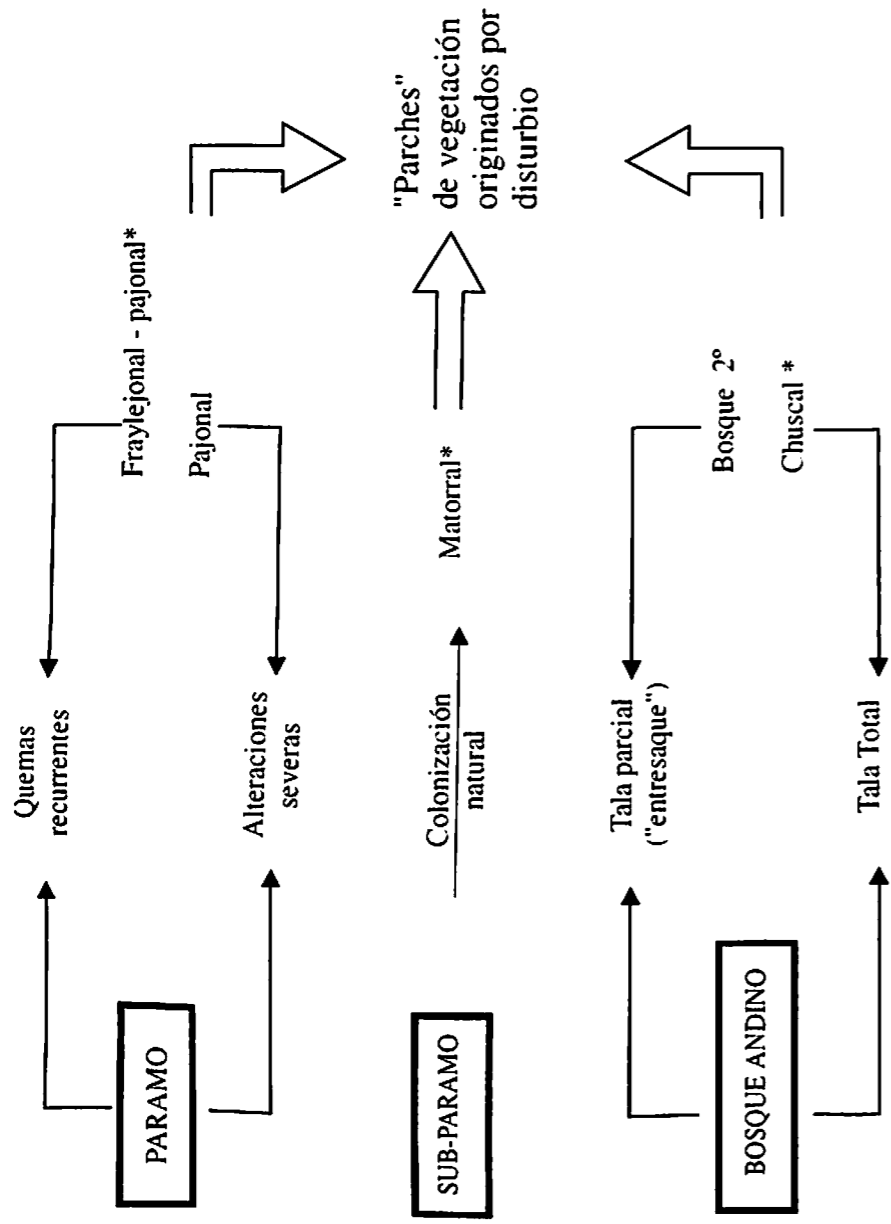


FIGURA 7.3. Alteraciones del medio natural en alta montaña Parque Nacional Natural Chingaza, C/marca. * = Comunidades vegetales secundarias muestreadas para el reconocimiento de su lepidoptero fauna asociada.

TAXON	FRECUENCIA DE ACTIVIDAD				
HESPERIIDAE:	II	III			
NYPHALALIDAE: Satyrinae	II	I	I		
NYPHALALIDAE: Heliconiinae			I		
NYPHALALIDAE: Nymphalinae					III
PIERIDAE:				II	III
	Frayerlejonal - pajonal	Chuscal	Matorral	Postizal pionero	

FIGURA 7.4. Hábitats y frecuencia de actividad de los principales grupos taxonómicos de lepidoptera: rhopalocera del Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca). I= individuos escasos, II= individuos frecuentes, III= individuos abundantes

Tabla 3.
ESPECIES DE LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA EN AMBIENTES DE ALTURA DEL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA

Taxon	Habitat Preferencial
Hesperiidae: <i>Dalla frater</i>	Chuscal
Pieridae (Coliadinae): <i>Colias dimera</i> <i>Leptophobia eleone</i> <i>Leptophobia tovaria</i> <i>Catantix semiramis</i>	Vegetación pionera Vegetación pionera Vegetación pionera Fraylejonal-pajonal
Nymphalidae (Nymphalinae): <i>Vanessa virginiensis</i>	Vegetación pionera
Nymphalidae (Heliconinae): <i>Dione glycera</i>	Chuscal
Nymphalinae (Satyrinae): <i>Pedaliodes thiemei</i> <i>Pedaliodes polla</i> <i>Pedaliodes poesia</i> <i>Altopedaliodes nebris</i> <i>Steroma superba</i> <i>Lymanopoda melia</i> <i>Lymanopoda samius</i> <i>Lasiophila circe</i>	Chuscal Fraylejonal-pajonal/ Matorral Fraylejonal-pajonal/ Matorral Fraylejonal-pajonal/ Matorral Fraylejonal-pajonal Fraylejonal-pajonal Matorral de ericáceas Chuscal

Las especies lepidópteras registradas proceden de cuatro comunidades vegetales: fraylejona-pajona, chuscales, matorrales de ericáceas y comunidades de pastizales con predominio de elementos pioneros. Estas comunidades pueden considerarse como hábitats con sus respectivos microespacios o microhábitats, en los cuales se cumplen funciones de alimentación, reproducción, desarrollo y otros procesos vitales (Amat & Vargas, 1991).

Fraylejona-pajona: representan asociaciones de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* como especies dominantes y a *Chusquea tessellata* como especies subdominante; los biotipos dominantes son caules (caulirrosulas), macollas y bambusoides.

Chuscales: predomina la especie *Chusquea lemani* y en los matorrales de ericáceas asociaciones de *Pernetia postrata* y *Vaccinium floribundum*.

Prados o pastizales bajos: se encuentran especies pioneras como *Lachemilla orbiculata*, *Trifolium repens* y *Gnaphalium sp.*

Una mayor información sistemático-tipológica y ecosistémica de la vegetación propia de las áreas de estudio se encuentra en Franco (1982) y Vargas & Rivera (1991).

Las comunidades mencionadas conforman áreas abiertas o semiabiertas en las que se comprobaron ciertas tendencias de asociación llevadas a cabo por parte de los diversos grupos de la fauna lepidóptera presente en la región.

Se registró un total de quince especies y diez géneros pertenecientes a las familias Hesperidae, Pieridae y Nymphalidae (Nymphalinae, Heliconiinae y Satyrinae). En la Tabla 3 se indican las especies encontradas y las comunidades vegetales que conforman sus hábitats más frecuentes.

Los taxa presentes muestran tendencias de distribución en las comunidades vegetales estudiadas (Figura 4). Hesperidae es un taxón de mayor preponderancia en las comunidades con

predominio de *Chusquea* spp.; los Satyridae están generalizados en fraylejonaes-pajonales y matorrales y los Pieridae lo son en comunidades de vegetación cuyos elementos son reconocidos como pioneros de ambientes con un alto grado de alteración. Investigaciones futuras aclararán aspectos relacionados con las plantas hospederas y la dinámica fenológica de las mismas con relación a las poblaciones observadas.

Con el reconocimiento taxonómico se identificaron importantes diferencias a nivel de tamaño, forma alar y borde alar, caracteres que pueden ser considerados en las diagnósis genéricas (Figura 5).

RESEÑA DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS

1. *Dalla frater* Mabeile

Largo AA (ala anterior): 17-19 mm.

Rango de distribución geográfica conocida: Venezuela, Colombia.

Esta especie es muy abundante en el Parque N.N. Chingaza. Se le observa principalmente en zonas ocupadas por fraylejonaes y chuscales; teniendo como base los dos individuos machos colectados y los ejemplares revisados en la zona, no se observa ningún tipo de variación individual.

Material colectado:

2 (MM), P.N.N. Chingaza, camino Laguna de Chingaza-túnel del río Guatiquía, 2300 m., feb.-2-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2761, 2762, ICN-MHN-L: 9037, 9038.

2. *Colias dimera* Doubleday & Hewitson

Largo AA (ala anterior): 20-22 mm.

Rango de distribución conocido: Colombia, Ecuador, Perú.

Es común observarla en zonas abiertas libando sobre el «trébol rojo», *Trifolium repens* y el «diente de león», *Taraxacum officinale*. Los machos son más frecuentes que las hembras. El vuelo de los individuos se caracteriza por ser bajo y rápido.

Material colectado:

1 (H), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2800 m., abril-15-1992, G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9039; 1(H), P.N.N. Chingaza, Laguna de Chingaza, 3190 m., nov.-12-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 3387, ICN-MHN-L: 9040.

3. *Leptophobia eleone* Doubleday & Hewitson

Largo AA (ala anterior): 22 mm.

Rango de distribución conocido: Venezuela, Colombia.

Esta especie es común observarla compartiendo su hábitat con *Colias dimera* y *Leptophobia tovaria*; en doce ejemplares observados no se encontró ningún tipo de variación intraespecífica.

Material colectado:

1 (M), P.N.N. Chingaza, camino Laguna de Chingaza-túnel del río Guatiquía, 2300 m., feb.-2-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2767, ICN-MHN-L: 9041.

4. *Leptophobia tovaria* (Felder)

Largo AA (ala anterior): 25 mm.

Rango de distribución conocido: Venezuela, Colombia, Ecuador.

Otra especie muy común en el P.N.N. Chingaza. Comparte su hábitat con *Leptophobia eleone* y *Colias dimera*. En todos los ejemplares examinados no se encontró ningún tipo de variación individual y poblacional.

Material colectado:

2 (MM), P.N.N. Chingaza, camino Laguna de Chingaza-túnel del río Guatiquía, 2300 m., mar.-3-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2771, 2775, ICN-MHN-L: 9042, 9043.

5. *Catasticta semiramis* (Edw.)

Largo AA (ala anterior): 25-28 mm.

Rango de distribución: Sureste de E.U., Norte de Suramérica.

De las especies de la familia Pieridae, presentes en el parque, esta es una de las pocas que más frecuenta las comunidades de fraylejonaes-pajonaes en áreas de páramo; se la observa con frecuencia libando en las inflorescencias de *Espeletia grandiflora*. De los tres ejemplares examinados no se encontró ningún tipo de variación.

Material colectado:

1 (M), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2800 m., abril-16-1992, G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9044; 1 (M.), P.N.N. Chingaza, Laguna de Chingaza, 3190 m., oct.-12-1991, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2769, ICN-MHN-L: 9045; 1 (M.), P.N.N. Chingaza, sector Laguna de Chingaza-túnel del río Guatiquía, 2300 m., feb.-1-1992. G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2770, ICN-MHN-L: 9046.

6. *Vanessa virginiensis* (Drury)

Largo AA (ala anterior): 23-25 mm.

Rango de distribución: Costa Rica, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia Brasil, Argentina.

Los individuos de esta especie se observaron volando en lugares abiertos, caracterizados por ser áreas de disturbio y en donde se establece la vegetación pionera. Su vuelo es errático y rápido, se les observa solamente hasta los 3000 m. de altitud, en ocasiones compartiendo su hábitat con *Pedaliodes* spp.

Material colectado:

2 (MM), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2800 m., mayo-16-1992, G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9047, 9048; 5 (MM.), P.N.N. Chingaza, sector de California, 2750 m., feb.-15-1992, G. Amat, Leg., MUJ-L 320, 321, 322, 333, 334.

7. *Dione glycera* Felder

Largo AA (ala anterior): 33 mm.

Rango de distribución: Venezuela, Colombia.

Esta especie comparte su hábitat con *Dalla frater*, posee un vuelo rápido. En todos los ejemplares examinados no se encontró ningún tipo de variación individual. Es una especie observada en períodos menos húmedos, con preferencias en hábitats de chuscales y en ecotonos asociados.

Material colectado:

1 (MM.), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2800 m., mayo-16-1992, G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9049.

8. *Pedaliodes thiemei* Staudinger

Largo AA (ala anterior): 25 mm.

Rango de distribución conocido: Colombia.

Es una de las especies endémicas para Colombia; en el P.N.N. Chingaza es muy abundante y se la observa comúnmente en chuscales y en sus ecotonos asociados.

Material colectado:

1 (M), P.N.N. Chingaza, 3190 m., Oct.-12-1991 G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2765, ICN-MHN-L: 9055.1(M), Reserva Carpanta, 300 m., julio-10-1992 G. Amat, Leg., MUJ-L-336.

9. *Pedaliodes polla* Thieme

Largo AA (ala anterior): 24-26 mm.
Rango de distribución conocido: Colombia.

Especie muy común en el P.N.N. Chingaza; observada en áreas abiertas de páramo y ecotonos asociados. Comparte su hábitat con las demás especies de su género.

Material colectado:

3 (MM), P.N.N. Chingaza, Laguna de Chingaza, 3190 m., nov.-14-1991, G. Amat, Leg., MUJ-L: 335, 336, 337.

10. *Pedaliodes poesia*

Largo AA (ala anterior) : 14-15 mm.
Rango de distribución conocido: Colombia.

A esta especie es muy frecuente observarla en fraylejonaes-pajonales y a veces en áreas de matorrales con especies de ericáceas dominantes.

Material colectado:

3(MM), P.N.N. Chingaza, Laguna de Chingaza, 3190 m., nov.-14-1991, G. Amat, Leg., MUJ-L: 338,339,340.

11. *Altopedaliodes nebris* (Thiemey)

Largo AA (ala anterior): 24-25 mm.
Rango de distribución : Colombia.

Otra de las especies de la subfamilia Satyrinae endémica para Colombia; es muy común verla volando en las partes más altas de los alrededores de la laguna de Chingaza, compartiendo su hábitat con especies del género *Pedaliodes*. En cinco ejemplares examinados no se encontró ningún tipo de variación, a excepción del dimorfismo sexual ya que las hembras

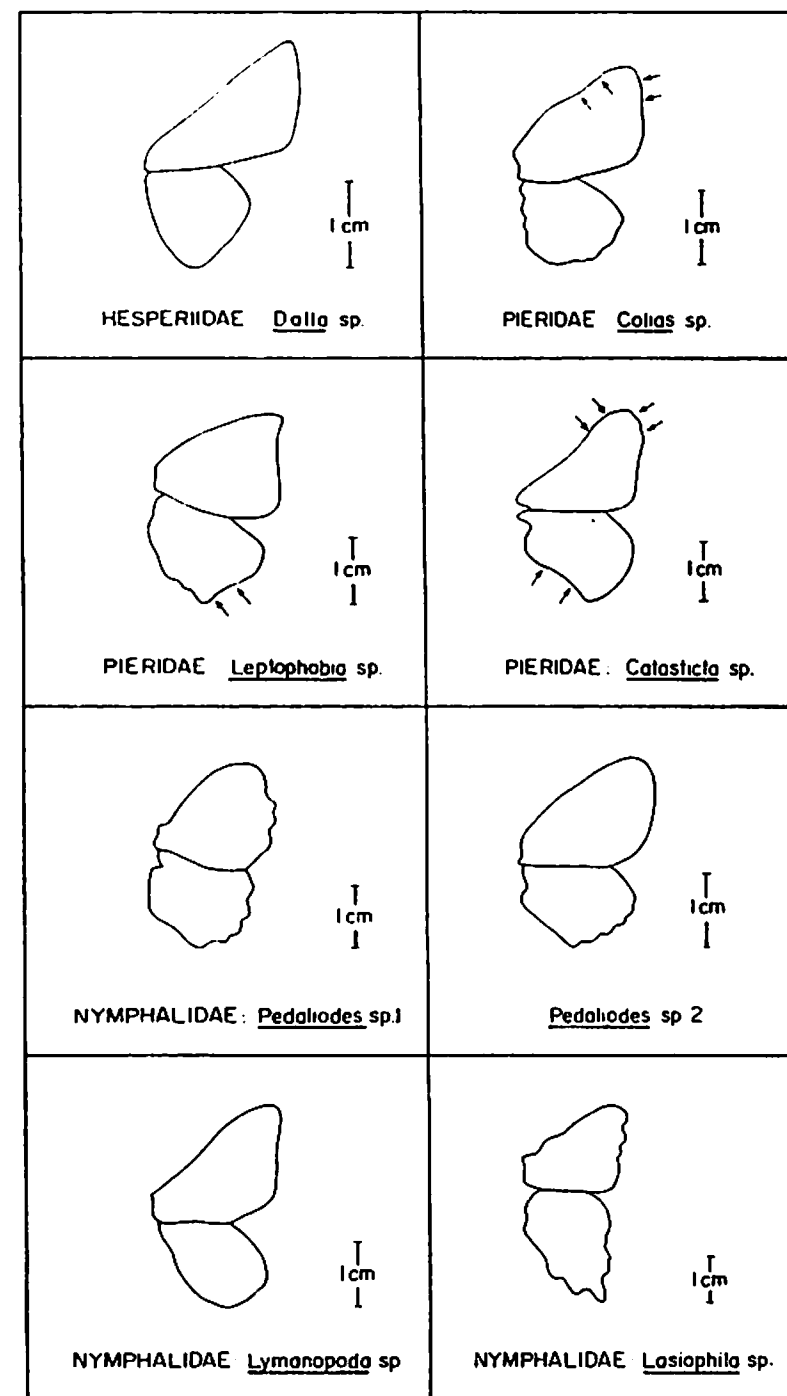


FIGURA 7.5. Variaciones en la forma y borde alar en 7 géneros de lepidoptera-rhopalocera presentes en el Parque Natural Chingaza

poseen la franja amarilla del ala posterior mucho más clara que la de los machos.

Material colectado:

4 (MM), 1 (H), P.N.N. Chingaza, Sector Laguna de Chingaza, 3190 m., oct.-13-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2728, 2729, 2731, 2732, 2733, ICN-MHN-L: 9050, 9051, 9052, 9053, 9054.

12. *Steroma superba* Blateire

Largo AA (ala anterior): 21-22 mm.
Rango de distribución: Colombia, Perú, Bolivia.

A los ejemplares de esta especie, se les observa en la zona de fraylejonal-pajonal compartiendo su hábitat con *Lymanopoda melia*.

Material colectado:

2 (MM), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2800 m., mayo-15-1992, G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9055, 9056. 4(MM), 1(H), P. N. N. Chingaza, sector Laguna de Chingaza, 3190 m., octubre-13-1992, G. Andrade-C & G. Amat, Leg., ICN-MHN-L: 9057.

13. *Lymanopoda melia*

Largo AA: 22 mm.
Rango de distribución: Colombia, Ecuador.

Esta especie frecuenta los fraylejones-pajonales, su vuelo es rápido errático y muy alto. Se le puede confundir con *Tatochila xanthodice*, otra especie con importante distribución en la alta montaña.

Material colectado

1(M), 1(H), P.N.N. Chingaza, sector Laguna de Chingaza, 3190 m., octubre-12-1992, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., ICN-MHN-L 9175, 10610.

14. *Lymanopoda circe*

Largo AA: 30-32 mm.
Rango de distribución: Colombia.

Esta especie es típica de las áreas de Chuscal, lugar donde se la observa con frecuencia. Su vuelo es rápido y alto. En cuatro ejemplares revisados no se encontró ningún tipo de variación.

Material colectado:

4(MM), P.N.N. Chingaza, sector Laguna de Chingaza, 3190 m., octubre-12-1991, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2776, 2781, 2777, ICN-MHN-L: 10611, 10612, 10613.

15. *Lymanopoda samius*

Largo AA: 10-11 mm.
Rango de distribución: Colombia.

A esta especie, propia de los fraylejones-pajonales, se la observa raramente. tan solo fue colectado un sólo ejemplar. En Cundinamarca también se le ha visto en los páramos de Cruz Verde y Monserrate.

Material colectado:

4(MM), P.N.N. Chingaza, sector de Chuza, 2900 m., octubre-12-1991, G. Andrade-C. & G. Amat, Leg., GAC: 2782, 2783, 2784, ICN-MHN-L: 10614, 10615, 10616.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De acuerdo con el listado preliminar de especies lepidópteras entre los 3000 y los 3800 m. se puede afirmar que las variaciones en composición, a nivel de cordilleras y de vertientes, se explica por la distribución, también diferencial, de los componentes de la vegetación y en cuyos elementos se encuentran las plantas hospederas. Las plantas hospederas, con un carácter específico, representan la fuente alimenticia de las formas larvianas.

Para la Cordillera Oriental colombiana, se observa un alto grado de endemismo, lo cual puede ser respuesta a las grandes variaciones en cuanto a la composición florística, climática y geográfica encontrada a todo lo largo de esta importante unidad ecogeográfica.

La composición conocida puede alejarse en gran medida de la situación real, ya que muchas áreas análogas están sin muestrear y los datos provienen de trabajos en su mayoría de interés particular y no responden a la labor propia de completar un listado de especies. En cuanto a la variación temporal, la relación entre los grupos presentes y los datos micro y mesoclimáticos de Franco (1982) indican un comportamiento estacional variable para las diferentes épocas del año, el cual está regido por la precipitación, y el número de horas de radiación solar diarias; de acuerdo con esto, el mes de febrero es el período en el cual se registran los más bajos valores de precipitación (50 mm.) y el mayor número de horas de radiación solar (125 h/sol), motivo por el cual se puede entender por qué en este período ocurre la mayor aparición de especies de mariposas.

Se identificaron dos tipos de variación: temporal y espacial. La variación temporal en la composición de las especies, propia de una comunidad con un patrón estacional, se rige por factores climáticos, principalmente por los valores de precipitación, % de humedad y horas de radiación solar diarias.

La relación entre los grupos faunísticos presentes y los datos micro y mesoclimáticos de Franco (1982) indican un comportamiento estacional variable para las diferentes épocas del año; el mes de febrero es el período en el cual se registran los más bajos valores de precipitación (50 mm.) y el mayor número de horas de radiación solar (125 h/sol). En el período citado ocurre la mayor aparición de especies de mariposas.

El conjunto de áreas y hábitats actuales del P.N.N. Chingaza mantiene una diversidad de mariposas caracterizada por el predominio de especies pertenecientes a la familia Pieridae y a la subfamilia Satyrinae; la abundancia de estas especies obedece a dos tipos de variación: una espacial y la otra temporal.

Para el análisis de la variación espacial se hace necesario conocer las comunidades vegetales, su interrelación y distribución; estos elementos se reflejan en el grado de alteración de los hábitats. Aunque con poca riqueza en especies, el P.N.N. Chingaza cuenta con mariposas «residentes», las cuales pertenecen a los géneros *Pedaliodes*, *Altopedaliodes*, *Lymanopoda* y *Catasticta*; estas tienen una alta significancia desde el punto de vista de la conservación de hábitats. Este grupo puede modificarse en un grupo más reducido si se alteran en forma drástica los fraylejonaes-pajonaes. La alteración de los más importantes hábitats siguiendo la secuencia sucesional fraylejonal-pajonal —————> pastizal joven —————> pastizal maduro estimula la aparición de otras especies (*Colias*, *Leptophobia*) propias de ecoambientes de menor altitud y denominadas aquí como «colonizadoras».

CONCLUSIONES

El conjunto de áreas y hábitats actuales en el Parque Nacional Natural Chingaza conserva una diversidad de mariposas ropaloceras caracterizadas por el predominio de especies pertenecientes a las familias Nymphalidae y Pieridae.

La riqueza de especies y el tamaño de las poblaciones en el P.N.N. Chingaza, presenta una tendencia general a decrecer a medida que se aumenta la altitud, ya que la distribución altitudinal de la fauna de mariposas está íntimamente relacionada con la estructura de la vegetación y con el efecto que posean los subtipos climáticos en el Parque.

Se reconoció un grupo de mariposas denominadas como «residentes» y otro grupo con especies propias de pisos altitudinales más bajos o «colonizadoras».

En la región estudiada las especies lepidópteras pertenecientes a la subfamilia Satyrinae conservan la mayor diversificación con relación a los otros grupos de mariposas ropaloceras presentes.

Las fluctuaciones en la temperatura media y promedio de horas diarias de radiación solar mensual explican la riqueza y abundancia relativa observada durante la época del muestreo.

La alteración y disturbio de los hábitats naturales de la región estudiada entre los 2800 y los 3300 metros de altitud determina:

1. La aparición de un conjunto de especies que modifica la composición original de la fauna lepidóptera. Dichas especies típicas de áreas más bajas (Pieridae) se asocian a los componentes de la vegetación sucesional en sus primeros estados.

2. El aumento poblacional de especies que dependen del establecimiento de aquellas comunidades originadas por elementos aislados propios del bosque (chuscales). Se requieren investigaciones que comprueben esta hipótesis.

Además de ser reconocidas por factores ecológicos de distribución, las especies presentes en el P.N.N. Chingaza pueden ser identificadas por patrones de coloración y morfológicos como borde y tamaño alar.

Futuras investigaciones deben orientarse al reconocimiento de patrones de distribución de las especies restantes, con relación a las comunidades vegetales y a la identificación de plantas hospederas y a precisar los efectos indirectos de la acción antrópica (quemadas drásticas, sobrepastoreo, obras civiles).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se desarrolló como contribución del «Programa de Investigaciones para el Desarrollo de la Ecología y la Sistemática en la Universidad Javeriana (Proyecto No 1203-05-013-87)», a través de los convenios Colciencias-Inderena-E.A.A.B.-Universidad Javeriana. Los autores expresan de manera especial sus agradecimientos al Pr. Orlando Vargas, por su colaboración en el trabajo de campo y a la sección de Entomología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, M., 1986, Pronophilina butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia, *Zool. Jour. Linn. Soc* 87:235-320.
- AMAT-G., G. & O. VARGAS, 1991, Artropofauna en Páramos del Parque Nacional Natural Chingaza, *Caldasia* 16 (79):539-550.
- ANDRADE-C., G., 1990, Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia, *Caldasia* 16 (77):197-200.
- ANDRADE-C. M. G. & R. RESTREPO M., 1991, Una nueva especie de *Actinote* (Lepidoptera:Nymphalidae:Acraeinae), para Colombia, *Caldasia* 16 (79): 509 - 512.
- _____, C. AGUDELO.; A. ARREDONDO & A. LOPEZ, 1992, Ciclo de vida y notas sobre la biología de *Actinote melampeplos* (Lepidoptera: Nymphalidae : Acraeinae), para Colombia, *Caldasia* (En prensa).
- APOLINAR MARÍA, 1913, Algunas palabras sobre *Catonephele chromis*, *Bol. Soc. Cienc. Nat. Inst. La Salle*, 2:38-39.
- _____, 1914, Apuntes Entomológicos, *Bol. Soc. Cienc. Nat. Inst. La Salle*, 1:14-17.
- _____, 1914a, Apuntes Entomológicos, *Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle*, 2:43-48.

- _____, 1914b, Apuntes Entomológicos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 3:74-80.
- _____, 1914c, Especies nuevas, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 4:119-122.
- _____, 1915, Especies nuevas, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 6:87-90.
- _____, 1915a, Especies nuevas, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 8:114-117.
- _____, 1915b, Datos para la entomología, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 9:136-139.
- _____, 1915c, Datos para la entomología colombiana, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 10:157-158.
- _____, 1923, Mariposas colombianas Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 71:297-308.
- _____, 1923a, Especies nuevas, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 73:361-366.
- _____, 1924, Mariposas ropalóceras, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 75:50-71.
- _____, 1924a, Mariposas ropalóceras, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 76:96-113.
- _____, 1924b, Mariposas ropalóceras, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 77:145-153.
- _____, 1924c, Mariposas ropalóceras, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 78:176-178.
- _____, 1925, Catálogo sistemático y sinonímico de los Papilios colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 79:1-6.
- _____, 1925a, Catálogo sistemático y sinonímico de los Papilios colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 80:52-62.
- _____, 1925b, Catálogo sistemático y sinonímico de los Papilios colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 81:84.
- _____, 1925c, Catálogo sistemático y sinonímico de los Papilios colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 82:131-140.
- _____, 1925d, Algo sobre Piéridos Colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. (84):15-24.
- _____, 1926, Algo sobre Piéridos Colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. (85):43-54.
- _____, 1926a, Algo sobre Heliconidos Colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 87:122-130.
- _____, 1926b, Algo sobre Heliconidos Colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 88:150-158.
- _____, 1927, Algo sobre Heliconidos Colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 90:42-50.

- _____, 1927a, Nuevos Heliconios colombianos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 92:117-120.
- _____, 1928, Apuntes Lepidopterológicos, Bol. Soc. Cien. Nat. Inst. La Salle, 98:180-183.
- _____, 1940, Miscelánea Entomológica, Catálogo explicativo de las Ropalóceras col. del Museo del Ins. La Salle, Rev. Acad. Col. Cienc. 11:332-336.
- _____, 1940a, Miscelánea Entomológica, Catálogo explicativo de las Ropalóceras colombianas del Museo del Instituto De La Salle, Rev. Acad. Col. Cienc. 12:406-13.
- _____, 1940b, Miscelánea Entomológica, Catálogo explicativo de las Ropalóceras colombianas del Museo del Instituto De La Salle, Rev. Acad. Col. Cienc. 13:61-63.
- _____, 1941, Miscelánea Entomológica, Algo sobre Piéridos colombianos, Rev. Acad. Col. Cienc. 15-16:349-355.
- _____, 1942, Miscelánea Entomológica, Algo sobre Piéridos colombianos, Rev. Acad. Col. Cienc. 17:102-109.
- COSTA LIMA, A., 1950, Insetos do Brasil, Lepidoptera II, Escuela Nal. de Agr. Rio de Janeiro 6(28):289-317.
- CLENCH, H., 1966, Behavioral thermoregulation in butterflies, Ecology 47:1021-1034.
- CHARDON, C., 1951, Apuntaciones sobre el Origen de la Vida en Los Andes, Rev. Ac. Cien. Exac. Fis. y Nat. 8(30):185-196.
- DESCIMON, H., 1986, Origins of Lepidoptera Faunas in the High Tropical Andes, In: VILLEUMIER F. & M. MONASTERIO (Ed.) High Altitud Tropical Biogeography, 649 pp.
- FRANCO, P., 1982, Estudios Fitoecológicos en el Parque Nacional Natural Chingaza, Tesis, Depto. Biología, U. Nacional, Bogotá, 71 p. (Inédita).
- HOVANITZ, W., Comparisons of some Andean butterfly faunas, Caldasia 3(13)301-306.
- MANI, M., 1968, Introduction to high altitude Entomology, Methven & Co. Ltda. London, 302 p.
- SALAZAR, J., 1989, Estudio preliminar sobre el registro de especies del género Prepona Boisduval, 1836. (Lepidoptera: Nymphalidae) en Colombia, Shilap Rev. Lepid. 17 (68):381-387.
- _____, 1991, Algunos papilionidos miméticos de Colombia (Lepidoptera: Papilionidae), Shilap Rev. Lepid. 19 (74):93-110.
- _____, 1991a, I. Contribución al conocimiento de los Morphinae colombianos, Localización de una población de Morpho hecuba wernerii Hopp, 1921 en Colombia. (Lepidoptera: Nymphalidae: Morphinae), Shilap Rev. Lepid. 19(75):205-209.
- _____, 1991b, Estudio preliminar sobre el registro de especies y subespecies pertenecientes a las subfamilias Zaretidinae y Anaeinae

- (sensu Rydon, 1971) en Colombia (Parte I), (Lepidoptera: Charaxidae), *Shilap Rev. Lepid.* 19(75):217-228.
- _____, 1992, II. Contribución al conocimiento de los Morphinae colombianos, Localización de una población de *Morpho rhodopteron* (Godman & Salvin, 1880) en Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Morphinae), *Shilap Rev. Lepid.* 20(78):167-171.
- SEITZ, A., 1924, *Die gross schmetterlinge der erde*, Alfred Kerner Verlag Stuttgart, 16 vol.
- SOMME, L., 1986, Tolerance to low temperatures and desiccation in insects from andean paramos, *Artic and Alpine Research*, 18(3):253-257.
- TAKAJASHI, M., 1973, A list of the genera *Mechaniitis* and *Melinae* (Danainae, Ithomiidae) collected in the Santa Marta mountains and its vicinity, Colombia, South America, *Trans. Lep. Soc. Jap.* 23(2):43-45.
- _____, 1973a, A list of the genus *Eurema* (Pieridae). Collected in the Santa Marta Mountains and its vicinity, Colombia, South America, *Trans. Lep. Soc. Jap.* 23(3-4):86-90.
- _____, 1974, The list of the subfamily Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) Collected in the Santa Marta Mountains and vicinity, Colombia, South America, *Trans. Lep. Soc. Jap.* 25(1):14-25.
- _____, 1976, Notes on the tribe Pronophilini (Lepidoptera: Satyridae) from the S.N. Sta. Marta, Colombia, South America (I). *Trans. Lep. Soc. Jap.* 27(3):107-110.
- _____, 1977, The list of the subfamily Heliconiinae, collected in the Colombia and the adjacent area, South America, *Trans. Lep. Soc. Jap.* 28(1):9-24.
- _____, 1978, The list of the subfamily Itthomiinae, collected during the expedition «La expedición Japonesa a las zonas Amazónicas», *Trans. Lep. Soc. Jap.* 29(3):139-48.
- _____, 1981, A list of the butterflies of Haeterinae and Biinae, collected by two Japanese Expeditions in Colombia and Perú, South America, *Trans. Lep. Soc. Jap.* 32(1-2):108-116.
- VARGAS, O., & D. RIVERA, 1991, Comunidades Vegetales del Parque Nacional Natural Chingaza: Sector I, Cuad. Divulg. (23), Universidad Javeriana, Bogotá, 74 p.
- WELLS, S. R. PYLE & N. COLLINS, 1983, The IUCN invertebrate red data book IUCN, 6 land, Switzerland, 632 p.

Capítulo VIII ABEJAS SIN AGUIJÓN (HYMENOPTERA: MELIPONINI) DE COLOMBIA

GUIOMAR NATES PARRA
Prof. Asociada. Departamento de Biología,
A.A. 14490, Fax 225192
Universidad Nacional de Colombia, Santañe de Bogotá.

RESUMEN

EL PRESENTE trabajo es una revisión sobre el estado del conocimiento de las abejas sin aguijón (Meliponini), con énfasis en las especies colombianas. Se presentan claves para doce géneros y doce subgéneros, con comentarios sobre hábitos de nidificación, distribución y otras características para cada uno de estos grupos. Se destacan catorce nuevos registros y dos posibles endemismos. Se presenta un listado de 99 especies colombianas con sus respectivos nombres vulgares. A nivel comparativo se hace una revisión sobre hábitos de nidificación, proceso de oviposición, ciclo de desarrollo, comportamiento defensivo, hábitos de pecoreo, utilización y explotación de los meliponinos. Se destaca la importancia de profundizar más en el conocimiento de las especies colombianas y la necesidad de protegerlas para evitar su desaparición.

Palabras claves: Meliponini, abejas sin aguijón, comportamiento, nidificación, pecoreo, distribución, comunicación, Colombia.

ABSTRACT

This is a revisional work about the knowledge of stingless bees (Meliponini), especially about colombian species. A key is given for 12 genera and 12 subgenera with comments about some features of their colonial nest, distribution and some other characteristics for these groups. 14 new records for Colombia, two endemic species and 99 species of stingless bees with the common names are given. Nest sites, oviposition process, development cycle, defensive behavior and foraging and some comments about honey production and how protect its.

Key words: Meliponini, stingless bees, behavior, nest, foraging, distribution, communication, Colombia.

INTRODUCCIÓN

En el mundo hay mucho más de 20000 especies de abejas que exhiben diversidad de tamaños, hábitos de nidificación, comportamiento y niveles de sociabilidad: las hay desde solitarias, que semejan avispas, hasta completamente sociales, con enormes familias constituidas por una reina, miles de obreras y algunos machos; abejas desde 2 mm. ($\pm 1,8$ mm.) hasta aquellos gigantes que perfectamente alcanzan los 39 mm. (Michener, comunicación personal); abejas que hacen nidos subterráneos, ocultos a todas las miradas, hasta aquellas que los hacen muy altos en ramas de árboles, completamente expuestos; abejas supremamente mansas hasta otras terriblemente agresivas; abejas que poseen aguijón hasta otras que lo tienen reducido o definitivamente no lo presentan.

De todos estos grupos, las abejas sin aguijón son las que nos han llamado poderosamente la atención, debido a sus múltiples peculiaridades. Son insectos que hasta hace algún tiempo pasaban absolutamente desapercibidos y aún hoy en día hay mucha gente que se sorprende al saber que puedan existir

abejas que no pican por que no tienen aguijón y que además producen miel.

El interés por las abejas sin aguijón en nuestro medio ha sido poco, a pesar del gran número de especies registradas. El estudio de la sistemática, origen y distribución de los meliponinos se ha vuelto un motivo permanente de discrepancia entre los investigadores. Para la mayoría de las especies es muy poca la información que se tiene sobre aspectos tales como proceso de oviposición, ciclo de metamorfosis, comportamiento defensivo, hábitos de pecoreo e importancia económica.

La presente revisión se propone exponer los aspectos más relevantes de los temas antes mencionados, la necesaria comparación con *Apis mellifera* y el conocimiento directo logrado a través de investigaciones generadas en el Laboratorio de Abejas (Departamento de Biología, Universidad Nacional) sobre abejas sin aguijón de Colombia. Además se recopila información bibliográfica sobre trabajos hechos en otros países, que nos han permitido tener un conocimiento más amplio acerca de estos pequeños e inquietantes insectos

GENERALIDADES

De acuerdo con trabajos recientes sobre clasificación y filogenia de abejas (ROIG-ALSINA y Michener, 1993) la familia Apidae, está dividida en tres subfamilias: **Apinae**, **Nomadinae** y **Xylocopinae**. A la primera subfamilia no sólo pertenecen las abejas comúnmente utilizadas en la industria apícola agrupadas en el único género *Apis* (Apini), sino que también hacen parte las abejas nativas sin aguijón (Meliponini), los abejorros del género *Bombus* (Bombini), las abejas de la tribu Euglossini, exclusivamente Neotropicales y conocidas como «abejas de las orquídeas» ya que los machos son sus polinizadores (Michener, 1990), y otras abejas tanto solitarias como parásitas, que anteriormente hacían parte de la familia Anthophoridae

A la tribu **Meliponini** pertenecen todas aquellas «Abejas sin aguijón» encontradas en las áreas tropicales y subtropicales del mundo (Roubik, 1989) y conocidas en Colombia con un gran número de nombres vulgares (Tabla 1). Junto con las abejas de miel (*Apis mellifera* Linne) son las únicas que poseen comportamiento altamente social. Existen varios cientos de especies, pero su número real es difícil de establecer debido a la abundancia de especies crípticas (Michener, 1990) y razas geográficas, las cuales muchas veces difieren entre sí en caracteres muy superficiales. Los Meliponinos se distinguen fácilmente de otras abejas por poseer aguijón y estructuras asociadas muy reducidas, alas con venación débil, ojos desnudos (excepto el género **Trichotrigona** encontrado por Camargo y Moure en 1982) y *Penicillum*, una estructura típica en estas abejas y que consiste en un haz de largos pelos localizado en el margen apical interno de la tibia posterior (Wille, 1983a).

Tabla 1
LISTADO DE LAS ESPECIES DE ABEJAS SIN AGUIJÓN
PRESENTES EN COLOMBIA

Nombre científico	Nombre vulgar
<i>Duckeola ghilliani</i>	s.i.
<i>Plebeia franki</i>	abeja mosco
<i>Plebeia minima</i>	s.i.
<i>Plebeia frontalis</i>	s.i.
<i>Plebeia intermedia</i>	s.i.
<i>Scaura longula longula</i>	s.i.
<i>Scaura latitarsis</i>	s.i.
<i>Nogueirapis mirandula</i>	s.i.
<i>Trigonisca sp.</i>	s.i.
<i>Oxytrigona tataira mediorufa</i>	candela
<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	candela, miona
<i>Oxytrigona mulfordi</i>	s.i.
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	s.i.
<i>Frieseomelitta nigra paupera</i>	s.i.
<i>Frieseomelitta varia</i>	s.i.
<i>Cephalotrigona capitata</i>	currunchos, guare negra
<i>Paratrigona anduzei</i>	ruminas, currunchos, minuyes

Tabla 1 Continuación

Nombre científico	Nombre vulgar
<i>Paratrigona impuctata</i>	s.i.
<i>Paratrigona isopterophila</i>	s.i.
<i>Paratrigona lineata nuda</i>	s.i.
<i>Paratrigona opaca</i>	mierd'eporro
<i>Paratrigona ornaticeps</i>	s.i.
<i>Paratrigona peltata</i>	s.i.
<i>Partamona cf. aequatoriana</i>	s.i.
<i>Partamona peckolti</i>	currunchos, tierreras, perrera, minaches, culoemula
<i>Partamona peckolti musarum</i>	s.i.
<i>Partamona pekolti pekolti</i>	s.i.
<i>Partamona zonata zonata</i>	s.i.
<i>Scaptotrigona gr. polysticta</i>	s.i.
<i>Scaptotrigona limae</i>	angelita, tacayá, vinagrillo
<i>Scaptotrigona ochotricha</i>	s.i.
<i>Scaptotrigona pectoralis panamensis</i>	s.i.
<i>Scaptotrigona postica</i>	s.i.
<i>Scaptotrigona xanthotricha</i>	s.i.
<i>Geotrigona sp.</i>	s.i.
<i>Ptilotrigona lurida</i>	s.i.
<i>Ptilotrigona lurida occidentalis</i>	canturrona
<i>Tetragona clavipes</i>	s.i.
<i>Tetragona dorsalis</i>	s.i.
<i>Tetragona perangulata</i>	paté
<i>Tetragona goettei</i>	s.i.
<i>Tetragona handlirschil</i>	s.i.
<i>Tetragonisca angustula</i>	virginita, angelita, rubita, viergencita chatona, chicora, abejona
<i>Trigona amalthea</i>	
<i>Trigona amazonensis</i>	s. i.
<i>Trigona branneri</i>	s. i.
<i>Trigona cilipes</i>	angelita
<i>Trigona compressa</i>	s.i.
<i>Trigona corvina</i>	s.i.
<i>Trigona crassipes</i>	s.i.
<i>Trigona chanchamayoensis</i>	s.i.
<i>Trigona dallatoreana</i>	s.i.
<i>Trigona dimidiata venezuelana</i>	s.i.
<i>Trigona ferricauda</i>	s.i.

Tabla 1 Continuación

Nombre científico	Nombre vulgar
<i>Trigona fulviventris fulviventris</i>	guariguá, venada
<i>Trigona fulviventris guianae</i>	s.i.
<i>Trigona fuscipennis</i>	currunchos, enreda, cortacabello
<i>Trigona hyalinata amazonensis</i>	s.i.
<i>Trigona hyalinata hyalinata</i>	conga
<i>Trigona hypogea</i>	s.i.
<i>Trigona necrophaga</i> n.	sp.
<i>Trigona recursa</i>	s.i.
<i>Trigona nigerrima</i>	s.i.
<i>Trigona pallens</i>	s.i.
<i>Trigona spinipes</i>	s.i.
<i>Trigona truculenta</i>	s.i.
<i>Trigona williana</i>	s.i.
<i>Nannotrigona mellaria</i>	angelita
<i>Nannotrigona melanocera</i>	s.i.
<i>Nannotrigona testaceiconis perilampoides</i>	s.i.
<i>Nannotrigona schultzei</i>	s.i.
<i>Lestrimelitta limae</i>	s.i.
<i>Melipona anthidioides</i>	s.i.
<i>Melipona captiosa</i>	s.i.
<i>Melipona compressipes compressipes</i>	s.i.
<i>Melipona compressipes interrupta</i>	guare
<i>Melipona compressipes oblitescens</i>	s.i.
<i>Melipona compressipes salti</i>	s.i.
<i>Melipona crinita</i>	s.i.
<i>Melipona eburnea eburnea</i>	s.i.
<i>Melipona fasciata cramptoni</i>	s.i.
<i>Melipona fasciata indecisa</i>	abejón cenizo
<i>Melipona fasciata melanopleura</i>	s.i.
<i>Melipona fasciata ssp.</i>	s.i.
<i>Melipona fasciata paraensis</i>	s.i.
<i>Melipona favosa favosa</i>	rabipintada
<i>Melipona favosa orbigny</i>	rabipintada
<i>Melipona fuliginosa</i>	currunchos grandes
<i>Melipona fulva</i>	s.i.
<i>Melipona grandis</i>	s.i.
<i>Melipona grupo fasciata</i>	alá, guanotas, real
<i>Melipona merrillae</i>	s.i.
<i>Melipona nebulosa</i>	s.i.
<i>Melipona nigrescens</i>	s.i.

Tabla 1 Continuación

Nombre científico	Nombre vulgar
<i>Melipona puncticolis puncticolis</i>	s.i.
<i>Melipona rufiventris</i>	s.i.
<i>Melipona rufescens</i>	s.i.
<i>Melipona seminigra</i>	s.i.

s.i.= sin información

Tabla 2
VARIACIÓN DEL NÚMERO DE GÉNEROS Y SUBGÉNEROS EN
LA CLASIFICACIÓN DE LAS ABEJAS SIN AGUIJÓN

Autor	Año	Género	Subgénero
Illiger	(1806)	1	0
Jurine	(1807)	1	0
Latreille	(1809)	2	0
Lamarck	(1817)	1	0
Lepeletier	(1825)	3	0
Lepeletier	(1836)	1	3
Smith	(1863)	2	0
Ducke	(1902)	1	2
Friese	(1903)	2	2
Cockerell	(1934)	2	7
Schwarz	(1948)	3	18
Moure	(1951)	16	20
Moure	(1961)	32	26
Wille	(1979)	8	15
Camargo y Moure	(1983)	33	26
Michener	(1990)	21	11

Tabla tomada de Wille, 1979, con modificaciones.

SISTEMÁTICA

La clasificación de las abejas ha dado origen a muy diversas opiniones, especialmente en cuanto a número de géneros y subgéneros se refiere. Los meliponinos son un grupo que

exhibe gran diversidad, por lo que, a través de muchos años se les han asignado diferentes categorías taxonómicas. Así, el número de géneros y subgéneros ha variado con el tiempo, según diversos autores (Tabla 2). Mientras algunos autores tienden a atomizar estas categorías creando nuevos géneros y subgéneros (Moure, 1951, 1961), otros prefieren agruparlas reduciendo el número de grupos supraespecíficos (Schwarz, 1948; Wille, 1979 ; Michener, 1990).

Hasta 1992, las abejas sin aguijón se agrupaban dentro de la subfamilia Meliponinae dividida en dos tribus: Meliponini y Trigonini (Moure, 1951; Sakagami, 1982; Wille, 1979). La tribu Meliponini abarcaba las especies del género neotropical, **Melipona**, con aproximadamente 40 especies, mientras que Trigonini, reunía gran cantidad de especies, incluidas en aproximadamente 50 grupos supraespecíficos (Roubik, 1992). Recientemente, Michener (1990) revisó la clasificación de los Meliponini y basado en el análisis del gonostilo, aguijón y palpos labiales de las obreras, así como de la genitalia de los machos, reconsideró los géneros propuestos por Moure en 1971. Este último autor propuso 27 taxa supraespecíficos (géneros y subgéneros) para los meliponinos del Nuevo Mundo, pero según el análisis realizado por Michener, muchos de los géneros establecidos por Moure se basan en caracteres externos de las obreras, tan similares entre sí, que no justifican su elevación a nivel de género. Así, Michener (1990) reconoce 21 géneros a saber: *Cleptotrigona*, *Hypotrigona*, *Austroplebeia*, *Pariotrigona*, *Lisotrigona*, *Trigonisca*, *Liotrigona*, *Plebeia*, *Trichotrigona*, *Dactylurina*, *Oxytrigona*, *Cephalotrigona*, *Trigona*, *Lestrimelitta*, *Melipona*, *Nannotrigona*, *Scaptotrigona*, *Paratrigona*, *Partamona*, *Meliponula* y *Plebeia*. A esto hay que adicionar los géneros *Camargoia*, descrito del Amazonas brasileiro y que se asemeja a *Ptilotrigona* (*Tetragona*) en la longitud de sus alas y a *Geotrigona* en la arquitectura subterránea de sus nidos (Moure, 1989) y *Sakagamilla*, encontrado en Rondonia (Brasil), también propuesto y publicado por Moure (1989). Michener divide a *Plebeia* en los subgéneros *Scaura*, *Schwarziana*, *Plebeia s.str.* y *Nogueirapis*, mientras que *Trigona* abarca los subgéneros *Trigona s.str.* *Geotrigona*, *Tetragonisca*, *Duckeola*, *Frieseomelitta* y *Tetragona*. (Tabla 3).

Tabla 3
GÉNEROS Y SUBGÉNEROS DE MELIPONINI
(MICHENER, 1990, CON MODIFICACIONES)

Género	Subgénero	Distribución
<i>Cleptotrigona</i>		África
<i>Hypotrigona</i>		África
<i>Austroplebeia</i>		Australia
<i>Pariotrigona</i>		S. E. Asia
<i>Lisotrigona</i>		S. E. Asia
<i>Liotrigona</i>		África
<i>Dactylurina</i>		África
<i>Meliponula</i>		África
<i>Plebeia</i>		África
<i>Trigonisca</i>		América
<i>Plebeia</i>	<i>Plebeia</i>	América
	<i>Scaura</i>	América
	<i>Schwarziana</i>	América
	<i>Nogueirapis</i>	América
<i>Trigona</i>	<i>Trigona</i>	América
	<i>Geotrigona</i>	América
	<i>Tetragonisca</i>	América
	<i>Duckeola</i>	América
	<i>Frieseomelitta</i>	América
	<i>Tetragona</i>	América
<i>Sakagamilla</i>		Sur América
<i>Camargoia</i>		Sur América
<i>Trichotrigona</i>		Sur América
<i>Oxytrigona</i>		América
<i>Cephalotrigona</i>		América
<i>Nannotrigona</i>		Centro y Sur América
<i>Scaptotrigona</i>		América
<i>Paratrigona</i>		América
<i>Partamona</i>		América
<i>Melipona</i>		Centro y Sur América
<i>Lestrimelitta</i>		América

Actualmente, y a raíz del trabajo de Roig-Alsina y Michener (1993) sobre filogenia y clasificación de las abejas de lengua

larga, se propone una nueva reorganización supraespecífica donde solamente se reconocen dos familias de abejas de lengua larga: **Megachilidae** y **Apidae**. **Apinae** es una subfamilia de **Apidae** con once tribus dentro de las cuales **Meliponini** agrupa a todas las abejas sin aguijón.

Melipona, es un género muy especializado que no se encuentra en África; es propio del continente americano y presenta diferencias muy claras con el resto de los géneros de la tribu Trigonini. Las especies de Trigonini, excepto *Melipona*, siempre han sido difíciles de identificar, pero a medida que se realicen estudios más profundos y detallados se logrará aclarar la situación taxonómica del grupo.

Recientemente se han publicado algunos importantes trabajos de revisión que, justamente, contribuyen a profundizar más en estos aspectos (Cunha, 1991; Ayala, 1992; Camargo y Menezes, 1992).

El número de especies de abejas sin aguijón ha aumentado desde el registro hecho por Sakagami en 1982, en el que habla de 163 especies. En el trabajo de Michener (1990) fácilmente se contabilizan unas 242 especies, aunque el número exacto es difícil de establecer ya que abundan las especies crípticas que se diferencian entre sí por características muy triviales (Michener, 1990); Sommeijer (1993) comenta que su número se puede elevar a 400 especies. Puesto que es tanta la variedad de abejas sin aguijón, es muy posible que todavía se puedan encontrar nuevas especies a medida que se continúen los inventarios y los trabajos en las especies que aún están sin identificar en las colecciones. Queda mucho por conocer no sólo en cuanto a número de especies de meliponinos sino también en la que se refiere a su comportamiento, hábitos de nidificación y alimenticios, pecoreo, y otros aspectos.

CENTRO DE ORIGEN Y DISPERSIÓN

Debido a la gran cantidad de abejas existentes en las áreas Neotropicales, Kerr y Maule (1964) supusieron su origen en

América del Sur. Posteriormente, Wille (1979) postuló que África era su centro de origen, a pesar de que en la actualidad el número de especies encontradas allí no pase de 35. Las razones que este autor esgrime son bastante convincentes: 1. El hallazgo de un fósil europeo (*Trigona eocenica*), descrito por Kelner -Pillault en 1970, en Ambar del Báltico del Eoceno Superior demuestra que los Meliponinos no estuvieron restringidos a América en ese período. 2. El hecho de que en África se encuentren los meliponinos que tienen caracteres muy primitivos, como por ejemplo aguijón mejor desarrollado que en los grupos americanos y presencia de gonostilo achatado, características éstas exclusivas de los géneros africanos. 3. La aceptación general de la hipótesis sobre deriva continental hace que se dificulte creer que los meliponinos se originaron en Suramérica, ya que después de la separación de África, Suramérica quedó completamente aislada, hasta el Plioceno, cuando surgió el puente de comunicación con América del Norte.

Evidencias geológicas y biogeográficas indican que el origen de las abejas ocurrió en el Cretáceo medio, por lo menos hace 120 millones de años (Roubik, 1989). Esta conclusión es sustentada por el hallazgo de un fósil norteamericano, *Trigona prisca*, proveniente de Ambar de New Jersey, de hace aproximadamente 80 millones de años (Michener y Grimaldi, 1988). El hallazgo de *Trigona eocenica* y de *Trigona prisca* muestra que la antigua distribución de grupo incluía lo que hoy son zonas templadas (Sakagami, 1978; Michener y Grimaldi, 1988).

Es posible que durante el Terciario Superior, el número de especies de abejas sin aguijón fuese más elevado, pero se redujo cuando los desiertos de Kalahari y Sahara cubrieron buena parte del continente africano. Los meliponinos encontraron en Centro y Suramérica condiciones ambientales propicias para su especiación; ante la gran variedad de ambientes las abejas se adaptaron a los diferentes nichos ecológicos y es así como actualmente existe una gran diversidad de especies y el más alto grado de especiación del grupo representado por el género *Melipona* (Wille, 1983).

El grupo, en general, es netamente tropical; son muy raros los casos de abejas sin aguijón que se encuentren fuera de áreas sub-tropicales (Sakagami, 1982). Teniendo en cuenta que los meliponinos se originaron y dispersaron aparentemente desde África, la existencia de abejas sin aguijón en Europa en el Terciario Temprano, indicaría que los meliponinos migraron primero al Norte, posiblemente durante el Eoceno, cuando los climas húmedos tropicales estaban más definidos. Puesto que Europa todavía estaba en comunicación con Norteamérica, éstas abejas probablemente migraron hacia este continente y posteriormente a Suramérica.

Los meliponinos son un buen ejemplo de un grupo de abejas que tuvo la oportunidad de dispersarse con la deriva continental. Todas las evidencias indican que hacia el Cretáceo superior, cuando todavía existía la conexión entre Suramérica, África y Australia, estaban ampliamente distribuidas (Roubik, 1989). Esto se comprueba cuando se observa que los géneros africanos de abejas y algunos grupos de abejas sin aguijón de otros continentes (Australia) parecen exhibir una evolución paralela. Por ejemplo, la semejanza entre *Dactylurina* (africana) y *Tetragona* (Neotropical y Oriental) es el resultado de un paralelismo. El mismo fenómeno se presenta entre dos géneros de abejas cleptobióticas: *Lestrimelitta* (Neotropical) y *Cleptotrigona* (Africana). Entre *Melipona* (Neotropical) y *Meliponula* (Africana) también se presentan algunas semejanzas debidas a evolución paralela. (Wille, 1979). Abejas sin aguijón semejantes a *Plebeia* se encuentran en África pero no en el sureste asiático, originalmente parte de Laurasia. Roubik (1989) interpreta esto como indicación de que el ancestro de las abejas fuera de Gondwana.

Podemos considerar a las abejas sin aguijón agrupadas dentro de cuatro categorías, según su nivel de especialización: **Muy especializadas** como es el caso de *Melipona*; **especializadas** (*Trigona* y *Lestrimelitta* y *Dactylurina*); **primitivas** (algunos subgéneros de *Trigona* como, *Hypotrigona*, *Plebeia* y *Nogueirapis*) y **muy primitivas** (*Axestotrigona* y *Meliplebeia*); Así, en Suramérica encontramos las abejas especializadas y muy

especializadas, mientras que en África se encuentran abejas muy primitivas, primitivas y especializadas (Wille, 1979).

GÉNEROS Y SUBGÉNEROS DE MELIPONINI PRESENTES EN COLOMBIA

En Colombia hay once géneros y once subgéneros con aproximadamente 99 especies identificadas hasta ahora (Tabla 4), conocidas por nombres tales como angelitas, perreras, candela, guare, y otros que varían según la región del país (Nates-Parra, 1983; Parra, 1984; Nates-Parra, 1990). Se han encontrado desde el nivel del mar hasta los 3400 m de altura; se nota su preferencia por los bosques secos y húmedos tropicales y por bosques muy húmedos premontanos (Nates-Parra, 1985).

En general el estudio de las abejas de Colombia se limita a registros hechos por investigadores foráneos. Es curioso observar que en los catálogos de abejas, escritos por autores extranjeros, Colombia se menciona muy pocas veces, lo cual da la impresión de que no existiera la diversidad de abejas que realmente hay. Es por eso que, como producto de colecciones intensivas en el país, hemos encontrado que el 41% de las especies de meliponinos registrados para el neotrópico los tenemos aquí; además, han surgido 18 registros nuevos (*Duckeola ghilianii* Spinola, 1853, *Frieseomelitta nigra paupera* Provancher, 1888, *Melipona captiosa* Moure, 1962, *M. compressipes compressipes* Fabricius, 1904, *M. compressipes oblitescens* Cockerell, 1919, *M. fasciata indecisa* Cockerell, 1919, *M. f. cramptoni* Cockerell, 1920, *M. f. paraensis* Ducke, 1916, *M. merillae* Cockerell, 1919, *M. nebulosa* Camargo, *M. punctticollis punctticollis* Friese, 1902, *M. rufescens* Friese, 1900, *M. rufiventris* Lepageletier, 1836, *Oxytrigona mellicolor* Packard, 1869, *Plebeia franki* Friese, 1900, *Scaura longula longula* Lepageletier, 1836, *Trigona ferricauda* Cockerell, 1798, *Trigona hyalinata* Lepageletier, 1836) y es posible que, según rango de distribución geográfica, se encuentren unas ocho o diez especies más. También hemos encontrado especies endémicas: *Melipona compressipes salti* Schwarz, 1932 (Tipo del

Norte de Colombia) encontrada en las regiones Andina y Orinoquía y *M. nigrescens* Friese, 1906 (Tipo de Popayán, COL.) encontrada en regiones Andina, Pacífica y Orinoquía, en alturas superiores a los 2600m. Por otro lado, hay especies sin identificar que podrían corresponder a especies nuevas; es probable que para Colombia su número pase de 100.

El conocimiento de las abejas colombianas sin aguijón se ha ido incrementando, además de las citaciones ya hechas, gracias a los aportes de Vergara & Villa (1981), Vergara & Pinto (1981), Moreno y Devia (1982), Ortiz y Arango (1985), Vergara, Villa y Nates-Parra, (1987), Nates-Parra, Villa y Vergara (1989), Nates-Parra y Roubik (1990) y Parra (1991).

CLAVE PARA GÉNEROS Y SUBGÉNEROS DE MELIPONINI (MICHENER, 1990; NATES-PARRA, 1990)

1a. Vena cubital transversa, y segunda recurrente débiles comparadas con otras venas, generalmente ausentes; celda marginal abierta o cerrada por una vena muy débil. Estigma de tamaño moderado a grande extendido dentro de la base de la vena r. Tibia posterior sin espinas tibiales, pero con penicillum. Aguijón reducido, no retráctil. Algunas especies muy pequeñas *Meliponini* 2

1b. Venas bien desarrolladas, conspicuas; celda marginal cerrada por una vena muy fuerte. Espinas tibiales presentes (excepto en *Apis*). Sin penicillum. Aguijón bien desarrollado. Tamaño variado OTROS APIDAE

2a. Primer segmento flagelar de las hembras casi tan largo como el segundo y tercero juntos; en los machos, ligeramente más corto que el segundo. Tibia posterior de las obreras sin corbícula brillante rodeada de pelos. Abejas finas *Lestrimelitta*

2b. Primer segmento flagelar de las hembras más corto (generalmente mucho más corto) que el segundo y tercero juntos; en los machos por los menos dos veces la longitud del segundo. Tibia posterior de las obreras deprimida apicalmente, brillante, formando una corbícula bordeada de cerdas 3

**Tabla 4
NÚMERO DE ESPECIES Y SUBESPECIES DE MELIPONINAE COLOMBIANOS**

Género/ Subgénero	Número especies para Colombia (éste trabajo)	Rango de distribución (Nuevo Mundo) (Michener, 1990)	No. total de especies (Nuevo Mundo) Michener (1990)
<i>Melipona</i>	26	México-Argentina	40
<i>Plebeia</i>	4	México-Argentina	30
<i>Plebeia</i> s.str.	0	Brasil-Paraguay-Argentina	1
<i>Schwarziana</i>	2	Costa Rica-Bolivia	3
<i>Nogueirapis</i>	2	Sur México-Brasil	4
<i>Scaura</i>	5	México-Brasil-Perú	16
<i>Partamona</i>	7	México-Argentina	12
<i>Paratrigona</i>	4	México-Brasil-Paraguay	9
<i>Nannotrigona</i>	6	México-Argentina	24
<i>Scaptotrigona</i>	1	México-Argentina	10
<i>Lestrimelitta</i>	4	México-Bolivia-S.Brasil	8
<i>Oxytrigona</i>	1	México-Argentina	3
<i>Cephalotrigona</i>	1	México-Argentina	3-4
<i>Trigona</i>	1	México-Argentina	4
<i>Geotrigona</i>	1	México-Argentina	13
<i>Tetragonisca</i>	5	México-Brasil	2
<i>Tetragona</i>	2	Brasil	10
<i>Pilotrigona</i>	2	México-Brasil	2
<i>Frieseomelitta</i>	2	Brasil	2
<i>Duckeola</i>	1	México-Argentina	30
<i>Trigona</i> s.st.	24	México-Panamá	17
<i>Trigonisca</i>	1		
Total	99		242

- 3a. Estigma muy ancho, su margen dentro de la celda marginal distintamente convexo; Alas que exceden considerablemente el metasoma 4
- 3b. Estigma delgado, su margen dentro de la celda marginal recto o cóncavo ; alas que no sobrepasan o sobrepasan ligeramente la longitud del cuerpo. Aspecto robusto
..... **Melipona**
- 4a. Abejas aproximadamente 2.5 mm; de largas; cabeza y tórax alargados y densamente esculpturizados, negras o marrón, con marcas pálidas, con pelos erectos únicamente sobre el vértice y escutelo. Celda marginal ampliamente abierta hacia el ápice y ensanchada en la base **Trigonisca**
- 4b. Abejas de 3 mm. o más de longitud. Cabeza y tórax variables, muchas especies pequeñas con marcas pálidas; Celda marginal casi siempre escasamente abierta, algunas veces cerrada..... 5
- 5a. Cabeza (excepto la parte inferior de la fase, algunas veces) y tórax pulido y brillante, algunas veces punturado con espacios brillantes entre los puntos o con pelos que hacen la superficie mate 6
- 5b. Tórax y generalmente la cabeza con superficie mate, esculpturada (punturada, granular, aterciopelada o con huecos) 9
- 6a. Margen posterior de la tibia posterior con pelos plumosos además de simples **Trigona**
- 6b. Margen posterior de la tibia posterior únicamente con pelos simples. 7
- 7a. Face corta y ancha; clipeo pequeño, más largo que ancho y bien separado de los ojos, aterciopelado a punturado. Espacio malar casi dos veces tan largo como el ancho del flagelo
..... **Oxytrigona**
- 7b. Face de forma normal; clipeo grande, más ancho que largo y muy cercano al ojo y casi pulido. Espacio malar menos que dos veces el ancho del flagelo 8
- 8a. Tibia posterior muy ensanchada; la mitad casi tan larga como ancha, concavidad de la superficie externa que se

extiende casi hasta la base, margen anterior casi tan convexo como el margen posterior; escutelo relativamente corto, sin sobrepasar el metanoto **Partamona**

8b. Tibia posterior mucho menos ensanchada, concavidad que no se aproxima a la base, margen anterior no, o escasamente convexo; escutelo bastante proyectado, sobrepasando claramente el metanoto **Plebeia**

9a. Margen apical de la mandíbula con un diente grande en el borde superior, o si no, edentadas; parte inferior de la fase toscamente punturada, pero brillante, en contraste con la parte superior de la cabeza que es mate y granular.....
..... **Cephalotrigona**

9b. Margen apical de la mandíbula con, por lo menos dos dientes pequeños en el borde superior; esculpturación de la cabeza no como el caso anterior 10

10a. Margen apical de la mandíbula con dos dientes pequeños en el borde superior, o si no, edentadas; margen anterior del escutelo con una incisión pequeña, brillante en la parte media, en forma de V o de U 11

10b. Margen apical de la mandíbula, más o menos claramente cuadridentado, aunque a veces es confuso por la intervención de septa. Margen anterior del escutelo sin incisión **Paratrigona**

11a. Margen posterior del escutelo sobresaliente fuertemente del propodeo, con emarginación mediana. Tórax toscamente punturado **Nannotrigona**

11b. Margen posterior del escutelo sin sobresalir por encima del propodeo, redondeado, sin emarginaciones mediales. Tórax aterciopelado a finamente punturado..... **Scaptotrigona**

CLAVE PARA LOS SUBGÉNEROS DE PLEBEIA

- 1a. Basitarsos posteriores engrosados, tan anchos o más anchos que la tibia. Face sin diseños amarillos **Scaura**
- 1b. Basitarsos posteriores planos, mucho más delgados que la tibia 2

- 2a. Cuerpo (incluyendo tergos metasomales) mate, finamente punturado; longitud del ala anterior, aproximadamente 6 mm.; esternito 3 del macho con enorme banda curvada, de pelos erectos, ganchudos, entre los cuales hay un área membranosa, concava, con pelos erectos **Schwarziana**
- 2b. Cuerpo, o al menos el metasoma, brillante; longitud del ala anterior, menos de 5 mm. generalmente 4 mm. o menos. Esterno III del macho sin modificaciones 3
- 3a. Superficie interna del margen posterior de la tibia posterior adelgazado y deprimido, brillante, contrastando fuertemente con área cubierta de pelos pequeños, lisos de longitud uniforme (Keirotichia) **Plebeia** s.str
- 3b. Superficie interna del margen posterior de la tibia posterior, brillante, adelgazado, no o escasamente deprimido. **Nogueirapis**

CLAVE PARA LOS SUBGÉNEROS DE TRIGONA

- 1a. Mandíbulas de las obreras con cuatro o cinco dientes a lo largo del margen apical; superficie interna del basitarso posterior de machos y obreras con área basal sedosa
..... **Trigona** s. str.
- 1b. Mandíbulas de las obreras edentadas en su mitad inferior o en los dos tercios del margen distal; en la parte superior del margen con uno o generalmente dos dientes superficie interna del basitarso posterior de machos sin área sedosa; de las hembras variable 2
- 2a. Metasoma corto; aplanado dorsoventralmente y tan ancho como el tórax. Sin diseños amarillos en la cara
..... **Geotrigona**
- 2b. Metasoma generalmente más delgado que el tórax, frecuentemente largo y estrecho. Con diseños amarillos o rojizos en la cara 3
- 3a. Superficie interna del basitarso posterior de las obreras con área sedosa cubierta con setas pequeñas o sin ellas
..... **Tetragonisca**

- 3b. Superficie interna del basitarso posterior de las obreras uniformemente cerdosa, sin área basal sedosa 4
- 4a. Cabeza ancha con el margen posterior del vertex fuertemente elevado; termina en una cresta, con cerdas gruesas; tibias posteriores triangulares, con el ángulo postero-distal, agudo **Duckeola**
- 4b. Cabeza normal; margen posterior del vertex no elevado; ángulo postero-distal de las tibias posteriores redondeado .
..... 5
- 5a. Palpos labiales con setas largas y sinuosas en los dos primeros segmentos **Frieseomelitta**
- 5b. Palpos labiales con setas no más largas que el ancho del palpo y más o menos rectas. Dos dientes mandibulares. Abejas anaranjadas y negras 6
- 6a. Mandíbulas con dos dientes muy grandes. Triángulo del propodeo cubierto con muchos pelos cortos **Ptilotrigona**
- 6b. Mandíbulas con dos dientes grandes. Sin pelos cortos en el propodeo **Tetragona**

GÉNERO *Melipona* ILLIGER

***Melipona illiger*, 1806:157**

Dentro de la tribu Meliponini este género se distingue ampliamente de los demás, no solamente por su morfología, sino también por su comportamiento y sus hábitos de nidificación. Fue bien conocido por los indígenas centro y suramericanos quienes las utilizaban en la producción de cera y miel (Nogueira-Neto, 1970).

El género fue revisado por Schwarz en 1932. En 1950 Moure y Kerr, basados en observaciones de hibridación de subespecies en condiciones naturales, introdujeron modificaciones muy importantes a la clasificación.

Kerr, Pisani y Aily (1967) dividieron el género en dos subgéneros, *Melipona* y *Micheneria*; posteriormente Moure (1975) propuso modificar el nombre de *Micheneria* por el de *Michmelia*, lo cual según Michener (1990) no tiene mucha justificación. Corrientemente se acepta solamente la designación del género.

Las abejas del género *Melipona* construyen sus nidos en troncos de árboles y sus panales son horizontales generalmente rodeados por potes de alimento. Se diferencian de los demás meliponinos porque la entrada del nido generalmente es un agujero hecho de barro, con o sin estrías radiales sobre su superficie externa, o a manera de una trompeta aplanada con sus bordes festoneados (Figura 1). Otra característica que las diferencia de los demás géneros de la subfamilia es la determinación genética de las castas, ya que produce numerosas reinas en celdas que son exactamente iguales a las de las obreras. En los otros géneros, la producción de reinas se hace en poca cantidad y ellas son criadas en celdas especiales, más grandes que las de las obreras ubicadas en la periferia de los panales.

A pesar de que no tienen aguijón, los meliponinos se defienden muy eficientemente. Las abejas del género *Melipona* son especies generalmente mansas, aunque hay algunas como aquellas del grupo *fasciata*, que presentan comportamiento variable. *Melipona fuliginosa* Lepeletier, 1836, el gigante negro de los meliponinos, se ha encontrado atacando colmenas de *Apis mellifera*, aunque no ha habido registros de ataques a seres humanos o animales. Según Roubik (1992), después de cualquier perturbación defienden su nido bravamente. *Melipona interrupta* Guerin, 1844, muerde a quienes perturban sus nidos.

De más de 40 especies registradas para el neotrópico, en Colombia se conocen aproximadamente unas 26, distribuidas desde el nivel del mar hasta los 2800m. (Nates-Parra, 1994) *Melipona nigrescens* Friese, 1900 es hasta ahora la única especie del género que llega a alturas superiores a los 2700m. En las regiones Orinocence, Amazónica y Andina, se encuentra el mayor número de especies (11, 10, 9 respectivamente); y para el Orinoco y la Amazonía se registra el mayor número de



a



b

FIGURA 8.1. Abeja melipona

a. Obrera de *Melipona favosa* a la entrada del nido. Fotografía Esteban Eljaiek.

b. Entrada de un nido de *Melipona gr. fasciata*. Fotografía G. Nates-Parra.

especies exclusivas. Algunas especies como *M. paraensis* Ducke, 1919, *M. cramptoni* Cockerell, 1920, *M. puncticollis* Friese, 1902 y *M. merrillae* Cockerell, 1919 son raras en las colecciones y no se han vuelto a encontrar en viajes recientes a los mismos sitios; esto podría indicar su desaparición debido a destrucción de bosques y por tanto a reducción de sitios de nidificación y fuentes de alimento.

Las especies más comunes son *Melipona eburnea* Friese, 1900 («abeja real»), *M. favosa* Fabricius, 1790 («rabipintada», «cargabarro»), *M. fasciata* Latreille, 1711 («guare», «alá»), *M. interrupta* (guare) y *M. rufiventris* Lepeletier, 1836 entre otras, especies éstas muy utilizadas por los campesinos, colonos e indígenas en la obtención de pequeñas pero importantes cantidades de miel. Desafortunadamente la explotación de estas abejas en el país se hace de una forma muy rústica y aún violenta, causando enorme perjuicio a las colonias saqueadas, lo cual pone en peligro la sobrevivencia de tales especies. *Melipona favosa*, era una especie muy abundante especialmente en la región Caribe. Y aunque todavía es posible encontrar nidos silvestres, su número se ha reducido considerablemente.

GÉNERO *Plebeia* Schwarz, 1938

Se caracteriza por tener el integumento cefálico y torácico muy brillante y con punturación diminuta ya sea esparcida o muy densa. El género está distribuido desde Costa Rica al Brasil (Michener, 1990) y cuenta con 38 especies en el Neotrópico de las cuales se han encontrado nueve en Colombia.

SUBGÉNERO *Plebeia s.str.*

Son abejas pequeñas que nidifican en forma semiexpuesta o bajo cubierta en cavidades naturales o artificiales. Las celdas de cría se encuentran agrupadas formando racimos irregulares y cubiertas por un delgado involucro. Su entrada es un tubo de cera blanda de 1 a 2 cm. de longitud. Son muy tímidas. Para Colombia tenemos registradas cuatro especies; la más común es *P. franki* Friese, 1900 («abeja mosco»).

SUBGÉNERO *Nogueirapis*

Tenemos dos especies encontradas en la región Pacífica del país. *Plebeia (Nogueirapis) mirandula* Cockerell, 1817 y *P. (N.) butteli* Friese, 1900. *P. mirandula* hace nidos subterráneos, ocasionalmente en cavidades de árboles (Roubik, 1992). Esta especie es la más primitiva de la tribu y fue registrada para el país por Wille en 1962.

SUBGÉNERO *Scaura* Schwarz, 1938

Las abejas de este subgénero nidifican en forma cubierta y sus nidos presentan tubo de entrada. *Plebeia (Scaura) latitarsis* nidifica en termiteros localizados en árboles. En el país hemos encontrado dos especies: *P. latitarsis* Friese, 1900 y *P. longula longula* Lepeletier, 1836

GÉNERO *Lestrimelitta* Smith, 1863

Trigona (Lestrimelitta) Smith, 1863

Es el único género americano de meliponinos cleptobióticos o parásitos obligados de otros meliponinos. Las obreras no pecorean sino que van a los nidos de otros meliponinos, especialmente *Plebeia*, *Nannotrigona*, *Tetragonisca* a robar miel y polen de sus nidos, llevando su botín en el papo o estómago de miel. Al igual que en otras especies que son parásitas, las obreras de *Lestrimelitta* no tienen corbícula bien definida y además las setas de sus palpos labiales son cortas y rectas (Michener, 1990). Hacen sus nidos en troncos de árboles y en cavidades disponibles, como tumbas en los cementerios.

Atacan nidos débiles no solamente de otros meliponinos, sino también de *Apis mellifera*. Tienen un sistema muy eficiente de «imitar feromonas» mecanismo éste que les permite entrar a los nidos robados (Roubik, 1989). Sakagami et al. (1993) realizaron un excelente trabajo sobre aspectos etológicos y de historia natural de *Lestrimelitta limao* Smith, 1863.

De las diez especies conocidas para la región neotropical en Colombia encontramos solamente *L. limao*.

GÉNERO *Trigonisca*

Hypotrigona (Trigonisca) Moure, 1950 A: 249

A este género pertenecen las abejas más pequeñas encontradas en el Hemisferio Occidental. En Colombia se las conoce como «abejitas del sudor», ya que son atraídas por los productos de la transpiración y es muy frecuente sentir las recolectando secreciones alrededor de los ojos y sobre la piel.

Existen unas 17 especies, pero en Colombia hasta ahora se ha registrado una de ellas; se sospecha la existencia de cuatro o cinco especies más.

GÉNERO *Partamona* Schwarz, 1939

El género está constituido por varias especies semejantes a *Scaptotrigona* y algunas especies del subgénero *Trigona*. *Partamona* se distingue por poseer marcas amarillas en la cara y especialmente por la conformación particular de la tibia posterior que es muy ensanchada y está ocupada por una enorme corbícula en forma de chuchara. Son abejas marcadamente defensivas, que muerden, se enredan en el pelo y se introducen en los orificios de la cara, de los intrusos. Generalmente hacen sus nidos de tierra, cubiertos o semiexpuestos, en la base de los árboles o en muros de piedra, ladrillo, adobe y madera y en nidos de termitas, vivos, o abandonados. La entrada tiene forma de trompeta y presenta laberintos internos. Externamente tienen la apariencia de un termitero.

Moure (1951, 1953 y 1961) y Camargo (1980) consideran el género *Partamona* dividido en tres subgéneros: *Partamona* (s.str.), *Parapartamona* y *Nogueirapis*. El subgénero *Parapartamona*, que agrupa abejas de alas muy largas y cuya

cutícula es mate y con punturación reducida, ya había sido diferenciado por Schwarz en 1948. Sin embargo Michener (1990), no justifica la separación, ya que ha encontrado otras especies con alas tan largas como *Parapartamona* pero con una estructura cuticular intermedia entre éstas y *Partamona* (s. str.). Según Michener (1990) la inclusión de *Nogueirapis* como subgénero de *Partamona* es un error ya que difiere en la tibia posterior (que no es ensanchada ni en forma de cuchara como en *Partamona*), por su tamaño pequeño, marcas amarillas abundantes, setas largas y sinuosas en los palpos labiales (como en varias especies de *Plebeia*) y en el propodeo brillante y muy peludo (Wille (1964). Hay muchas más semejanzas entre *Nogueirapis* y *Plebeia* que entre *Nogueirapis* y *Partamona*, según se desprende del trabajo de Wille (1959). *Partamona* fue creado por Schwarz en 1938 con el nombre de *Patera* y substituido por el mismo autor, en 1939 por *Partamona*. Es uno de los grupos más complejos de Meliponini. Camargo (1980) reconoce dos grupos infragenéricos: «grupo *testacea*», al cual pertenecen todas las especies amarillas y castañas, compuesto por diez especies y el «grupo *cupira* «con las especies de color negro», compuesto por cinco especies.

El género está ampliamente distribuido desde México hasta el Brasil Central y Perú. En Colombia encontramos, hasta ahora, cinco especies entre las cuales se destacan *P. cupira* Smith, 1932, *P. peckolti* Friese, 1900 y *P. zonata* Smith, 1854. Esta última especie, de distribución altoandina, ha sido encontrada en alturas superiores a los 2600 metros. Los campesinos las conocen como «tierreras», «perreras», «minuyes» y no son muy populares debido a su comportamiento francamente defensivo, por lo cual muchas veces sus nidos son quemados.

GÉNERO *Paratrigona* Schwarz, 1938

Son abejas de tamaño pequeño, con marcas amarillas en la cara y el tórax. Hacen nidos expuestos, algunas veces utilizando nidos abandonados de pájaros, por lo cual se los ve cubiertos con musgos, ramas y hojas de árboles. La entrada es un tubo de cera, algo aplanado. También es común encontrarlas nidificando en hormigueros (*P. opaca* Cockerell, 1917) y

termiteros (*P. isopterophila* Schwarz, 1938). Algunas especies agreden a un observador mordiendo con sus mandíbulas cuadridentadas.

Moure (1951) separa dos especies, de mayor tamaño, dentro del subgénero *Aparatrigona* (*P. impunctata* Ducke, 1916 y *P. isopterophila* Schwarz, 1934). Los dos grupos tienen el mismo número de dientes en las mandíbulas (Schwarz, 1938) pero *Aparatrigona* tiene el primer tergito metasomal sumamente pulido. A pesar de esto Michener (1990) opina que las diferencias no son lo suficientemente marcadas para reconocer un subgénero de solamente dos especies.

Paratrigona se distribuye desde México hasta Argentina y se reconocen unas doce especies. En Colombia hemos encontrado siete de ellas de las cuales las más conocidas son *P. anduzei* Schwarz, 1943 («ruminas, currunchos, minuyes»), *P. opaca* («mierd'eperro») y *P. isopterophila*.

GÉNERO *Nannotrigona* Cockerell, 1922

Son abejas pequeñas, caracterizadas por una punturación muy fuerte en la cabeza y el tórax. Nidifican en cavidades de muros, en tumbas de cementerios y con mucha frecuencia en troncos vivos de guadua. Hacen las entradas como tubos de cera. Son más bien tímidas y huidizas.

El género se encuentra distribuido desde México hasta el sureste del Brasil y Paraguay. Hay reconocidas nueve especies, cuatro de las cuales están presentes en Colombia. Se las conoce comúnmente como «angelitas» o «mosquitas» y las especies más comunes son *N. mellaria* Smith, 1862 y *N. testaceicornis* Cresson, 1878.

GÉNERO *Scaptotrigona* Moure, 1942

El género fue descrito inicialmente por Moure en 1942 como un subgénero de *Nannotrigona* pero sus diferencias son tan grandes que pronto pasó al nivel de género. Son abejas más o

menos robustas, que nidifican en forma cubierta dentro de troncos de árboles y en muros de ladrillo o piedra, y cuya entrada es un tubo de cera. Son bastante agresivas y atacan mordiendo e impregnado de resinas a un observador.

Existen unas 24 especies distribuidas desde México hasta Argentina. En Colombia hay identificadas seis especies de las cuales la más común es *S. limae* Brèthes («angelita», «tacayá», «vinagrillo»).

GÉNERO *Oxytrigona* Cockerell, 1917

El género está muy relacionado con *Trigona* y según Michener (1990) podría ser un subgénero de aquel género, aunque hay características que los separan definitivamente. Son abejas más o menos pequeñas que hacen nidos cubiertos dentro de árboles vivos, con tan solo un orificio alargado como entrada. Construyen panales en espiral. Se caracterizan por tener la cabeza más ancha que larga y poseer una enorme glándula mandibular. Un aspecto particular del género es que cuando se ven perturbadas las obreras muerden y depositan una secreción cáustica, que contiene ácido fórmico (Roubik, Smith y Carlson, 1987), y proviene de su glándula mandibular. Esta secreción produce, sobre la piel, una lesión semejante a una quemadura, que puede persistir varios días. Por esto se les conoce como «candela» y «cagafuego».

Hay unas ocho especies distribuidas desde México hasta Bolivia y sureste del Brasil. En Colombia se han encontrado cuatro especies de las cuales las más comunes son *O. tataira mediorufa* Cockerell, 1917 («candela») y *O. daemionica* Camargo, 1984 («miona»).

GÉNERO *Cephalotrigona* Schwarz, 1940

Son abejas grandes y robustas de cabeza muy ancha. El género solo contiene tres especies distribuidas desde México hasta Argentina. Nidifican en árboles vivos o muertos y la

entrada es un orificio alargado. En Colombia tenemos reconocida una especie, *C. capitata* Smith, 1854 llamada comúnmente «currunchito» ó «guare negra».

GÉNERO *Trigona*

Trigona Jurine, 1807

Es el género de meliponinos más grande y ampliamente distribuido. Se encuentra en el neotrópico desde México hasta Argentina y en la región indoaustraliana. Se distingue de otros géneros de meliponinos americanos (excepto *Oxytrigona* y *Cephalotrigona*) por la presencia de una elevación longitudinal en la cara interna de la tibia posterior cubierta por pelos cortos y lisos (keirotichia), además por la presencia de pelos plumosos alrededor del margen de las tibias posteriores (Michener, 1990). Este género se diferencia de *Melipona* no solamente por la morfología de las abejas, sino también por la arquitectura de sus nidos y sus sistema de determinación de castas. Los nidos de las abejas del género *Trigona*, al igual que en *Melipona* tienen panales horizontales, pero en *Trigona* algunas veces son planos mientras que otras son construidos en forma de espiral. Generalmente nidifican en cavidades de árboles vivos o muertos. Las reinas son producidas en celdas especiales, de mayor tamaño que las de las obreras y en menor cantidad. La determinación de castas se da por factores alimenticios (cantidad de alimento) más que por factores genéticos.

El género está dividido en once subgéneros (Michener, 1990) de los cuales hay siete en Colombia (Nates-Parra, 1990). De las 64 especies reconocidas para el Neotrópico hay 37 en Colombia.

SUBGÉNERO *Trigona s. str.*

Trigona Jurine 1807:245.

El subgénero se diferencia de los demás géneros por tener mandíbulas con cuatro o cinco dientes muy bien desarrollados

a lo largo del margen apical y por poseer basitarsos posteriores con área basal sedosa en su superficie interna.

Trigona s. str. se encuentra desde México hasta Argentina; contiene aproximadamente unas 30 especies o más si se tienen en cuenta las especies gemelas (Michener, 1990). Algunas de las especies han sido catalogadas como plagas ya que causan daños en tallos, hojas, flores, frutos de plantas cultivadas. En Colombia encontramos 24 especies entre las que se destacan *Trigona (Trigona) amalthea* Olivier, 1789, *T. truculenta* Almeida, 1984, *T. fuscipennis* Friese, 1908, *T. fulviventris* Guerin, 1835. Suelen ser llamadas «corta-cabello», «enreda», nombres estos que describen su fuerte comportamiento defensivo. Cuando ven perturbado su nido inician un ataque masivo de mordiscos muy finos, con lo que provocan la retirada del agresor. Frecuentemente hacen grandes nidos muy poblados entre las



FIGURA 8.2. Obrera de *Trigona amalthea* recogiendo resinas
Fotografía E. Eljaiek.

ramas de árboles altos y protegidos por un fuerte involucro. Las entradas se presentan como tubos de cera oscura o en forma de trompeta. Generalmente no son utilizadas para producción de miel, ya que algunas de ellas presentan comportamientos de pecoreo antihigiénicos (Fig. 2).

Ciertas especies del subgénero son atraídas por carroña de donde extraen su suplemento proteínico (Baumgartner y Roubik, 1989) y además la usan para construcción de nidos; en este grupo se destaca *T. (T) hypogea* Silvestri, 1902 que no colecta polen y usa carroña como única fuente de proteína (Roubik, 1989).

SUBGÉNERO *Geotrigona* Moure, 1943

Son abejas negras, robustas, levemente parecidas a *Partamona* o *Scaptotrigona*. Hacen nidos cubiertos y subterráneos.

Se conocen unas tres o cuatro especies distribuidas desde México hasta Argentina. En Colombia puede haber una o dos especies.

SUBGÉNERO *Tetragonisca* Moure, 1946

Son abejas pequeñas, delgadas y delicadas. Las obreras se caracterizan por poseer una corbícula extremadamente pequeña (Fig. 3).

Hacen pequeños nidos cubiertos en casi cualquier cavidad que encuentren disponible. La entrada al nido es un tubo de cera clara, porosa, generalmente impregnado de resinas, para defenderse de ocasionales invasores. Son muy apreciadas por la calidad de su miel, por lo cual los campesinos las mantienen en las proximidades de sus viviendas alojadas en cajones, canastos, calabazos, etc. En muchas regiones mantienen una alta densidad poblacional (aproximadamente diez nidos /km². 2) mientras que en otras regiones (Zambrano, Bolívar) es muy difícil encontrar cualquier nido.

Se distribuyen desde México hasta Argentina y contienen cuatro especies de las cuales la única que hemos encontrado en Colombia es *T. (T.) angustula* Illiger, 1806. Esta especie es una de las pocas que nidifica con mucha frecuencia en proximidades de viviendas humanas. Se le conoce por nombres como «virgencita», «angelita», «virginita».



FIGURA 8.3. Obreras guardianas *trigona (tetragonisca) angustula* a la entrada del nido

Fotografía E. Eljaiek.



FIGURA 8.4. Entrada a un nido de *Tetrasona perangulata*

Fotografía G. Nates-Parra

SUBGÉNERO *Tetrasona* Lepeletier & Serville, 1825

Es un subgénero constituido por abejas esbeltas de piernas largas, parecidas en la forma a *Tetrasonisca*, pero menos delicadas y muchos más grandes. Nidifican en cavidades de árboles y la entrada a sus nidos es una trompeta aplanada, recubierta con resinas que le da un aspecto brillante (Figura 4).

Se han encontrado aproximadamente trece especies distribuidas desde México hasta Brasil. En Colombia, hasta ahora tenemos cinco especies entre las cuales destaca *T. (T.) perangulata* Cockerell, 1917 («paté»).

SUBGÉNERO *Ptilotrigona*

Es un subgénero muy afín a *Tetrasona* del cual se diferencia por su mayor tamaño, mandíbulas con dos grandes dientes y

triángulo del propodeo bastante peludo. Hasta ahora hay descrita una sola especie (*P. lurida* Smith, 1854) aunque Camargo ha informado de dos especies más, aún sin describir (Michener, 1990). Nidifican en árboles vivos y su entrada es amplia cubierta de resinas. Son más o menos agresivas.

En Colombia se ha encontrado *Ptilotrigona lurida occidentalis* Schultz, 1903 («canturrón») la cual produce un propóleo llamado «canturrón» muy utilizado por campesinos de la región occidental de Colombia como cicatrizante de lesiones menores (O.Cepeda, com. pers.).

SUBGÉNERO *Frieseomelitta* Moure, 1961

Son abejas, esbeltas y de apariencia delicada. Se diferencia de todos los otros grupos americanos del género *Trigona* porque sus celdas de cría están agrupadas en racimos, en cambio de hacerlo en panales y los potes de almacenamiento de alimento son alargados.

Hay diez especies reconocidas distribuidas desde México hasta el Brasil. En Colombia hasta ahora hemos encontrado dos especies: *F. nigra paupera* Provancher, 1888 y *F. varia* Lepeletier, 1936

SUBGÉNERO *Duckeola* Moure

Son abejas grandes y robustas. Se conocen dos especies, del Brasil, una de las cuales, *D. ghilianii* Spinola, 1953 se encuentra también en Colombia.

GÉNERO *Trichotrigona* Camargo y Moure, 1983

Es un género descrito recientemente (Camargo y Moure, 1983). Su especie tipo fue hallada en el río Negro (Amazonas, Brasil). El carácter nuevo que se introduce y que da nombre al género es la presencia de pelos en los ojos.

Además presenta otras diferencias con el resto de los meliponinos como tibia en forma de clava, con pelos plumosos y abdomen terminado en punta. Este género también se considera exclusivo del continente americano y aunque no se ha registrado para Colombia, creemos que es posible encontrarlo en la Amazonía colombiana.

GÉNERO *Camargoia* Moure, 1989

Este es uno de los últimos y más recientes géneros de abejas sin aguijón que han sido descritos. Fue encontrado por Moure (1989) en la región amazónica del Brasil. Tiene la face con diseños amarillos y las mandíbulas no son tan fuertemente dentadas como en *Ptilotrigona*. Hace nidos subterráneos semejantes a los de las abejas del género *Geotrigona*, pero difiere de ellas en los diseños amarillos de la face. Moure (1989) describe dos especies (*Camargoia camargoi* sp. n. en homenaje a Joao M. F. de Camargo y *Camargoia pilicornis* Ducke, 1919) encontradas en el Brasil. A pesar de que es un género que tampoco se ha registrado para Colombia, no se descarta la posibilidad de encontrarlo en la Amazonía colombiana.

DISTRIBUCIÓN DE LAS ABEJAS SIN AGUIJÓN EN COLOMBIA

Salt (1929) realizó un estudio sobre abejas sin aguijón de la Costa Atlántica Colombiana, específicamente en Santa Marta (Magdalena). Encontró trece especies de abejas del género *Trigona*: *T. amalthea*, *T. capitata*, *T. nigra*, *T. fulviventris*, *T. clavipes*, *T. testaceicornis*, *T. silvestriana*, *T. postica*, *T. cupira*, *T. jaty*, *T. tataira*, *T. dorsalis* y *Trigona* sp. y dos especies pertenecientes al género *Melipona*: *M. interrupta* y *M. favosa*. Schwarz, en 1948 incluyó especies de Meliponinos hallados en Colombia en su excelente monografía sobre las abejas sin aguijón del Nuevo Mundo. Más tarde, Wille, en 1962, informó de una de las abejas más primitivas de la tribu Trigonini encontrada en la Isla Gorgona: *Trigona (Nogueirapis) mirandula*.

Actualmente existen varios trabajos importantes a nivel nacional que nos han permitido tener una visión general de las especies de Meliponinae y su distribución en el país: Vergara y Pinto (1981), Nates-Parra (1983), Parra (1984), Ortiz y Arango (1985), Vergara et al (1987), Parra (1990), Nates-Parra y Roubik (1989) y Parra (1991). Reuniendo esta información así como otra de investigadores foráneos se han podido contabilizar 99 especies de meliponinos identificados (Tabla IV), pertenecientes a 19 grupos taxonómicos (géneros y subgéneros) así: *Plebeia s. str.*, *Scaura*, *Nogueirapis*, *Trigona s. str.*, *Geotrigona*, *Tetragonisca*, *Duckeola*, *Frieseomelitta*, *Tetragona*, *Ptilotrigona*, *Trigonisca*, *Oxytrigona*, *Cephalotrigona*, *Paratrigona*, *Partamona*, *Scaptotrigona*, *Nannotrigona*, *Lestrimelitta* y *Melipona*.

En el trabajo de Parra (1984) se da mayor énfasis a la colección de especies en el Valle del Cauca y la Costa Pacífica. El trabajo publicado por mí en 1983 reporta principalmente las abejas sin aguijón del departamento de Cundinamarca. En la Tabla I se da el listado, no solo de estas especies sino también de otras, de las que no existen registros previos, localizadas en diversas regiones del país. Su distribución altitudinal va desde el piso tropical hasta el montano bajo, observándose una gran disminución de especies a medida que se asciende, probablemente debido a las bajas temperaturas. Especies como *Paratrigona anduzei*, *Paratrigona opaca*, *Scaptotrigona limae* y *Trigona fulviventris* se observan frecuentemente en alturas superiores a los 2000 m. Es raro encontrar meliponinos que sobrepasen los 2600 m. aunque ya se han hallado algunas especies:

<i>Partamona gr. cupira</i>	1-IV-85 Col: O. Cepeda Colombia, Boyacá, Municipio de Arcabuco Vereda Los Naranjos, 2600 m.
<i>Partamona zonata</i>	25-VII-80 (Vergara y Pinto, 1981) Colombia, Huila, San José de Isnos Parque Nacional Puracé. 2700 m.

3-IV-85. Col: O. Cepeda.
Colombia, Boyacá, Municipio de
Arcabuco, Santuario de Iguaque,
3400 m.

Melipona nigrescens (*) 24-VII-80 Col: Vergara y Pinto
Colombia, Huila, San José de Isnos
Parque Nacional Puracé 2700 m.

5-VIII- 80 Col: Vergara y Pinto
Colombia, Cauca, Tambo, Parque
Nacional Munchique,
2600 m.

10-I-90 Col: C. Sarmiento
Colombia, Boyacá, Tunja, Santuario
de Iguaque. 2800 m.

(*) Esta especie identificada inicialmente como *Melipona quinquefasciata* (Vergara y Pinto, 1981). Posteriormente Roubik (Com. Pers.) la identificó como *M. nigrescens*.

Parece ser que las tres especies mencionadas anteriormente tienen una gran capacidad de adaptación a diferentes alturas sobre el nivel del mar y a temperaturas, porque además de los sitios mencionados se han hallado en lugares como Villavicencio (alt:800m, temp. 26 °C), Buenaventura (nivel del mar, 30 °C), Cali (800 m., 27 °C), Pandi (1070 m., 20 °C), Paimé (960 m., 23 °C), Arbeláez (1648 m., 24 °C), Pacho (1890 m., 22 °C), entre otros.

Anterior al informe de Vergara y Pinto (1981) solamente se había registrado *Partamona zonata* en alturas correspondientes a la formación Páramo, aquí en Colombia (Smith, 1845, citado por Schwarz, 1948). La cita es muy vaga, pues las etiquetas que acompañaban a los ejemplares estaban marcadas con el nombre de «Páramo de Lutagnotugao, Col.» . Es posible que sea un páramo no muy lejano de Bogotá, puesto que Smith denominó provisionalmente a esa especie como «*Trigona bogotaensis*».

La presencia de abejas sin aguijón en estas altitudes, aunque escasa, es un indicio de la capacidad de explotación de recursos nuevos, ya sean alimenticios o de nidificación, que poseen algunas especies. Se podría pensar que su desplazamiento a esas regiones hubiera sido motivado por la reducción de sus hábitats naturales al ser invadidos por el hombre. Además, los bosques primarios de las zonas altas aún conservan especies vegetales que podrían ser muy bien aprovechadas por los meliponinos. En otros grupos de abejas, como los pertenecientes al género *Bombus*, se ha observado que algunas especies conviven perfectamente con el hombre (*B. atratus*) y, aun más, prefieren las zonas pobladas a aquellas que todavía se conservan en condiciones naturales, mientras que otras especies como *B. funebris* habitan preferencialmente zonas más despobladas (Liévano y Ospina, 1984). Esto mismo pudiera estar sucediendo con las tres especies de meliponinos habitantes de regiones altas. Es posible que el registro más alto de los observados (3400 m.) sea su límite altitudinal.

En total son siete las especies de abejas sin aguijón encontradas, hasta ahora, en alturas superiores a los 2000 m.: *Paratrigona anduzei*, *P. opaca*, *Partamona gr. cupira*, *P. zonata*, *Scaptotrigona limae*, *Trigona fulviventris* y *Melipona nigrescens*. Esto hace el 7.07% de las especies totales aquí referidas. *P. zonata* y *M. nigrescens* parecen ser las especies que nidifican exclusivamente por encima de estas alturas. Las especies restantes pueden ser encontradas en alturas inferiores.

La zona tropical con sus bosques húmedos y muy húmedos parece ser el hábitat preferido por los meliponinos (46% de todas las especies aquí anotadas se encuentran en esta zona), quizás debido a condiciones climáticas favorables y a la existencia de regiones boscosas poco alteradas donde les es fácil encontrar sitios de nidificación, alimento y materiales para construcción de sus viviendas. Las regiones que les siguen en preferencia son los bosques secos tropicales y los bosques muy húmedos premontanos; en éstos es posible encontrar un porcentaje de especies similar al señalado para la zona tropical (43.2%).

Una tendencia que se ha notado en cuanto a la distribución de los dos géneros principales de meliponinos, es que las abejas del género *Trigona* se distribuyen más ampliamente a través de los pisos tropical, pre-montano y montano bajo, mientras que las especies de *Melipona* están un poco más restringidas al piso tropical y algo del pre-montano (excepción hecha para *M. nigrescens*). Como se anotó anteriormente, el Género *Melipona* es el más especializado dentro del grupo de abejas sin aguijón y es relativamente nuevo, respecto al género *Trigona*. Por tanto su poca dispersión podría deberse a que, precisamente, está en un proceso de especiación y colonización de nuevos nichos, como se observa en *M. nigrescens*.

Algunas especies, tanto de *Trigona* como de *Melipona* se encuentran en zonas específicas y es muy raro que sus nidos o colonias se hallen fuera de éstos límites. Es el caso de *Trigona fulviventris guianae* capturada en el municipio de Medina (Cundinamarca) y en la localidad de Frontino (Antioquia). *Nogueirapis*, fuera de encontrarse en la isla Gorgona, solamente se ha hallado en el alto Anchicayá, Dagua-Valle; *T. heideri* ha sido vista restringida a las zonas boscosas del litoral pacífico (Parra, 1984). Los factores que pueden incidir en la poca dispersión de estas especies, acaso sean debidos a una excesiva dependencia de la nueva colonia respecto a la colonia materna y a una baja capacidad de adaptación a condiciones ambientales diferentes. Especies como *Melipona favosa*, y *Trigona fulviventris* pueden coexistir en simpatria.

Otras especies de meliponinos como *Trigona angustula*, *T.f.fulviventris*, *Scaptotrigona limae* y *Partamona gr. cupira*, son las más comúnmente encontradas y generalmente se hallan en las proximidades de pueblos o caseríos nidificando espontáneamente en paredes de adobe, ladrillo, bahareque, árboles vivos o cercas de piedra.

HÁBITOS DE NIDIFICACIÓN

El conocimiento de los hábitos de nidificación de las abejas nativas o abejas sin aguijón, permite comprender mejor su

adaptación a diferentes hábitats y aporta mayor información acerca de la etología del grupo. Los nidos de las abejas sin aguijón han sido estudiados y descritos desde diferentes puntos de vista por diferentes autores. Vale la pena mencionar los trabajos de Kerr et al (1967), Camargo (1970), Nogueira-Neto (1970), Wille y Michener (1973), Roubik (1983), Nates-Parra (1985), Parra (1990). En 1929, Salt estudió la arquitectura de nidos, además de otros aspectos de los meliponinos de la región Caribe colombiana.

Los meliponinos nidifican en casi cualquier cavidad que encuentren disponible, desde agujeros en árboles, piso o paredes, incluyendo tumbas en los cementerios (Nates-Parra, 1990), hasta nidos abandonados de cerambícidos o nidos vivos de *Nasutitermes* (Michener, 1990) y hormigas (*Monacis bispinosa*, Parra, 1990) acondicionando estos sitios a sus necesidades; también son capaces de hacer nidos expuestos, pendientes de ramas de árboles o sobre paredes de edificaciones (Fig. 5).

Las alturas a las cuales nidifican oscilan entre el nivel del suelo (cuando no son subterráneos), hasta 12 mts. para el caso de *Trigona amazonensis*.

Es notable la tendencia que tienen algunas especies a nidificar cerca de los poblados, aun dentro de las casas de habitación y hasta en las tumbas ocupadas de los cementerios, como ocurre con bastante frecuencia en *Trigona angustula*, *Nannotrigona mellaria* y *Trigona* sp.

El **cerumen** (mezcla de cera producida por las abejas con resinas o gomas) es el principal material utilizado en la construcción de sus nidos. En algunos grupos (*Paratrigona*, *Trigona* y *Melipona*) las abejas recolectan materiales como pedazos de hojas de plantas, ramas, porciones de corteza de árboles, excrementos, barro y hasta productos sintéticos como pinturas o breas, con el fin de colocarlos en el involucro o batumen de sus nidos.

FUNDACIÓN DE NIDOS

La fundación de nidos en abejas sin aguijón es un evento que también tiene muchos «rituales»; Wille y Orozco (1975), han observado este proceso en *T. (Partamona) cupira*, y concluyen que existe una gran dependencia de la colmena madre, de donde retiran alimento, y materiales de construcción durante todo el tiempo de la fundación del nido. La reina o reinas, vírgenes es (son) la (s) última (s) en llegar al nuevo lugar de nidificación, y esto ocurre cuando ya está todo organizado. La dependencia del nido madre puede ser hasta de seis meses. Este proceso coincide perfectamente con las observaciones hechas en campo respecto a la proximidad de nidos de la misma especie en un área dada, ya que necesitan tener muy cerca su colonia madre para retirar el material necesario en el nuevo nido. Por otro lado, las distancias de vuelo y la capacidad de informar la dirección del nuevo sitio son limitantes para una dispersión más amplia de las especies de meliponinos. Por ejemplo en *M. favosa*, *P. cupira*, *T. angustula*, *N. mellaria* es posible encontrar varios nidos de la especie relativamente cercanos unos a otros.

ARQUITECTURA EXTERNA

En tres formas principales construyen los meliponinos sus nidos: nidos cubiertos, expuestos y/ o parcialmente expuestos o semi-expuestos (Fig. 6).

Nidos cubiertos

La mayor parte de las abejas sin aguijón se albergan en este tipo de nidos. Se caracterizan por estar completamente ocultos dentro de una cavidad (árboles, rocas, pared, suelo, cajones) quedando tan solo la entrada como parte visible del mismo. Especies como *Melipona favosa*, *M. fuliginosa*, *M. gr. fasciata*, *Trigona cilipes*, *T. angustula*, *Nannotrigona mellaria*, *Scaptotrigona limae*, son algunas de las especies que usan este tipo de nidos. *Paratrigona isopteroiphila*, así como especies de *Partamona* han sido observadas ocupando termiteros. Entre los melipo-

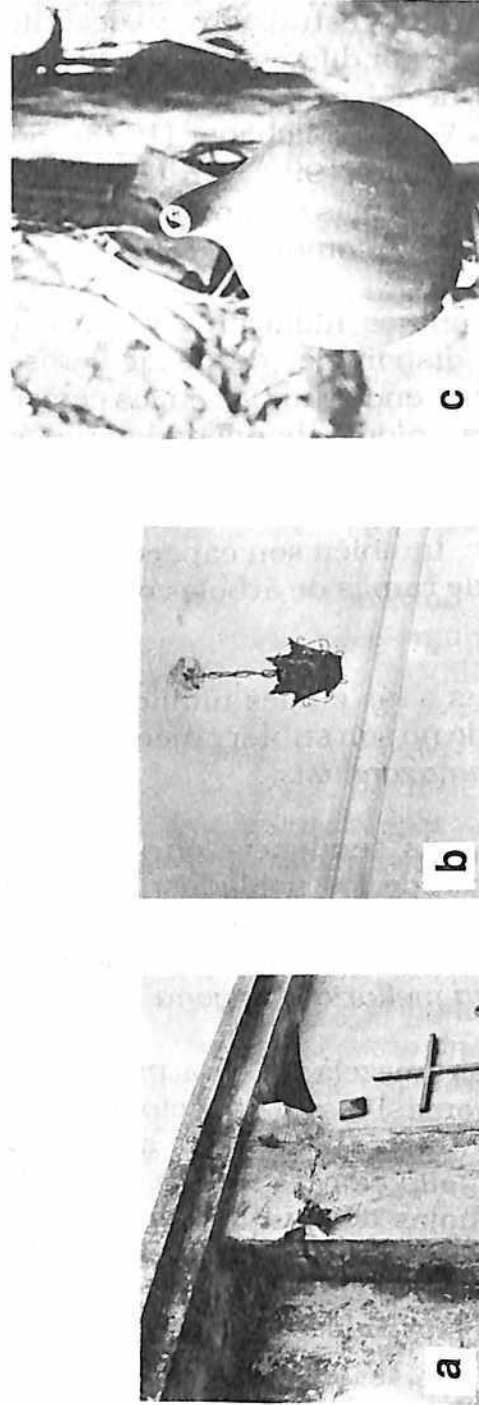


FIGURA 8.5. Nidificación espontánea de abejas sin aguijón de diversos sustratos.
 a. *Nannotrigona mellaria*. b. *Paratrigona anduzei*. c. *T. (Tetragonisca) angustula*.
 Fotografía G. Nates-Parra.

ninos son relativamente raros los nidos subterráneos, pero se pueden citar especies como *Trigona fulviventris* y *Melipona* sp. que nidifican preferencialmente en la base de árboles.

Trigona angustula ha sido observada, en muchas ocasiones, con nidos bajo una capa de tierra de 50 cm. o más (Nates-Parra y colaboradores, no publicado).

Nidos expuestos

Suelen ser encontrados pendientes de ramas de árboles, cuando son livianos y pequeños, como en algunas especies de *Paratrigona*, o establecidos entre dos o más ramas gruesas, cuando son voluminosos y pesados. También es común verlos adheridos al tronco de un árbol, sin soporte aparente (*Trigona amazonensis*). En las abejas del subgénero *Trigona* los nidos generalmente son grandes (50 a 60 cm. de ancho por 50 a 80 cm. de largo), de forma ovoide y rodeados por un batumen (mezcla de cera, resinas y barro) enterizo, grueso, bastante duro y de color oscuro. En algunas ocasiones el batumen lleva otros materiales como excrementos de las mismas abejas, hojas, ramas, restos de insectos u otros organismos que hayan invadido a las abejas, como se ha observado en *Trigona silvestriana*. Esta especie, ante un ataque de la mosca jorobada (*Melittophora* sp.) reacciona tomando las larvas vivas de la mosca e incrustándolas en el batumen del nido. Entre las capas del batumen es posible encontrar espacios semejantes a laberintos por donde las abejas circulan. En nidos viejos, estos espacios están llenos de excrementos de abejas, tierra, fibras vegetales o restos de capullos o abejas muertas. En nidos muy jóvenes no hay tales depósitos. Los nidos que se encuentran muy altos normalmente exhiben un batumen enterizo, grueso, resistente, puesto que están completamente expuestos a la acción del viento, el sol y la lluvia.

Algunas especies del género *Paratrigona* nidifican en forma expuesta, haciendo nidos pequeños, más o menos esféricos. Estos nidos poseen una capa de batumen enterizo, blando y de varias tonalidades de café, además muy quebradizo cuando los nidos son viejos.

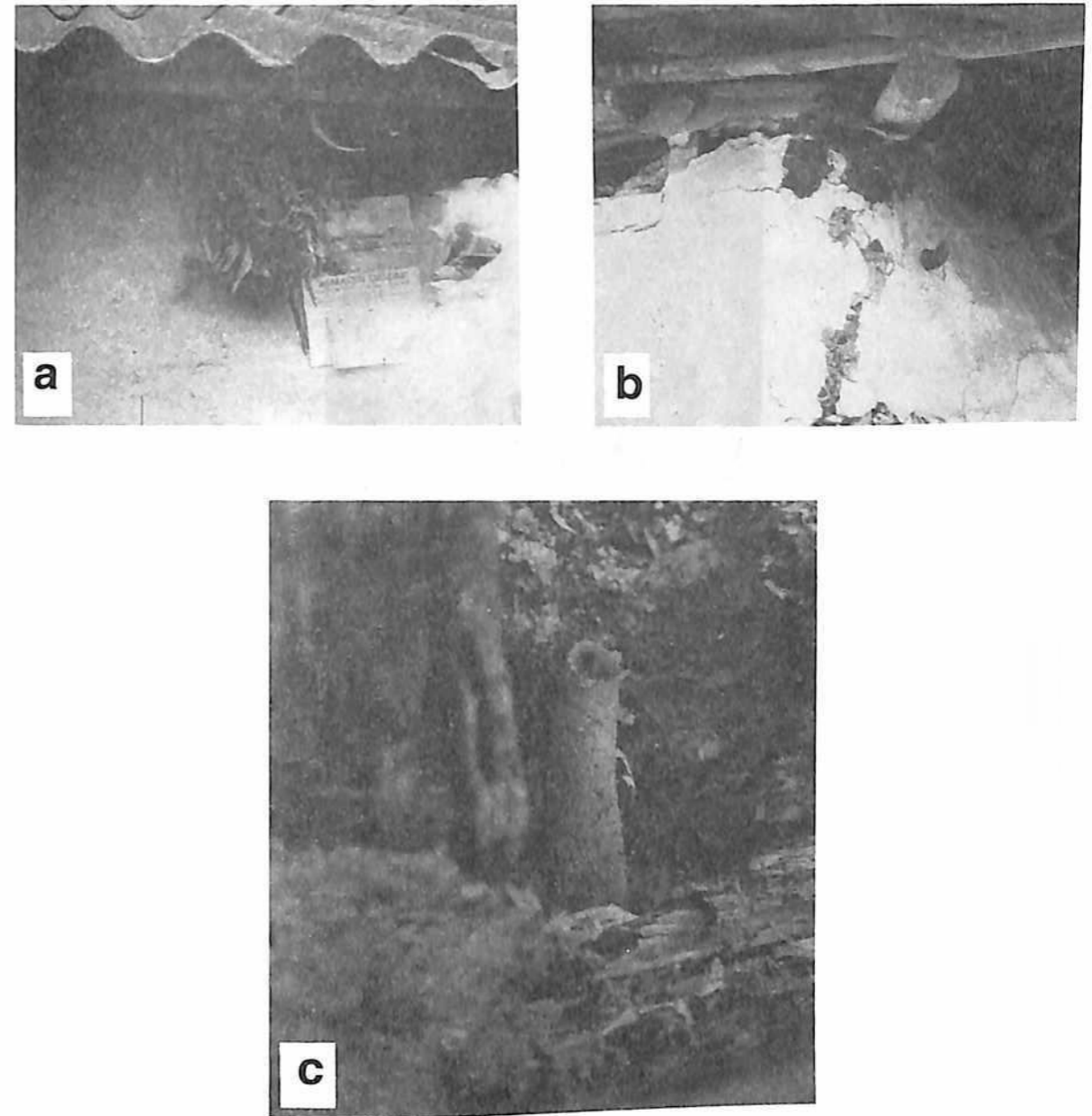
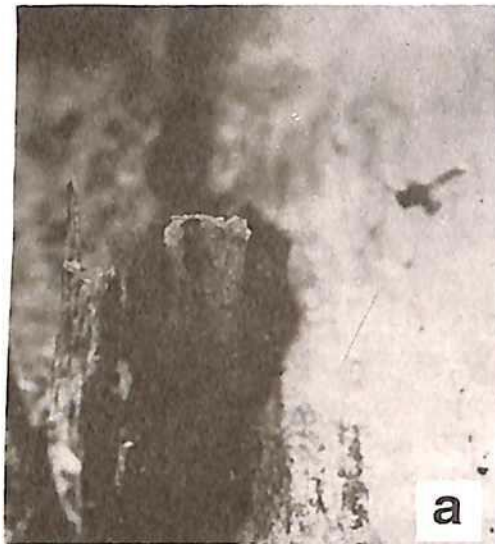
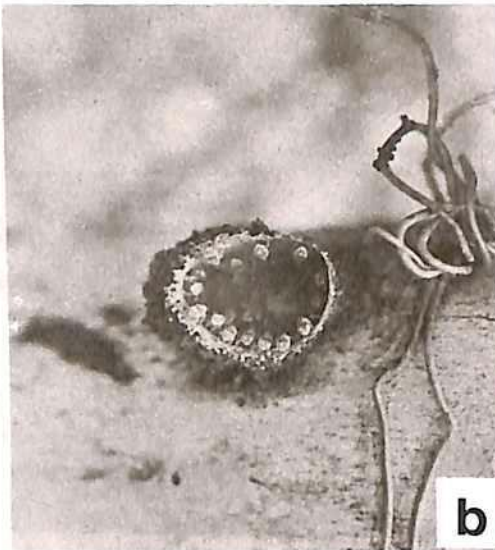


FIGURA 8.6. Formas de Nidificación en abejas sin aguijón.
 a. Nido expuesto de *Paratrigona anduzei*.
 b. Nido semi-expuesto de *Partamona gr. cupira*.
 c. Nido cubierto de *Nannotrigona mellaria*.
 Fotografía G. Nates-Parra.

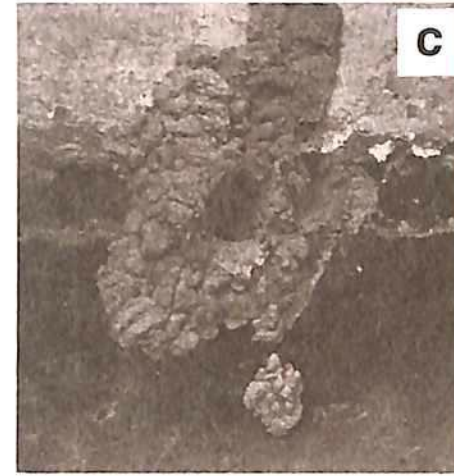


a



b

FIGURA 8.7. Distintos tipos de entradas en meliponinos
 a. *Trigona angustula*.
 b. *Nannotrigona mellaria*.
 Fotografía G. Nates-Parra.



c



d

c. *Partamona gr. cupira*.
 d. *Melipona gr. fasciata*. Fotografía G. Nates-Parra.

Nidos parcialmente expuestos

Este tipo de nidos se caracteriza porque alguna parte de su estructura externa siempre queda al descubierto, como en el caso de muchas especies de los subgéneros *Partamona*, *Paratrigona*, *Nannotrigona* y *Trigona*. Los nidos de *Partamona* grupo *cupira* son muy típicos: generalmente se presentan como una gran mancha de barro parduzo adherida a una pared. El barro suele estar mezclado con resinas, cera, ramas y otros materiales. En la parte central de la mancha o desplazada a un lado, se encuentra la entrada al interior.

Entrada: Los meliponinos tienen diferentes tipos de estructuras para la entrada y salida de abejas. Hay especies que presentan tubos de cera y otras que solo tienen un orificio de acceso al nido. El tubo de entrada puede estar o no rodeado de resinas y ser de varias formas y tamaños. En *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* el tubo de entrada está hecho de cera clara, blanda, porosa, de unos 8 mm. de diámetro y una longitud visible de aproximadamente 2 a 4 cm. Algunas veces se encuentran impregnados de resinas que les sirven como defensa contra hormigas y arañas (Fig. 7).

Abejas de los subgéneros *Nannotrigona* y *Scaptotrigona* suelen presentar tubos más anchos (2 mm. de diámetro, aproximadamente) hechos de cerumen oscuro. Es posible encontrar otras variaciones en los tubos de entrada: *Partamona* gr. *cupira*, tiene un tubo de entrada de forma atrompetada hecho de cerumen duro, oscuro y de superficie lustrosa en su interior, donde también se observan columnas de cera dispuestas a manera de laberintos, probablemente como defensa contra intrusos. *Melipona* gr. *fasciata* también presenta un tubo en forma de embudo aplanado, hecho de cerumen mezclado con barro y resinas, duro y con ornamentaciones.

En abejas del género *Melipona* existe diversidad en la forma de los orificios de entrada. En algunas especies es tan solo un orificio simple por donde cabe únicamente una abeja. En otros casos, el orificio está rodeado por radios hechos de barro y mezclado con resinas de colores.

Algunos grupos de abejas presentan indistintamente tubos, orificios o hendiduras como estructuras de acceso al nido. Es así en *Cephalotrigona*, *Oxytrigona*, *Paratrigona*, *Scaura* y *Trigona*.

Arquitectura interna

El interior del nido de las abejas sin aguijón difiere notablemente de aquel de las abejas *Apis mellifera*. Está formado por dos regiones claramente definidas: **la cámara de cría y la región de almacenamiento de alimento**. Rodeando estas dos regiones se encuentran otras estructuras (batúmenes e involucros) que les sirven de abrigo y protección (Fig.8).

La cámara de cría está rodeada por un involucro laminar (lámina de cerumen blando), con espacios entre lámina y lámina o enterizo. Los panales construidos en sentido horizontal, están formados por grupos ordenados de celdas adyacentes, haciendo un bloque compacto. Las celdas son de forma cilíndrica y están elaboradas de cera o cerumen muy fino; todas son del mismo tamaño a excepción de las celdas reales encontradas en abejas del género *Trigona*, que son de mayor tamaño y están ubicadas en la periferia del panal, pero formando parte de él. Los panales pueden estar superpuestos, separados por columnas de cera o tener una disposición helicoidal. En algunas especies los panales no son compactos, sino que las celdas se encuentran agrupadas formando racimos o reunidas irregularmente. *Plebeia*, *Trigonisca*, *Hypotrigona* y algunas especies de *Tetragona*, pertenecen a este grupo.

La zona de almacenamiento de alimento se puede encontrar fuera de la región de cría, o algunas veces muy próxima a ella. Está conformada por pequeños recipientes (potes o botijas) hechos de cerumen, generalmente más grueso que el utilizado para las celdas de cría y de color más oscuro; los pots son cuerpos ovoides de mayor tamaño que las celdas, agrupados desordenadamente, unidos entre sí o separados uno de otro. Cuando los panales son compactos, generalmente hay un

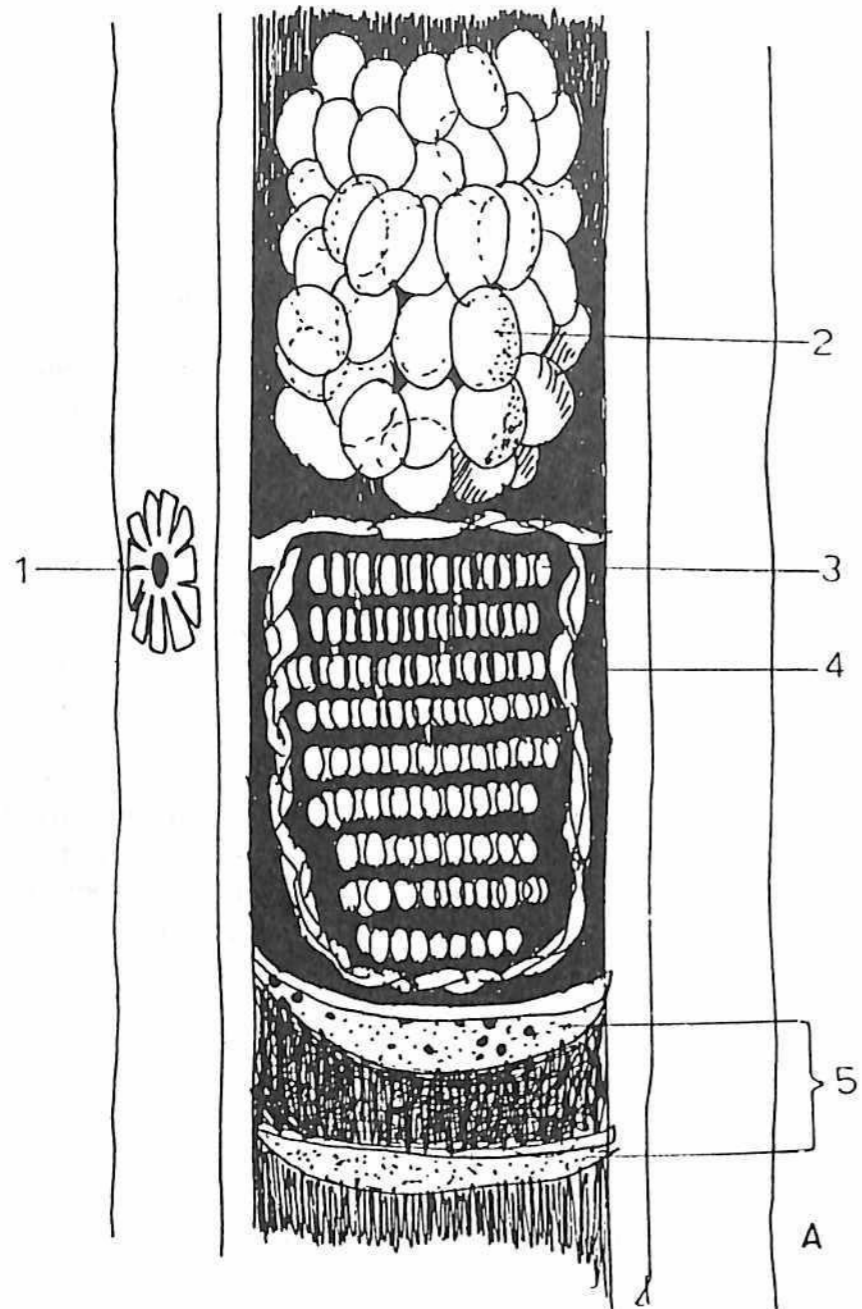


FIGURA 8.A. Arquitectura interna de nidos de meliponinae

A. Nido de *Melipona*.

- | | | |
|-------------------------|----------------------|-------------------|
| 1. Orificio de entrada. | 2. Potes de alimento | 3. Celdas de cría |
| 4. Involucro interno. | 5. Batumen | |

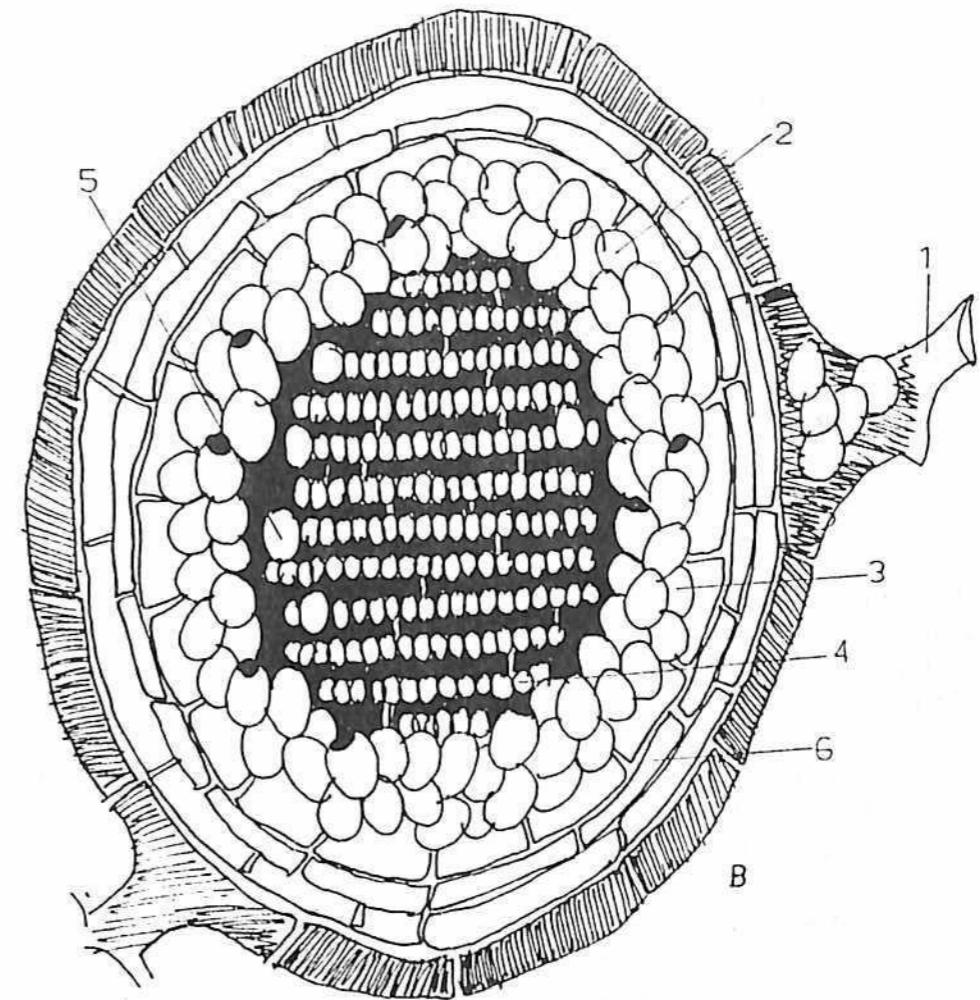


FIGURA 8.B. Arquitectura interna de nidos de meliponinae

B. Nido de *Trigona*.

- | | | |
|---------------------|----------------------|-----------------------|
| 1. Tubo de entrada. | 2. Potes de alimento | 3. Potes de alimento |
| 4. Celdas de cría. | 5. Celda real | 6. Involucro interno. |

involucro que separa la región de cría de la región de los potes. Si las celdas se agrupan formando racimos no hay tal separación, se parecen a las celdas de cría. En especies como *Trigona silvestriana* o *Melipona gr. fasciata*, los potes rodean completamente la cámara de cría, pero separados de ella por el involucro.

Las abejas utilizan indistintamente los potes para almacenar miel o polen. En ciertas especies, los recipientes que contienen el polen están más cerca de la cría que aquellos que contienen miel. Cuando están llenos permanecen cerrados.

PROCESO DE OVIPOSICIÓN

A partir del establecimiento de colmenas de observación en meliponinos (Sakagami, 1966), son muchos los trabajos que se han realizado sobre el comportamiento social y específicamente el proceso de oviposición. Durante muchos años Sakagami y sus colaboradores han estudiado este proceso incluyendo el comportamiento de las reinas, en 18 especies de abejas sin aguijón (Sakagami y Oniki 1963; Sakagami y Zucchi, 1963; Sakagami et al, 1964; Sakagami et al, 1965; Sakagami et al, 1973; Sakagami et al, 1983; Sakagami y Yamane., 1987; Sakagami e Inoue, 1990; Wittmann et al, 1991; Sakagami et al, 1993). En Colombia Vergara y Villa (1981) realizaron un estudio muy completo sobre el proceso de oviposición de *Trigona (Tetragonisca) angustula*, primera especie del género *Trigona* que se estudia bajo este punto de vista.

El comportamiento de oviposición de las abejas sin aguijón, comprende una complicada secuencia de interacciones muy específicas reina-obrera. Tal comportamiento es único entre los insectos sociales y pretende ser utilizado en el estudio de relaciones filogenéticas en abejas sin aguijón (Wittmann et al, 1991).

En líneas generales, el proceso de oviposición comprende cuatro fases principales: Construcción de celdas, aprovisionamiento de las mismas con alimento larval, oviposición y operculación.

1. Construcción de celdas

En los meliponinos existen cuatro formas de construcción de celdas (Sakagami y Zucchi, 1974):

- a. Sucesivo: El inicio de construcción de cada celda se da en un momento diferente, de forma que en un tiempo dado puede haber distintos estados de construcción de celdas.
- b. Sincrónico: Las celdas se inician simultáneamente.
- c. Semi-sincrónico: Las celdas se comienzan sucesivamente, pero a medida que se avanza en la construcción, la diferencia en el estado de las mismas se vuelve menor.
- d. Solitario: Se construye únicamente una celda por proceso. Este caso está ejemplarizado por abejas del género *Melipona*.

La construcción de celdas se realiza en varias fases y su duración depende de la especie de abeja y del estado de fortaleza de la colonia. Por ejemplo, *Trigona (Tetragonisca) angustula* construye una celda en aproximadamente dos horas y media, mientras que abejas del género *Melipona* pueden durar de dos a nueve horas

En la Figura 9 se puede observar la secuencia seguida por las obreras en la construcción de celdas.

2. Aprovisionamiento, oviposición y operculación

Una vez terminada la construcción de una celda, las obreras hacen intentos de depositar alimento larval dentro de la misma; estos intentos se intercalan con contactos antenales entre la reina y las obreras (fase de pre-descarga). Se inicia luego una fase de gran agitación dentro de la colmena: la reina se pasea excitada por las proximidades de la celda y las obreras inician la descarga de una gota de alimento larval (miel, polen y secreción salivar) dentro de la celda en cuestión.

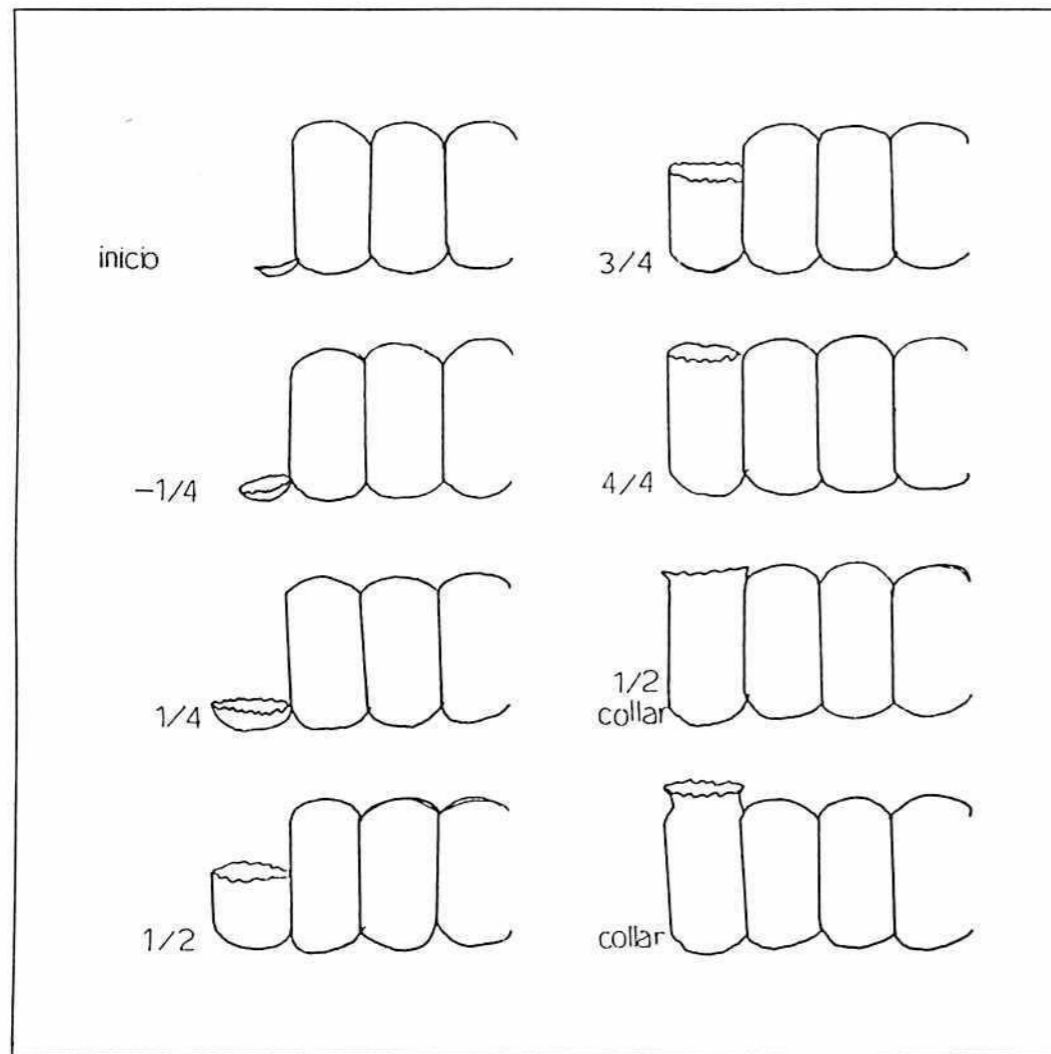


FIGURA 8.9.A. Secuencia de construcción de celdas de cría por obreras de *T. (T) angustulada*

Tomado de Vergara & Villa, 1981.

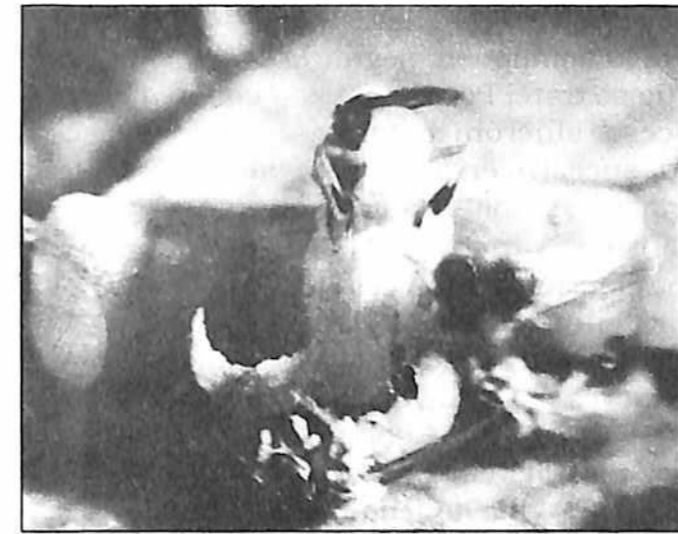


FIGURA 8.9.B. Celda de *T. (T) angustulada* en fase de construcción 1/2

Tomado de Vergara & Villa, 1981.

Inmediatamente algunas obreras, entre cinco y siete, siguen depositando alimento larval hasta llegar a un nivel considerado suficiente para la futura larva. En seguida la reina se aproxima, realiza varias inspecciones y se retira del lugar. Frecuentemente sucede que entre inspección e inspección de la reina una obrera llega a la celda y deposita un huevo que es comido por la reina. Después de varios paseos por las proximidades de la celda, la reina pone un huevo sobre el alimento larval, y se va. Inmediatamente una obrera inicia la operculación de la celda introduciendo su abdomen en ella y rotando su cuerpo para cerrar el orificio. Solo en este momento, la excitación que se había apoderado del total de las abejas desaparece y la colmena recobra la calma. Cuando el orificio es lo suficientemente pequeño, la obrera sigue trabajando desde afuera, auxiliada por otras, hasta dejar completamente sellada la celda (Fig. 10).

El proceso total tiene muchas variaciones en cada uno de los aspectos que lo componen, según la especie o subgénero de abejas de que se trate. Por ejemplo: la construcción de celdas es un proceso sincrónico en los subgéneros *Trigona* e *Hypotrigona*, sucesivo en *Trigona angustula*, semisincrónico en *Scaptotrigona* y solitario en *Melipona*. La duración del proceso también es variable: 1, 2, 3 ó 9 horas pueden demorar las abejas para terminar una celda. El aprovisionamiento, las interacciones entre reina y obreras durante la fase de oviposición, el número de obreras operculando una celda, la postura de huevos por parte de las obreras, el hecho de que la reina coma ese huevo o no, son algunos de los aspectos que tienen marcadas diferencias entre los distintos grupos de abejas sin aguijón. Vale la pena resaltar que todo este intrincado proceso es propio tan solo de los meliponinos y que además las celdas no son reutilizadas, de manera que el nido está cambiando continuamente.

CICLO DE DESARROLLO

Este es uno de los aspectos de la vida de las abejas sin aguijón que ha sido poco estudiado. La duración del ciclo total, así como también la duración de cada una de sus fases ha sido publicada para dos especies del género *Melipona* y una del género *Trigona*. Estos datos junto con los correspondientes para *Apis mellifera* se presentan en la Tabla V

El ciclo total es más demorado que en *Apis mellifera*. En términos de porcentaje de tiempo de cada fase con respecto al total, hay muchas similitudes entre *T. angustula* y *A. mellifera*. Estas dos especies también comparten otros caracteres biológicos, como por ejemplo, el sistema de determinación de castas: en *Trigona* y *Apis* se debe a la cantidad y calidad de alimento, en tanto que en *Melipona* las reinas se determinan genéticamente.

COMPORTAMIENTO DEFENSIVO

A pesar de que su aguijón es reducido o ausente, no por eso están indefensas. Exhiben diversos mecanismos de defensa

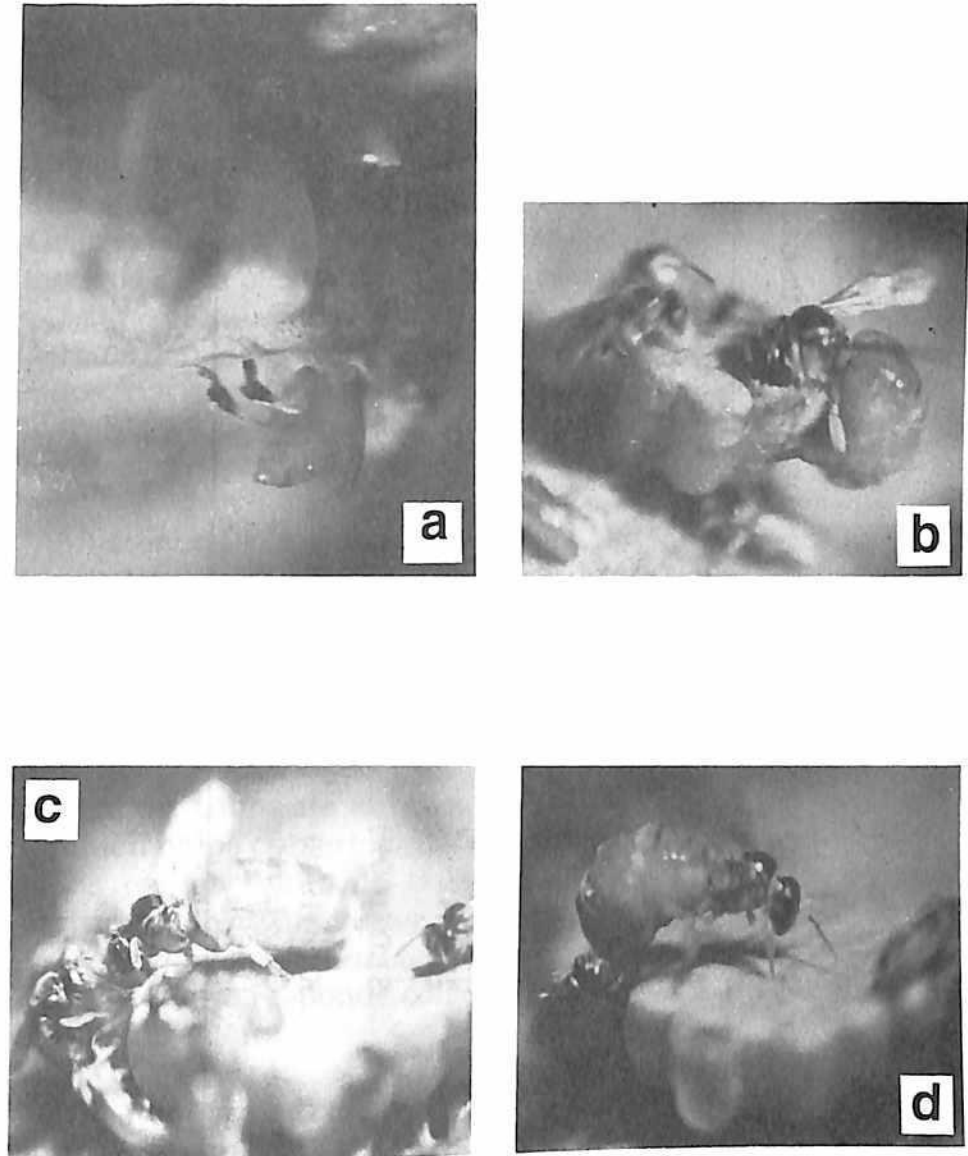


FIGURA 8.10. Comportamiento durante la oviposición en T. (*T.*) *angustulada*

a. Obrera aprovisionando una celda.
c. Reina inspeccionando una celda.
Tomado de Vergara & Villa, 1981.

b. Reina tomando alimento larval.
d. Reina ovipositando.

Tabla 5
CICLO DE DESARROLLO COMPARADO EN CINCO ESPECIES DE ABEJAS EUSOCIALES (EN DÍAS)

	<i>Apis mellifera</i>	<i>Melipona quadrifasciata</i>	<i>Melipona scutellaris</i>	<i>Trigona (T.) angustula</i>	<i>Trigona postica</i>
Huevo	3.0 (14%)	5.5 (18%)	9.0 (19%)	6.0 (14%)	2.0 (4.3%)
Larva	6.0 (29%)	12.5 (40%)	16.0 (33%)	10.0 (27.8%)	13 (27.6%)
Pupa	12 (57%)	16.7 (42%)	24.0 (48%)	20.0 (55.6%)	31-33(65-70%)
Total	21 (100%)	31.0 (100%)	49.0 (100%)	36.0 (100%)	46-46 (100%)
Referencias	Root et al (1950)	Kerr (1948) Cruz-Landim (1966)	Almeida (1974)	Nates-Parra et al. (1989)	Sakagami, sin publicar.

desde el simple hecho de huir, hasta el ataque furioso de muchas obreras mordiendo, impregnando de resinas o aún depositando sustancias cáusticas en la piel del individuo (Michener, 1974; Nates-Parra & Cepeda, 1983; Parra, 1990). Siempre que hemos perturbado nidos de *Trigona silvestriana*, *Scaptotrigona limae*, *Trigona fuscipennis*, *Oxytrigona tataira*, *Partamona gr. cupira*, hemos podido ser testigos de la efectividad de su ataque.

Muerden, se enredan en el pelo, se introducen en los ojos, oídos, nariz, e impregnan de resinas o miel a los intrusos. En la Tabla VI se anotan los diferentes mecanismos defensivos empleados por estas abejas.

Michener(1974) realizó una revisión muy completa sobre los mecanismos de defensa utilizados por estas abejas. Nates & Cepeda (1983) han adicionado otras formas de ataque, para los meliponinos colombianos, estableciendo cinco categorías, según su grado de agresividad:

Abejas mansas: son tímidas y huidizas y generalmente presentan tubos de entrada u orificios angostos, así como también nidos cubiertos. Usualmente cierran la entrada a sus nidos en las horas de la noche o después de cualquier perturbación. Entre ellas están: *T.(Tetragonisca) angustula*, *Nannotrigona mellaria*. La primera de ellas al ser atacada por *Apis mellifera* responde colgándose de sus alas para impedir su movilización.

Abejas agresivas: generalmente poseen nidos expuestos, con un gran número de individuos y gran cantidad de guardianas a la entrada del nido. Estas entradas por lo común son del tipo tubo u orificio ancho. Utilizan varios métodos defensivos a la vez. En éste grupo sobresalen: *Trigona silvestriana*, *T. amazonensis*, *T. corvina*, *T. fuscipennis*, *T. pallens pallens*, *T.(Tetragona) perangulata* y *Paratrigona anduzei*.

Comportamiento variable: se presenta en *Scaptotrigona limae*, *Partamona gr. cupira*, *Paratrigona opaca* y *Melipona gr. fasciata*.

entre otras. Estas abejas tan pronto pueden aparecer mansas, como atacar a un observador.

Abejas levemente agresivas : como *Scaptotrigona polysticta*, *T. (Tetragona) clavipes*, *Paratrigona isopterothila* y género *Oxytrigona*; solamente utilizan uno o dos mecanismos a la vez en su ataque.

Abejas que atacan a otras abejas: además de los grupos de abejas ladronas (*Lestrimelitta limao*) hemos encontrado otros meliponinos que no muestran agresividad alguna con el hombre pero sí atacan a otras abejas. *Melipona fuliginosa*, el gigante

Tabla 6
MECANISMOS DEFENSIVOS EMPLEADOS
POR ABEJAS SIN AGUIJÓN

Forma de ataque	Forma de protección al nido
Individual	Tipo de nidificación
Masivo	cubierto
Mordizcos	expuesto
Depósito sustancias cáusticas sobre la piel	semiexpuesto
	Tipo de entrada
Depósito sustancias resinosas	Tubo ancho
Enredar el pelo	Tubo angosto
Penetrar orificios	Orificio ancho
Huir	Orificio angosto
Enresinar cuerpo del enemigo	
	Asociación con
Decapitar otras abejas	Termitas
Inmovilizar otras abejas	Hormigas
	Avispas
	Arañas
	Camuflaje
	Cerrar entradas
	Presencia de guardianas
	Cubrir entrada con resinas
	Presencia de laberinto interno

negro de los meliponinos, según Nogueira-Neto(1970), ataca frecuentemente colmenas de *Apis mellifera*. No se conoce la causa definida de estos ataques, pero lo único cierto es que decapita a las obreras de *Apis* que salen en defensa de su colmena. En algunas ocasiones *M. fuliginosa* saquea las colmenas diezmadas, mientras que en otros casos, no aprovecha ningún tipo de material de la colmena atacada.

Como ya se comentó en párrafos anteriores, un hecho único entre los meliponinos es el sistema defensivo presentado por abejas del género *Oxytrigona*. Las obreras, además de ser altamente agresivas, poseen una enorme glándula mandibular que secreta una sustancia cáustica (Kerr & Costa Cruz, 1961) que contiene ácido fórmico(Roubik et al, 1987) la cual es depositada sobre la piel de persona o animal. Luego las abejas muerden sobre el sitio donde depositaron la secreción y el resultado es una lesión bastante dolorosa, semejante a una quemadura, que puede demorar varios días en sanar y dejar una cicatriz permanente.

HÁBITOS DE PECOREO

Como consecuencia de la relación planta-abeja, se han desarrollado mecanismos adaptativos paralelos que buscan beneficiar mutuamente a los participantes de esta interrelación. Las flores necesitan ser polinizadas y para asegurar la visita de sus polinizadores deben ofrecer recompensas atractivas, como néctar y/o polen, que a su vez son fuente nutritiva para ellos.

De acuerdo con la estructura floral las abejas se han adaptado a tomar el néctar y/o el polen siguiendo mecanismos determinados o aun evitando ciertas flores que posean algunas estructuras que impidan o molesten a las abejas en sus intentos de recoger alimento.

Podemos encontrar así abejas poliléticas, o sea aquellas que se surten de distintos tipos de flores y oligoléticas, esto es, aquellas que visitan y recogen polen de un grupo muy restrin-

gido de plantas. Probablemente todos los meliponinos son polilécticos.

Michener (1962), Wille (1963) y Thorp & Estes (1975) al estudiar las estrategias de pecoreo seguidas por las abejas en plantas con flores con anteras tubulares y dehiscencia poricida, han observado cuatro formas de recolección de polen:

1. Vibración o zumbido: la abeja se adhiere al extremo de la antera, y al hacer vibrar los músculos indirectos de vuelo, provoca la salida del polen por el poro apical. *Melipona favosa* se ha observado realizando esta actividad en flores de alcaparro (*Cassia*).

2. Ordeñamiento: la abeja introduce su proboscis, una y otra vez, por el poro apical de la antera y después la saca llena de polen que manipula con sus patas anteriores, medias y posteriores, de la forma corriente. *Trigona fulviventris* se ha observado «ordeñando» las anteras de *Tibouchina* sp (Pardo et. al., 1986).

3. Mordedura: la abeja muerde las anteras con sus mandíbulas y a través del orificio resultante extrae el polen. Sobre este aspecto volveremos más adelante.

4. Rebuscadora: recoge los granos de polen dejados sobre la flor por otros visitantes .

En cuanto a polinización se refiere, la agricultura tropical no ha recibido la atención que merece y por eso mismo es poco lo que se conoce con relación a los insectos polinizadores.

Debido a su tamaño y al gran número de especies existentes, las abejas sin aguijón se consideran como los mejores polinizadores de la flora tropical. Janzen (1971) ha identificado dos sistemas mediante los cuales las plantas tropicales promueven la polinización cruzada: 1- Plantas que producen pocas flores grandes continuamente, finalizando floración algunos días o meses después. 2- Plantas que producen grandes masas florales en ciertos períodos del año, y son visitadas por un gran número de insectos. Los meliponinos pueden ser visitantes en plantas que pertenezcan a cualquiera de estos dos sistemas y en algunos casos se han podido

detectar tendencias muy marcadas hacia un tipo de flor. Así se ha observado cuando flores de *Impatiens balsamina* (bellahe-lena) se ve frecuentemente visitada por *Trigona fulviventris*. *Secchium edule* (guatilla), es frecuentada por *Nannotrigona mellaria*.

Entre las principales plantas que hemos observado visitadas por meliponinos, especialmente en Cundinamarca se destacan *Achtocarpus nigricans* («pepito»), *Amaranthus cruentus* («liberata»), *Artocarpus inter* («yaca»), *Bauhinia picta* («mulatin»), *Manguifera indica* («mango»), *Psidium guajava* («guayabo»), *Tabebuia rosea* («ocobo»), *Sida paniculata* («malva»), entre otras. La actividad pecoreadora de las abejas está relacionada con el período en que las flores ofrecen sus recompensas, ya sea de polen o de néctar; así, es posible observar plantas que en las horas de la mañana son visitadas abundantemente por una o varias especies de meliponinos, mientras que en horas de la tarde ya no tienen visitantes florales.

Se observan también algunas plantas que proporcionan sitio de nidificación a los meliponinos. Las abejas se adaptan a la cavidad que ofrecen los troncos de distintas plantas, de forma que los nidos pueden ser alargados o ensanchados según el tipo de cavidad que haya disponible: *Melipona favosa* se ha encontrado en troncos grandes, con cavidades amplias donde puede hacer panales grandes (mayor número de celdas), así como también en troncos con cavidades muy angostas en donde las abejas hacen panales pequeños (menor número de celdas), pero dispuestos uno encima de otro hasta donde haya espacio disponible. Algunas abejas tiene preferencias marcadas por cierto tipo de troncos: p. ej. la guadua es muy apetecida por abejas pequeñas como *Paratrigona opaca*, *Nannotrigona* sp., *Oxytrigona tataira*, *Scaptotrigona limae* y *Trigona* (T.) *angustula*. En la tabla VII vemos las principales plantas detectadas como vivienda de abejas.

RANGO DE VUELO

Uno de los aspectos que todavía falta por estudiar en las abejas sin aguijón es su rango de vuelo. Hasta el presente son

muy pocos los trabajos hechos al respecto. Kerr (1959) y Wille (1983) al analizar algunas especies de abejas encontraron una correlación bastante obvia entre tamaño y distancia de vuelo. Los meliponinos pueden volar entre 300 a 2000 m. en busca de recursos alimenticios, distancia muy por debajo del radio de acción de *Apis mellifera* que es de 5000 mts. Este hecho es un factor limitante para su dispersión y explotación de recursos vegetales. En la Tabla VIII se puede observar el rango de vuelo para algunas especies de meliponinos, según diferentes autores. Se incluyen datos de Roubik (1989) quien utilizó el sistema de marcaje y recaptura a diferentes distancias de los nidos.

ABEJAS NECRÓFAGAS

No es común encontrar abejas que exploten recursos alimenticios diferentes de los vegetales. En 1978, en la localidad de Medina (Cundinamarca) encontramos obreras de una especie del género *Trigona* pecoreando sobre cadáveres de animales recién muertos. Posteriormente, Roubik (1982) confirmó este hecho en *Trigona hypogea*, en la Isla de Barro Colorado (Panamá). A diferencia de la mayor parte de las abejas sociales, *Trigona hypogea* depende de la carroña como fuente proteínica. En sus nidos no se encuentra polen almacenado, aunque sí bastante miel (Roubik, 1982). A cambio de polen se encuentran potes con una sustancia de origen glandular, la cual tiene un contenido aproximado de 20% de proteína. Tal sustancia es muy semejante a la secreción de glándulas hipofaríngeas de *Apis mellifera* y serviría para el alimento de larvas y adultos jóvenes. *T. hypogea* presenta características que muestran su adaptación a la explotación de este tipo de recursos alimenticios; tiene corbícula o canasta de polen reducida, y sus mandíbulas presentan cinco grandes dientes; estos caracteres las diferencian de otras especies del género *Trigona*. Su comportamiento de pecoreo es agresivo; desplaza a dípteros que utilizan esta misma fuente de alimento. Su forma de comunicación, mediante el depósito de feromonas-huella, entre el nido y la fuente de alimento, hace que otras pecoreadoras sean atraídas con rapidez al sitio donde se encuentra el alimento.

Tabla 7
PLANTAS QUE OFRECEN SITIO DE NIDIFICACIÓN A LAS
ABEJAS SIN AGUIJÓN

Especie Vegetal	Nombre vulgar	Especie de Abeja
<i>Bactris gasipaes</i> *		<i>Partamona cupira</i>
<i>Bactris gasipaes</i> *		<i>Trigona corvina</i>
<i>Bambusa guadua</i> *	Bambu	<i>Trigona (T.) angustula</i>
<i>Baobab sp.</i>		<i>Oxytrigona tataira</i>
<i>Cassia sp.*</i>	Alcaparro	<i>Partamona cupira</i>
<i>Cecropia sp.</i>		<i>Tetragona dorsalis</i>
<i>Citrus sp.*</i>		<i>Partamona cupira</i>
<i>Coffea arabiga</i> *		<i>Paratrigona lineata</i>
<i>Cordia sp.*</i>		<i>Scaptotrigona ochrotricha</i>
<i>Cordia sp.*</i>	rasgarropa	<i>Trigona (T.) fulviventris</i>
<i>Crescentia cujete</i> *		<i>Melipona eburnea</i>
<i>Cupania sp.*</i>		<i>Scaptotrigona ochrotricha</i>
<i>Chrysophyllum sp.*</i>		<i>Trigona pallens</i>
<i>Erythrina sp.*</i>	chucho	<i>Scaptotrigona ochrotricha</i>
<i>Erythrina sp.*</i>		<i>Nannotrigona testaceicornis</i>
<i>Fagara monophyllum</i> *		<i>Paratrigona lineata</i>
<i>Fagara monophyllum</i> *		<i>Partamona cupira</i>
<i>Fagara rhoifolia</i> *		<i>Partamona cupira</i>
<i>Ficus cf. dendrocida</i> *		<i>Trigona (T.) sp.</i>
<i>Ficus subandina</i>	Higuerón	<i>Trigona (T.) angustula</i>
<i>Ficus subandina</i>		<i>Trigona corvina</i>
<i>Guadua angustifolia</i>	Guadua	<i>Paratrigona opaca</i>
<i>Guadua sp</i>	Guadua	<i>Nannotrigona sp.</i>
<i>Guadua sp</i>		<i>Oxytrigona tataira</i>
<i>Guadua sp</i>		<i>Scaptotrigona limae</i>
<i>Guadua sp</i>		<i>Trigona (T.) perangulata</i>
<i>Guadua sp</i>		<i>Trigona (T.) angustula</i>
<i>Guazuma ulmifolia</i> *		<i>Trigona (T.) angustula</i>
<i>Guazuma ulmifolia</i> *		<i>Trigona (T.) fulviventris</i>
<i>Jacaranda caucana</i>	Cámbulo	<i>Nannotrigona mellaria</i>
<i>Lagenaria vulgaris</i>	Calabazo	<i>Trigona (T.) angustula</i>
<i>Ocotea sp.*</i>		<i>Nannotrigona sp.</i>
<i>Psidium guajava</i>	Guayabo	<i>Paratrigona anduzei</i>
<i>Rapanea guianensis</i>		<i>Trigona sp.</i>
<i>Trichanthera gigantea</i> *		<i>Scaptotrigona ochrotricha</i>
<i>Zingia longifolia</i> *		<i>Scaptotrigona sp.</i>
<i>Zingia longifolia</i> *		<i>Melipona melanopleura</i>

* Tomado de Parra, 1990

Tabla 8

RANGO DE VUELO EN ALGUNAS ESPECIES DE MELIPONINI

Tamaño	Especie	Rango	Referencia
Abejas pequeñas (3 a 4 mm)	<i>Plebeia sp.</i>	300 m	Wille, 1983
Abejas medianas (5 mm)	<i>Trigona</i> (<i>Trigona</i>) spp. <i>T. (Tetragonula)</i> <i>minangkabau</i>	600 m	Wille, 1983
	<i>Scaptotrigona</i> <i>luteipennis</i>	84-434 m	Inoue et al. 1985
		1300 m	Roubik, 1989
Abejas grandes (10 mm)	<i>Trigona</i> <i>silvestriana</i>	800 m	Wille, 1983
	<i>Melipona</i> <i>fasciata</i>	2400 m	Roubik y Aluja, 1983
	<i>Cephalotrigona</i> <i>capitata</i>	1700 m	Roubik y Aluja, 1983
Abejas muy grandes (13 a 15 mm)	<i>Melipona</i> <i>fuliginosa</i>	2000 m	Wille, 1975

Se conocen otras especies de abejas del género *Trigona* que también visitan restos de animales y probablemente los consumen (p.e. *T. pallens*), pero a diferencia de *T. hypogea*, almacenan polen en sus nidos y su corbícula no es reducida (Schwarz, 1948).

ABEJAS CON HÁBITOS DE PECOREO PERJUDICIALES

Los meliponinos, como la mayoría de las abejas, obtienen su alimento de las secreciones dulces de las plantas y aun de

aquellas provenientes de ciertos animales como los Homoptera. Además obtienen polen, resinas, gomas, esporas, para utilizarlos ya sea en la alimentación o en la construcción de sus nidos. Así como la estructura de ciertas flores garantiza una eficiente polinización, otras debido al «habitus floral» al cual la abeja no está adaptada, se vuelven inaccesibles y condicionan a las abejas a hábitos que perjudican aquella eficiencia (Camargo, 1972). Generalmente las abejas del género *Apis* aprenden a evitar ese tipo de flores o se limitan a tomar el néctar de los lados externos de la flor. Pero, algunos meliponinos buscan las fuentes de alimento a como dé lugar. Es así como podemos observar meliponinos **ladrones de néctar**, cuando perforan el cáliz de la flor y a través del orificio hecho chupan el néctar; meliponinos que recolectan polen (**ladrones de pólen**) ya sea perforando la flor para llegar a las anteras y /o rompiendo las anteras para obtener los succulentos granos de polen; meliponinos que perforan, descascaran o causan heridas en las ramas o troncos de los árboles en busca de resinas y gomas.

Ladrones de néctar. El robo de néctar por *Trigona* se conoce muy bien desde hace algunos años y su posible influencia sobre el sistema de cruzamiento de las plantas tan solo recientemente ha recibido la atención que le corresponde (McDade & Kinsman, 1980, Roubik, 1982). Las abejas, o bien pueden «robar» néctar a través de orificios realizados por otros organismos en los cáliz de las flores o perforando directamente estas estructuras con el fin de alcanzar los nectarios.

Young (1983) informó el daño que algunas abejas del género *Trigona* causaban en las flores de *Thumburgia grandiflora* en Costa Rica. Observó esa autora que más del 80% de todas las flores abiertas mostraban dos tipos de daño: anteras mordidas y/o parte bulbosa de la corola con un gran agujero que deja expuestos los nectarios. Casi el 100% de las flores caídas tenían anteras dañadas, mientras que entre el 20 y 80% presentaban daño en la corola. *Trigona fulviventris*, *Trigona testacea* y *T. corvina* eran las principales causantes de los daños en la corola. Roubik et al (1985) observaron *T. fulviventris*

haciendo agujeros en flores de *Quassia amara* por donde extraían el néctar.

Ladrones de polen El daño que las abejas causan a las flores es menos notorio y por eso mismo es poca la atención que ha recibido. En estudios de biología floral y polinización de Melastomataceas en la Amazonia Brasileira, Renner (1983) quedó impresionada por la frecuencia con que las flores de esas plantas sufren la destrucción de sus anteras por *Trigona*. Este hecho es muy común en las Melastomataceae neotropicales, y las especies que más daño causan son: *T. dallatorreana* Friese, *T. hyalinata amazonensis* Ducke, *T. hyalinata branneri* Cockerell, *T. fulviventris fulviventris* Guerin, *T. fulviventris guianae* Cockerell, *Trigona williana* Friese, y *T. spinipes*. En el Parque Nacional Natural de La Macarena (Meta) Pardo y colaboradores (1984) también observaron los daños causados por *T. fulviventris* en las anteras de plantas de la familia Melastomataceae.

El comportamiento de estas abejas ya había sido descrito por Wille (1963) al observar los hábitos de pecoreo de *Trigona fulviventris* en *Cassia biflora*, y no difiere mucho de lo observado por Renner. Las abejas hacen pequeños agujeros en las anteras con sus mandíbulas y luego colectan el polen introduciendo su proboscis en el agujero hecho. El polen así recolectado es manipulado de la forma corriente utilizando patas delanteras, medias y posteriores. Este proceso es repetido varias veces hasta terminar con el polen de la antera. *Trigona silvestriana* hace agujeros grandes y algunas veces corta completamente la antera, en tanto que *T. fulviventris* y *T. fuscipennis* los hacen de tamaño reducido.

Recolectoras de resinas. Los meliponinos en general utilizan la estrategia altamente economizadora de energía de mezclar la cera con látex, resinas y barro para sellar los huecos de sus nidos. Estas sustancias son frecuentemente obtenidas de exudaciones de plantas, pero también de secreciones producidas por las plantas cuando las abejas perforan o hieren sus troncos, ramas o frutos. Las especies que usualmente realizan esta actividad son aquellas que exhiben nidos expuestos

(Michener, 1974). Eucalyptus, Hibiscus, cítricos, y en general plantas que produzcan resinas son muy apetecidas por las abejas sin aguijón. Aquí en Colombia hemos podido observar cómo *Trigona silvestriana* recoge resinas de los troncos jóvenes de mango, haciendo profundos y numerosos agujeros en los árboles ya maduros; *Trigona fulviventris* y *Trigona fuscipennis* causan daños en cultivos de maracuyá, granadilla, curuba y frutos verdes de cítricos y ocasionan su pérdida. Aunque la savia viscosa producida por las heridas de los troncos o ramas es la principal fuente de material resinoso, la superficie de las hojas también suele sufrir arañazos por parte de las abejas que buscan material ceroso (Ver Figura 2).

Trigona silvestriana, conocida como mapaitero en la costa caribe colombiana, causó muchas pérdidas en las plantaciones de banano en la época del gran auge de este cultivo; las obreras muerden las flores en busca de néctar y los frutos jóvenes por sustancias resinosas (Salt, 1929).

A pesar de los daños causados por algunas especies de abejas sin aguijón, muchos son los beneficios que prestan al polinizar cultivos de importancia económica. Las plantas que no son atacadas por estos insectos, es posible que tengan flores muy accesibles que permitan al insecto tomar el néctar y/o el polen sin dañar las flores, o que entonces estén «protegidas» contra sus depredadores mediante mecanismos de nectarios extraflorales o sustancias repelentes que impidan la labor dañina de las abejas. Es necesario encaminar los esfuerzos investigativos en este sentido con el fin de defender no solo los cultivos de sus atacantes, sino también proteger a las mismas abejas y los cultivos para los cuales ellas son polinizadores efectivos.

Abejas que causan daños o molestias, pero en otros sentidos, son las del grupo *Partamona* gr. *cupira*. Esta especie nidifica en forma semiexpuesta en paredes de adobe o madera, y causan no solo alteraciones en la estética del lugar, sino daños en la madera o la pared. Además, siendo este un grupo tan agresivo, ataca a personas o animales que se aproximen a sus nidos. Así, la especie es objeto de destrucción por parte de

las personas que de alguna forma se ven afectadas con su comportamiento.

EXPLOTACIÓN DE LOS MELIPONINOS

El aprovechamiento de los productos de las abejas es una práctica tan antigua como la propia humanidad. Nogueira-Neto(1970), quien ha hecho una vasta revisión de la historia de los intentos de mantener y aprovechar abejas sin aguijón, anota que en el neotrópico se practican muchos sistemas para obtener miel y cera de estos insectos; tales sistemas van desde el muy primitivo de abrir un hueco en el tronco del árbol y sacar periódicamente la miel del nido que allí se encuentre, hasta los muy avanzados de diseñar colmenas racionales específicas para cada especie.

Según referencias históricas, los muiscas del altiplano oriental colombiano cultivaban abejas: suponemos que se trataba de abejas sin aguijón, puesto que la introducción de abejas melíferas (con aguijón) solamente se realizó con la entrada de los españoles. Los muiscas sabían utilizar tanto la miel para endulzar la chicha y otros alimentos, como la cera. Los Tayronas eran apicultores destacados y aprovechaban la miel en la alimentación y la cera en la orfebrería. Entre los Mayas (México, Guatemala, Honduras), la meliponicultura estaba muy desarrollada. Aprovechaban abundantemente la cera y la miel. Ya en 1530, cuando Alfonso de Avila marchó sobre la península de Yucatán (Mexico), confiscó colmenas que poseían los indígenas para dárselas a sus soldados (Nogueira-Neto,1970).

Es posible que en la cuenca del Río Cauca también se criaran las abejas. Pero los documentos disponibles no son suficientes para hacer tal afirmación. Se presume que los pobladores únicamente se beneficiaron de los panales silvestres (Duque Gomez, 1963 en Patiño, 19).

Los aborígenes de la Sierra Nevada de Santa Marta cultivaban abejas en sus casas y alrededores. Se desprende que son

abejas sin aguijón, de lo que Pedro de Espinel relata en carta dirigida al Rey de España en 1529:.....*«Tienen (los indios) en sus casas y a la redonda de ella muchas colmenas de que sacan muy excelente miel; las abejas son muy pequeñas y prietas y no saben hacer mal; la cera no es buena por que no (la) saben sacar y es prieta; la miel es muy blanca muy clara y muy delgada»*.....(Patiño)

Se consideran colmenas racionales aquellas diseñadas por el hombre, con el fin de aprovechar las colonias de abejas sin aguijón, que permiten su mejor desarrollo con el mínimo esfuerzo y la mayor facilidad de manejo que pueda alcanzarse. Un punto de partida para lograr un eficiente diseño de colmena racional, es el conocimiento de la arquitectura externa e interna de los nidos de las abejas. Puesto que cada especie tiene una estructura de nido característica, no es posible desarrollar un tipo de colmena uniforme para todas las especies, ya que su tamaño, distribución de panales y zonas de alimentación varían de una especie a otra.

Existen diseños realizados para las abejas que son las susceptibles de explotación, como aquellas del género *Melipona* y *Trigona (Tetragonisca) angustula*. Estos se pueden dividir en varios grupos, así:

1. Colmenas no divididas en alzas o cuerpos. Consiste en una simple caja de madera, de dimensiones variadas y que a veces lleva una tabla separadora de la zona de cría y la zona de almacenamiento de alimento.

2. Colmenas con alzas verticales. Las alzas generalmente son cúbicas por lo que la longitud mayor de la colmena es vertical. Rivero-Oramas (1972) la propuso en Venezuela para varias especies de meliponinos (Figura 11).

3. Colmenas con alzas horizontales. Son colmenas con cajones superpuestos, cuya mayor longitud es en sentido horizontal. Existen varios diseños pero los más usados son los de Nogueira-Neto(1970) utilizados en el Brasil.

Vergara y Villa (1982) modificaron el modelo de Rivero-Oramas (1972) aumentando la altura del alza destinada a la

cámara de cría y colocando láminas de triplex perforadas en la parte superior de la cámara de cría y en la inferior del alza de miel. Así mismo, los anteriores autores introdujeron modificaciones a uno de los modelos de Nogueira-Neto (1970) al colocar una canastilla de madera en la zona de almacenamiento de alimentos, para facilitar la extracción de la cosecha. Además, se aumentó el espacio destinado a la cámara de cría (Figura 12).

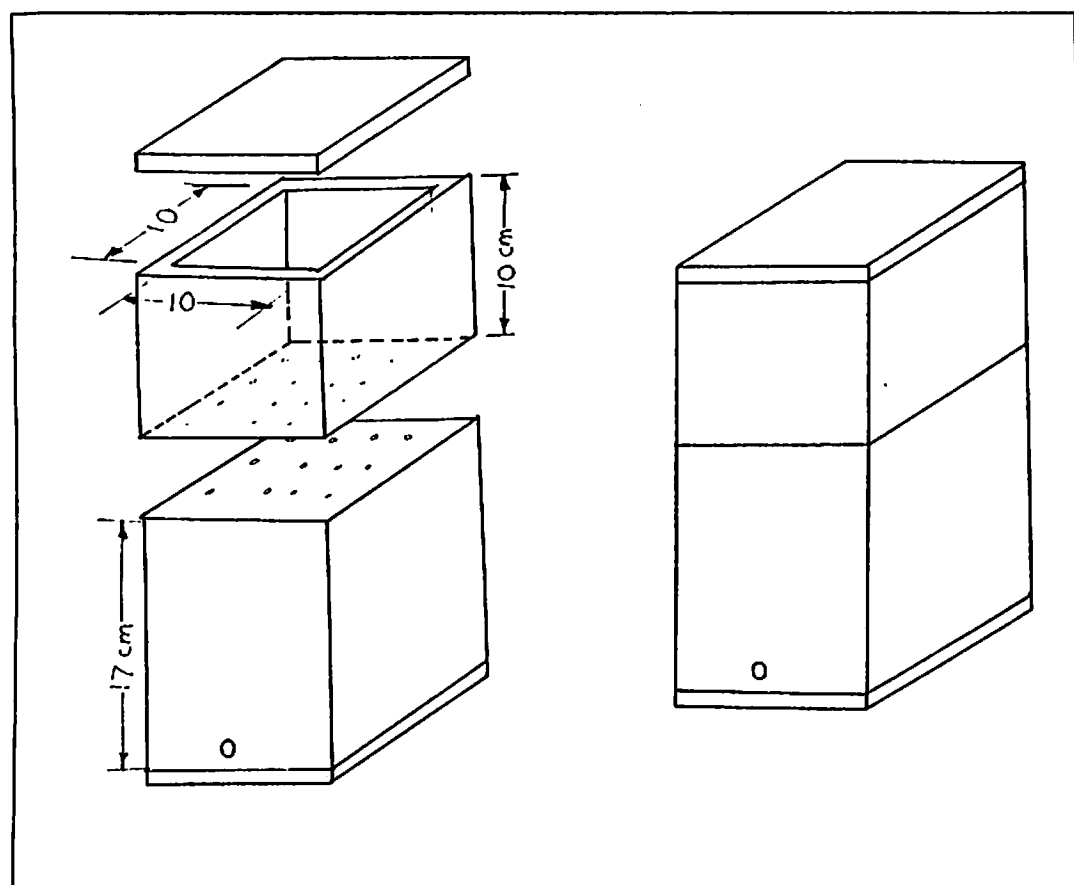


FIGURA 8.11. Colmena racional para *T. (T.) angustula*. Modelo Rivero-Oramas, modificada por Vergara & Villa (1981)

Utilizando la especie *T. (Tetragonisca) angustula*, «angelita», Vergara & Villa (1982) hicieron un análisis cuantitativo y cualitativo de las dos colmenas anteriores, donde se tuvieron en cuenta los siguientes aspectos: economía de materiales, facilidad de construcción y manejo, control de temperatura

interna de los nidos y desarrollo de los mismos. El tipo de colmena que presentó mejores resultados en la evaluación fue el modelo vertical de Rivero-Oramas, a pesar de tener algunos inconvenientes respecto a la extracción de miel, ya que no existe separación entre la zona de cría y la región de almacenamiento de alimentos. Es conveniente examinar y evaluar más detenidamente este modelo con las modificaciones introducidas por Vergara y Villa, puesto que al aumentar la altura de la cámara de cría se evitaría que los panales invadieran la zona de alimentación. Además la colocación de una rejilla separadora entre las dos zonas hace posible que la extracción de miel se haga sin perturbar la zona de cría.

La meliponicultura se viene practicando desde hace algunos años en países como Brasil, Bolivia, Venezuela, México, Costa Rica. En Colombia se conocen algunos apicultores, que ya sea como pasatiempo o con intenciones de obtener lucros, recogen y adaptan colonias de abejas sin aguijón a colmenas rústicas, provisionales, o colmenas racionales; generalmente la producción de miel es consumida casi totalmente a nivel familiar. Las colmenas rústicas utilizadas suelen ser troncos huecos de árboles, calabazos, canastos o cajones de madera de construcción muy burda, que generalmente cuelgan alrededor de sus viviendas. Colmenas provisionales son cajones de madera mejor construidos y con dimensiones variables, según la especie de abeja. El modelo más usado es tal vez el de Rivero-Oramas.

La miel de algunas especies particulares de meliponinos es muy apreciada, no solo por apicultores, sino por la población en general, debido a su sabor y supuestas propiedades terapéuticas. Ocurre así con las mieles de *T. (Tetragonisca) angustula* y *Melipona gr. fasciata* que son utilizadas para aliviar enfermedades de tipo bronquial, curación de hernias y heridas, cataratas y enfermedades de los ojos, entre otras. Para algunas especies, el hecho de que su miel posea excelentes cualidades y sabores les ha acarreado enormes perjuicios: *Melipona favosa* es una abeja que hasta hace algunos años se encontraba en abundancia en ciertas regiones de Colombia. Hoy en día es difícil hallar nidos silvestres por cuanto han sido objeto de saqueos en búsqueda de su miel. Los indígenas Wayu

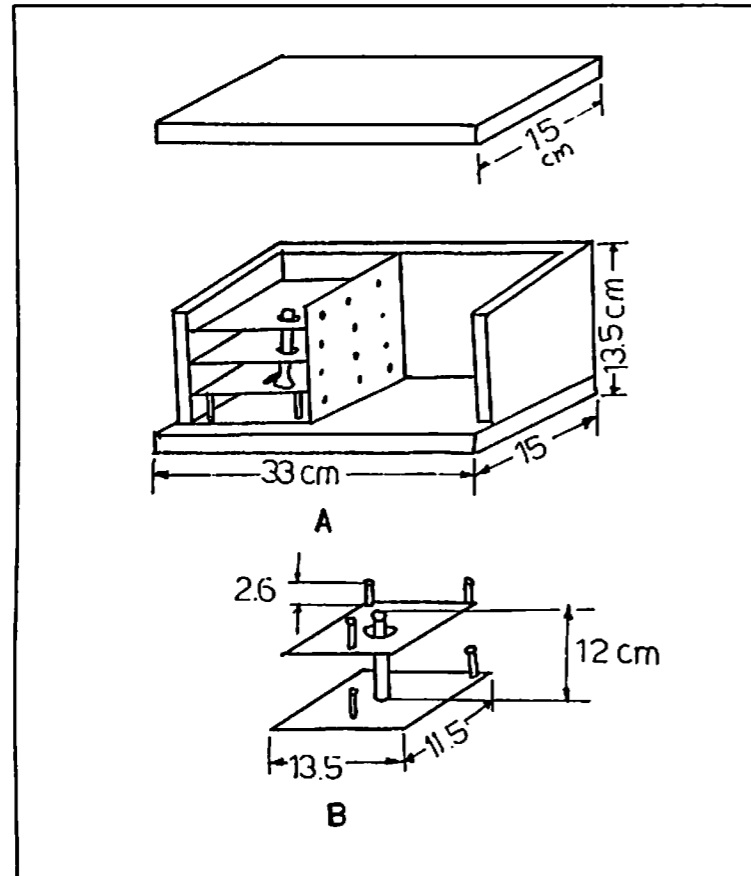


FIGURA 8.12. Colmena racional para *T. (T.) angustula*. Modelo Nogueira-Neto, modificada por Vergara & Villa (1981).

de la Guajira explotan este recurso pero en calidad de recolectores, sin proteger las abejas. En los Llanos orientales también se han podido observar prácticas similares que lo que hacen es dejar a las abejas desprotegidas y sujetas a la depredación por parte de otros animales.

Las especies de meliponinos más explotadas en Colombia son: *Trigona (Tetragonisca) angustula*, *Paratrigona anduzei*, *Trigona heideri*, *Nannotrigona mellaria*, *Melipona favosa*, *M. gr. fasciata*, *M. eburnea*, *M. rufiventris* y *M. interrupta*.

Es conveniente tener precaución en el consumo de los productos de abejas sin aguijón, puesto que no todas ellas

poseen los hábitos higiénicos observados para las especies anteriormente anotadas. Abejas de los grupos *Paratrigona*, *Partamona* y *Trigona*, frecuentemente visitan excrementos y restos animales en descomposición.

Son muy escasos los trabajos que sobre calidad de mieles de los meliponinos existen. Según Gonnet et al (1964) las mieles de los meliponinos difieren de aquella de *Apis mellifera* en que tienen un elevado porcentaje de humedad, ausencia de amilasa y una mayor acidez. A pesar de esto, las mieles de los meliponinos se conservan en buenas condiciones durante largo tiempo. Además, se les atribuye un alto poder bactericida, ya que no se fermentan fácilmente, lo cual sería de esperar debido a su alta humedad. En la Tabla IX pueden observarse algunas características fisico-químicas de mieles de meliponinos, comparadas con miel de *Apis mellifera*.

A pesar de que la miel de los meliponinos es apreciada por mucha gente, y llega a alcanzar precios mayores que la miel de *Apis mellifera*, su producción nunca alcanzará los niveles comerciales de la abeja de miel. El tamaño de los depósitos de alimento, así como su número, hace que rara vez se alcancen más de uno o dos kilogramos por colmena. Siendo así, la meliponicultura se desarrollaría como una industria muy pequeña, con producción limitada de miel. También, se pueden aprovechar otros productos como la cera, de propiedades diferentes de la de *Apis* (Nogueira-Neto, 1970), resinas y propóleos, utilizados por los campesinos en el tratamiento de diversos tipos de dolencias (Cepeda et al., 1985).

La información que hay acerca de la cantidad de miel producida por meliponinos y el número de colmenas trabajadas es muy escasa. En Colombia no se tiene mucha información al respecto. En Panamá, Roubik estima que hay entre 100000 y 200000 colonias de abejas sin aguijón que producen una cosecha de miel por año, mientras que en Costa Rica Arce(1994) ha contabilizado 227 colonias pertenecientes a 82 apicultores. Las dos especies más usadas son *Melipona beecheii* y *Trigona angustula*, las cuales producen 2,5 y 0.44 litros de miel por nido, respectivamente. Imperatriz-Fonseca(1994) cree

que en el Brasil ya ha aumentado la producción a 8 litros por nido.

Pero el principal papel que juegan las abejas sin aguijón es el de ser polinizadores efectivos de un buen número de plantas tropicales: su explotación debería ser dirigida a implementar programas de polinización en cultivos que así lo requieran, con la ventaja de que son abejas carentes de aguijón. Para que esto se pueda hacer efectivo, es necesario realizar estudios detallados sobre los diferentes aspectos de la biología de los meliponinos y su relación con las plantas con el fin de escoger convenientemente las especies que van a ser utilizadas con estos propósitos.

Como ya se mencionó, el bosque húmedo tropical es el hábitat preferido de las abejas sin aguijón, y a pesar de que dentro de ésta y otras zonas de vida donde se encuentran, hay áreas protegidas de las actividades culturales humanas, algunas especies han desaparecido o están en peligro de extinguirse (Parra, 1986). La deforestación, el uso de pesticidas, la presencia de la abeja africanizada y la explotación irracional de colmenas, ha contribuido a su disminución. Según anota Parra (1984) para la región del Valle del Cauca, las especies de *Melipona* y *Trigona heideri* son muy buscadas para la explotación de miel, la cual se hace en forma bastante rústica, y pone en peligro la sobrevivencia de las especies. *T. (Tetragonisca) angustula*, *Nannotrigona mellaria*, *N. testaceicornis* y *Melipona fasciata*, son explotadas en forma menos violenta; existen meliponarios en los que algunas de estas especies son albergadas en cajones racionales adaptados a su tamaño y a la estructura del nido.

COMUNICACIÓN

Al igual que en su forma de construir, aparecen muchas variaciones en su comportamiento social. Esto motivó a algunos investigadores (Kerr, 1959; Lindauer y Kerr, 1960) a buscar en esta sociedad tan variada los escalones previos de la comunicación entre ellas.

- Cómo llegaron las abejas de miel a construir un «idioma» tan preciso y claro? Las abejas sin aguijón representan el origen del lenguaje de las abejas. Cuando estos insectos encuentran una buena fuente de alimento avisan a sus compañeras en la forma más sencilla: a su regreso a la colmena, la pecoreadora se muestra muy excitada, corriendo y empujando a otras abejas que estén sin hacer nada; de pronto, la primera abeja sale por la entrada del nido haciendo marcados movimientos de vibración. Vuelve luego a la colmena para llevarse un grupo y enseñarle el camino. El perfume de las flores impregnado en el cuerpo de la abeja que descubrió la fuente, les sirve como guía para buscar el sitio deseado. No hay una referencia de dirección ni distancia de su objetivo y por tanto buscan el olor prometido, sin tener un rumbo fijo.

Otras especies de *Trigona* ya han dado un paso más avanzado respecto a la forma de comunicarse con sus compañeras: la descubridora de una fuente de alimento avisa corriendo por la colmena de un lado para otro y emitiendo sonidos entrecortados: —ha encontrado alimento!— Las abejas que la observan salen de su nido y revolotean delante de éste en espera de que la primera pecoreadora regrese nuevamente. Cuando lo hace, viene dejando marcado el camino, mediante pequeñas señales olorosas que desprende de su glándula mandibular y deposita encima de hierbas, piedras, ramas. De esta forma dirige al grupo que la espera, por el camino marcado hacia la fuente de alimento. Este es el motivo por el cual las abejas sin aguijón no llegan una por una, como ocurre en *Apis*, sino en un grupo compacto.

Kerr y Rocha (1988) verificaron que en *Melipona rufiventris* y en *Melipona compressipes* también se presenta este mismo sistema de hacer marcas olorosas, además de «orinar» en la ruta marcada. Este último comportamiento se observó especialmente a *M. compressipes*, aunque los autores no lograron verificar si hace parte de la cadena de información. La distancia entre marca y marca, sobre un mismo trayecto es muy corta (2 a 7 mts) . Este hecho puede estar relacionado con la capacidad de dispersión de la especie, ya que un río no muy ancho puede ser transformado en un factor de aislamiento.

Tabla 9
CARACTERÍSTICAS FISICOQUÍMICAS DE LAS MIELES DE ALGUNAS ESPECIES DE ABEJAS.

Características	<i>Melipona compressipes*</i> (conservada 2 años)	<i>Scaptotrigona postica*</i>	<i>Melipona quadri- fasciata*</i>	<i>Apis mellifera*</i>	<i>Trigona angustula</i> °
Humedad	22.30%	26.50%	41.90%	15.90%	27.40%
pH	3.65	3.4	3.35	3.65	4.2
Invertasa (en mgr. de sacarosa)	//	24.5	27.5	5.9	//
Amilasa (en ml. de almidón)	0	0	0	39.8	//

* Gonnet et al, 1964
 ° Iwana, 1977

Camargo (en Kerr y Rocha, 1988) ha hecho notar la enorme variabilidad que existe en *M. rufiventris* donde hay varias subespecies. Kerr y Rocha creen que tal subespeciación pueda ser debida al mayor grado de aislamiento que este sistema de información ocasiona.

En las abejas del género *Melipona* se da otro paso más avanzado: el primer intento de describir el lugar hacia el cual deben ir a buscar el alimento. Al igual que las abejas del género *Trigona*, las obreras de *Melipona* zumban a su regreso al nido, pero con unas ciertas frecuencias bien definidas, interrumpidas entre sí por pequeñas pausas. Cuanto más largo es el camino que hay que recorrer a la fuente de alimento, el sonido se hace mas largo. Por ejemplo, un sonido de medio segundo de duración indicará una fuente muy próxima a la colmena, mientras que un sonido de 1.5 segundos será indicativo de una distancia de aproximadamente 700 m. Kerr y Esch (1965), verificaron que tanto en *Melipona* como en *Apis*, los sonidos juegan un papel muy importante en la comunicación de distancia, pero solamente *Apis* tiene un sistema propio para indicar dirección, que es mediante danzas. *Apis* posee, pues, el sistema más avanzado de comunicación, ya que está en capacidad de informar sobre distancia, dirección e intensidad de una fuente alimenticia.

**DIFERENCIAS ENTRE ABEJAS
 DEL GÉNERO MELIPONA, Y OTROS MELIPONINOS**

Las abejas del género *Melipona* presentan un aspecto robusto, con alas relativamente cortas, que no sobrepasan la longitud del cuerpo. Poseen un pterostigma delgado y generalmente más de 9 hámulos por ala.

Las abejas de los géneros restantes son de cuerpo esbelto, con alas que sobrepasan el ápice del abdomen. Poseen un pterostigma bien desarrollado y generalmente de 5 a 7 hámulos por ala. En *Lestrimelitta*, las tibias posteriores de las obreras no tienen corbícula ya que no transportan polen de la forma convencional, sino que lo hacen en el papo o estómago de miel,

mientras que las obreras de *Trigona* presentan corbícula bien definida.

En general, podemos establecer algunas diferencias respecto a la estructura del nido y a su biología reproductiva. En la Tabla X se anotan tales diferencias.

DIFERENCIAS ENTRE MELIPONINOS Y ABEJAS DEL GENERO APIS

A pesar de pertenecer a la misma familia a la que pertenece *Apis mellifera* y presentar comportamiento eusocial, las abejas sin aguijón tienen marcadas diferencias que hacen de ellas un grupo muy especial. Existen diferencias en cuanto a morfología, arquitectura de nidos, sistema defensivo, comunicación, hábitos de pecoreo, ciclo de desarrollo, proceso de oviposición, determinación de castas, sistemas de reproducción de colonias y otras más. Son, en algunos aspectos mucho menos evolucionadas que las abejas de miel (*A. mellifera*); no tienen una división de trabajo tan perfecta ni el esmerado cuidado que a la cría le proporcionan las obreras de *A. mellifera*. Aunque socialmente están mucho más desarrolladas que los abejorros, todavía se encuentran en un nivel inferior respecto a *Apis*. Por supuesto todas las especies de meliponinos no están en el mismo nivel evolutivo. Existen abejas cuyo tamaño no pasa de 2 mm. y que construyen celdas de cría desordenadamente, y de la misma forma y tamaño que los recipientes de almacenamiento de alimentos. Otras, en cambio, de mayor tamaño, construyen nidos muy elaborados, con muchos mecanismos que les brindan protección, celdas de cría hechas regular y ordenadamente y recipientes de alimento de forma y dimensiones especiales.

Una de las mayores diferencias entre las abejas del género *Apis* y las abejas sin aguijón es su comportamiento de oviposición. En *Apis* es rápido y sencillo. En los meliponinos es un evento muy especial, lleno de ritos y que produce una gran excitación en todas las abejas componentes del nido. En la Tabla XI se resumen las principales características que diferencian estos dos grupos de abejas.

Tabla 10
DIFERENCIAS ENTRE MELIPONA Y LOS GÉNEROS RESTANTES DE ABEJAS
SIN AGUIJÓN

Características	No-Melipona	Melipona
1. Morfología de las abejas	Abejas generalmente finas. Alas sobrepasan el ápice del abdomen	Abejas robustas. Alas no sobrepasan ápice del abdomen
2. Naturaleza del nido	Generalmente hecho de cerumen y barro	Normalmente hecho de resinas
3. Entrada al nido	Tubo de cera de diámetro y longitud variables	Generalmente orificio con estrias radiales en su superficie externa. Entradas aplanadas, de barro y con
4. Celdas reales	ornamentaciones Presentes. Mas grandes que las de los machos y obreras. Se localizan en periferia del panal	Ausentes. Las reinas se crían en celdas del mismo tamaño que machos y obreras
5. Tamaño de reinas vírgenes	Mas grandes que las obreras.	Mas pequeñas que obreras; tórax no difiere en ancho
6. Ovarios de reinas recién emergidas	Bien desarrollados	No desarrollados
7. Tasa de producción de reinas	Son relativamente raras	Se producen frecuentemente
8. Determinación de castas	Reina determinada por cantidad de alimento	Reina determinada genéticamente

Tabla 11
DIFERENCIA ENTRE MELIPONINOS Y ABEJAS DEL GÉNERO APIS

	Apis	Meliponini
1. Origen y distribución	Origen Asiático. Distribución Paleotropical, extendidas a todo el mundo	Origen Africano. Distribución: Trópicos del mundo
2. No. de especies	Pocas: 6 a 8	Muchas: 200 a 300 conocidas
3. Morfología	Mayor tamaño. cuerpo robusto (Excepción <i>Melipona fuigüinosa</i> y <i>M. interrupta</i> .)	Menor tamaño. Cuerpo fino.
4. Metamorfosis: duración	Glándulas de cera ventrales Mandíbulas biceladas, sin dientes. Alas con venación conspicua. Agujón completo y funcional. Periodo de huevo: 3 días.	Glándulas de cera dorsales Mandíbulas con 1 o mas dientes Alas con venación reducida. Agujón atrofiado, no funcional Aproximadamente 6 días de duración mayor de acuerdo con la especie: <i>T. angustula</i> : 33-40 días: 49 días
5. Nidificación	Obrera: 21 días Reina: 15 días En condiciones naturales hace nidos cubiertos o expuestos. No usa involucros ni batúmenes	Naturalmente hace nidos cubiertos, expuestos o semiexpuestos, rodeados por involucro o batumen.

Tabla 11 (continuación)

	Apis	Meliponini
6. Construcción	Artificialmente anida en colmenas hechas por el hombre	Artificialmente se aloja en cajas racionales, hechos según la especie.
	Utiliza cera pura en las celdas	Utiliza cerumen. Construye pocas celdas simultáneas o individualmente
	Construye muchas celdas simultáneamente, generalmente en sentido vertical.	La mayoría de las especies hacen panales horizontales
7. Oviposición	Sigue la secuencia construcción postura, alimentación progresiva, operculación (c-p-ap-o) Alimentación progresiva con duración de 5 a 6 días. La operculación se da cuando la larva ha terminado su alimentación, 5 ó 6 días después de la postura.	Secuencia: construcción, alimentación masiva, postura, operculación (c-am-p-o). Alimentación masiva con duración de 1 a 3 minutos. La operculación ocurre inmediatamente después de la postura
	Obreras no ponen huevos en presencia de la reina.	Obreras ponen huevos en presencia de la reina.

Tabla 11 (continuación)

	Apis	Meliponini
	La reina no come huevos de obrera Proceso sencillo y sin mayor excitación.	La reina come huevos de obrera Proceso muy complicado y en medio de una gran excitación, tanto de las obreras como de la reina.
	La reina realiza entre 1500 a 2000 posturas diarias	La reina realiza entre 80 a 150 posturas diarias
8. Comportamiento defensivo	Ataque individual pasando a masivo y con utilización de agujijón para inyección de veneno	Ataque masivo. Uso de muchos mecanismos defensivos. Emisión de secreciones caústicas (<i>Oxytrigona</i>). No tienen agujijón
9. Rango de vuelo	3000 a 5000 mts a la redonda	Según tamaño: 300 a 2000 mts.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Antonio Villa, Carlos Vergara, Enrique Moreno, Wilson Devia y Olga Cepeda por su colaboración en las etapas iniciales del estudio de los meliponinos colombianos; al Dr. Charles D. Michener por sus comentarios y sugerencias; a la Universidad Nacional de Colombia y a Colciencias, agradezco su colaboración logística y financiera.

BIBLIOGRAFÍA

ARCE, H., 1994, Stingless beekeeping in Costa Rica: technical and cultural aspects, *Pegone* 2, p. 6-8.

AYALA, R., T.L. GRISWOLD & S.H. BULLOCK, 1992, The native bees of México, en: T.P. RAMAMOORTHY, R. BYE, A. LOT, Y J. FA. Biological diversity of México: Origins and distribution. (pp.179-226). New York, Oxford, Oxford University Press.

BAUMGARTNER, D. L. & D. W. ROUBIK, 1989, Ecology of necrophilous and filth-gathering stingless bees (Apidae, Meliponinae) of Peru, *J. of Kansas Entomol. Soc.*, 62:11-22.

CAMARGO, C.A., 1979, Sex determination in bees, XI. Production of diploid males and sex determination in *Melipona quadrifasciata*. *J. of Apic. Res.* 18(2): 77-84.

CAMARGO, J.M.F., 1970, Ninhos e Biología de algumas especies de Meliponideos da Região de Porto Velho, Território de Rondônia, Brasil. *Rev. Biol. Trop.* 16: 207-239.

_____, 1972, Manual de Apicultura.

_____, 1980, O grupo *Partamona* (*Partamona*) *testaea* (Klug): suas espécies, distribuição e diferenciação geográfica. *Acta Amazônica* (Suplemento), 10(4):1-175.

_____, & J.S. MOURE, 1983, *Trichotrigona*, um novo gênero de meliponinae (Hymenoptera, Apidae), do Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 13: 421-429.

_____, & P. MENEZES, 1992, Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae (Hymenoptera:Apidae): a mini-review. *Apidologie* 23(6):509-522.

CEPEDA, O., E. FRANCO & G. NATES- PARRA, 1985, Estudio preliminar de las abejas (Apoidea) en una zona del parque Nacional Natural Las Orquídeas (Antioquia). Informe presentado al Inderena.

CUNHA, R. A., 1991, Revisão da Taxonomia de algumas meliponinae por métodos fenéticos (Hym.:Apidae). *Naturalia* 16:33-53.

- GONNET, M., P. LAVIE & P. NOGUEIRA-NETO, 1964, Etude de quelques caractéristiques des miels récoltés par certains méliponines brésiliens. C. R. Séances Acad. Sci. Sér. D. Sci. Nat. 258: 3107-3109.
- JANZEN, D., 1971, Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants, *Science* 171: 203-205.
- KELNER-PILLAULT, S., 1970, Une melipone de L'ambre balte (Hym:Apidae) *Ann. Soc. Ent. Pr. (N.S?)* 6:437-441.
- KERR, W. E., 1959, Bionomy of meliponids. VI. Aspects of food gathering and processing in some stingless bees. In *Food Gatherin in Hmenoptera*, Symp. Entomol. Soc. Am.
- _____, 1972, Effect of low temperature on male meiosis in *Melipona marginata*. *J. of Apic. Res.* 11:95-99.
- _____, & C. DA COSTA-CRUZ, 1961, Funções diferentes tomadas pela glândula mandibular na evolução das abelhas em geral e em *Trigona (Oxytrigona) tataira* em especial. *Rev. Brasil. Biol.* 21: 1-6.
- _____, & V. MAULE, 1964, Geographic distributions of the stingless bees and its implications, *J.N.Y. Entomol. Soc.* 72: 2-18.
- _____, & Z. V. DA SILVEIRA, 1972, Karyotype evolution in bees and corresponding taxonomic implications. *Evolution* 26: 197-202.
- _____, J. F. PISANI & D. AILY, 1967, Aplicação de principios modernos a sistemática do género *Melipona* Illiger, com a divisão en dos subgeneros. *Papeis Avulsos Zool. S. Paulo*, 20:135-145.
- LIEVANO, A. & R. OSPINA, 1984, Contribución al conocimiento de los abejorros sociales de Cundinamarca (*Bombus* Latreille) (Hymenoptera Apidae), Tesis Biología, Universidad Nacional de Colombia.
- LINDAUER, M. & W. E. KERR, 1960, Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* 41: 29-41, 65-71
- MCDADE, L. A., AND S. KINSMAN, 1980, The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34: 944-958.
- MICHENER, C. D., 1944, Comparative external morphology, phylogeny and a clasification of the bees. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* , 82: 151-326.
- _____, 1962, An interesting method of pollen collectin by bees from flowers with tubular anthers. *Rev. Biol. Trop.* 10: 167-175.
- _____, 1972, Direct food transferring behavior in bees. *J. Kansas Entomol. Soc.* 45: 373-376.
- _____, 1974, *The Social Behavior of the bees*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 404 pp.

- _____, 1990, Classification of the Apidae (Hymenoptera). *The Univ. of Kansas Science Bull.* 54(4): 75-164.
- MORALES, R. L. M. S., C. CRUZ-LANDIM Y F. H. CAETANO, 1972, Poliploidy in cells of the midgut of larval *Melipona quadrifasciata anthidioides*. *Homenagem a W. E. Kerr. Fac. Fil. Cienc. e Let. de Rio Claro*: 237-249.
- MORENO, E. & W. DEVIA, 1982, Origen botánico de la miel y el pólen almacenados por las abejas *Apis mellifera*, *Melipona eburnea* y *Trigona (Tetragonisca) angustula* en Arbeláez, Cundinamarca. Tesis, Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- MOURE, J. S., 1942, Abelhas de Salobra. *Papeis Avulsos Zool.*, S. Paulo 2(21): 291-321.
- _____, 1950, Contribuição para o conhecimento das espécies Brasileiras de *Hypotrigona* Cockerell. *Dusenía*, 1: 241-260.
- _____, 1953, *Nogueirapis*, no grupo de Trigónini da região Neotropical. *Ciencia e Cultura*, 5: 247-249.
- _____, 1975, Nota sobre las especies de *Melipona* descritas por Lepeletier em 1836. *Rev. Brasil. Biol.* 35: 615-623.
- _____, & W. E. KERR, 1950, Sugestões para a modificação da sistemática do género *Melipona*. *Dusenía* 1:105-129.
- _____, 1951, Notas sobre Meliponinae. *Dusenía*, 2: 25-70.
- _____, 1961, A preliminary supra-specific classification of the Old World meliponine bees. *Studia Entomol.*, 4: 181-242.
- _____, 1971, Descrição de uma nova especie de *Tetragona* do Brasil Central. *Bol. Univ. Fed. Paraná, Zool.* 4: 47-50.
- _____, 1989, *Camargoia*, um novo genero neotropical de Meliponinae (Hymenoptera:Apoidea). *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, Ser. Zool.*, 5(1):71-78.
- _____, 1989, «*Sakagamilla affabra*» a new genus and new species of Meliponinae from Rondonia (Brazil). *Rev. Brasil. de Zool.* 6(4):681-684.
- NATES-PARRA, G., 1983, Abejas de Colombia. I. Lista preliminar de algunas especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera:Apidae: Meliponinae). *Rev. Biol. Trop.* 31(1): 155-158.
- _____, 1985, Contribución al estudio de la Biología, Comportamiento y Genética de las abejas de los Géneros *Apis*, *Meliponay Trigona*, en el Departamento de Cundinamarca. Informe Final Colciencias.
- _____, 1990, Abejas de Colombia. III. Clave para Géneros y subgéneros de meliponinae (Hymenoptera: Apidae). *Acta Biológica Colombiana* 2(6): 115-128.
- _____, y D. ROUBIK, 1990, Sympatry among subspecies of *Melipona favosa* in Colombia and taxonomic revision. *J. Kansas Entomol. soc.* 63(1): 200-203.

- _____, & O.I. CEPEDA, 1983, Comportamiento defensivo en algunas especies de Meliponinos colombianos (Hymenoptera: Meliponinae) Bol. Dpto. Biol. Universidad Nacional de Colombia 1(5):65-82.
- _____, A. VILLA Y C. VERGARA, 1989, Ciclo de desarrollo de *Trigona (Tetragonisca) angustula*, Lat. 1811 (Hymenoptera: Trigonini). Acta Biol. Colombiana 1(5): 91-98.
- NOGUEIRA-NETO, P., 1970b, A criação de abelhas indígenas sem ferrão. Chacaras e Quintais, Sao Paulo.
- ORTIZ, E. & G. J. ARANGO, 1985, Descripción de nidos de abejas de la subfamilia Meliponinae (Hymenoptera: Apidae) en cinco municipios del suroeste antioqueño. Tesis, Biología, Universidad de Antioquia.
- PARRA, G., 1990, Bionomía de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) del Occidente Colombiano. Cespadesia 57/58:77-116.
- _____, 1991, Distribución de las abejas sin aguijón (Meliponinae-Apidae) en el Departamento del Valle del Cauca, Cespadesia 18(61): 9-22.
- _____, 1984, Censo parcial de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) del Occidente Colombiano. Cespadesia 13(4): 277-290.
- PATINO, V. M., Historia de la actividad agropecuaria en America Equinoccial. Historia Agropecuaria, Cap. 12: 171-175.
- RVEIRO-ORAMAS, R., 1972, Abejas criollas sin aguijón. Monte Avila Editores. Caracas. 110 pgs.
- ROIG-ALSINA, A. Y CH. MICHENER, 1993. Studies of the Phylogeny and classification of Long-Tongued Bees (Hymenoptera:Apoidea). The Univ. of Kansas Science Bull. 55(4): 123-162.
- ROUBIK, D., 1982a, Obligate necrophagy in a social bee. Science 217: 1059-1060.
- _____, 1983a, Nest and colony characteristic of stingless bees from Panamá. J. Kansas Entomol. Soc. 56: 327-355.
- _____, 1992, Stingless bees: A guide to Panamian and Mesoamerican species and their nests (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). En QUINTERO, D & A. AIELLO, Insect of Panamá: 495-524. Oxford University Press.
- _____, B.H. Smith y R. G. Carlson. 1987, Formic acid in caustic cephalic secretion of stingless bee *Oxytrigona*. Jour. Chem. Ecol. 13: 1079-1086.
- _____, 1989, Ecology and Natural History of Tropical Bees. 514 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- SAKAGAMI, S. F., 1966, Techniques for the observation of behavior and social organization of the stingless bees by using a special hive. Papeis avulsos de Zoologia, Secretaria de Agricultura, Sao Paulo, Brasil, 19:151-162.
- _____, & CH. D. MICHENER, 1987, Tribes of Xylocopinae and origin of the Apidae. Ann. Entomol. Soc. Amer. 80:439-450.
- _____, & Y. ONIKI, 1963, Behavior studies of the stingless bee, with special reference to the oviposition process. I. *Melipona compressipes manaoensis* Schwarz. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (VI Zool.) 15: 300-318.
- _____, Y S.YAMANE, 1984, Oviposition behavior and related Knows of the Taiwanese Stingless bee *Trigona (Lepidotrigona) ventralis hoozana*. J. Ethol.5: 17-27.
- _____, 1982, STINGLESS BEES. H. R. HERMANN. Eds. Social Insects. Vol. 3. Academic Press, New York.
- _____, D. ROUBIK Y R. ZUCCHI, 1993, Ethology of the robber stingless bee, *Lesrimelitta limao* (Hymenoptera: Apidae). Sociobiology 21(2): 237-277
- _____, D. BEIG & Y. AKAHIRA, 1964, Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. III. Appearance of laying workers in an orphan colony of *Partamona (Partamona) testacea testacea* (Klug). Jap. J. Ecol. 14: 50-57.
- _____, M. J. MONTENEGRO, Y W. E. KERR, 1965, Behavior studies of the stingless bee, with special reference to the oviposition process. VI. *Melipona quadrfasciata anthidioides* Lepeletier. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (VI, Zool.) 15:578-607.
- _____, & T. INOUE, 1990, Oviposition behavior of two Sumatran stingless bees, *Trigona (Tetragonula) laeviceps* and *T.(T.) fuscobalteata*. In SAKAGAMI, S.F, R. OHGUSHI & D. ROUBIK (Eds). Natural history of Social wasp and bees in Equatorial Sumatra. pp. 201-217. Hokkaido Univ, Press, Sapporo.
- _____, & R. ZUCCHI, 1963, Oviposition process in stingless bee *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille. Stud. Entomol. (Rio Janeiro) 6: 497-510.
- _____, 1974, Oviposition behavior of two dwarf stingless bees *Hypotrigona (Leurotrigona) muelleri* and *Hypotrigona (Trigonisca) duckei* with notes on the temporal articulation of the oviposition process in stingless bees. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool. 19:361-421.
- SALT, G., 1929, A contribution to the ethology of the Meliponinae. Trnas Entomol. Soc. London. 77:431-470.
- SCHWARZ, H. F., 1932, The genus *Melipona*. The types genus of the Meliponidae or stingless bees. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 63: 231-460.
- _____, 1938, The stingless bees (Meliponidae) of British Guiana and some related forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 74: 437-508.

- _____, 1939b, A substitute name of *Patera* Schwarz. Entomol New. 50:23.
- _____, 1948, Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 90:1-546.
- SOMMEIJER, M., 1993, Editorial. Pegone 1:1-2.
- THORP, R. W. y J. R. ESTES, 1975, Intrafloral behavior of bees on flowers of *Cassia fasciculata*. J. Kan. Entomol. soc. 48:175-184.
- VERGARA, C., A. VILLA & G. NATES-PARRA, 1987, Nidificación de meliponinos en la región central de Colombia. Rev. Biol. Trop. 34(2): 181-184.
- _____, 1981, Algunos aspectos de la biología y comportamiento de *Trigona (Tetragonisca) angustula* Latreille. 1811 (Hymenoptera: Apidae). Tesis, Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- VERGARA, C. & O. PINTO, 1981, Primer registro para Colombia de Abejas sin aguijón encontradas a más de dos mil metros de altura (Hymenoptera: Apidae) Lozania 35:1-3.
- WILLE, A., 1959, A new fossil stingless bee (meliponini) from the amber of Chiapas (México). Jour. Paleont. 33: 849-852.
- _____, 1964, Notes on a primitive stingless bee *Trigona (Nogueirapis) mirandula*. Rev. biol. Trop. 12: 117-151.
- _____, 1979b, Phylogeny and relationships among the genera and subgenera of the stingless bees (Meliponinae) of the world. Rev. Biol. Trop. 27: 241-277.
- _____, 1983 a, Biology of the stingless bees. Ann. Rev. Entomol. 28: 41-64.
- _____, y CH. D. MICHENER, 1973, The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 21 (Suple.) 1-278.
- _____, & E. OROZCO, 1975, Observations on the founding of a new colony bee *Trigona cupira* (Hymenoptera: Apidae) in Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 22: 253-287.
- _____, 1963, Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. Rev. Biol. Trop. 11:205-210.
- YOUNG, A. M., 1983, Nectar and pollen robbing of *Thumbergia grandiflora* by *Trigona* bees in Costa Rica. Biotrópica 15(1):78-80.
- ZEUNER, F. E., & F. J. MANING, 1976, A monographs of fossil bees. Bull. Brithis Mus. Nat. Hist. (Geol), 27: 149-268.

Capítulo IX AVISPAS SOCIALES DE COLOMBIA (HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLISTINAE)

WILLIAM A. CUBILLOS

CARLOS E. SARMIENTO M.

Tesis Maestría en Biología-Sistemática Animal, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá. A. A. 77038 y A. A. 52656 Santafé de Bogotá respectivamente.

RESUMEN

SE HACE un compendio de las características generales de las avispas sociales presentes en el país, incluyendo hábitos y morfología básica, según trabajos recientes. Se propone una clave genérica ilustrada. A modo de ficha zoológica se presenta la información de cada género con sus caracteres diagnósticos, distribución, comportamiento, estructura nidal. Se hace un análisis preliminar sobre la distribución geográfica, definiendo una regionalización para Colombia y Suramérica. La distribución de algunas subespecies se presenta como llamado a la revisión de tales taxa.

ABSTRACT

A review of the general characteristics of the social wasps in the country is including life cycle, habits and basic morphology

after early revisional papers. An illustrated key is proposed. As a zoological sketch of each genus, diagnostic characters, geographical distribution, life cycle, behavior and nest structure is presented. A preliminar analysis of distributional data of the group is made proposing a regionalization for Colombia. The distribution of some subspecies is presented as a primer to review such taxa.

Palabras Clave: Polistinae, Avispas sociales, Colombia, Distribución, Clave ilustrada.

INTRODUCCIÓN

Los himenópteros son insectos interesantes debido a su gran diversidad y abundancia por lo que, en no pocas ocasiones, juegan un papel central dentro de los ecosistemas. Es así, como las avispas sociales constituyen un grupo de gran utilidad para estudios ecológicos, zoogeográficos (Willink, 1988), sobre evolución del comportamiento social (West-Eberhard, 1978) y evolución del grupo (Evans, 1977; Carpenter, 1993). A pesar de estas cualidades y la gran diversidad que tiene el grupo en nuestro país, son escasos los estudios que se han realizado, ya que frecuentemente, quien comienza a estudiarlo, se encuentra con la no despreciable dificultad para acopiar información comprehensiva que lo lleve a: reconocer los especialistas del grupo que puedan colaborarle, aprender las metodologías más empleadas en el área y detectar los problemas cruciales del grupo. A modo de ejemplo, vemos cómo los registros geográficos del grupo, en el continente, llegan hasta Panamá y reaparecen en Ecuador y Perú como si existiera un «Triángulo de las Bermudas» en la esquina norte suramericana.

Sin la pretensión de resolver completamente los problemas anteriormente planteados, sí queremos dar algunas bases con este escrito con el fin de: 1 Generar un marco de referencia para el trabajo con avispas sociales a nivel genérico mediante las fichas zoológicas y la clave ilustrada. 2 Presentar un análisis preliminar de la distribución geográfica del grupo a nivel

subregional. 3 Destacar su importancia. 4 Presentar un listado preliminar de las especies con su distribución por regiones.

UBICACIÓN TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD

Según Carpenter (1991), la familia Vespidae comprende en la actualidad seis subfamilias en las que incluye las antiguas Masaridae, Eumenidae y Vespidae (Tabla 1) y, además plantea una propuesta filogenética para los géneros de Polistinae. La mayor parte de las cerca de 4000 especies conocidas son solitarias; el comportamiento eusocial se restringe a las subfamilias Stenogastrinae, Vespinae y Polistinae: esta última, con aproximadamente 800 especies en 29 géneros, es de distribución cosmopolita aunque se concentra en el neotrópico, y se construye en la única subfamilia eusocial de la región (Van der Vecht & Carpenter, 1990). El mismo Carpenter (1993) subdivide la subfamilia en cuatro tribus: Polistini (Cosmopolita), Ropalidiini (Australia, África y Asia oriental), Mischocyttarini y Epiponini (Neotropicales). Colombia tiene registradas 216 especies y 23 subespecies distribuidas en 21 géneros con lo que se acerca al 27 % del total de avispas sociales conocidas (Sarmiento 1994a). El grupo es más frecuente en las tierras bajas, aunque hay registros hasta los 3700 m.

GENERALIDADES DE SU BIOLOGÍA

Las avispas sociales se caracterizan por la construcción de nidos con pulpa masticada de vegetales, con múltiples celdas verticales dispuestas en uno o más panales cubiertos con una o varias láminas del mismo «papel», barro ó sin ella. En el fondo de las celdas se disponen los huevos o en algunos casos depósitos de miel. El inmaduro es alimentado periódicamente por los adultos con miel e insectos malaxados, en especial larvas de lepidópteros, coleópteros y adultos de termitas. Al terminar su desarrollo, la larva construye una cubierta u opérculo con secreciones glandulares.

Tabla 1.
ARREGLO TAXONÓMICO DE LA FAMILIA VESPIDAE
(CARPENTER, 1993)

Familia	Subfamilia	Tribu	Géneros
Vespidae	Euparagiinae		
	Masarinae		
	Eumeninae		
	Stenogastrinae		
	Vespinae		
	Polistinae	Polistini	<i>Polistes</i>
		Ropalidiini	<i>Ropalidia</i> , <i>Parapolybia</i> , <i>Polybioides</i> , <i>Belonogaster</i>
		Mischocyttarini	<i>Mischocyttarus</i>
		Epiponini	<i>Agelaia</i> , <i>Angiopolybia</i> , <i>Pseudopolybia</i> , <i>Apoica</i> , <i>Leipomeles</i> , <i>Marimbonda</i> , <i>Parachartergus</i> , <i>Epipona</i> , <i>Chartergellus</i> , <i>Chartergus</i> , <i>Nectarinella</i> , <i>Polybia</i> , <i>Protonectarina</i> , <i>Synoeca</i> , <i>Protopolybia</i> , <i>Synoecoides</i> , <i>Charterginus</i> , <i>Occipitalia</i> , <i>Brachygastra</i> , <i>Metapolybia</i> , <i>Asteloeca</i> , <i>Clypearia</i> .

Jeanne (1980) agrupa en dos categorías las avispas sociales del neotrópico según la dinámica de la colonia:

I. La fundadoras individuales : El nido es iniciado por una o varias reinas sin la presencia de obreras. La dominación reproductiva se basa en el nivel de agresividad. Las colonias no sobrepasan los 400 individuos y son de corta duración. El nido está constituido por un sólo panal descubierto sujeto al sustrato por uno o más delgados pedúnculos o pies. A este grupo pertenecen los géneros *Polistes* y *Mischocyttarus*.

II. Las formadoras de enjambre : El nido es iniciado por un enjambre de obreras que acompañan a una o varias reinas. Las colonias llegan a tener hasta 20.000 adultos y hay registros de permanencia de hasta 16 años. El nido consta de uno o más panales cubiertos con estructuras muy elaboradas. A este grupo pertenecen la gran mayoría de géneros de Epiponini.

Por su condición de depredadores de un amplio espectro de artrópodos, se los ha considerado desde hace unos 60 años, buenos candidatos en el control biológico de plagas, aunque es muy reducida la investigación básica que se realiza en este aspecto. Gobbi & Machado 1985; 1986; Machado, et al., 1987 en el Brasil, y Hunt et al., 1987 en Costa Rica, han efectuado algunos estudios preliminares sobre hábitos depredadores, densidad y constancia poblacional, tipo de presas y volumen estimado, y las cifras que han encontrado son bastante atractivas: entre el 30 y el 76 % de las presas capturadas son larvas de lepidópteros, en su mayoría plagas de cultivos. Una colonia puede permanecer con un número de adultos relativamente constante durante varios años, habiendo estimativos que oscilan entre las 12.000 y 80.000 presas al año por colonia; basados en las anteriores cifras, su papel en el control de las poblaciones de insectos dentro de los bosques debe ser bastante importante.

Tal situación podría explicar además los frecuentes casos de mimetismos que se observan y que se han citado en la bibliografía desde hace bastante tiempo (Richards, 1978); en ellos podemos ver miméticos de los grupos de insectos más diversos aprovechando la abundancia de individuos y la «fama» de la picadura de las avispas; son comunes himenópteros de las familias Ichneumonidae, Halictidae, Pompilidae, Sphecidae

y véspidos solitarios de la subfamilia Eumeninae; dípteros de las familias Syrphidae y Asilidae y Lepidópteros de la familia Ctenuchidae entre otros. *Agelaia multipicta* por ejemplo, una especie asociada a los bosques de roble desde los 2000 m. de altitud en el Santuario de Iguaque (Boyacá), presenta al menos doce especies de insectos que la imitan con mucha fidelidad desde el punto de vista morfológico y etológico, doblando las alas como un véspido o colocando en vuelo sus patas delanteras a modo de antenas en el caso de sírfidos (Sarmiento, 1994b). También los mimetismos ocurren entre avispas sociales de manera que la protección es mutua y el costo por aprendizaje de los depredadores se reparte entre las poblaciones de las especies implicadas; la lista es bastante larga e involucra más de 25 especies en por lo menos tres patrones de coloración: el patrón negro con pequeñas bandas amarillas en la parte final de cada segmento del abdomen y manchas del mismo color en el tórax, que se observa en varias especies pequeñas (hasta 12mm) de los géneros *Polybia*, *Metapolybia* y *Protopolybia*; el patrón cuerpo y alas negros con tonalidades azul iridiscente, que se aprecia en los géneros *Polistes* y *Synoeca* y el patrón cuerpo predominantemente amarillo con tonalidades amarillo quemado o café claro dispuestas a modo de bandas en el abdomen y como manchas en el tórax, con las alas frecuentemente de color ambarino, este caso se observa en los géneros *Agelaia* y *Polybia*. Es de destacar que en el género *Mischocyttarus* se encuentran muchas especies miméticas de estos patrones, quizás debido a su poca agresividad y al bajo número de individuos por colonia.

Sin embargo, la existencia en el interior del nido de cientos o miles de larvas indefensas y ocasionales depósitos de néctar, hacen de éstos, presas muy atractivas a pesar de los agujonazos. Es larga la lista de reconocidos predadores de nidos de avispas sociales, entre los que podemos mencionar reptiles, murciélagos del género *Phylloderma* (Jeanne, 1970a), aves (Windsor, 1976) y hormigas legionarias como *Eciton burchelli* (O'donnell & Jeanne, 1990) que generan asociaciones entre nidos de avispas sociales (Windsor, 1972). Además las avispas

forrajeadoras son presa de arañas de la familia Thomisidae, y dípteros Asilidae entre otros.

Las hormigas legionarias son al parecer los principales depredadores de los nidos de avispas, al punto que éstas han desarrollado varias estrategias defensivas como: cubrir el pedúnculo del nido con sustancias repelentes, construir nidos de difícil acceso (Jeanne, 1975), anidar en árboles cuyas ramas centrales, ruta de acceso para las hormigas, estén ocupadas por hormigueros de *Azteca* spp. o *Allomerus* spp que rechazan vigorosamente las avanzadas de las legionarias (Jeanne, 1979a; Herre et al. 1986) o anidar en sitios poco visitados por estas hormigas depredadoras; también se ha encontrado que la «sensibilidad» de los adultos se incrementa conforme aumenta el número de larvas en la colonia, de suerte que es más vigorosa la defensa de un nido con muchos inmaturos que uno con pocos.

Cabe anotar que son frecuentes los casos de parasitismo por Stresiptera en adultos así como varias especies de polillas (Tineidae) que se alimentan de las estructuras nidales e incluso de sus inmaturos, llegando a destruir una colonia en poco tiempo (Jeanne, 1979b).

Como está ocurriendo con muchas especies, es preocupante la reducción de sus áreas de distribución a causa de la tala de bosques nativos y de la persecución que sufren por quienes no han aprendido a convivir con las normas que tiene un hábitat tan particular como el tropical, sino que, a toda costa, buscan imponer una dinámica que puede significar la propia desaparición. No son pocos los casos de campesinos y comunidades indígenas que conviven muy cerca de los avisperos y no han tenido el menor problema a pesar de lo que pueda decir nuestro miedo. Así mismo, quien haya leído algún trabajo sobre el comportamiento de estas avispas, ve cómo el investigador ha estado mucho tiempo muy cerca de los nidos, llegando a destaparlos sin sufrir picaduras. Es el desconocimiento el que genera el miedo, y éste, sólo puede generar reacciones agresivas contra lo desconocido (Sarmiento, 1994c).

MORFOLOGÍA

Al no haber sistematización y claridad en la terminología creada por los diversos autores, el estudio morfológico de un grupo se torna bastante difícil; por ésto, y para facilitar tanto el uso de la clave genérica que aquí se propone, como la clave de Richards 1978, a la que deberá acudir quien se interese por este grupo, presentamos un modelo híbrido entre atlas y glosario en el que seguimos los amplios y recientes trabajos revisionales en el orden de Goulet & Huber (1993) y Harris (1979) indicando sólo las partes más usadas. Para las larvas, Stehr (1987) en su libro «Immature insects» tiene todo un capítulo dedicado a los himenópteros que puede ser muy útil como texto introductorio. A continuación aparece una lista de estructuras y términos muy empleados en véspidos e ilustraciones esquemáticas de un adulto.

Alveolado : Con cavidades angulares, profundas y regulares separadas por divisiones delgadas. Equipado con celdas o alvéolos.

Areolado : Dividido en espacios irregulares y pequeños.

Cámara espiracular: Protuberancia, en ocasiones notoria, situada bajo la tégula.

Carena pronotal: Quilla presente en la parte antero-superior del pronoto que en algunos casos va hasta la parte inferior del mismo formando una placa protectora de la unión cabeza-tórax.

Carenado : Quillado, que tiene quillas o carenas, con una o varias acanaladuras delgadas pero usualmente pocas dispuestas longitudinalmente.

Crenado : Que tiene el margen uniformemente dispuesto con dientes redondos.

Crenulado : Que tiene el margen finamente dispuesto con dientes redondos.

Esculturación : Marcas o patrones de inversiones o elevaciones sobre una superficie.

Espiráculo alar : Orificio presente bajo la tégula.

Fóvea pronotal : Hueco en la parte antero-inferior del pronoto a veces con una protuberancia.

Mesepisterno : Área antero-superior de la mesopleura definida por la sutura mesopleural.

Músculo propodeal : Músculo visible desde la parte superior del cuerpo que va desde el propodeo hasta el primer segmento abdominal.

Orificio propodeal (hendidura propodeal): De este espacio sale el músculo propodeal.

Prominente : Elevado o generado por encima de la superficie. Conspicuo por posición.

Propleura : Tergito presente en la parte anterolateral de la para anterior.

Protuberancia : Cualquier abultamiento por encima de la superficie.

Rugoso : Arrugado o plegado.

Ruguloso : Detalladamente rugoso o finamente plegado.

Reticulado : En forma de red o como enmallado.

Tégula : Placa en la parte lateral de donde salen las alas.

Tubérculo espiracular : Protuberancia en la parte anterior del espiráculo alar.

Valvas propodeales : Pequeñas placas que se encuentran a los lados del orificio propodeal.

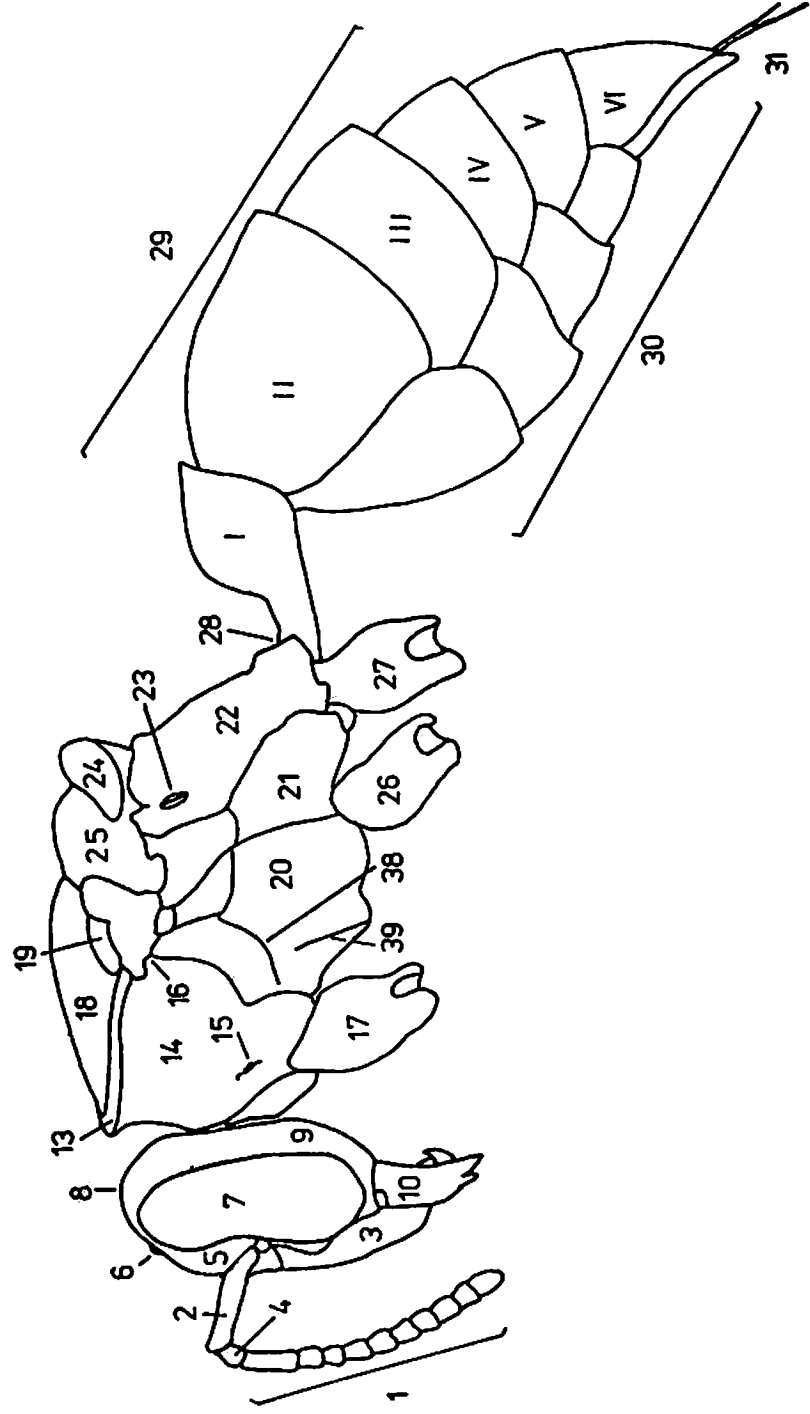


FIGURA 9.1.A. Vista lateral de un Hymenoptero adulto. (Ver convenciones en la figura 16)

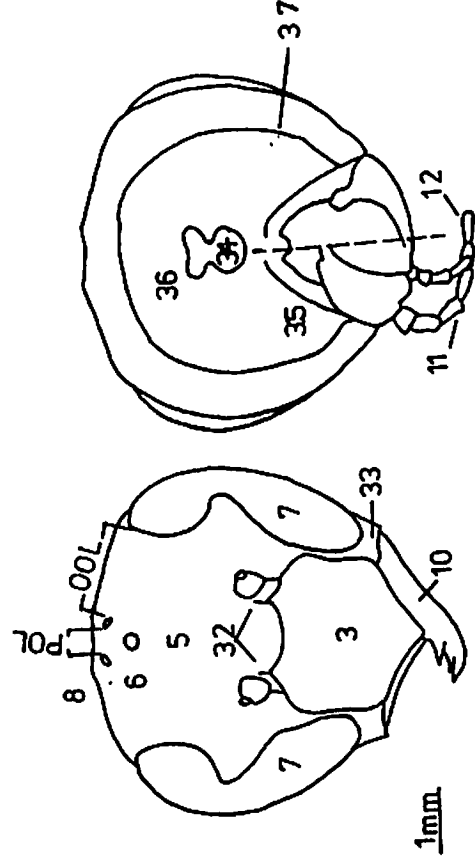


FIGURA 9.1.B. Vista anterior y posterior de la cabeza de un heminoptero adulto

- | | | | |
|-----------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------------------------|
| 1. Flagelo antenal. | 2. Escapo. | 3. Clipeo. | 4. Pedicelo. |
| 5. Frente. | 6. Ocelos. | 7. Ojo. | 8. Vertex. |
| 9. Gena. | 10. Mandíbula. | 11. Palpo maxilar. | 12. Palpo labial. |
| 13. Carena pronotal. | 14. Pronoto (proepisterno). | 15. Fóvea pronotal. | 16. Cámara espiracular |
| 17. Coxa anterior. | 18. Mesoescuto. | 19. Tégula. | 20. Mesopleura (mesepisterno) |
| 21. Metapleura. | 22. Propodeo. | 23. Espiráculo propodeal. | 24. Metanoto. |
| 25. Escutelo. | 26. Coxa media. | 27. Coxa posterior. | 28. Orificio propodeal. |
| 29. Tergos. | 30. Esternos. | 31. Agujón | 32. Suturas subantenaes. |
| 33. Espacio malar. | 34. Foramen magnum. | 35. Post-gena. | 36. Occipucio. |
| 37. Carena occipital. | 38. Sutura mesopleural. | 39. Sutura epicnemial. | |

POL = longitud entre ocelos posteriores

OOL = longitud entre el ocelo posterior y el ojo.

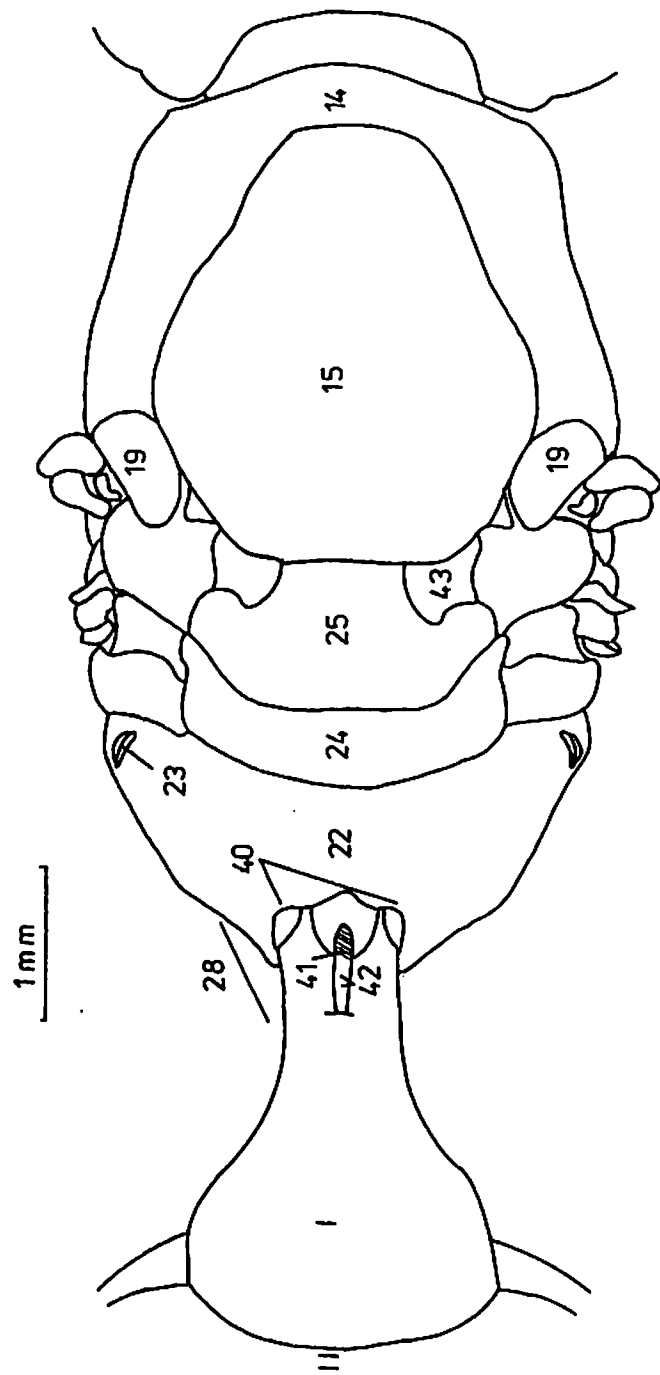


FIGURA 9.2. Vista superior

40. Valvas propodeales. 41. Fisura muscular.

42. Músculo propodeal.

43. Axila.

La siguiente clave es una modificación e integración de las claves de Bequaert, 1944a, Richards, 1978 y Snelling, 1981, que pretende resaltar, a nuestro juicio, los caracteres más claros para la diferenciación de los géneros de Polistinae neotropicales. Es por esto que los géneros se encontrarán en un orden que no es el usual, ya que éste obedecerá a la rapidez con que pueden ser determinados según lo conspicuo de sus caracteres.

Las ilustraciones sin sombreado fueron tomadas de los anteriores autores, pues a pesar de registrarse en la literatura la presencia de estos taxa en el país, no se tuvo acceso a tales ejemplares; las demás ilustraciones fueron realizadas por Edgar Palacio y Carlos Sarmiento.

CLAVE PARA LOS GÉNEROS DE LA SUBFAMILIA POLISTINAE PRESENTES EN COLOMBIA

1a. Segmentos tercero y cuarto de los tarsos medio y posterior claramente asimétricos (Fig.1); regularmente el primer tergito gastral es un peciolo alargado.....
 *Mischocyttarus* de Saussure

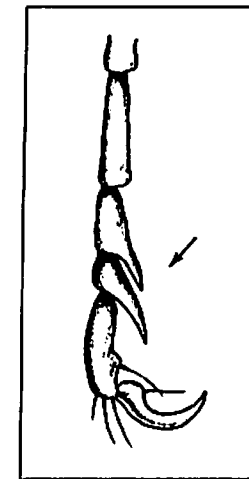
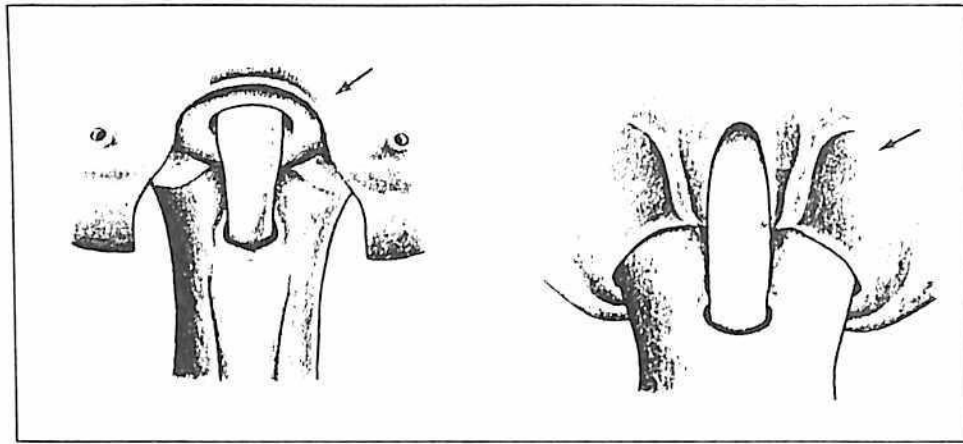


FIGURA 1. Tarso *Mischocyttarus* sp.



FIGURAS 2-3. Orificios propodeales *Synoeca surinama* y *Polybia chrysothorax*.

1b. Segmentos tercero y cuarto de los tarsos medio y posterior, simétricos; primer segmento del gáster, a menudo, corto y robusto..... 2

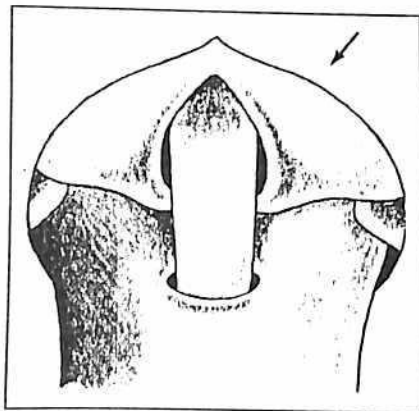


FIGURA 4. Orificio propodeal *Agelaia* sp.

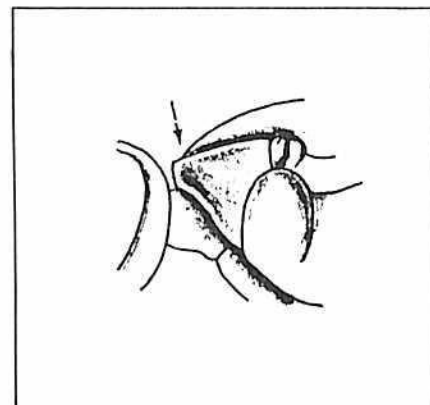


FIGURA 5. Carena pronotal *Agelaia* sp.

2a. Orificio propodeal redondeado, no más de dos veces más largo que ancho (Figs. 2-4); carena pronotal usualmente ausente o reducida (Fig. 5) 3

2b. Orificio propodeal estrecho, en forma de hendidura, tres o más veces más largo que ancho (Fig. 6); carena pronotal notoria, casi hasta su ángulo inferior (Fig. 7) **Polistes** Latreille

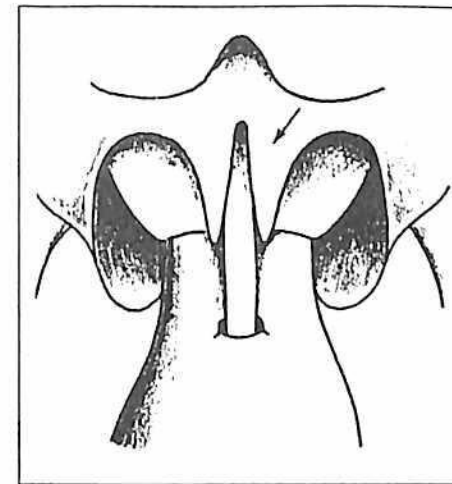


FIGURA 6. Orificio propodeal *Polistes aterrimus*.

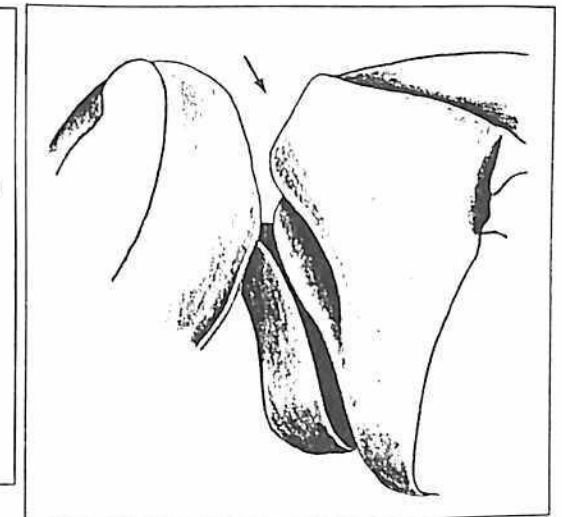


FIGURA 7. Carena pronotal *Polistes aterrimus*.

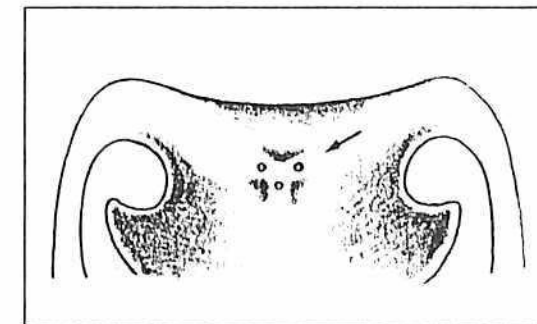
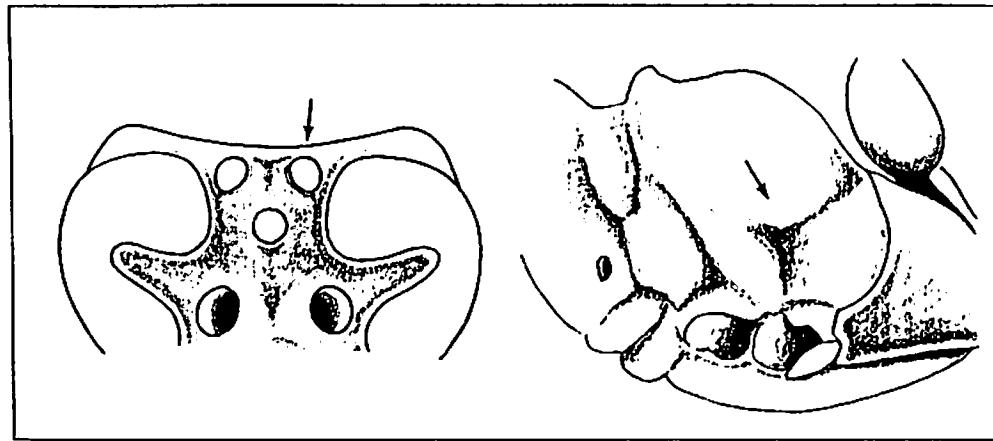


FIGURA 8. Ocelos *Synoeca septentrionalis*



FIGURAS 9-10. Ocelos y mesepisterno de *Apoica* sp

3a. Ocelos normales o ligeramente dilatados; ancho máximo del ocelo anterior mucho menor que el diámetro basal del flagelo (Fig. 8); mesepisterno dividido o no; especies diurnas 4

3b. Ocelos ensanchados: el ancho máximo del ocelo anterior casi igual al diámetro basal del flagelo (Fig. 9); mesepisterno dividido (Fig. 10); especies nocturnas. ... *Apoica* Lepeletier

4a. . En perfil, escutelo y metanoto formando una única inclinación o convexidad; escutelo nunca elevado y proyectado sobre el metanoto; metasoma a menudo peciolado 5

4b. En perfil, escutelo prominente con dos superficies y proyectándose sobre el metanoto (Fig. 11), primer segmento metasomal corto y estrecho pero no en forma de copa *Brachygastra* Perty

5a. Margen posterior del metanoto recto o ligeramente convexo (Fig. 12) 6

5b. Margen posterior del metanoto prolongado hacia el área medio-basal del propodeo en forma de lóbulo o ángulo agudo (Fig. 13) *Protopolybia* Ducke

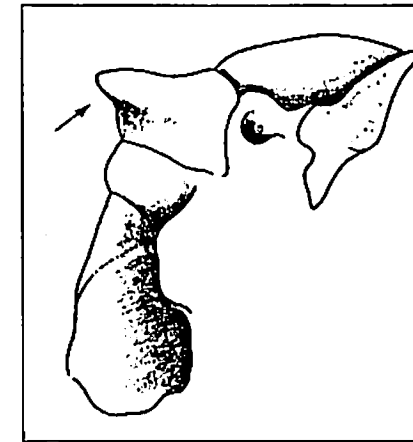


FIGURA 11. Escutelo *Brachygastra* sp.

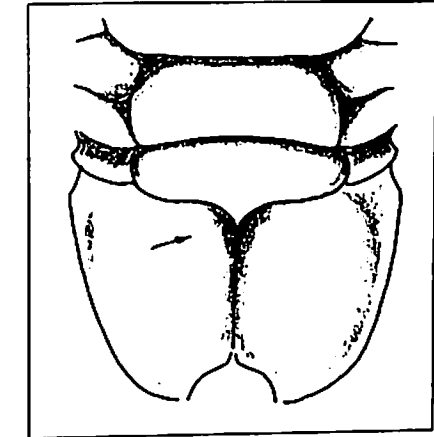


FIGURA 12. Metanoto *Polybia* sp.

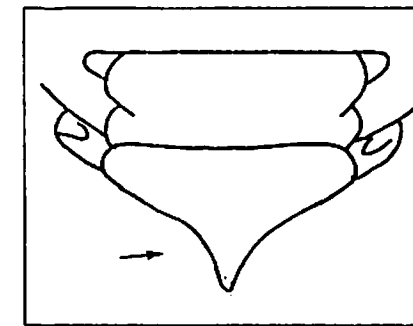


FIGURA 13. Metanoto *Protopolybia* sp.

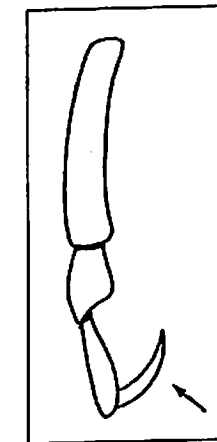


FIGURA 14. Palpo labial.

6a. Palpo labial con una seta preapical gruesa, erecta y curva (Fig. 14) y con tres o cuatro segmentos; clipeo al menos tan ancho como largo, ápice más o menos desarrollado en la parte media. 7

6b. Palpo labial siempre con cuatro segmentos y sin la seta preapical; clipeo a menudo más largo que ancho. 11

7a. Palpo maxilar con seis segmentos; palpo labial con tres o cuatro segmentos; primer segmento metasomal o del abdomen, algunas veces, más reducido que el segundo y rara vez en forma de copa..... 8

7b. Palpo maxilar con cinco segmentos; palpo labial con tres segmentos 9

8a. Palpo labial con cuatro segmentos
..... *Pseudopolybia* de Saussure

8b. Palpo labial con tres segmentos
..... *Parachartergus* R. von Ihering

9a. Especies con esculturaciones; fovea pronotal notoria o al menos profunda, ala posterior con la primer vena cubital mucho más corta que la cubito-anal; occipucio y gena sin margen 10

9b. Especie lisa y brillante, no esculturada; fovea pronotal atrofiada o ausente; primer segmento metasomal estrecho, en forma de copa (Fig. 15) *Leipomeles* Möbius

10a. POL:OOL en relación 1:3; carena pronotal muy separada de la fovea; protuberancia enfrente de la fovea, aguda y baja; metanoto con superficie dorsal estrecha (Fig. 16); espiráculo del propodeo estrecho, cuatro veces más ancho que alto ..
..... *Chartergellus* Bequaert

10b. POL:OOL en relación 1:2; carena pronotal generada cerca a la fovea, sin protuberancia; metanoto liso, vertical y sin superficie dorsal; espiráculo del propodeo ovalado, dos veces más ancho que alto. *Nectarinella* Bequaert

11a. Primer tergo abdominal sin la base en forma de copa; si lo es, es mucho más estrecho que el segundo segmento; gena, a menudo ancha; clipeo, con frecuencia, más ancho que largo y con un margen saledizo 12

11b. Primer tergo abdominal con una notoria copa basal y delgada, y el área apical más ancha haciendo parte del gáster restante; gena estrecha, en perfil menos de 1/2 más ancha que el ojo; clipeo más largo que ancho, margen apical casi recto (Fig. 17) *Charterginus* Fox

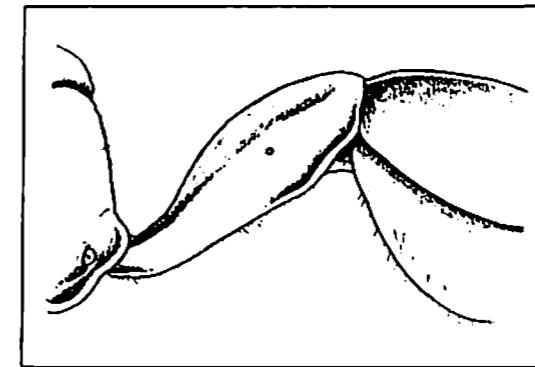


FIGURA 15. Primer segmento metasomal *Leipomeles* sp.

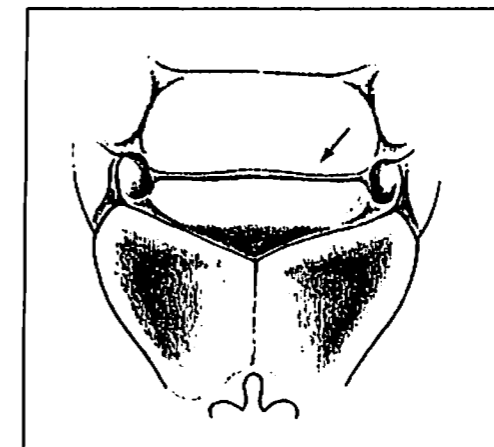
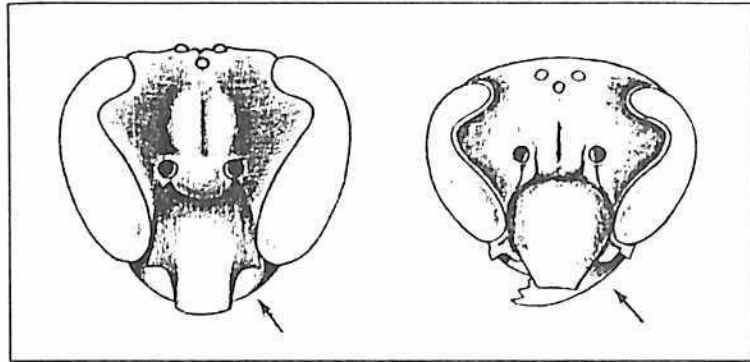


FIGURA 16. Metanoto *Chartergellus* sp



FIGURAS 17-18. Clípeos *Charterginus* sp. y *Synoecoides* sp.

12a. Clípeo más largo que ancho, margen apical casi recto (Fig. 18); gena muy estrecha (Fig. 19) 13

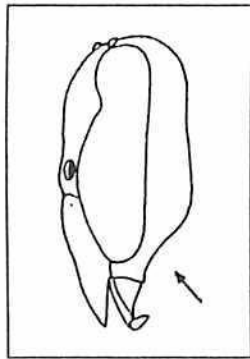


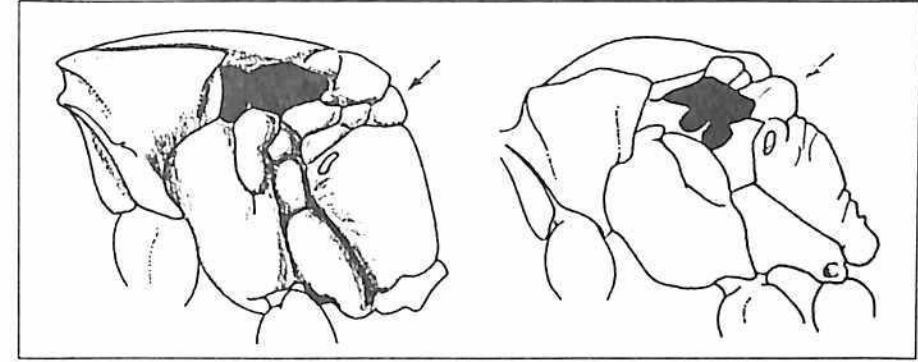
FIGURA 19. Gena *Clypearia* sp.

12b. Clípeo más ancho que largo, rara vez un poco más largo (como en algunos machos); margen apical más o menos desarrollado; gena normal 14

13a. ... Metasoma o abdomen subsésil; primer segmento no en forma de copa; dorso torácico aplanado; en perfil, metanoto completamente oblicuo (Fig. 20) ***Synoecoides*** Ducke

13b. Primer tergo abdominal en forma de copa; dorso torácico no aplanado; metanoto con el área basal estrecha y horizontal; el área posterior abruptamente vertical (Fig. 21) ***Clypearia*** de Saussure

14a. Pronoto sin fovea 15
14b. Pronoto con fovea notoria 19



FIGURAS 20-21. Metanoto *Synoecoides* sp. y *Clypearia* sp.

15a. Primer segmento abdominal en forma de copa, siempre más estrecho que los segmentos subsiguientes (Fig. 22); metanoto normal 16

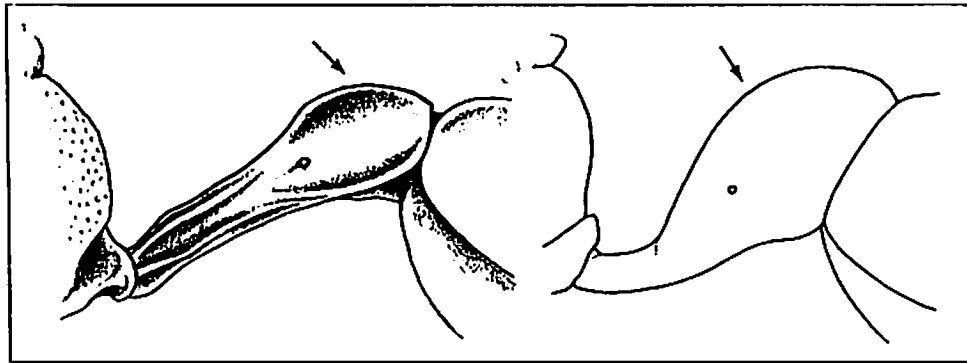
15b. Primer segmento abdominal no en forma de copa (Fig. 23); metanoto con el área basal estrecha, levemente tuberculado en la parte media y con la zona posterior abruptamente vertical (Fig. 24) ***Chartergus*** Lepeletier

16a. Orificio propodeal más ancho que largo; valvas anchas, muy curvas o triangulares; gena, en perfil, más ancha que el ojo; primer segmento abdominal aplanado dorsalmente en su parte anterior; insectos grandes y robustos 17

16b. Orificio propodeal más largo que ancho; valvas estrechas anteriormente y con la parte distal más ancha; gena, en perfil, más estrecha que el ojo; primer segmento abdominal muy aplanado; especies esbeltas. 18

17a. Ápice clipeal con dos pequeños dientes; en vista dorsal, primer segmento abdominal con los lados subparalelos, apenas más ancho en el ápice que en la base; aplanado en su parte superior; por lo menos los ángulos del propodeo con estrías notorias ***Epipona*** Latreille

17b. Clípeo sin dientes; en vista dorsal, primer segmento abdominal más ancho en el ápice que en la base; gáster cónico; usualmente la cabeza y el tórax color verde o azul metálico; propodeo sin carenas o estrías ***Synoeca*** de Saussure



FIGURAS 22-23. Primer tergo abdominal

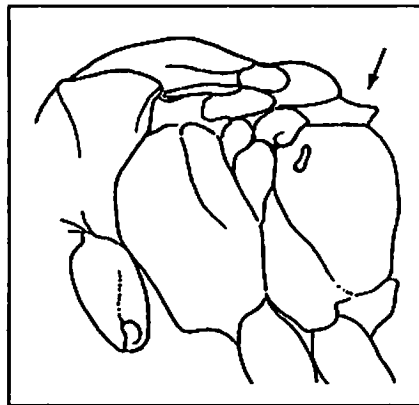
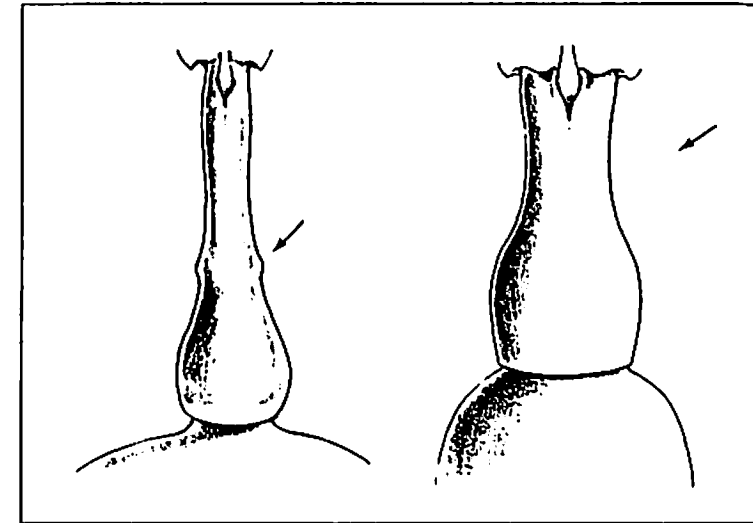


FIGURA 24. Metanoto *Epipona* sp y *Chartergus* sp.
Chartergus sp

18a. Primer segmento abdominal muy estrecho, casi tan largo como el tórax, tubérculo espiracular prominente (Fig. 25); margen lateral del proepisterno o pronoto con una estria crenada; ala posterior con la primer vena cubital 1/2 más larga que la vena cubito-anal ***Metapolybia*** Ducke

18b. Primer segmento abdominal mucho más corto y amplio (Fig. 26); tubérculos espiraculares no desarrollados; margen lateral del proepisterno sin estria crenada; ala posterior con la primer vena cubital 1/3 a 2/5 más larga que la vena cubito-anal..... ***Occipitalia*** Richards



FIGURAS 25-26. Primer segmento metasomal *Metapolybia* sp. y *Occipitalia* sp.

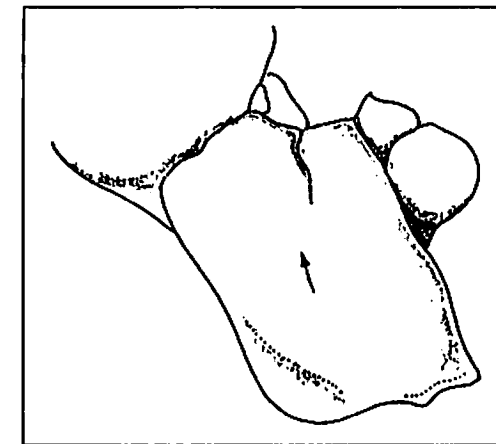
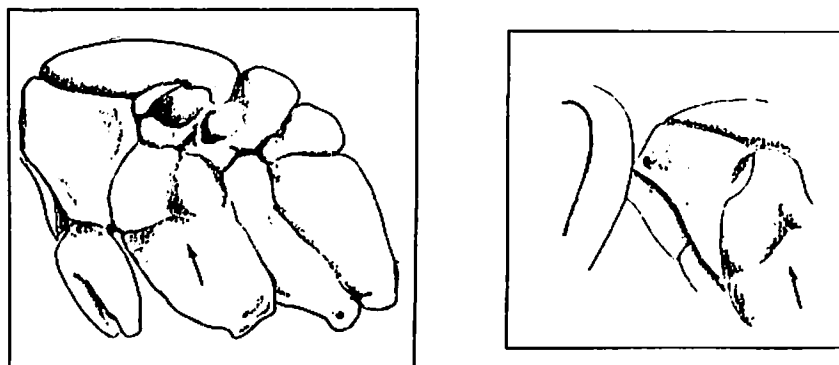


FIGURA 27. Mesepisterno *Polybia* sp

19a. Mesepisterno no dividido (Fig. 27)

.....*Polybia* Lepeletier

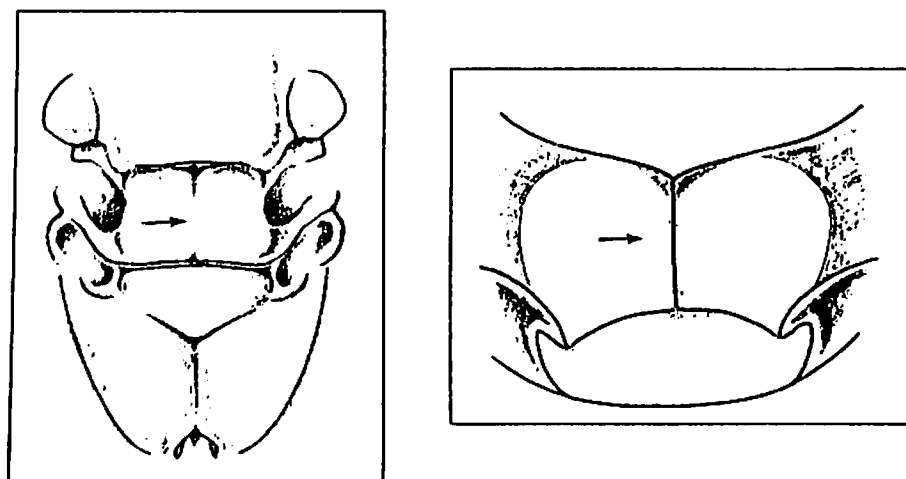
19b. Mesepisterno dividido por una sutura oblicua en dos placas, superior e inferior (Fig 28-29) 20



FIGURAS 28-29. Mesepisterno *Angiopolybia* sp y *Agelaia multipicta*

20a. Placa dorsal del mesepisterno más amplia de manera que la sutura sale de la parte anterior formando un ángulo de cerca de 90°; Mesoescuto con margen lateral interrumpido escutelo usualmente sin una línea central notoria (Fig. 30);

..... *Angiopolybia* Araujo



FIGURAS 30-31. Escutelo *Angiopolybia* sp y *Agelaia multipicta*

20b. Placa dorsal del mesepisterno mucho más estrecha y la sutura forma un ángulo con la parte anterior por debajo de los 60°; Escutelo con una línea central muy notoria, algunas veces superficial (Fig. 31); mesoescuto con un margen continuo desde atrás hasta la parte delantera de la tégula

..... *Agelaia* Lepeletier

BIOLOGÍA DE LOS GÉNEROS PRESENTES EN EL PAÍS

A continuación aparece, a modo de ficha zoológica, la información más destacada de cada género presente en el país:

GÉNERO AGELAIA LEPELETIER

Agelaia Lepeletier, 1836: 535. Especie-tipo: *Agelaia fuscicornis* Lepeletier, 1836 (= *Polistes testacea* Fabricius, 1804), por monotypia.

Stelopolybia Ducke, 1910: 517.

Gymnopolybia Ducke, 1914: 317, 327.

Nombres vulgares

Carnicera (Cundinamarca y Costa Atlántica): *A. hamiltoni*?; angelita (Caldas): *A. areata*?

Diagnosis

Mesepisterno dividido, con la placa dorsal más estrecha que la de *Angiopolybia*; escutelo con una línea central notoria.

Número de especies

Se conocen 21 especies y 16 en Colombia.



Distribución geográfica

América pero no alcanza a la parte sur de los Estados Unidos.

Distribución altitudinal

0-3200 m.

Hábitat

Bosques, sabanas.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado.

Construye nidos de formas variables, aunque los más comunes tienen varios panales pedunculados, dentro de cavidades como los troncos huecos de los árboles. En algunas especies los panales tienen forma de espiral (Richards, 1978). Los nidos generalmente son grandes y de forma ovoide (Jeanne, 1973; Wilson, 1971).

Aspectos generales

Se considera el género con el más alto desarrollo social en la subfamilia. En algunas especies hay diferencias morfológicas entre reinas y obreras, que son inusualmente marcadas para los Epiponini (Jeanne, 1973). Debido a su abundancia en los bosques tropicales constituyen elementos ecológicamente importantes (Wilson, 1971).

Dieta

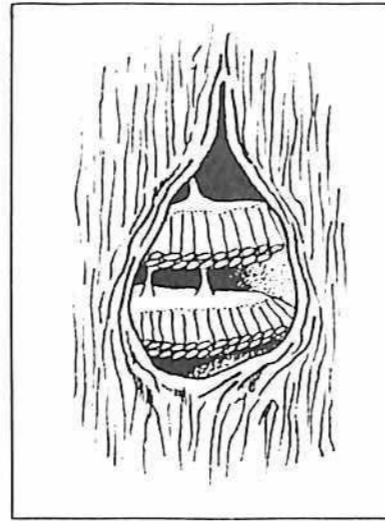
Termitas, hormigas aladas, larvas de Coleoptera y Lepidoptera.

Comportamiento defensivo

Hay diferencias marcadas en agresividad, se encuentran especies muy dóciles y otras bastante belicosas.

Trabajos revisionales

Richards (1978)

**GÉNERO ANGIOPOLYBIA ARAÚJO**

Angiopolybia Araújo, 1946: 169. Especie-tipo: *Rhopalidia pallens* Lepeletier, 1836, por designación original.

Diagnosis

Mesepisterno con una placa dorsal amplia y escutelo sin una línea central conspicua.

Número de especies

Se conocen cuatro especies; tres en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical, incluyendo el Caribe.

Distribución altitudinal

0-600 m.

Hábitat

Bosques.

Formación de colonias

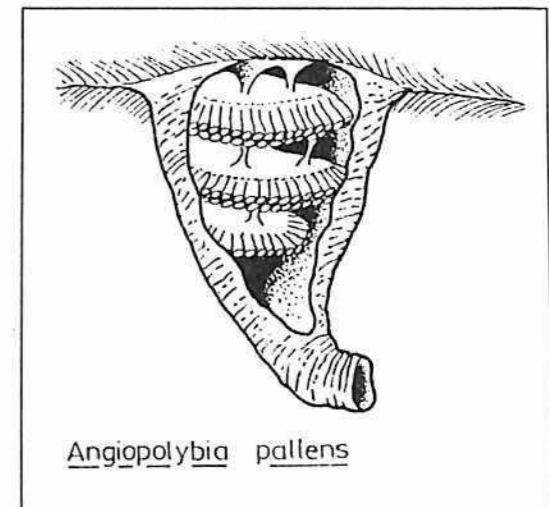
Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado. Los nidos constan de varios panales que cuelgan uno bajo el otro, rodeados por una cubierta independiente (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).



Angiopolybia pallens

GÉNERO APOICA LEPELETIER

Apoica Lepeletier, 1836: 536. Especie-tipo: *Apoica lineolata* Lepeletier, 1836 (= *Vespa pallida* Olivier, 1791), por designación posterior de Bequaert, 1943: 108.

Apoeca Schulz, 1912: 84. Enmienda no justificada.

Nombres vulgares

Culo de pato (Costa Atlántica).

Diagnosis

Ocelos ensanchados; avispas nocturnas.

Número de especies

Comprende ocho especies y seis se encuentran en Colombia.

Distribución geográfica

Neotrópico; México a Argentina.

Distribución altitudinal
0-1600 m.

Hábitat

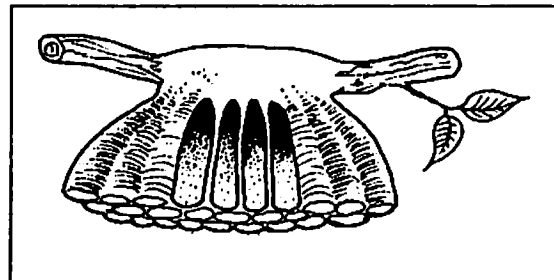
Bosques de galería; bosques primarios o secundarios.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado.



El nido consiste de un único panal abierto, circular en la mayoría de las especies; la superficie dorsal del panal está fusionada en una superficie subcónica lisa, como una cubierta rudimentaria (Richards, 1978).

Aspectos generales

Aunque no es exclusivamente nocturna, y defiende activamente el nido durante el día, evidentemente es más activa en la noche. En el día, las avispas se sitúan herméticamente apiñadas, lado a lado, cubriendo la totalidad del panal. Al parecer los machos vuelan en el enjambre, inusual en la reproducción de este género (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

GÉNERO BRACHYGASTRA PERTY

Brachygastra Perty, 1833: 145. Especie-tipo: *Brachygastra analis* Perty, 1833 (= *Polistes lecheguana* Latreille, 1824), por designación posterior de Bequaert, 1933: 89.

Nectarina Swainson & Shuckard, 1840: 183.

Melissaia Shuckard en White, 1841: 320.

Nectarinia de Saussure, 1854: 225.

Caba R. von Ihering, 1904: 103, 105.

Nombres vulgares

Botija (Costa Atlántica); *B. lecheguana*; quitacalzón (Antioquia).



Diagnosis

Escutelo prominente, con el abdomen en forma de «trompo» y con bandas amarillas en el margen posterior de los segmentos del gáster. Avispas pequeñas.

Número de especies

16 en total y diez en Colombia.

Distribución geográfica

Casi exclusivamente neo-tropical, con una especie presente en el sur de los Estados Unidos y dos en la región austral de Suramérica.

Distribución altitudinal

0-2400 m.

Hábitat

En bosques y sabanas.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Pragmocyttaro típico.

Hábitos de nidificación

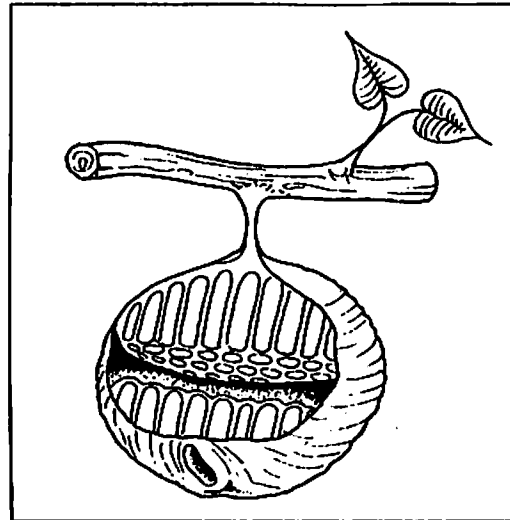
Los nidos pueden ser redondos, ubicados entre el follaje de los arbustos y en árboles. Algunas especies acumulan en las celdas de los nidos cantidades importantes de miel, lo que ha conducido al desarrollo de una explotación semi-comercial de estas avispas (Richards, 1978).

Comportamiento defensivo

Cuando son perturbadas salen en grandes cantidades, levantan el abdomen hasta asumir una posición casi vertical y lo hacen pulsar, mostrando el color amarillo brillante de la parte ventral del abdomen (West-Eberhard, 1975).

Trabajos revisionales

Naumann, 1968; Richards, 1978.

**GÉNERO CHARTERGELLUS BEQUAERT**

Chartergellus Bequaert, 1938: 106, 111 (como subgénero de *Parachartergus* R. von Ihering). Especie-tipo: *Vespa frontalis* Fabricius, 1804 (= *Chartergellus amazonicus* Richards, 1978, nombre de reemplazo para *Vespa frontalis* Fabricius, 1804, non Latreille, 1802), por designación original y monotipia.

Diagnosis

Quilla pronotal muy separada de la fóvea; metanoto con una superficie dorsal estrecha.

Número de especies

Siete especies en total y cuatro en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical.

Distribución altitudinal

No se tienen suficientes datos.

Hábitat

Bosques; zonas de borde (ecotonos).

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocyttaro modificado. Los nidos pueden tener varios panales paralelos adheridos al sustrato por pedúnculos laterales; la cubierta no entra en contacto con los panales (en una especie en gran parte reemplazada por hojas) (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).



GÉNERO *CHARTERGINUS* FOX

Charterginus Fox, 1898: 458. Especie-tipo: *Charterginus fulvus* Fox, 1898, por designación original.

Hypochartergus Zavattari, 1906: 6.

Diagnosis

Primer segmento metasomal con la base en forma de copa y el ápice ancho; clipeo más largo que ancho y con el margen apical recto.

Número de especies

Seis en total y tres en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical.

Distribución altitudinal

0-500 m.

Hábitat

Bosques.

Formación de colonias

Por enjambres.

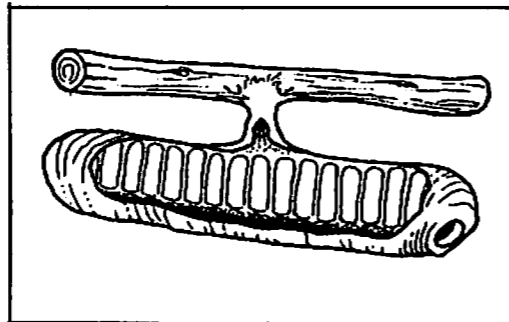
Tipo de nido

Stelocytitaro modificado.

Construye un único panal pedunculado, rodeado por una cubierta que puede tener forma de estrella (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

GÉNERO *CHARTERGUS* LEPELETIER

Chartergus Lepeletier, 1836: 542. Especie-tipo: *Vespa nidulans* Fabricius, 1793 (= *Vespa chartaria* Olivier, 1791), por designación posterior de Blanchard, 1840: 395.

Chartoteuchium Börner, 1919: 186.

Diagnosis

Primer segmento del metasoma no acopado; metanoto muy inclinado en su parte posterior.

Número de especies

Se conocen tres especies, encontrándose las tres en nuestro país.

Distribución geográfica

Suramérica.

Distribución altitudinal

Se tiene poca información.

Hábitat

Bosques.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

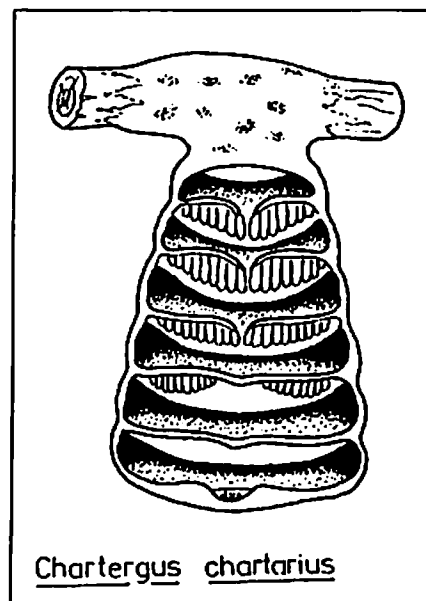
Tipo de nido

Phragmocytitaro.

El nido es rígido y construido con fibras vegetales entretrejadas; cilíndrico o ensanchado en su parte inferior y con la base cónica. La entrada se caracteriza por ser muy pequeña. Es muy similar al nido de *Epipona* (Richards, 1978).



Trabajos revisionales
Richards (1978).



GÉNERO CLYPEARIA DE SAUSSURE

Clypearia de Saussure, 1854: 165 (como subgénero de *Polybia* Lepeletier). Especie-tipo: *Polistes apicipennis* Spinola, 1851, por monotipia.

Clypearia: Ducke, 1905: 669.

Diagnosis

Primer segmento del metasoma acopado; metanoto con una zona basal dispuesta horizontalmente y una zona posterior notoriamente inclinada en forma vertical.



Número de especies

Consta de siete especies, dos en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical; Panamá a Bolivia.

Distribución altitudinal

0-350 m.

Hábitat

Varzea.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

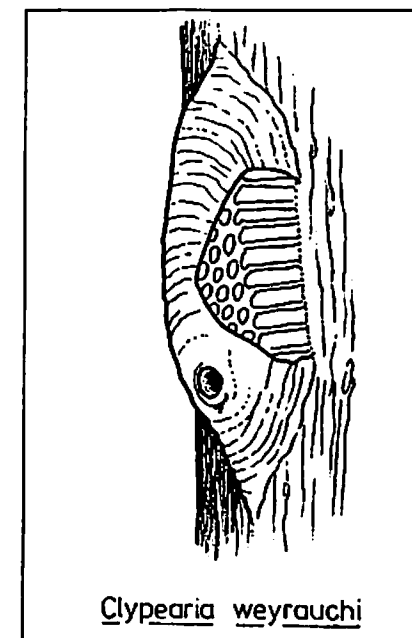
Tipo de nido

Astelocytaro.

Construye un solo panal de celdas, directamente sobre la superficie de un tronco o rama, y cubierto con un techo de una fila de celdas (Jeanne, 1979). El nido es parecido al de *Synoeca* aunque más plano (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).



GÉNERO EPIPONA LATREILLE

Epipona Latreille, 1802: 364. Especie-tipo: «*Epipona morio* = *Polistes morio* Fabricius = *Epipone tatus* Lepeletier» (= *Vespa tatus* Cuvier, 1797; *Vespa morio* Fabricius, 1798, es un sinónimo), por designación posterior de Blanchard, 1840: 394. *Tatus* de Saussure, 1854: 213. *Coloboclypeus* Bréthes, 1926: 12.

Diagnosis

Clípeo con dos dientes pequeños; primer segmento del metasoma con los lados subparalelos y propodeo con estrías conspicuas. Cuerpo de color negro brillante.

Número de especies

Comprende tres especies, se hallan todas en nuestro país.

Distribución geográfica

Neotropical, incluyendo el Caribe.

Distribución altitudinal

0-2000 m.

Hábitat

Bosques.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

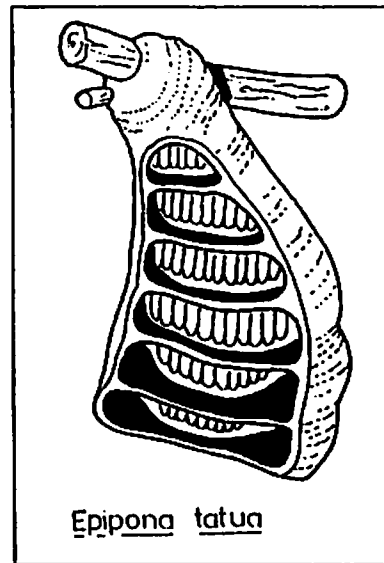
Tipo de nido

Phragmocytaro.

El nido se construye con una sustancia correosa y clara y la cubierta es asimétrica. Es muy apetecido como trofeo por la gente debido a su belleza.

Trabajos revisionales

Richards (1978).

**GÉNERO LEIPOMELES MOEBIUS**

Leipomeles Moebius, 1856: 25. Especie-tipo: *Leipomeles lamellarius* Moebius, 1856 (= *Polistes dorsata* Fabricius, 1804), por monotipia.

Diagnosis

Primer segmento del metasoma estrecho y en forma de copa. Avispas muy pequeñas, lisas, brillantes y sin esculturas.

Número de especies

Comprende dos especies, ambas en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical.

Distribución altitudinal

Poca información.

Hábitat

Bosques lluviosos.

Formación de colonias

Por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado.

El nido es muy característico. El lado inferior del sustrato (p.e. una hoja) está protegido por la cubierta del nido; tiene varios panales separados, cada uno con su propio pedúnculo (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).



GÉNERO OCCIPITALIA RICHARDS

Occipitalia Richards, 1978: 11, 198. Especie-tipo: *Polybia sulcata* de Saussure, 1854, por designación original.

Occiitalia Richards, 1978: 16.

Diagnosis

Primer segmento del metasoma más corto y amplio que el de *Metapolybia*.

Número de especies

Comprende dos especies, ambas en nuestro país.

Distribución geográfica

Suramérica tropical.

Distribución altitudinal

Poca información.

Formación de colonias

Por enjambres.

Tipo de nido

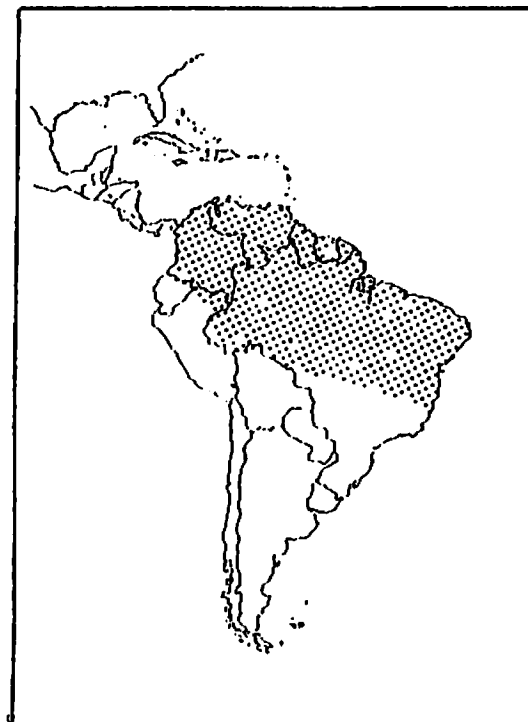
Astelocytaro.

Hábitos de nidificación

Al parecer es muy frecuente que los nidos de esta especie se encuentren en árboles habitados por hormigas *Azteca* (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).



GÉNERO METAPOLYBIA DUCKE

Metapolybia Ducke, 1905: 10, 17. Especie-tipo: *Polybia pediculata* de Saussure, 1854 (= *Eumenes cingulata* Fabricius, 1804), por monotipia.

Diagnosis

Primer segmento metasomal estrecho y casi tan largo como el tórax; tubérculo espiracular muy notorio.

Número de especies

Se conocen ocho especies para Colombia de las once reconocidas para el género.

Distribución geográfica

Neotropical; México a Bolivia, y Paraguay.

Distribución altitudinal

0-1800 m.

Hábitat

Bosques; construcciones humanas.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

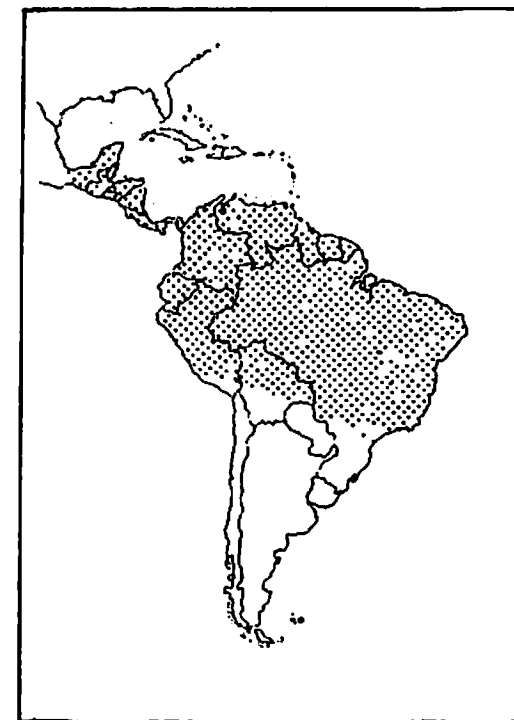
Tipo de nido

Astelocytaro.

Construye nidos de un sólo panal, pegado directamente a alguna superficie (tronco, edificio o piedra), cubierto con un techo sencillo (West-Eberhard, 1975).

Hábitos de nidificación

Los nidos usualmente son pequeños, hasta con 500 celdas (Richards, 1978). Es difícil la observación del nido por ser la cubierta muy plana y estar cerca a la superficie que le sirve de soporte; por su periferia irregular; por la incorporación de una secreción transparente como ventanillas en la cubierta (que hace de ella una estructura menos definida a la vista), y por la



adición de líquenes y otros materiales de colorido semejante al soporte (West-Eberhard, 1975).

Dieta

Se alimenta de larvas muy pequeñas de lepidópteros de las familias Noctuidae y Geometridae (West-Eberhard, 1975).

Comportamiento defensivo

Inofensivas en su mayoría.

Trabajos revisionales

Richards (1978).

GÉNERO MISCHOCYTTARUS DE SAUSSURE

Mischocyttarus de Saussure, 1853: 19. Especie-tipo: *Zethus labiatus* Fabricius, 1804, por designación posterior de Ashmead, 1902: 166.

Pseudopolybia H. von Ihering, 1896: 452.

Mischocittarus de Saussure, 1857: xi.

Mischocytharus de Saussure, 1853: viii.

Mischocythorus Krombein, 1979 en Krombein *et al*: 1516.

Nombres vulgares

Patiamarilla (Cundinamarca); angelita (Caldas).

Diagnosis

Asimetría de los tarsos tres y cuatro de las patas medias y posteriores, como también de sus uñas tarsales. Único género de la tribu Mischocyttarini.



Número de especies

Es el género de avispas sociales con el mayor número de especies, unas 204, de las cuales se conocen aproximadamente 58 en Colombia.

Distribución geográfica

Casi exclusivamente neotropical, penetrando sólo pocas especies en la región neártica.

Distribución altitudinal

0 - 2700 m.

Hábitat

Bosques primarios o secundarios; construcciones humanas.

Formación de colonias

Fundación independiente por una o más hembras solitarias.

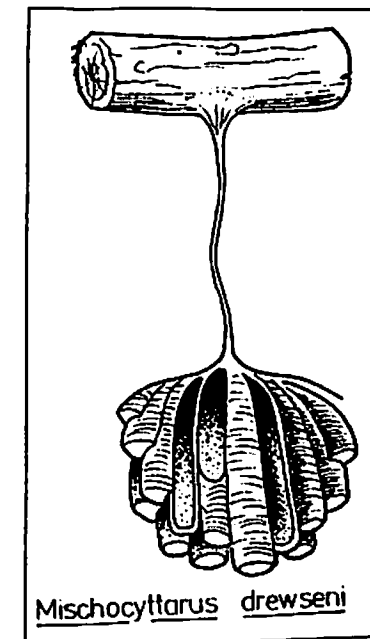
Tipo de nido

Un panal desnudo y con pedúnculos. Stelocytaro gymnodomo.

Hábitos de nidificación

Los pedicelos de los nidos son impregnados con una sustancia que repele a las hormigas (Jeanne, 1970b; 1972). Generalmente las colonias son pequeñas, con un número máximo de 30 individuos; sin embargo, se han encontrado nidos que tienen entre 200 y 300 celdas (Willink, 1953). El nido de *M. insolitus* consiste en grupos separados de celdas, cada una con su propio pedicelo (Herre *et al*, 1986). Los nidos son construidos en zonas con poca vegetación o debajo de linteles, aleros u otras construcciones humanas.

Se han establecido asociaciones de nidificación de *Mischocyttarus* con especies de *Polybia*, que al parecer se han beneficiado de la mayor agresividad de estas avispas (Starr, 1988; Windsor, 1972).



Aspectos generales

La mayor parte de las colonias son fundadas por una hembra y existe un mecanismo de dominancia semejante al que ocurre en *Polistes*. Algunas investigaciones en *Mischocyttarus drewseni* han permitido establecer el promedio de los estadios de huevo y larva en doce días y el de pupa en trece-quince días, en los primeros días de desarrollo de la colonia.

Posteriormente las crías se desarrollan más lentamente, alargándose el tiempo del estadio de larva a 32 días; estas colonias en promedio tienen una longevidad de 86 días (Jeanne, 1972). En *M. hirsutus* hay registros de colonias de doce meses.

Comportamiento defensivo

Aunque no se conoce el comportamiento de defensa de muchas especies, al parecer la mayoría de ellas son inofensivas.

Trabajos revisionales

Richards (1945, 1978); Zikan (1949).

GÉNERO NECTARINELLA BEQUAERT

Nectarinella Bequaert, 1938: 107, 111 (como subgénero de *Chartergus* Lepeletier). Especie-tipo: *Nectarina championi* Dover, 1925, por designación original y monotipia.

Diagnosis

Metanoto liso, vertical y sin superficie dorsal; carena del pronoto muy alejada de la fóvea.

Número de especies

Una especie.

Distribución geográfica

Costa Rica, Panamá y Colombia.

Distribución altitudinal

Poca información.

Formación de colonias

Por enjambres.

Tipo de nido

Astelocytaro.

La cubierta y el nido se unen al sustrato (p.e. tronco de un árbol) mediante una serie de espigas cortas (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

**GÉNERO SYNOECOIDES DUCKE**

Synoecoides Ducke, 1905: 9, 16. Especie-tipo: *Synoecoides depressa* Ducke, 1905, por monotipia.

Synecoides Snelling, 1981: 414.

Diagnosis

Metasoma subsésil; metanoto oblicuo.

Número de especies

Monotípico.

Distribución geográfica

Brasil, Perú y Colombia.

Distribución altitudinal

0-500 m.

Hábitat

Bosques lluviosos.

Formación de colonias

Por enjambres.

Tipo de nido

Phragmocytaro.

Trabajos revisionales

Richards (1978).

**GÉNERO PARACHARTERGUS R. VON IHERING**

Parachartergus R. von Ihering, 1904: 128. Especie-tipo: *Parachartergus bentobuenoi* R. von Ihering, 1904 (= *Chartergus griseus* Fox, 1898), por monotipia.

Parachartergus H. von Ihering, 1927: 80.

Nombres vulgares

Papelera (Costa Atlántica).

Diagnosis

Palpos labiales con tres segmentos. Se caracteriza por el color negro o negro pardusco de todo el cuerpo, con las alas muy infumadas y el ápice de las alas anteriores blanco lechoso o menos frecuentemente subhialino.

Número de especies

Consta de 17 especies, diez en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical; México a Argentina.

Distribución altitudinal

0-2000 m.

Hábitat

Bosques.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro con variantes.

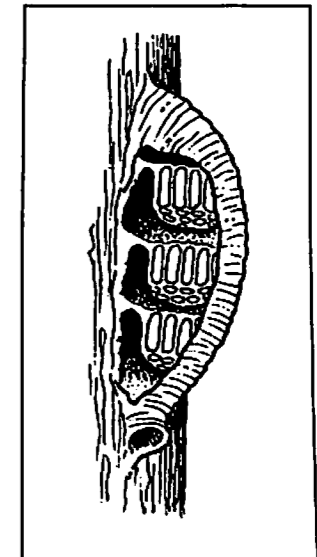
Los nidos constan de un número de panales colgantes de una hoja o rama, por medio de un pedúnculo lateral; los panales están protegidos por una cubierta simple a la que no están unidos (Richards, 1978).

Dieta

Algunas de sus especies son atraídas por carne cruda y cocida de consumo humano.

Trabajos revisionales

Richards (1978); Willink (1959).



GÉNERO *POLISTES* LATREILLE

Polistes Latreille, 1802: 363. Especie-tipo: *Vespa gallica* Linnaeus, 1767, por designación posterior de Blanchard, 1840: 397.

Eupolistes Dalla Torre, 1904: 68.

Polistula Weyrauch, 1939: 148.

Pseudopolistes Weyrauch, 1939: 195.

Sulcopolistes Blüthgen, 1938 (1937): 273.

Nombres vulgares

Chepas (Antioquia): *P. carnifex*, *P. canadensis* y *P. aterrimus*; alpargatas (Llanos); alpargatera (Costa Atlántica): *P. myersi*; rodillona (Costa Atlántica): *P. erythrocephalus*.

Diagnosis

Orificio propodeal estrecho y alargado; carena transversa del pronoto notoria. único género de la tribu Polistini.

Número de especies

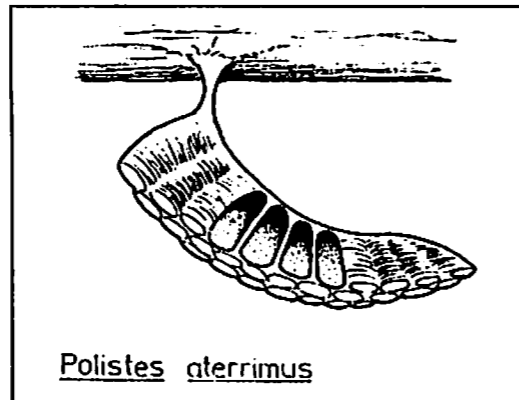
Aproximadamente 83 especies en América y unas 22 en Colombia.

Distribución geográfica

Cosmopolita.

Distribución altitudinal

0-2700 m.



Hábitat

Bosques primarios y secundarios. Construcciones humanas y áreas con poca vegetación.

Formación de colonias

Fundación independiente por una o más hembras solitarias.

Tipo de nido

Un panal desnudo y generalmente con un sólo pedúnculo. Stelocytaro.

Hábitos de nidificación

Los nidos son construidos bajo los techos de casas, marcos de las ventanas de edificios, huecos rocosos o entre el follaje de arbustos. El panal puede llegar a tener 300 a 400 celdas; las colonias son pequeñas; alcanzan normalmente un máximo de 40 a 50 individuos (West-Eberhard, 1975). Sin embargo hay colonias con 300 o 400 individuos.

Aspectos generales

Las colonias son fundadas por una hembra que rápidamente se ve acompañada por otros individuos. Después de un corto tiempo una hembra asume una posición dominante y la colonia es monógina de allí en adelante (Wilson, 1971). Debido a su actividad depredadora sobre orugas de lepidópteros, algunas dañinas para cultivos, son potenciales elementos en control biológico (Richards, 1978; West-Eberhard, 1975).

Dieta

Captura en su mayoría larvas grandes o pequeñas de lepidópteros. También consumen néctar y jugo de frutos (Richards, 1978).

Comportamiento defensivo

Aunque no son muy agresivas, al ser perturbadas atacan rápidamente y su veneno causa reacciones fuertes en el organismo humano; es bastante dolorosa su picadura.

Trabajos revisionales

Richards (1973, 1978).

GÉNERO POLYBIA LEPELETIER

Polybia Lepeletier, 1836: 533. Especie-tipo: *Polistes liliacea* Fabricius, 1804, por designación posterior de Ashmead, 1902: 166.

Eupolybia Dalla Torre, 1904: 76.

Iota de Saussure, 1854: 174.

Nombres vulgares

Angelita (Costa Atlántica), iraquera (Llanos) y mosquito (Llanos, Tolima): *P. occidentalis*; prieta (Costa Atlántica), arrendaja, cintura de oro y panelera (Llanos): *P. ignobilis*; vaquera (Llanos): *P. sericea*; arrendajeras (Llanos): *P. rejecta*.

Diagnosis

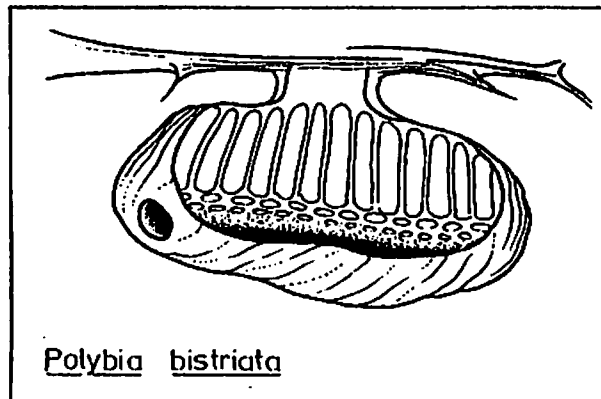
Mesepisterno no dividido. Generalmente son avispas pequeñas de colores negro o negro con abundantes diseños amarillos.

Número de especies

Comprende 57 especies, 37 en Colombia.

Distribución geográfica

Está ampliamente distribuido en el neotrópico, alcanzando dos especies la parte sur de los Estados Unidos.



Distribución altitudinal

0-3700 m.

Hábitat

Bosques primarios o secundarios, sabanas y áreas con poca vegetación.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Pragmocytaro.

Construye nidos de tamaño medio a grande, heterogéneos en forma; la mayor parte de los nidos son de papel, aunque hay dos especies cuyas colonias tienen cubierta de barro (únicas en la subfamilia) pero la parte interna del nido también es de papel.

Hábitos de nidificación

Los nidos se encuentran suspendidos en hojas grandes o ramas de árboles y arbustos, a una altura de 1 a 8 m, usualmente en claros o en bosques lluviosos abiertos de crecimiento secundario. Muchas de sus colonias son perennes, pudiendo persistir hasta 25 años (Wilson, 1971). Existen asociaciones de nidificación intra e interespecíficas (Jeanne, 1978; Richards, 1945; Starr, 1988; Windsor, 1972).

Aspectos generales

Sus colonias pueden tener reinas múltiples (poliginia), hallándose hasta 48 hembras ponedoras de huevos en un solo nido. Algunas de sus especies son excepcionalmente abundantes, constituyendo una parte ecológicamente importante de la fauna neotropical epigea (Wilson, 1971).

Dieta

Larvas de lepidópteros y coleópteros; hormigas aladas; termitas. Consumen néctar y el jugo de frutas (Richards, 1978; West-Eberhard, 1975; Wilson, 1971).

Comportamiento defensivo Muy variable en este aspecto, pudiéndose hallar especies muy dóciles (*P. emaciata*) hasta especies extremadamente agresivas (*P. rejecta*).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

GÉNERO PROTOPOLYBIA DUCKE

Protopolybia Ducke, 1905: 7, 9. Especie-tipo: *Polybia bella* R. von Ihering, 1903, por designación posterior de Bequaert, 1944: 97.

Pseudochartergus Ducke, 1905: 9, 15.

Diagnosis

Metanoto con un proceso ventral, largo y en forma de V. Avispas muy pequeñas.

Número de especies

Consta de 28 especies, catorce en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical; Centro y Suramérica.

Distribución altitudinal

0-1800 m.

Hábitat

Bosques húmedos; sabanas.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado.

Típicamente construye uno o dos panales, cada uno con su propia cubierta y entrada. El primero cuelga de una hoja mediante un pedúnculo; el segundo es construido sobre la cubierta del primero (Richards, 1978). Una especie (*P. scutellaris*) no construye cubierta, sino que tiene un panal completamente expuesto (Carpenter & Wenzel, 1990).

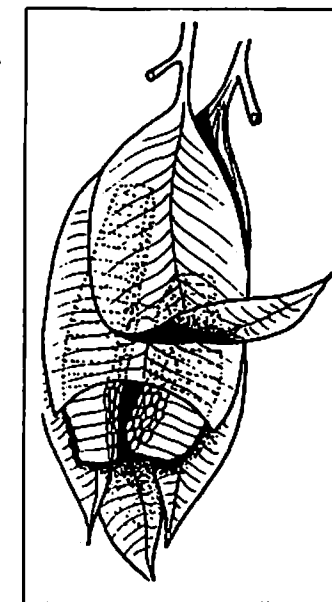


Comportamiento defensivo

Al parecer la mayor parte de las especies son inofensivas.

Trabajos revisionales

Bequaert (1944b); Richards (1978).



GÉNERO PSEUDOPOLYBIA DE SAUSSURE

Pseudopolybia de Saussure, 1863: 237 (como división del género *Polybia* Lepeletier, 1836). Especie-tipo: *Polybia vespiceps* de Saussure, 1863, por monotipia.

Diagnosis

Palpo labial con cuatro segmentos; gena y occipucio sin margen.

Número de especies

Comprende cuatro especies, dos en Colombia.

Distribución geográfica

Neotropical; Centro y Suramérica.



Distribución altitudinal

No hay suficientes datos.

Hábitat

Márgenes de bosques, en zonas con poca vegetación.

Formación de colonias

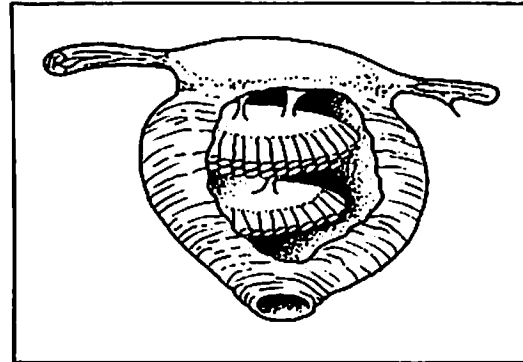
Fundación por enjambres.

Tipo de nido

Stelocytaro modificado. Los nidos tienen una serie de panales, que cuelgan uno bajo el otro, rodeados por una cubierta independiente (Richards, 1978).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

**GÉNERO SYNOECA DE SAUSSURE**

Synoeca de Saussure, 1852: 551. Especie-tipo: *Vespa surinama* Linnaeus, 1767, por designación posterior de Ashmead, 1902: 165.

Synaeca Bréthes, 1906: 313.

Nombres vulgares

Concha de armadillo y conchajones (Costa Atlántica), guitarrera (Cundinamarca), gurras y cachicamas (Llanos, Antioquia): *S. surinama* y *S. septentrionalis*; avispa de armadillo (Caquetá): *S. surinama*.

Diagnosis

Clípeo sin dientes y propodeo sin estriás. Avispas de tamaño grande, caracterizadas por los colores metálicos en sus alas.

Número de especies

Comprende cinco especies, cuatro en Colombia.

Distribución geográfica

Neotrópico; México a Argentina.

Distribución altitudinal

0-2000 m.

Hábitat

Bosques con o sin intervención humana.

Formación de colonias

Fundación por enjambres.

Tipo de nido

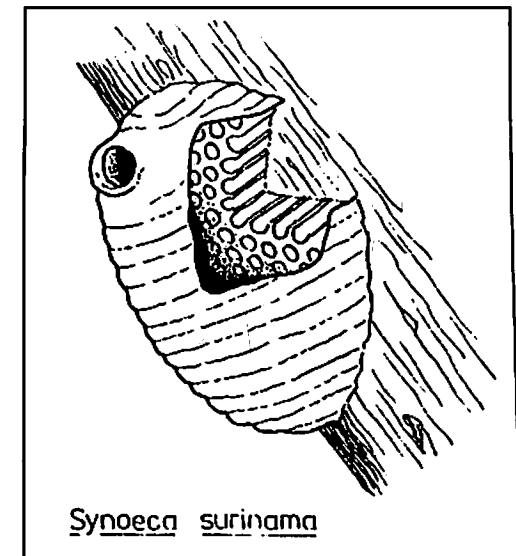
Astelocytaro.

Hábitos de nidificación

Construye avisperos sobre los troncos y ramas principales de árboles, generalmente a gran altura. Se ven comúnmente sobre palos altos y desnudos, bien arriba de la vegetación circundante, pero también se pueden observar avisperos a poca distancia del suelo, entre la vegetación tupida. Los avisperos son grandes y tienen la forma de la concha del armadillo, por lo que en los Llanos Orientales se les conoce como «cachicamas» (West-Eberhard, 1975). Se han observado asociaciones de nidificación interespecíficas con hormigas del género *Azteca* (Richards, 1945).

Dieta

Caza orugas de lepidópteros (West-Eberhard, 1975).



Synoeca surinama

Comportamiento defensivo

Se conocen por su agresividad; las avispas alarmadas producen un ruido rítmico y amedrantador por movimientos sincronizados y cuando son fuertemente provocadas salen precipitadamente, formando una masa amenazadora con movimientos pulsantes de las alas. Su veneno es bastante fuerte; en algunos casos causa complicaciones fisiológicas al ser humano (West-Eberhard, 1975).

Trabajos revisionales

Richards (1978).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Como planteamos en la introducción, Colombia pareciera ser un lugar misterioso donde desaparecen las especies, ya que los datos de distribución publicados muestran regularmente un vacío en el continuo centroamérica-suramérica. Es así como un primer estudio revisional de algunas colecciones, arrojó 78 registros nuevos (Sarmiento, 1994a) y otros trabajos, varias especies nuevas (Cooper, 1993).

En este apartado, realizaremos un análisis preliminar del grupo partiendo de una base de datos de 1700 registros construida a partir de las siguientes fuentes bibliográficas: Cubillos, 1991; Richards, 1978; Richards, sin publicar; Sarmiento, 1994a, 1994b; Vélez, 1989; West-Eberhard, 1975. Colecciones: Colección Taxonómica Nacional «Luis María Murillo» Corpoica, Tibaitatá (CTN); Colección Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional, Santafé de Bogotá (ICN-MHN); Colección Unidad de Ecología y Sistemática Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá (Unesis); Museo de Entomología Universidad del Valle (*Polybia*), Cali; Colección personal Carlos Sarmiento. Los puntos de muestreo aparecen en la figura 3 aunque se hace notar que la intensidad de trabajo en cada uno es bastante diferente y sólo el sector central de la Cordillera Oriental posee en este estudio una buena cantidad de registros.

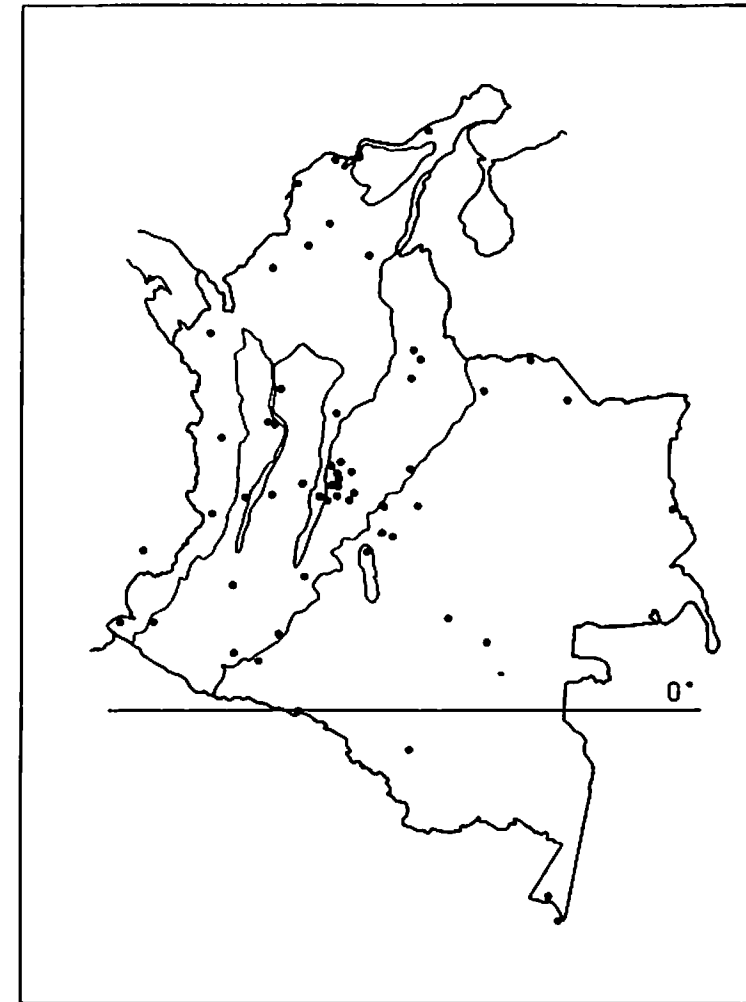


FIGURA 9.3. Lugares de muestreo registrados en este estudio

En América la subfamilia Polistinae comprende 593 especies y subespecies distribuidas a nivel subcontinental así: Norteamérica 34 taxa, principalmente de los géneros *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Polybia* y *Brachygastra*, Centroamérica 48 taxa, Suramérica cuenta con 511 taxa de las cuales cerca del 40 % están en el país y 16 sólo se han registrado aquí, por lo que bien le ha valido el título dado por Richards de «La metrópoli de las avispas sociales».

Richards en 1978 propuso agrupar las avispas según su distribución así : (1) Las de la Región Norte y Centroamericana (2) Las de la Región Caribeña (3) Las de la Región del Noroeste suramericano que comprende las Guyanas, el norte brasilero y las orinoquías colombiana y venezolana (4) Las de la Región Amazónica que involucra la cuenca del río Amazonas (5) Las de la Región del sureste dada por el sur brasilero, boliviano, Uruguay y Paraguay y (6) Las dispersas por todo el continente. Curiosamente la región andina no fue tomada en cuenta (Figura 4). Sin embargo, no se propone una regionalización geográfica como tal, lo que dificulta las comparaciones con nuestro análisis.

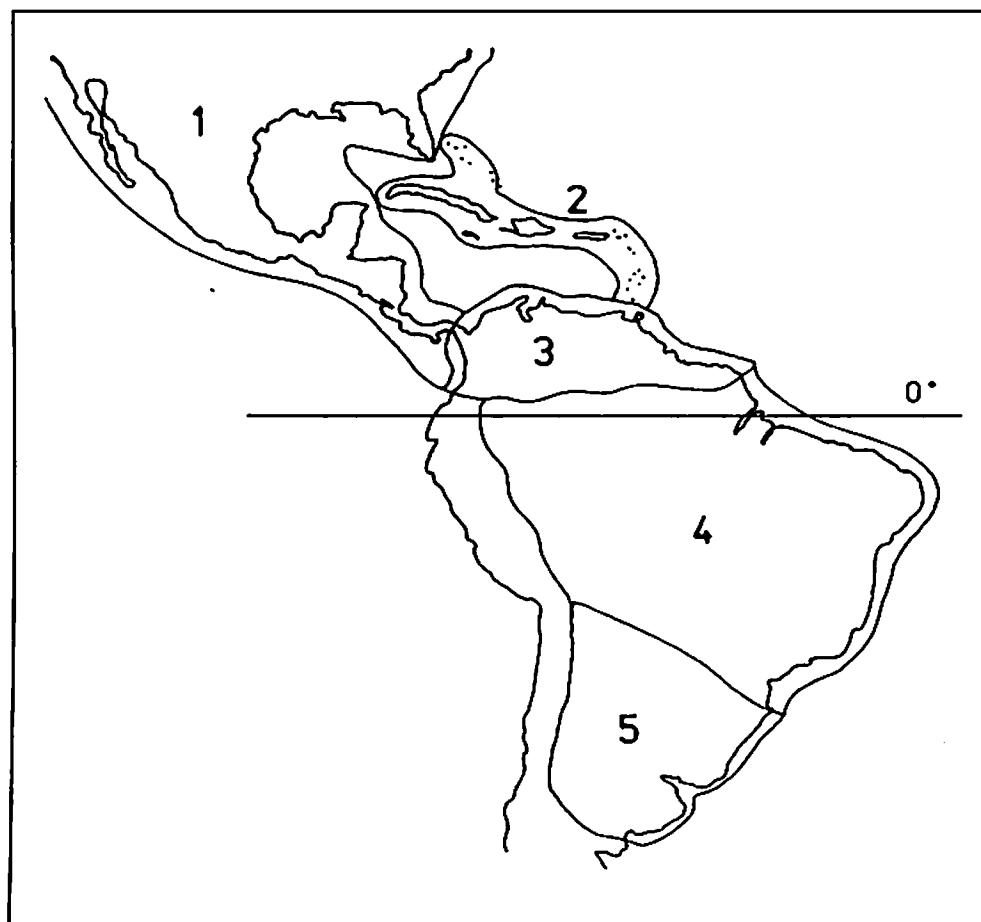


FIGURA 4. Regionalización de las avispas según Richards 1978

En este estudio se dividió el neotrópico en seis subregiones siguiendo parcialmente la distribución geográfica clásica (Fig. 5A) (Granville, 1978; Hueck, 1978): (1) Centroamérica, (2) Antillas, (3) Andina, (4) Orinoquía, (5) Amazónica y (6) del Sureste o Austral, agregando a modo de referencia a Norteamérica (7) para un análisis a nivel genérico. En la figura 6A aparece el porcentaje de taxa por región para algunos casos.

Se repitió el anterior procedimiento para el país, incluyendo los valles del Cauca y Magdalena como subregiones, dada la preferencia que tienen las avispas por las tierras bajas por lo que pueden poseer fauna característica (Fig. 5B): (1) Amazónica, que comprende el pie de monte al sur de la Macarena y sigue muy cerca al paralelo 2° Norte, (2) Orinoquía, delimitada por el pie de monte y la división anterior de la región amazónica, (3) Cordillera Oriental, (4) Cordillera Central, (5) Cordillera Occidental, (6) Chocó, (7) Atlántica, que comprende la región costera y los valles del bajo Cauca, Magdalena, Sinú y San Jorge, (8) Sierra Nevada de Santa Marta, (9) Valle del Cauca y (10) Valle del Magdalena. En la figura 6B aparece el porcentaje de especies por subregión.

Con la base de datos establecida (Ver anexo), se aplicó el índice de similitud (SM) del programa NTSYS 1.7 que muestra el grado de concordancia genérica entre las subregiones del neotrópico y de Colombia, a partir del número de taxa que comparten y el número de taxa propios (Fig. 7A). A nivel específico se aplicó el índice de Jaccard (Southwood, 1978) entre las subregiones colombianas y neotropicales (Fig. 7B) y entre las subregiones colombianas únicamente (Fig. 7C).

El dendrograma 7A nos permite visualizar la similitud genérica entre las subregiones de América con respecto a las subregiones colombianas. Se pueden establecer tres grandes grupos: el primero asocia Norteamérica, la región austral, la Cordillera Occidental, la Cordillera Central y el valle del río Cauca de nuestro país (Grupo con el número promedio más bajo de géneros, 6.6); el segundo comprende el Caribe, la Orinoquía suramericana, la Cordillera Oriental, el valle del río

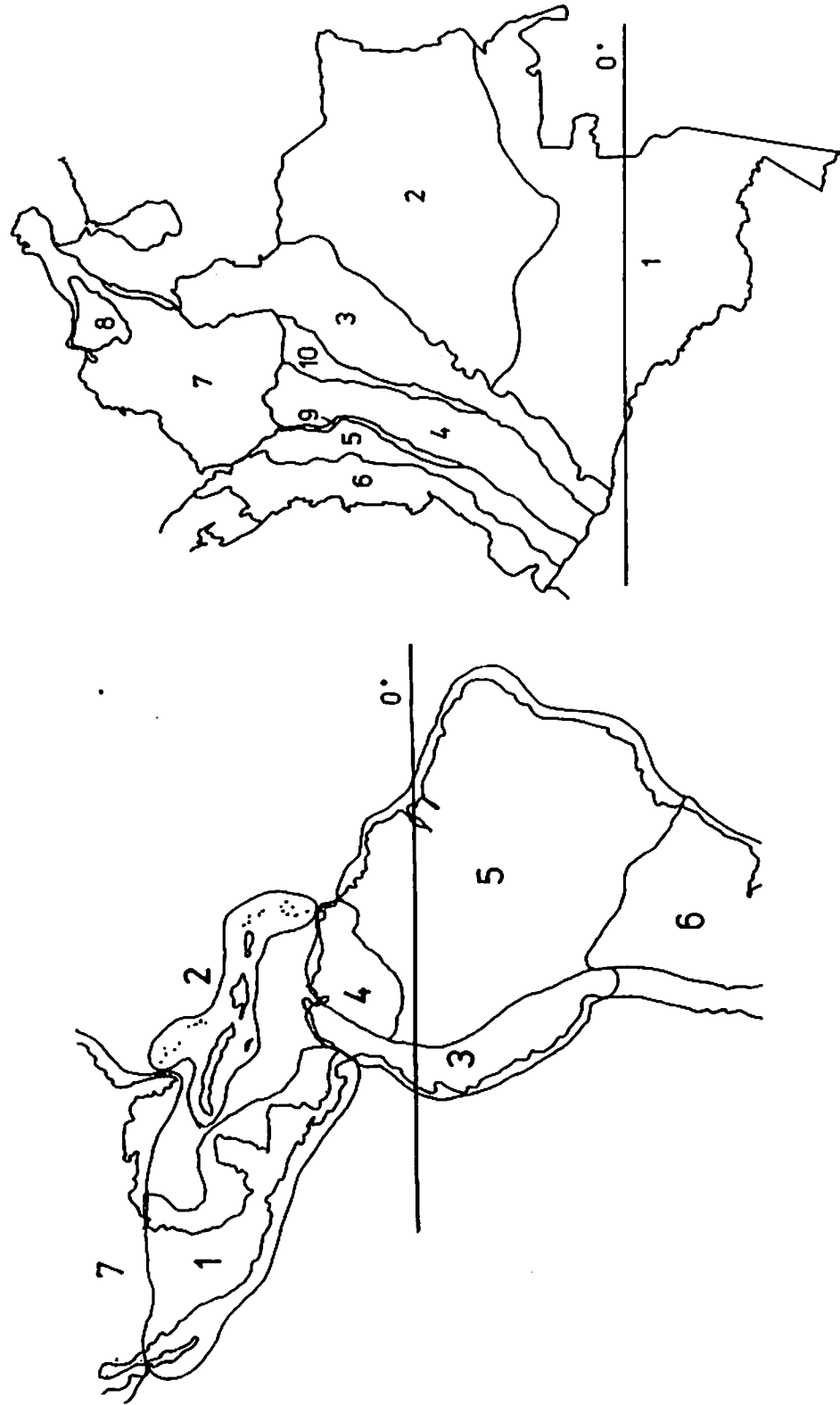


FIGURA 9.5 . A. Delimitación de subregiones en el Neotrópico y B. En Colombia

Magdalena, la Sierra Nevada de Santa Marta y la región atlántica (número promedio de géneros, 11.6); el tercero se define por Centroamérica, los Andes suramericanos, el Amazonas, la Orinoquía colombiana, Chocó y la Amazonía colombiana (número promedio de géneros más alto, 18.5)

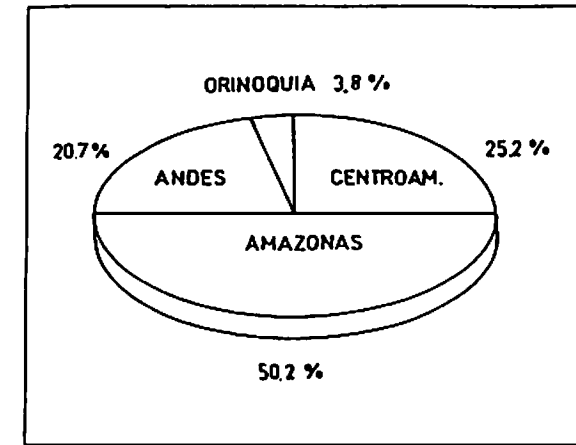


Figura 9.6. A. Porcentaje de especies para algunas subregiones del Neotrópico.

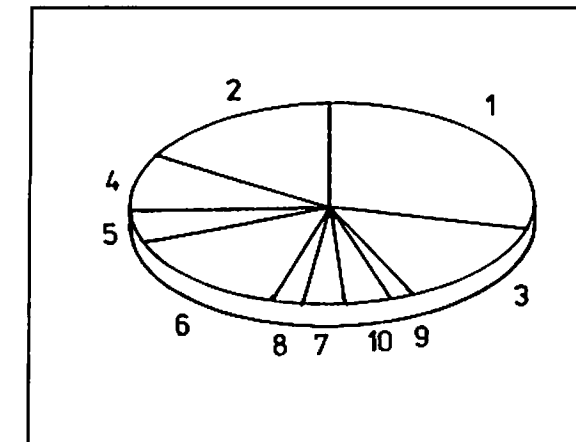


Figura 9.6. B. Proporción de especies para las subregiones colombianas.

La numeración corresponde a lo descrito en el texto y la figura 5B.

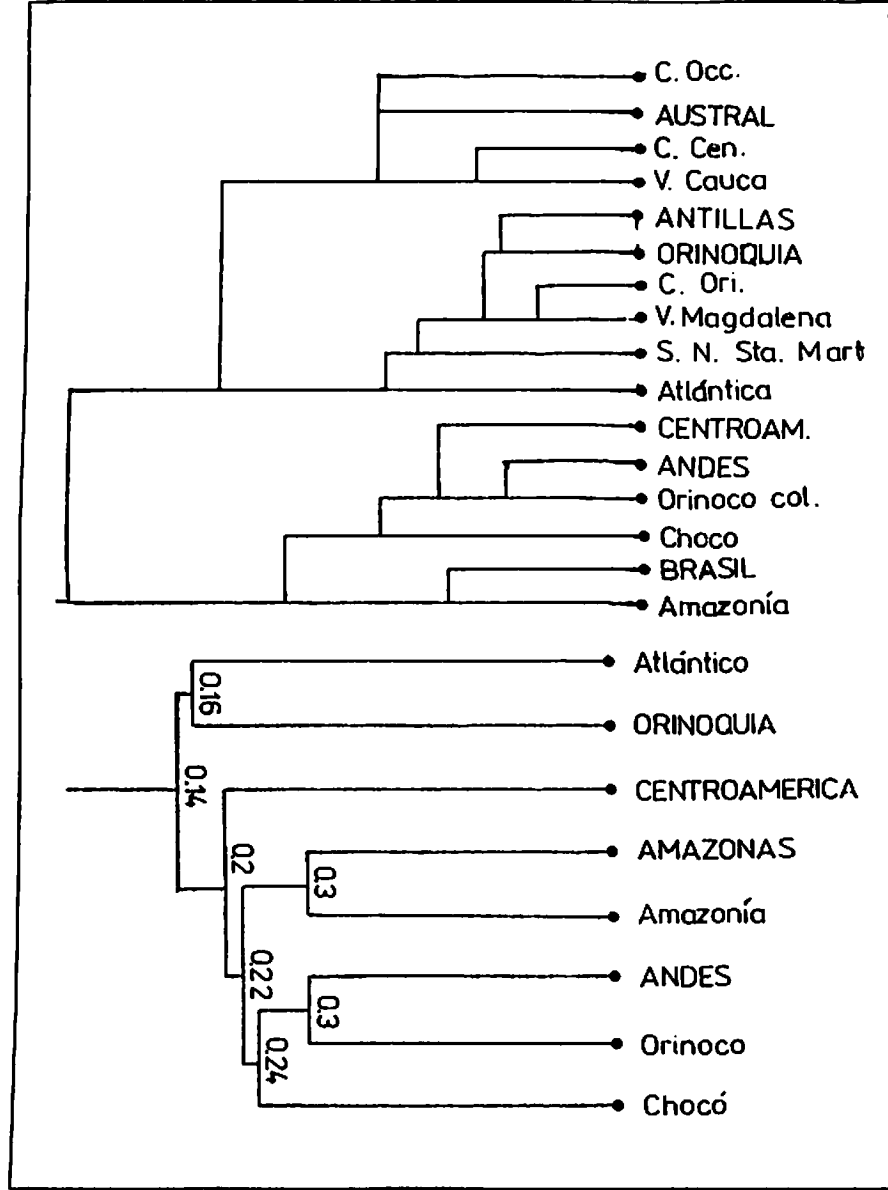
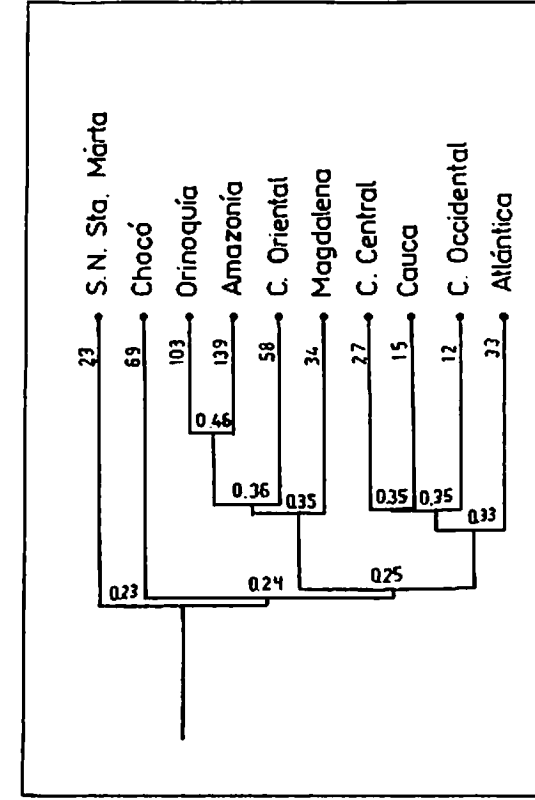


FIGURA 7. A. Dendrograma de similitud genérico entre subregiones del Neotrópico y subregiones colombianas. B. Dendrograma de similitud específico entre subregiones colombianas (Minúscula) y subregiones del Neotrópico (Mayúscula).



C. Dendrograma de similitud específico entre subregiones colombianas.

El número en la parte superior de cada rama indica la cantidad de especies y subespecies registradas en la subregión.

Norteamérica se caracteriza por ser muy pobre en Polistinos debido a las condiciones climáticas de la mayor parte de este territorio; sólo llega al extremo sur, como se comentó anteriormente, especies de los géneros *Brachygastra* y *Polybia* donde la estacionalidad térmica es menos rigurosa, mientras que *Polistes* (Cosmopolita) y *Mischocyttarus* (principalmente neotropical) son más amplios en su distribución quizás por sus nidos simples, de pocos individuos, de corta duración y con el sistema de iniciación de colonias de Fundadoras Individuales. Igualmente las severas condiciones climáticas de la región

austral no han permitido el establecimiento de una amplia vespofauna; están presentes en esta zona principalmente los géneros de amplia distribución en América como *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Agelaia* y *Polybia*. El bajo número de géneros en las Cordillera Central y Occidental, que lo asocia con la regiones austral y norteamericana, se debe posiblemente a que son áreas poco muestreadas. Aunque la Cordillera Occidental tiene mayor influencia de otras regiones del país, en comparación con la Central, lo que permitiría una mayor presencia de géneros. El valle del río Cauca, sometido a fuerte presión antrópica, no posee amplias áreas boscosas y por ello presenta un bajo número de géneros.

El segundo grupo comprende áreas que presentan limitantes para una mayor diversidad de géneros como: las condiciones secas o semiáridas del Atlántico colombiano que conlleva a una fuerte disminución de la oferta de alimento; la drástica pérdida de áreas boscosas como en el valle del río Magdalena y la Cordillera oriental y el aislamiento geográfico de las islas del Caribe. La presencia de Polistinos en esta última área apoya la idea de que las avispa sociales son un grupo viejo presente en todo el continente antes de la formación del Caribe ya que se sabe que ellas no pueden superar grandes barreras como masas de agua. La Cordillera oriental es una zona con gran influencia de la Amazonía y la Orinoquía lo que puede explicar la mayor presencia de géneros frente a las otras cordilleras. La Sierra Nevada de Santa Marta es un enclave boscoso en medio de la seca región atlántica que favorece la existencia de gran número de géneros.

El alto número de géneros en los Andes, Amazonía y Orinoquía colombiana, Amazonas suramericano y centroamérica igualmente podría reflejar la antigüedad del grupo y su posible desplazamiento cuando no había grandes obstáculos montañosos que limitaran su movilización. El valle del Amazonas es el área más rica en avispa, tal vez por sus «amplias zonas boscosas», que le dan mayor oferta de alimento y hábitat; además es la región más muestreada, especialmente en Brasil. Centroamérica y Chocó son muy afines conforman un conti-

nio geográfico e histórico que algunos autores denominan Mesoamérica.

En concordancia con lo planteado anteriormente encontramos que a pesar de la gran diferencia en el número de taxa entre las subregiones colombianas, dada seguramente por la intensidad del muestreo, el análisis deja entrever dos agrupaciones principales (Fig. 7C); la primera compuesta por Orinoquía, Amazonía, Cordillera Oriental y valle del Magdalena, la segunda comprende Cordillera Central y Occidental, valle del Cauca y región atlántica; un poco aisladas se encuentran las regiones chocoana y la Sierra Nevada de Santa Marta (Fig. 8A). Esta subdivisión es quizás resultado de la doble influencia que recibe el país de la fauna Amazónica como se puede apreciar en el diagrama de similitud entre las subregiones colombianas con subregiones suramericanas y centroamericana (Fig. 7B) Así, este agrupamiento es más consistente que el mostrado por el diagrama de similitud genérica (Fig. 7A) dado que su nivel de resolución es más alto (Fig. 8B)

Por lo pronto, la regionalización de Richards se modifica en el norte suramericano así: La subregión centroamericana se prolonga hasta el Pacífico colombiano, la Sierra Nevada de Santa Marta se define como un sector relativamente aislado, la subregión andina en el país prescinde de la Cordillera oriental que es más afin al grupo amazónico (Fig. 8C)

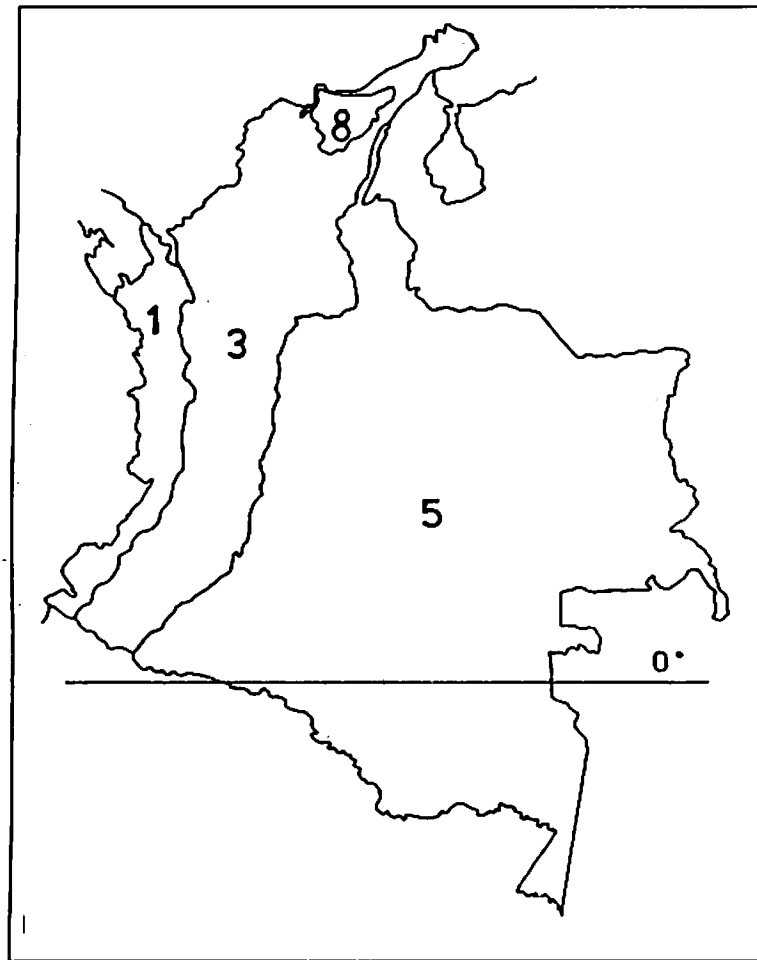
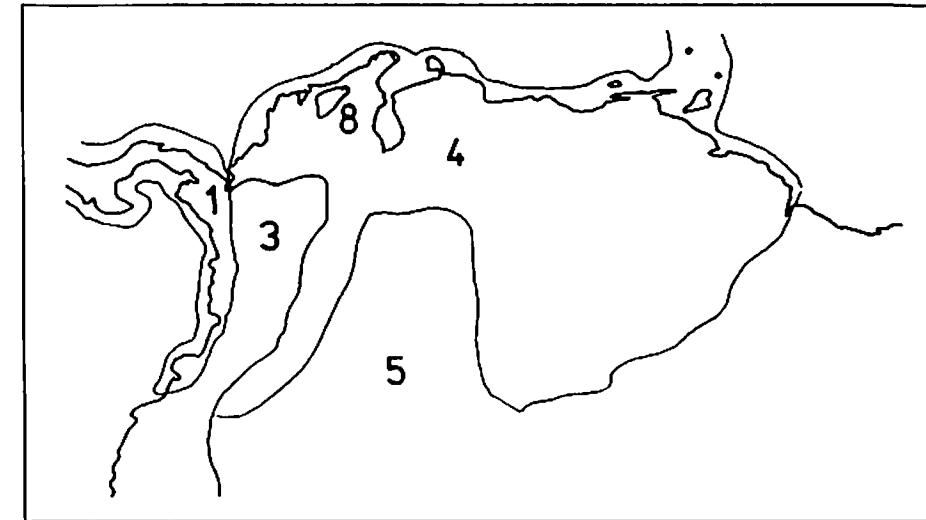
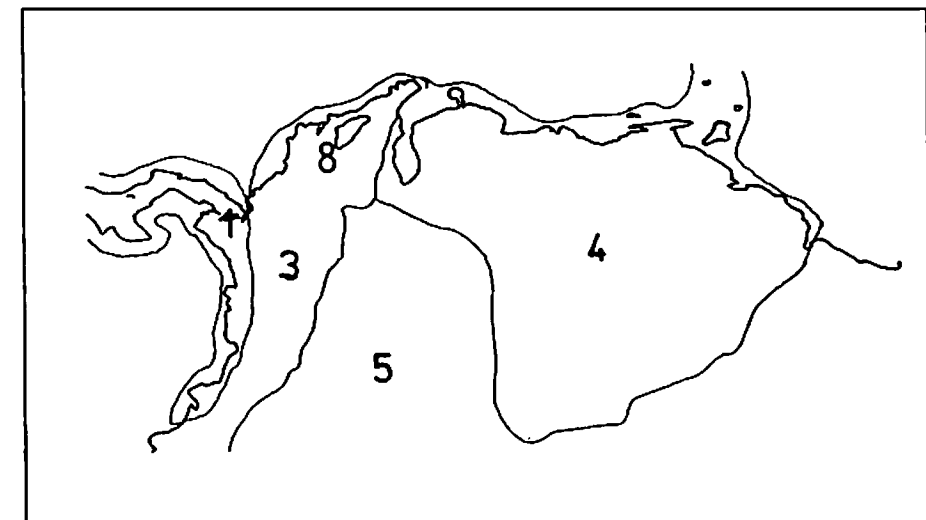


FIGURA 8.A. Agrupamiento según el análisis de similitud entre regiones colombianas.



B. Asociación genérica para el norte suramericano, nótese la prolongación del área centroamericana al Pacífico colombiano (1), la restricción del área andina (3) debido a la influencia que recibe la Cordillera Oriental de la Amazonia (5) y el aislamiento de la Sierra Nevada de Santa Marta (8).



C. Propuesta de regionalización para el norte suramericano (principalmente definida por el estudio en Colombia según el diagrama de relación específico).

Tabla 2.
GÉNEROS Y SUBGÉNEROS QUE ABUNDAN O SON ESCASOS
EN ALGUNAS REGIONES.

Región	Grupos Escasos	Grupos Abundantes
S.N. Santa Marta	<i>Polistes, Polybia</i> (<i>Polybia</i>), <i>P. (Apopolybia)</i> , y <i>P. (Hypopolybia)</i>	<i>Agelaia, Synoeca.</i>
Chocó	<i>Polybia (Polybia), P.</i> (<i>Apopolybia</i>), <i>P.</i> (<i>Hypopolybia</i>)	<i>Polybia (Myrapetra),</i> <i>Polistes</i> (<i>Aphanilopterus</i>), <i>Agelaia, Synoeca.</i>
Orinoquía	<i>Parachartergus, Agelaia,</i> <i>Mischocyttarus</i> (<i>Monocyttarus</i>), <i>M. (Monogynoecus),</i> <i>Chartergellus</i>	<i>Polybia (Myrapetra),</i> <i>Polistes (epicnemius),</i> <i>P. (Aphanilopterus),</i> <i>Synoeca.</i>
Amazonía	<i>Polistes</i>	<i>Polybia (Myrapetra),</i> <i>P. (Platypolybia),</i> <i>Mischocyttarus,</i> <i>Synoeca,</i> <i>Chartergus.</i>
Cord. Oriental		<i>Polybia (Myrapetra),</i> <i>Polistes (Epicnemius),</i> <i>P. (Aphanilopterus),</i> <i>Synoeca.</i>
Cord. Central	<i>Polybia (Myrapetra)</i>	<i>Synoeca, Polistes</i> (<i>Aphanilopterus</i>).
Cord. Occident.	<i>Polybia (Apopolybia),</i> <i>P. (Hypopolybia), P.</i> (<i>Polybia</i>).	<i>Polybia (Myrapetra),</i> <i>Synoeca, Polistes</i> (<i>Aphanilopterus</i>).
Atlántico	<i>Polybia (Polybia), P.</i> (<i>Apopolybia</i>), <i>P. (Hypopolybia),</i> <i>P. (Myrapetra).</i>	<i>Agelaia, Synoeca.</i>

En la Tabla 2 aparecen los géneros y en algunos casos subgéneros más abundantes o escasos en cada subregión colombiana.

Es claro que las colecciones deben aumentarse en varias regiones para concretar si son confiables los niveles de relación que hasta ahora se muestran ya que, junto con los estudios filogénéticos de cada uno de los géneros, son herramientas básicas para un análisis biogeográfico posterior.

Richards consideró 106 subespecies en distintos grupos como *Polybia (Myrapetra)*, *Polybia (Trichinothorax)*, varias especies de *Polistes* y de *Mischocyttarus*; sin embargo, no son pocos los casos en que la distribución geográfica de tales entidades, criterio fundamental al hablar de una subespecie, se solapa ampliamente por lo que bien vale la pena hacer una revisión de esos grupos para evaluarlos.

Presentamos a continuación una tabla de distribución de los casos más notorios presentes en el país (Tabla 3), sin embargo es claro que se requiere la revisión de los especímenes con los que se erigió cada taxa y un estudio detallado de sus caracteres para saber si se trata de variaciones continuas de una misma especie.

Esperamos que este trabajo sirva de base y estímulo para que los interesados en el grupo lleven a cabo investigaciones en otros campos del conocimiento, que brinden un entendimiento más completo de nuestra vespofauna.

El «simple» inventariado y un análisis preliminar de distribución geográfica nos permitió valorar la importancia de Colombia como área ricamente influenciada por Centroamérica y el valle del Amazonas y detectar la preocupante disminución en la diversidad del grupo en amplias regiones colombianas como el valle del río Cauca. Estudios más detallados en comportamiento, hábitos, estructura nidal, polinización y otros, podrán reafirmar la importancia de las avispas sociales en los ecosistemas tropicales.

Tabla 3.
CASOS DE SOLAPAMIENTO GEOGRÁFICO
ENTRE SUBESPECIES.

Subespecie	Distribución
<i>Polybia tinctipennis tinctipennis</i>	1, Centroamérica y Amazonas
<i>Polybia tinctipennis nebulosa</i>	1, Trinidad y Amazonas
<i>Polybia procellosa procellosa</i>	1, 2, y Amazonas
<i>Polybia procellosa dubidata</i>	1, Amazonas y Guyanas
<i>Protopolybia exigua exigua</i>	1, 2, 6, 8, Guyanas y Amazonas
<i>Protopolybia exigua binominata</i>	1, 2, 3, Centroamérica y Amazonas
<i>Protopolybia chartergoides chartergoides</i>	1, 2, Amazonas y Guyanas
<i>Protopolybia chartergoides boshelli</i>	2 y Amazonas
<i>Mischocyttarus alfkenii excrucians</i>	1, 2, Guyana y Amazonas
<i>Mischocyttarus alfkenii trinitatis</i>	1, 7 y Guyana
<i>Mischocyttarus cerberus cerberus</i>	1, Surinam y Amazonas
<i>Mischocyttarus cerberus acheron</i>	1 y Guyana
<i>Polistes carnifex carnifex</i>	2, 4, 6, 7, 9, Centroamérica hasta Paraguay
<i>Polistes carnifex boliviensis</i>	2, 3, 4, 7, 10 y Bolivia
<i>Polistes major major</i>	7, EE UU hasta Brasil
<i>Polistes major colombianus</i>	7
<i>Polistes infuscatus infuscatus</i>	3, Guyana y Amazonas
<i>Polistes infuscatus metensis</i>	2, 6
<i>Polistes infuscatus mariae</i>	2, 3, 6 y 7
<i>Polistes pacificus pacificus</i>	1, EE UU y Amazonas
<i>Polistes pacificus liliaceusculus</i>	1, Amazonas, Guyana y Paraguay
<i>Polistes pacificus modestus</i>	2, EE UU, Ecuador y Perú

Cada región colombiana está señalada por un número según se describe en la sección inicial de distribución geográfica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia. Al Doctor Abraham Willink quien revisó el escrito anotando valiosas sugerencias A los profesores e investigadores que tienen a su cargo las colecciones entomológicas visitadas: Ingeborg Zenner de la CTN, Corpoica, Germán Amat de la Unesis, U. Javeriana, Gonzalo Andrade ICN-MHN, U. Nacional Santafé de Bogotá, Raúl Vélez Angel, Gilberto Morales y auxiliares del Museo Francisco Luis Gallego, U. Nacional Medellín, María del Rosario Manzano y Martha Hernández de la Universidad del Valle. Además agradecen a investigadores extranjeros por su ayuda bibliográfica y sugerencias: Dr. James Carpenter, Museo Americano de Historia Natural, Dr. Robert Jeanne, U. Wisconsin, Dr. Christopher Star, U. Indias Occidentales, Dr. Dercio Simoes U. Estadual Paulista de Brasil, Sr. Martin Cooper. A los Drs. Abraham Willink, Museo argentino Miguel Lillo y James Carpenter USNM por la determinación de parte del material. A Edgard Palacio por las ilustraciones. A los biólogos Fernando Fernández y Angela Amarillo por su permanente apoyo. A todos los que encuentren en este trabajo un apoyo para sus investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BEQUAERT, J., 1944a, The social Vespidae of the Gyanas, particularly of British Guyana, Bull. Mus. Com. Zool., Harvard, 94(7): 249-304.
- _____, 1944b, A revision of *Protopolybia* Ducke, a genus of neotropical social wasps (Hymenoptera: Vespidae), Revta. Ent. Rio de J., 15: 97-134.
- CARPENTER, J., 1991, Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae, en: Ross, K., & R., Matthews (eds), The social biology of wasps, Cornell University Press, Ithaca: 7-32.
- _____, 1993, Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of África and South America, en: GOLDBLAT, P., (Ed), Biological relationships between África and South America, Yale University Press, New Haven: 139-155.
- _____, W. WENZEL, 1990, Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), Psyche 96: 177-186.

- COOPER, M., 1993, Two new species of *Polybia* (Hym., Vespidae) with notes on other members of the genus, *Entomologist's monthly Magazine*, 129: 31-38.
- CUBILLOS, W., 1991, Las avispas sociales del género *Polybia* de Colombia, Tesis Biólogo Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- EVANS, H., 1977, Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality, *Bioscience* 27(9): 613-617.
- GOULET, H., J. HUBER, (Eds), 1993, Hymenoptera of the world: An identification guide to families, Canada Communication Group Publishing, Ontario, 668pp.
- GOBBI, N., V. MACHADO, 1985, Material capturado e utilizado na alimentacao de *Polybia (Myrapetra) paulista* H, Von Ihering, 1896 (Hymenoptera-Vespidae) *Ann. Soc. Entomol. Brasil*, 14(2): 189-195.
- _____, 1986, Material capturado e utilizado na alimentacao de *Polybia (Trichinothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera: Vespidae) *Ann. Soc. Ent.*, Brasil 15 (Supl.): 117-124.
- GRANVILLE, J., 1978, Phytogeographical characteristics of the gualanian forest, *Taxon* 37 (3): 578-594.
- HARRIS, R., 1979, A glossary of surface sculpturing, *Occasional Papers of the bureau of entomology of the California Department of agriculture* 28, 36pp.
- HERRE, E., WINDSOR, D., R. FOSTER, 1986, Nesting associations of wasps and ants on lowland peruvian ant-plants, *Psyche* 93: 321-330.
- HUECK, K., 1978, Los bosques de Sudamérica, GTZ, München, 476pp.
- HUNT, J., R. JEANNE., I. BAKER., D. GROGAN, 1987 Nutrient dynamics of a swarm-founding social wasps species, *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae) *Ethology* 75: 291-305.
- JEANNE, R., 1970a, Note on a bat (*Phylloderma stenops*) preying upon the brood of a social wasp, *J. Mammal.* 51 (3): 624-625.
- _____, 1970b, Chemical defense of brood by a social wasp, *Science* 168 : 1465-1466.
- _____, 1972, Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* Bull, Mus. Comp. Zool. 144 (3): 63-150.
- _____, 1973, Aspects of the biology of *Stelopolybia areata* (Say) (Hymenoptera: Vespidae), *Biotrópica* 5 (3): 183-198.
- _____, 1975, The adaptiveness of social wasp nest architecture, *The Quaterly Rev. of Biol.*, 50: 267-287.
- _____, 1978, Intraspecific nesting associations in the neotropical social wasps *Polybia rejecta* (Hymenoptera: Vespidae), *Biotrópica* 10 (3): 234-235.

- _____, 1979a, A latitudinal gradient in rates of ant predation, *Ecology* 60 (6): 1211-1224.
- _____, 1979b, Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4: 293-310.
- _____, 1979c, Nest of the wasp *Clypearia weyrauchi* (Hymenoptera: Vespidae), *New York Entomol. Soc.* 137 (1) : 78-84.
- _____, 1980, Evolution of social behavior in the Vespidae, *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 371-396.
- MACHADO, V., GOBBI, N., D. SIMOES, 1987, Material capturado e utilizado na alimentacao de *Stelopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera-Vespidae), *Ann. Soc. Entomol. Brasil*, 16 (1): 73-79.
- NAUMANN, M., 1968, A revision of the genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae), *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47: 929-1003.
- O'DONNELL, S., R. JEANNE, 1990, Notes on an army ant (*Eciton burchelli*) raid on a social wasp colony (*Agelaia yepocapa*) in Costa Rica, *J. Trop. Ecol.* 6: 507-509.
- RICHARDS, O., 1945, A revision of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymen, Vespidae), *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 95:295-462.
- _____, 1973, The subgenera of *Polistes* Latreille (Hymenoptera: Vespidae), *Revta. Brasil, Ent.*, 17 : 85-103.
- _____, 1978, The social wasps of the americas, Excluding the Vespinae, *British Museum (Natural History)*, London, 585pp.
- SARMIENTO, C., 1994a, Lista de avispas sociales (Hymenoptera: Vespidae) de Colombia, *Rev. Biol. Trop.* 42 (1-2): 357-363.
- _____, 1994b, Abejas y avispas (Hymenoptera: Apidae, Vespidae, Pompilidae y Sphecidae) del Santuario Nacional de Flora y Fauna de Iguaque, Boyacá, *Bol. Mus. Entomol. Univ. Valle*, 1 (2): 1-11.
- _____, 1994c, El potencial de las avispas sociales en el control biológico, *El entomólogo*, 22 (77): 6-8.
- SNELLING, R., 1981, Systematics of social hymenoptera, pp:369-453, en: HERMANN, A. (ed.) *Social insects*, vol 2, Academic Press.
- STARR, C., 1988, The nesting association of the social wasps *Mischocyttarus immarginatus* and *Polybia* spp, in Costa Rica, *Biotrópica*, 20 (2): 171-173
- STEHR, F., (Ed), 1987, *Immature insects*, Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, 754pp.
- SOUTHWOOD, T., 1978, *Ecological Methods*, Chapman & Hall. London, 524pp.
- VECHT VAN DER, J., J., CARPENTER, 1990, A catalogue of the genera of the Vespidae (Hymenoptera), *Zool. Verh. Leiden*, 260: 1-62.

- VÉLEZ, R., 1989, Catálogo del Museo de Entomología «Francisco Luis Gallego» Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 215pp.
- WEST-EBERHARD, M., 1975, Estudios de las avispas sociales (Hymenoptera, Vespidae) del Valle del Cauca, *Cespedesia* 4 (16): 247-267.
- _____, 1978, Polygyny and the evolution of social behavior of wasps, *J. Kansas Entomol. Soc.*, 51:832-856.
- WILLINK, A., 1953, Las especies argentinas de *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae), *Acta Zool. Lilloana* 14: 317-340.
- _____, 1959, Las especies afines a *Parachartergus apicalis* (F.) (Hymenoptera, Vespidae, Polybiinae) *Acta Zool. Lilloana*, 17: 263-292.
- _____, 1988, Distribution patterns of neotropical insects with special reference to the aculeate hymenoptera of southern South America, en: HEYER, W., P. VANZOLINI (Eds) *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*, Academia brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 205-221.
- WILSON, O., 1971, *The insect societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 548pp.
- WINDSOR, D., 1972, Nesting association between two neotropical Polybiine wasps (Hymenoptera, Vespidae), *Biotrópica* 4: 1-3.
- _____, 1976, Birds as predators on the brood of *Polybia* wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a costa rican deciduous forest, *Biotrópica* 8 (2): 111-116.
- ZIKAN, J., 1949, O género *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera, Vespidae) con a descricao de 82 especies novas, *Boln. Parq. nac. Itatiaia* 1:251pp., 11pls.

ANEXO

LISTADO de especies y subespecies de avispas sociales en Colombia (Sarmiento, 1994). La numeración anexa señala las subregiones donde se ha registrado la especie según el código presente en la sección inicial sobre distribución geográfica. Las numeraciones con interrogante o los interrogantes sólo, se deben a la imprecisión en los datos de colecta que posee el ejemplar :

<i>Polybia</i> Lepeletier, 1836	
(<i>Polybia</i>) Lepeletier, 1836	
1. <i>Polybialiliacea</i> (F, 1804)	1,2,3,6
2. <i>Polybiastriata</i> (F, 1787)	1,2,10 (?)
(<i>Apopolybia</i>) Richards, 1978	
3. <i>Polybia simillima</i> F Smith, 1862	7,6
4. <i>Polybia jurinei</i> de Saussure, 1854	1,2,10
(<i>Hypopolybia</i>) Richards, 1978	
5. <i>Polybia bifasciata</i> de Saussure, 1854	1,2,3, 6,10(?)
6. <i>Polybia signata</i> Ducke, 1910	1
7. <i>Polybia quadricincta</i> de Saussure, 1854	1,2
(<i>Myrapetra</i>) White, 1841	
8. <i>Polybiadimorpha</i> Richards, 1978	6
9. <i>Polybia fastidiosuscula</i> de Saussure, 1854	1
10. <i>Polybia aequatorialis aequatorialis</i> Zavattari, 1906	2,3,4
11. <i>Polybia barbouri</i> Bequaert, 1943	9 (?)
12. <i>Polybia nidulatrix</i> Bequaert, 1933	3,6
13. <i>Polybia catillifex</i> Moebius, 1856	1,2,6,10
14. <i>Polybia bistriata</i> (F, 1804)	1,2
15. <i>Polybia bicytarella</i> Richards, 1951	2
16. <i>Polybia occidentalis bohemani</i> Holmgren, 1868	8
17. <i>Polybia occidentalis venezuelana</i> Soika, 1965	2,3,6, 7,8,9,10
18. <i>Polybia juruana</i> (R. von Ihering, 1904)	?
19. <i>Polybia scrobalis scrobalis</i> Richards, 1970	1

20. <i>Polybia scrobalis surinama</i> Richards, 1970	2,5
21. <i>Polybia scrobalis pronotalis</i> Richards, 1978	1,6,9
22. <i>Polybia diguetana</i> du Buysson, 1951	3,6
23. <i>Polybia platycephala sylvestris</i> Richards, 1978	1
24. <i>Polybia parvulina</i> Richards, 1970	4,6
25. <i>Polybia flavifrons hecuba</i> Richards, 1951 (<i>Cylindroeca</i>) Richards, 1978	4
26. <i>Polybia dimidiata</i> (Olivier, 1791) (<i>Trichinotorax</i>) Carpenter & Day, 1988	2
27. <i>Polybia gorytoides sculpturata</i> Ducke, 1904	2,3
28. <i>Polybia rauli rauli</i> Bequaert, 1933	2,3,4
29. <i>Polybia tinctipennis tinctipennis</i> Fox, 1898	1
30. <i>Polybia tinctipennis nebulosa</i> Bequaert, 1943	1,7 (?)
31. <i>Polybia rufitarsis peruviana</i> Bequaert, 1943	1,9
32. <i>Polybia ignobilis</i> (Haliday, 1836)	Todas
33. <i>Polybia sericea</i> (Olivier, 1791)	2,3,7,10
34. <i>Polybia chrysothorax</i> (Lichtenstein, 1796)	3,6,7,10
35. <i>Polybia velutina</i> Ducke, 1905	1,2,3
36. <i>Polybia micans</i> Ducke, 1904	1
37. <i>Polybia flavitincta</i> Fox, 1898	5,6
38. <i>Polybia eberhardeae</i> Cooper, 1993 (<i>Pedothoeca</i>) Richards, 1978	1
40. <i>Polybia singularis</i> Ducke, 1909	?
41. <i>Polybia emaciata</i> Lucas, 1854 (<i>Furnariana</i>) Richards, 1978	1,2,3,6, 8, 10
39. <i>Polybia richardsi</i> Cooper, 1993 (<i>Formicicola</i>) Richards, 1978	1
42. <i>Polybia rejecta</i> (F, 1798) (<i>Platypolybia</i>) Richards, 1978	1,2,3,5, 6,8,9,10
43. <i>Polybia procellosa procellosa</i> Zavattari, 1906	1,2
44. <i>Polybia procellosa dubidata</i> Ducke, 1910 <i>Charterginus</i> Fox, 1898	1
45. <i>Charterginus carinatus</i> (Zavattari, 1906)	7
46. <i>Charterginus zavattarii</i> Richards, 1978	6
47. <i>Charterginus fulvus</i> Fox, 1898 <i>Chartergus</i> Lepeletier, 1836	1,2
48. <i>Chartergus chartarius</i> (Olivier, 1791)	1,2
49. <i>Chartergus globiventris</i> de Saussure, 1854	1
50. <i>Chartergus metanotalis</i> Richards, 1978 <i>Protopolybia</i> Ducke, 1905	1
51. <i>Protopolybia scutellaris</i> Bequaert, 1944	6
52. <i>Protopolybia minutissima</i> (Spinola, 1851)	3

53. <i>Protopolybia exigua exigua</i> (de Saussure, 1854)	1,2,6,8
54. <i>Protopolybia exigua binominata</i> (Schulz, 1854)	1,2,3
55. <i>Protopolybia rugulosa</i> Ducke, 1907	1
56. <i>Protopolybia emortualis</i> (de Saussure, 1855)	2,3,8,10
57. <i>Protopolybia alvarengai</i> Richards, 1978	6
58. <i>Protopolybia perfulvula</i> (Bequaert, 1944)	4,7
59. <i>Protopolybia picteti picteti</i> (de Saussure, 1854)	7,8
60. <i>Protopolybia amarella</i> Bequaert, 1944	1,2,3,10
61. <i>Protopolybia acutiscutis</i> (Cameron, 1907)	1,2,3
62. <i>Protopolybia sedula</i> (de Saussure, 1854)	1
63. <i>Protopolybia fuscatus</i> (Fox, 1898)	1
64. <i>Protopolybia chartergoides chartergoides</i> (Gridobo, 1891)	1,2
65. <i>Protopolybia chartergoides boshelli</i> (Bequaert, 1938)	2
66. <i>Protopolybia panamensis</i> (Zavattari, 1906) <i>Synoecoides</i> Ducke, 1905	?
67. <i>Synoecoides depressus</i> Ducke, 1905 <i>Epipona</i> Latreille, 1802	1,6
68. <i>Epipona tatua</i> (Cuvier, 1797)	1,2,10
69. <i>Epipona guerini</i> (de Saussure, 1892)	1,10
70. <i>Epipona niger</i> (Br�thes, 1926) <i>Brachygastra</i> Perty, 1833	2,3,4,6
71. <i>Brachygastra lecheguana</i> (Latreille, 1824)	1,4,7, 9,10
72. <i>Brachygastra scutellaris</i> (F, 1804)	1,2
73. <i>Brachygastra augusti</i> (de Saussure, 1854)	1,2,3,7
74. <i>Brachygastra myersi</i> Bequaert, 1943	6
75. <i>Brachygastra bilineolata</i> Spinola, 1841	2
76. <i>Brachygastra smithii</i> (de Saussure, 1854)	?
77. <i>Brachygastra moebiana</i> (de Saussure, 1867)	2
78. <i>Brachygastra baccalaurea</i> (R. von Ihering, 1903)	3
79. <i>Brachygastra albula</i> Richards, 1978	1
80. <i>Brachygastra propodealis</i> Bequaert, 1943 <i>Synoeca</i> de Saussure, 1852	1,2
81. <i>Synoeca surinama</i> (L, 1767)	1,2,3,4, 5,6,7, 9,10
82. <i>Synoeca septentrionalis</i> Richards, 1978	Todas
83. <i>Synoeca chalibea</i> de Saussure, 1852	6
84. <i>Synoeca virginea</i> (F, 1804) <i>Metapolybia</i> Ducke, 1905	1,2
85. <i>Metapolybia cingulata</i> (F, 1804)	2,3,10
86. <i>Metapolybia acincta</i> Richards, 1978	1

87. <i>Metapolybia docilis</i> Richards, 1978	1,2,6
88. <i>Metapolybia suffusa</i> (Fox, 1898)	1,2,3
89. <i>Metapolybia azteca</i> Araujo, 1945	6
90. <i>Metapolybia aztecoides</i> Richards, 1978	2,3,6,7 (?), 8
91. <i>Metapolybia rufata</i> Richards, 1978	3
92. <i>Metapolybia nigra</i> Richards, 1978	1
<i>Clypearia</i> de Saussure, 1854	
93. <i>Clypearia weyrauchi</i> Richards, 1978	1
94. <i>Clypearia naumanni</i> Richards, 1978	2,7
<i>Occipitalia</i> Richards, 1978	
95. <i>Occipitalia sulcata</i> (de Saussure, 1854)	1
96. <i>Occipitalia traili</i> (Cameron, 1906)	1
<i>Parachartergus</i> R. vonIhering, 1904	
97. <i>Parachartergus apicalis</i> (F, 1804)	2,3,48, 9,10
98. <i>Parachartergus weyrauchi</i> Willink, 1959	1,2
99. <i>Parachartergus fraternus</i> (Gridobo, 1982)	1,2,4, 7,8,10
100. <i>Parachartergus richardsi</i> Willink, 1959	1,2,3,10
101. <i>Parachartergus fulgidipennis</i> (de Saussure, 1854)	1,2
102. <i>Parachartergus amazonensis</i> Ducke, 1905	1,6
103. <i>Parachartergus smithii</i> (de Saussure, 1854)	1,6,8,10
104. <i>Parachartergus colobopterus</i> (Lichtenstein, 1796)	1,4,7
105. <i>Parachartergus fasciipennis</i> Ducke, 1905	1,2
106. <i>Parachartergus griseus</i> (Fox, 1898)	1
<i>Leipomeles</i> Möbius, 1856	
107. <i>Leipomeles dorsata</i> (F, 1804)	1,2
108. <i>Leipomeles nana</i> (de Saussure, 1864)	1,6 (?)
<i>Nectarinella</i> Bequaert, 1938	
109. <i>Nectarinella championi</i> (Dover, 1925)	7
<i>Chartergellus</i> Bequaert, 1938	
110. <i>Chartergellus amazonicus</i> Richards, 1978	1,2
111. <i>Chartergellus atectus</i> Richards, 1978	6
112. <i>Chartergellus punctatior</i> Richards, 1978	1,2,6 (?)
113. <i>Chartergellus nigerrimus</i> Richards, 1978	6
<i>Pseudopolybia</i> de Saussure, 1863	
114. <i>Pseudopolybia vespiceps</i> (de Saussure, 1864)	1
115. <i>Pseudopolybia compressa</i> (de Saussure, 1854)	1
<i>Angiopolybia</i> Araujo, 1946	
116. <i>Angiopolybia pallens</i> (Lepelletier, 1836)	1,2,3
117. <i>Angiopolybia zischkai</i> Richards, 1978	1,3,7
118. <i>Angiopolybia paraensis</i> (Spinola, 1851)	1,2
<i>Agelaia</i> Lepelletier, 1836	

119. <i>Agelaia cajennensis</i> (F, 1798)	1,2
120. <i>Agelaia brevistigma</i> Richards, 1978	1
121. <i>Agelaia baezae</i> (Richards, 1978)	2,3,4
122. <i>Agelaia angulata angulata</i> (F, 1804)	1,2,3, 4,7,8
123. <i>Agelaia testacea</i> (F, 1804)	1,2
124. <i>Agelaia angulicollis</i> (Spinola, 1851)	1,2
125. <i>Agelaia panamaensis</i> (Cameron, 1906)	?
126. <i>Agelaia lobipleura lobipleura</i> Richards, 1978	?
127. <i>Agelaia fulvofasciata</i> (Degeer, 1773)	1,2,3
128. <i>Agelaia hamiltoni</i> Richards, 1978	1,3
129. <i>Agelaia flavipennis</i> (Ducke, 1905)	1,3
130. <i>Agelaia multipicta multipicta</i> (Haliday, 1836)	1,2,3,4,6
131. <i>Agelaia multipicta fulvanceps</i> Bequaert, 1944	4,5,6
132. <i>Agelaia areata</i> (Say, 1837)	Todas
133. <i>Agelaia myrmecophila</i> (Ducke, 1905)	1,2,3, 6,7,10
134. <i>Agelaia pallipes pallipes</i> (Olivier, 1791)	1,4,7
135. <i>Agelaia pallipes cuzcoensis</i> (Schrottky, 1911)	1,2,3,10
136. <i>Agelaia pallidiventris</i> Richards, 1978	1
<i>Apoica</i> Lepelletier, 1836	
(<i>Deuteraipoica</i>) von Dalla Torre, 1904	
137. <i>Apoica arborea</i> de Saussure, 1854	1
(<i>Apoica</i>) Lepelletier, 1836	
138. <i>Apoicapallens</i> (F, 1804)	1,2,3,6, 7,8,10
139. <i>Apoica gelida</i> Van der Vecht, 1973	?
140. <i>Apoica pallida</i> (Olivier, 1791)	?
141. <i>Apoica strigata</i> Richards, 1978	1,6
142. <i>Apoica thoracica</i> du Buysson, 1906	1,2,3, 6,10
<i>Mischocyttarus</i> de Saussure, 1853	
(<i>Mischocyttarus</i>) de Saussure, 1853	
143. <i>Mischocyttarus mattogrossoensis</i> Zikán, 1935	2
144. <i>Mischocyttarus drewseni drewseni</i> de Saussure, 1857	?
145. <i>Mischocyttarus drewseni andinus</i> Zikán, 1949	3,4,9
146. <i>Mischocyttarus tomentosus</i> Zikán, 1935	?
147. <i>Mischocyttarus lindigi</i> Richards, 1945	1
148. <i>Mischocyttarus labiatus</i> (F, 1804)	1,2,3,5,6
149. <i>Mischocyttarus rotundicollis</i> (Cameron, 1912)	2,4,6
(<i>Clypeopolybia</i>) Brèthes, 1923	
150. <i>Mischocyttarus carbonarius carbonarius</i> (de Saussure, 1854)	1

151. <i>Mischocyttarus carbonarius tibialis</i> Richards, 1978 (<i>Kappa</i>) Bequaert, 1933	6
152. <i>Mischocyttarus latissimus</i> Richards, 1978	1
153. <i>Mischocyttarus communalis</i> Richards, 1978	2
154. <i>Mischocyttarus atramentarius</i> Zikán, 1949	?
155. <i>Mischocyttarus injucundus tingomariae</i> Richards, 1978	1
156. <i>Mischocyttarus tolensis</i> Richards, 1949	6,8
157. <i>Mischocyttarus pseudomimeticus</i> (Schulz, 1904)	2
158. <i>Mischocyttarus granadaensis</i> Zikán, 1949 (<i>Monocyttarus</i>) Richards, 1978	?
159. <i>Mischocyttarus phthisicus</i> (F, 1793)	?
160. <i>Mischocyttarus rufomaculatus</i> Richards, 1945	1,3
161. <i>Mischocyttarus angulatus angulatus</i> Richards, 1945	8
162. <i>Mischocyttarus angulatus colombianus</i> Richards, 1945	De 2 a 10
163. <i>Mischocyttarus hirsutus</i> Richards, 1945	3
164. <i>Mischocyttarus petiolatus</i> Richards, 1978	1
165. <i>Mischocyttarus barbatus</i> Richards, 1945	6
166. <i>Mischocyttarus flavicornis nigricornis</i> Zikán, 1949	2,6
167. <i>Mischocyttarus basimacula basimacula</i> (Cameron, 1906)	6,10
168. <i>Mischocyttarus basimacula superpictus</i> Richards, 1945	?
169. <i>Mischocyttarus alfkenii excrucians</i> Richards, 1945	1,2
170. <i>Mischocyttarus alfkenii trinitatis</i> Richards, 1945 (<i>Monacanthocnemis</i>) Ducke, 1905	1,7
171. <i>Mischocyttarus punctatus</i> (Ducke, 1904)	1,6
172. <i>Mischocyttarus vaqueroi</i> Zikán, 1949 (<i>Monogynoecus</i>) Richards, 1941	1,2,6,8
173. <i>Mischocyttarus foveatus</i> Richards, 1941	1
174. <i>Mischocyttarus alienus</i> Richards, 1978	6
175. <i>Mischocyttarus fraudulentus</i> Richards, 1978	6
176. <i>Mischocyttarus metoecus</i> Richards, 1940	1
177. <i>Mischocyttarus insolitus</i> Zikán, 1949	1
178. <i>Mischocyttarus lecointei lecointei</i> (Ducke, 1904) (<i>Megacanthopus</i>) Ducke, 1904	1
179. <i>Mischocyttarus collaris</i> (Ducke, 1904)	1
180. <i>Mischocyttarus collarellus</i> Richards, 1940	?
181. <i>Mischocyttarus saturatus</i> Zikán, 1949	1,2

182. <i>Mischocyttarus melanopygus</i> Richards, 1945 (<i>Haplometrobius</i>) Richards, 1978	1
183. <i>Mischocyttarus sylvestris</i> Richards, 1945	2
184. <i>Mischocyttarus stenoecus</i> Richards, 1978	6
185. <i>Mischocyttarus surinamensis surinamensis</i> (de Saussure, 1854)	1,2
186. <i>Mischocyttarus ignotus</i> Zikán, 1949	1,2,6
187. <i>Mischocyttarus melanoxanthus</i> Richards, 1978	1,2,8
188. <i>Mischocyttarus xanthocerus</i> Richards, 1945	1,6
189. <i>Mischocyttarus silvicola</i> Zikán, 1949	1,2
190. <i>Mischocyttarus elegantulus</i> Zikán, 1949	1
191. <i>Mischocyttarus alboniguer</i> Richards, 1978	1
192. <i>Mischocyttarus bequaertii</i> Richards, 1945	2
193. <i>Mischocyttarus tenuis</i> Richards, 1945	1,2
194. <i>Mischocyttarus undulatus</i> (Ducke, 1905)	1
195. <i>Mischocyttarus weyrauchi</i> Zikán, 1949	1
196. <i>Mischocyttarus reflexicollis</i> Zikán, 1949	1
197. <i>Mischocyttarus saussurei</i> Zikán, 1949	1
198. <i>Mischocyttarus cooperi</i> Richards, 1978	6
199. <i>Mischocyttarus ornatus</i> Zikán, 1949	1
200. <i>Mischocyttarus cerberus cerberus</i> Ducke, 1918	1
201. <i>Mischocyttarus cerberus acheron</i> Richards, 1940	1
202. <i>Mischocyttarus interruptus</i> Richards, 1978	1
203. <i>Mischocyttarus artifex</i> (Ducke, 1914)	1
204. <i>Mischocyttarus mirificus</i> Zikán, 1935	1
205. <i>Mischocyttarus illusorius</i> Richards, 1978	1,6
206. <i>Mischocyttarus oecothrix</i> Richards, 1940	6
207. <i>Mischocyttarus synoecus</i> Richards, 1940 <i>Polistes</i> Latreille, 1802 (<i>Onerarius</i>) Richards, 1973	1
208. <i>Polistes carnifex carnifex</i> (F, 1775)	2,4,6,7,9
209. <i>Polistes carnifex boliviensis</i> Bequaert, 1936	2,3, 4,7,10
210. <i>Polistes carnifex rufipennis</i> Latreille, 1817 (<i>Palisotius</i>) Richards, 1973	6
211. <i>Polistes major major</i> Palisot de Beauvois, 1818	7
212. <i>Polistes major colombianus</i> Bequaert, 1940	7
213. <i>Polistes major weyrauchi</i> Bequaert, 1936 (<i>Aphanilopterus</i>) (Meunier, 1888)	2,8
214. <i>Polistes infuscatus infuscatus</i> Lepelletier, 1836	3
215. <i>Polistes infuscatus metensis</i> Richards, 1978	2,6
216. <i>Polistes infuscatus mariae</i> Richards, 1978	2,3,6,7
217. <i>Polistes melanotus</i> Richards, 1978	3,1

218. <i>Polistes erythrocephalus</i> Latreille, 1813	2,3,4, 5,6,7, 9,10
219. <i>Polistes lanio lanio</i> (F, 1775)	?
220. <i>Polistes lanio weberi</i> Bequaert, 1940	?
221. <i>Polistes canadensis canadensis</i> (L, 1758)	1,2,6, 7,10
222. <i>Polistes aterrimus</i> de Saussure, 1853	3,8
223. <i>Polistes rufidens</i> de Saussure, 1853	6,7,8
224. <i>Polistes versicolor versicolor</i> (Olivier, 1791)	1,2,3, 4,6,10
225. <i>Polistes adelphus</i> Richards, 1978	1,4,6
226. <i>Polistes myersi myersi</i> Bequaert, 1934	Todas
227. <i>Polistes goeldii</i> Ducke, 1904 (<i>Epicnemius</i>) Richards, 1973	6
228. <i>Polistes bicolor</i> Lepeletier, 1836	1,2
229. <i>Polistes rufiventris</i> Ducke, 1904	1,2,3,9
230. <i>Polistes subsericeus</i> de Saussure, 1854	2
231. <i>Polistes testaceicolor</i> Bequaert, 1937	1,2
232. <i>Polistes claripennis</i> Ducke, 1904	1
233. <i>Polistes billardieri billardieri</i> F, 1804	2,10
234. <i>Polistes billardieri biglumoides</i> Ducke, 1904	2,3,4
235. <i>Polistes occipitalis</i> Ducke, 1904	2
236. <i>Polistes deceptor</i> Schulz, 1905	1
237. <i>Polistes pacificus pacificus</i> F, 1804	1
238. <i>Polistes pacificus liliaceusculus</i> de Saussure, 1854	1
239. <i>Polistes pacificus modestus</i> Smith, 1862	2

Capítulo x INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LAS HORMIGAS (HYMENOPTERA:FORMICIDAE) DE COLOMBIA

FERNANDO FERNÁNDEZ C.
Instituto de investigación "Alexander von Humboldt"
Santafé de Bogotá, D.C. Colombia

EDGARD E. PALACIO G.
Apartado Aéreo 7954
Santafé de Bogotá, D.C. Colombia

WILLIAM P. MACKEY & EMMA S. DE MACKEY
Centennial Museum
Laboratory of Environmental Biology
University of Texas, El Paso, Texas

RESUMEN

SE OFRECE una introducción al estudio de las hormigas de Colombia con la caracterización, filogenia, composición sistemática de la familia en la región neotropical, clave para subfamilias y el primer listado de las especies en el país, con 91 géneros y más de 700 especies.

ABSTRACT

A brief characterization, phylogeny, conspectus and key to subfamilies of ants of neotropical region is presented. The first species list of colombian ants, with 91 genera and more than 700 species is offered.

I. INTRODUCCIÓN

Una de las más llamativas características de los ecosistemas tropicales del mundo es su abundancia en insectos sociales. En efecto, las avispas y las abejas sociales, las hormigas y las termitas constituyen uno de los componentes más importantes en la evolución, dinámica y diversidad de las regiones tropicales (Hölldobler & Wilson, 1990). En una localidad de la Amazonia Fittkau & Klinge (1973) determinaron que las hormigas constituían un tercio de la biomasa total de insectos; un sólo árbol contenía 26 géneros y 43 especies, cantidad que se aproxima a toda la mirmecofauna de Inglaterra (Wilson, 1987a).

Numéricamente, las hormigas ocupan lugares prominentes en cantidad de especies y de individuos en la amplia diversidad de ambientes en la región neotropical; una colonia de hormigas legionarias, como *Labidus praedator*, puede contener más de 1 millón de obreras (Rettenmeyer, 1963) y alrededor de 23 colonias de *Eciton burchelli*, que pueden tener hasta 800.000 obreras cada una, conviven en un área tan reducida como la isla de Barro Colorado en Panamá (Franks & Fletcher, 1983). Algunas áreas han sido objeto de inventarios, y han dado como resultado un alto número de especies, como Misiones en Argentina (Kusnesov, 1957), Surinam (Kempf, 1961), la reserva de Tambopata en Perú (Wilson, 1987) y el bosque lluvioso de Panguana en Perú, donde se ha registrado la mayor fauna de hormigas local en el mundo (Verhaagh, 1990); aun regiones altamente intervenidas y paisajes degradados como el noroccidente de la Reserva La Macarena (Meta, Colombia) presentan altos números de especies (Fernández & Schneider, 1989).

Aunque desconocemos mucho de la biología de las hormigas en los trópicos se ha escrito bastante sobre su función en la dinámica ecológica de los ecosistemas y su importancia como componente principal en estudios locales de biodiversidad (Leston, 1971; Brown, 1973; Perry, 1984; Wilson, 1987a). La amplitud en la ocupación de estratos de nidificación, el amplio espectro de fuentes de alimentación, su asociación con otras especies de plantas y animales, su papel como modelos de

mimetismo, su heterogénea biología social y demás aspectos, hacen de las hormigas una familia obligada en estudios de ecología regional (Janzen & Carroll, 1973; Fittkau & Klinge, 1973; Brown, 1991; Buckley, 1982; Beattie, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990; Davidson & Mckey, 1993).

La facilidad de coleccionar hormigas, la «fidelidad» territorial de sus colonias, la taxonomía aceptablemente conocida de varios géneros, la respuesta diferencial a cambios en el medio, la amplitud de estudios realizados en biología, su asociación con otros organismos y otras características, hacen de estos insectos importantes indicadores en estudios de biogeografía, ecología e impactos ambientales (Brown, 1991). El conocimiento de la familia en Suramérica tropical ha sido inversamente proporcional a su riqueza en las pasadas décadas. Últimamente el panorama ha cambiado, gracias a una nueva generación de mirmecólogos cuyos trabajos ofrecen un cuadro más claro de la composición de la familia en nuestro continente.

Colombia posee una posición geográfica, historia geológica y diversidad de ecosistemas que la convierten en uno de los tres países de la megadiversidad, junto con Perú y Brasil (Brown, 1991; WCMC, 1992). Aun así, desconocemos casi en su totalidad la riqueza y composición de nuestra entomofauna.

Puesto que las hormigas son un importante componente en la ecología y biología de nuestro sistema, ofrecemos aquí una introducción al conocimiento de Formicidae que incluye su caracterización, filogenia, clave para subfamilias y el primer listado de especies para el país. Nuestra esperanza es que este trabajo estimule y anime la investigación sobre las hormigas en Colombia.

II. CARACTERIZACIÓN

Las hormigas constituyen uno de los grupos de insectos más fáciles de reconocer, debido a su extensa distribución que las ha hecho comunes a la vista de todos. Además, presentan ciertas características morfológicas relativamente evidentes

que las hacen bastante homogéneas. La casta de las obreras, que es la más conspicua, se distingue fácilmente por la carencia de alas. Adicionalmente, poseen antenas acodadas y un pedicelo abultado de uno o dos segmentos entre el tórax (mesosoma) y el abdomen aparente (metasoma o gaster). Las hembras, más robustas que las obreras, en general comparten estas características, con la excepción de la carencia de alas, ya que éstas están presentes en ciertas etapas de su vida. Los machos son esbeltos, con cabeza pequeña, ojos y ocelos conspicuos y antenas filiformes. La morfología básica de las obreras se ofrece en las figuras 1 a 20.

Las sinapomorfias reconocidas en las hormigas y que las definen como un taxón monofilético son, según Baroni Urbani (1989) y Baroni Urbani et al. (1992): casta de reina y obrera presentes (perdidas secundariamente en algunos grupos especializados); antenas acodadas (con escapo elongado en las antenas de las obreras); glándula metapleurale presente (perdida secundariamente en machos de algunas especies en ciertos géneros); glándula postfaringeal presente (aparentemente única en hormigas) constricción del primer segmento metasomal (el pedicelo mono o bisegmentado). Baroni Urbani et al (1992) han sugerido además que la condición prognata de la cabeza puede ser una sinapomorfia potencial de Formicidae.

Las glándulas profaringeal, pigidial, postpigidial, de Pavan y de Dufour también se han encontrado en hormigas, pero su distribución es muy restringida o es tan poco conocida que no puede usarse fiablemente en estudios sistemáticos (Baroni Urbani et al., 1992).

Algunos otros himenópteros pueden presentar algunas de las características anteriores (con la excepción de la glándula metapleurale), como las antenas acodadas o el peciolo mono o bisegmentado en algunos grupos de avispas. Sin embargo, la suma de dichas sinapomorfias define sin ambigüedad a las hormigas vivientes.

III. CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS SUBFAMILIAS DE HORMIGAS NEOTROPICALES

(Adaptada y modificada de Bolton, 1990c, Hölldobler & Wilson, 1990 y Bolton, 1994)

1-Cuerpo con un solo segmento aislado o reducido (el peciolo) entre el mesosoma y el gaster (Figs. 1,3,5,8 y 9). Primer segmento gastral enteramente confluyente con el segundo (Figs. 3: B y 8: B) o separado de éste por una ligera constricción (Figs 1: A, 5 y 9); en este último caso, el primer segmento gastral no se encuentra marcadamente reducido 2

-Cuerpo con dos segmentos aislados o reducidos (el peciolo y el postpeciolo) entre el mesosoma y el gaster (Figs.. 2, 4, 6 y 7). Postpeciolo tan reducido como el peciolo (Figs. 2, 6 y 7) o más grande que éste (Fig. 4), pero en ambos casos notablemente más pequeño que el primer segmento gastral y separado de éste por una constricción muy marcada 6

2-Espiráculos de los segmentos gasterales tres a cinco (segmentos abdominales cinco a siete) expuestos, no cubiertos por el tergito de los segmentos precedentes y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figs. 5 y 9). Esternito del helcium grande, convexo en su parte ventral y visible lateralmente (Fig. 9). Glándula metatibial generalmente presente (Fig. 11: A). Apertura de la glándula metapleurale cubierta dorsalmente por un largo flanco cuticular, paralelo al axis principal del cuerpo (Figs. 5 y 9) 3

-Espiráculos de los segmentos gasterales tres a cinco no expuestos (Figs. 1, 3 y 8), escondidos bajo el tergito de los segmentos precedentes y sólo visibles con distensión abdominal. Esternito del helcium pequeño, no visible lateralmente. Glándula metatibial ausente. Apertura de la glándula metapleurale no cubierta dorsalmente por un flanco cuticular largo (Figs. 1, 3 y 8). 4

3-Espiráculos propodeales situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del

esclerito (Fig. 9: A). Pigidio bien desarrollado y bordeado apicalmente por pequeñas espinas o denticulos (Figs. 9: B y 10). Garras tarsales simples (Fig. 12). Obreras monomórficas con mandíbulas triangulares o subtriangulares serialmente denticuladas (Fig. 17: M) CERAPACHYINAE

-Espiráculos propodeales situados en la parte superior de los de los costados del propodeo, justo en la parte media del esclerito (Fig. 5). Pigidio reducido a un estrecho esclerito en forma de U y a lo sumo con cuatro espinulas apicales inconspicuas. Garras tarsales con un proceso preapical dentiforme (Fig. 11: B). Obreras marcadamente polimórficas; las mayores (soldados) con mandíbulas elongadas y esbeltas, provistas de dos dientes preapicales largos y espiniformes (Fig. 18: M) Parte de ECITONINAE

4-Aguijón presente (Fig. 1: B). Cuarto segmento abdominal (segundo segmento gastral) con fusión tergosternal, los dos escleritos están rigidamente fusionados y son inmóviles uno con respecto al otro. Tercer segmento abdominal (primer segmento gastral) generalmente con una constricción posterior ligeramente marcada (Fig. 1: A); de lo contrario, las mandíbulas son elongadas y lineares y están insertadas en medio del margen anterior cefálico (Fig. 13: M) ... PONERINAE

-Aguijón ausente (Figs. 3 y 8). Cuarto segmento abdominal sin fusión tergosternal. Los dos escleritos están separados y son móviles uno con respecto al otro. Tercer segmento abdominal generalmente confluyente con el cuarto, sin constricción posterior (Figs. 3: B y 8: B). Mandíbulas nunca como en la figura 13 5

5-Ápice del gáster con un acidóporo circular a semicircular que sale del hipopigio y que usualmente está proyectado en forma de tubo y bordeado por setas (Fig. 3); algunas veces el acidóporo está cubierto por una proyección del pigidio, pero si es así, las inserciones antenales están muy separadas del margen posterior del clipeo (Fig. 19: I, C). Tergito del quinto segmento del gáster (último segmento abdominal) grande y

visible (Fig. 3: C). Propodeo casi siempre redondeado o ligeramente angulado visto de perfil (Fig. 3: A), raramente presenta protuberancias, láminas o espinas FORMICINAE

-Ápice del gáster con el hipopigio careciendo de acidóporo y formando un margen posterior liso (Fig 8: D). Inserciones antenales muy cercanas o en contacto con el margen posterior del clipeo (Fig. 20). Tergito del quinto segmento del gáster pequeño y usualmente no visible (Fig. 8: C). Propodeo algunas veces notablemente angulado, con protuberancias cónicas, láminas o espinas conspicuas (Fig. 8: A) ... DOLICHODERINAE

6- ... Tercer segmento abdominal (postpeciolo) con fusión tergosternal. Glándula metatibial presente (Fig. 11: A). Ojos reducidos a un sólo omatidio (Fig. 15), una mancha amarilla bajo la cutícula o ausentes. Clipeo tan reducido que prácticamente no es apreciable en vista frontal (Fig. 15). Lóbulos frontales vestigiales o ausentes, inserciones antenales expuestas en parte o totalmente cuando la cabeza es vista frontalmente (Fig. 15: I). Espiráculos de los segmentos gastrales dos a cuatro (segmentos abdominales cinco a siete) expuestos, no cubiertos por el tergito de los segmentos precedentes y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figs. 4 y 6) 7

-Tercer segmento abdominal sin fusión tergosternal. Glándula metatibial ausente. Ojos raramente ausentes, generalmente compuestos por más de un omatidio (Figs. 2, 14 y 16). Lóbulos frontales generalmente bien desarrollados y algunas veces notablemente expandidos (Fig. 16: L); de lo contrario, los ojos están muy desarrollados, abarcando al menos la mitad de cada lado cefálico (Fig. 14). Espiráculos de los segmentos gastrales dos a cuatro no expuestos, escondidos bajo el tergito del segmento precedente y sólo visibles con distensión abdominal (Figs. 2 y 7) 8

7-Sutura promesonotal presente y bastante conspicua en vista dorsal (Fig 4: A); con frecuencia profundamente impresa. Espiráculos propodeales situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del esclerito (Fig. 4). Gáster con una profunda constricción entre el primero

y segundo segmentos (Fig. 4: B) y una constricción similar entre el segundo y el tercero (Fig 4: C). Primer segmento gastral (cuarto segmento abdominal) mucho más corto que los segmentos restantes combinados LEPTANILLOIDINAE

-Sutura promesonotal vestigial o ausente (Fig. 6: A), sólo una débil línea transversa es apreciable dorsalmente. Espiráculos propodeales situados en la parte superior de los costados del propodeo (Fig. 6). Gáster sin constricciones entre los segmentos uno y dos ni entre el dos y el tres (Fig. 6: B y C). Primer segmento gastral subigual o más largo que los segmentos restantes combinados..... Parte de ECITONINAE

8- Obreras con ocelos (Fig 14: O). Pronoto y mesonoto no fusionados, sutura promesonotal presente (Fig. 7: A). Metatibias con una espuela apical conspicua y pectinada (Fig. 7: B). Carinas frontales estrechas, escleritos antenales con lóbulos que cubren en parte las inserciones antenales (Fig. 14: I), las cuales se encuentran muy cerca del margen anterior cefálico. Segundo segmento abdominal (peciolo) sin fusión tergosternal. Ojos muy desarrollados que abarcan cuando menos la mitad de los lados de la cabeza (Fig. 14) PSEUDOMYRMECINAE

-Obreras sin ocelos (Fig. 16). Pronoto y mesonoto fusionados, sutura promesonotal vestigial o ausente (Fig. 2: A). Metatibias usualmente sin espuela apical (Fig. 2: B), cuando está presente no es pectinada. Carinas frontales usualmente con lóbulos conspicuos (Fig. 16: L), algunas veces muy expandidos, que cubren en parte o totalmente las inserciones antenales, las cuales generalmente están separadas del margen anterior cefálico (escleritos antenales sin proyección lobiforme). Segundo segmento abdominal con fusión tergosternal. Ojos que nunca abarcan más de la mitad de los lados de la cabeza (Figs. 2 y 16) MYRMICINAE

IV. FILOGENIA

En la actualidad se reconocen 16 subfamilias vivientes de hormigas: Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae,

Nothomyrmecinae, Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, Apomyrminae, Ponerinae, Leptanillinae, Leptanilloidinae, Cerapachyinae, Aenictogitoninae, Ecitoninae, Aenictinae y Dorylinae (Bolton, 1990c; Shattuck, 1992; Baroni Urbani et al, 1992). Las relaciones filogenéticas entre estas subfamilias son aún inciertas. En 1928 W.M. Wheeler propuso la primera filogenia en la cual ubicó a la subfamilia Ponerinae como punto de origen de un árbol filogenético, derivando a las demás subfamilias de ésta. Brown (1954) presentó una segunda interpretación en un análisis de la morfología externa de las hormigas, proponiendo a Formicidae como un grupo monofilético que posteriormente evolucionó en dos complejos separados en los cuales al menos ciertas características anatómicas y comportamentales surgieron convergentemente. En el primer complejo, al que denominó Poneroides, incluyó las subfamilias Cerapachyinae, Leptanillinae, Myrmicinae, Dorylinae (incluyendo Aenictinae), Ecitoninae y Ponerinae, siendo esta última el grupo ancestral de las demás; en el segundo complejo, el Mirmecoide, ubicó a las subfamilias Dolichoderinae (incluyendo Aneuretinae), Formicinae, Pseudomyrmecinae, siendo Myrmeciinae (incluyendo Nothomyrmecinae) el grupo ancestral. La interpretación de Brown sufrió modificaciones importantes con los trabajos de Taylor (1978) y Ward (1990) quienes demostraron que las subfamilias Myrmeciinae y Pseudomyrmecinae están más relacionadas con el complejo Poneroides y por lo tanto este se amplió para incluirlas. En consecuencia, el complejo Mirmecoide pasó a denominarse Formicoide, con la subfamilia Nothomyrmecinae (establecida por Taylor, 1978) y permaneció en él como grupo ancestral.

Baroni Urbani (1989) propuso una tercera interpretación de la filogenia de las hormigas basado en un análisis cladístico comportamental. Baroni presentó tres clados: el primero reuniendo a Ecitoninae + Dorylinae (incluyendo Aenictinae) + Leptanillinae, el segundo conteniendo a Myrmeciinae + Ponerinae (incluyendo Cerapachyinae) + Myrmicinae + Pseudomyrmecinae; y el tercero representado por Nothomyrmecinae + Dolichoderinae (incluyendo Aneuretinae) + Formicinae. Bolton (1990c) se mostró en desacuerdo con estos

agrupamientos argumentando que algunas de las sinapomorfias con que Baroni define sus tres clados son en realidad paralelismos o convergencias.

Una propuesta reciente ha sido la de Bolton (1990c), complementada y reforzada con los trabajos de Ward (1990) y Shattuck (1992). En síntesis, esta interpretación propone a las subfamilias vivientes de hormigas como un grupo monofilético que comprende dos «complejos evolutivos» separados: el complejo Poneroides y el complejo Formicoide. Los estudios filogenéticos de Ward (1990) y Bolton (1990a, b, c) han confirmado claramente la monofilia del complejo Poneroides. El complejo Formicoide, en cambio, permanece definido por la ausencia de caracteres o por plesiomorfias y no se han encontrado sinapomorfias que lo confirmen como entidad monofilética. El análisis cladístico de Shattuck (1992) demostró la monofilia de tres subfamilias del complejo Formicoide, pero la restante, *Nothomyrmecinae*, permanece en el limbo entre los dos complejos. Baroni Urbani, Bolton y Ward presentaron en 1992 la más completa y reciente propuesta de filogenia interna de las hormigas (Fig. 21), en la que crean tres nuevas subfamilias (*Apomyrminae*, *Aenictogitoninae* y *Leptanilloidinae*) y listan un gran número de caracteres morfológicos y biológicos, especialmente en obreras. Una revisión de los estudios filogenéticos en hormigas y un análisis cladístico de las subfamilias neotropicales (basado en caracteres tomados de la literatura) se presenta en Fernández & Palacio (1994a).

V. LAS HORMIGAS EN LA REGIÓN NEOTROPICAL Y COLOMBIA

Las 16 subfamilias vivientes de hormigas abarcan 297 géneros y unas 8800 especies descritas (Wheeler & Wheeler, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990; Bolton, 1994); el número de especies puede ser el doble de acuerdo con algunos estimativos (p.ej. Moffet, 1986). Sobre los taxa fósiles no hay acuerdo; Wilson (1987a) y otros sólo aceptan una subfamilia, *Sphecomyrminae*, mientras que Dlusskyi (1987) trata a las hormigas como una superfamilia que contienen formas

ancestrales (*Armaniidae*), paralelas (*Sphecomyrminae*) y modernas (*Formicidae*) (Wilson, 1987).

Las regiones más ricas en hormigas son la afrotropical, con unas 2500 especies (Hölldobler & Wilson, 1990) y la neotropical, con unas 3000 especies. Existe un importante catálogo para la fauna neotropical gracias a Kempf (1972), puesto al día por Brandao (1991).

La identificación hasta género en hormigas es relativamente fácil con un entrenamiento básico. Existen claves para la fauna argentina (Kusnesov, 1978), cubana (Alayo, 1975) y mexicana (Mackay & Mackay, 1989). Para la región neotropical hay disponibles claves de Baroni Urbani (1983); Hölldobler & Wilson, 1990 y Jaffe, Pérez & Lattke, 1993). Mackay y Vinson publicaron en 1989 una guía para la literatura clave en la identificación de las hormigas del hemisferio occidental.

Con 91 géneros y casi 750 especies, Colombia posee una de las faunas más ricas del mundo, y probablemente ocupe el segundo lugar en riqueza de especies en la región neotropical después de Brasil. El Cuadro 1 muestra el tamaño de nuestra mirmecofauna (a nivel genérico) en comparación con la neotropical y la mundial.

Kempf (1972) registra más de 4000 especies y subespecies de hormigas para la región neotropical; Brandao (1991) actualiza el catálogo hasta 1990. Nosotros estimamos que la fauna de hormigas neotropicales comprende un mínimo de 3000 «buenas especies» equilibrando sinonimias y aparición o reconocimiento de novedades taxonómicas. Teniendo en cuenta esto, Colombia posee un 25% de la mirmecofauna neotropical, número que puede aumentar en la misma proporción que la del continente. Nuestra experiencia de campo, más nuestro trabajo rutinario de laboratorio nos inclinan a considerar que el número de especies en Colombia es por lo menos el doble del conocido. Regiones amplias del país (como el noroccidente colombiano, bosques y valles andinos, piedemonte llanero y la Costa Atlántica) permanecen ampliamente inexploradas, y aún regiones muy conocidas siguen arrojando nuevos regis-

tros y especies nuevas (Mackay & Baena, 1993; Zenner, 1994; Fernández & Palacio, 1994b; Bustos, 1994; Medina, 1994).

LISTADO SISTEMÁTICO PRELIMINAR DE LAS HORMIGAS DE COLOMBIA

(La agrupación de los géneros de Myrmicinae en tribus sigue en parte la propuesta de Bolton, 1994).

SUBFAMILIA PONERINAE

Tribu *Amblyoponini*

Género *Amblyopone* Erichson, 1842

- A. degenerata* Borgmeier, 1957. Chocó.
A. mystriops Brown, 1960. Cauca: Isla Gorgona.
lurilabes Lattke, 1991. Guajira, Magdalena, Antioquia, Meta.
orizabana Brown, 1960. Chocó, Risaralda.

Género *Prionopelta* Mayr, 1866

- P. antillana* Forel, 1909. Amazonas, Caquetá, Magdalena, Putumayo, Valle.
P. modesta Forel, 1909.
 sp. Meta.

Tribu *Ectatommini*

Género *Ectatomma* F. Smith, 1858

- E. confine* Mayr, 1870.
E. edentatum Roger, 1863. Amazonas, Caquetá, Meta, Valle.
E. goninion Kugler & Brown, 1982. Cauca: Isla Gorgona, Chocó, Risaralda.
E. lugens Emery, 1894. Amazonas, Caquetá.
E. opaciventre Roger, 1861. Meta.

- E. quadridens* (Fabricius, 1793). Amazonas, Caquetá, Cundinamarca, Meta, Sucre, Valle, Vichada.
E. ruidum Roger, 1861. Amazonas, Antioquia, Atlántico, Boyacá, Caquetá, Córdoba, Cundinamarca, Chocó, Huila, Magdalena, Meta, Vichada, Santander, Sucre, Tolima, Valle.
E. tuberculatum (Olivier, 1791). Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caquetá, Casanare, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Meta, Nariño, Santander, Vichada, Valle.

Género *Gnamptogenys* Roger, 1863

- G. aculeaticoxae* (Santschi, 1921).
G. acuminata Emery, 1896. Amazonia y Orinoquia.
G. acuta (Brown, 1958). Meta.
G. alfaroi Emery, 1894.
G. annulata Mayr, 1887. Amazonas, Valle.
G. banksi Wheeler, 1930.
G. bispinosa (Emery, 1890). Cundinamarca, Valle.
G. bisulca Kempf & Brown, 1968. Valle.
G. caelata Kempf, 1967. Amazonas.
G. concinua (F. Smith, 1858). Meta.
G. continua Mayr, 1887.
G. curvoclypeata Lattke, 1990.
G. extra Lattke, 1990. Sur de Colombia.
G. falcifera Kempf, 1967. Cundinamarca.
G. fernandezi Lattke, 1990. Amazonas?
G. haenschi Emery, 1902. Meta.
G. hartmanni (Wheeler, 1915).
G. horni Santschi, 1929. Nariño, Putumayo.
G. ingeborgae Brown, 1992. Cundinamarca, Meta, Putumayo.
G. interrupta Mayr, 1887.
G. lanei Kempf, 1960. Chocó.
G. mecotyle Brown, 1958.
G. mina (Brown, 1957). Norte de Colombia.
G. minuta Emery, 1896. Amazonas, Guajira, Magdalena.
G. moelleri (Forel, 1912).
G. mordax (F. Smith, 1858).
G. perspicax Kempf & Brown, 1970. Risaralda, Valle.
G. pleurodon (Emery, 1896). Putumayo, Amazonas.
G. pneodonax Kempf, 1968. Magdalena.

- G. porcata* (Emery, 1896). Valle.
G. regularis Mayr, 1870.
G. reichenspergi (Santschi, 1929). Orinoquia, Amazonia.
G. relictata (Mann, 1916). Orinoquia y Amazonia.
G. striatula Mayr, 1883. Amazonas, Meta.
G. strigata (Norton, 1871). Caldas, Valle.
G. sulcata (F. Smith, 1858). Sucre.
G. teffensis (Santschi, 1929). Meta.
G. tornata (Roger, 1861).
G. tortuolosa (F. Smith, 1858). Amazonas, Meta.
G. triangularis (Mayr, 1887).
G. n. sp. 1. Chocó.
G. n. sp. 2. Valle.
G. n. sp. 3. Nariño.
G. sp. A. Lattke (m.s.). Suroccidente de Colombia.
G. sp. B. Lattke (m.s.). Suroccidente de Colombia.
G. sp. C. Lattke (m.s.). Suroccidente de Colombia.
G. sp. D. Lattke (m.s.). Sur de Colombia.
G. sp. E. Lattke (m.s.). Suroccidente de Colombia.
G. sp. F. Lattke (m.s.). Sur de Colombia.
G. sp. G. Lattke (m.s.). Suroccidente de Colombia.
G. sp. H. Lattke (m.s.). Oriente de Colombia.

Tribu Heteroponerini

Género Acanthoponera Mayr, 1862

- A. minor* Forel, 1899. Valle.
A. mucronata (Roger, 1861). Amazonas.
A. sp. Valle.

Género Heteroponera Mayr, 1887

- H. inca* Brown, 1958. Valle.
H. microps Borgmeier, 1957. Antioquia, Tolima.
H. monticola Kempf & Brown, 1968. Meta, Nariño, Risaralda, Valle del Cauca.

Tribu Paraponerini

Género Paraponera F. Smith, 1859

- P. clavata* (Fabricius, 1775). Amazonas, Antioquia, Caldas, Casanare, Caquetá, Cauca, Cundinamarca, Chocó, Meta, Nariño, Putumayo, Risaralda, Vaupés, Valle.

Tribu Proceratiini

Género Discothyrea Roger, 1863

- D. sp. 1.* Bolívar.
D. sp. 2. Isla Gorgona.
D. sp. 3. Caquetá.

Género Proceratium Roger, 1863

- P. micrommatum* Roger, 1863. Noroccidente Colombiano..
P. silaceum Roger, 1863. Noroccidente Colombiano..

Tribu Platythyreini

Género Platythyrea Roger, 1863

- P. angusta* Forel, 1901. Putumayo.
P. pilosula (F. Smith, 1858). Amazonas, Valle.
P. punctata (F. Smith, 1858). Amazonas, Bolívar, Caquetá.
P. sinuata (Roger, 1861). Amazonas, Huila, Meta.

Género Probolomyrmex Mayr, 1901

- P. boliviensis* Mann, 1923. Valle.
P. petiolatus Weber, 1940. Cundinamarca.

Tribu Typhlomyrmecini

Género Typhlomyrmex Mayr, 1862

- T. pusillus* Emery, 1894. Antioquia.

T. rogenhoferi Mayr, 1862. Amazonas, Caldas, Caquetá, Cundinamarca, Huila, Meta.

Tribu Thaumatomyrmecini

Género Thaumatomyrmex Mayr, 1887

T. atrox Weber, 1939. Bolívar, Cundinamarca, Magdalena, Sucre, Valle.
T. ferox Mann, 1922. Posiblemente en Colombia.

Tribu Ponerini

Género Belonopelta Mayr, 1870

B. attenuata Mayr, 1870. Cundinamarca.
B. deletrix Mann, 1922. Valle.

Género Centromyrmex Mayr, 1866

C. alfaroi Emery, 1890.
C. brachycola (Roger, 1861). Amazonas, Caquetá, Meta.

Género Dinoponera Roger, 1861

D. gigantea (Perty, 1833). Posiblemente en Colombia.
D. longipes Emery, 1901. Amazonas.

Género Hypoponera Santschi, 1938

H. distinguenda (Emery, 1890). Cundinamarca.
H. famini (Forel, 1912). Guajira.
H. fiebrigi antoniensis (Forel, 1912). Guajira.
H. gaigei (Forel, 1914). Magdalena.
H. opaciceps (Mayr, 1887).
H. trigona (Mayr, 1887).
H. sp. 1. Chocó.
H. sp. 2. Chocó.
H. sp. 3. Bolívar.
H. sp. 4. Bolívar.

H. sp. 5. Valle.
H. sp. 6. Amazonas.

Género Leptogenys Roger, 1861

L. ingens columbica Mayr, 1886.
L. mucronata Forel, 1893. Magdalena.
L. pubiceps Emery, 1890. Región Atlántica.
L. pusilla Emery, 1890. Noroccidente de Colombia.
L. sp. 1. Valle.
L. sp. 2. Valle.
L. sp. 3. Amazonas.
L. sp. 4. Meta.
L. sp. 5. Magdalena
L. sp. 6. Bolívar.
L. sp. 7. Valle.
L. sp. 8. Valle.

Género Pachycondyla F. Smith, 1858

P. aenescens Mayr, 1870. Caldas, Risaralda.
P. apicalis (Latreille, 1802). Amazonas, Antioquia, Caquetá, Casanare, Chocó, Magdalena, Meta, Valle, Vichada.
P. arhuaca Forel, 1901. Caquetá, Magdalena.
P. atrovirens (Mayr, 1866). Antioquia.
P. bugabensis (Forel, 1899). Cauca: Isla Gorgona.
P. carbonaria (F. Smith, 1858). Antioquia, Caldas, Huila, Risaralda.
P. carinulata (Roger, 1861). Caquetá, Cauca: Isla Gorgona.
P. cavinodis Mann, 1916. Amazonia.
P. commutata (Roger, 1861). Amazonas, Caquetá, Meta, Vichada.
P. constricta (Mayr, 1883). Meta, Vichada.
P. crassinoda (Latreille, 1802). Amazonas, Antioquia, Arauca, Caquetá, Casanare, Cundinamarca, Chocó, Meta, Putumayo, Santander, Valle, Vichada.
P. crenata (Roger, 1861). Amazonas, Caquetá, Meta.
P. chyzeri Forel, 1907. Risaralda, Valle.
P. eleonorae Forel, 1921. Valle.
P. fauweli (Emery, 1895). Valle.
P. ferruginea (F. Smith, 1858). Amazonas, Caquetá, Valle.

- P. foetida* (Olivier, 1791). Caldas, Valle
P. fuscoatra Roger, 1861.
P. goeldii Forel, 1912. Amazonas.
P. guianensis Weber, 1939. Cauca, Valle.
P. harpax (Fabricius, 1804). Amazonas, Caquetá, Cauca, Cundinamarca, Meta, Nariño, Sucre.
P. holmgreni Wheeler, 1925.
P. impressa Roger, 1861. Amazonas, Bolívar, Caquetá, Chocó, Huila, Magdalena, Meta, Tolima, Valle.
P. laevigata (F. Smith, 1858). Amazonas, Cundinamarca, Valle.
P. lineaticeps (Mayr, 1866). Tolima.
P. obscuricornis (Emery, 1890). Amazonas, Antioquia, Caquetá, Chocó, Meta, Valle, Vichada.
P. pergandei Forel, 1909. Valle.
P. rostrata (Emery, 1890). Amazonas.
P. stigma (Fabricius, 1804). Amazonas, Antioquia, Caquetá, Meta, Valle, Vichada.
P. striata (F. Smith, 1858). Risaralda.
P. striatinodis (Emery, 1890). Amazonas, Caquetá, Risaralda.
P. thesiae (Forel, 1899). Noroccidente Colombiano.
P. unidentata (Mayr, 1862). Amazonas, Caquetá, Meta.
P. villosa (Fabricius, 1804). Amazonas, Antioquia, Atlántico, Caquetá, Cauca, Cesar, Meta, Putumayo, Santander Vichada.
P. sp.A. Brown (m.s.). Andes colombianos.
P. sp.B. Brown (m.s.). Amazonas, llanos orientales.
P. sp.C. Brown (m.s.). Occidente colombiano.
P. sp.D. Brown (m.s.). Occidente colombiano.
P. n.sp.1. Meta.
P. n.sp.2. Cauca: Isla Gorgona.
P. n.sp.3. Valle.

Género *Simopelta* Mann, 1922

- S. manni* Wheeler, 1935. Valle.
S. sp. A. Brown (m.s.). Valle.
S. sp. B. Brown (m.s.). Chocó.
S. n.sp. Cundinamarca.
n. sp. cf. williamsi. Nariño, Valle.

Tribu *Odontomachini*

Género *Anochetus* Mayr, 1861

- A. bispinosus* (F. Smith, 1858). Caquetá, Magdalena, Meta, Valle.
A. diegensis Forel, 1912. Guajira, Magdalena.
A. emarginatus (Fabricius, 1804). Amazonas, Caquetá, Guajira, Magdalena, Meta, Valle.
A. elegans Lattke, 1986. Valle.
A. horridus Kempf, 1964. Amazonas.
A. inermis André, 1899. Bolívar, Guajira, Magdalena.
A. mayri Emery, 1884. Amazonas, Meta.
A. simoni Emery, 1890. Amazonas, Huila, Meta, Valle.
A. targionii Emery, 1894. Amazonas.
A. vallensis Lattke, 1986. Valle.

Género *Odontomachus* Latreille, 1804

- O. bauri* Emery, 1892. Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caldas, Caquetá, Cauca: Isla Gorgona, Chocó, Huila, Magdalena, Nariño, Sucre, Valle.
O. biumbonatus Brown, 1976. Amazonas, Valle.
O. brunneus (Patton, 1894). Casanare, Magdalena, Santander.
O. caelatus Brown, 1976. Amazonas, Meta.
O. chelifer (Latreille, 1802). Antioquia, Caldas, Chocó, Huila, Magdalena, Meta, Santander, Valle.
O. cornutus Stitz, 1933. Chocó, Risaralda, Valle.
O. erythrocephalus Emery, 1890. Antioquia, Boyacá, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Putumayo, Quindío, Risaralda, Santander, Tolima, Valle.
O. haematodus (Linneo, 1758). Amazonas, Antioquia, Meta, Vichada.
O. hastatus (Fabricius, 1804). Amazonas, Caquetá, Valle.
O. laticeps Roger, 1861. Meta.
O. mayi Mann, 1912. Amazonas.
O. minutus Emery, 1894. Noroccidente colombiano.
O. mormo Brown, 1976. Caldas, Valle.
O. opaciventris Forel, 1899. Cundinamarca, Santander, Valle.
O. cf. panamensis Forel, 1899. Valle.

- O. ruginodis* Wheeler, 1905. Meta.
O. scalptus Brown, 1977. Amazonas, Valle.
O. n.sp. 1. Vichada.
O. n.sp. 2. Mackay (m.s.). Valle.

SUBFAMILIA CERAPACHYINAE

Tribu Cerapachyini

Género Cerapachys F. Smith, 1857

- C. splendens* Borgmeier, 1957. Huila.
C. sp. Bolívar.

Tribu Acanthostichini

Género Acanthostichus Mayr, 1887

- A. kirbyi* Emery, 1895. Amazonas.
A. fuscipennis Emery, 1895. Meta.
A. sp. cf. quadratus. Meta.
A. sanchezorum Mackay, 1985. Meta.
A. truncatus Mackay, 1995. Putumayo.
A. sp. Meta.

Tribu Cilindromyrmecini

Género Cilindromyrmex Mayr, 1887

- C. godmani* Forel, 1899. Posiblemente en Colombia.

SUBFAMILIA LEPTANILLOIDINAE

Leptanilloides Mann, 1923

- L. sp.* Amazonas.

SUBFAMILIA ECITONINAE

Tribu Cheliomyrmecini

Género Cheliomyrmex Mayr, 1870

- C. andicolus* Emery, 1894. Amazonas, Antioquia, Caquetá, Cundinamarca, Nariño, Risaralda.
C. audax Santschi, 1921. Caldas, Valle.

Tribu Ecitonini

Género Eciton Latreille, 1804

- E. burchelli* (Westwood, 1842). Amazonas, Bolívar, Caldas, Caquetá, Cundinamarca, Guaviare, Meta, Nariño, Risaralda, Valle, Vichada.
E. drepanophorum F. Smith, 1858. Amazonas.
E. dulcius Forel, 1912. Amazonas, Caquetá, Huila, Valle.
E. hamatum (Fabricius, 1781). Amazonas, Caquetá, Chocó, Magdalena, Meta, Nariño, Risaralda.
E. jansoni Forel, 1912. Chocó, Risaralda.
E. lucanoides Emery, 1894. Cauca, Nariño.
E. mexicanum Roger, 1863. Meta.
E. quadriglume (Haliday, 1836). Orinoquia, Amazonia.
E. rapax F. Smith, 1855. Amazonas, Caquetá, Guaviare.
E. uncinatum Borgmeier, 1953. Posiblemente en Colombia.
E. vagans Olivier, 1791. Amazonas, Caldas, Caquetá, Cauca, Cundinamarca, Magdalena, Meta, Quindío, Valle.

Género Labidus Jurine, 1807

- L. coecus* (Latreille, 1802). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Casanare, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Meta, Nariño, Quindío, Santander, Tolima, Valle.
L. curvipes (Emery, 1900). Caldas.
L. praedator (F. Smith, 1858). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Casanare, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Meta, Nariño, Risaralda.
L. spininodis (Emery, 1890). Cauca, Cundinamarca, Quindío, Putumayo.

Género Neivamyrmex Borgmeier, 1936

- N. adnepos* (Wheeler, 1922). Meta.
N. angustinodis (Emery, 1888). Posiblemente en Colombia.
N. clavifemur Borgmeier, 1953. Caquetá.
N. compressinodis Borgmeier, 1953. Posiblemente en Colombia.
N. diana (Forel, 1912). Posiblemente en Colombia.

- N. emersoni* (Wheeler, 1921). Meta.
N. falciferus (Emery, 1900). Meta.
N. gibbatus Borgmeier, 1953. Posiblemente en Colombia.
N. gradualis Borgmeier, 1953. Meta.
N. guyanensis (Santschi, 1916). Posiblemente en Colombia.
N. halidayi (Shuckard, 1840). Boyacá.
N. humilis (Borgmeier, 1939). Valle, Boyacá.
N. iridescens Borgmeier, 1950. Cundinamarca.
N. klugi (Shuckard, 1840). Posiblemente en Colombia.
N. pilosus (F. Smith, 1858). Caldas, Chocó, Cundinamarca, Valle.
N. planidorsus (Emery, 1905). Cundinamarca.
N. pseudops (Forel, 1909). Posiblemente en Colombia.
N. rosenbergi (Forel, 1911). Posiblemente en Colombia.
N. spinolai (Westwood, 1842). Cundinamarca, Nariño, Santander.
N. swainsoni (Shuckard, 1840). Valle.
N. sulcatus (Mayr, 1868). Meta.
N. tenuis Borgmeier, 1953. Meta.
N. n.sp. cf. minensis. Watkins (m.s.). Bolívar, Chocó, Meta.
N. n.sp. Watkins (m.s.). Amazonas, Caquetá, Meta.

Género *Nomamyrmex* Borgmeier, 1936

- N. esenbecki* (Westwood, 1842). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Chocó, Magdalena, Meta, Tolima.
N. hartigi (Westwood, 1842). Caldas, Meta, Valle.

SUBFAMILIA PSEUDOMYRMECINAE

Tribu *Pseudomyrmecini*

Género *Pseudomyrmex* Lund, 1831

- P. adustus?* (Borgmeier, 1929). Cauca.
P. atripes (F. Smith, 1860). Amazonas, Caquetá, Chocó, Magdalena, Meta.
P. boopis (Roger, 1863). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Chocó, Magdalena, Meta, Nariño, Risaralda.

- P. browni* Kempf, 1967. Chocó, Risaralda.
P. colei (Enzmann, 1945). Amazonas.
P. cf. concolor (F. Smith, 1860).
P. cordiae (Forel, 1904). Meta, Tolima.
P. cubaensis (Forel, 1901). Antioquia, Caquetá, Cauca, Magdalena, Meta.
P. curacaensis (Forel, 1912). Amazonas, Bolívar, Chocó, Guajira, Huila, Magdalena, Meta.
P. dendroicus (Forel, 1904). Amazonas, Antioquia, Boyacá, Caquetá, Cundinamarca, Meta.
P. depressus (Forel, 1906). Caquetá.
P. duckei (Forel, 1906). Chocó.
P. eduardi (Forel, 1912). Cauca, Cundinamarca, Magdalena, Meta.
P. elongatus (Mayr, 1870). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Chocó, Cundinamarca, Meta, Valle.
P. ethicus (Forel, 1911). Cundinamarca, Magdalena, Meta.
P. euryblemma (Forel, 1899). Magdalena.
P. excisus (Mayr, 1870).
P. faber (F. Smith, 1858). Posiblemente en Colombia.
P. filiformis (Fabricius, 1804). Amazonas, Bolívar, Magdalena, Vichada.
P. flavidulus (F. Smith, 1858). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Cundinamarca, Meta.
P. fortis (Forel, 1899). Magdalena.
P. gebelli (Forel, 1899). Magdalena, Quindío, Tolima.
P. godmani (Forel, 1899). Caquetá.
P. gracilis (Fabricius, 1804). Amazonas, Bolívar, Caldas, Caquetá, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Meta, Quindío, Risaralda, Santander, Vichada.
P. holmgreni (Wheeler, 1925). Risaralda.
P. ita (Forel, 1906). Magdalena.
P. kuenckeli (Emery, 1890).
P. laevifrons Ward, 1989.
P. laevigatus (F. Smith, 1877).
P. landolti (Forel, 1912).
P. levivertex (Forel, 1906). Magdalena.
P. maculatus (F. Smith, 1855). Casanare.
P. oculatus (F. Smith, 1855). Amazonas, Caquetá, Cundinamarca, Risaralda, Vichada.

- P. oki* (Forel, 1906). Chocó, Magdalena.
P. osurus (Forel, 1906). Valle.
P. pallens (Mayr, 1870). Cundinamarca, Quindío.
P. perboscii (Guerin, 1844). Amazonas, Bolívar, Caquetá, Meta.
P. pupa (Forel, 1911). Meta.
P. rochai (Forel, 1912). Chocó, Nariño, Valle.
P. rubiginosus (Stitz, 1913). Amazonas, Caquetá.
P. sericeus (Mayr, 1870). Amazonas, Boyacá, Cundinamarca.
P. simplex (F. Smith, 1877). Amazonas, Bolívar, Cundinamarca, Magdalena, Meta, Risaralda, Valle, Vichada.
P. spiculus Ward, 1989. Amazonas. Chocó.
P. spinicola (Emery, 1890). Atlántico, Bolívar, Magdalena, Meta, San Andrés y Providencia.
P. symbioticus (Forel, 1904). Bolívar, Chocó, Guajira, Magdalena.
P. tenuis (Fabricius, 1804). Amazonas, Chocó, Meta.
P. tenussimus (Emery, 1905). Caquetá, Cundinamarca, Magdalena, Meta.
P. terminalis? (F. Smith, 1877). Amazonas, Caquetá.
P. termitarius (F. Smith, 1855). Amazonas, Cundinamarca, Magdalena, Meta.
P. triplaridris (Forel, 1904). Amazonas.
P. triplarinus (Weddell, 1849). Amazonas.
P. unicolor (F. Smith, 1855). Meta.
P. urbanus (F. Smith, 1877).
P. venustus (F. Smith, 1858). Cundinamarca.
P. viduus (F. Smith, 1858). Amazonas, Chocó, Meta.
P. n.sp. (Ward, m.s.). Magdalena
P. sp. psw. 4. Santander.
P. sp. psw. 10. Cundinamarca.
P. sp. psw. 12. Chocó.
P. sp. psw. 15. Caldas.
P. sp. psw. 17. Risaralda.
P. sp. psw. 19. Cundinamarca.
P. sp. psw. 38. Amazonas.
P. sp. psw. 51. Boyacá.
P. sp. psw. 68. Amazonas.

SUBFAMILIA MYRMICINAE

Tribu Myrmicini

Género *Hylomyrma* Forel, 1912

- H. blandiens* Kempf, 1961. Amazonas.

- H. columbica* Forel, 1912. Guajira.
H. dolichops Kempf, 1973. Amazonas, Caquetá.
H. inmanis Kempf, 1973. Amazonas.
H. praepotens Kempf, 1973. Amazonas, Meta.
H. sagax Kempf, 1973. Amazonas, Caquetá.
H. transversa Kempf, 1973. Cauca: Isla Gorgona.
H. versuta Kempf, 1973. Amazonas. Caquetá.

Género *Pogonomyrmex* Mayr, 1868

- P. mayri* Forel, 1899. Atlántico, Bolívar, Guajira, Magdalena, Sucre.
P. naegelli (Forel, 1886). Amazonas, Caquetá, Meta.
P. n.sp. Fernández & Palacio (m.s.). Nariño.

Tribu Pheidolini

Género *Adelomyrmex* Emery, 1897

- A. cf. tristani* (Menozzi, 1931). Occidente Colombiano.
A. sp. 1. Valle.
A. sp. 2. Chocó.

Género *Aphaenogaster* Mayr, 1853

- A. sp. 1.* Meta.
A. sp. 2. Nariño.

Género *Pheidole* Westwood, 1840

- P. amata* Forel, 1901. Magdalena.
P. anastassi Emery, 1896. Posiblemente en Colombia.
P. arhuaca Forel, 1901. Magdalena.
P. biconstricta Mayr, 1870. Meta.
P. biconstricta lallemandi Forel, 1901. Amazonas, Magdalena.
P. cephalica F. Smith, 1858. Meta.
P. cornutula Emery, 1890.
P. distorta Forel, 1899. Magdalena.
P. distorta reclusa Forel, 1899. Magdalena.
P. fallax Mayr, 1870.
P. fallax britoi Forel, 1912. Magdalena.
P. fallax columbica, Forel, 1886.

- P. fimbriata* Roger, 1863. Posiblemente en Colombia.
P. flavens asperithorax var. semipolita Emery, 1896.
P. flavens navigans Forel, 1901.
P. floridana var. antoniensis Forel, 1901. Magdalena.
P. gaigei Forel, 1914.
P. guathieri Forel, 1901. Guajira.
P. guilelmimuelleri bucculenta var. socrus Forel, 1914. Antioquia.
P. incisa Mayr, 1870.
P. laeviventris Mayr, 1870.
P. longiscapa martensis Forel, 1914.
P. longiscapa martensis var. scabrocciput Forel, 1914.
P. megacephala (Fabricius, 1793). Amazonas?
P. cf. plebecula Forel, 1899. Magdalena.
P. praeusta Roger, 1863.
P. puwiventris var. nevadensis Forel, 1901. Magdalena.
P. punctatissima Mayr, 1870.
P. radoszkowskii Mayr, 1883
P. radoszkowskii var. inversa Forel, 1901. Atlántico.
P. seeldrayersi Forel, 1910.
P. steinheili Forel, 1901. Guajira.
P. stulta Forel, 1886.
P. subarmata Mayr, 1883.
P. subarmata var. elongatula Forel, 1893.
P. susannae atricolor Forel, 1901. Magdalena.
P. susannae obscurior Forel, 1886.
P. transversostriata var. nigridens Forel, 1901. Magdalena.
P. vallifica Forel, 1901. Magdalena.

Tribu Stenammini

Género *Lachnomyrmex* Wheeler, 1910

L. sp. Amazonas.

Género *Rogeria* Emery, 1894

- R. alzatei* Kugler, 1994. Antioquia, Chocó, Cundinamarca,
 Guajira, Magdalena, Meta.
R. belti Mann, 1922. Nariño.
R. besucheti Kugler, 1994. Putumayo.
R. blanda (F. Smith, 1858). Posiblemente en Colombia.

- R. ciliosa* Kugler, 1994. Posiblemente en Colombia.
R. curvipubens Emery, 1894. Guajira, Magdalena, Meta.
R. foreli Emery, 1894.
R. gibba Kugler, 1994. Antioquia.
R. innotabilis Kugler, 1994. Magdalena.
R. leptonana Kugler, 1994. Guajira.
R. lirata Kugler, 1994. Amazonas.
R. merenbergiana Kugler, 1994. Huila.
R. nevadensis Kugler, 1994. Magdalena.
R. pellecta Kempf, 1973. Meta.
R. scobinata Kugler, 1994. Amazonas.
R. tribrocca Kugler, 1994. Meta.

Tribu Formicoxenini

Género *Cardiocondyla* Emery, 1869

- C. emeryi* Forel, 1881. Caldas.
C. nuda (Mayr, 1866). Caldas, Cundinamarca, Huila, Meta,
 Santander, Tolima.
C. wroughtoni (Forel, 1897). Valle.

Género *Leptothorax* Mayr, 1855

- anduzei* Weber, 1943. Amazonas.
asper Mayr, 1887. Quindío, Risaralda.
echinatinodis Forel, 1886. Huila.
pittieri forel, 1899. Caldas.
pleuriticus Wheeler, 1921.
spininodis Mayr, 1887. Antioquia, Cundinamarca, Valle
subditivus (Wheeler, 1903). Magdalena.
tristani Emery, 1896. Huila, Magdalena.
 sp. 1. Bolívar.
 sp. 2. Caldas.

Tribu Crematogastrini

Género *Crematogaster* Lund, 1831

- C. abstinens* Forel, 1899.
C. acuta (Fabricius, 1804).

- C. acuta* var. *centralis* Santschi, 1932.
C. Ampla Forel, 1912. Magdalena, Meta.
C. brasiliensis Mayr, 1877. Amazonas?, Cundinamarca, Valle.
C. brevispinosa Mayr, 1870. Antioquia, Atlántico, Cauca, Guaviare, Huila, Meta Santander, Valle.
C. brevispinosa crucis Forel, 1912. Magdalena.
C. brevispinosa minutior var. *striatinota* Forel, 1912.
C. brevispinosa rochai Forel, 1903.
C. brevispinosa tumulifera Forel, 1899. Posiblemente en Colombia.
C. curvispinosa Mayr, 1862. Caquetá, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Meta, Quindío, Valle.
C. distans Mayr, 1870. Antioquia, Cesar, Cundinamarca, Guajira, Huila, Magdalena, Meta, N. Santander, Tolima, VaC. lle
C. erecta Mayr, 1866. Chocó, Huila, Meta, Valle.
C. evallans Forel, 1907. Meta.
C. limata F. Smith, 1858. Antioquia, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Meta.
C. longispina Emery, 1890. Cundinamarca.
C. montezumia F. Smith, 1858. Huila, Magdalena.
C. nigropilosa Mayr, 1870. Cauca, Chocó, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Meta, Santander, Tolima, Valle.
C. nitidiceps Emery, 1895. Magdalena.
C. ornatipilis Wheeler, 1918. Antioquia, Casanare, Cundinamarca, Guajira, Huila, Meta, N. Santander, Sucre, Tolima
C. parabiota Forel, 1912. Huila, Magdalena, Meta, Valle
C. quadriformis Roger, 1863.
C. stolli Forel, 1884. Magdalena.
C. sumichrasti Mayr, 1870. Amazonas, Meta.
C. torosa Mayr, 1870. Valle.

Tribu Solenopsidini

Género *Allomerus* Mayr, 1877

- A. sp.1. Amazonas.
 A. sp.2. Amazonas.
 A. sp.3. Amazonas.

Género *Carebarella* Emery, 1905

- C. bicolor* Emery, 1905. Norte de Colombia.

Género *Megalomyrmex* Forel, 1885

- M. balzani* Emery, 1894. Amazonas, Meta.
M. cuatiara Brandao, 1990. Bolívar, Meta Putumayo.
M. cupecuara Brandao, 1990. Valle.
M. cyendyra Brandao, 1990. Valle.
M. drifti, Kempf, 1961. Bolívar, Magdalena, Meta, Putumayo.
M. foreli Emery, 1890. Antioquia, Cundinamarca, Meta, Providencia, Vichada.
M. incisus M.R. Smith, 1947. Bolívar, Magdalena, Meta.
M. latreillei Emery, 1890. Meta, Putumayo.
M. leoninus Forel, 1884. Amazonas, N. de Santander, Vichada.
M. modestus Emery, 1896. Chocó.
M. poatan Brandao, 1990. Magdalena.
M. silvestrii Wheeler, 1909. Amazonas, Bolívar, Magdalena.
M. staundingeri Emery, 1890. Amazonas.
M. timbira Brandao, 1990. Amazonas.
M. wallacei Mann, 1916. Amazonas.
M. n.sp. Nariño.

Género *Monomorium* Mayr, 1855

- M. destructor* (Jerdon, 1852).
M. floricola (Jerdon, 1852). Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caldas, Huila, Magdalena, Meta Valle.
M. pharaonis (Linneo, 1758). Antioquia, Cundinamarca, Huila, Meta, Vichada.

Género *Solenopsis* Westwood, 1840

- S. bondari* Santschi, 1925. Amazonas?.
S. corticalis Forel, 1881.
S. gayi (Spinola, 1851). Antioquia, Cundinamarca, Huila, Meta, Valle.
S. geminata (Fabricius, 1804). Amplia distribución.
S. globularia (F. Smith, 1858).

- S. laeviceps* Mayr, 1870.
S. laeviceps var. *antoniensis* Forel, 1912. Magdalena.
S. rugiceps Mayr, 1870.
S. saevissima (F. Smith, 1855). Amazonas.
S. spei Forel, 1912. Guajira.
S. subtilis Emery, 1896. Amazonas.
S. virulens (F. Smith, 1858). Posiblemente en Colombia.

Tribu Pheidologetonini

Género *Oligomyrmex* Mayr, 1867

- O. eidemanni* Menozzi en Eidmann, 1935. Meta.
O. nevermanni (Mann, 1926). Magdalena.
O. sp. 1. Tolima.
O. sp. 2. Tolima.

Tribu Tetramoriini

Género *Tetramorium* Mayr, 1855

- T. bicarinatum* (Nylander, 1864). Cauca, Huila, Meta, Valle.
T. caldarium (Roger, 1857).
T. guineense (Fabricius, 1793).
T. simillimum (F. Smith, 1881). Huila.

Tribu Cephalotini

Género *Cephalotes* Latreille, 1802

- C. atratus* (Linneo, 1758). Amazonas, Antioquia, Arauca, Boyacá, Caquetá, Meta, Santander, Vichada.
C. atratus erectus Santschi, 1920.
C. decemspinus Santschi, 1920. Norte de Colombia.
C. serraticeps (F. Smith, 1858). Posiblemente en Colombia.

Género *Eucryptocerus* Kempf, 1961

- E. placidus* (F. Smith, 1860). Amazonas, Caquetá, Meta, Vichada.

Género *Procryptocerus* Emery, 1887

- P. attenuatus* (F. Smith, 1876). Posiblemente en Colombia.
P. batesi Forel, 1899.
P. carbonarius (Mayr, 1870). Cundinamarca.
P. coriarius (Mayr, 1870). Cundinamarca.
P. ferreri Forel, 1912. Magdalena.
P. goeldii Forel, 1899. Risaralda.
P. hylaeus Kempf, 1951. Cundinamarca, Magdalena.
P. mayri Forel, 1899.
P. pictipes Emery, 1896. Meta.
P. rudis (Mayr, 1870). Cundinamarca, Risaralda, Valle.
P. cf. rudis (Mayr, 1870). Valle.
P. scabriusculus Emery, 1894. Risaralda, Valle.
P. subpilosus (F. Smith, 1860). Posiblemente en Colombia.
P. n.sp. Longino (m.s.). Risaralda.

Género *Zacryptocerus* Ashmead, 1905

- Z. argentatus* (F. Smith, 1854).
Z. christophersenii (Forel, 1912). Bolívar, Caldas, Casanare, Chocó, Magdalena, Meta, N. Santander.
Z. clypeatus (Fabricius, 1804). Amazonas, Meta.
Z. coffeae Kempf, 1953. Cundinamarca.
Z. complanatus (Guerin, 1845).
Z. conspersus (F. Smith, 1867). Meta.
Z. cordatus (F. Smith, 1854). Amazonas, Caldas, Caquetá, Meta.
Z. crenaticeps (Mayr, 1866).
Z. cristatus (Emery, 1890).
Z. femoralis (F. Smith, 1854). Bolívar, Magdalena.
Z. foliaceus (Emery, 1905). Magdalena.
Z. grandinosus (F. Smith, 1860). Amazonas, Caquetá, Huila, Magdalena.
Z. inaequalis (Mann, 1916). Amazonas, Caquetá.
Z. maculatus (F. Smith, 1876). Bolívar, Cundinamarca, Huila, Valle.
Z. minutus (Fabricius, 1804). Antioquia, Cundinamarca, Huila, Meta.
Z. multispinus (Emery, 1890). Chocó, Huila, Santander.
Z. pallens (Klug, 1824). Huila, Meta.
Z. patei Kempf, 1951.

- Z. pavonii* (Latreille, 1809). Amazonas?
Z. pusillus (Klug, 1824). Bolívar, Meta.
Z. scutulatus (F. Smith, 1867).
Z. simillimus (Kempf, 1951). Amazonas, Caquetá.
Z. spinosus (Mayr, 1862). Amazonas, Caquetá.
Z. umbraculatus (Fabricius, 1804). Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caquetá, Chocó, Huila, Meta, Nariño, Tolima.
Z. varians (F. Smith, 1858). Bolívar.
Z. n.sp. Bolívar.

Tribu Basicerotini

Género Basiceros Schulz, 1906

- B. conjugans* Brown, 1974. Amazonas.
B. discigera (Mayr, 1887).
B. singularis (F. Smith, 1858). Meta.

Género Creightonidris Brown, 1949

- C. scambognatha* Brown, 1949. Amazonas.

Género Eurhopalotrix Brown & Kempf, 1960

- E. bolau* (Mayr, 1870). Norte de Colombia.
E. gravis (Mann, 1922). Valle.
E. pilulifera Brown & Kempf, 1960. Chocó.
E. sp. Meta.

Género Octostruma Forel, 1912

- O. balzani* (Emery, 1894). Chocó, Magdalena, Meta.
O. jheringi (Emery, 1887). Magdalena.

Género Protalaridris Brown, 1980

- P. armata* Brown, 1980. Chocó.

Género Rhopalotrix Mayr, 1870

- R. ciliata* Mayr, 1870.

Tribu Dacetini

Género Acanthognathus Mayr, 1887

- A. brevicornis* M.R. Smith, 1944. Valle.
A. ocellatus Mayr, 1887.
A. cf. rudis Brown & Kempf, 1969. Risaralda.
A. teledectus Brown & Kempf, 1969. Valle.

Género Daceton Perty, 1833

- D. armigerum* (Latreille, 1802). Meta.

Género Glamyromyrmex Wheeler, 1915

- G. cf. wheeleri* M.R. Smith, 1944. Cundinamarca.
G. sp. Amazonas.

Género Neostruma Brown, 1948

- N. brevicornis* (Mann, 1922). Magdalena.
N. cf. metopia Brown, 1959.
N. zeteki (Brown, 1959). Meta.

Género Smithistruma Brown, 1948

- S. albertii* (Forel, 1893). Amazonas?. Cauca, Nariño, Valle.
S. castanea Brown, 1953.
S. margaritae (Forel, 1893). Cundinamarca, Meta.

Género Strumigenys F. Smith, 1860

- S. biolleyi* Forel, 1908.
S. connectens Kempf, 1958. Cundinamarca.
S. cordovens Mayr, 1887. Posiblemente en Colombia.
S. cultriger Mayr, 1887. Valle.
S. denticulata Mayr, 1887. Meta, Risaralda.
S. cf. dolichognatha Weber, 1934. Amazonas.
S. eggersi Emery, 1890. Magdalena.
S. elongata. Roger, 1863.

- S. gemella* Kempf, 1974. Valle.
S. godmani Forel, 1899. Occidente de Colombia.
S. gundlachi (Roger, 1862). Risaralda, Tolima.
S. laevipleura Kempf, 1958. Antioquia.
S. cf. longispina Brown, 1957. Meta.
S. louisianae Roger, 1863.
S. marginiventris Santschi, 1931. Chocó.
S. perparva Brown, 1957. Meta, Risaralda.
S. precava Brown, 1954. Posiblemente en Colombia.
S. smithi Forel, 1886. Valle.
S. subdentata Mayr, 1887. Magdalena.
S. trinidadensis Wheeler, 1922. Posiblemente en Colombia.
S. trudifera Kempf & Brown, 1969. Amazonas.
S. xenognatha Kempf, 1958. Antioquia.

Tribu Ochetomyrmecini

Género Ochetomyrmex Mayr, 1887

- O. semipolitus* Mayr, 1877. Amazonia.
O. sp. Meta.

Género Tranopelta Mayr, 1866

- T. gilva* Mayr, 1866. Amazonas, Risaralda?
T. heyeri var. *columbica* Forel, 1912. Guajira.

Tribu Blepharidattini

Género Blepharidatta Wheeler, 1915

- B. brasiliensis* Wheeler, 1915. Amazonas.

Género Wasmannia Forel, 1893

- W. auropunctata* (Roger, 1863). Tierras bajas de Colombia.
W. auropunctata var. *obscura* Forel, 1912. Magdaleana.

Tribu Attini

Género Acromyrmex Mayr, 1865

- A. aspersus* var. *fuhmanni* Forel, 1914. Antioquia, Huila, Valle.

- A. balzani* Emery, 1890. Antioquia, Meta.
A. coronatus (Fabricius, 1804). Amazonas, Boyacá, Cundinamarca, Meta.
A. hystrix Latreille, 1802. Amazonas, Cundinamarca, Meta.
A. landolti Forel, 1884. Boyacá, Casanare, Guajira, Huila, Meta, N. Santander.
A. octospinosus (Reich, 1793). Amazonas, Antioquia, Cauca, Chocó, Cundinamarca, Huila, Meta, Tolima, Valle.
A. octospinosus echinatio Forel, 1899. Amplia distribución.
A. rugosus (F. Smith, 1858).
A. rugosus var. *santschii* Forel, 1912. Magdalena.

Género Apterostigma Mayr, 1865

- A. auriculatum* Wheeler, 1925
A. bolivianum Weber, 1938. Amazonia y Orinoquia.
A. epinotale Weber, 1938. Amazonia y Orinoquia.
A. ierense Weber, 1937.
A. jubatum Wheeler, 1925.
A. mayri Forel, 1893. Magdalena.
A. peruvianum Wheeler, 1925.
A. pilosum Mayr, 1865.
A. robustum Emery, 1896.
A. urichii Forewll, 1893.
A. n.sp. A. Lattke (m.s.). Sur de Colombia..
A. n.sp. B. Lattke (m.s.). Noroccidente Colombiano.
A. n.sp. C. Lattke (m.s.). Suroccidente Colombiano.
A. n.sp. D. Lattke (m.s.). Suroccidente Colombiano.
A. n.sp. E. Lattke (m.s.). Chocó.
A. n.sp. F. Lattke (m.s.). Suroccidente Colombiano.

Género Atta Fabricius, 1804

- A. cephalotes* (Linneo, 1758). Amazonas, Antioquia, Boyacá, Caquetá, Casanare, Cauca, Cundinamarca, Guajira, Huila, Magdalena, Meta, Santander, Tolima, Vichada, Valle.
A. colombica Guerin, 1845. Atlántico, Caquetá, Casanare, Cauca, Córdoba, Cundinamarca, Chocó, Huila, Magdalena, Meta, Quindío, Tolima, Risaralda.
A. laevigata (F. Smith, 1858). Boyacá, Casanare, Cundinamarca, Huila, Meta, N. Santander, Santander.

A. sexdens (Linneo, 1758). Amazonas, Caquetá, Huila, Meta, Tolima.

Género *Cyphomyrmex* Mayr, 1862.

- C. bicarinatus* Snelling & Longino, 1992. Magdalena.
C. castagnei Mackay & Baena, 1993. Cauca: Isla Gorgona, Nariño.
C. cornutus Kempf, 1968. Valle, Casanare, Cauca: Isla Gorgona, Nariño.
C. costatus Mann, 1922. Norte de Colombia.
C. dentatus Forel, 1901. Valle.
C. faunulus Wheeler, 1925. Amazonas.
C. kirbyi Mayr, 1887.
C. hamulatus Weber, 1938. Posiblemente en Colombia.
C. laevigatus Weber, 1938. Amazonas, Meta.
C. lectus Forel, 1911. Valle.
C. longiscapus Weber, 1940. Chocó, Nariño, Valle.
C. minutus Mayr, 1862. Guajira.
C. peltatus? Kempf, 1966. Huila.
C. rimosus (Spinola, 1853). Bolívar, Chocó, Guajira, Meta, Tolima, Valle.
C. salvini Forel, 1899. Caquetá, Chocó, Meta, Risaralda, Valle.
C. vorticis Weber, 1940. Chocó.
C. n.sp. Caldas.

Género *Mycetophylax* Emery, 1913

- M. emeryi* (Forel, 1907). Magdalena.
M. sp. 1. Meta.
M. sp. 2. Huila.

Género *Mycocephurus* Forel, 1893

- M. obsoletus* Emery, 1913. Amazonas.
M. smithi Forel, 1893. Huila, Meta, Valle.

Género *Myrmicocrypta* F. Smith, 1860

- M. squamosa* F. Smith, 1860. Amazonia?.

- M. sp. 1.* Huila.
M. sp. 2. Magdalena.
M. sp. 3. Amazonas, Caquetá.

Género *Sericomyrmex* Mayr, 1865

- S. burchelli* Forel, 1905. Isla Gorgona.
S. diego. Forel, 1912. Magdalena.
S. sp. Guajira, Huila, Meta, Santander, Vichada.

Género *Trachymyrmex* Forel, 1893

- T. bugnioni* Forel, 1912. Magdalena.
T. cornetzi Forel, 1912. Magdalena.
T. gaigei Forel, 1914.
T. irmgardae Forel, 1912. Magdalena.
T. isthmicus Santschi, 1931. Tolima.
T. urichi Forel, 1893. Norte de Colombia.

Fernández y Palacio están describiendo un género de hormiga perteneciente a la subfamilia Myrmicinae. El nuevo taxón incluye cuatro especies; dos de Colombia, una de Panamá y una de Ecuador respectivamente.

SUBFAMILIA DOLICHODERINAE

Género *Azteca* Forel, 1870

- A. alfari* Emery, 1894. Norte de Colombia.
A. aurita Emery, 1894.
A. chartifex laticeps Forel, 1899. Norte de Colombia.
A. chartifex multinoda Forel, 1899. Magdalena.
A. constructor Emery, 1896. Risaralda.
A. delpini antillana var. diegensis Forel, 1912. Magdalena.
A. forelii raptrix Forel, 1912. Magdalena.
A. forelii xysticola Forel, 1899. Magdalena.
A. forelii championi Forel, 1899. Guajira.
A. goeldii Forel, 1906. Valle.
A. hypophylla Forel, 1899. Magdalena.

- A. instabilis* (F. Smith, 1862). Norte de Colombia.
A. instabilis var. *major* Forel, 1899. Norte de Colombia.
A. lallemandi Forel, 1899. Magdalena.
A. ovaticeps Forel, 1904. Posiblemente en Colombia.
A. polymorpha Forel, 1899. Magdalena.
A. salti Wheeler, 1930. Magdalena
A. schimperi Emery, 1894. Posiblemente en Colombia.
A. schumanni Emery, 1894. Amazonas.
A. sericea (Mayr, 1866). Norte de Colombia?
A. theresiae Forel, 1899. Magdalena.
A. tonduzi var. *columbica* Forel, 1912. Magdalena.
A. trigona Emery, 1894. Amazonia.
A. trigona gagei Forel, 1914. Magdalena.
A. velox Forel, 1899. Magdalena.
A. velox nigriventris Forel, 1899. Guajira, Magdalena.
A. xanthochroa (Roger, 1863). Magdalena.

Género *Dolichoderus* Lund, 1831

- D. abruptus* (F. Smith, 1858). Amazonas, Andes, Caquetá, Meta.
D. andinus (Kempf, 1962). Costa Atlántica.
D. attelaboides (Fabricius, 1775). Amazonas, Caquetá, Valle.
D. baenae Mackay, 1993. Valle.
D. bidens (Linneo, 1758). Amazonas, Caquetá, Chocó, Meta, Tolima.
D. bispinosus (Olivier, 1791). Amazonas, Bolívar, Caldas, Caquetá, Cundinamarca, Chocó, Meta, Risaralda, Tolima.
D. cogitans (Forel, 1912). Amazonas, Andes, Caquetá.
D. curvilobus (Lattke, 1986). Amazonas, Caquetá, Chocó, Nariño.
D. debilis (Emery, 1890). Norte y occidente de Colombia.
D. decollatus F. Smith, 1858. Amazonas, Caquetá, Chocó, Meta, Risaralda, Costa Atlántica.
D. diversus (Emery, 1894). Amplia distribución.
D. fernandezi Mackay, 1993. Meta.
D. ferrugineus Forel, 1903. Amazonas, Caquetá.
D. ghilianii (Emery, 1894). Amazonas, Andes, Caquetá, Chocó.
D. imitator Emery, 1894. Amazonas, Caquetá, Meta, Chocó.
D. cf. inpai Harada, 1986. Amazonas, Caquetá.

- D. lamellosus* (Mayr, 1870). Amazonas, Caquetá, Chocó.
D. laminatus (Mayr, 1870). Chocó, Tolima.
D. laurae Mackay, 1993. Risaralda.
D. longicollis Mackay, 1993. Nariño, Valle.
D. lugens Emery, 1894. Chocó.
D. lutosus (F. Smith, 1858). Centro y norte de Colombia.
D. mucronifer (Roger, 1862). Amazonas, Caquetá.
D. piceus Mackay, 1993. Valle.
D. quadridenticulatus (Roger, 1862). Amazonas, Caquetá, Chocó.
D. rosenbergi Forel, 1911. Valle.
D. rugosus (F. Smith, 1858). Amazonas, Llanos Orientales, Andes, occidente de Colombia.
D. schulzi (Emery, 1894). Amazonas, Antioquia, Caquetá.
D. septemspinosus Emery, 1894. Amazonas.
D. shattucki Mackay, 1993. Nariño, Valle.
D. spinicollis (Latreille, 1832). Rio Negro?
D. spurius Forel, 1903. Amazonas?
D. superaculus (Lattke, 1986). Cauca.
D. validus (Kempf, 1959). Valle.

Género *Dorymyrmex* Mayr, 1866

- D. biconis* (Forel, 1912). Guajira.
D. brunneus (Forel, 1908). Amazonas, Cundinamarca, Huila, Valle.
D. pyramicus (Roger, 1863). Norte de Colombia.
D. nigra (Pergande, 1896).
D. sp. (*Dorymyrmex* s.str.). Amazonas.

Género *Linepithema* Mayr, 1866

- L. dispertitum* (Forel, 1884). Valle.
L. humile (Mayr, 1868). Sur de Colombia.
L. iniquuum (Mayr, 1870). Cauca, Cundinamarca, Huila, Valle.
L. piliferum (Mayr, 1870).

Género *Tapinoma* Foerster, 1850

- T. melanocephalum* (Fabricius, 1793). Caldas, Huila, Meta, Valle.

SUBFAMILIA FORMICINAE

Tribu Plagiolepidini

Género *Acropyga* Roger, 1862

- A. fuhrmanni* Forel, 1914. Antioquia, Meta.
A. goeldii var. *columbica* Forel, 1912. Risaralda.
A. robae Donisthorpe, 1936. La Esperanza?.

Tribu Myrmelachistini

Género *Brachymyrmex* Mayr, 1868

- B. balboae* Wheeler, 1942. Magdalena.
B. cordemoyi Forel, 1895.
B. donisthorpei Santschi, 1939.
B. heeri Forel, 1874. Norte de Colombia.
B. heeri var. *obscurior* Forel, 1893. Norte de Colombia.
B. incisus Forel, 1912. Magdalena.
B. longicornis Forel, 1907. Posiblemente en Colombia.
B. minutus Forel, 1893. Norte de Colombia.
B. patagonicus Mayr, 1868. Amazonia?
B. tristis Mayr, 1870.

Género *Myrmelachista* Roger, 1863

- M. dalmasi* Forel, 1912. Guajira.
M. reclusi Forel, 1903. Guajira.
M. schumanni Emery, 1890.
M. zeledoni Emery, 1896. Tolima.
M. sp. Huila.

Tribu Prenolepidini

Género *Paratrechina* Motschulsky, 1863

- P. fulva* (Mayr, 1862). Posiblemente en Colombia.
P. johannae Forel, 1912. Guajira.
P. johannae dibullana Forel, 1912. Guajira.

- P. lietzi* Forel, 1908. Norte de Colombia?
P. longicornis (Latreille, 1802). Amazonas, Caquetá, Casanare, Huila, Cundinamarca, Meta.
P. nodifera (Mayr, 1870). Antioquia, Valle.
P. steinheilli (Forel, 1893). Amazonas, Cauca, Huila, Meta.
P. steinheilli var. *minuta* (Forel, 1893). Norte de Colombia.
P. vividula (Nylander, 1846). Huila, Meta, Valle.

Tribu Gigantiopini

Género *Gigantiops* Roger, 1862

- G. destructor* Roger, 1863. Amazonas, Caquetá, Meta, Tolima, Vichada.

Tribu Camponotini

Género *Camponotus* Mayr, 1861

- C. abdominalis* (Fabricius, 1804). Amazonas, Chocó, Huila, Meta.
C. agra (F. Smith, 1858).
C. andrei Forel, 1884.
C. auricomus Roger, 1862.
C. bidens Mayr, 1870. Cundinamarca, Meta.
C. bispinosus Mayr, 1870.
C. blandus (F. Smith, 1858). Norte de Colombia?
C. blandus var. *pellitus* Mayr, 1862.
C. brettessi Forel, 1899.
C. brevis Forel, 1899.
C. bugnioni Forel, 1899. Bolívar, Magdaena.
C. canescens Mayr, 1870.
C. cheesmanae Donisthorpe, 1932. Cauca: Isla Gorgona.
C. circularis Mayr, 1870.
C. claviscapus Forel, 1899. Posiblemente en Colombia.
C. conulus Mayr, 1870.
C. coruscus (F. Smith, 1862).
C. coruscus var. *fulgens* Forel, 1884.
C. crassus Mayr, 1862. Valle.
C. crassus amazonicus Santschi, 1922. Amazonas.

- C. curviscapus* Emery, 1896. Magdalena.
C. dalmasi Forel, 1899. Magdalena.
C. excisus Mayr, 1870.
C. falco Forel, 1902. Guajira.
C. fasciatellus Dalla Torre, 1892.
C. fastigatus Roger, 1863. Norte de Colombia?.
C. femoratus (Fabricius, 1804). Amazonas.
C. hannani Forel, 1899.
C. improprius (Forel, 1879). Norte de Santander.
C. indianus Forel, 1879. N.Santander, Risaralda.
C. integellus Forel, 1899. Posiblemente en Colombia.
C. landolti Forel, 1879. Norte de Santander.
C. latangulus Roger, 1863. Amazonas?.
C. lespei Forel, 1886. Cundinamarca, Norte de Santander.
C. lindigi Mayr, 1870. Amazonas.
C. linnaei Forel, 1886.
C. linnaei muticus Forel, 1899. Magdalena.
C. mucronatus santschii Forel, 1899. Magdalena.
C. nitens Mayr, 1870. Cundinamarca.
C. nitens fuhrmanni Forel, 1921. Cundinamarca.
C. novogranadensis Mayr, 1870. Cundinamarca, Meta.
C. orthocephalus Emery, 1894. Posiblemente en Colombia.
C. picipes (Olivier, 1791). Posiblemente en Colombia.
C. planatus var. columbicus Forel, 1899. Magdalena.
C. planatus var. continentis Forel, 1901.
C. rapax (Fabricius, 1804). Amazonas.
C. rectangularis Emery, 1890. Posiblemente en Colombia.
C. renggeri Emery, 1894. Amazonas, Caquetá, Cundinamarca, Huila, Meta
C. rufipes (Fabricius, 1775). Caquetá.
C. sanctaefidei Dalla Torre, 1892. Cundinamarca.
C. senex (F. Smith, 1858).
C. cf. sericatus Mayr, 1887.
C. sericeiventris var. satrapa. Wheeler, 1931. Amplia distribución.
C. sericeiventris rex Forel, 1907. Amplia distribución.
C. sexguttatus (Fabricius, 1795). Posiblemente en Colombia.
C. sexguttatus var. perturbans Kutter, 1931. Magdalena.
C. silvicola Forel, 1902. Amazonas, Magdalena.
C. simillimus (F. Smith, 1862).

- C. sphenoidalis* Mayr, 1870.
C. striatus (F. Smith, 1862).
C. substitutus Emery, 1894. Amazonas, Magdalena, Meta.
C. substitutus var. coloratus Forel, 1904. Magdalena.
C. trapezoideus Mayr, 1870.
C. ustus var. arhuacus Forel, 1902. Guajira.
C. zoc. Forel, 1879.
C. (Colobopsis) sp. Amazonas.

Género *Dendromyrmex* Emery, 1895.

- D. apicalis* Mann, 1916. Amazonas.
D. chartifex (F. Smith, 1860). Amazonas, Guaviare.
D. fabricii (Roger, 1862). Amazonas.
D. nidulans (F. Smith, 1860). Amazonas.
D. traili Mayr, 1877. Amazonas, Risaralda.
D. sp. Amazonas.

VI. HORMIGAS Y PERTURBACIONES

Aunque es aparente que las perturbaciones y disturbios son y han sido motores importantes en la dinámica de los ecosistemas terrestres (Sousa, 1984), el panorama actual muestra un cuadro mucho más alarmante. Las actitudes humanas han generado y gestan grandes cambios a diferentes escalas en el medio (Pickett & White, 1985) lo cual ha conducido a la degradación del medio (Freedman, 1989) y a la depauperación de la diversidad biológica (WCMC, 1992).

Utilizar organismos adecuados para medir y monitorear el grado e intensidad del impacto de las actividades humanas sobre los ecosistemas es fundamental y prioritario en la ecología y la biología de la conservación; estos mismos organismos pueden servir para estrategias de recuperación y conservación de áreas críticas. Es importante usar indicadores «baratos», es decir, que arrojen resultados apreciables en tiempos breves y con demandas económicas mínimas. A diferencia de indicadores más bien costosos y no siempre eficaces como los vertebrados (Landres et al, 1988), los insectos

tos se están convirtiendo en los organismos más prometedores (Rosenberg et al., 1986).

Las hormigas son uno de los grupos de insectos que mejor responden a los criterios de buenos indicadores, convirtiéndose en un taxón común en ecología y biología de perturbaciones, sucesiones y estrategias de recuperación (p.ej. Castaño, 1981; Castanheira & Benson, 1988; Cole, 1983; Lynch, 1981; Mackay, 1993b; Majer, 1983; Zorrilla et al., 1986). Repasaremos brevemente el potencial bioindicador de las hormigas a la luz de los criterios sugeridos por Brown (1991) y Pearson & Cassola (1992).

Para Pearson & Cassola (1992) son siete los criterios básicos para evaluar la potencialidad de un insecto como indicador:

1. Taxonomía estable. A nivel genérico las hormigas constituyen una familia en su mayoría estable con cambios taxonómicos pendientes más a nivel supragenérico, como el status de las tribus de Myrmicinae (Wilson, 1988). Una apreciable cantidad de géneros ha sido revisada apropiadamente hasta especie, principalmente en el complejo Poneroides.

2. Biología e historia de vida conocidos. Las hormigas han sido extensamente estudiadas en multiplicidad de aspectos de su ecología y biología; basta observar la extensa bibliografía en textos como Buckley (1982) y Hölldobler & Wilson (1990).

3. Amplitud de hábitats y rangos geográficos. Las casi 9000 especies de hormigas descritas ocupan todos los continentes y una gran variedad de paisajes, hábitats, microhábitats, rangos altitudinales y latitudinales, etc (Hölldobler & Wilson, 1990).

4. Especialización de hábitat. Dentro del grupo existe un importante número de especies que presentan una estrecha dependencia de hábitat. Existen especies exclusivas de médulas de árboles, mirmecomacios de plantas mirmecófilas, troncos caídos, hojarasca, etc. También existen especies con dietas especializadas como las que se alimentan exclusivamente de hongos basidiomicetos o de huevos de arañas.

5. Patrones biológicos correlacionados con otros taxa. Aunque no conocemos estudios comparativos de la distribución de hormigas con respecto a otros organismos, es factible descubrir correlaciones locales o a gran escala geográfica, gracias a los intensos inventarios y catálogos (Kempf, 1972).

6. Importancia económica potencial. Ciertas hormigas tienen un efecto directo en la economía humana al representar plagas forestales de gran importancia, como es el caso de las hormigas arrieras (Mackay & Mackay, 1986), las hormigas del fuego (Lofgren & Vander-Meer, 1986), la pequeña hormiga del fuego (Chacón & Cherix, 1990), la hormiga argentina (Ward, 1987), etc. Algunas hormigas protegen y atienden homópteros que causan daños a ciertas especies de plantas. Por otro lado, muchas especies de hormigas son predadores de diversas especies de artrópodos plaga e incluso algunas especies son elementos de polinización de bajo costo energético.

En la perspectiva de Brown (1991) las hormigas satisfacen los criterios como indicadores en casi un 90%, junto con las mariposas de la subfamilia Ithomiinae y de la tribu Heliconiini, al cumplir con 21 de 24 puntos máximos de 12 aspectos básicos:

1. Altamente diversificadas taxonómica y ecológicamente.
2. Fidelidad ecológica.
3. Sedentarismo (con excepción de las hormigas legionarias y algunos grupos nómadas, forman un grupo bastante estable).
4. Especies de distribución extensa bien diferenciadas local o regionalmente; endemismos.
5. Taxonómicamente bien conocidas y fáciles de identificar (las hormigas pueden ser identificadas hasta especie o por lo menos hasta género).
6. Biología bien conocida.
7. Abundantes localmente. Las hormigas son fáciles de capturar en el campo; existen trampas y cebos de fácil uso y buenos resultados en breves intervalos de tiempo.
8. Fluctuaciones amortiguadas.

9. Facilidad de obtener grandes muestras al azar de especies y variantes.

10. Funcionalmente importantes en los ecosistemas. Fittkau & Klinge (1973) consideran que las hormigas junto con las *termitas* pueden llegar a constituir un tercio de la biomasa total de insectos en un lugar de la selva tropical.

11. Respuesta predecible, rápida y susceptible de análisis. Algunas especies poseen marcadas dependencias de microhábitat o tipos de dieta, lo cual las hace sensibles a disturbios locales de importancia.

12. Asociaciones con otros taxa o recursos específicos. La asociación de hormigas con otros insectos y con plantas (incluyendo mutualismos) es uno de los aspectos más llamativos de su biología; existen multiplicidad de especies de artrópodos, vertebrados y plantas que se benefician directa o indirectamente de su relación con hormigas.

Todos estos criterios respaldan el uso de hormigas como herramienta ideal en estudios de biología y conservación. El progresivo conocimiento de la sistemática y geografía de la familia en Colombia hace de las hormigas un aliado valioso en las estrategias de recuperación y conservación de nuestros recursos.

VII. AGRADECIMIENTOS

Esta contribución no habría sido posible sin la generosa colaboración de personas e instituciones que dieron acceso a sus colecciones, bibliotecas o que identificaron parte del material. Por ello estamos en deuda con estas instituciones y sus curadores: Museo de Historia Natural, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional (Profs. Gonzalo Andrade, Paulina Muñoz y Rubén Restrepo), departamento de Biología, Universidad del Valle (Profs. Nancy Carrejo, Martha de Hernández, María del Rosario Manzano y Patricia Chacón), Museo Francisco Luis Gallego, Universidad Nacional, Medellín (Profs. Raúl Vélez Angely Gilberto Morales y auxiliares Gonzalo Abril y John Albeiro), departamento de Biología, Universidad de Antioquia (Prof. Jorge Rincón), ICA-Tibaitatá (Prof. Ingeborg Zenner).

Por la identificación de parte del material y/o apoyo bibliográfico agradecemos a los Drs. Carlos Brandao (Museo de Zoología, Universidad de Sao Paulo), W.L. Brown Jr. (Universidad de Cornell), Phillip S. Ward (Universidad de California, Davis), John E. Lattke (Universidad Central de Venezuela), Robert Hamton, John T. Longino (Washington College) y Charles Kugler (Departamento de Biología, Universidad de Radford). El Dr. P.S. Ward hizo importantes sugerencias para mejorar el manuscrito.

Parte de la mecanografía se debe a Juan Manuel Vargas y William Cubillos; finalmente reconocemos el valioso aporte de nuestros compañeros colectores de Cali y Bogotá. El proyecto fue patrocinado en parte por la National Science Foundation de EVA.

BIBLIOGRAFIA

- ALAYO, P.D., 1975, Introducción al estudio de los himenópteros de Cuba. Superfamilia Formicoidea. Serie Biología (Academia de Ciencias de Cuba). 53: 1-58.
- BAENA, M.L., 1993, Hormigas cazadoras del género *Pachycondyla* (Hymenoptera:Ponerinae) de la Isla Gorgona y la Planicie Pacífica Colombiana. Bol. Mus. Ent. Univ. Valle 1:13-21.
- BARONI URBANI, C., 1983, Clave para la identificación de los géneros de hormigas neotropicales. Graellsia. 39:73-82.
- _____, 1989, Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behavior in evolutionary processes. Ethology, Ecology & Evolution. 1:137-168.
- _____, B. BOLTON & P.S. WARD, 1992, Internal Phylogeny of Ants (Hymenoptera:Formicidae). Syst. Ent. 17:301-329.
- BEATTIE, A.J., 1985, The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press.
- BOLTON, B., 1990a, Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera:Formicidae). J. Nat. Hist. 24:53-69.
- _____, 1990b, The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera:Formicidae). Syst. Ent. 15:267-282.
- _____, 1990c, Army ants reassessed: The phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera:Formicidae). J. Nat. Hist. 24:1339-1364.

- _____, 1994, An identification guide to the ant genera of the world, Harvard University press, Boston.
- BRANDAO, C.R.F., 1991, Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera:Formicidae). Rev. Bras. Ent. 35(2):319-412.
- BROWN, K.S., 1991, Conservation of neotropical environments: insects as indicators. In: N.M. COLLINS & J.A. THOMAS, (eds) Conservation of insects and their environments. pp. 349-404. Academic Press, London.
- BROWN, W.L. JR., 1954, Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. Insectes Sociaux 1:21-31.
- _____, 1973, A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest faunas. In: B.J. MEGGERS, E.S. AYENSU & W.D. DUCKWORTH, (Eds.), Tropical rain forest ecosystems in África and South America: a comparative review. Washington, Smithsonian Institution Press. pp. 161-185.
- BUCKLEY, R.C., 1982, Ant-Plant interactions: a world review. In: R.C. BUCKLEY, Ed., Ant-Plant interactions in Australia. pp. 111-114.
- BUSTOS, J., 1994, Contribución al conocimiento de la fauna de hormigas (Hymenoptera:Formicidae) del occidente del Departamento de Nariño (Colombia) Bol. Mus. Ent. Univ. Valle 2:19-30.
- CARROLL, C.R. & D.H. JANZEN, 1973, Ecology of foraging of ants. Ann. Rev. Ecol. and Syst. 4:231-257.
- CASTANHEIRA-DE-MORAIS, H. & W. BENSON, 1988., Recolonização de vegetação de cerrado após queimada, por formigas arborícolas. Rev. Brasil. Biol. 48:450-466.
- CASTAÑO, F., 1981, Etología en hormigas en la Orinoquia Colombiana. I. Correlación edad-conducta. 2. Interrelaciones y métodos de competencia. 3. Estudios sobre dieta y biomasa en *Pheidole* sp. *Cespedesia* 10:165-180.
- CHACÓN, P. & D. CHERIX, 1990, The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera:Formicidae). En: R.K. VAN DER MEER, K. JAFFE & A. CEDENO (eds). Applied myrmecology: a world perspective, Westview press, Boulder, pp. 281-289.
- COLE, B.J., 1983, Assembly of mangrove ant communities: colonization abilities, *Journal of Animal Ecology*, 52:349-355.
- DAVIDSON D. & D. MCKEY, 1993, The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2(1): 18-33.
- DLUSSKYI, G.M., 1987, New Formicoidea (Hymenoptera) of the upper Cretaceous. *Paleontol. Journal, Moscow*. 0(1):146-150.
- FERNÁNDEZ F. & E. PALACIO, 1994a, Filogenia de las Hormigas Neotropicales Manuscrito, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

- _____, 1994b, Hormigas de Colombia IV: nuevos registros de géneros y especies para el país. *Caldasia* (en prensa).
- FERNÁNDEZ, F. & L.C. SCHNEIDER, 1989, Hormigas de la reserva La Macarena. *Rev. Col. Entomol.* 15(1):38-44.
- FREEDMAN, B., 1989, *Environmental Ecology*. Academic Press, Londres.
- FITTKAU, E.J. & KLINGE, 1973, On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem, *Biotrópica*. 5(1):2-14.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990, *The Ants*. Harvard University Press.
- KEMPF, W.W.F., 1961, A survey of the ants of the soil fauna in Surinam. *Studia Ent.* 4:481-524.
- _____, 1972, Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. (Hym. Formicidae) *Studia Ent.* 15(1-4):3-344.
- KUSNEZOV, N., 1957, Number of species of ants of faunas of different latitudes. *Evolution*. 11(3): 298-299.
- _____, 1978, Hormigas argentinas. Clave para su identificación, ed. preparada por R. GOLBACH, *Misc. Fund. Miguel Lillo* 61:1-147.
- LANDRES, P.B., J. VERNER & J.W. THOMAS, 1988, Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology*. 2(4):316-328.
- LESTON, D., 1978, A neotropic ant mosaic. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71:649-653.
- LOFGREN, C.S. & R.K. VANDER-MEER, (Eds.), 1986, *Fire ants and leaf cutting ants: biology and management*. West View Press, Boulder. XV+ 435 pp.
- LYNCH, J.F., 1981, Seasonal, successional and vertical segregation in a Maryland ant community. *Oikos*, 37:183-198.
- MACKAY, W.P., 1993a, A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera:Formicidae). *Sociobiology*. 22 (1):1-143.
- _____, 1993b, Succession of ant species (Hymenoptera: Formicidae) on low-level nuclear waste sites in northern New Mexico. *Sociobiology*. 23(1):1-11.
- _____, & M.L. BAENA, 1993, A new «horned» fungus growing ant, *Cyphomyrmex castagnei*, from Colombia (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23:31-37.
- _____, & E. MACKAY, 1986, Las hormigas de Colombia: las arrieras del género *Atta*. *Rev. Col. Ent.* 12(1): 23-30.
- _____, 1989, Clave de los géneros de hormigas en México. 2nd Simposio Nacional de Insectos Sociales. pp 1-82.
- _____, & S.B. VINSON, 1989, A guide to species identification

- of New World Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 16(1):3-47.
- MAJER, J.D., 1983, Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. *Environ. Manag.* 7:375-383.
- MEDINA, C.A., 1994, Nidificación y patrones de distribución espacial de nidos de hormigas en una sabana tropical, Carimagua: Llanos Orientales de Colombia. *Bol. Mus. Entomol. Univ. Valle* 2:31-42.
- MOFFET, M.W., 1986, Marauders of the jungle floor. *Natl. Geogr.* 170(2):273-286.
- PEARSON, D.L. & E. CASSOLA, 1992, World-wide species richness patterns of tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conser. Biol.* 6(3):376-391.
- PERRY, D.R., 1984, The canopy of the tropical rain forest. *Scien. Am.* 251(5):138-147.
- PICKETT, S.T.A & P.S. WHITE, 1985, The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Londres.
- ROSENBERG, D.M., H.V. DANKS & D.L. LEHMKVHL, 1986, Importance of insects in environmental impact assesment. *Environmental Mangament.* 10(6):773-783.
- SHATTUCK, S.O., 1992, Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Ent.* 17:199-206.
- SNELLING, R.L., 1981, Systematics of Social Hymenoptera. In: *Social Insects*, H.R. HERMANN, ed., 2:369-474. Academic Press, New York.
- SOUSA, W.P., 1984, The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 15:353-391.
- TAYLOR R.W., 1978, *Nothomyrmecia macrops*: A living fossil ant rediscovered. *Science.* 201:979-985.
- VERHAAGH, 1990, The Formicidae of the rain forest in Panguana, Perú: The most diverse local ant fauna ever recorded. pp. 217-218 in: *Proc. 11th Int. Congr. IUSSI.* New Delhi: Oxford & IBH Publising Co.
- WARD, P.S., 1987, Distribution of the introduced argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55(2): 1-16.
- _____, 1990, The ant Subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Syst. Ent.* 15:449-489.
- WHEELER, G.C., & J. WHEELER, 1985, A simplified conspectus of the Formicidae. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 111:255-264.
- WHEELER, W.M., 1928. *The Social Insects.* Harcourt, Brace and Company, New York.
- WILSON, E.O., 1987a, The arboreal ant fauna of Peruvian amazon

- forest: a first assesment, *Biotrópica.* 19(3): 245-251.
- _____, 1987b, The earliest known ants: an analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization. *Paleobiology* 13:44-53.
- _____, 1988, The current status of ant taxomony. En: J.C. TRAGER (ed), *Advances in myrmecology.* pp. 3-10. Leiden.
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE, 1992, *Global Biodiversity: status of the Earth's living resources.* Chapman & Hall, Londres.
- ZENNER, I., 1994, Dos registros nuevos de hormigas para Colombia. *Tacaya*, 2:2.
- ZORRILLA, J.M., J.M. SERRANO, M.A. CASADO, F.J. ACOSTA & F.D. PINEDA, 1986, Structural characteristics of an ant community during succession. *Oikos.* 47:346-354.

Cuadro 1.
NÚMERO DE GÉNEROS DE HORMIGAS PRESENTES EN LAS REGIONES ZOOGEOGRÁFICAS
COMPARADOS CON COLOMBIA

Subfamilia/ región	PAL	AFR	MAL	ORI	INA	AUS	NEA	NEO	COL
Aenictinae	1	1		1	1				
Aenictogitoninae		1							
Aneuretinae				1					
Apomyrminae		1							
Cerapachyinae	1	3	3	2	3	2	1	4	3
Dolichoderinae	5	4	3	8	12	13	5	8	5
Dorylinae	1	1		1	1				
Ecitoninae							3	5	5
Formicinae	16	15	7	16	21	18	10	9	7
Leptanillinae	3	1		4	6	1			
Leptanilloidinae								1	1
Myrmecinae						1			
Myrmicinae	31	38	22	46	58	35	31	67	47
Nothomyrmecinae						1			
Ponerinae	11	23	10	21	23	21	11	24	22
Pseudomyrmecinae	1	1	11	1	1	1	1	2	1
Total por regiones	70	89	46	101	126	94	62	119	91

Regiones: PAL Paleártica AFR Afrotropical MAL Malagasia ORI Oriental
 INA Indoaustraliana AUS Australiana NEA Neártica NEO Neotropical COL Colombia

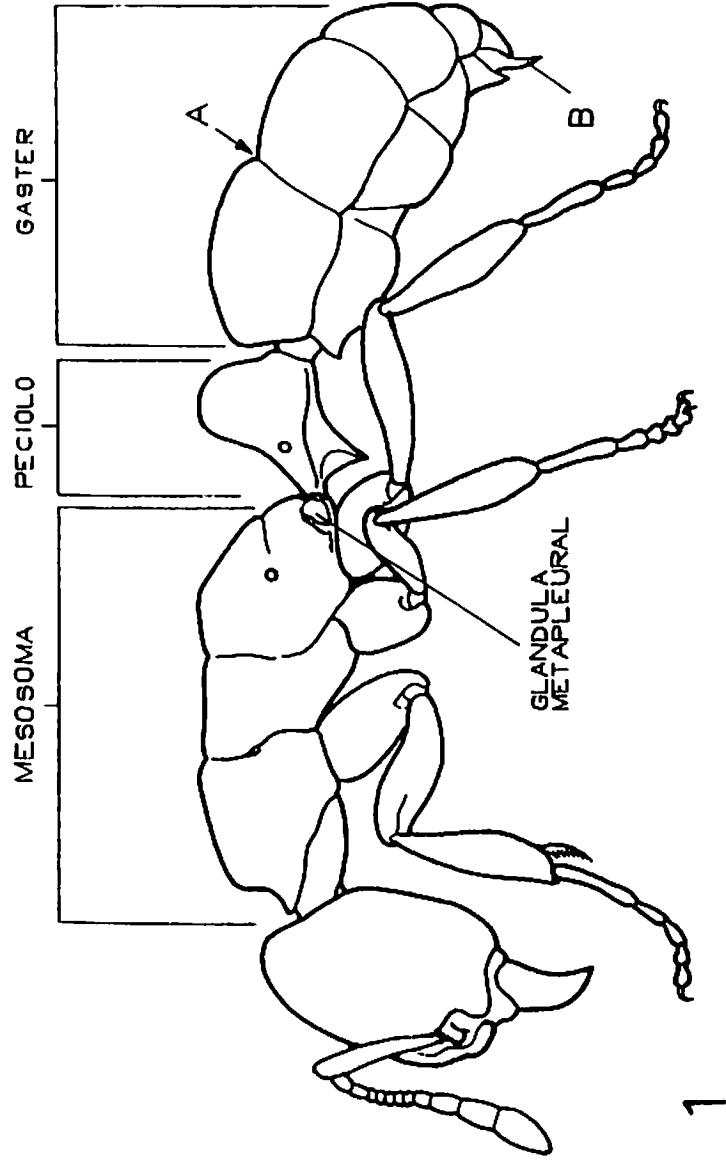


FIGURA 1. Hábitus de *Typhlomyrmex rogerhoferi*, A: constricción posterior del primer segmento gstral; B: agujón.

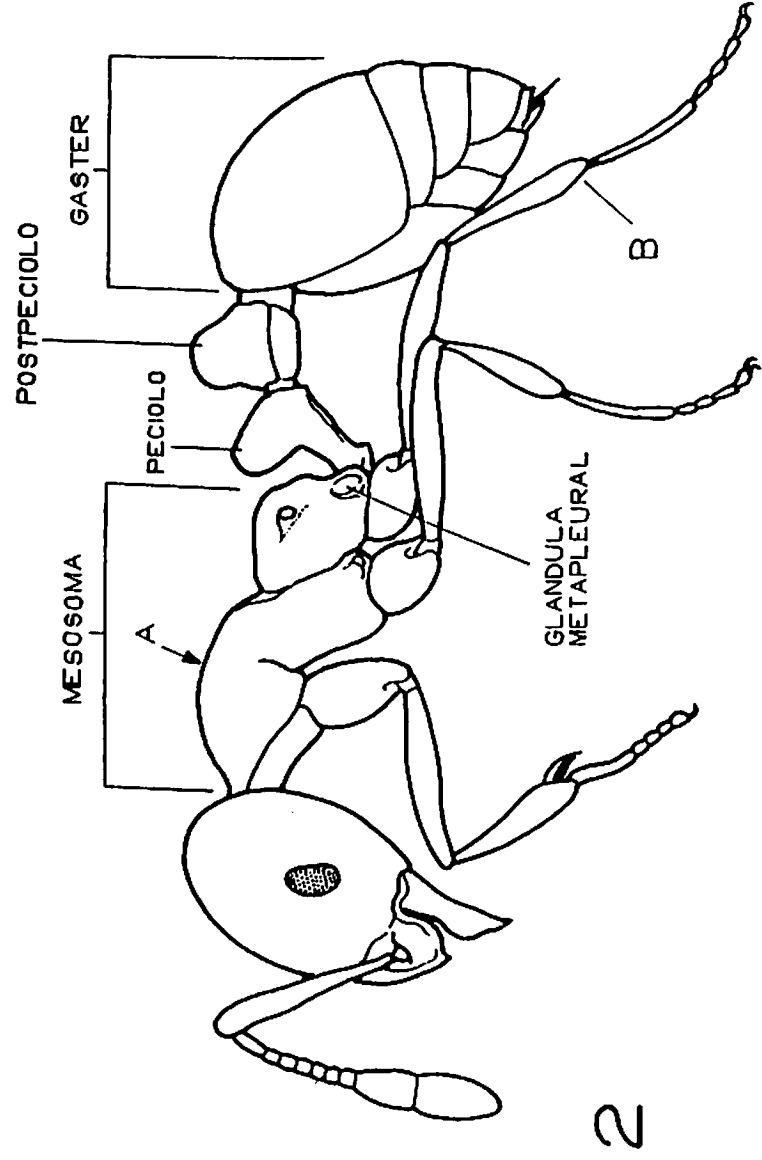


FIGURA 2. Hábitus de *Solenopsis geminata*, A: promesonoto; B: metatibia.

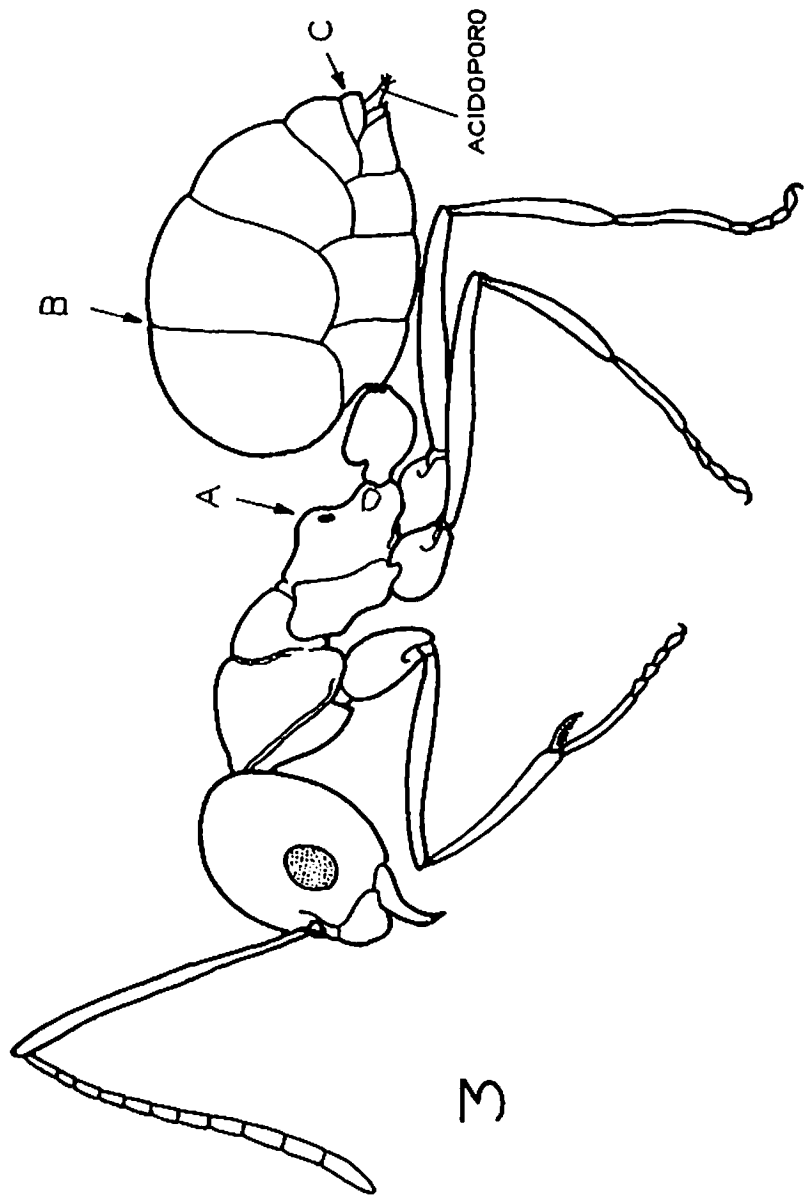


FIGURA 3. Hábitus de *Paratrechina longicornis*, A: propodeo; C: quinto tergito abdominal.

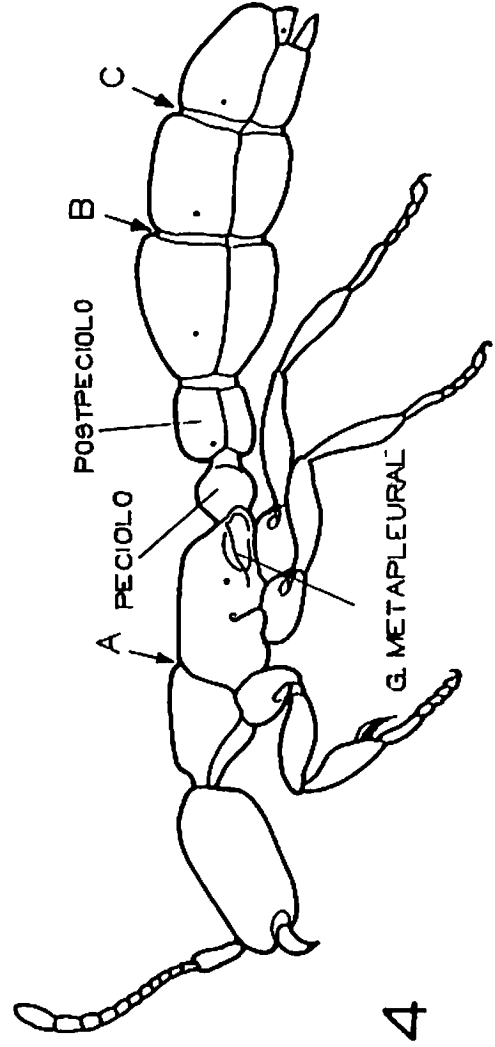


Figura 4. Hábitus de *Leptanilloides* sp., A: sutura promesonotal; B y C: constricciones abdominales.

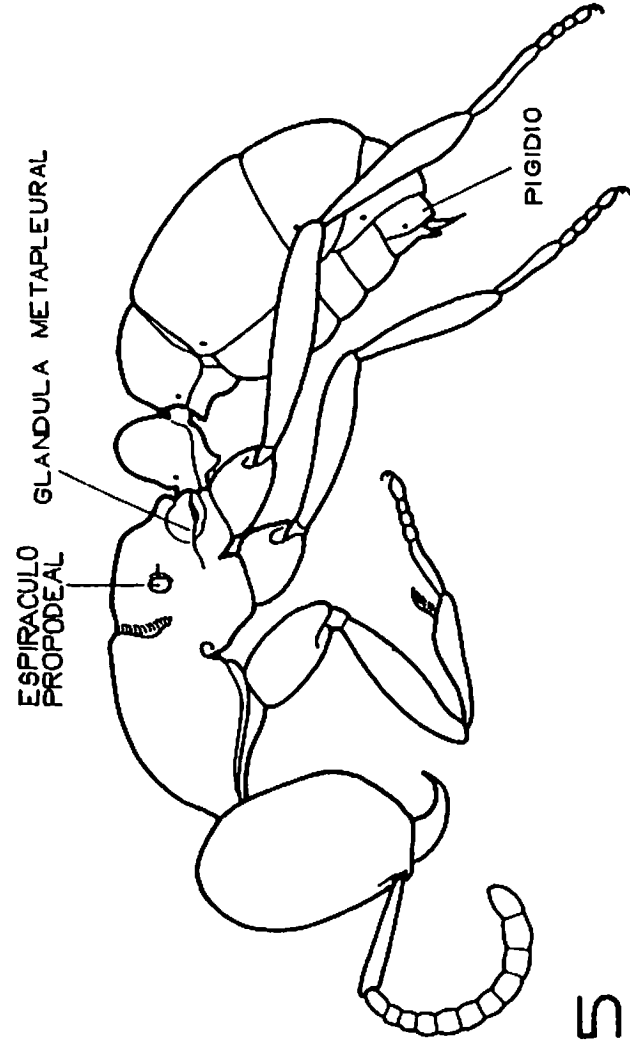


Figura 5. Hábitus de *Cheliomyrmex andicola*.

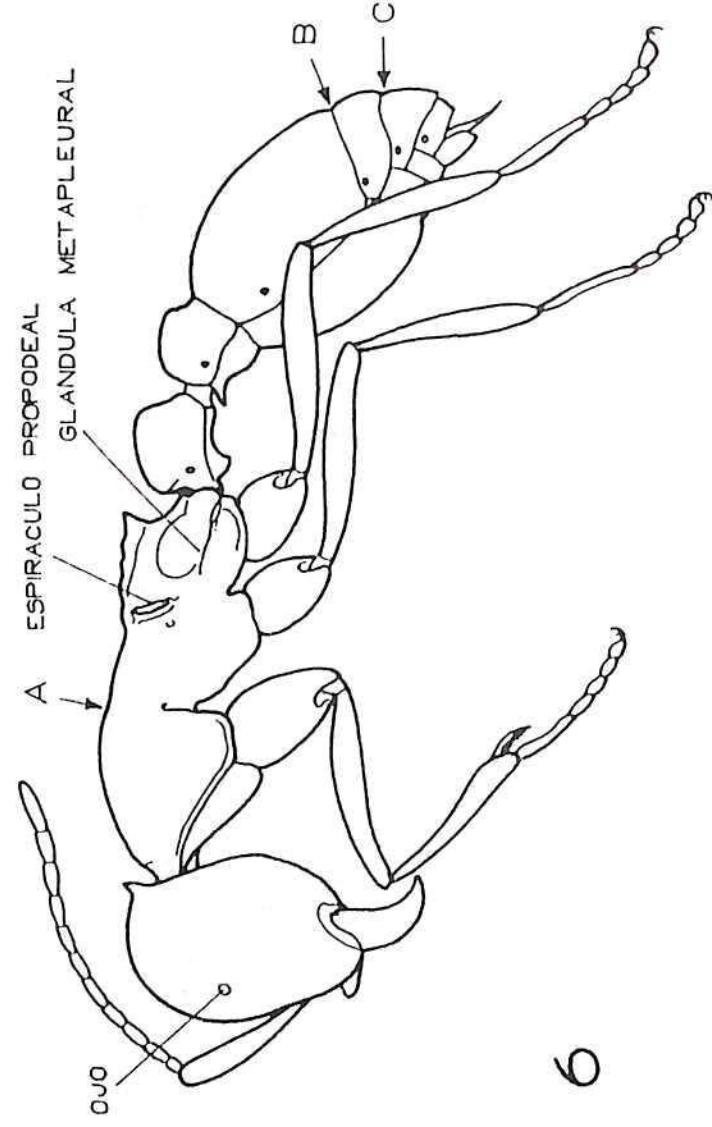


FIGURA 6. Hábitus de *Eciton hamatum*, A: promesonoto.

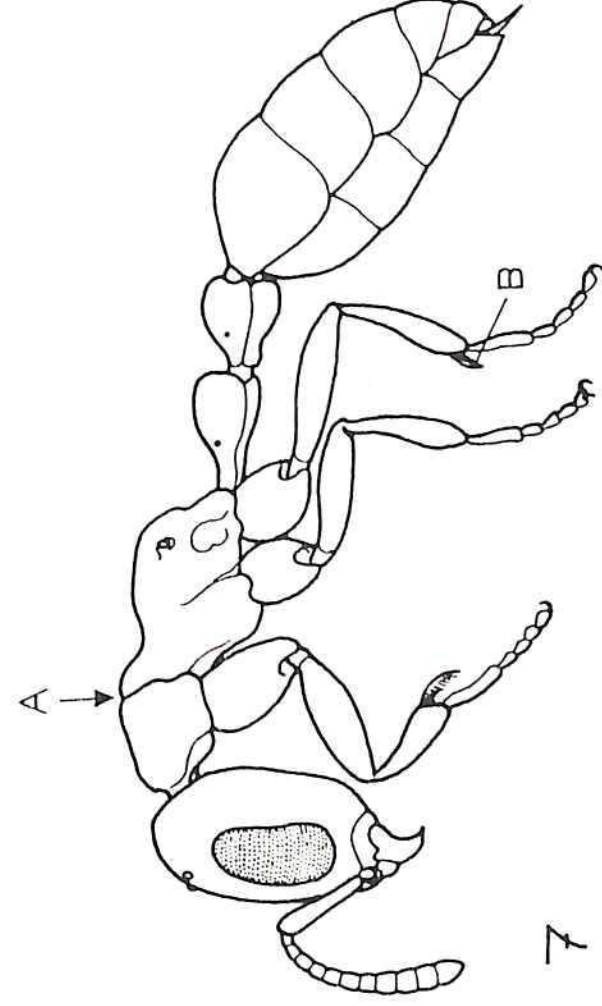
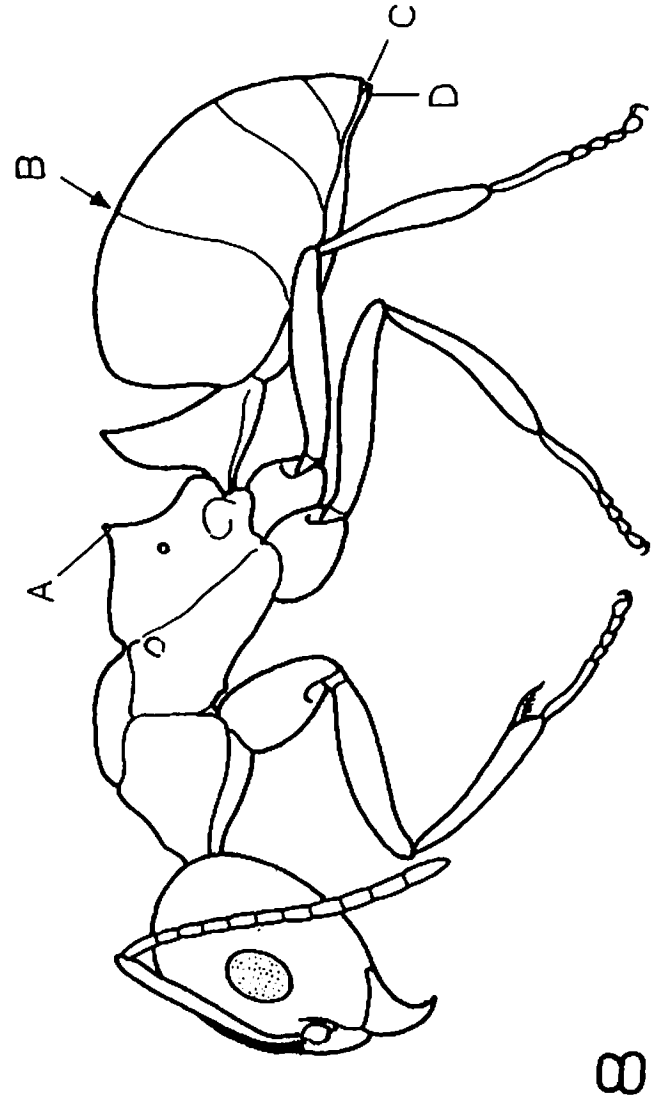
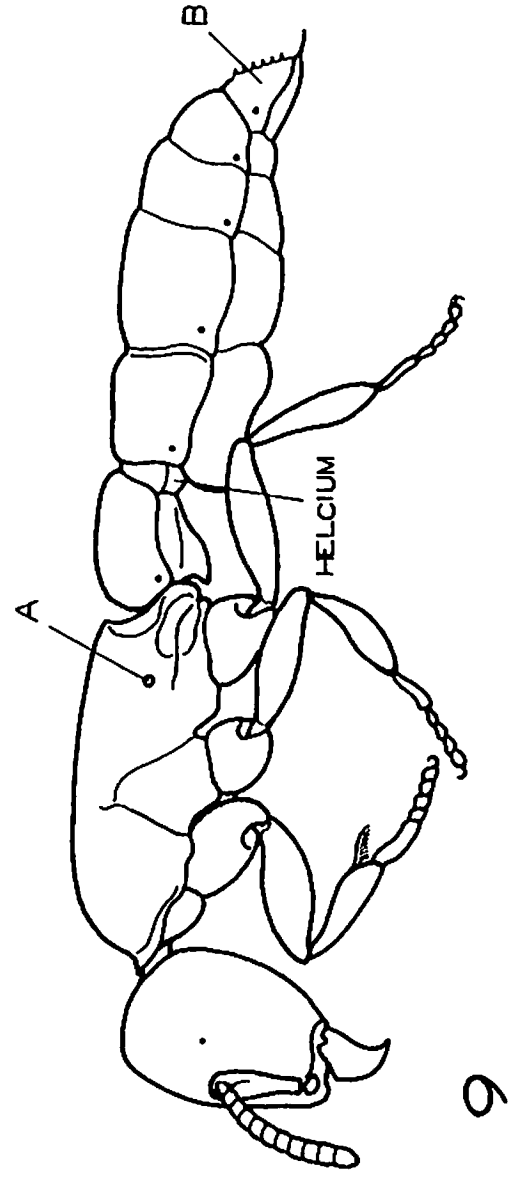


FIGURA 7. Hábitus de *Pseudomyrmex* sp., A: sutura promesonotal; B: espuela metatibial.



8

FIGURA 8. Hábitus de *Dolichoderus quadridenticulatus* (Modificado de MACKAY, 1993a),. A: propodeo; C: pidigio (Quinto tergito abdominal); D: hipodigio.



9

FIGURA 9. Hábitus de *Acanthostichus* cf. *quadratus*, A: espiráculo porpodeal; B: pidigio.

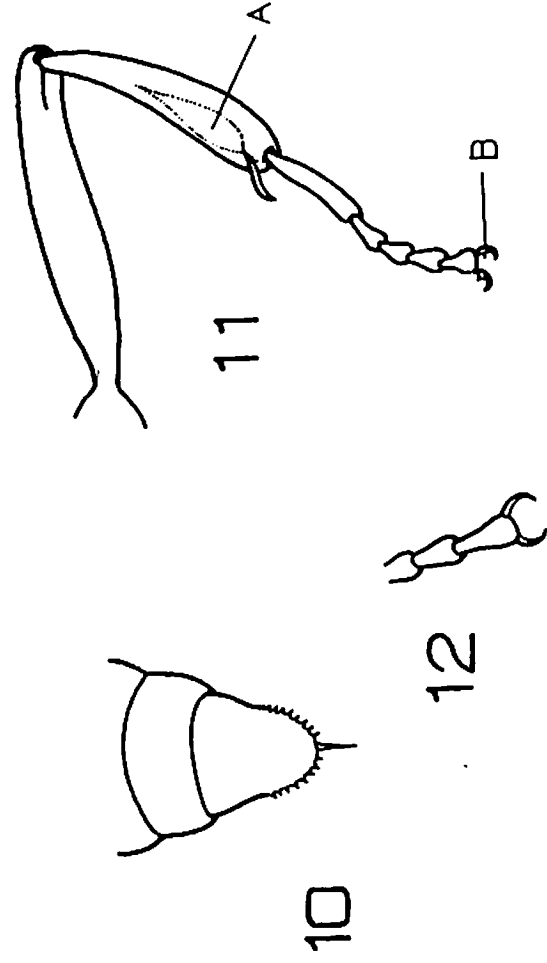


FIGURA 10. Vista dorsal del pedigio de la misma.

FIGURA 11. Vista interna de la pata posterior de *Cheliomyrmex andicolus*. A: Glándula metatibial; B: garra tarsal.

FIGURA 12. Dibujo que muestra unas garras tarsales simples.

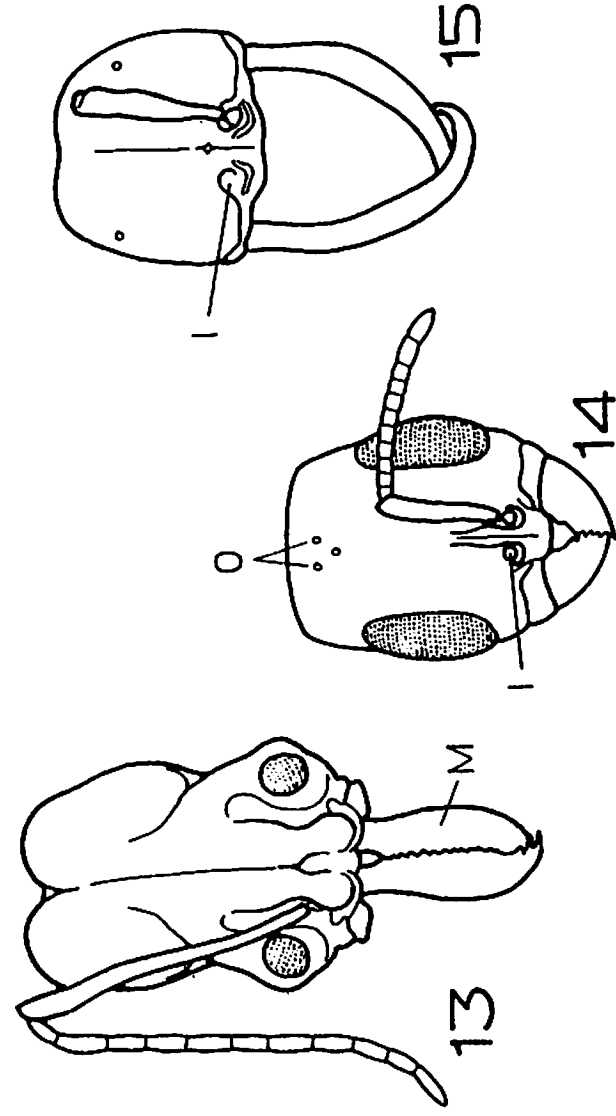


FIGURA 13-15.

Cabezas en vista frontal, 13. *Odontomachus opaciventris*, M: mandíbula.

14. *Pseudomyrmex* sp., I: inserción antenal; O: ocelos. 15. *Ecton burchelli*, I: inserción antenal.

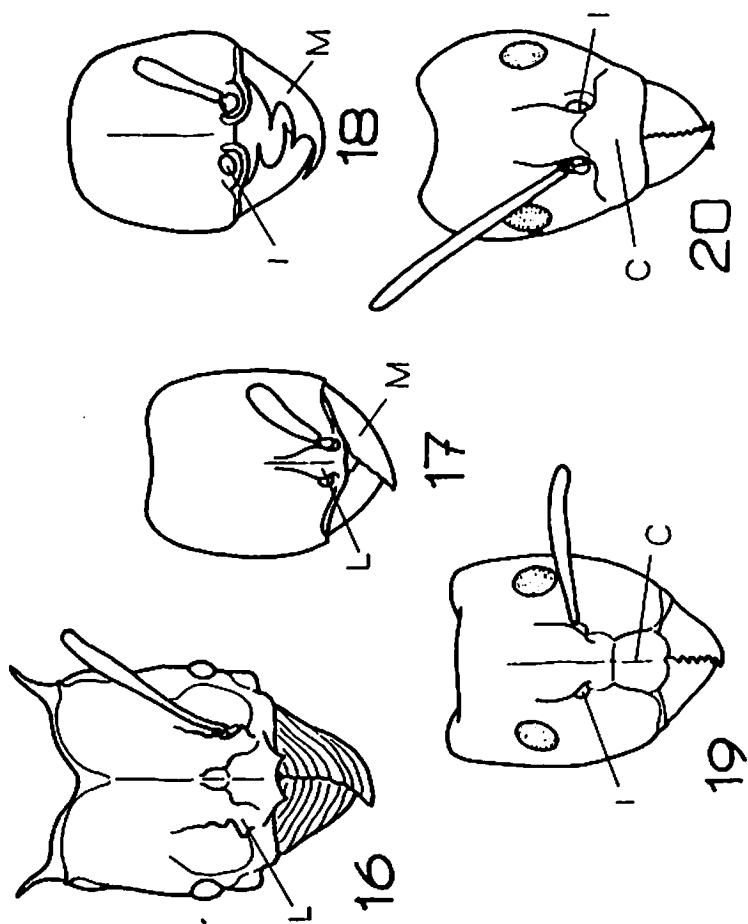


FIGURA 16-20. Cabezas en vista frontal. 16. *Atta laevigata*, L: lóbulo frontal. 17. *Acanthostichus* cf. *quadratus*, L: lóbulo frontal. M: mandíbula. 18. *Cheliomyrmex andicola*, I: inserción antenal. M: mandíbula. 19. *Camponotus abdominalis*, C: clipeo; I: inserción antenal. 20. *Dolichoderus lugens* (modificada de MACKAY, 1993a) C: clipeo; I: inserción antenal.

Capítulo XI FAUNA DE HORMIGAS DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA (COLOMBIA)

PATRICIA CHACÓN DE ULLOA, MARTHA LUCÍA BAENA, JAVIER BUSTOS, ROSA
CECILIA ALDANA, JORGE ALBERTO ALDANA, MIGUEL ÁNGEL GAMBOA
*Departamento de Biología,
Universidad del Valle, A.A. 25360 Cali, Colombia*

RESUMEN

UN INVENTARIO de la mirmecofauna del Departamento del Valle del Cauca (Colombia) realizado entre enero de 1988 y diciembre de 1993, dio como resultado 61 géneros y 353 especies coleccionadas tanto en ecosistemas naturales como en hábitats modificados por el hombre.

SUMMARY

An inventory of ant fauna of the Departamento del Valle del Cauca (Colombia) between January 1988 and December 1993, resulted in 61 genera and 353 species collected in both natural and man-made ecosystems.

INTRODUCCIÓN

La familia Formicidae constituye uno de los grupos más diversos y abundantes especialmente en regiones tropicales (Wilson 1971; Brown 1976; Hölldobler y Wilson 1990; Jaffé et

al. 1993). Las hormigas se destacan como elementos importantes en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, ya que ocupan todos los hábitats posibles y son parte clave en la cadena trófica como fuente de alimento para otros artrópodos y taxa superiores (aves, anfibios y mamíferos). Además, se encuentran estrechamente relacionadas con fenómenos como protección de plantas, dispersión de semillas, polinización, depredación, modificación de los suelos y flujo de nutrientes, al explorar recursos como secreciones de homópteros, cadáveres de otros animales, detritus, hongos y néctar de flores (Wilson 1971; Carroll y Janzen 1973; Hölldobler y Wilson 1990).

Hasta el presente han sido descritas 8804 especies de hormigas de las cuales se estima que el 24.6 % corresponde a la región neotropical (Kempf 1972 citado por Hölldobler y Wilson 1990), pero se ha calculado que el número de especies puede ascender a 20.000 (Lattke 1990). Para Colombia, Fernández y Palacio (este volumen) registran 679 especies. El tema de este capítulo hace referencia a la fauna de hormigas del departamento del Valle del Cauca, región que se caracteriza por una gran complejidad geográfica, geológica, edáfica y florística, que favorece la ocurrencia de gran variedad de hábitats y microhábitas que permiten una alta diversidad de especies.

Estudios publicados sobre las hormigas del departamento del Valle del Cauca son muy pocos, se encuentran algunos que tratan sobre la presencia y distribución de algunas especies. Cronológicamente, cabe citar los trabajos de Brown y Kempf (1969) quienes describen la nueva especie *Acanthognathus teledectus* del Bajo Calima. En 1970, Kempf y Brown describen *Heteroponera monticola* y *Gnamptogenys perspicax* para el Valle del Cauca. Kempf (1972) en su catálogo de hormigas de la región neotropical, menciona localidades precisas del departamento del Valle para las especies *Acromyrmex octospinosus*, *Cyphomyrmex cornutus*, *Gnamptogenys bisulca* y *Mesoponera chyzeri*. Sobre hormigas legionarias, Watkins (1976), registra las especies *Cheliomyrmex audax* y *Eciton burchelli cuplens*, y el mismo autor (com. pers.) adiciona la especie *Neivamyrmex*

humilis. Lattke (1986) describe para el Valle del Cauca *Anochetus elegans* y *A. vallensis*. De hormigas cultivadoras de hongos, Mackay & Mackay (1986) registran las especies *Atta cephalotes* y *A. laevigata*. Brandao (1991) menciona las especies *Megalomyrmex cupecuara* y *M. cyendyra*. Para hormigas cazadoras, el género *Ectatomma* ha sido estudiado por Fernández (1990) y el mismo autor (1991), precisa las especies *Ectatomma quadridens*, *E. edentatum*, *E. tuberculatum* y *E. ruidum*; el género *Pachycondyla* ha sido estudiado por Baena (1993). *Heteroponera inca* y *Paraponera clavata* son citadas para el Valle del Cauca por Fernández (1993). En la planicie Pacífica, Baena (1992) colecciona 70 especies, dentro de las cuales *Dolichoderus baenae* (Mackay 1993) y *Cyphomyrmex castagnei* (Mackay y Baena 1993) son aportes a la lista de especies nuevas para Colombia. Snelling y Longino (1992) registran las especies *Cyphomyrmex longiscapus* y *C. salvini*.

Otros estudios, en el Valle del Cauca, han sido enfocados a la ecología y reproducción de algunas especies, muy comunes en hábitas perturbados, como la pequeña hormiga de fuego u hormiga colorada *Wasmannia auropunctata* (Ulloa-Chacón 1990; Ulloa-Chacón y Cherix 1990); y a las perspectivas de control de especies introducidas como la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Chacón de Ulloa et al. 1994).

Este trabajo dedicado a las hormigas del departamento del Valle es el resultado de colecciones realizadas por los autores durante aproximadamente cuatro años (1988-1993). Se da un inventario que testimonia la riqueza de la fauna de hormigas de esta región del occidente colombiano, y se anotan algunos aspectos relacionados con la ecología e historia natural de algunas especies.

CARACTERÍSTICAS DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA Y DE LAS LOCALIDADES DE ESTUDIO

El Departamento del Valle del Cauca con una superficie de 22140 km², se encuentra al occidente de Colombia, entre el océano Pacífico y la cordillera Central, dentro de los 3° 03' y 5°

01' de latitud norte y los 75° 42' y 77° 33' de longitud oeste. Según Hernández Camacho et al. (1992), esta región se enmarca dentro de la provincia biogeográfica del Chocó y la provincia biogeográfica norandina.

En el relieve vallecaucano se definen cuatro grandes unidades fisiográficas, que de occidente a oriente son: la llanura del Pacífico, la Cordillera Occidental con sus dos vertientes, el valle del río Cauca, y la vertiente occidental de la Cordillera Central (IGAC, 1988). Este estudio hace énfasis en las tres primeras unidades que comprenden biomas zonales y azonales de tierras bajas y biomas de montaña (Hernández Camacho y Sánchez 1992). La información correspondiente a la ubicación geográfica de cada una de las localidades muestreadas se indica en la Figura 1. Las respectivas formaciones vegetales, coordenadas, rangos altitudinales, temperatura promedio y precipitación, se resumen en la Tabla 1.

La primera unidad correspondiente a la llanura del Pacífico se extiende desde el litoral hasta el piedemonte andino; abarca tierras bajas, cálidas, húmedas y selváticas; y está dominada por una impresionante cobertura vegetal. En el litoral predominan sedimentos marinos no consolidados del cuaternario, y hacia el interior, en las estribaciones de la Cordillera Occidental, la composición predominante es de rocas sedimentarias del terciario. Los suelos originados a partir de arcillas y gravillas descansan sobre un substrato de limonitas de origen marino. Son suelos profundos, bien drenados, intervenidos por procesos de colonización con cultivos de subsistencia y aprovechamiento de las especies maderables naturales. Es la zona más lluviosa del departamento con un promedio anual entre 5000 y 6500 mm. Las temperaturas son mayores de 24°C (IGAC, 1988). De esta unidad se muestrearon las siguientes localidades del municipio de Buenaventura: San Cipriano, Puerto Merizalde, Bajo Calima, Tatabro y Bajo Anchicayá.

La segunda unidad correspondiente a la Cordillera Occidental posee una mayor cobertura de vegetación natural en la vertiente pacífica, mientras que la vertiente oriental presenta un alto grado de intervención con pastos y agricultura estable-

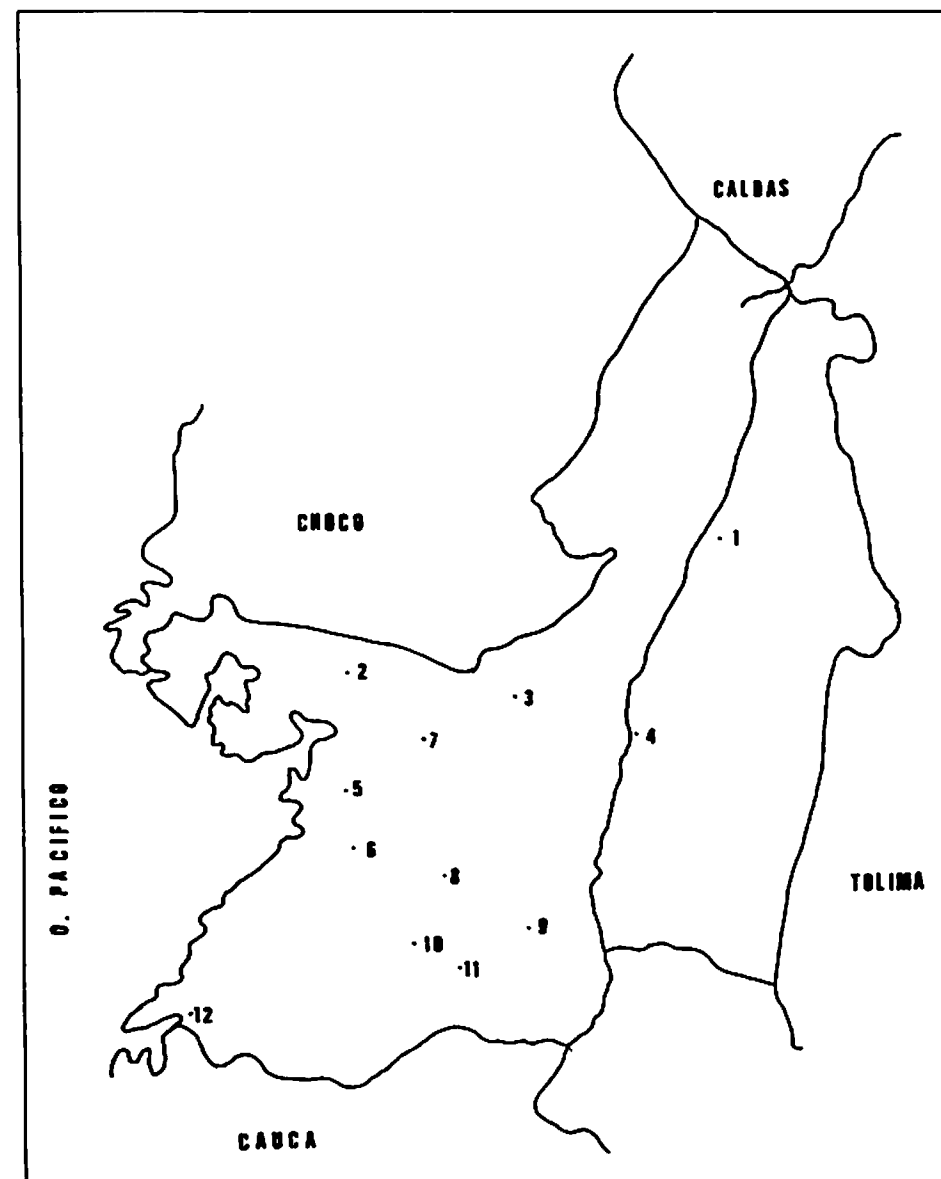


FIGURA 11.1. Mapa del departamento del Valle que indica las localidades de muestreo.

1. Hacienda El Medio 2. Bajo Calima 3. Cuenca río Calima 4. Estación Biológica El Vínculo 5. Tatabro 6. Bajo Anchicayá 7. Cerro de Morro Frio 8. Borrero Ayerbe 9. Ciudad UniValle 10. Reserva Hato Viejo (Farallones de Cali) 11. Pico de Águila (Farallones de Cali) 12. Puerto Merizalde.

Tabla 1.
DESCRIPCIÓN DE LAS LOCALIDADES MUESTREADAS EN EL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA.

Unidad fisiográfica y localidad	Coordenadas geográficas	Formación vegetal	Altura (Msnm)
1. Llanura del Pacífico			
Puerto Merizalde	3°10' N, 77°20' O	bp-T	40
San Cipriano	3°8' N, 77°15' O	bp-T	70
Bajo Calima	4°10' N, 77°15' O	bp-T	50
Tatabro	3°42' N, 76°58' O	bp-T	60
Bajo Anchicayá	4°12' N, 77°15' O	bp-T	300
2. Cordillera Occidental			
Cuenca media del río Calima	3°57' N, 76°42' O	transicional bmh-T y bp-T	470 a 1300
3. Valle del río Cauca			
Bosque en Borrero Ayerbe	3°36' N, 76°4' O	bmh-PM	1800
Cerro de Morro Frio	3°48' N, 76°46' O	bmh-T	1320
Pico de Águila (Farallones de Cali)	3°16' N, 76°37' O	bmh-T	1500
Hato Viejo (Farallones de Cali)	3°19' N, 76°40' O	bmh-MB	2400
Universidad del Valle	3°32' N, 76°31' O	bs-T	976
Estación Biológica El Vínculo	3°49' N, 76°19' O	bs-T	980
Bosque de la hacienda El Medio	4°35' N, 77°04' O	bs-T	975

(bp-T: bosque pluvial tropical; bmh-T: bosque muy húmedo tropical; bh-T: bosque húmedo tropical; bmh-PM: bosque muy húmedo premontano; bmh-MB: bosque muy húmedo montano bajo; bs-T: bosque seco tropical).

cidos, con algunos relictos de vegetación natural. La vertiente occidental está conformada por rocas metamórficas del cretáceo y en la vertiente oriental predominan rocas volcánicas y afloramientos batolíticos del terciario en los Farallones de Cali. Los suelos desarrollados a partir de sedimentos fluvio-volcánicos y de bancos de arenisca conglomerática que alternan con arcillas, tienen drenaje natural excesivo debido a la escorrentía (IGAC, 1988). Las cantidades pluviales son mayores en la vertiente que da al Pacífico, donde pasan de 4000 mm en la parte baja; mientras que en la vertiente interior, la pluviometría oscila entre 1500 y 2000 mm. Las temperaturas van de 12 a 24°C (IGAC, 1988). De esta unidad se muestrearon tres localidades de la vertiente pacífica: parte de la cuenca media del río Calima (municipio de Darién); el bosque contiguo a la parcelación «El Ensueño», corregimiento Borrero Ayerbe (municipio de Dagua); y el cerro de Morro Frio (municipio de Dagua). En la vertiente oriental, se muestrearon dos localidades en los Farallones de Cali: Pico de Águila y la Reserva Natural Hato Viejo.

La tercera unidad correspondiente al valle del río Cauca se ubica entre las cordilleras Occidental y Central y corresponde parcialmente a la cuenca del mismo río. Esta conformado por depósitos de origen aluvial del cuaternario no consolidados y afloramientos sedimentarios del terciario. Los suelos son profundos y superficiales, mal drenados, limitados por sales y expuestos a contaminación química. La vegetación es intervenida con ganadería y cultivos en mayor extensión como caña de azúcar, sorgo, soya, algodón y millo principalmente. La pluviosidad oscila entre los 1000 y 1500 mm, y las temperaturas van de 18 a 24°C (IGAC, 1988). De esta unidad se muestrearon la Ciudad Universitaria del Valle en Meléndez, municipio de Cali; el bosque de la hacienda «El Medio», corregimiento de la Paila, municipio de Zarzal; y la Estación Biológica «El Vínculo», municipio de Buga.

TÉCNICAS DE MUESTREO

Para la colección de las diferentes especies de hormigas, Baena (1992) empleó, con algunas modificaciones, el diseño y

método utilizado por Mackay y Vinson (1989a). Dada la gran riqueza de especies capturadas en corto tiempo, se continuó aplicando este método de la manera descrita a continuación (Fig. 2):

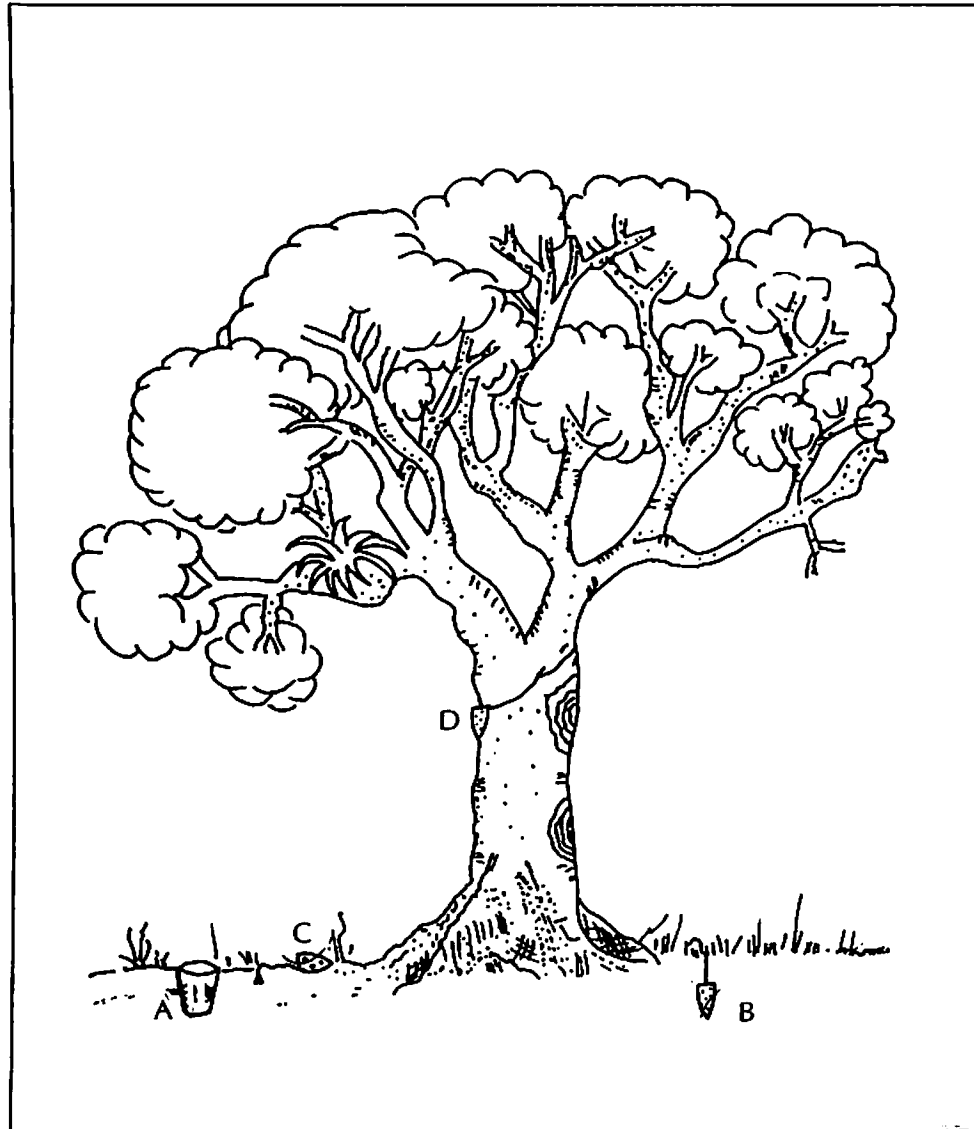


Figura 11.2. Ubicación en una estación de muestreo de los siguientes tipos de trampas: A. Trampa de caída. B. Cebo hipogeo. C. Cebo epigeo. D. Cebo en árbol.

Trampas de caída («pitfall») (Greenslade 1973; Househeat et al. 1979) que Consisten en vasos desechables de boca ancha (9 cm de diámetro) los cuales se instalan a ras del suelo y se llenan de agua hasta un tercio de su capacidad (Fig. 2a). Las hormigas que forrajean sobre la superficie del suelo, ya sea durante el día o durante la noche, caen por accidente en el vaso.

Cebos o carnadas «Corning» (Mackay y Vinson 1989a) consistentes en trozos de salchicha o atún que son introducidos en pequeños tubos plásticos (5 cm de largo y 1 cm de diámetro) con perforaciones de 2 mm de diámetro (Fig. 2). En algunas ocasiones el cebo es colocado simplemente sobre cuadrados de papel blanco de aproximadamente 5 cm de lado.

En las diferentes localidades se delimitaron transectos, cada uno conformado por diez estaciones, separadas diez metros entre sí. En cada estación se colocó una trampa de caída y tres cebos Corner estratificados de la siguiente manera (Fig. 2): un cebo enterrado a 10 cm de profundidad (cebo hipógeo), un cebo colocado sobre la superficie del suelo (cebo epigeo) y un cebo amarrado al tronco de un árbol, a 1.5 m de altura (cebo arbóreo). Las trampas y los cebos fueron colocados durante jornadas diurnas y nocturnas y permanecieron expuestos durante períodos de tiempo que oscilaron entre 6 y 24 horas. Los especímenes coleccionados fueron preservados en frascos con alcohol al 70%, debidamente rotulados.

También se aplicaron otros métodos de muestreo para la consecución de especies con hábitos de nidificación y alimentación muy específicos como hojarasca, interior de troncos en proceso de descomposición, semillas caídas, diferentes partes de la vegetación (ej: domatios de algunas plantas, tallos huecos). Se empleó el muestreo manual, con ayuda de pinzas y pinceles, revisando los microhábitats ya mencionados, y también se tomaron muestras de hojarasca que fueron procesadas mediante la inmersión en bandejas con agua o a través de embudos de Berlesse. Finalmente, se realizaron capturas ocasionales de ejemplares encontrados en diversos sitios y horas, como es el caso de las «explosiones» de alados, de las

rutas de forrajeo de especies legionarias y de las hormigas atraídas a fuentes de luz.

DETERMINACIÓN DEL MATERIAL

El material fue determinado mediante la ayuda de un microscopio estereoscópico hasta el nivel taxonómico de género y en algunos casos hasta el nivel de especie. Para esto, se utilizaron las claves y listados de Kempf 1969; Brown 1976; Watkins 1982; Baroni-Urbani 1983; MacKay y Mackay 1989; Mackay y Vinson. 1989b, Hölldobler y Wilson 1990; Fernández 1990, 1991; MacKay 1993; Jaffé et al. 1993 y Bolton 1994. Para la identificación de algunas especies, se tuvo la colaboración de varios taxónomos especialistas.

La colección de hormigas fue depositada en el Museo de Entomología del Departamento de Biología de la Universidad del Valle y algunos duplicados se encuentran en el Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional y en la Unidad Investigativa Federico Medem (Unifem, Bogotá) del Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Medio Ambiente (Inderena).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se registró un total de 61 géneros y 353 especies de hormigas pertenecientes a las subfamilias Ponerinae, Ecitoninae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, Dolichoderinae y Formicinae. Si comparamos estos números con los últimos registros para la región neotropical (Bolton 1994), encontramos que aunque el conocimiento sobre la diversidad de hormigas permanece aún muy incompleto, el departamento del Valle del Cauca posee al menos un 48 % de los géneros registrados para la región neotropical (Tabla 2).

De manera general, la Figura 3 ilustra la riqueza de la mirmecofauna en el departamento del Valle del Cauca. Se

Tabla 2.
SUBFAMILIAS DE HORMIGAS REPRESENTADAS EN EL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA EN COMPARACIÓN CON LOS REGISTROS DE BOLTON (1994) PARA LA REGIÓN NEOTROPICAL.

Subfamilia	Número de Géneros		No. Especies
	Neotrópico	Dpto. del Valle	Dpto. del Valle
Cerapachyinae	4	-	-
Dolichoderinae	8	4 (50%)	37
Ecitoninae	5	3 (60%)	11
Formicinae	16	6 (37%)	43
Leptanilloidinae	1	-	-
Myrmicinae	67	33 (49%)	157
Ponerinae	24	14 (58%)	89
Pseudomyrmecinae	2	1 (50%)	16
Total	127	61 (48%)	353

observa una riqueza de géneros comparable en las tres unidades fisiográficas estudiadas; pero en cuanto a riqueza de especies, sobresale la Cordillera Occidental que contiene el 47% del total de especies, mientras que la llanura Pacífica y el valle geográfico del río Cauca son similares; aporta el 26 % y 27% respectivamente.

La distribución de los géneros y especies registrados en cada localidad muestreada, así como algunas anotaciones relacionadas con la captura, hábitos de nidificación y hábitats preferidos por las diferentes especies, se presentan en la Tabla 3 para la llanura Pacífica; en la Tabla 4 para la Cordillera Occidental y en la Tabla 5 para el valle geográfico del río Cauca.

De los 61 géneros registrados resaltan trece (21%) que por su riqueza de especies (contienen más de diez especies cada uno) podríamos considerarlos como comunes o muy comunes. A

estos pertenecen *Pachycondyla*, *Odontomachus* y *Gnamptogenys* de Ponerinae; *Cyphomyrmex*, *Crematogaster*, *Pheidole* y *Solenopsis* de Myrmicinae; *Azteca* y *Dolichoderus* de Dolichoderinae; y *Camponotus* y *Paratrechina* de Formicinae. Algunos de estos géneros, como *Pheidole* y *Solenopsis*, contienen especies que junto a otras generalistas y oportunistas, como *Wasmannia auropunctata*, *Monomorium*, *Paratrechina* y *Linepithema piliferum*, conforman el grupo de hormigas que dominan en hábitats perturbados y que en muchas ocasiones pueden convertirse en plagas de importancia económica.

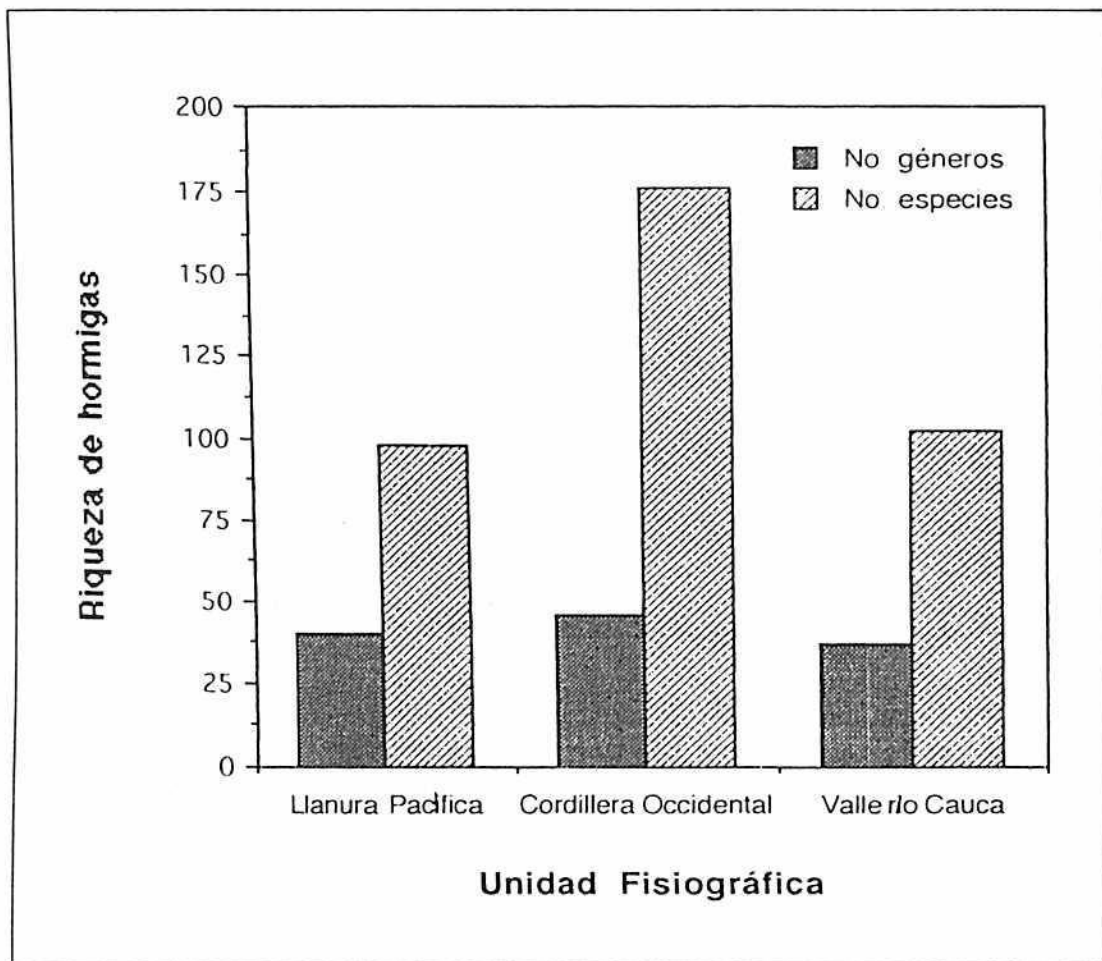


FIGURA 11.3. Fauna de hormigas registrada en tres regiones del departamento del Valle del Cauca.

Tabla 3.
HORMIGAS COLECTADAS EN LA LLANURA PACÍFICA DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA.

Especie	P. Merizalde	Bajo Calima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
Ponerinae						
<i>Anochetus emarginatus</i>		x				hi.
<i>A. cf. vallisensis</i>		x			x	hi.
<i>Cryptopone</i> sp.				x		hi.
<i>Ectatomma ruidum</i>		x	x	x	x	ep. ar.
<i>E. tuberculatum</i>		x	x			ep. ar.
<i>E. quadridens</i>			x	x		ep.
<i>Gnamptogenys porcata</i>			x			hi.
<i>G. bispinosa</i>		x				hi.
<i>G. striatula</i>						hi.
<i>G. n. sp.</i>		x				hi.
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1				x		hi.
<i>Gnamptogenys</i> sp. 2				x		hi.
<i>Gnamptogenys</i> sp. 3				x		hi.
<i>Hypoponera</i> sp.				x		hi.
<i>Leptogenys</i> sp.				x		hi.
<i>Odontomachus bauri</i>		x	x	x	x	ep.
					x	ep.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en plista; ni: en nido.

Tabla 3. Continuación

Especie	P. Merizalde	Bajo Calima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
<i>O. hastatus</i>			x			ep.
<i>O. erythrocephalus</i>	x	x		x	x	ep.
<i>Pachycondiyla harpax</i>			x	x	x	ep.
<i>P. obscuricornis</i>	x				x	ep.
<i>P. impressa</i>	x		x			ep.
<i>P. stigma</i>	x	x	x		x	ep.
<i>P. apicalis</i>	x	x		x	x	ep.
<i>P. villosa</i>	x		x		x	ep.
<i>P. crassinoda</i>	x					ep.
<i>Pachycondiyla</i> sp. 1				x		ep.
<i>Paraponera clavata</i>	x	x	x	x	x	ep., ar.
<i>Typhlomyrmex pusillus</i>		x				ep.
Ecitoninae						
<i>Eciton burchelli</i>	x			x	x	ep.
<i>Labidus praedator</i>		x	x	x	x	ep.
<i>L. coecus</i>			x			ep.
<i>L. spininodis</i>	x					ep.
<i>Neivamyrmex pilosus</i>	x					ep.
Pseudomyrmicinae						
<i>Pseudomyrmex boopis</i>			x			ep. ar.

Tabla 3. Continuación

Especie	P. Merizalde	Bajo Calima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
<i>P. fuliformis</i>			x			ep. ar.
<i>P. cf. colei</i>			x			ep. ar.
<i>P. oki</i>			x			ep. ar.
<i>P. sp. 1</i>		x				ep. ar.
<i>P. sp. 2</i>		x				ep. ar.
Myrmicinae						
<i>Acromyrmex octospinosus</i>		x	x			hi.ep.ar.
<i>A. lundii nigrosetosus</i>	x					hi.ep.
<i>Acromyrmex</i> sp. 1	x	x	x		x	hi.ep.ar.
<i>Aphaenogaster</i> sp.		x			x	ep.
<i>Apterostigma</i> sp. 1				x	x	ep. ar.
<i>Apterostigma</i> sp. 2				x	x	ep. ar.
<i>Apterostigma</i> sp. 3				x	x	ep. ar.
<i>Atta cephalotes</i>	x	x	x		x	hi.ep.ar.
<i>Basicerros</i> sp.		x				hi.
<i>Cephalotes atratus</i>		x				ep.
<i>Crematogaster limata</i>	x					ep. ar.
<i>Crematogaster parabiottica</i>	x					ep. ar.
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>		x		x		hi. ep.
<i>C. cf. morschi</i>			x			hi. ep.
<i>C. bicarinatus</i>				x		hi. ep.
<i>C. cornutus</i>		x		x		hi. ep.
<i>C. castagnei</i>	x					hi. ep.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epígeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 3. Continuación

Especie	P. Merizalde	Bajo Callima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
Myrmicinae						
<i>C. paniscus</i>		x			x	hi. ep.
<i>Leptothorax</i> sp.		x				hi.
<i>Megalomyrmex incisus</i>	x				x	ep.
<i>Megalomyrmex</i> sp.		x	x			ep.
<i>Octostruma</i> sp.				x		hi.
<i>Phetidole</i> sp.			x			hi.
<i>Sericomyrmex</i> sp.			x			hi.
<i>Solenopsis geminata</i>				x	x	hi.
<i>Solenopsis</i> sp. 1	x	x	x	x	x	hi.
<i>Solenopsis</i> sp. 2	x			x		hi.
<i>Smithistruma alberti</i>	x					hi.
<i>Strumigenys</i>						
cf. <i>castanea</i>	x					hi.
<i>Strumigenys</i> sp.				x		hi.
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	x	x				hi.
<i>Tetramorium</i> sp.	x					hi.
<i>Trachymyrmex</i> sp.			x			ep.
<i>Tranopelta</i> sp.	x					hi.
<i>Wasmannia auropunctata</i>	x	x	x	x	x	hi. ep. ar.

Tabla 3. Continuación

Especie	P. Merizalde	Bajo Callima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
Dolichoderinae						
<i>Azteca</i> sp. 1	x	x	x	x	x	ar.
<i>Azteca</i> sp. 2				x		ar.
<i>Azteca</i> sp. 3				x		ar.
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	x		x			ep.
<i>D. corvillobus</i>					x	ep.
<i>D. cogitans</i>			x			ep.
<i>D. validus</i>		x				ep.
<i>D. imitator</i>		x		x		ep.
<i>D. baenae</i>						ep.
Dolichoderinae						
<i>D. rosenbergi</i>				x		ep.
<i>D. superaculus</i>				x		ep.
<i>D. quadridenticulatus</i>				x		ep.
<i>D. atteloboides</i>					x	ep.
<i>D. ca. bidens</i>	x					ep.
Formicinae						
<i>Acropyga</i> sp.	x				x	ar.
<i>Brachymyrmex</i> sp.					x	ar.
<i>Camponotus sericeiventris</i>		x	x	x		ep. ar.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 3. Continuación

Especie	P. Merizalde	Bajo Calima	San Cipriano	Tatabro	Bajo An-chicayá	Captura
<i>C. (Myrmosphincta)</i>	x					ep. ar.
<i>Myrmelachista sp.</i>				x		ni. Melasto- mataceae
<i>Paratrechina sp. 1</i>	x					ep. ar.
<i>Paratrechina sp. 2</i>	x					ep. ar.
<i>Paratrechina sp. 3</i>	x					ep. ar.
<i>Paratrechina sp. 4</i>					x	ep. ar.
<i>Paratrechina sp. 5</i>					x	ep. ar.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 4.
HORMIGAS COLECTADAS EN LA CORDILLERA OCCIDENTAL
DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL CAUCA.

Especie	Cuenca Media	P.N. N. Farallones de Cali	Bosque Borrero	Cerro Morro Frío	Captura
	Río Calima		Ayerbe		
		Pico de Águila	Hato Viejo		
Ponerinae					
<i>Anochetus sp. 1</i>	x				ar. bosque maduro
<i>Anochetus sp. 2</i>	x				ar. bosque maduro
<i>Belonopelta williamsi</i>			x		pi. hábitos legionarios. rara
<i>Belonopelta sp.</i>	x				Hojarasca
<i>Gnamptogenys andina</i>		x			ep. ho. nueva especie
<i>G. nigrivitreata</i>			x		Vegetación arbustiva
<i>G. brunnea</i>	x				ep. bosque secundario
<i>G. strigata</i>		x			Vegetación arbustiva
<i>G. sp. 1</i>	x				ep. bosque secundario
<i>G. sp. 2</i>	x				pi. orilla de quebradas. bosque maduro
<i>G. sp. 3</i>				x	bosque secundario
<i>G. sp. 4</i>				x	bosque secundario

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N.N. Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe		Cerro Morro Frío		Captura
			Pico de Águila	Hato Viejo			
<i>Heteroponera monticola</i>			x				ep. ar. tc. bosque primario y secundario. ar. bosque maduro
<i>Heteroponera inca</i>	x						ep.
<i>Heteroponera</i> sp. 1	x			x			ep.
<i>Hypoponera</i> sp. 1				x			ep.
<i>Hypoponera</i> sp. 2				x			ho. bosque maduro
<i>Hypoponera</i> sp. 3	x						
Ponerinae							
<i>Leptogenys</i> sp. 1	x						ep. bosque primario caza escolopendras ni. en palma caída
<i>Leptogenys</i> sp. 2 bosque secundario	x						
<i>Leptogenys</i> sp. 3					x		bosque secundario
<i>Odontomachus</i>							
<i>erythrocephalus</i>	x			x			ep. tc
<i>O. mormo</i>	x						ep. nido en suelo
<i>O. cornutus</i>	x						ep. bosque maduro
<i>O. opaciventris</i>	x						ep. nido en suelo. bosque maduro
<i>O. sp. 1</i>	x						ep. bosque maduro

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N.N. Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe		Cerro Morro Frío		Captura
			Pico de Águila	Hato Viejo			
<i>O. sp. 2</i>	x						ep.
<i>Pachycondyla apicalis</i>	x						ep. bosque secundario
<i>P. obscuricornis</i>	x						ep.
<i>P. villosa</i>	x						ep.
<i>P. crenata</i>				x			ar. anidando en tallos de <i>Cecropia</i>
<i>P. carbonaria</i>					x		tc. ni. bosque primario y secundario tc. rara
<i>P. ferruginea</i>					x		ni.
<i>P. sp. nov.</i>					x		ep.
<i>Pachycondyla harpax</i>	x						ep.
<i>P. spp. (6 especies)</i>	x						ep.
<i>Pachycondyla</i> sp. 7				x			ep.
<i>P. spp. (4 especies)</i>						x	bosque secundario
<i>Paraponera clavata</i>	x						ep. ar.
<i>Pristopelta</i>	x						ho.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epígeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 4. continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Bosque Borrero Ayerbe	Cerro Morro Frío	Captura
		Farallones de Cali	Hato Viejo			
Ecitoninae						
<i>Eciton vagans</i>	x	x	x	x		pi.
<i>E. burchelli</i>						pi.
<i>Eciton hamatum</i>	x					pi.
<i>Eciton</i> sp. 1	x			x		pi.
<i>Labidus coecus</i>						pistas en bosque secundario
<i>Labidus praedator</i>		x	x			pi. rara. zonas boscosas y poteros.
<i>Labidus spininodis</i>			x			pi. rara
<i>Neivamyrmex</i> sp. 1	x					pi. bosque secundario
<i>Neivamyrmex</i> sp. 2				x		ni. rara. tronco caído en bosque primario.
Pseudomyrmicinae						
Psyrmicinae						
<i>Acromyrmex</i> sp.	x					bosque secundario
<i>Adelomyrmex</i> sp. 1			x			ep. ar. rara. bosque primario.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Bosque Borrero Ayerbe	Cerro Morro Frío	Captura
		Farallones de Cali	Hato Viejo			
<i>Adelomyrmex</i> sp. 2				x		rara. ho. bosque secundario
<i>Apterostigma</i> sp. 1	x					nido debajo de hojas. bosque maduro
<i>Apterostigma</i> sp. 2	x					nido en tronco en descomposición. bosque maduro
<i>Apterostigma</i> sp. 3					x	bosque secundario
<i>Apterostigma</i> sp. 4					x	bosque secundario
<i>Atta cephalotes</i>	x		x			área intervenida
Myrmicinae						
<i>Carebara</i> sp.				x		tc. rara
<i>Cephalotes atratus</i>	x					ep. ar.
<i>Crematogaster</i> sp. 1 secundario				x		borde de bosque
<i>C.</i> sp. 2			x			ar. ep.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Cerro Morro Frio	Captura
		Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe		
		Pico de Hato			
		Águila	Viejo		
<i>C. spp.</i> (3 especies)		x			
<i>C. spp.</i> (2 especies)				x	bosque secundario pi. bosque secundario
<i>Cyphomyrmex cornutus</i>	x		x		pi. bosque secundario rara. bosque primario bosque secundario ho. bosque secundario hi. ep. bosque secundario y bosque maduro
<i>C. hamulatus</i> c.f.	x				
<i>C. sp. 1</i>			x		
<i>C. sp. 2</i>				x	
<i>C. sp. 3</i>					
<i>Discothyrea</i> sp.	x				
<i>Erebomyrma</i> sp.					
<i>Eurhopalothrix</i> sp.				x	
<i>Lachnomymex</i> sp.				x	bosque secundario
<i>Leptothorax</i> sp.	x				ar. bosque primario domina en bosque
<i>Megalomyrmex</i> sp. 1 secundario				x	
<i>M. spp. 2</i> (especies)				x	
<i>Megalomyrmex</i> sp. 4	x				ni. tronco caído.
<i>Megalomyrmex</i> sp. 5			x		
<i>Megalomyrmex</i> sp. 6				x	bosque secundario

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Cerro Morro Frio	Captura
		Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe		
		Pico de Hato			
		Águila	Viejo		
<i>Megalomyrmex</i> sp. 7				x	bosque secundario
<i>Monomorium</i> sp.				x	ep. bosque secundario hojarasca
<i>Octostruma</i> sp. 1				x	tc. bosque secundario
<i>Octostruma</i> sp. 2	x				
Myrmicinae					
<i>Pheidole</i> spp. (18 especies)	x				hi. ep. ar. bosque primario y secundario
<i>P. spp.</i> (4 especies)				x	hi. ep. comunes en bosque secundario ep. ar. hi. ep. ar. ni. pi. tc. dominante en zona en regeneración.
<i>P. spp.</i> (2 especies)			x		
<i>Pheidole</i> sp.			x		

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Bosque		Cerro		Captura
		Farallones de Cali	Hato Viejo	Borrero Ayerbe	Morro Frio			
		Pico de Águila		Hato Viejo				
<i>Proctyptocerus</i> sp.	x	x						vegetación arbustiva
<i>Sericomymex</i> sp.	x							fruto Anacardiaceae. bosque maduro
<i>Smishistruma</i>	x			x				ho. hi. ep. hojarasca
<i>Solenopsis</i> sp. 1				x				hi. ep. hojarasca
<i>Solenopsis</i> sp. 2			x					hi. ep. ar.
<i>Solenopsis</i> sp. 3			x					hi. ep. ho.
<i>Solenopsis</i> sp. 4						x		bosque secundario
<i>Solenopsis</i> spp.								ni. en tronco caído
<i>Strumigenys godmani</i>			x					ho.
<i>Strumigenys</i> sp. 1				x				ho. rara. bosque primario
<i>Strumigenys</i> sp. 2								ho. bosque secundario
<i>Strumigenys</i> sp. 3	x					x		bosque secundario
<i>Trachymymex</i> sp.				x				ep. ho. ni. tronco caído
<i>Wasmannia auropunctata</i>						x		muy común en zona intervenida
<i>Wasmannia</i> sp. 1	x							bosque secundario
<i>Dolichoderinae</i>								
<i>Azteca</i> spp. (3 especies)	x							ar. ni. en tallos huecos de <i>Cecropia</i>

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N.		Bosque		Cerro		Captura
		Farallones de Cali	Hato Viejo	Borrero Ayerbe	Morro Frio			
		Pico de Águila		Hato Viejo				
<i>Dolichoderus curvilobus</i>	x							ar. bosque secundario
<i>D. rosenbergi</i>	x							asociadoas a homopterios en melastomatacea.
<i>D. superaculus</i>	x							bosque secundario
<i>D. shattucki</i>	x							ep. bosque secundario
<i>D. spp.</i> (3 especies)								ar. nido debajo hoja araceae
complejo <i>diversus</i>	x							ep. ar. tc. rara
<i>D. sp. 4</i>				x				
<i>Linepithema píliferum</i>			x					hi. ep. ar. pi. ni. domina en bosque en regeneración
<i>Linepithema</i> sp. 1						x		ep.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en plsta; ni: en nido.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N. Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe	Cerro Morro Frio	Captura
<i>Tapinoma</i> sp. 1	x				ar.
Formicinae					
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	x				ep.
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2			x		en hojarasca
<i>Brachymyrmex</i> sp. 3		x			ep. ar. rara
<i>Brachymyrmex</i> sp. 4				x	bosque secundario
<i>Camponotus sereiceiventris</i>	x				
C. spp. (2 especies)	x				
Formicinae					
<i>Camponotus</i> sp. 5		x			tc. ar. ni. en tronco rara y nocturna.
<i>Camponotus</i> sp. 6		x			ni.
<i>Camponotus</i> sp. 7				x	bosque secundario
<i>Dendromyrmex</i> sp.	x				ep. nocturna.
<i>Myrmelachista</i> sp. 1		x			bosque maduro ep. ar.

Tabla 4. Continuación

Especie	Cuenca Media Río Calima	P.N. N. Farallones de Cali	Bosque Borrero Ayerbe	Cerro Morro Frio	Captura
<i>Myrmelachista</i> sp. 2	x				ni. tallos Lauraceae
<i>Paratrechina</i> spp. (4 especies)	x				
P. spp. (3 especies)			x	x	ep. bosque en regeneración
<i>Paratrechina</i> sp. 8		x			ep. ar. ni. frecuente en bosque primario y secundario

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 5.
HORMIGAS COLECTADAS EN LAS SIGUIENTES LOCALIDADES DEL VALLE DEL RÍO CAUCA: CALI,
BOSQUE DEL MEDIO, SANTUARIO EL VÍNCULO.

Especie	Ciudad UniValle (Cali)	Bosque El Medio	Santuario El Vínculo	Captura
Ponerinae				
<i>Anochetus</i> sp. 1		x		ni. interior tronco
<i>Anochetus</i> sp. 2		x		ho.
<i>Anochetus</i> sp. 3			x	ho.
<i>Cryptopone</i> sp. 1		x		ep. ar. muy común
<i>Ectatomma ruidum</i>	x			ho.
<i>Hypoponera</i> sp. 1			x	pi.
<i>Odontomachus chelifer</i>	x	x		ep.
<i>O. bauri</i>	x			ep.
<i>O. erythrocephalus</i>				ho.
<i>Pachycondyla stigma</i>		x		ho. ni. en tronco
<i>P. constricta</i>		x		ep. ho.
<i>Pachycondyla</i> sp. 1		x		pi.
<i>Pachycondyla</i> sp. 2		x		ho.
<i>Pachycondyla</i> sp. 3			x	ho.
<i>Pachycondyla</i> sp. 4			x	ar.
<i>Pachycondyla</i> sp. 5			x	tc.
<i>Pachycondyla</i> sp. 6		x		ni. interior tronco, ho.
<i>Prionopelta</i> sp. 1		x		ep.
<i>Proceratium</i> sp. 1		x		ho. rara.
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.			x	

Tabla 5. Continuación

Especie	Ciudad UniValle (Cali)	Bosque El Medio	Santuario El Vínculo	Captura
Ecitoninae				
<i>Eciton vagans</i>		x		pi.
<i>Eciton</i> sp.	x			pi.
Pseudomyrmicinae				
<i>Pseudomyrmex ita</i>		x		ep. ho.
<i>P. oculatus</i>		x		ep.
<i>P. boopis</i>		x		vegetación
<i>P. gracilis</i>		x		ep. ho.
<i>P. elongatus</i>		x		ep.
Pseudomyrmicinae				
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 6			x	vegetación
<i>Pseudomyrmex</i> spp.	x			ar.
Myrmicinae				
<i>Acanthognathus brevicornis</i>		x		ni. interior tronco
<i>A. ocellatus</i> cf.		x		ni. interior de tronco
<i>Acromyrmex</i> sp.		x		ep.
<i>Atta cephalotes</i>	x	x	x	ep. ni. pi. especie común
<i>Atta colombica</i>		x		ep.
<i>Crematogaster</i> sp. 1		x		ep. ar.
<i>Crematogaster</i> sp. 2		x		ep. ar.
<i>Crematogaster</i> sp. 3			x	ar.

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 5. Continuación

Especie	Ciudad UniValle (Cali)	Bosque El Medio	Santuario El Vínculo	Captura
<i>Crematogaster</i> sp. 4			x	ar.
<i>Crematogaster</i> sp. 5	x			ar. en <i>Bauhinia</i> sp. anida en hojarasca
<i>Cyphomyrmex minutus</i> (cf.)		x		ep.
<i>Cyphomyrmex</i> n.sp.		x		ep. pi.
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1			x	ho.
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 2				ep. ni. interior de tronco
<i>Ephebomyrmex</i> sp. 1				
<i>Ephebomyrmex</i> sp. 2			x	ho.
<i>Megalomyrmex</i> sp. 1		x		hi. ep.
<i>Megalomyrmex</i> sp. 2		x		ep.
<i>Megalomyrmex</i> sp. 3			x	ar.
<i>Monomorium</i> sp. 1		x		ep.
<i>Monomorium</i> sp. 2		x		ep.
<i>Monomorium patharonis</i> c. f.	x			común en habitaciones
<i>Mycocetopus</i> sp.		x		ep.
<i>Neostruma</i> sp.	x			ho.
<i>Octostruma</i> sp.			x	ho.
Myrmicinae				
<i>Pheidole</i> spp. (3 especies)		x		ep.

Tabla 5. Continuación

Especie	Ciudad UniValle (Cali)	Bosque El Medio	Santuario El Vínculo	Captura
<i>Pheidole</i> sp. 4			x	ar.
<i>Pheidole</i> sp. 5			x	ho.
<i>Pheidole</i> sp. 6	x			ep.
<i>Procryptocerus</i> sp.	x			ho.
<i>Solenopsis geminata</i>				ep. ni. especie común tronco, corteza.
<i>Solenopsis</i> sp. 1		x		ep.
<i>Solenopsis</i> sp. 2		x		hi. ep.
<i>Solenopsis</i> sp. 3			x	hi. ep.
<i>Solenopsis</i> sp. 4			x	hi.
<i>Solenopsis</i> sp. 5				ar.
<i>Solenopsis</i> sp. 6				ho.
<i>Strumigenys</i> sp. 1		x		ho.
<i>Strumigenys</i> sp. 2			x	hi. ep.
<i>Strumigenys</i> sp. 3	x			hi. ep.
<i>Tetramorium</i> sp.				hi. ep.
<i>Trachymyrmex</i> sp.		x		hi. ep.
<i>Tranopelta</i> sp.		x		hi.
<i>Wasmannia auropunctata</i>	x	x		hi. ep. ho. especie muy común
<i>Wasmannia</i>				
<i>Zacryptocerus (citypetatus) ustus</i>	ep. ar.			
		x		

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Tabla 5. Continuación

Especie	Ciudad		Bosque	Santuario		Captura
	Univalle (Cali)	El Medio		El Vínculo	El Vínculo	
<i>Zacryptocerus</i> sp. 1				x		ar. en Guásimo
<i>Zacryptocerus</i> sp. 2	x					ar.
Dolichoderinae						
<i>Azteca trigona</i>	x					ar. común en arboles de
<i>Pithecelobium dulce</i>						
<i>Azteca</i> sp. 1			x			ar.
<i>Azteca</i> sp. 2				x		ar.
<i>Azteca</i> sp. 3				x		ni. en Bromeliaceae
<i>Azteca</i> sp. 4				x		ar.
<i>Azteca</i> sp. 5				x		ar.
<i>Azteca</i> sp. 6				x		ar.
<i>Dolichoderus superaculus</i>			x			ep.
<i>Linepithema</i> sp.			x			hi. ep.
<i>Tapinoma</i> sp.			x			común en habitaciones
<i>T. cf. melanocephalum</i>	x		x			nido de papel debajo de hojas
Formicinae						
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1			x			hi. ep.
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2				x		ho.

Tabla 5. Continuación

Especie	Ciudad		Bosque	Santuario		Captura
	Univalle (Cali)	El Medio		El Vínculo	El Vínculo	
<i>Dendromyrmex</i> sp.						
<i>Camponotus</i> sp. 1			x			interior de tronco
<i>Camponotus</i> sp. 2			x			ep. manual
<i>Camponotus</i> sp. 3			x		x	ni. en tronco caído
<i>Camponotus</i> sp. 4					x	ar.
<i>Camponotus</i> sp. 5					x	ar.
<i>Camponotus</i> sp. 6					x	ep.
<i>Camponotus</i> sp. 7	x					ar. especie común.
<i>Camponotus</i> sp. 8	x					diurna
					.	ni. en troncos. nocturna

Método de captura: hi: cebo hipógeo; ep: cebo epigeo; ar: cebo arbóreo; tc: trampa de caída; ho: hojarasca; pi: en pista; ni: en nido.

Por otra parte, sobresalen al menos 26 géneros (43%) que contienen solamente de uno a tres especies, pueden considerarse como géneros raros, cuya ocurrencia es comparable en las tres unidades fisiográficas muestreadas. La mayoría de estos géneros se localiza en sustratos muy específicos, a nivel de piso de bosque, como hojarasca y troncos en proceso de descomposición. De este grupo mencionemos *Belonopelta*, *Prionopelta*, *Proceratium*, *Thaumatomyrmex*, *Typlhomymex* y *Leptogenys* de Ponerinae; *Adelomyrmex*, *Aphaenogaster*, *Basiceros*, *Carebara*, *Discothyrea*, *Erebomyrma*, *Lachnomymex*, *Mycocepurus*, *Neostrumay* y *Smithistruma* de Myrmicinae, entre otros. Estudios más detallados sobre este grupo de especies, aparentemente especialistas, podrían darnos información acerca de hormigas indicadoras de hábitas prístinos y de su importancia en problemas de conservación.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo brindado por la vicerrectoría de investigaciones de la Universidad del Valle, Centro de Datos para la Conservación de la Corporación Autónoma Regional del Cauca (C.D.C.- C.V.C.), Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Medio Ambiente (Inderena), Fundación Farallones, programa de becas WCI-GEA e Instituto Vallecaucano de Investigaciones Científicas Inciva. Las siguientes especialistas colaboraron en la determinación de algunas especies de hormigas: William Mackay, John Lattke, Fernando Fernández, Edgar Palacio, Laura Schneider, John T. Longino, Philip Ward, Julian Watkins, Carlos R. Brandao, Robert Hampton, Stephen Cover y Leanne Tennant. Los siguientes biólogos nos proporcionaron algunas muestras: Claudia Medina, Federico Escobar, Víctor Ávila y Víctor Hugo Serrano. En la preparación de los especímenes colaboró la estudiante Gloria Guevara.

BIBLIOGRAFÍA

- BAENA M. L., 1992, Relaciones biogeográficas de las hormigas de la isla Gorgona, Tesis de pregrado, Universidad del Valle, Cali. 116 pp.
- _____. 1993, Hormigas cazadoras del género *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae) de la Isla Gorgona y la Planicie Pacífica Colombiana, Bol. Mus. Ent. Univ., del Valle 1 (1): 13-22.
- BARONI-URBANI C., 1983, Clave para la determinación de los géneros de hormigas neotropicales, Graellsia, 39: 73-82.
- BOLTON B., 1994, Identification guide to the ant genera of the world. Harvard Univ. Press. 213 pp.
- BRANDÃO C. R., 1991, Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). Rev. Bras. Ent., 35 (2): 319-412.
- BROWN JR., W. L., 1976, Contributions toward a reclassification of the Formicidae, Part VI, Ponerinae, tribe Ponerini, Subtribe Odontomachini, Section A. Introduction, subtribal caracteres, genus Odontomachus, Studia Entomol., 19 (1-4): 67-171.
- _____, y W. W. Kempf., 1969, A revision of the neotropical Dacetine ant genus *Acanthognathus*, Psyche, 76 (2): 87-109.
- CARROLL C. R. y D. H. JANZEN, 1973, Ecology of foraging by ants, Ann. Rev. Ecol. and Syst. 4: 231-257.
- CHACÓN DE ULLOA, P., BAENA, M. L. y ALDANA, R., 1994, Efecto de dos análogos de la hormona juvenil, Fenoxicarb y metopreno, sobre la hormiga loca *Paratrechina fulva* Mayr. Rev. Col. Ent. 20 (4).
- FERNÁNDEZ F., 1990, Hormigas cazadoras de Colombia. Tesis Univ. Nacional de Colombia, Bogotá, 355 pp.
- _____, 1991, Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia, Caldasia 16 (79): 551-564.
- _____, 1993, Hormigas de Colombia III, Los generos *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr y *Paraponera* Fr. Smith (Formicidae: Ponerinae: Ectatommini) Caldasia 17 (2): 249-258.
- GREENSLADE P. J. M., 1973, Inter-specific competition and frequency changes among ants in Solomon Island coconut population, Journal appl. Ecol., 8: 323-352.
- HERNÁNDEZ CAMACHO J., y A. HURTADO, R. ORTIZ y T. WALSHBURGER, 1992, Unidades biogeográficas de Colombia, pp: 105-151, en: La diversidad biológica de Iberoamérica I. Halffter, G., (compilador), Acta Zoológica Mexicana, volumen especial, México.
- _____, y H. SÁNCHEZ, 1992, Biomas terrestres de Colombia, pp: 153-173. en: La diversidad biológica de Iberoamérica I. HALFFTER, G., (compilador), Acta Zoológica Mexicana, volumen especial, México.

- HOLDOBLER B. y E. O. WILSON, 1990, *The Ants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 732 pp.
- HOUSEHEAT M. W., D. T. JENNINGS & J. C. REA, 1979, Large capacity pitfall trap., *Entomological news* 90 (1): 51-54.
- IGAC, 1988, Valle del Cauca: aspectos geográficos, Bogotá, D. E. 148 pp.
- JAFFÉ K., PÉREZ, E. y LATTKE, J., 1993, *El Mundo de las hormigas*, Ed. Equinoccio, Universidad Simón Bolívar, Maracay. 185 pp.
- KEMPF W.W., 1969, A revision of the Neotropical Ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I. Group of *Strigatus* Mayr (Hym. Formicidae). *Studia Entomol.*, 7 (1-4): 44 pp.
- _____, 1972, Catálogo abreviado das formigas da Regiao Neotropical, *Studia Entomol.*, n.s., 15(1-4): 3-344.
- _____, y Brown Jr. W. L. 1970.
- LATTKE J., 1986, Two new species of Neotropical *Anochetus* Mayr. *Insectes Sociaux* 33 (3):352-358.
- _____, 1990, Systematics and morphology. Overview, 1990.pp: 71-74. en: *Applied Myrmecology: a world perspective*, VANDER MEER, R.K., JAFFE, K. y CEDEÑO, A. (Eds). Westview press, Boulder, Colorado.
- MACKAY W. P., 1993, A review of the new world ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae), *Sociobiology*, 22(1): 1-148.
- _____, & S. B. VINSON, 1989 a, A versatile bait trap for sampling ant populations, pp: 14. En: Carlin, N.F., Cover, S.P., Moffett, M. W. y Tobin, J. E. (Eds), *Notes from underground* (3): 1-21.
- _____, 1989 b, A guide to species identification of new world ants (Hymenoptera: Formicidae), *Sociobiology* 16(1): 3-47.
- _____, & E. MACKAY, 1986, Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta*, *Rev. Col. Entomol.* 12(1): 23-30.
- _____, 1989, Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). pp, 1-82. En *II Simposio Nacional De Insectos Sociales*. Memoria I. Oatepec. Morelos.
- _____, & M.L. BAENA, 1993, A new «horned» fungus growing ant, *Cyphomyrmex castagnei*, from Colombia (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23 (1): 31-37.
- SNELLING R. & J. LONGINO, 1992, Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus* group (Hymenoptera: Formicidae) pp: 479-494, En Quintero, D. & A. Aiello (Eds), *Insects of Panama and Mesoamerica: Selected studies*, Oxford University Press, Oxford, 692 pp.
- ULLOA-CHACÓN P., 1990, Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera:

- Formicidae). Tesis. Universidad de Lausana, Suiza, 161 pp.
- ULLOA-CHACÓN P. & D. CHERIX, 1990, The little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera:Formicidae). en: *Applied Myrmecology: a world perspective*, VANDER MEER, R.K., JAFFE, K. y CEDEÑO, A. (Eds), Westview press, Boulder, Colorado.
- WATKINS J. F., 1976, The identification and distribution of new world army ants (Dorylinae: Formicidae), Department of Biology. Baylor Univ. Press. Waco, Texas. 102 pp.
- _____, 1982, The army ants of México (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae), *J. Kansas Ent. Soc.*, 55 (2): 197-247.
- WILSON E.O., 1971, *The insect societies*, Cambridge, Mass., Belknap Press, Harvard Univ. Press, 548 pp.

Capítulo XII
ASPECTOS BIOECOLÓGICOS DEL ORDEN
EPHEMEROPTERA EN CUENCAS DE ALGUNOS
RÍOS DEL DEPARTAMENTO DEL VALLE DEL
CAUCA (COLOMBIA).

ANGELA MARTHA ROJAS DE HERNÁNDEZ
Facultad de Ciencias.
Departamento de Biología. Universidad del Valle

MARÍA DEL CARMEN ZÚNIGA DE CARDOZO
Facultad de Ingeniería.
Departamento de Procesos Químicos y Biológicos. Universidad del Valle.

RESUMEN

LAS CARACTERÍSTICAS limnológicas de los cuerpos de agua presentan marcadas variaciones geográficas, condicionadas por factores climáticos y altitudinales que van siendo modificadas sobre el curso de los ríos Cali y Mélenz por intervención antrópica.

Existe estrecha relación entre la calidad del agua expresada en función de índices y la estructura y distribución de los géneros predominantes de Ephemeroptera y Plecoptera. *Lachlania* y *Eutyplacia* se ubican entre 1600 y 1200 msnm en aguas con buen nivel de saturación de oxígeno. *Leptohyphes* y *Baetis* muestran mayor amplitud en distribución altitudinal y capacidad de adaptación a diferentes condiciones de calidad de agua, mientras *Thraulodes*, teniendo un rango amplio de

distribución altitudinal es muy sensible a la contaminación orgánica.

ABSTRACT

Limnological characteristics of bodies of water show marked geographic variation conditional by climatic and altitudinal factors modified along the Cali and Melendez rivers by human intervention. There is close relationships between water quality as expressed by indices and structure and distribution of predominant genera of Ephemeroptera and Plecoptera. *Lachlania* and *Eutyplocia* are found between 1200 and 1600 m in waters well saturated with oxygen. *Leptohyphes* and *Baetis* show greater amplitude in altitudinal distribution and capacity for adaptation to different conditions of water quality, where as *Traulodes*, which has a broad altitudinal distribution, is very sensitive to organic contamination.

1. INTRODUCCIÓN

En Colombia el orden Ephemeroptera, es poco conocido. Roldán (1980), Machado y Roldán (1981), Hernández y Moreno (1982), Roldán (1985), Roldán (1988), han realizado estudios sobre la distribución e identificación de las ninfas de Ephemeroptera en el departamento de Antioquia.

En el Valle estudios preliminares han sido llevados a cabo por Rojas de Hernández et al., (1992) y algunos registros dispersos a través de la literatura.

Respecto a estudios de calidad fisicoquímica de agua con base en índices ambientales se destacan los realizados por Morales (1984) para el río Medellín, Rojas (1991) en el río Cauca y Zúñiga de Cardoso et al., (1992) en el Valle del Cauca.

El presente trabajo pretende relacionar los parámetros fisicoquímicos de las cuencas de los ríos Cali y Meléndez en

función de índices, con la estructura y distribución del orden Ephemeroptera.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se desarrolló en las cuencas de los ríos Cali y Meléndez, localizados en la vertiente oriental de la Cordillera Occidental en el departamento del Valle del Cauca, al suroccidente de Colombia entre 3° 33' a 5° 01' de latitud norte y desde 75° 42' a 77° 33' longitud este. La cuenca del río Cali incluye las subcuencas de los ríos Felidia, Pichindé y Aguacatal. En su recorrido atraviesa cuatro zonas de vida según el sistema Holdridge (Espinal, 1968 Figura 1).

La cabecera del río corresponde a bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) caracterizado por presentar un promedio anual de lluvias entre 2000 y 4000 mm, con rangos de temperatura entre 12 y 17 grados centígrados, elevaciones entre 1900 y 2800 metros y picos abruptos de acceso difícil. La influencia de los vientos húmedos del Pacífico favorece a la cuenca como productora de agua para la ciudad de Santiago de Cali.

El río Cali continúa a través de un área pequeña de bosque muy húmedo subtropical (bmh - ST) entre los 1600 y 1800 metros, presenta una temperatura promedio anual de 20 grados centígrados y un rango de precipitación entre 2000 y 4000 mm, la vegetación aún se conserva en estado nativo en algunas áreas, razón por la cual el nivel del agua es controlado y permanece claro a través de diferentes épocas del año.

Entre 1100 y 1600 metros con un rango de precipitación de 1000- 2000 mm, el río fluye por una zona de bosque húmedo subtropical (bh - ST); la vegetación natural ha sido reemplazada por cultivos agrícolas, actividades pecuarias y asentamientos humanos, que han incrementado la erosión del suelo y el deterioro ambiental del río.

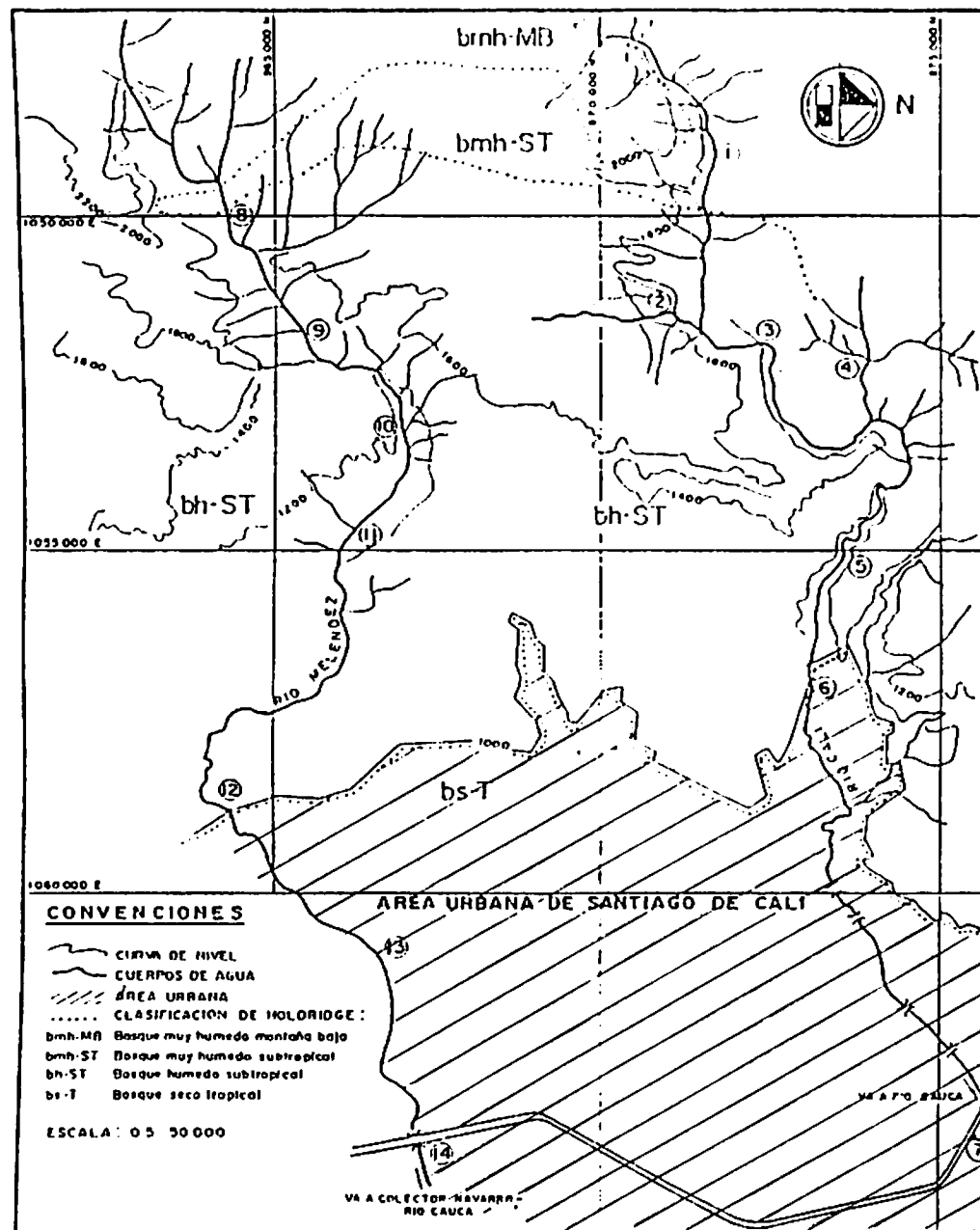


FIGURA 12.1. Área de estudio río Cali y Meléndez

1. Peñas Blancas. 2. Q. Los Andes. 3. Pichindé. 4. Felidia. 5. Bocatoma. 6. Zoológico. 7. Puente Calima. 8. Villa Carmelo. 9. La Candelaria. 10. El Cruce. 11. La Fonda. 12. Polvorines. 13. La Playa. 14. Puente Simón Bolívar.

La parte final se encuentra en la zona urbana de la ciudad de Cali, a una altura de 950 metros y antes de confluir en el río Cauca, además de fuente de abasto público es reservorio del 22.6% de las aguas residuales que vierte la ciudad de Santiago de Cali. (Zuñiga de Cardoso- 1985).

La cuenca del río Meléndez ocupa una extensión de 15000 hectáreas y tiene diferencias altitudinales entre 3900 y 950 metros; en su parte alta se encañona formando peñascos de difícil acceso. Es una zona de alta condensación de humedad por las nieblas que se desarrollan; producen baja evapotranspiración (Espinal 1992) y una precipitación anual de 4465 mm. En la actualidad se desarrollan proyectos hidrológicos y de abasto público, importantes para la zona de ladera de la ciudad de Santiago de Cali.

La cuenca del río Meléndez en su recorrido atraviesa zonas de vida similares a aquellas referenciadas para el río Cali (Fig 1). El estrato geológico está conformado por rocas cretáceas intersegmentarias, ígneas terciarias y sedimentos coluviales y aluviales recientes (C.V.C. 1979).

3. METODOLOGÍA

Los muestreos se realizaron con una periodicidad bimensual entre enero de 1990 y diciembre de 1992. Se establecieron estaciones a diferentes pisos altitudinales y gradientes de calidad de agua en los afluentes que conforman las cuencas de los ríos Cali y Meléndez (Figura 1).

Los estados inmaduros de la fauna bentónica fueron colectados por un equipo de tres personas en un período de 45 minutos y en una área de dos metros cuadrados para cada una de las estaciones. En lugares poco profundos y de lecho lodoso se utilizó una draga Eckman y redes de arrastre; una parte del material biológico se preservó en alcohol del 70% para su identificación y se encuentra depositado como material de referencia en el Museo de Entomología y el laboratorio de Bioensayos de la Universidad del Valle. El resto se conservó

bajo condiciones simuladas de temperatura y oxigenación con el fin de obtener adultos y complementar su identificación.

Se utilizaron las claves taxonómicas, de Lehmkuhl (1979), Edmunds (1984), Berner y Pescador (1988), y Domínguez et al., (1992).

Para verificar su identificación se contó con la colaboración de los doctores Manuel Pescador, Universidad de la Florida (U.S.A) y Eduardo Domínguez, Universidad de Tucumán (Argentina).

En el aspecto fisicoquímico y bacteriológico se tuvieron en cuenta las especificaciones dadas por los métodos normalizados para análisis de aguas y aguas de desecho (APHA-AWWA - WPCF- 1985), para evaluar las variables :temperatura (°C), oxígeno disuelto (mgO₂/l) DBO 5-20°C (mgO₂/l), residuo total (mg/l), turbiedad (UNT), fosfatos (mgPO₄/l), nitratos (mgN-NO₃/l), PH (unidades) y coliformes fecales (NMP/100 ml), que utiliza el índice de calidad de agua propuesto por la Fundación Sanitaria Nacional de los Estados Unidos de Norteamérica (OTT,Wayner 1981). Cada una de estas variables tiene un peso dentro del índice de acuerdo con su importancia en relación con la calidad de agua.

Teniendo en cuenta la reglamentación sanitaria nacional para la utilización de cuerpos de agua como fuentes de abasto público y para protección de flora y fauna, con este índice de calidad de agua se establecieron la siguiente escala de gradación y los rangos de clasificación normalizados y propuestos por Rojas (1991): De 100 a 80 unidades (%) Óptimo; 79 a 50 Bueno; 49 a 35 Aceptable; 34 a 25 Inadecuado; 24 a 0 Muy malo.

Los índices de calidad de agua, se relacionaron con la distribución y abundancia de los estados inmaduros del orden Ephemeroptera, en cada una de las cuencas y estaciones estudiadas.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 CARACTERIZACIÓN FÍSICO - QUÍMICA Y BACTERIOLÓGICA

Los resultados de la evaluación fisicoquímica y bacteriológica expresada en función de Índices para las cuencas de los ríos Cali y Meléndez muestran tres zonas bien diferenciadas en cuanto a la calidad de sus aguas (Tabla 1).

La parte alta de las cuencas de estudio, representadas en las estaciones «Peñas Blancas», «Pichindé» (río Cali) y «Villacarmelo» (río Meléndez) exhiben los mejores índices de calidad, con valores promedio de 80.0, 75.2 y 75.6 unidades respectivamente, sustentados por niveles de oxígeno disuelto cercanos a la saturación (93.9 a 91.8%), que corresponden a las zonas de vida de bosques montano-bajo y subtropical con poca intervención antrópica.

Las estaciones «Bocatoma» (río Cali) y «Polvorines» (río Meléndez) que representan las cuencas medias, señalan índices de calidad con valores de 66.0 y 55.7 unidades. Esta zona, a pesar de tener niveles de saturación de oxígeno aceptable, presenta contaminación bacteriológica alta e incremento de carga orgánica como consecuencia de vertimientos domésticos, residuos agrícolas y mineros, que son aportados por los asentamientos humanos asociados a las cuencas.

En contraste con la situación descrita, la parte baja del río Cali, antes de confluir en el río Cauca, es reservorio de las aguas residuales domésticas e industriales de la ciudad de Santiago de Cali, lo cual se refleja en el índice de calidad más bajo (21.9) y en un déficit total de oxígeno disuelto.

Igualmente, el río Meléndez que está menos intervenido por el desarrollo urbano e industrial, exhibe un índice promedio de 40.4 unidades que corresponde a una zona de calidad Aceptable. Sin embargo, el volumen menor de carga orgánica aportante le permite conservar un 68.9% de saturación de oxígeno disuelto al final de su trayectoria (Fig. 2).

TABLA 1.
CARACTERIZACIÓN DE LAS ESTACIONES DE MUESTREO EN LAS CUENCAS DE LOS RÍOS CALI Y MELÉNDEZ (VALLE DEL CAUCA) 1990-1992

Estación de muestreo	m.s.n.m	Zona de vida	TC			
			Máx.	Min.	X	
Río Cali						
Peñas Blancas	2000	bmh -MB	19	12.5	15.3	14.5
Quebr. Los Andes	1570	bmh - ST	17.5	16	16.9	3.6
Río Pichinde	1620	bmh - ST	19	15	16.7	8.3
Río Felidia	1645	bmh - ST	18	14.5	16	9.1
Bocatoma	1110	bmh - ST	21.3	18	19.6	5.6
Zoológico	1100	bs -St	23.2	18.5	21.1	10.6
Puente Calima	940	bs -T	26	19	23.3	11
Río Meléndez						
Villa Carmelo	1800	bmh - ST	19	16	17.5	8.1
La Candelaria	1600	bh -ST	18.7	13	16.4	14.7
El Cruce	1400	bh -ST	19.5	16.5	17.7	7.4
La Fonda	1280	bh -ST	21	18	19	7.4
Polvorines	1100	bs -ST	20.5	24.5	23.2	6.5
La Playa	995	bs -T	26	20	23.1	10.9
Pte. Simón Bolívar	950	bs -T	21	24.5	22.2	8.2

Tabla 1. Continuación

Estación de muestreo	% Saturación de oxígeno			Índice de calidad de agua			Clasificación calidad de agua
	Máx.	Min.	X	Máx.	Min.	X	
Río Cali							
Peñas Blancas	103.8	84.3	91.8	82.7	77.2	80	Optima
Quebr. Los Andes	89.8	79.1	86.7	76.6	72.2	74.7	Buena
Río Pichinde	103.8	82.5	90.5	79.6	69.6	75.2	Buena
Río Felidia	92.2	83.2	88.3	83.7	52.7	74	Buena
Bocatoma	94.8	81.5	88.9	72.3	56.6	66.9	Buena
Zoológico	97.3	64.4	82.3	53.8	43.4	47.9	Acceptable
Puente Calima	0	0	0	34	13.2	21.9	Muy mala
Río Meléndez							
Villa Carmelo	102	87.5	93.9	84.3	65.8	75.6	Buena
La Candelaria	93	76.6	87.2	75.9	73.5	74.4	Buena
El Cruce	94.8	84.3	89.5	73.6	67.2	70.4	Buena
La Fonda	95	77.1	85.7	69.7	47.2	58.4	Buena
Polvorines	91	80.2	86.8	71	41.2	55.7	Buena
La Playa	88.7	75.9	83.8	59.9	33.9	46.4	Acceptable
Pte. Simón Bolívar	63.5	89.5	68.9	63	29.2	40.4	Acceptable

CV (%) Coeficiente de variabilidad; bmh - MB; bh - ST; bs - ST

4.2 CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA

Con base en el total de insectos colectados en las estaciones seleccionadas se encontró que las cuencas de los ríos Cali y Meléndez, se caracterizan por la diversidad en la fauna bentónica, con predominio de los estados inmaduros de insectos pertenecientes a los órdenes Trichoptera (30.7%), Ephemeroptera (26.0%), Plecoptera (14.2%); con respecto a otros grupos (29.1%)

De los Ephemeropteros; Leptophlebiidae y Leptohyphidae son las familias predominantes, mientras Euthyplociidae y Oligoneuriidae son las menos representativas (Fig. 3).

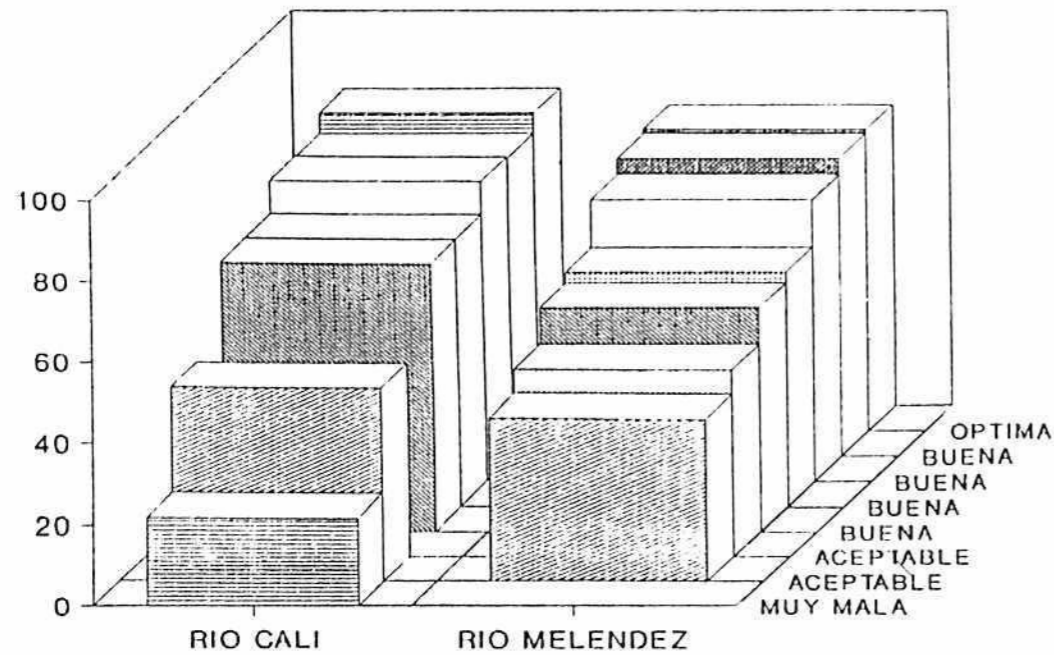
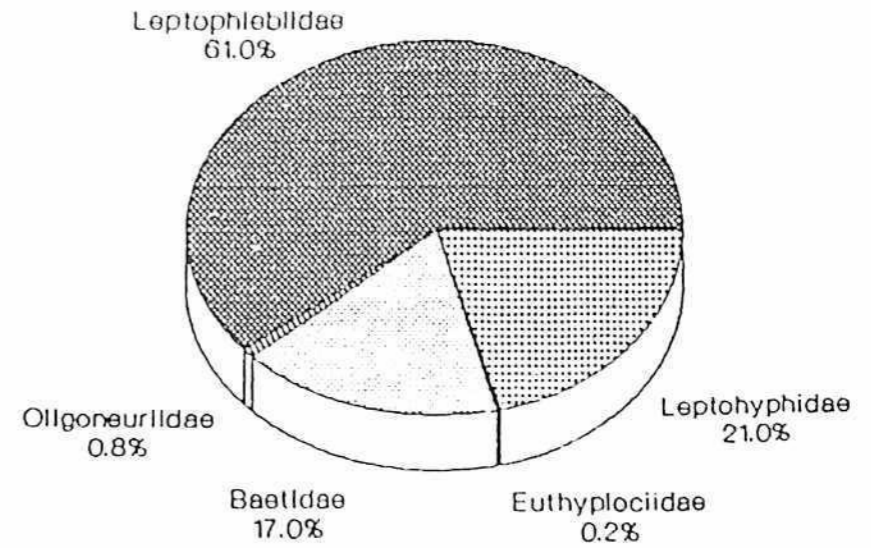
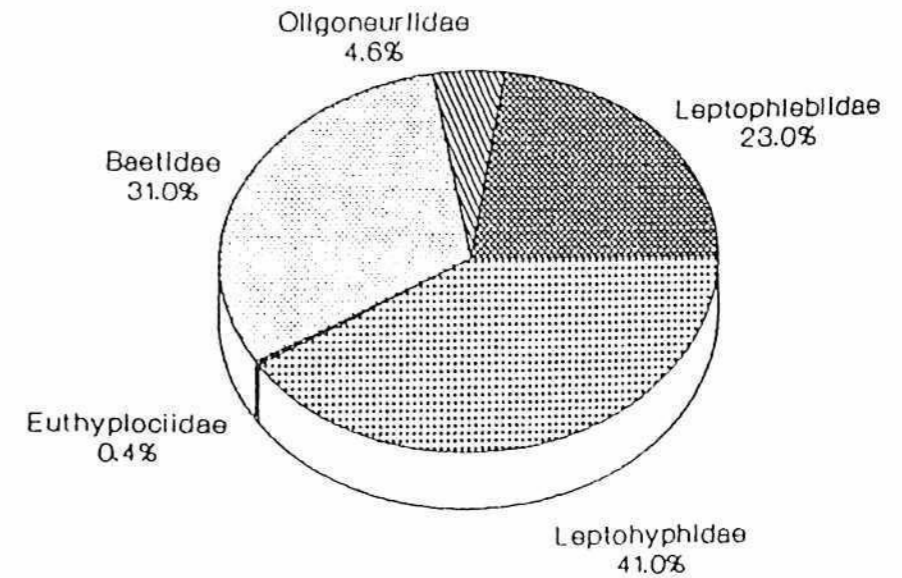


FIGURA 12.2. Índices de calidad de agua



Río Cali



Río Meléndez

FIGURA 12. 3. Distribución porcentual de Ephemeroptera

En las cabeceras de los ríos, entre 1600 y 2000 msnm, se ubica un grupo de géneros con una frecuencia poblacional baja, entre los cuales se encuentran *Epeorus* (Heptageniidae), *Lachlania* (Oligoneuriidae), *Moribaetis*, *Camelobaetidius* (Baetidae) y *Euthyplocia* (Euthyplociidae), mientras *Thraulodes* (Leptophlebiidae) y *Leptohyphes* (Leptohyphidae) están ampliamente distribuidos desde los 1100 hasta los 2000 msnm y representan la mayor frecuencia poblacional del orden. En este mismo rango altitudinal pero con menor frecuencia, *Baetis* y *Baetodes* (Baetidae) (Fig. 4).

Para cada una de las estaciones de muestreo en los ríos Cali y Meléndez se establecieron relaciones entre los géneros de Ephemeroptera predominantes y los índices de calidad de agua. Se observó que la mayor diversidad de Ephemeroptera se encuentra en zonas con índices de calidad entre 80.0 y 74.4 unidades, que corresponden a aguas limpias, claras con buen nivel de saturación de oxígeno y baja carga orgánica, que facilitan el crecimiento de poblaciones de los géneros *Lachlania*, *Euthyplocia*, *Thraulodes*, *Camelobaetidius*, *Moribaetis*, *Epeorus*, *Baetis* y *Leptohyphes*, las cuales muestran mayor capacidad de adaptación a diferentes condiciones de calidad de agua, mientras *Thraulodes* teniendo un rango amplio de distribución altitudinal es muy sensible a la contaminación orgánica (Figs. 5 y 6).

A medida que los ríos avanzan en su recorrido se observa que las poblaciones de Ephemeroptera disminuyen drásticamente para el río Cali a partir de las estaciones « Pichindé - Felidia », aun cuando los índices de la calidad de agua son buenos. Estos indicadores biológicos muestran mayor sensibilidad que el indicador fisicoquímico al impacto de carga orgánica, aun en niveles no muy significativos (Fig. 7). Esta tendencia se refleja también para el río Meléndez (Fig. 8).

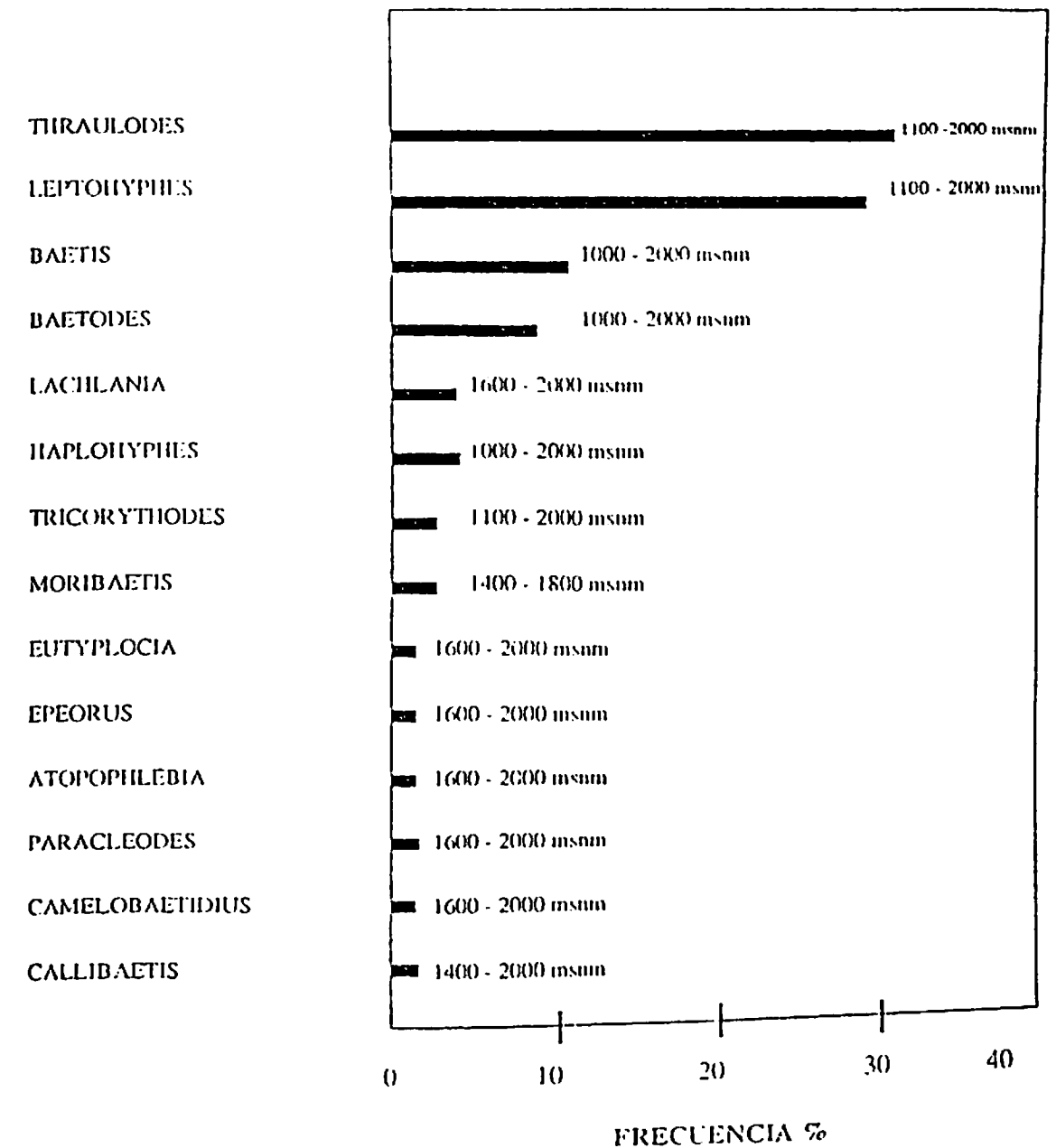


FIGURA 12.4. Distribución porcentual y altitudinal de géneros de Ephemeroptera en las cuencas de los ríos Cali y Meléndez 1990-1992

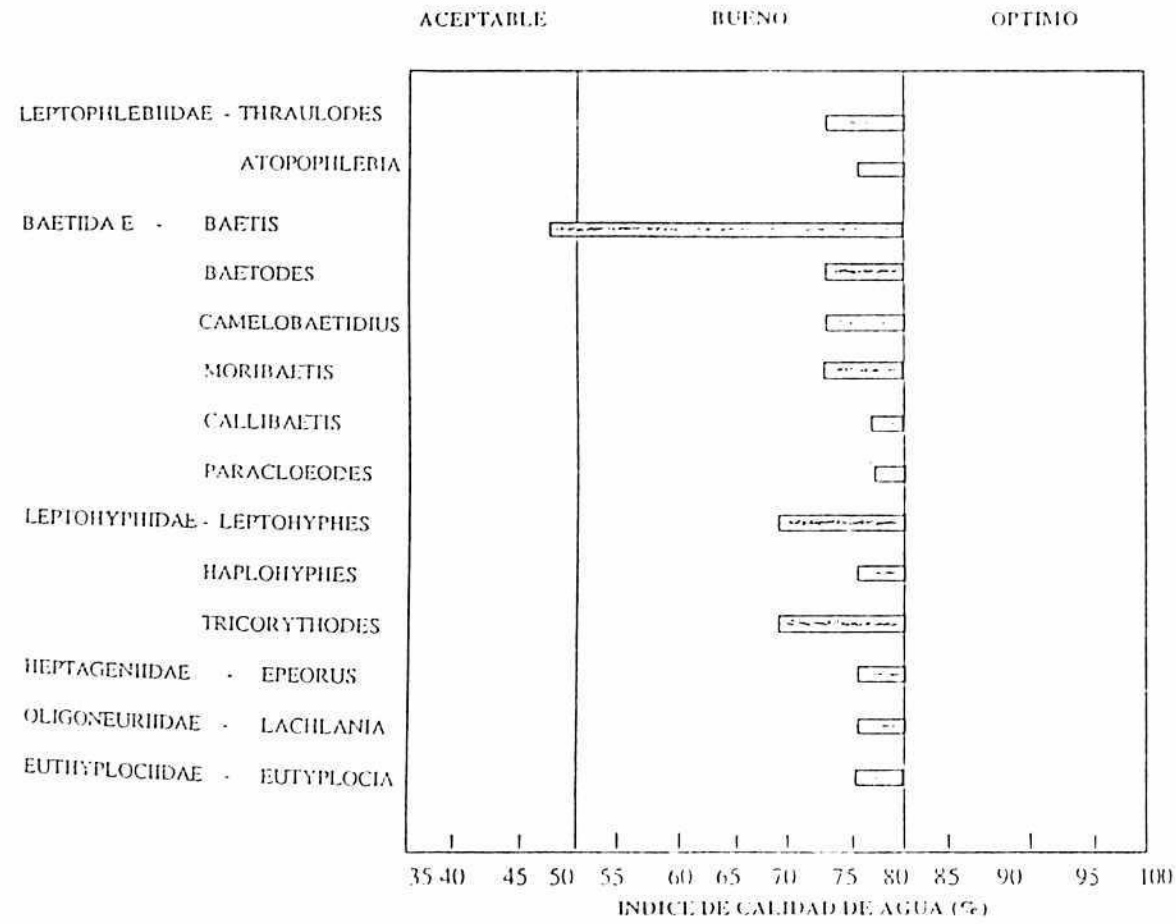


FIGURA 12.5. Distribución de géneros de Ephemeroptera en relación con la calidad de agua en la cuenca del río Cali

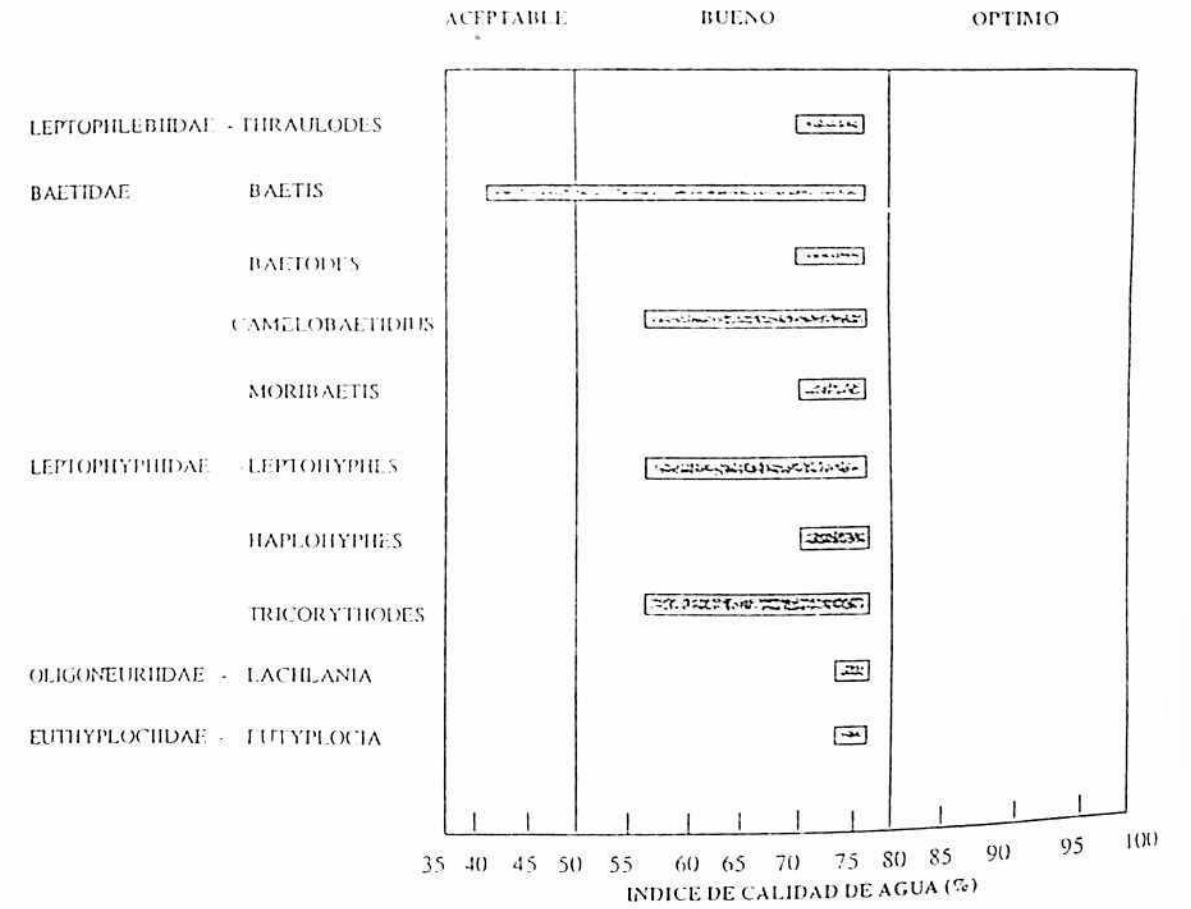


FIGURA 12.6. Distribución de géneros de Ephemeroptera en relación con la calidad de agua en la cuenca del río Meléndez

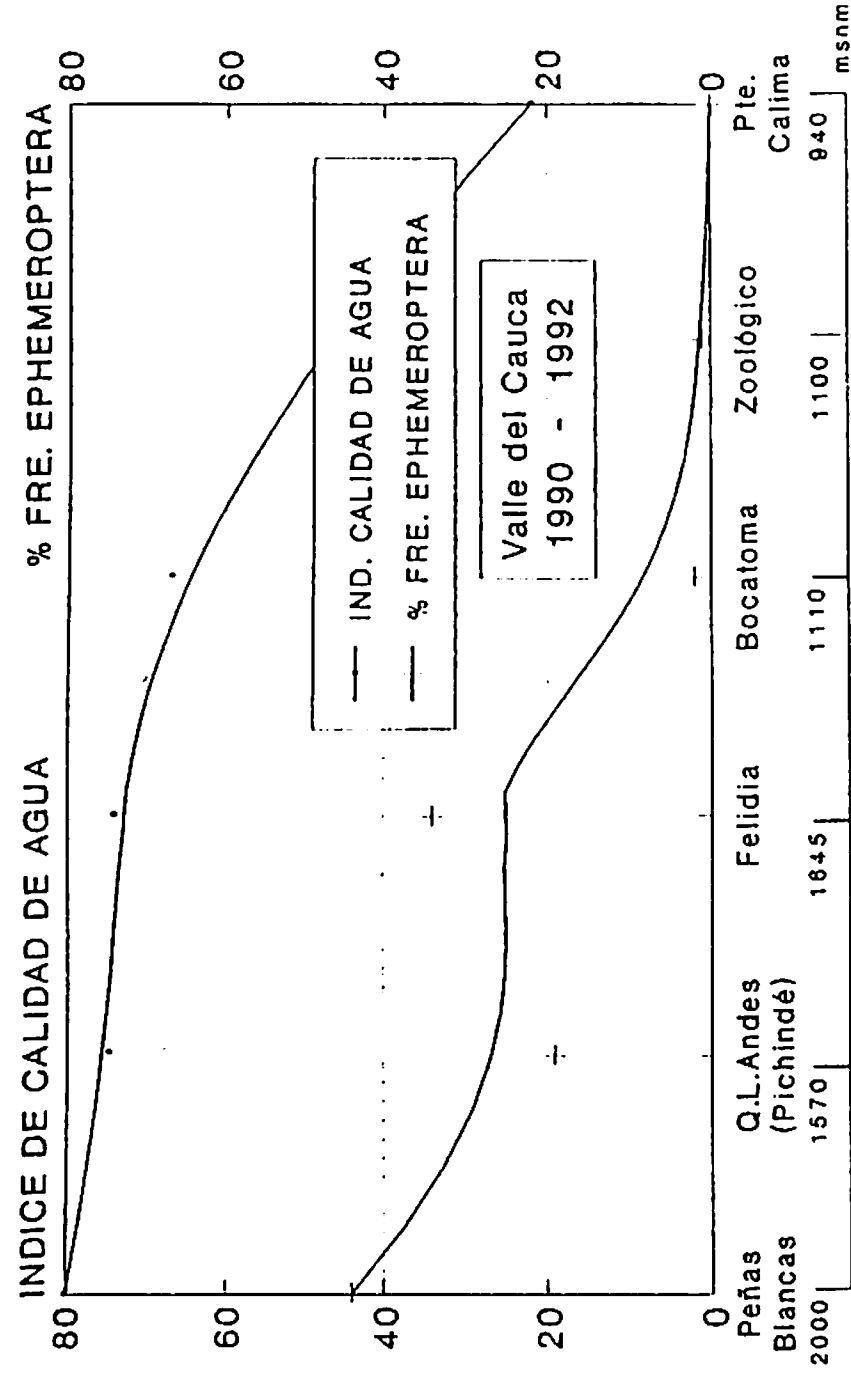


FIGURA 12.7. Interrelación entre índices de calidad de agua y frecuencia de Ephemeroptera en el río Cali

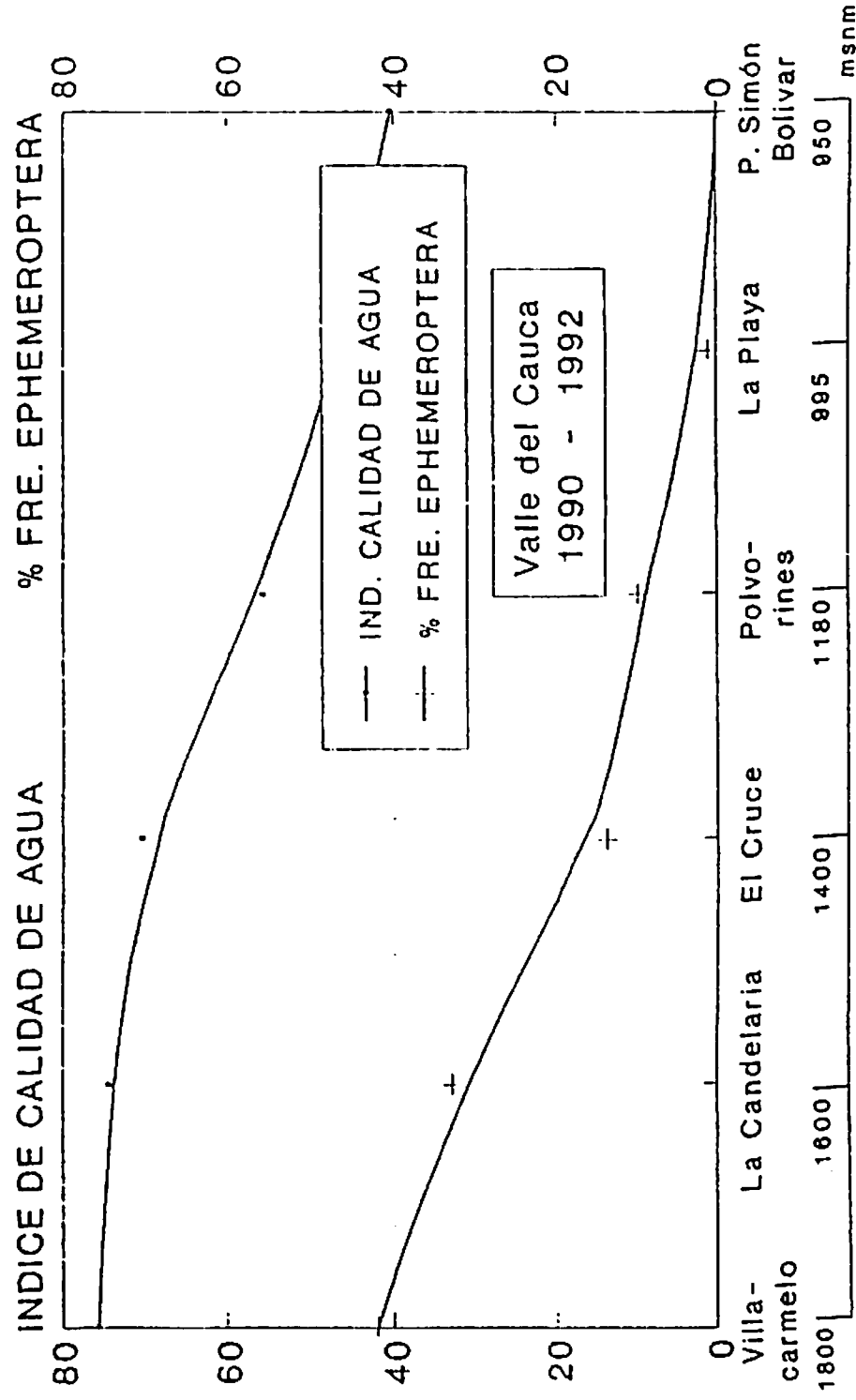


FIGURA 12.8. Interrelación entre índices de calidad de agua y frecuencia de Ephemeroptera en el río Meléndez

5. CONCLUSIONES

- Existe estrecha relación entre los índices de calidad de agua, la estructura y la distribución de las poblaciones de Ephemeroptera.
- El incremento de la carga orgánica residual sobre los ríos Cali y Meléndez produce mayor impacto en las poblaciones de Ephemeroptera del río Cali.
- Leptophlebiidae, seguida de Leptohyphidae y Baetidae fueron las familias más representativas respecto al número de morfoespecies y al total de individuos colectados.
- *Leptohyphes* y *Baetis* muestran gran capacidad de adaptación para diferentes ecosistemas y condiciones ambientales relacionadas con calidad de agua.
- *Thraulodes* tiene un amplio rango de distribución altitudinal; sin embargo, es muy sensible al déficit de oxígeno.
- *Lachlania* sp. y *Euthyplocia* sp., se encontraron en las estaciones de mayor nivel altitudinal en aguas claras y bien oxigenadas.

6. AGRADECIMIENTOS

A las entidades cofinanciadoras del proyecto, Universidad del Valle y el Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos especiales «Francisco José de Caldas», Colciencias.

7. BIBLIOGRAFÍA

- APHA. AWWA. WPCI. 1985. Standar Methods for the Examination of Water and Waste Water. Sixteenth Edition. Washington.
- BERNER, L. AND M. PESCADOR. 1988. The Mayflies of Florida. Florida University Press Tallahassee.
- CORPORACIÓN AUTÓNOMA REGIONAL DEL CAUCA, División Recursos

- Naturales. 1979. Plan de ordenación y desarrollo del Proyecto Meléndez- Pance. Informe C.V.C. 79-15.
- DOMÍNGUEZ, E., M. D. HUBBARD & W. L. PETERS. 1992. Clave para las ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) Sudamericanos. Biología Acuática N° 6. La Plata (Argentina).
- EDMUNDS, G. F. JR 1984. Ephemeroptera. en An introduction to the Aquatic Insects of North América. Kendall-Hunt publishing co, Iowa.
- ESPINAL, L. S. 1968. Visión Ecológica del departamento del Valle del Cauca. Imprenta Universidad del Valle. Cali.
- _____, 1992. Apuntes Ecologicos. Universidad Nacional de Colombia. Medellín Colombia.
- HERNÁNDEZ, C. Y H. MORENO. 1982. Distribución acuática de las ninfas del orden Ephemeroptera en el oriente Antioqueño. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad de Antioquia
- LEHMKUNL, D. M. 1979. Ephemeroptera (Mayflies) en How to know the aquatic insects. The Picture Key Nature series. Ed. WM. C. Brown Company Dubuque. Iowa.
- MACHADO, T. Y G. ROLDÁN. 1981. Estudio de las características fisicoquímicas y biológicas del río Anorí y sus principales afluentes. Actualidades Biológicas 10 (35). 3-19.
- MORALES, Z. G. 1984. Índices de calidad de agua y el río Medellín. Revista AINSA. 4 (2). 9-22. Medellín-Colombia.
- OTT, WAYNER. 1981. Environmental Indices. Theory and Practice. Ann. Arbor Science.
- ROJAS, CH. O., 1991. Índices de calidad de agua en fuentes de captación. Memorias Seminario Internacional Control de calidad de agua para consumo humano. Cali- Colombia.
- ROJAS DE HERNÁNDEZ A. M., M. C. ZUÑIGA DE CARDOSO, M. H. BURBANO Y C. SERRATO. 1992 Altitudinal Distribution of Ephemeroptera in the Farallones de Cali National Park (Colombia). Memorias VII The International conference on Ephemeroptera- Maine (USA).
- ROLDÁN, G. 1980. Estudios limnológicos de cuatro ecosistemas neotropicales diferentes con especial referencia a su fauna de Ephemeropteros. Actualidades Biológicas 9 (34) : 103-117.
- _____, 1985. Contribución al conocimiento de las ninfas de Ephemeroptera en el Departamento de Antioquia, Colombia. Acta Biológica 14 (51): 3-13.
- _____, 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados del departamento de Antioquia. Colombia FEN-Colciencias.
- ZUÑIGA DE CARDOSO, M. C. 1985. Estudio de la ecología del río Cali con énfasis en su fauna Bentónica como indicador Biológica de calidad. Revista. AINSA. 8 (2). 91-105.

ZUÑIGA DE CARDOSO, M. C., A.M. ROJAS DE HERNÁNDEZ Y CLEMENCIA SERRATO. 1992. Interrelaciones de indicadores ambientales en algunos ríos del Valle del Cauca. Memorias XIX Congreso Nacional de Entomología- Manizales. (Colombia).

Capítulo XIII RELACIONES DE HERBIVORÍA ENTRE PAPILIÓNIDAS (LEPIDOPTERA) Y ESPECIES DE ARISTOLOCHIA (ARISTOLOCHIACEAE)

GIOVANNY FAGUA GONZALEZ
Tesis Maestría en Biología-Sistemática animal,
NATALIA RUIZ RODGERS
Bióloga; Instructor Asistente, Dpto. de Biología,
Universidad Nacional. Apartado 7495-Santafé de Bogotá D.C.

RESUMEN

SE ESTUDIÓ en campo la oviposición y la herbivoría de *Battus crassus*, *B. polydamas*, *Parides anchises*, *P. erithalion*, *P. iphidamas*, *P. lysander* y *P. neophylus* en 8 especies de *Aristolochia* (*A. acutifolia*, *A. cordiflora*, *A. leuconeura*, *A. maxima*, *A. morae*, *A. odoratissima*, *A. pilosa* y *A. ringens*) en Colombia. Se detectó mayor preferencia de los papiliónidos hacia estructuras vegetales jóvenes como sitios de oviposición. Además, se observó que el perigonio de *A. maxima*, *A. morae*, *A. pilosa* y *A. ringens* habitualmente se usa como lugar de oviposición y como alimento de las orugas, comportamientos hasta ahora poco referidos en la literatura. Mientras que *B. polydamas* es huésped de todas las especies de *Aristolochia*, *B. crassus* fue hallada solamente en *A. morae*. Las especies de *Parides* presentaron mayor especificidad de hospedero.

Palabras claves: *Aristolochia*, *Battus*, *Parides*, Papilionidae
Herbivoría, Oviposición, Relaciones planta-animal.

ABSTRACT

Field work to study oviposition and herbivory of *Battus crassus*, *B. polydamas*, *Parides anchises*, *P. erithalion*, *P. iphidamas*, *P. lysander* and *P. neophylus* in 8 species of *Aristolochia* (*A. acutifolia*, *A. cordiflora*, *A. leuconeura*, *A. maxima*, *A. morae*, *A. odoratissima*, *A. pilosa* and *A. ringens*) was carried out in Colombia. The swallowtail butterflies showed greater preference toward young plant structures to lay eggs. In addition, the perigon of *A. maxima*, *A. morae*, *A. pilosa* and *A. ringens* was often used to oviposition, and as larvae food, behaviors poorly known from literature. Larvae of *Battus crassus* were found only in *Aristolochia morae*; on the contrary, the larvae of *B. polydamas* are hosts of all the studied species of *Aristolochia*. The species of *Parides* showed greater host specificity.

Key words: *Aristolochia*, *Battus*, *Parides*, Papilionidae, Herbivory, Oviposition, Plant-animal interactions.

INTRODUCCIÓN

A nivel de orden, los lepidópteros son herbívoros de un amplio rango de angiospermas y otras plantas (Vane-Wright & Ackery, 1984); sin embargo, a nivel de género y especies, muchos de los hospederos están restringidos a grupos vegetales relacionados taxonómicamente. Es el caso de algunas de las mariposas de la familia Papilionidae que se alimentan de plantas del género *Aristolochia*. En América, las especies de *Battus* y de *Parides* son las huéspedes más conocidas de las aristoloquias; desafortunadamente, son pocas las especies que han sido estudiadas. Este trabajo estudia algunas especies de lepidópteros huéspedes de *Aristolochia* en dos zonas de Colombia. Se observó en campo la especificidad de la oviposición y del consumo larval. Adicionalmente, comparamos las distribuciones geográficas de las especies interrelacionadas, para tratar de identificar coincidencias taxonómicas entre éstas e inferir el tipo de relación desde el punto de vista de la Ecología Histórica.

RELACIONES PLANTA-ANIMAL

Una de las interacciones bióticas más importantes, en términos de transferencia de energía en las cadenas tróficas, es la que media entre plantas y animales. Este tipo de interacciones, que involucran procesos de herbivoría, polinización, dispersión o defensa, agrupa múltiples fenómenos y afecta a la mayoría de las especies conocidas (Gilbert, 1982). Su estudio ha contribuido al mejor entendimiento de relaciones ecológicas tales como mutualismo, competencia, parasitismo, depredación y mimetismo (Janzen, 1977, 1980), además de proporcionar características útiles para la sistemática de ciertos grupos. La herbivoría se destaca entre dichas interacciones por la alta diversidad taxonómica, fisiológica y ecológica que involucra y por su significativo efecto en las comunidades (Huntly, 1991); la «escogencia» de la planta hospedero por parte del insecto, depende de las afinidades taxonómicas y ecológicas mutuas (Holloway & Hebert, 1979). Estudios cladísticos de estas interacciones han permitido diferenciar procesos de coespeciación, coadaptación y coevolución (Brooks & McLennan, 1991).

RELACIONES DE HERBIVORÍA

En esencia, todas las especies vegetales presentan la misma oferta de nutrientes para el herbívoro (Rosenthal, 1986); no obstante, al observar con detenimiento, se hace evidente que los fitófagos generalmente están asociados a un rango específico de hospederos (Dethier, 1941, 1954, 1983). Tradicionalmente se habla de herbívoros generalistas o polífagos, cuando éstos se alimentan de diversas plantas pertenecientes a especies poco relacionadas taxonómicamente; y de especialistas, cuando consumen exclusivamente una —monófagos— o pocas —oligófagos— especies vegetales estrechamente relacionadas (Oyama & Espinoza, 1986; Rosenthal, 1986).

Janzen (1981) resume los aspectos fundamentales del estudio de la herbivoría así: «Los herbívoros no comen nombres científicos (ningún herbívoro consume todas las partes de una

planta) y su mundo está parcialmente definido por las sustancias químicas de las plantas; una sustancia tóxica para un herbívoro puede ser alimento para otro; las defensas pueden diverger dentro de los órganos o estructuras de una planta, pero pueden converger en estructuras u órganos de plantas diferentes; las vías metabólicas que producen defensas químicas en las plantas también pueden converger; no obstante, en ocasiones, la herbivoría puede resultar más económica para la planta que el desarrollar mecanismos de defensa. La cantidad de recursos en el hábitat condiciona a los herbívoros y viceversa; no existe aceptación absoluta por parte del herbívoro de las plantas que consume; el grado de especificidad herbívoro-planta es circunstancial; las plantas y sus herbívoros son anacrónicos; y por último, no todas las interacciones planta-animal indican coevolución».

En el estudio de la herbivoría es necesario explicar cierto tipo de factores que intervienen conjuntamente en el establecimiento de la relación entre la planta y el huésped, ya que éstos inducen una alta variabilidad a nivel individual, la cual se ve reflejada a nivel poblacional y evolutivo.

FACTORES ESTRUCTURALES

Algunas estructuras de la planta pueden impedir o disminuir la acción de los herbívoros; ejemplos de éstas pueden ser cutículas ceras engrosadas, acumulación de sílice o de otros cristales, pubescencia o contenido de fibras (Gilbert, 1982; Oyama & Espinoza, 1986; Coley, 1987); aunque muchas de ellas cumplen funciones diferentes o adicionales a las defensivas, éstas pueden desempeñar un papel importante como estructuras de protección.

QUÍMICOS

Las estructuras morfológicas consumidas por un herbívoro guardan todo un reservorio complejo y dinámico de moléculas, entre las cuales hay nutrientes básicos (agua, nitrógeno,

potasio, etc.), metabolitos primarios (azúcares, grasas, aminoácidos proteicos, etc.) y metabolitos secundarios (alcaloides, glucosinolatos, terpenoides, etc.) (Hegarty *et al.*, 1991). Nitrógeno, fósforo, azufre y potasio generalmente se encuentran en mayor proporción en las zonas jóvenes de crecimiento de la planta y su concentración decrece con la edad (Medina, 1977); la disponibilidad de nitrógeno es determinante en la tasa de crecimiento y en los niveles de reproducción de las poblaciones de insectos (Mcneil & Southwood, 1978, citado por Harborne, 1982). Mattson (1980) concluyó que algunos aleloquímicos y la cantidad de nitrógeno son limitantes para el establecimiento de algunos herbívoros en la planta, y que en respuesta a esta presión selectiva, éstos se han adaptado morfológica y fisiológicamente; al respecto, Loader & Damman (1991) encontraron que la reducción en la calidad de la hoja reduce la supervivencia de herbívoros, indirectamente, por el incremento de su período de exposición a enemigos naturales.

Los metabolitos secundarios son específicos para ciertas plantas, por lo cual han sido empleados para discutir la sistemática de las angiospermas (cf. Takhtajan, 1980; Gershenzon & Mabry, 1981; Dahlgren, 1983; Thorne, 1983; Harborne & Turner, 1984; Cronquist, 1988). Por ejemplo, los alcaloides benzilisoquinolínicos, presentes en plantas de la familia Aristolochiaceae, también se encuentran en muchas de las demás familias de la subclase Magnoliidae (sensu Cronquist, 1988), más o menos equivalente a los superórdenes Magnoliflorae (sensu Dahlgren, 1983) o Annoniflorae (sensu Thorne, 1983). Las funciones ecológicas de los metabolitos secundarios son cada vez más reconocidas; uno de los primeros trabajos que habla de química ecológica y su importancia taxonómica es el de Brower & Zandt Brower (1964); años después, Chew & Rodman (1979) detectan en los metabolitos secundarios funciones en la regulación del crecimiento de la planta, en actividades biosintéticas, en la acumulación de reguladores de crecimiento, en la reserva de energía y el movimiento de sustancias, en la detoxificación de la planta, en la protección contra radiación excesiva y en el establecimiento de relaciones entre plantas o entre éstas y organismos

heterotróficos. Adicionalmente, Harborne & Turner (1984), mencionan su uso como sustancias alelopáticas.

Algunos metabolitos secundarios actúan en la atracción o en la defensa ante el ataque de herbívoros a manera de toxinas, repelentes o como agentes que reducen la digestibilidad (Chew & Rodman, 1979; Harborne, 1982). Sin embargo, una misma sustancia puede actuar de diferente manera según el herbívoro; por ejemplo, los glucosinolatos presentes en Crucíferas, de las cuales se alimentan orugas de *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) son tóxicos para orugas de *Papilio polyxenes* Linnaeus, 1758 y reducen la digestibilidad en otros organismos; en otros casos la actividad del metabolito depende de la complejidad ecológica más que de las características de la molécula (Blau *et al.* 1978). Algunos autores argumentan que la diversidad y complejidad de los compuestos secundarios podría ser evolutivamente ventajosa (cf. Fraenkel, 1959; Ehrlich & Raven, 1964); sin embargo, la magnitud de tal ventaja, así como el costo de la producción de compuestos particulares varía en forma considerable (Chew & Rodman, 1979; Mckey, 1979).

ECOLÓGICOS

El estudio de los factores ecológicos que afectan la herbivoría se ha desarrollado rápidamente, impulsado en gran parte por los trabajos de Hairston *et al.* (1960, citado por Rausher, 1981a), Root (1973), Gilbert & Raven (1975) y Denno & McClure (1983). Para los herbívoros, los recursos aprovechables y de buena calidad son limitados; el contenido de nitrógeno, la clase y cantidad de compuestos defensivos, la resistencia, la consistencia, entre otros factores, dan como resultado final que los recursos sean efímeros, que varíen rápidamente y que estén dispersos (Denno & McClure, 1983; Alstad & Edmunds, 1983). La alta variabilidad del hospedero puede ser un aspecto importante en la estrategia defensiva de las plantas; el enfrentarse a un material heterogéneo hace difícil para los herbívoros el adaptarse (Schultz, 1983); las plantas individuales pueden representar todo un mosaico de variabilidad genética (Whitham, 1981, y Whitham & Slobodchikoff, 1981; citados por Denno &

McClure, 1983) y en plantas de alta longevidad, gran tamaño clonal y regeneración anual de tallos, las mutaciones somáticas pueden permitirle a sus vástagos desarrollarse como individuos genéticamente diferentes.

El tipo de herbívoro y la estrategia defensiva de las plantas también están relacionados con la comunidad y el hábito de la especie hospedera. En general, árboles, arbustos y especies perennes presentan, en mayor grado, defensas de tipo cuantitativo y se ven afectadas principalmente por herbívoros generalistas. Especies herbáceas o de crecimiento de follaje vigoroso presentan defensas de tipo cualitativo y están sometidas principalmente al ataque de especialistas (Feeny, 1975; Rhoades, 1983; Hegarty *et al.*, 1991; Berenbaum, 1981). Los herbívoros son dependientes también de las características fenológicas de sus hospederos y sus ciclos de vida deben estar sincronizados con las épocas de floración, fructificación o producción de follaje (Oyama & Espinoza, 1986).

Se puede decir que la susceptibilidad (disposición a ser atacado) del hospedero es inversamente proporcional a su densidad; plantas individuales, o en grupos de baja densidad, son más afectadas debido a que el herbívoro, en la mayoría de los casos, no responde proporcionalmente a la abundancia del recurso. En contraste, plantas hospederas abundantes presentan mayor susceptibilidad al ataque de herbívoros; este fenómeno se ve perfectamente evidenciado en la alta densidad de plagas que se presenta en monocultivos, en comparación con cultivos diversificados (Root, 1973; Rausher, 1981a,b; Solomon, 1981). Así mismo, la actividad de los herbívoros se ve muy afectada por la actividad y/o el número de depredadores (Root, 1973). La respuesta de los herbívoros a variaciones en la distribución espacial de los hospederos está determinada principalmente por su comportamiento específico; tanto la facilidad de desplazamiento del herbívoro, como la discriminación por calidad del recurso que realiza, disminuye con el incremento de la distancia entre grupos hospederos. Al existir limitaciones de desplazamiento, el herbívoro tendrá menor oportunidad de responder a variaciones en la distribución y calidad del hospedero (Kareiva, 1982).

La vegetación circundante juega también un papel importante en las relaciones de herbivoría; los hospederos que crecen en parches de vegetación nativa densa son siempre menos susceptibles al ataque que los que crecen aislados (Rausher, 1981a, b). Root (1973) propuso tres mecanismos que pueden explicar el fenómeno: mantenimiento de una fauna compleja de depredadores en vegetación densa; inhibición de la habilidad del herbívoro para descubrir la planta hospedera; y decrecimiento en el tiempo de residencia del herbívoro en plantas que crecen en vegetación diversa (para generalistas).

La presión ejercida por depredadores, parásitos y enfermedades sobre el herbívoro depende del tiempo; mientras mayor sea el período de exposición, mayor será la susceptibilidad a ser atacados (Loader & Damman, 1991). Trabajos realizados por Solomon (1981), entre otros, demuestran que los parásitos y los parasitoides pueden ser reguladores de la abundancia de algunas especies. Los enemigos naturales pueden entonces favorecer adaptaciones hacia un rápido desarrollo del herbívoro (Loader & Damman, 1991).

Pese a que las defensas químicas generalmente operan a lo largo de todos los estados del ciclo de vida de las mariposas, es mayor la mortalidad en inmaduros que en adultos en éste último estado es de gran importancia, debido a que cada día que un adulto sobrevive le permite alcanzar más su potencial reproductivo. Los huevos y orugas jóvenes están sujetos a una extensiva depredación por parte de artrópodos, especialmente por ácaros, arañas, hormigas, avispas, chinches y escarabajos; las orugas de estados tardíos y las crisálidas son depredadas por parasitoides y especies de aves y mamíferos como ardillas. Los adultos son comidos por algunos de estos predadores y por peces, anfibios, serpientes, libélulas y asíldos (cf. Brower, 1984).

Se considera la competencia interespecífica como una fuerza selectiva menor en insectos herbívoros; especies que comparten un recurso, o sobreponen un nicho, rara vez compiten por su disponibilidad. Se ha observado más un desplazamien-

to competitivo que agresiones o definición de un espacio territorial, salvo en hormigas y en otros insectos sociales (Rathcke, 1976). No obstante, la exclusión de algunas especies de amplio areal, pero con alto grado de especialización, de zonas con condiciones ambientales poco favorables puede ser consecuencia de la competencia interespecífica (e.g. ausencia de *Heliconius melpomene* Linnaeus, 1758 en zonas templadas del Brasil, Gilbert, 1984). La competencia intraespecífica es considerada muy importante en densidad poblacional y estructura de la comunidad de herbívoros. En casos de alta densidad del herbívoro, pueden surgir factores como enfermedades o parásitos, especialmente en ambientes cerrados como el de los minadores, que actúan como reguladores de la población y explicaría una competencia intraespecífica por hábitat «libres» de enemigos (Rathcke, 1976).

ASPECTOS EVOLUTIVOS

Brues (1924), Dethier (1954) y Fraenkel (1959) fueron los primeros en reconocer que los compuestos químicos de las plantas juegan un importante papel en la especificidad del hospedero y, por lo tanto, en la evolución mutua de los organismos interactuantes (Futuyma, 1983). Surge entonces el término coevolución a partir del trabajo clásico de Ehrlich & Raven (1964). Este término, sin embargo, ha tenido diferentes enfoques. Roughgarden (1976, citado por Futuyma & Slatkin, 1983), definió coevolución como la evolución en la cual la característica de cada genotipo depende de la densidad de población y composición genética de la misma especie y de la especie con la cual interactúa. Janzen (1980) la define como el desarrollo interdependiente de rasgos de las especies implicadas. Por su parte, Futuyma & Slatkin (1983), afirman que la coevolución ocurre cuando se producen respuestas adaptativas en cada una de dos o más especies interactuantes ecológicamente, ante cambios genéticos en la otra. Brown *et al.* (1991) definen coevolución como un proceso de coadaptación que se mantiene constante a través del tiempo, en el cual cada parte reacciona secuencialmente a nuevas adaptaciones en la otra parte, ocurriendo una diversificación genética. Brooks &

McLennan (1991) usan este término para indicar filogenias coocurrentes (coespeciación) y adaptaciones mutuas en las interacciones de especies; aclaran que la coevolución no es un proceso como tal, sino un término descriptivo aplicado a la mezcla de distintos eventos tanto macro como microevolutivos.

Feeny (1975) reafirmó la importancia de la composición química de las plantas en la coevolución de éstas e insectos por tres razones principales: los insectos escogen las plantas hospederas de acuerdo con ciertas sustancias secundarias tales como alcaloides, terpenoides y glucósidos, entre otras; algunas de las sustancias secundarias presentes en plantas son tóxicas para los animales, incluyendo los insectos; las especies de plantas hospederas de un insecto, a menudo tienen sustancias secundarias similares a especies taxonómicamente cercanas. Además, plantea que la coevolución bioquímica como determinante de las estrategias de insectos herbívoros puede depender de la persistencia y variabilidad del hospedero y de la comunidad de la que forma parte; teniendo en cuenta esto, determina dos grupos de plantas: «evidentes» y «no evidentes». Las primeras son abundantes o persistentes y fáciles de encontrar por insectos; estas plantas desarrollan defensas «cuantitativas», como hojas resistentes, bajas en nutrientes y fortificadas, con grandes cantidades de químicos no específicos y no muy tóxicos como los taninos. Las «no evidentes» son raras o efímeras y, por tanto, difíciles de encontrar por los insectos herbívoros; tienen defensas químicas «cualitativas» tales como compuestos altamente tóxicos, generalmente muy diversificados; éstos actúan como barreras evolutivas ante los insectos no adaptados, mientras que se presentan barreras ecológicas mínimas a los herbívoros adaptados (contra las cuales la estrategia primaria es escapar en el tiempo y espacio).

Rhoades (1979), plantea una teoría de la defensa óptima analizando los costos metabólicos de las plantas y la efectividad contra herbívoros, pero difiere de Feeny (1975) al excluir la adaptación por parte de los herbívoros a encontrar el hospedero y analiza detalladamente la importancia de los

factores ecológicos en la disponibilidad del recurso y su evolución.

INTERACCIONES PLANTA-MARIPOSA

Brues (1920, citado por Brooks, 1985), es de los primeros en mencionar que las hembras de mariposas seleccionan drásticamente el sitio de oviposición. La oviposición es uno de los mayores focos de selección porque determina la probabilidad de que la oruga alcance suficiente recurso alimenticio para su desarrollo. La selección del sitio depende tanto de la capacidad de la hembra como de la capacidad de la oruga para buscar y reconocer independientemente su alimento (Chew, 1977; Rausher, 1979).

La mayoría de mariposas son herbívoros especialistas (Ehrlich & Raven, 1964) por lo que necesitan primero ubicar un hospedero, por lo general disperso, y entonces seleccionar las partes más aprovechables (Courtney, 1984). La identificación inicial del hospedero es visual; probablemente basada en el color y la forma de la hoja, aunque esta respuesta puede verse alterada por características de hábitat, como tamaño, forma, color o textura de contraste de la vegetación circundante (Gilbert, 1975; Benson et al., 1976; Rausher, 1978, 1979, 1980, 1983). Una vez sobre la planta, la mariposa corrobora la identificación por percepción química (cf. Chew & Robbins, 1984). Los quimiorreceptores, ubicados en los tarsos o en la proboscide, responden a compuestos que pueden estimular o inhibir la oviposición y el comer; los compuestos que estimulan la oviposición no necesariamente son los mismos que atraen a las hembras (Feeny *et al.*, 1983).

La producción de huevos, los patrones de distribución y la selección de hospederos varían con la especie de mariposa. En la tasa de producción de huevos influyen el tiempo de cópula y la nutrición (cf. Chew & Robbins, 1984). La postura en la planta puede estar distribuida al azar o restringida a cierto sector según la calidad del hospedero o la «carga» de huevos y

desplazamientos de las hembras. Huevos conspicuos u orugas, usualmente son inhibidores de oviposición para otras hembras, y producen una distribución más regular de las posturas (Gilbert, 1975; Rausher, 1979; Chew & Robbins, 1984). Las hembras de una especie pueden aceptar sustratos subóptimos para la oviposición cuando el óptimo es raro o no se encuentra (Singer, 1984).

RELACIÓN ARISTOLOCHIA-PAPILIONIDAE

Feeny et al. (1983), Miller (1987a,b), Brooks & McLennan (1991) y Brown et al. (1991) han estudiado la sistemática de Papilionidae y su relación con las plantas que les sirven de alimento. Hasta donde se conoce, las Aristolochiaceae pueden ser reconocidas y aceptadas solamente por especies oligófagas de pocos géneros de papiliónidos y probablemente algunos pirálidos y noctuidos (Brown et al., 1981).

La mayoría de las 138 especies descritas de la tribu Troidini se alimentan, en sus estados larvarios, de plantas de la familia Aristolochiaceae (Miller, 1987b); al igual que una especie de la tribu Parnassiinae y 10 de la tribu Zerynthiinae (Feeny et al., 1983). Las tribus filogenéticamente cercanas (Graphiini y Papilionini), muestran preferencias por las Fumariaceae, Annonaceae, Piperaceae, Lauraceae y Magnoliaceae como hospederos. Estas familias, emparentadas con las Aristolochiaceae, pertenecen a la subclase Magnoliidae y tienen como común denominador químico terpenoides, fenilpropanoides y alcaloides del grupo de la benzilisoquinolina como metabolitos secundarios. En las Aristolochiaceae existen además los ácidos aristolóquicos, que son los metabolitos secundarios ecológicamente más importantes de la familia (Hegarty et al., 1991); las fenantreno-lactonas representan el último de los grupos de compuestos de Aristolochiaceae. En cuanto a la relación de estos compuestos con sus mariposas huéspedes, se ha encontrado ácido aristolóquico en individuos de varias especies de la familia Papilionidae (cf. Chen & Zhu, 1987; Brower, 1984).

Comúnmente se clasifica a los herbívoros en especies «cripticas» y «aposemáticas», para referirse a sus estrategias defensivas. Las especies «cripticas» basan su estrategia principalmente en el camuflaje con el entorno; las especies «aposemáticas» aprovechan sustancias tóxicas de los hospederos o sintetizan toxinas «de novo» para hacerse desagradables a los depredadores (Blest, 1963). Muchos trabajos tratan acerca de la defensa química de las mariposas; varios autores (Brower & Brower, 1964; Platt et al. 1971, citados por Brower, 1984;) mencionan la baja aceptabilidad o el rechazo de varias aves hacia *Battus philenor* Linnaeus, 1771, *Parides anchises* Linnaeus, 1758 y *P. neophilus* Geyer, 1837 y mencionan hallazgos hasta de más de 100 µg de ácido aristolóquico I y sus derivados en *B. philenor* y *B. polydamas* Linnaeus, 1758.

La manera como las mariposas utilizan los compuestos secundarios para su defensa puede explicarse mediante tres síndromes químicos (combinaciones de adaptaciones), los cuales son explicados en tres niveles evolutivos por Brown et al. (1991): en el primero, las orugas obtienen las sustancias químicas defensivas a partir de la planta hospedera y éstas pasan al adulto (Síndrome A); en el segundo, los adultos almacenan los compuestos defensivos del néctar de las plantas donde liban y estos son transferidos a huevos y orugas a través de la hembra (Síndrome B); en el tercero, hay biosíntesis «de novo» de sustancias defensivas en todos los estados de la mariposa (Síndrome C).

En el Viejo Mundo se conocen relaciones específicas en las siguientes especies: *Aristolochia debilis* con *Byasa (Parides) alcinous* (Klug.) (Feeny et al., 1983); *A. indica* y *A. krisagathra* con *Pachliopta hector* (Linnaeus, 1758) (Sivarajan & Pradepp, 1989); *A. tagala* Chamisso y *A. schlechteri* Laut. con *Ornithoptera alexandrae* (Straatman, 1971, citado por Parsons, 1984); *A. clematitidis* y *A. rotunda* con *Pachliopta aristolochiae* (Fabricius) (Brower, 1984); *A. clematitidis* con *Zerynthia polyxena* (Brower, 1984). Debido a su valor como mariposa exótica, es bien conocida la relación entre *Ornithoptera alexandrae*, un papiliónido «Ala de Ave» de la tribu Troidini, endémico de Nueva

Guinea, con su planta hospedante *Aristolochia schlechteri*. Straatman (1971) encontró diferencias en la tasa de desarrollo de *O. alexandrae* al ser mantenidas sobre dos especies de *Aristolochia* (*A. schlechteri* y *A. tagala*).

Los registros conocidos de interacciones existentes en el Nuevo Mundo se reúnen en la Tabla 1. Trabajos al respecto son los de Young (1971, 1972, 1979); Cook *et al.* (1971) analizaron la demografía de *Parides anchises* y *P. neophilus* y Scribber & Feeny (1979) estudian la eficiencia del consumo de alimento en orugas de *B. polydamas*; por su parte, Rausher (1979, 1980, 1981a, b, 1983), Rausher & Feeny (1980) y Papaj & Rausher (1983) analizaron la localización de la planta hospedera por parte de *Battus philenor*.

El conocimiento de estas relaciones ha permitido comparar aspectos filogenéticos entre Papilionoideae (Brooks & McLennan, 1991). En los estudios filogenéticos de la subfamilia Papilioninae, Miller (1987a, b), plantea tres cladogramas para géneros y subgéneros de la tribu Troidini; además, sugiere que los patrones de asociación de Papiliónidos y sus hospederos han surgido de una colonización repetida hacia plantas de un reducido número de familias con similitudes químicas.

Aunque para Ehrlich y Raven (1964) la familia Papilionidae y sus plantas hospederas son uno de los mejores ejemplos de coevolución, el cambio conceptual de este término y trabajos posteriores permiten afirmar que esta relación ha surgido por colonización hacia grupos de plantas previamente diversificadas; esto coincide con el término «transferencia evolutiva del huésped» (Mitter & Brooks, 1983) o «evolución secuencial» (cf. Futuyma, 1983); Brown *et al.*, (1991) ubican este caso dentro del «Síndrome A», la relación más primitiva de mariposas aposemáticas con sus plantas hospederas, debido a que la oruga «secuestra» defensas químicas a partir del consumo de toxinas vegetales, defensas que perduran en el adulto; Brown *et al.* (l.c.) proponen una secuencia coevolutiva de adaptaciones recíprocas entre Papiliónidos y *Aristolochia* (Fig. 1), colocándolo como un caso «clásico» de coevolución en el sentido de lo propuesto por Ehrlich y Raven (1964).

Tabla 1.
RELACIONES TROIDINI-ARISTOLOCHIA CONOCIDAS EN AMÉRICA

Huésped	Hospedero	Referencia
<i>P. agavus</i>	<i>A. arcuata</i> <i>A. gigantea</i> <i>A. littoralis</i> (= <i>A. elegans</i>) <i>A. melastoma</i> <i>A. triangularis</i>	Brown et al., 1981
<i>P. anchises nephalion</i>	<i>A. arcuata</i> <i>A. brasiliensis</i> <i>A. gigantea</i> <i>A. littoralis</i> (= <i>A. elegans</i>) <i>A. melastoma</i> <i>A. triangularis</i>	Brown et al., 1981
<i>P. ascanius</i>	<i>A. macroura</i> (= <i>A. trilobata</i>) <i>A. rumicifolia</i> (= <i>A. rugosa</i>)	D Almeida, 1966; Otero et al., 1984
<i>P. bunichus</i>	<i>A. arcuata</i> <i>A. brasiliensis</i> <i>A. gigantea</i> <i>A. littoralis</i> (= <i>A. elegans</i>) <i>A. melastoma</i> <i>A. triangularis</i>	Brown et al., 1981
<i>P. childrenae</i>	<i>A. tonduzii</i>	De Vries, 1987
<i>P. lycimenes</i>	<i>A. pilosa</i>	De Vries, 1987
<i>P. montezuma</i>	<i>A. micranta</i> <i>A. orbicularis</i>	Rausher, 1979a

Tabla 1. Continuación

Huésped	Hospedero	Referencia
<i>P. proneus</i>	<i>A. arcuata</i> <i>A. littoralis</i> (= <i>A. elegans</i>) <i>A. melastoma</i> <i>A. triangularis</i>	Brown et al., 1981
<i>B. archidamas</i>	<i>A. chilensis</i>	Urzúa, 1985 (citado por Racheli & Pariset, 1992)
<i>B. belus</i>	<i>A. acutifolia</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. crassus</i>	<i>A. leuconeura</i>	Otero et al., 1984 De Vries, 1987.
<i>B. eracon</i>	<i>A. tentaculata</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. ingenuus</i>	<i>A. grandiflora</i> ? <i>A. sprucei</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. laodamas</i>	<i>A. tentaculata</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. lycidas</i>	<i>A. hubertiana</i> (= <i>A. acutifolia</i>)	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. philenor</i>	<i>A. californica</i> <i>A. micranta</i> <i>A. orbicularis</i> <i>A. reticulata</i> <i>A. serpentaria</i>	Rausher, 1979 a,b; Brower, 1984.
<i>B. polydamas</i>	<i>A. arcuata</i> <i>A. brasiliensis</i> <i>A. elegans</i> <i>A. gigantea</i> <i>A. leuconeura</i>	Comstock et al., 1935 D Almeida, 1966; Young, 1971, 1972, 1979; Rausher, 1979a;

Tabla 1. Continuación

	<i>A. littoralis</i> (= <i>A. elegans</i>) <i>A. melastoma</i> <i>A. orbicularis</i> <i>A. pentandra</i> <i>A. rumicifolia</i> (= <i>A. rugosa</i>) <i>A. triangularis</i> <i>A. trilobata</i>	Scriber & Feeny, 1979; Otero et al., 1984; Brown et al., 1981; Racheli & Pariset, 1992
<i>B. polystictus</i>	<i>A. brasiliensis</i> <i>A. fimbriata</i> <i>A. triangularis</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. streckerianus</i>	<i>A. deltoidea</i>	Racheli & Pariset, 1992
<i>B. zetides</i>	<i>A. bilabiata</i> <i>A. montana</i>	Racheli & Pariset, 1992

H, observaciones de oviposición en el hospedero; O, observaciones de orugas alimentándose del hospedero.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en dos zonas, una en el valle medio del Magdalena, y la otra en la parte occidental de los Llanos Orientales; se escogieron trece sitios de estudio en total, ubicados en terrenos aledaños a los municipios de La Dorada y La Victoria (Caldas), Mariquita (Tolima), Tauramena (Casanare) y Restrepo, Villavicencio, Puerto López, Granada y Fuente de Oro (Meta) (Figura 2). Los sitios fueron seleccionados por presentar cuatro o más individuos en buen estado de desarrollo de por lo menos una especie de *Aristolochia*. El comportamiento de la precipitación, y la temperatura de las zonas de estudio, se obtuvo de los datos de las estaciones climáticas de los aeropuertos de Palanquero (Boyacá) y Mariquita (Tolima) para la zona del Magdalena medio, y del aeropuerto de Villavicencio y la inspección de policía de Pachaquiario (Meta) para los Llanos. Los sitios 1 a 5 presentan régimen de

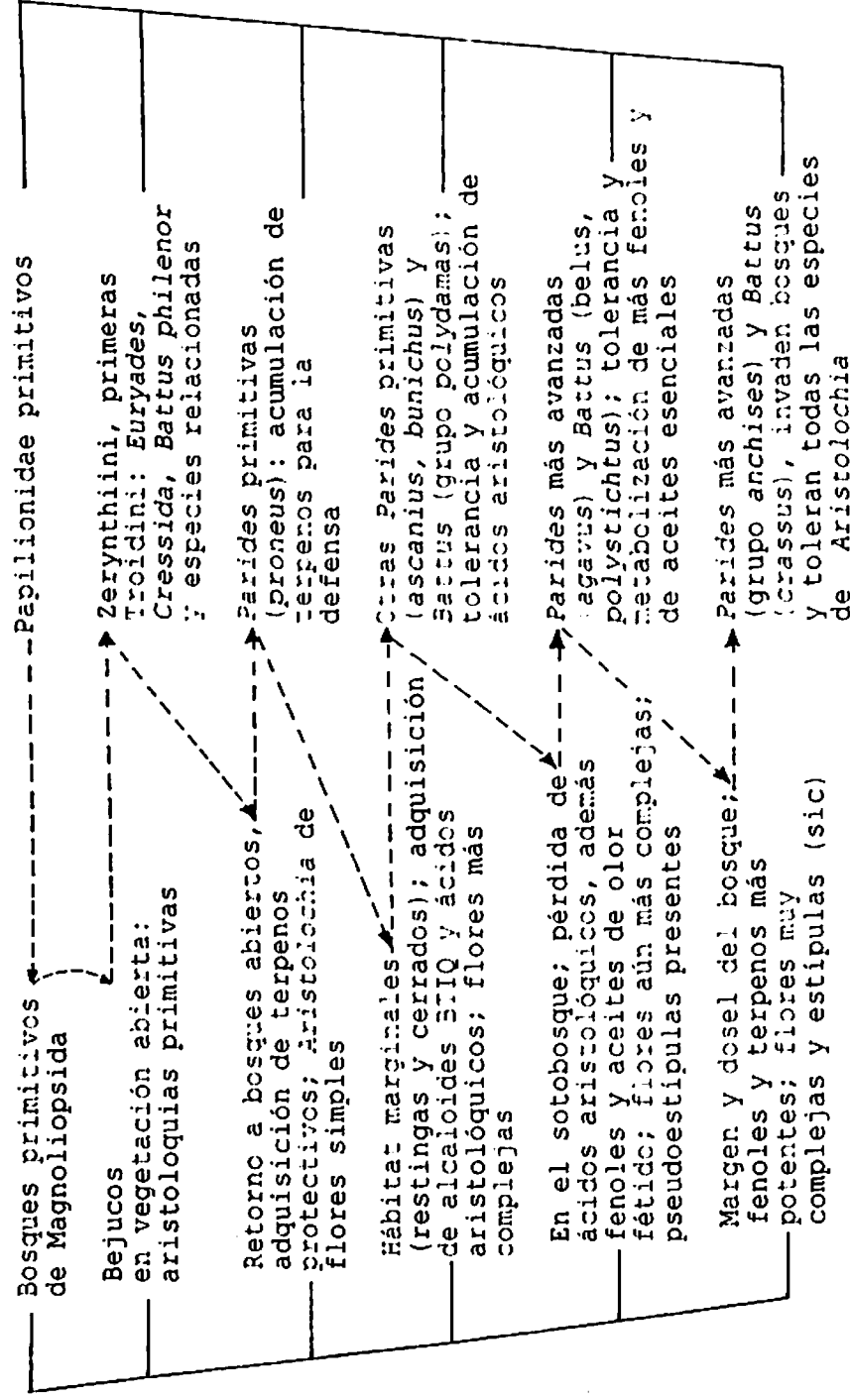


FIGURA 13.1. Niveles coevolutivos (serie de adaptaciones provocadas mutuamente) propuestos para Troidini/Aristolochia (tomado de Brown et al., 1991)

lluvia bimodal, con abril y octubre como los meses más lluviosos (250-400 mm) y enero y julio como los de menor precipitación (50-150 mm); las temperaturas medias máximas están entre 27° y 29° C; los periodos secos van de diciembre a marzo y de junio a septiembre. Los sitios 6 a 13 presentan un régimen de lluvias con tendencia monomodal, con máximos de precipitación en los meses de mayo-junio y octubre y mínimo en enero; la temperatura media es de 27° C; hay un periodo seco marcado que va de diciembre a marzo y un periodo húmedo de abril a octubre.

En cuanto a la vegetación, los sitios 1, 2 y 3, aledaños al río Guarinó, presentan bosques ribereños con algunas especies arbustivas y herbáceas, varias importantes como fuentes de néctar para mariposas adultas; se observaron bejucos y lianas que mostraban similitudes foliares con las aristoloquias estudiadas. En el sitio 6 predominan sabanas no inundables, con bosques achaparrados y bosques ribereños en las cuencas de los ríos Caja y Cusiana; los sitios 8 a 13 son bosques de galería con escasas plantas trepadoras. Como parte del trabajo se realizó un levantamiento de la vegetación de la mayoría de los sitios de estudio; éste se puede consultar en Fagua & Ruiz (1993).

MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

Se realizó una visita mensual a cada uno de los sitios de muestreo entre enero y septiembre de 1992, excepto al sitio 6, el cual se visitó sólo una vez. Se buscaron estados inmaduros de lepidópteros en los individuos o vástagos de *Aristolochia* y en la vegetación aledaña, en un círculo de 5 m de radio alrededor de la planta. Las posturas y orugas colectadas fueron depositadas, junto con la parte de la planta sobre la que se encontraron, en vasos plásticos cubiertos con película de papel-vinilo; los extremos seccionados de la planta fueron cubiertos con algodón humedecido para retardar su deshidra-

tación. De los inmaduros colectados se anotaron ubicación, número de individuos, estado de desarrollo y coloración, además de la especie hospedera y algunas de sus características. Para ubicación se definió: posición apical como la mitad distal del vástago; y posición basal, como la mitad proximal del vástago, incluida la base de la planta. también se capturaron algunos ejemplares adultos en la fase de reconocimiento para establecer una lista preliminar de las especies presentes en los sitios de estudio.

Durante cada salida se coleccionó material fresco de las diferentes especies de *Aristolochia* encontradas con el propósito de mantener en el laboratorio una buena cantidad de alimento para las orugas. Este material fue mantenido en refrigerador, aunque se procuró emplear, en la medida de lo posible, material fresco obtenido de plantas cultivadas en invernadero; para tal fin, plántulas y vástagos coleccionados en campo se colocaron sobre papel humedecido y se transportaron en bolsas plásticas para su siembra en invernadero.

TRABAJO DE LABORATORIO

El trabajo de laboratorio consistió fundamentalmente en establecer la duración del período de desarrollo de huevos y orugas hasta adulto, para obtener la información taxonómica necesaria. El material vivo fue colocado dentro de vasos plásticos translúcidos, cubiertos con papel vinilo, y mantenidos en cámara de cría a temperatura promedio de 26° C y humedad relativa del 75 %. Los inmaduros fueron revisados diariamente, anotando tiempo de eclosión y número de orugas obtenidas, presencia de parásitos, cambios de estadio y los patrones de coloración de cada muda. También se registraron color, forma y medidas de las crisálidas. Todo el material obtenido ingresó a la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales-MHN, Universidad Nacional de Colombia.

La taxonomía y la distribución geográfica de las especies de *Aristolochia*, utilizadas en la parte de discusión, se basó en el trabajo de González (1990, 1991). Las especies incluidas en

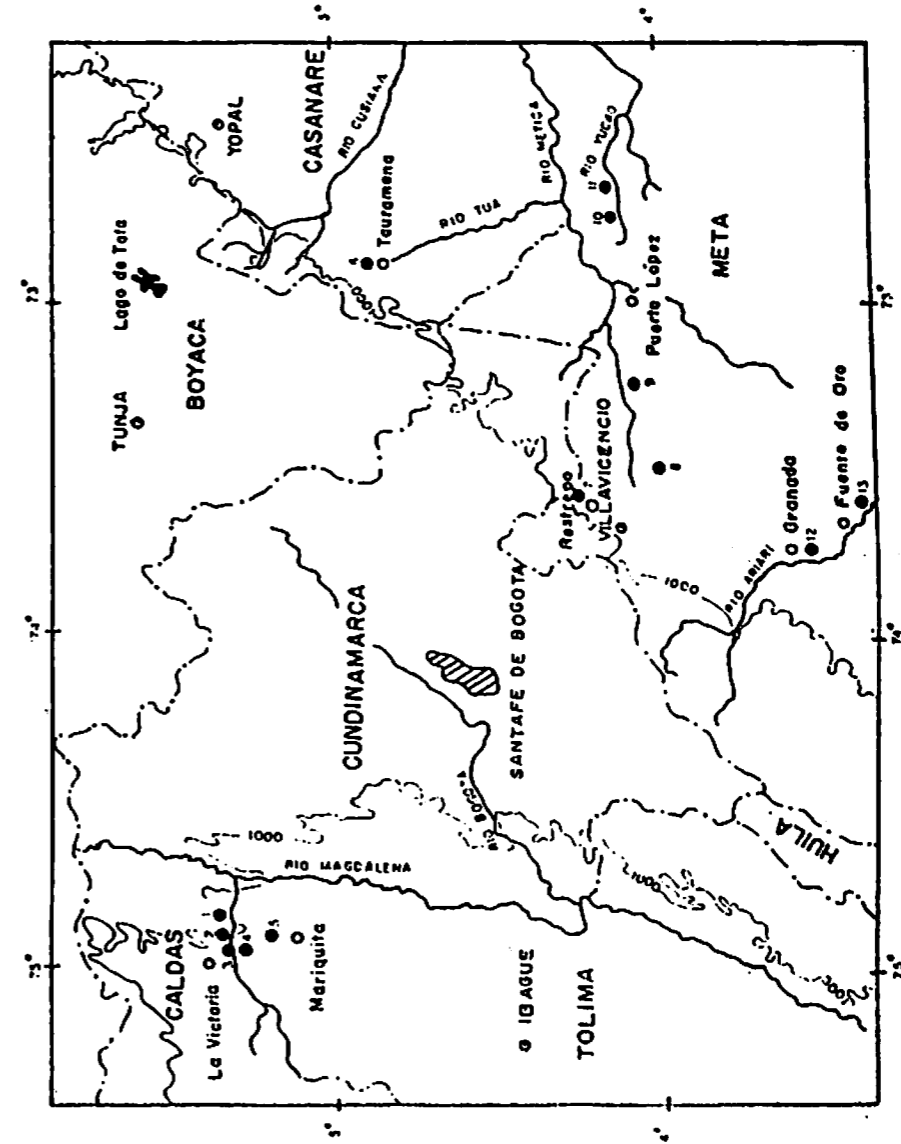


FIGURA 13.2. Mapa de los sitios de estudio.

1, 2, 3, sitios aledaños al Valle del río Guarín. 4, 5, Río Medina - Mariquita. 6, Tauramena. 7, Restrepo. 8, 9, Villavencio. 10, 11, Pto. López. 12, Granada - 13, Fuente de Oro.

este trabajo pertenecen a tres grupos infragenéricos diferentes: *A. acutifolia* Duchartre y *A. maxima* Jacq., a la Serie Thyrsicae; las demás pertenecen a la serie Hexandrae, con *A. morae* González, *A. odoratissima* L., *A. pilosa* H.B.K. y *A. ringens* Vahl dentro de la subserie Hexandrae, y *A. cordiflora* Mutis ex H.B.K. y *A. leuconeura* Linden, dentro de la subserie Anthocaulicae (González 1990, 1991). Se estudió también el tipo de indumento para cada especie de *Aristolochia*, además del peso específico (SLW), succulencia (SUC) y porcentaje de esclerofilia, como valores indicativos de la consistencia foliar. Para ésto se tomaron 30 hojas en diferente estado de desarrollo de cada especie, a las cuales se les midió el área foliar y se pesaron en fresco y en seco para posteriormente aplicar las fórmulas propuestas por Veneklaas (1985):

$$\text{SLW} = \text{Peso seco promedio por hoja (g)} / \text{área promedio (dm}^2\text{)}$$

$$\text{SUC} = \text{P fresco} - \text{P seco (g)} / \text{área foliar (dm}^2\text{)}$$

$$\text{Esclerofilia} = (\text{SLW} / \text{SLW} + \text{SUC}) \times 100 \%$$

También se realizó un estudio comparativo entre la forma y el tamaño foliar de cada *Aristolochia*, el hábitat de la planta y el número de huevos de las diferentes especies huéspedes encontradas, a fin de detectar relaciones entre estos factores.

La determinación de los papilionidos adultos y su distribución geográfica se basó en Rotschild & Jordan (1906), Seitz (1924), D'abrera (1981), Otero & Brown (1986), De Vries (1987) y Racheli & Pariset (1992). También se consultaron las siguientes colecciones: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, ICN; Museo, Universidad Javeriana, MUJ; Colección «Francisco Luis Gallego», Universidad Nacional, seccional Medellín, CFLG; y Colección de Entomología, Universidad de Antioquia, CUA.

Debido al bajo número de individuos y huéspedes que presentaron varias especies de *Aristolochia* en campo, no fue posible realizar un análisis estadístico para la mayoría de los

datos obtenidos. Se realizó entonces un análisis descriptivo para los registros de oviposición y herbivoría en campo, y sólo se comparó el número de huevos por postura de *Battus polydamas*, según posición en el vástago, mediante una prueba-t.

RESULTADOS

Características de los estados inmaduros de los lepidópteros estudiados.

Las hembras de *Battus* depositan generalmente varios huevos por postura (Fig. 3a); las orugas son generalmente gregarias y de coloración variable. En *Battus polydamas* se encontró polimorfismo en las orugas, incluso en aquellas procedentes de una misma postura; todas tienen una misma coloración hasta el tercer estadio (cuerpo marrón con quetas de los segmentos 7°, 11° y 12° amarillas); luego se expresa el patrón definitivo, que puede ser: cuerpo y quetas marrón claro, cuerpo marrón claro y quetas más oscuras, cuerpo marrón oscuro y quetas rojas o cuerpo marrón oscuro y quetas amarillas (Fig. 4a, b); se encontraron orugas con diferentes coloraciones en un mismo sitio de estudio. Las crisálidas de *Battus* son generalmente de color verde claro y se distinguen fácilmente por tener un proceso torácico elongado; se presentaron tres individuos marrones.

Las hembras de *Parides* generalmente colocan un solo huevo por postura (Fig. 3b); estos son verdes en las especies del grupo *Aeneas* y rojos en las del grupo *Lysander* (grupos propuestos por Rothschild & Jordan, 1906). Las orugas son siempre solitarias y de coloración oscura, por lo general con manchas amarillas en los costados de los segmentos 6°, 7°, 8° y 10°; y las quetas dorsales del 7° y 10° segmentos (Fig. 5). Las crisálidas son también verde claro y el proceso torácico no es tan elongado.



FIGURA 13.3. Posturas de Troidini; A, postura de *Battus*



FIGURA 13.3. B, postura de *Parides* grupo *Aeneas*.



FIGURA 4. Orugas de *Battus polydamas*; a, patrón con quetas amarillas; b, patrón con quetas rojas.



FIGURA 13.5. Oruga de *Parides* sp. en *Aristolochia maxima*.

Tabla 2.
ESPECIES DE ARISTOLOCHIA ENCONTRADAS EN LOS SITIOS DE ESTUDIO

S\sp	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu
1		XX			XXX			X
2		XXX			X			
3					XXX		X	XX
4					X			
5							X	
6			XXX					
7					X	XXX		
8						X		
9	X							
10	X							
11	XX		XXX		X			
12				XX	X			
13				XXX	X			

El grado de abundancia se denota así: XXX, abundante; XX, ocasional; X, escasa. acu: *Aristolochia acutifolia*; max: *A. maxima*; mor: *A. morae*; odo: *A. odoratissima*; pil: *A. pilosa*; rin: *A. ringens*; cor: *A. cordifolia*; leu: *A. leuconeura*. S, sitio de estudio (ver fig. 2).

OBSERVACIONES DE CAMPO

Se encontró más de una especie de *Aristolochia* en la mayoría de los sitios de estudio. La más frecuente fue *Aristolochia pilosa*, seguida de *A. acutifolia* y *A. ringens*; las demás se encontraron sólo en dos sitios (Tabla 2). En cuanto a hábitats encontramos que *A. cordiflora* y *A. leuconeura* se encuentran predominantemente hacia el interior del bosque, *A. acutifolia*, *A. odoratissima* y *A. maxima* predominan en bordes de bosque, y *A. morae*, *A. pilosa* y *A. ringens* ocurren más en espacios abiertos.

Se detectaron inmaduros de dos especies de *Battus* y cuatro subespecies y seis especies de *Parides* (*Parides anchises*

Tabla 3.
ESPECIES HUÉSPED DE ARISTOLOCHIA SPP. RECONOCIDAS DURANTE EL TRABAJO.

	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu
<i>Battus crassus</i>		6						
<i>B. polydamas</i>	9,10 11	1,2 11	13	1,2, 3,7, 11,13	7,8	5	1,3	
<i>P. anchises orbygnianus</i>		6						
<i>P. a. alyattes</i>		2						
<i>P. a. drucei</i>		1						
<i>P. a. theios</i>		2						
<i>P. erithalion</i>		2						
<i>P. iphidamas</i>		2						
<i>P. lysander</i>				12,13				
<i>P. lycimenes</i>		1,2						
<i>P. neophilus</i>	11							13

Acu, *Aristolochia acutifolia*; cor, *A. cordiflora*; leu, *A. leuconeura*; max, *A. maxima*; mor, *A. morae*; odo, *A. odoratissima*; pil, *A. pilosa*; rin, *A. ringens*; (estas abreviaturas serán empleadas durante todo el trabajo); 1-13 corresponden a los sitios de estudio (ver figura 2).

orbignianus Lucas, 1852; *P. a. alyattes* Felder, 1861; *P. a. drucei* Butler, 1874; *P. a. thelios* Gray, 1852; *P. erithalion* Boisduval, 1836; *P. iphidamas* Fabricius, 1793; *P. lysander* Cramer, 1775; *P. lycimenes* Boisduval, 1870 y *P. neophilus* Geyer, 1837)(Tabla 3). Los adultos de *Battus crassus* Cramer, 1777 y *B. polydamas* se observaron volando predominantemente en espacios abiertos, mientras que los de *Parides* spp. se encontraron hacia el interior del bosque.

OVIPOSICIÓN

La mayoría de los huevos de *Battus polydamas* fueron encontrados sobre *A. pilosa*, aunque es muy probable que esto se deba a que la especie se encuentra en la mayoría de los sitios de estudio y fue generalmente abundante (Tablas 2, 4). Cuando *A. pilosa* y *A. maxima* compartieron un sitio, el mayor número de huevos correspondió al hospedero más abundante (Tablas 2, 4); no se encontraron, o fueron muy pocos los registros en especies escasas cuando en el sitio de estudio estaban otras más abundantes. La excepción fueron *A. ringens* y *A. morae* que, pese a ser las más abundantes en algunos sitios, presentaron bajo número de registros (Tablas 2, 4), lo cual puede ser evidencia de una preferencia baja por esta planta como hospedero.

Al analizar el número total de huevos y posturas de *Battus polydamas* se observó una mayor cantidad de huevos en la parte apical de la planta (Figs. 6, 7; Tabla 5). El número de registros fue mayor en el tallo cuando los huevos se encontraron en la mitad apical del vástago; mientras que en la mitad basal el sitio de oviposición predominante fue el peciolo. *A. pilosa* fue el único hospedero en donde se encontraron huevos en todas las partes del vástago (Tabla 5).

El número de huevos por postura de *Battus polydamas* no presenta diferencias significativas de acuerdo a la ubicación basal o apical en el vástago ($p=0.148>0.05$; $n1:53$; $n2:22$); en cuanto al número de huevos por postura, se encontró que la mayoría presentan cuatro ó cinco huevos (mínimo 1, máximo 15), mostrando una distribución de tipo normal (Fig. 8).

Tabla 4.
NÚMERO DE HUEVOS DE *BATTUS POLYDAMAS* SEGÚN EL HOSPEDERO EN EL SITIO DE MUESTREO.

Sitio	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu	Total
1		12			35				47
2		75			30				105
3					37				37
4					34				34
5						19	8		27
6									
7									
8									
9	17								17
10	25								25
11	57		19						76
12									
13				46					46
Total	99	87	19	46	136	19	8		414

Tabla 5.
NÚMERO DE HUEVOS DE *BATTUS POLYDAMAS* SEGÚN LA POSICIÓN EN EL VÁSTAGO Y LA UBICACIÓN EN LA PLANTA

	Tallo		Peciolo		Haz		Envés		Flor		Total
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
acu	60	3	16	15	4		1				99
max	26	9	33	5				14			87
mor		9	4	6							19
odo	33	3	8	2							46
pil	53	7	10	18	10	5	14		14	5	136
rin	6		5					8			19
cor				8							8
leu											
Total	178	31	76	54	14	5	15	22	14	5	414

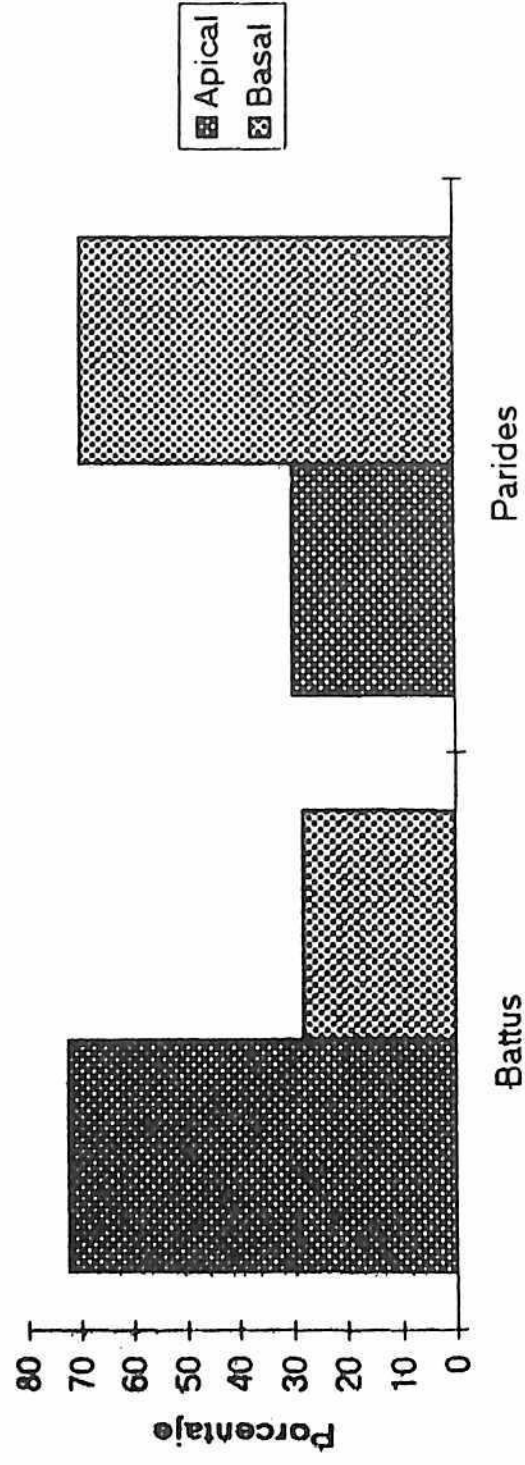


FIGURA 13.6. Porcentaje del número de huevos según la posición en el vástago.

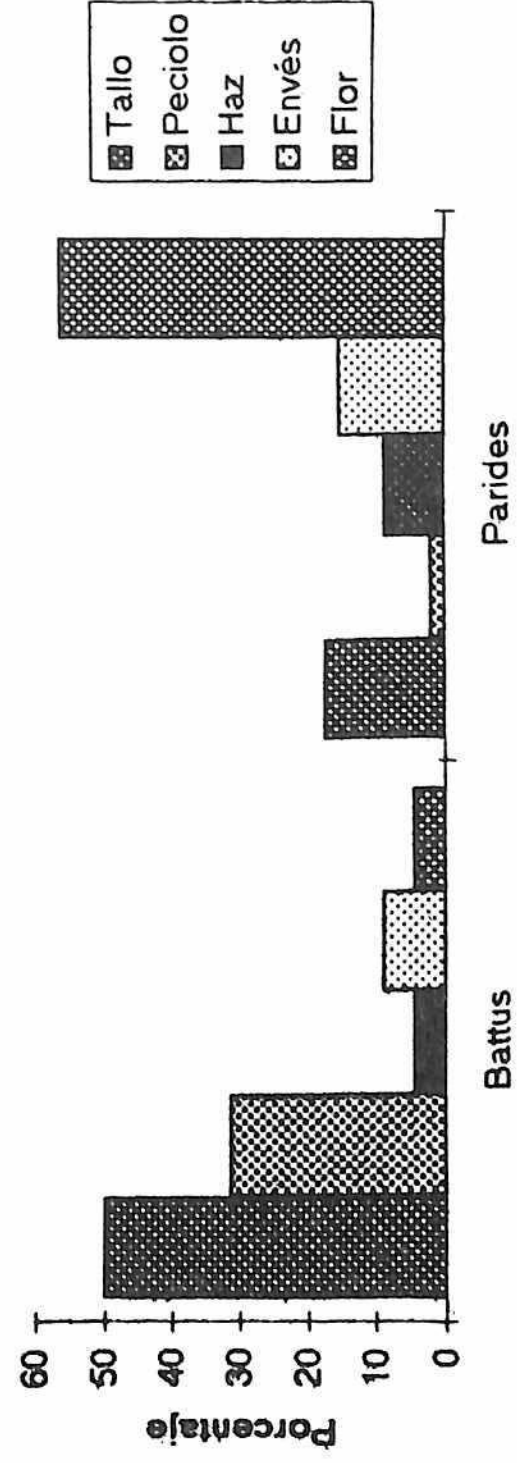


FIGURA 13.7. Porcentaje del número de huevos según la ubicación en la planta.

En las especies de *Parides* el número de huevos por hospedero en cada sitio de estudio muestra preferencia por alguna de las especies de *Aristolochia* presentes (Tabla 6). No obstante, este resultado es bastante relativo debido a que los huevos pueden pertenecer a cualquier especie de *Parides* y su número fue muy bajo. Cuando las posturas estaban en tallos, la ubicación fue proporcionalmente igual en las partes basal y apical, y generalmente hay un solo huevo colocado en cada vástago; cuando se encontraron en hojas la ubicación fue predominantemente basal (Figuras 6, 7; Tabla 7). Se detectaron numerosos huevos en los ejes relativamente cortos de inflorescencias caulinares de *Aristolochia maxima* (Tabla 7; Fig. 9). Debido a este último fenómeno, el número total de huevos de *Parides* spp. muestra mayor número de posturas en la parte basal de la planta con relación a la apical, al igual que mayor proporción de huevos puestos sobre flores (Fig. 7).

Es destacable el gran número de huevos de *Parides* spp. encontrados en inflorescencias caulinares de *Aristolochia maxima* (Figs. 7, 9); estas estructuras están constituidas por tejidos de baja esclerofilia y alta succulencia. Las inflorescencias pueden ser un recurso fácilmente asimilable para orugas, especialmente en primeros estadios. No obstante, al excluir las posturas en flores, sigue predominando la ubicación basal (Tabla 7).

Las posturas de especies de *Parides* grupo *Aeneas* son inconspicuas y están colocadas cerca a alguna de las yemas axilares de los hospederos (Figs. 3b, 9). Por el contrario, en *Battus polydamas* y *Parides* grupo *Lysander*, los huevos son conspicuos, y su ubicación hace resaltar la presencia de estas posturas (Fig 3a); es de anotar que en ningún caso se encontró más de una postura por vástago en estas especies. En las especies del grupo *Lysander* fue común (cinco de nueve registros) encontrar huevos en plantas no hospederas aledañas a los vástagos de *Aristolochia*.

La comparación de la forma y tamaño foliar de cada *Aristolochia* con el número de huevos de las diferentes especies huésped muestra mayor número de huevos en hospederos con

hojas que tienden a ser alargadas (*A. pilosa*, *A. odoratissima*, *A. acutifolia* y *A. maxima*; Tabla 8). En los sitios de estudio generalmente se presentaron dos o tres especies de *Aristolochia* (Tabla 2) con formas foliares diferentes y en distintos tipos de hábitat (Tabla 8); estos factores, junto con las características ambientales y de la vegetación asociada, pueden estar determinando el reconocimiento y preferencias de oviposición de una especie en una localidad.

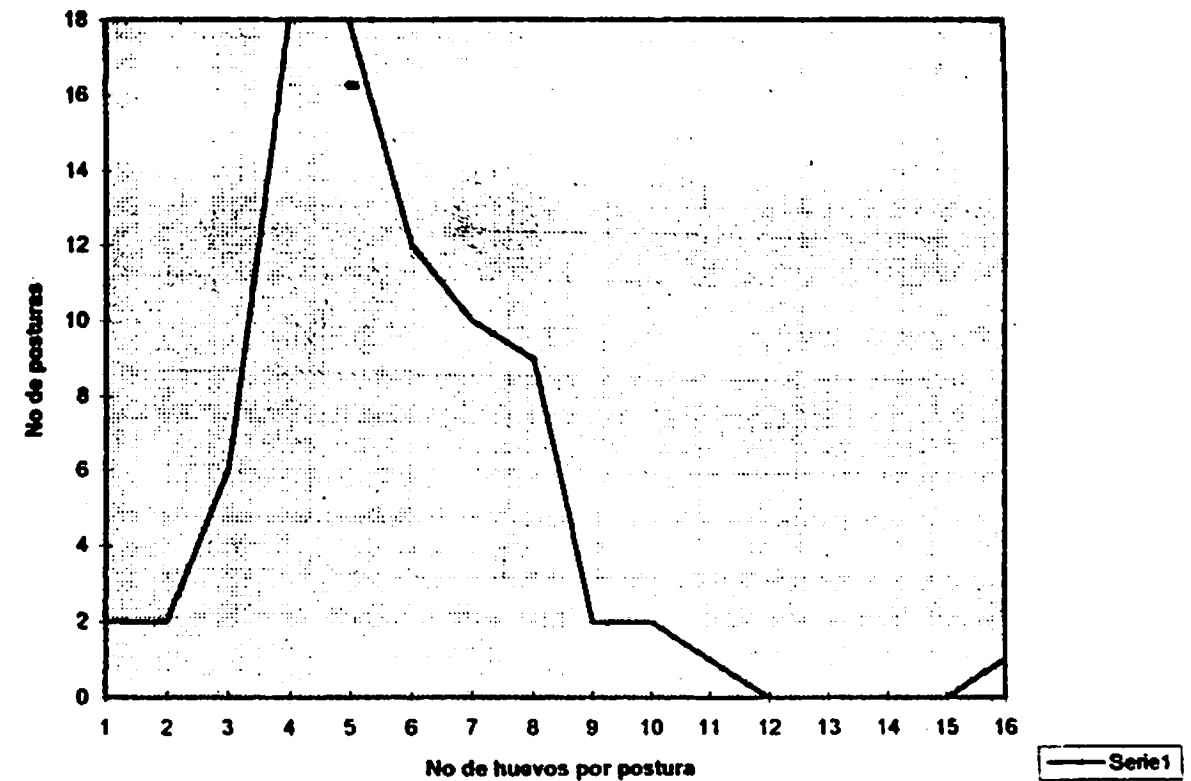


FIGURA 13.8. Número de posturas según número de huevos en *Battus polydamas*.

Tabla 6.
NÚMERO DE HUEVOS DE PARIDES SPP. SEGÚN EL HOSPEDERO EN EL SITIO DE MUESTREO.

Sitio	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu	Total
1									
2		38			1				39
4				1				1	2
5					2				2
6			1						1
7									
8									
9									
10									
11	1		2						3
12									
13									
Total	1	38	3		4				46

Acu, *Aristolochia acutifolia*; cor, *A. cordiflora*; leu, *A. leuconeura*; max, *A. maxima*; mor, *A. morae*; odo, *A. odoratissima*; pil, *A. pilosa*; rin, *A. ringens*.

Tabla 7.
NÚMERO DE HUEVOS DE PARIDES SPP. SEGÚN LA POSICIÓN EN EL VÁSTAGO Y LA UBICACIÓN EN LA PLANTA.

Total	Tallo		Peciolo		Haz		Envés		Flor	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
acu						1				1
max	1	4		1	1	2		4	25	38
mor	1						1	1		3
odo										
pil	2							1	1	4
rin										
cor										
leu										
Total	4	4		1	1	3	1	6	26	46

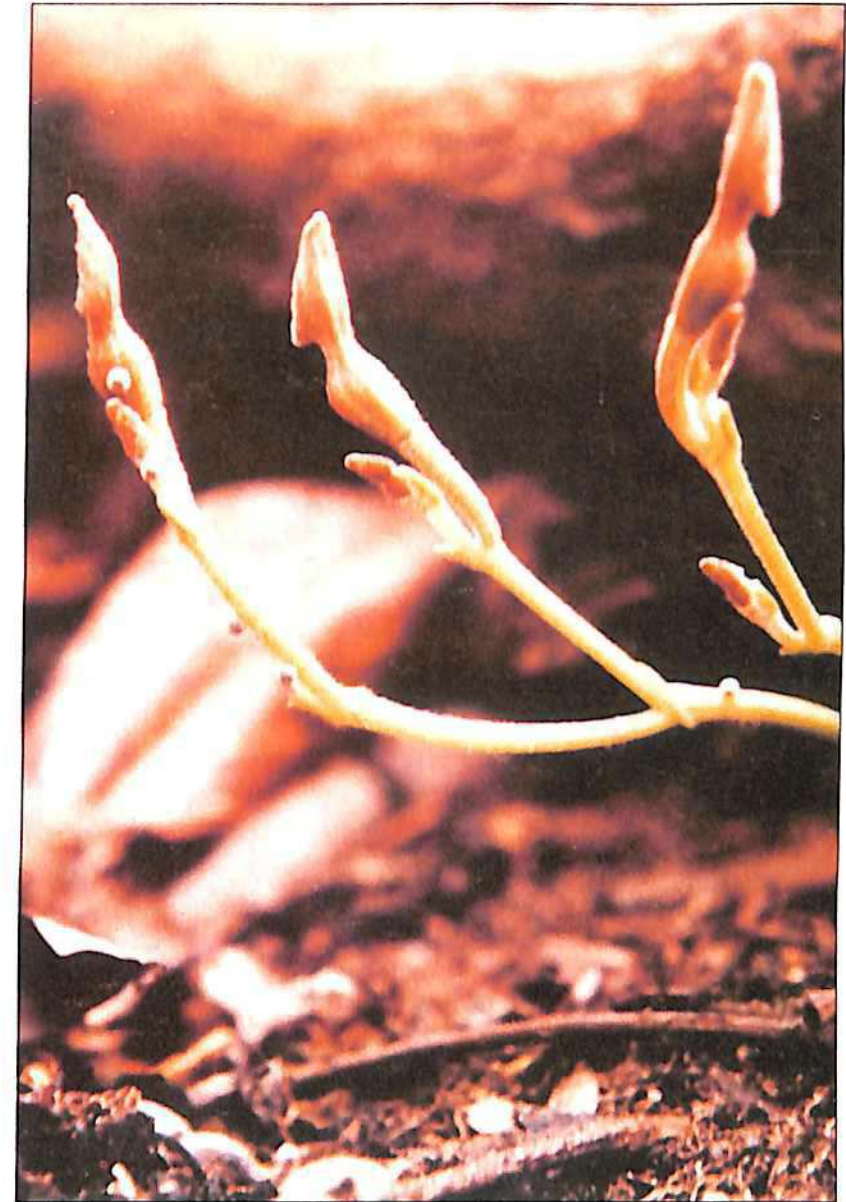


FIGURA 13.9. Postura de *Parides* sp. en primordios florales y ejes de inflorescencias caulinares de *Aristolochia maxima*.

Tabla 8.
NÚMERO DE HUEVOS COLECTADOS DE LAS ESPECIES HUÉSPED CON RELACIÓN A LA FORMA
FOLIAR DE ARISTOLOCHIA SPP.

	MAX	ACU	OCO	PIL	MOR	RIN	LEU	COR
FORMA								
L/a (cm)	15/7	9/5	9/6	14/9	10/7	10/12	16/14	16/14
HÁBITAT	●	◐	⊖	⊖	⊖	⊖	●	●
B/B	87	99	46	117	19	19	9	6
B/E	0	0	0	19	1	0	0	0
P/B	0	1	0	9	9	0	0	0
P/E	36	0	0	1	0	0	0	0

a, ancho; l, flor; h, hoja; B, *Battus polydamas*; M, *Mapeta xanthomela*, P, *Parides* spp.; ●, bosque; ⊖, borde de bosque; ◐, zona intervenida. acu, *Aristolochia acutifolia*; cor, *A. cordiflora*; leu, *A. leuconeura*; max, *A. maxima*; mor, *A. morae*; odo, *A. odoratissima*; pil, *A. pilosa*; rin, *A. ringens*.

ORUGAS

Al igual que las posturas, las orugas de *Battus polydamas* son principalmente gregarias, aunque se observaron algunos individuos solitarios en 4° y 5° estadios. El número de orugas observado es considerablemente menor que el de huevos (Tablas 4, 9), probablemente debido a migración o a mortalidad. No obstante, se mantienen algunos de los patrones observados en oviposición: mayor número de orugas en el hospedero más abundante del sitio de estudio y preferencia por *Aristolochia acutifolia*, respecto de *A. morae*. Un aspecto interesante es que el mayor número de orugas se detectó en *A. leuconeura*, un hospedero en donde no se hallaron posturas (Tablas 4, 9).

Los resultados obtenidos muestran un número mayor de orugas de *Battus polydamas* ubicadas en la parte basal del vástago, lo cual puede indicar un incremento en la capacidad de asimilación de tejido esclerófilo con el aumento del tamaño de la oruga, hecho observado posteriormente en animales criados en laboratorio (Fagua & Ruiz, en preparación). Hay una marcada preferencia de las orugas por el envés foliar (Tabla 10; Fig. 10, 11); ésto puede relacionarse con protección frente a radiación solar alta o con un comportamiento defensivo ante depredadores o parasitoides, ya que fue observado incluso dentro de bosque.

El número de orugas de *Parides* encontradas fue mayor que el de huevos (Tablas 6, 11) (es de anotar que varios de éstos pudieron pasar desapercibidos ya que son solitarios e inconspicuos; además, algunas posturas son depositadas en plantas diferentes a *Aristolochia*). Al igual que en las posturas, *Parides* spp. presenta alto número de orugas en inflorescencias caulinares de *Aristolochia maxima* (Tabla 12; Fig. 11), aunque al excluir estos datos se mantiene la preferencia por una ubicación basal. El número de orugas detectadas por el envés foliar es considerablemente mayor que cualquier otro (Tabla 12; Fig 11).

**OBSERVACIONES DE HUEVOS
Y ORUGAS EN LOS DIFERENTES HOSPEDEROS**

Al analizar la proporción total de huevos y orugas coleccionados en campo sobre cada especie de *Aristolochia*, se encontró que los lepidópteros frecuentan un número reducido de hospederos, aunque utilicen otras especies del género (Tabla 13; Fig. 12); *Battus polydamas* presenta un amplio rango de hospederos aunque prefiere *A. pilosa*, *A. maxima*, *A. acutifolia* y *A. odoratissima*; mientras que para *Parides* spp. son de mayor importancia *A. maxima* y *A. morae*. Visto desde los hospederos, la proporción de huevos y orugas de las mariposas fue diferente en cada especie. *B. polydamas* presentó un mayor porcentaje en *A. acutifolia*, *A. cordiflora*, *A. leuconeura*, *A. maxima*, *A. pilosa* y *A. ringens*; mientras que las especies de *Parides* fueron predominantes en *A. morae* e importantes en *A. cordiflora* y *A. maxima*.

**Tabla 9.
NÚMERO DE ORUGAS DE BATTUS POLYDAMAS SEGÚN EL
HOSPEDERO EN EL SITIO DE MUESTREO.**

Sitio	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu	Total
1					4			18	22
2		8							8
3									
4					5				5
5							1		1
6									
7					3	1			4
8						2			2
9									
10									
11	24		7						31
12									
13									
Total	24	8	7		12	3	1	18	73

**Tabla 10.
NÚMERO DE ORUGAS DE BATTUS POLYDAMAS SEGÚN LA
POSICIÓN EN EL VÁSTAGO Y LA UBICACIÓN EN LA PLANTA.**

	Tallo		Peciolo		Haz		Envés		Flor		Total
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
acu				15			9				24
max				3	3		1			1	8
mor						3		4			7
odo											
pil	5							7			12
rin							2		1		3
cor								1			1
leu		3					9	6			18
Total	5	3		18	3	3	21	18	1	1	73

**Tabla 11.
NÚMERO DE ORUGAS DE PARIDES SPP. SEGÚN EL
HOSPEDERO EN EL SITIO DE MUESTREO.**

Sitio	acu	max	mor	odo	pil	rin	cor	leu	Total
1									
2	20			1					21
3				2		6			8
4									
5						1		1	
6		10							10
7									
8									
9									
10									
11		14							14
12									
13			1	2				3	
Total		20	24	1	5	7			57

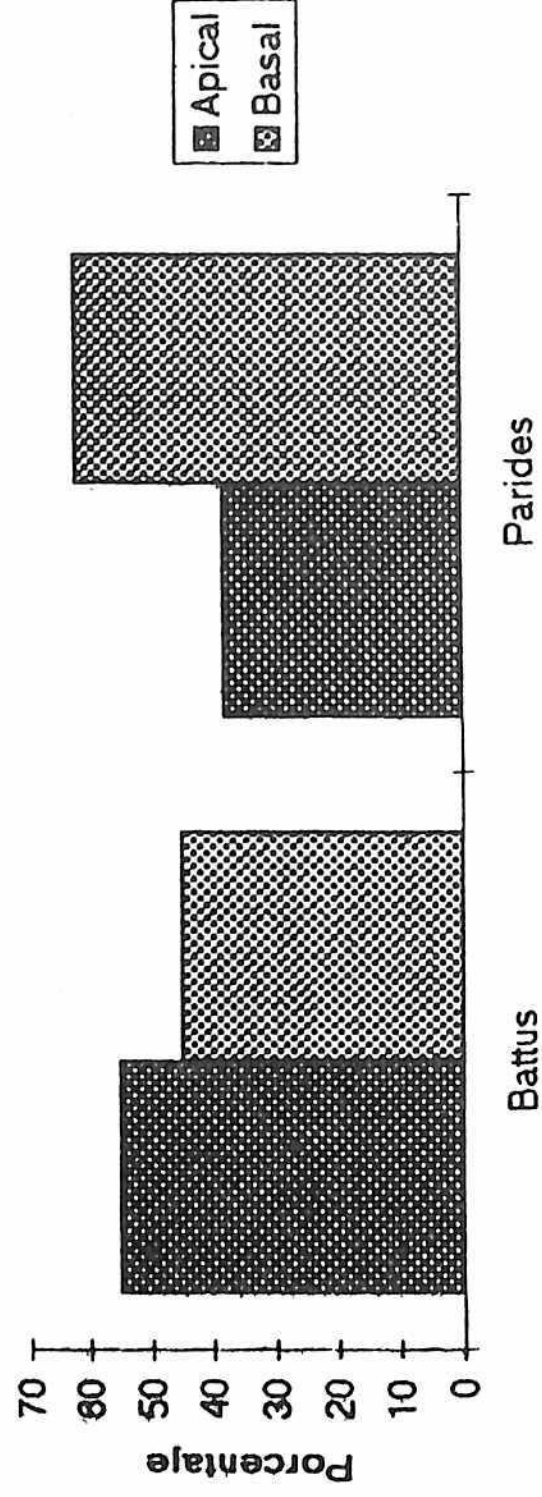


FIGURA 13.10. Porcentaje del número de orugas según la posición en el vástago.

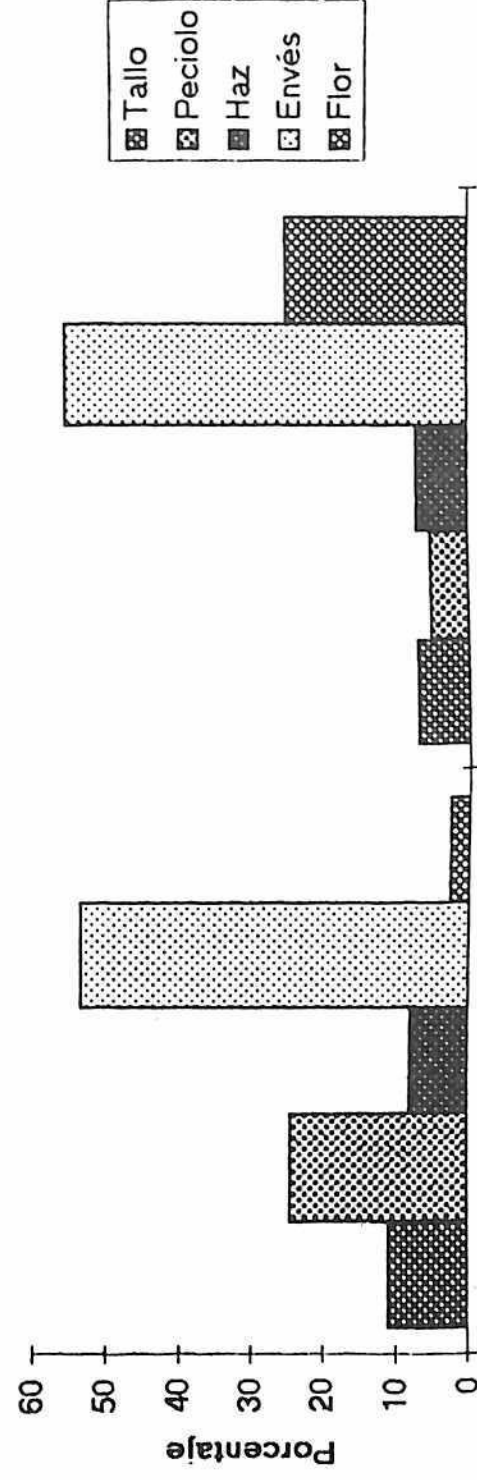


FIGURA 13.11. Porcentaje del número de orugas según la ubicación en la planta

Tabla 12.
NÚMERO DE ORUGAS DE PARIDES SPP. SEGÚN LA POSICIÓN
EN EL VÁSTAGO Y LA UBICACIÓN EN LA PLANTA.
A, POSICIÓN APICAL; B, POSICIÓN BASAL.

	Tallo		Pecio- lo		Haz		Envés		Flor		Total
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
acu											
max		2				1		4		13	20
mor		1		2	1	2	10	7		1	24
odo											
pil				1			3	1			5
rin											
cor	1						5	1			7
leu											
Total	1	3	1	2	1	3	18	13		14	56

CRECIMIENTO Y DESARROLLO

En *Battus polydamas* el tiempo medio desde la eclosión de la oruga hasta la transformación a adulto es de 42.2 días; se presenta un aumento gradual en la duración de los cinco estadios, en los cuales permanece en promedio 20.66 días; el tiempo en estado de oruga fue el menor de las especies estudiadas. El incremento en la longitud de la oruga es mayor en las mudas 1° y 3°. En crisálida dura en promedio 21.66 días. Los adultos llegaron a vivir hasta seis días bajo condiciones de laboratorio (Tabla 14).

Se logró estudiar el período de desarrollo desde la eclosión de la oruga hasta adulto de *Parides anchises*, *P. iphidamas*, *P. lysander* y *P. lycimenes*; en *P. erithalion* y *P. neophilus* no fue posible establecerlo por alta mortalidad de huevos y orugas en laboratorio. El tiempo medio desde la eclosión de la oruga hasta transformación a adulto, para las cuatro especies, está entre 53 y 67 días; las orugas presentan también cinco estadios, de duración progresivamente mayor, demorando entre 33 y 41 días para llegar a crisálida (Tabla 15); este tiempo fue mayor con respecto a *Battus polydamas*, aunque la dura-

Tabla 13.
PORCENTAJES DE UBICACIÓN EN LA PLANTA DE ESTADOS INMADUROS (POSTURAS Y ORUGAS)
DE LOS LEPIDÓPTEROS ESTUDIADOS.

	N° total	inma	tallos duros	pecio- lo	haz	envés	flor
Battus polydamas	414	53.37	73	31.21	3.32	8.25	3.8
Parides spp.	46	15	0	12.5	26	46.5	21.9

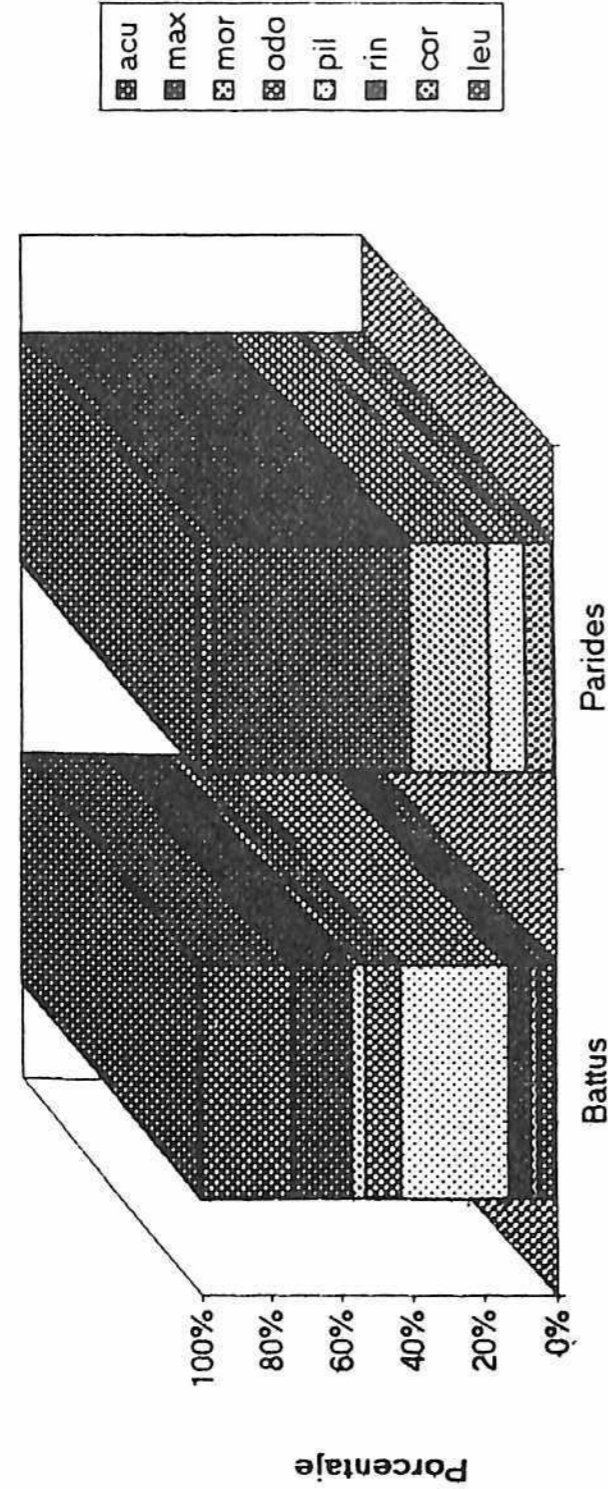


FIGURA 13.12. Porcentaje de los estados inmaduros (posturas y orugas) de las especies huéspedes de *Aristolochia* spp.

ción en crisálida fue aproximadamente igual. Los adultos llegaron a vivir hasta seis días bajo condiciones de laboratorio.

ASPECTOS ESTRUCTURALES DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS DE *ARISTOLOCHIA*

Las especies que presentaron mayor valor de succulencia fueron *Aristolochia pilosa* y *A. ringens* ($x = 2.2 \text{ g/dm}^2$), mientras que *A. acutifolia* y *A. maxima* presentaron el menor valor ($x = 1.1 \text{ g/dm}^2$); en cuanto al porcentaje de esclerofilia, éste fue mayor en *A. maxima* (45.3%), *A. cordiflora* (35.6%) y *A. acutifolia* (35%) y menor en *A. odoratissima* y *A. pilosa* (18%) (Tabla 16; Fig. 13).

Pese a que *A. maxima* presenta alto porcentaje de esclerofilia, baja succulencia e indumento densamente hirsuto-pubérulo (tablas 16, 17; Figs. 13, 14), el alto número de inmaduros de los lepidópteros estudiados (Tablas 4, 5, 6, 7) indicaría que estas características morfológicas no son un gran impedimento para el desarrollo de las orugas de *Battus*. El tipo de indumento que presenta *A. pilosa* (tricomas largos de baja resistencia mecánica; González, 1989, Fig. 14) no parece ser buen mecanismo de defensa contra *B. polydamas*.

El bajo número de inmaduros de *Battus polydamas* en *Aristolochia ringens* (Tabla 4), que presenta baja esclerofilia y es glabra (Tablas 16, 17), y la preferencia de orugas de *B. polydamas* hacia el perigonio de sus flores, dejando libre un tejido en teoría utilizable, puede estar relacionada con una concentración diferencial de metabolitos secundarios entre los tejidos foliares y los de las estructuras reproductivas; conviene realizar estudios al respecto. El bajo número de registros de inmaduros en *Aristolochia cordiflora* (Tablas 4, 6; Fig. 12) puede asociarse con el alto porcentaje de esclerofilia (Fig. 13, tabla 16) y la esclerotización de las venas de 2° a 5° órdenes de la planta (cf. González, 1989), los cuales pueden actuar como barrera mecánica al fraccionar en pequeñas aréolas, a manera de retículo, el área de tejido blando.

Tabla 14.
PROMEDIO DE LAS DIMENSIONES DE LA CÁPSULA CEFÁLICA, LONGITUD DE LA ORUGA AL COMIENZO Y AL FINAL DE CADA MUDA, Y DURACIÓN DEL PERÍODO DE DESARROLLO EN BATTUS POLYDAMAS; LA DURACIÓN PROMEDIO DE LA CRISÁLIDA FUE DE 21.66 DÍAS. LAS ORUGAS FUERON CRIADAS EN DIETA MULTIPLE (N= 18).

Número de Muda	1	2	3	4	5
Largo/ancho de la cápsula (mm)	0.70	1.20	1.80	2.80	4.60
Longitud de la oruga (mm)	0.70	1.20	1.80	2.90	4.90
	2.50	5.00	8.00	15.00	25.00
Tiempo(días)	5.00	11.00	16.00	29.00	35.00
	3.25	3.00	3.75	4.00	6.66

Tabla 15.
TIEMPO DE DURACIÓN (DÍAS) DEL PERÍODO DE DESARROLLO DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS DE PARIDES; CRIADAS EN ARISTOLOCHIA ODORATISSIMA. EN P. ERITHALION Y P. NEOPHILUS EL CICLO NO SE ESTUDIÓ COMPLETO.

Especie	n	1	2	3	4	5	crisálida
<i>P. iphidamas</i>	4	5	5	4.75	7.75	11.25	21.75
<i>P. anchises</i>	7	4	6.5	5.6	7.42	11.4	22
<i>P. lycimenes</i>	1	4	5	5	10	10	22.3
<i>P. lysander</i>	1	5	6	5	13	13	25

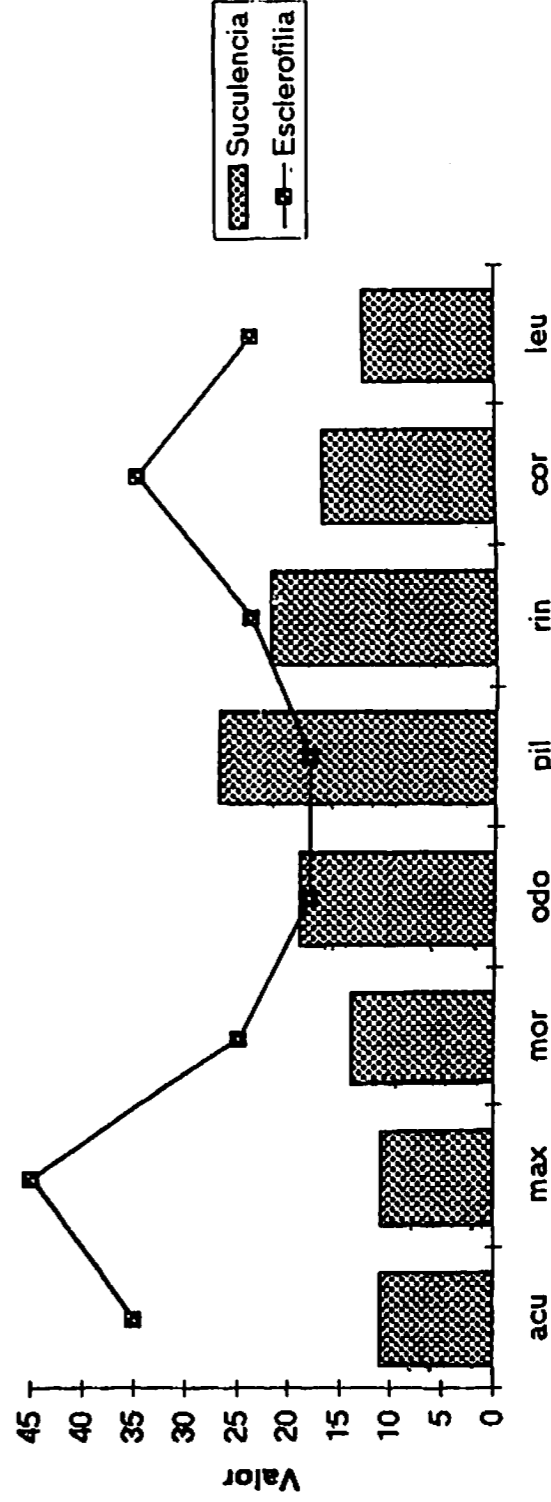


FIGURA 13.13 Valores de suculencia (g/cm²; en barras) vs. Porcentaje de esclerofilia (en líneas) de las *Aristolochia* estudiadas. Los valores de suculencia fueron multiplicados por 10 para permitir su visualización en la gráfica.

Tabla 16.
CARACTERÍSTICAS FOLIARES DE LAS ESPECIES DE
ARISTOLOCHIA ESTUDIADAS.

Aristolochia	Suculencia Esclerofilia	
	(G/Dm ²)	%
<i>A. acutifolia</i>	1.1	35
<i>A. maxima</i>	1.1	45
<i>A. morae</i>	1.4	25
<i>A. odoratissima</i>	1.9	18
<i>A. pilosa</i>	2.7	18
<i>A. ringens</i>	2.2	24
<i>A. cordiflora</i>	1.7	35
<i>A. leuconeura</i>	1.3	24

OBSERVACIONES PRELIMINARES DE PARASITISMO

Durante el presente trabajo se observó parasitismo por parte de especies de Braconidae e Ichneumonidae (Hymenoptera). Cerca del 14% de los huevos de *Battus polydamas* y el 2% en *Parides* spp., además de algunas orugas (2 y 8, respectivamente) resultaron parasitadas.

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Los hallazgos generales del trabajo complementan los estudios anteriores (Young, 1971; Rausher, 1978, 1979, 1980, 1981a,b, 1983; Scriber & Feeny, 1979; Brown *et al.*, 1981; Feeny *et al.*, 1983; Otero & Brown, 1984; Brown *et al.*, 1991) al comprobar utilización de especies del género *Aristolochia* como hospederas de estados inmaduros de especies de *Battus* y *Parides* (Papilionidae). La ubicación preferentemente apical de huevos y orugas de *Battus polydamas* en plantas con alto grado de esclerofilia (*Aristolochia acutifolia*, *A. cordiflora* y *A. maxima*; Tablas 5, 9; figuras 6, 7) y el alto número de huevos de *Parides* spp. en inflorescencias caulinares de *A. maxima*

Tabla 17.
TIPO DE INDUMENTO EN LAS ESPECIES ESTUDIADAS DE ARISTOLOCHIA. LOS TIPOS DE
TRICOMAS ESTÁN ILUSTRADOS EN LA FIG. 15.

Aristolochia	tallo / peciolo	haz	envés	perigonio (exterior)	tipo de tri- coma
<i>acutifolia</i>	glabrescente	glabrescente	esparcida- mente hirsuto- pubérulo	pubérulo	A,B
<i>maxima</i>	densamente hirsuto- pubérula	glabrescente	densamente hirsuto- pubérula	densamente hirsuto- pubérulo	A,B
<i>odoratissima</i>	glabro	glabrescente	esparcida- mente adpreso- pubérula	glabro	A
<i>morae</i>	glabro	glabra	esparcida- mente adpreso- pubérulo	glabro	A
<i>pilosa</i>	densamente hirsuto- pilosa	esparcida- mente hirsuto- pilosa	densamente hirsuto- piloso	densamente hirsuto- piloso	A,C
<i>ringens</i>	glabro	glabra	glabrescente	glabro	A
<i>cordiflora</i>	glabro	glabra	viloso	glabro	A,D
<i>leuconeura</i>	glabro	glabra	glabro	glabro	A,D

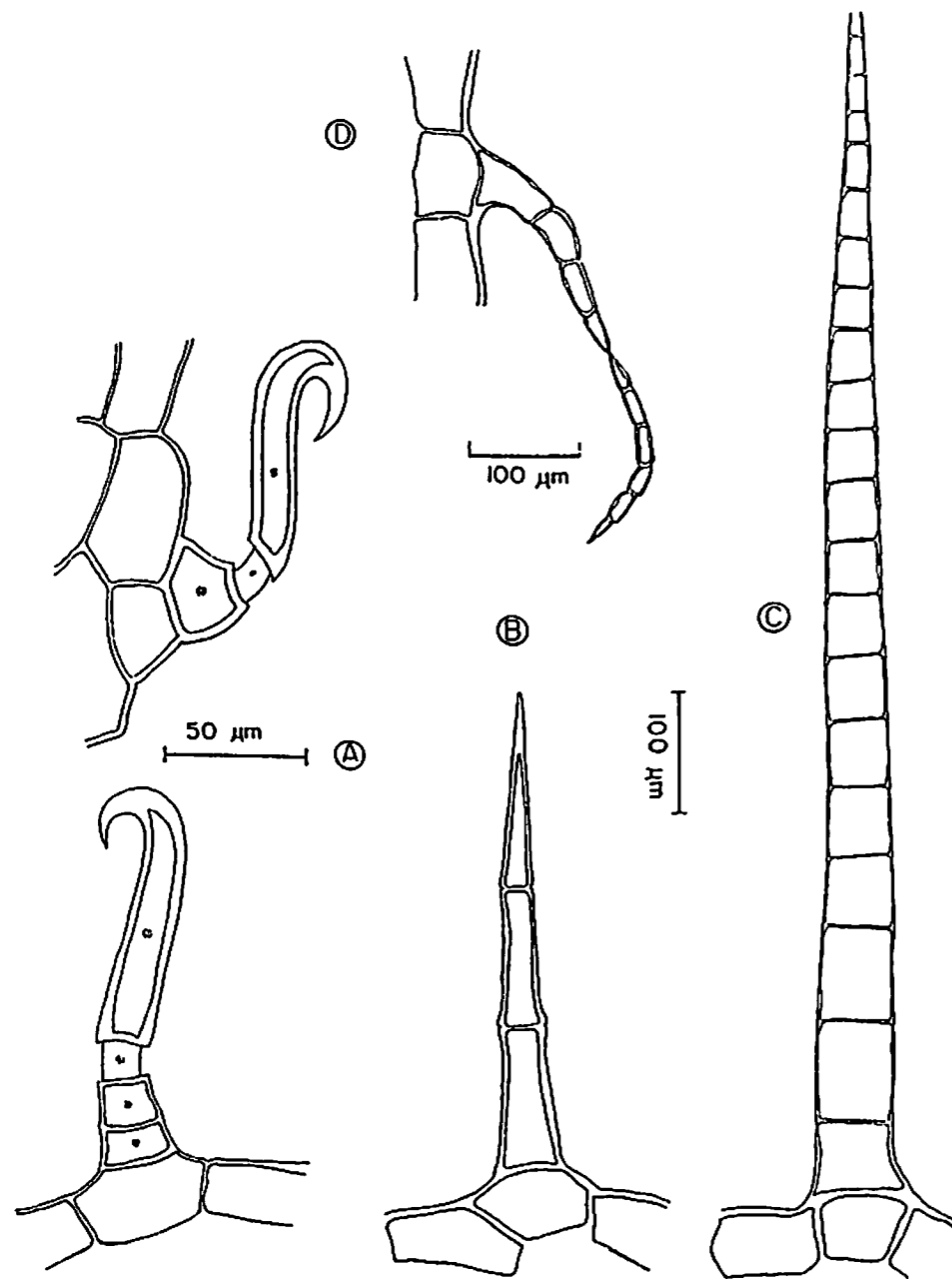


FIGURA 13.14. Tipos de tricomas presentes en *Aristolochia* spp.

A, uncinados; B, aciculares, erguidos y tricelulares; C, aciculares, erguidos y pluricelulares; D, anfractuoso y adpreso.

(Tabla 7), complementan las observaciones de Rausher en *Battus philenor* (1979, 1981b), quien señala la necesidad que tienen las orugas de consumir tejidos blandos, especialmente en sus primeros estadios; y de Peek (1986), quien propone que las orugas de lepidópteros prefieren hojas con alto contenido de agua. Hay que señalar que el rechazo del hospedero por parte de la oruga puede ser determinante para su supervivencia, especialmente en los primeros estadios, ya que la probabilidad de alcanzar un hospedero apropiado antes de morir por inanición o ser atacadas por depredadores es menor para orugas de tamaño pequeño (Rausher, 1979, 1980b).

La ocurrencia de oviposición y de herbivoría en el perigonio de cuatro de las especies estudiadas (*Aristolochia maxima*, *A. pilosa*, *A. ringens* y *A. morae*; Fig. 15) es evidencia adicional, relacionada con la química de este tejido, que apoya la teoría de que el perigonio en *Aristolochia* es una hoja modificada, cerrada en su porción basal. En campo se observó que las orugas que consumen tejido perigonal (*Battus polydamas*, *Parides anchises*, *P. erithalion* y *P. iphidamas*) no sufren modificaciones importantes en su desarrollo. Debido a que las inflorescencias caulinares de *Aristolochia maxima* están localizadas en tallos desprovistos de hojas, ubicados generalmente dentro del sotobosque, y a veces cubiertos por hojarasca (Fig. 9), es probable que la identificación por parte de la hembra se realice principalmente por medio de estímulos químicos como lo plantean Dethier (1983) y Feeny *et al.* (1983) para las mariposas en general; en este caso, la identificación visual de hojas, planteada por Rausher (1978, 1983) sería nula.

El color conspicuo de los huevos de *Battus polydamas* y de las especies de *Parides* grupo Lysander, junto con el sitio de oviposición en tallos y peciolos de la mitad apical, hacen resaltar la presencia de estas posturas (Fig. 3; Tablas 5, 7). Este fenómeno, registrado en otras especies, puede tener la función de inhibir la colocación de más huevos por parte de otras hembras, y da como resultado que sólo se presente una postura por vástago, comportamiento observado en este trabajo. De acuerdo con Rausher (1979, 1981a, b); Gilbert (1975) y



FIGURA 13.15. Oruga de *Parides* sp. comiendo el perigonio de *Aristolochia maxima*.

Chew & Robbins (1984), de esta forma se inhibe o disminuye la oviposición de otras hembras en la misma planta; este mecanismo puede contribuir a una mejor distribución del recurso o a impedir pérdida de orugas por comportamiento canibalista o agresivo; es de mencionar que Brown *et al.* (1981) observaron agresividad en orugas de *Parides* spp.

Las posturas de *Parides* en plantas diferentes a *Aristolochia*, han sido planteadas como aparentes errores de hembras recién emergidas (Young, 1987) o como mecanismo de protección contra predadores (Brown *et al.*, 1981); nuestros resultados están de acuerdo con lo segundo, debido a que cuando ocurren (en algunas especies del grupo *Lysander*), las posturas son colocadas en plantas contiguas a individuos de *Aristolochia*, previa identificación de la aristoloquia por parte de la hembra. Un comportamiento semejante es registrado por Benson *et al.* (1976) en *Agraulis vanillae* y *Dryas iulia* (Heliconiinae).

La variación en la ubicación de huevos y orugas de *Battus polydamas* y *Parides* spp. en los diferentes hospederos (Tablas 5, 7, 10) coincide con los trabajos hechos en *Battus philenor* (Rausher, 1979, 1980, 1981a, b), especie en la cual la localización de inmaduros cambia de acuerdo a las características bioquímicas, ecológicas y nutricionales del recurso.

El que no se observara un mayor número de orugas de *Battus polydamas* en posición basal o apical en *Aristolochia morae* y *A. ringens* (Tabla 10) puede atribuirse a que hojas jóvenes y maduras de estas especies presentan baja esclerofilia (Tabla 17; Fig. 13), lo que concuerda con el consumo indiscriminado que hacen las orugas de *B. philenor* sobre hojas de *A. serpentaria*, especie caracterizada por ser poco esclerófila (Rausher, 1979).

Los ácidos aristolóquicos son estimulantes del proceso de alimentación de las orugas de *Battus polydamas* (cf. Miller, 1987a) y su presencia en las aristoloquias (Chen & Zhu, 1987) puede considerarse importante en la identificación del hospedero por parte de hembras y orugas de esta especie; no obstante, teniendo en cuenta la alta especificidad de *B.*

polydamas por sitios de oviposición próximos al ápice de los vástagos (Tabla 5), junto con el amplio rango de hospederos registrados (Tablas 1, 3), es probable que la susceptibilidad de un hospedero identificado (calidad de una planta para ser invadida por un fitófago) esté determinada principalmente por la cantidad de tejido joven disponible y por el grado de esclerofilia que presenten sus órganos. El bajo número de registros de inmaduros de esta mariposa en ciertas especies de *Aristolochia* (*A. morae* y *A. ringens*) no está asociado con las características estructurales de las hojas, ya que entre las no aceptadas hay especies con alto contenido de agua, baja esclerofilia y sin tricomas.

Según la literatura, las defensas contra herbívoros en *Aristolochia* son de dos clases; químicas (ácidos aristolóquicos, aristolactamas y alcaloides benzilisoquinolínicos; cf. Chen & Zhu, 1987), que las protegen contra un amplio rango de herbívoros, principalmente generalistas; y estructurales, tales como cuerpos de sílice en las hojas (González, 1989), esclerofilia (Tabla 17; Fig. 14), indumento (Fig. 14; Tabla 16) y exudados (en *Aristolochia leuconeura*, según observaciones de campo), que pueden contribuir a disminuir el daño causado por especialistas. Lo anterior permite considerar que las aristoloquias son plantas «no evidentes» (sensu Feeny, 1975; cf. Hegarty *et al.*, 1991), con defensas «cualitativas» que ponen barreras evolutivas a los insectos no adaptados, pero que ponen barreras ecológicas y estructurales mínimas a los adaptados.

El mayor número de posturas de *Battus polydamas* en especies de hojas más largas que anchas (Tabla 8), coincide con la preferencia registrada en *Battus philenor* por una determinada forma foliar (Rausher 1978, 1981a, 1983). En los sitios de estudio generalmente se presentaron dos o tres especies de *Aristolochia* con formas foliares diferentes y en distintos tipos de hábitat.

La coincidencia entre posturas de un solo huevo o múltiples y los comportamientos solitario o gregario de las orugas estudiadas respalda lo planteado por Chew & Robbins (1984),

quienes opinan que el comportamiento social de las orugas está determinado en gran parte por el tipo de postura. El comportamiento gregario en *Battus polydamas* puede representar también una mayor eficiencia ante defensas mecánicas de las hojas, como mencionan Chew & Robbins (1984) para otras especies gregarias. Además, debido a que las orugas de *B. polydamas* son aposemáticas y acumulan ácidos aristolóquicos (Brower & Brower, 1964; Urzua *et al.*, 1987, Brower, 1984), el permanecer en grupo puede representarles una mejor exhibición de los colores de advertencia; los grupos de orugas de esta especie se encuentran con más frecuencia en ambientes despejados, lo que puede implicar una necesidad mayor de resaltar su coloración defensiva.

La predilección de las orugas de *Parides* spp. y *Battus polydamas* por el envés de las hojas de *Aristolochia* (Tablas 10, 12), podría hacer parte del comportamiento defensivo de estas especies, junto con la coloración aposemática y las secreciones de los osmaterios (Miller, 1987b; Brower, 1984). Dado que orugas y adultos de *B. polydamas* acumulan ácidos aristolóquicos (Urzua & Priestap, 1985, citados por Miller, 1987b) y son rechazadas como alimento por parte de aves depredadoras (Brower & Brower, 1964; Brower, 1984), es probable que la mayor presión de depredación se deba a invertebrados. Los casos de parasitismo en huevos y orugas coleccionadas en campo, y los trabajos al respecto (Young, 1971; Rausher, 1980; Brown *et al.*, 1981; Miller, 1987; Racheli & Pariset, 1992), muestran parasitismo por avispas (Braconidae y Chalcididae) y moscas (Tachinidae), lo que hace pensar que la protección química, que les defiende de vertebrados, se puede complementar con el camuflaje en las flores o con la posición en el envés foliar para evitar predadores invertebrados, además de evadir la radiación solar.

El polimorfismo en orugas de *Battus polydamas*, incluso provenientes de una misma postura (Fig. 4a, b), apoya la hipótesis de Brown *et al.* (1981), en el sentido de que los patrones de color de éstas no son geográficamente homogéneos y varían dentro de una población. Clarke *et al.* (1963), en trabajos realizados con orugas de *Papilio*, señala que la colora-

ción está determinada genéticamente, y que la proporción de uno u otro patrón en las orugas de una población puede depender de qué tan inconspicua las haga frente a depredadores.

Para analizar correlaciones taxonómicas que pudieran evidenciar cladogénesis paralela (*sensu* Mitter & Brooks, 1983, y Brooks & McLennan, 1991) entre los grupos interactuantes, utilizamos los cladogramas propuestos por Miller (1987b) para Troidini y por Racheli & Pariset (1992) para *Battus*, versus la clasificación infragenérica de Duchartre (1854) y Schmidt (1935) para subgéneros, secciones y subsecciones, y de González (1990, 1991) para series y subseries de *Aristolochia*; asumimos que estas clasificaciones reconocen grupos naturales, monofiléticos. Al compararlos (Figs. 16, 17) observamos que no se presentan coincidencias taxonómicas estrictas entre uno y otro grupo, al menos para las especies neotropicales; especies de *Battus* consumen plantas pertenecientes a diferentes secciones, subsecciones y series, aunque la mayoría pertenecen a la serie Hexandrae, que se caracteriza por incluir plantas propias de hábitat despejados. Las especies de *Parides* se alimentan de plantas pertenecientes a diferentes series de la sección *Gymnolobus*; desafortunadamente, no disponemos de suficiente información para contrastar grupos paleotropicales; no obstante, es de anotar que el areal de algunos de ellos (*Pachliopta*, *Troides*, *Parides*) permite suponer que pueden usar plantas pertenecientes a diferentes secciones de *Aristolochia*.

Nuestros resultados y las relaciones registradas en literatura (Tablas 1, 3), no están de acuerdo con buena parte del modelo de niveles coevolutivos que Brown *et al.* (1991; Fig. 1) proponen para Troidini y *Aristolochia*. En primera instancia, es probable que el grupo Zerynthiini-Troidini, que conforma un primer nivel, sea polifilético (*sensu* Miller, 1987b); este nivel involucraría uno de los dos grupos más primitivos (Zerynthiini) con uno de los dos más evolucionados (Troidini). En segundo término, *Battus philenor*, uno de los Troidini primitivos (*cf.* Miller, 1987b; Brown *et al.*, 1991; y Racheli & Pariset, 1992), es huésped de *A. reticulata* y *A. serpentaria*, plantas pertenecientes a la Serie Asterolytes, con caracteres florales derivados

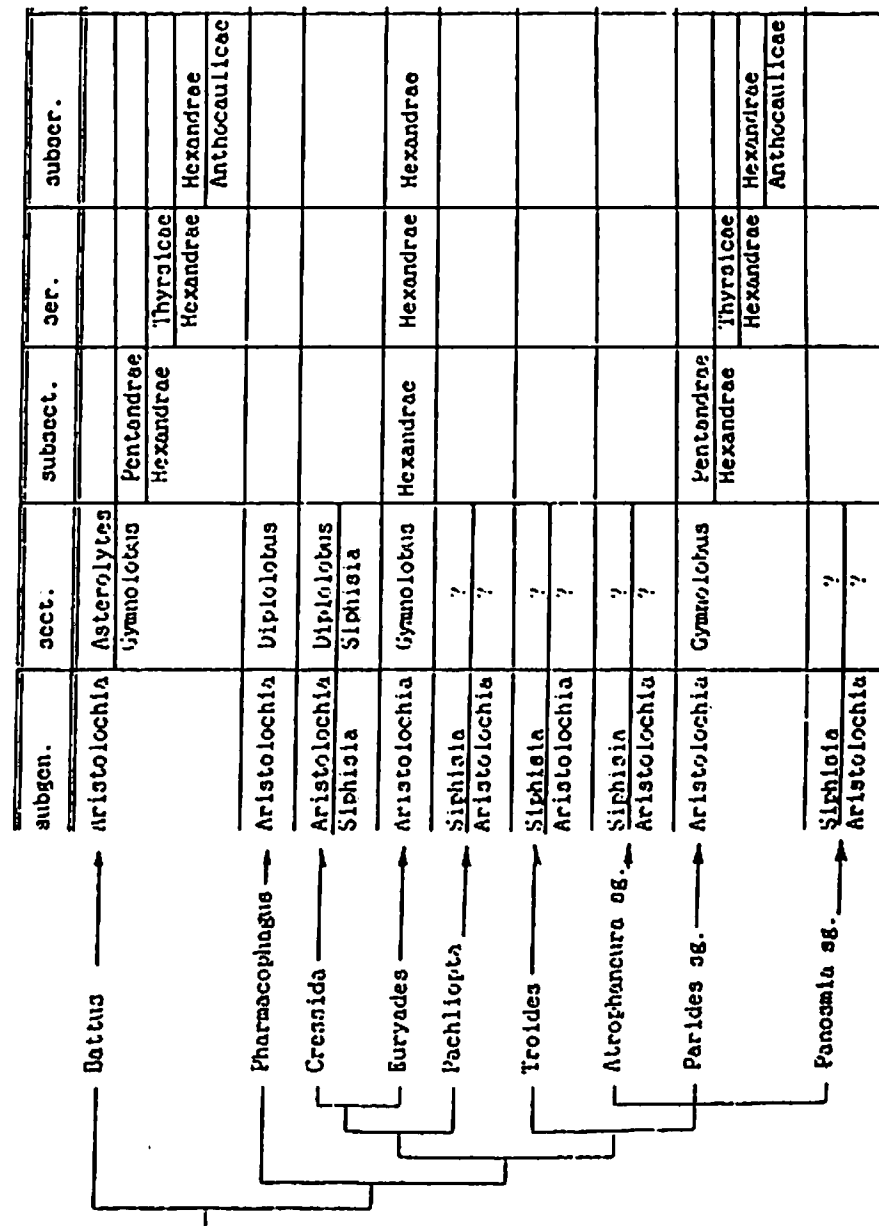


FIGURA 13.16. Cladograma de géneros y subgéneros de Troidini

Tomado de Miller, 1987, comparado con los diferentes niveles taxonómicos a los cuales pertenecen las especies de *Aristolochia* que les sirven de hospederos.

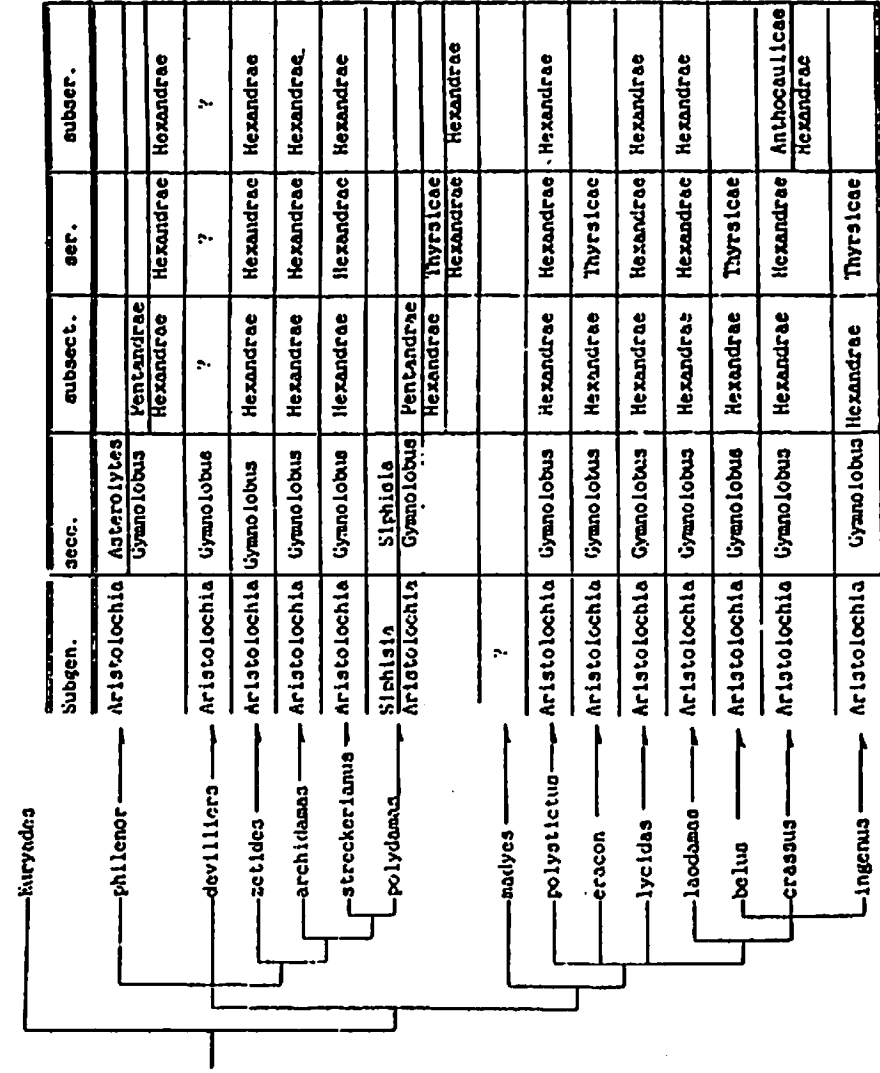


FIGURA 13.17. Cladograma de especies de *Battus*

Tomado de Racheli & Pariset, 1992, comparado con los diferentes niveles taxonómicos a los cuales pertenecen las especies de *Aristolochia* que les sirven de hospederos.

en el género *Aristolochia* (cf. Gregory, 1956); adicionalmente, Rothschild (1972, citado por Brower, 1984) detectó acumulación de ácidos aristolóquicos en *B. philenor*, los que de acuerdo al modelo de Brown *et al.* (1991) no estaría en capacidad de tolerar. Otra inconsistencia con Brown *et al.* (l.c.) radica en que *B. polydamas*, *Parides ascanius* y *P. bunichus*, representativas de un mismo nivel, se relacionan con especies de *Aristolochia* con pseudoestípulas (*A. elegans*, *A. odoratissima*, *A. ringens* y *A. trilobata*), ubicadas en otro nivel dentro del esquema en mención; de éstas, por lo menos *A. elegans* produce ácido aristolóquico (Chen & Zhu, 1987). Es de anotar, que en el esquema planteado por Brown *et al.* (l.c.) no se hace referencia a los criterios para definir estados primitivos o derivados de las aristoloquias, ni afinidades químicas de los taxa interrelacionados.

El mayor número de especies de Troidini endémicas o con algún grado de restricción en valles interandinos peruanos, Alta Amazonia, Guyanas y sur de Brasil (cf. Fagua & Ruiz, 1993), y el endemismo de especies de *Aristolochia* del sur de Brasil (Hoene, 1942), pueden estar de acuerdo con especiación por aislamiento de poblaciones; la presencia de algunas especies y varias subespecies endémicas en Las Antillas (Rothschild & Jordan, 1906; Racheli & Pariset, 1992), pueden apoyar que este comportamiento se presente también en especies del continente. Es probable que el más amplio rango de hospederos de *Battus* spp. (Tablas 1, 3) y la preferencia por ambientes despejados o bordes de bosque, que forman un continuo en el continente, esté relacionado con la menor diversidad que tiene el género. A su vez, la gran diversidad de *Parides* en América (cf. Miller, 1987b), puede estar relacionada con la mayor especificidad hacia las plantas hospederas que fue observada en este trabajo (Tabla 3), corroborando lo detectado por Brown *et al.* (1981); es de anotar que la mayoría de los hospederos de *Parides* tienen areales restringidos a zonas boscosas, y que algunos grupos de aristoloquias tienen mayor diversificación en estas zonas (particularmente especies de la serie *Thyrsoideae* y la subserie *Anthocaulicae*; González, 1991).

Es de anotar que no se presenta simpatria entre los areales de la mayoría de las especies de *Aristolochia* y los de especies de Troidini con relaciones de herbivoría reconocidas en este trabajo y en literatura (Tabla 1; cf. Racheli & Pariset, 1992, para los areales de *Battus* spp; Fagua & Ruiz, para *Parides* y Duchartre, 1854; Hoehne, 1942; Pfeifer, 1966, 1970; y González, 1990, para los de *Aristolochia* spp.), lo que está en contra de que la principal causa de diversificación en los dos grupos sean cambios genéticos secuenciales entre huéspedes y hospederos. Sin embargo, existen algunos ejemplos de especies y subespecies endémicas coincidentes de Troidini y *Aristolochia* como: *B. devillieri* Godart, 1823 y *P. gundlachianus* Felder, 1864, endémicas de Cuba, *B. zetes* Westwood, 1847, de la isla Española, y subespecies de *B. polydamas* con al menos 14 especies endémicas de *Aristolochia* (Pfeifer, 1966) de estas islas, todas pertenecientes a la subserie Hexandrae. Es destacable que los endemismos de *Aristolochia* en el centro y sur del Brasil (Hoehne, 1942) coinciden con un área de elevada diversificación de *Parides* grupo Ascanius; en este caso, las aristoloquias son más heterogéneas, en el sentido de que las especies endémicas pertenecen a grupos diferentes (serie Thyrsicae y serie Hexandrae con sus dos subseries, Hexandrae y Anthocaulicae; cf. González, 1991).

No obstante, lo más probable es que la especiación en los dos grupos esté determinada principalmente por procesos ajenos a la interacción, probablemente biogeográficos. En consecuencia, las relaciones de herbivoría entre especies de Troidini y *Aristolochia* en América está más de acuerdo con un proceso de «colonización», esto es aprovechamiento de un recurso ya diversificado, que con «cladogénesis paralela» (sensu Brooks & McLennan, 1991), coincidiendo nuestro análisis con lo propuesto por Miller (1987) para los géneros de Troidini.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo constituye parte de los resultados obtenidos por los autores en la elaboración de su trabajo de grado; queremos

manifestar nuestros agradecimientos al Instituto de Ciencias Naturales de La Universidad Nacional de Colombia y a su director Jaime Aguirre, quienes, junto con el Fondo para la Protección del Medio Ambiente «José Celestino Mutis» FEN, Colombia, brindaron toda el apoyo logístico y financiero del proyecto. A la profesora Indiana Bustos, por su apoyo y orientación en el análisis estadístico. A los profesores F. G. Stiles, O. Vargas y L. Aristide por las correcciones y los muy valiosos comentarios, tanto del proyecto como del informe final del trabajo de grado. A la Bióloga Nury Quintero por su colaboración en el mantenimiento del material vegetal en el invernadero del Instituto de Asuntos Nucleares. A los profesores G. Lozano y R. Jaramillo por la ayuda en la determinación del material vegetal; a la Dra. Clemencia Gómez, Directora del Laboratorio de Fisiología Vegetal, ICA-Tibaitatá, por su colaboración en la medición de las áreas foliares. Al Dr. J. Lynch, y a P. Delprete, S. Madriñán, F. Fernández y M. Porras por la consecución de bibliografía. A todas las personas que nos colaboraron en la fase de campo y a Fredy Castellanos, asistente de Entomología, por su constante cooperación durante todo el trabajo.

Queremos también, de manera muy especial, agradecer a los profesores Favio González y Gonzalo Andrade, directores del trabajo, por la confianza depositada en nosotros, la constante colaboración y por su ejemplo de trabajo ético y profesional.

BIBLIOGRAFÍA

- ALSTAD, D.N. & G.F. EDMUNDS, 1983, Adaptation, host specificity, and gene flow in the black pineleaf scale. In: R.F. DENNO & M. McCLURE (Eds), Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. New York, pp. 413-426.
- BENSON, W.W., K.S. BROWN, JR. & L.E. GILBERT, 1976, Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution* 29: 659-680.
- BEREMBAUM, M., 1981, Patterns of furanocoumarin distribution and insect herbivory in the Umbelliferae: plant chemistry and community structure. *Ecology* 62(5): 1254-1266.

- BLAU, P.A., P. FEENY. & L. CONTARD, 1978, Allylglucosinate and herbivorous caterpillars. A contrast in toxicity and tolerance. *Science* 200: 1296-1298.
- BLEST, A.D., 1963, Relaciones entre las mariposas nocturnas y sus depredadores. *Nature* 197: 1046-1047.
- BROOKS, D.R., 1985, Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 660-680.
- _____, & D.A. MCLENNAN, 1991, Phylogeny, Ecology, and Behavior. A research program in Comparative Biology. The University of Chicago Press, Chicago. 380 pp.
- BROWER, L.P., 1984, Chemical defence in butterflies. In: Vane-Wright, R.I. & P.R. Ackery (Eds), *The biology of butterflies*. Academic Press, London, pp. 108-134.
- _____, & J.V. ZANDT BROWER, 1964, Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. *Zoologica (New York Zoological Society)* 49: 137-159.
- BROWN JR, K.S., A.J. DAMMAN & P. FEENY, 1981, Troidine swallowtails (Lepidoptera: Papilionidae) in southeastern Brazil: Natural History and foodplant relationships. *J. Res. Lepid.* 19(4): 199-266.
- _____, J.R. TRIGO, R.B. FRANCINI, A.B. BARROS DE MORAIS & P.C. MOTTA, 1991, Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization, and chemical emancipation. In: P.W. PRICE (Ed.), *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. J. Wiley & Sons Inc. pp. 375-402.
- BRUES, C.T., 1924, The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *Amer. Natur.* 58: 127-144.
- CHEN, Z.-L., & ZHU, D.-Y., 1987, Aristolochia alkaloids. In: *The alkaloids*, Vol. 31. Academic Press, pp. 29-65.
- CHEW, F.S., 1977, Coevolution. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution* 31: 568-579.
- _____, & ROBBINS, R.K., 1984, Egg-laying in butterflies. In: R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds.), *The biology of butterflies*. Academic Press, London, pp. 65-79.
- _____, & RODMAN J.E., 1979, Plant resource for chemical defense. In: G.A. ROSENTHAL & D.H. JANZEN (Eds), *Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, pp. 271-308.
- CLARKE, C.A., C.G.C. DICKSON & P.M. SHEPPARD, 1963, Larval color pattern in *Papilio desmodocus*. *Evolution* 17: 130-137.
- COLEY, P.D., 1987, Patrones en las defensas de las plantas: ¿porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl. 1): 151-164.

- COOK, L.M., K. FRANK & L.P. BROWER, 1971, Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rate and density in two species of *Parides*. *Biotrópica* 3(1): 17-20.
- COURTNEY, 1984, Habitat versus foodplant selection. In: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (Eds), *The biology of butterflies*. Academic Press, London, pp. 89-90.
- CRONQUIST, A., 1988, *The evolution and classification of flowering plants*. New York Bot. Gard., Bronx, 556 pp.
- DAHLGREN, R., 1983, General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* 3(1): 119-150.
- D'ABRERA B., 1981, *Butterflies of the neotropical region*. Lansdowne Editions, Melbourne. 172 pp.
- DENNO, R.F. & M.S. McCLURE, (Eds). 1983, *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York. 717 pp.
- DETHIER, V.G., 1941, Chemical factors determining the choice of food plants by *Papilio* larvae. *Amer. Natur.* 75: 61-73.
- _____, 1954, Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8: 33-54.
- _____, 1983, Introduction. In: AHMAD, S. (Ed.), *Herbivorous insects*. Academic Press, New York, pp. xiii-xvi.
- DEVRIES, PH. J., 1987, *The butterflies of Costa Rica and their Natural History*. Princeton University Press. 326 pp.
- DUCHARTRE, P., 1854, Tentamen methodicae divisionis generis *Aristolochia*. *Ann. Sci. Nat.*, ser. 4,2: 29-76.
- EHRlich, P.R. & P.H. RAVEN, 1964, Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FAGUA, G. & N. RUIZ, 1993, *Relaciones de Herbivoría entre Lepidóptera y Aristolochia (Aristolochiaceae) en Colombia*, Tesis de grado como requisito parcial para optar al título de Biólogo. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 155 p.
- FEENY, P., 1975, Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: Gilbert, L. & P. Raven (Eds), *Coevolution of animal and plants*. The University of Texas Press, pp.3-19.
- _____, L. ROSENBERRY, & M. CARTER, 1983, Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. In: AHMAD, S. (Ed.), *Herbivorous insects*. Academic Press, New York, pp. 27-76.
- FRAENKEL, G., 1959, The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129: 1466-1470.
- FUTUYMA, D.J., 1983, Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: D.J. FUTUYMA & M. SLATKIN (Eds.), *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 207-231.
- _____, & M. SLATKIN (Eds.), 1983, *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 555 pp.

- GERSHENZON, J. & T.J. MABRY, 1981, Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3(1): 5-34.
- GILBERT, L.E., 1975, Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (Eds.), *Coevolution of animals and plants*, pp. 210-240.
- _____, 1982, The coevolution of a butterfly and a vine. *Scient. Am.* 247:110-121.
- _____, & P.H. RAVEN (Eds), 1975. *Coevolution of animals and plants*. Austin, Texas. 263 pp.
- GONZÁLEZ, F., 1989, Revisión taxonómica del género *Aristolochia* (Aristolochiaceae) en Colombia. Tesis de grado, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.
- _____, 1990, Aristolochiaceae. *Flora de Colombia*, Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 184 pp.
- _____, 1991, Notes on the Systematics of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 497-503.
- GREGORY, M.P., 1956, A phyletic rearrangement in the Aristolochiaceae. *Amer. J. Bot.* 43: 110-122.
- HARBORNE, J.B., 1982, Introduction to ecological biochemistry. Academic Press. London. 275 pp.
- _____, & B.L. TURNER, 1984, *Plant chemosystematics*. Academic Press, London. 562 pp.
- Hegarty, M.P., E.E. Hegarty & A. Gentry. 1991. Secondary compounds in vines with an emphasis on those with defensive functions. In: F. PUTZ et al. (Eds.), *The Biology of Vines*, Cambridge Univ. Press, pp. 287-310.
- HOEHNE, F.C., 1942, Aristolochiaceae. *Fl. Brasílica* 15(2): 3-141.
- HOLLOWAY, J.D. & P.D.N. HEBERT, 1979, Ecological and taxonomic trends in macrolepidopteran host plant selection. *Biol. J. Linnean Soc.* 12: 229-251.
- HUNTLY, N., 1991, Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 477-503.
- JANZEN, D.H., 1977, Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 706-763.
- _____, 1980, When is it coevolution? *Evolution*
- KAREIVA, P., 1982, Exclusion experiments and the competitive release of insects feeding on collards. *Ecology* 63(3):696-704.
- _____, 1981. The defenses in Legumes against herbivores. In: POLHILL, R.M. & P.H. RAVEN (Eds.), *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 951-977
- LOADER, C. & H. DAMMAN, 1991, Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. *Ecology* 72(5): 1586-1590.

- MATTSON, W.J., 1980, Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161.
- MCKEY, D., 1979, The distribution of secondary compounds within plants. In: G.A. ROSENTHAL & D.H. JANZEN (Eds), *Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, pp. 56-134.
- MEDINA, E., 1977, *Introducción a la ecofisiología vegetal*. OEA, Washington, D.C.
- MILLER, J.S., 1987a, Host-plant relationships in the Papilionidae (Lepidoptera): Parallel cladogenesis or colonization? *Cladistics* 3(2): 105-120.
- _____, 1987b, Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Amer. Museum Nat. Hist.* 186(4): 365-512.
- MITTER, C. & D.R. BROOKS, 1983, Phylogenetic aspects of coevolution. In: D.J. Futuyma & M. Slatkin (Eds), *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, pp. 65-98.
- OTERO, L.S. & BROWN JR, K.S., 1984, Biology and ecology of *Parides ascanius* (Cramer, 1775) (Lep., Papilionidae), a primitive butterfly threatened with extinction. *Atala* 10-12: 2-16.
- OYAMA, K. & F. ESPINOZA, 1986, Herbivoros y plantas ¿cómo interactúan?, *Ciencias*, pp. 38-46.
- PARSONS, M.J., 1984, The biology and conservation of *Ornithoptera alexandrae*. In: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (Eds), *The biology of butterflies*. Academic Press. London, pp. 327-331.
- PAPAJ, D.R. & M.D. RAUSHER, 1983, Individual variation in host location by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (Ed.). *Herbivorous insects*. Academic Press, New York, pp. 77-124.
- PEEK, H.W., 1966, *A review of wildlife management*. Prentice-Hall. New Jersey.
- PFEIFER, H.W., 1966, Revision of the North and Central American Hexandrous Species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53(1): 115-195.
- _____, & L. PARISSET, 1992, Il genere *Battus*, tassonomia e storia naturale (Lepidoptera, Papilionidae). *Fragm. Entomol.*, Roma, 23 (supl.): 1-163.
- RATHCKE, B.J., 1976, Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57: 76-87.
- RAUSHER, M.D., 1978, Search image for leaf shape in a butterfly. *Science* 200: 1071-1073.
- _____, 1979, Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology* 60(3): 503-511.
- _____, 1980, Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34: 342-355.

- _____, 1981a, The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* (Aristolochiaceae) to herbivore attack. *Ecology* 62(5): 1187-1195.
- _____, 1981b, Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition and plant chemistry. *Ecological Monographs* 51(1): 1-25.
- _____, 1983, The ecology of host selection behavior in phytophagous insects. In: DENNO, R.F. & M.S. McCLURE (Eds), *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York.
- _____, & P. FEENY, 1980, Herbivory, plant density, and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* 61(4): 905-917.
- RHOADES, D.F., 1979, Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: ROSENTHAL, G. & D. JANZEN (Eds), *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York. pp. 4-54.
- _____, 1983, Herbivore population dynamics and plant chemistry. In: DENNO, R.F. & M.S. McCLURE (Eds), *Variable plants and herbivores in natural an managed systems*. Academic Press, New York. 155-220.
- ROOT, R.B., 1973, Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- ROSENTHAL, G.A., 1986, Defensa química de las plantas superiores. *Investigación y Ciencia* 114: 70-76.
- ROTHSCHILD, W., & JORDAN, K., 1906, A revision of the American Papilios. *Nov. Zool.* 13: 411-752.
- SCHMITH, O.C., 1935, Aristolochiaceae. In: Engler & Prantl, *Nat. Pflanzenfam.* 16b: 204-242.
- SCHULTZ, J.C., 1983, Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees. In: DENNO, R.F. & M.S. McCLURE (Eds), *Variable plants and herbivores in natural an managed systems*. Academic Press, New York, pp. 61-90.
- SCRIBER, J.M. & P. FEENY, 1979, Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology* 60(4): 829-850.
- SEITZ, A., 1924, *The Macrolepidoptera of the World*. Vol. 5. Alfred Kern, Verlag, Stuttgart.
- SINGER, M.C., 1984, Butterfly-Hostplant relationships: Host quality, adult choice and larval success. In: VANE-WRIGHT, R.I. & P.R. ACKERY (Eds), *The biology of butterflies*. Academic Press, London, pp. 81-88.

- SIVARAJAN, V.V., & A.K. PRADEPP, 1989, A new species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) from India with co-evolutionary notes on *A. indica* and papilionid. *Pl. Syst. Evol.* 163:31-34.
- SOLOMON, B.P., 1981, Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology* 62(5): 1205-1214.
- STRAATMAN, R., 1971, The life history of *Ornithoptera alexandrae*. *J. Lepid. Soc.* 25: 58-64.
- TAKHTAJAN A.L., 1980, Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46(3): 225-359.
- THORNE, R.F., 1983, Proposed new realignments in the Angiosperms. *Nordic. J. Bot.* 3(1): 85-117.
- URZUA, A., R. RODRÍGUEZ & B. CASSELS, 1987, Fate of ingested aristolochic acid in *Battus archidamas*. *Biochemical Systematics and Ecology* 15(6): 687-689.
- VANE-WRIGHT, R.I. & P.R. ACKERY (Eds), 1984, *The biology of butterflies*. Academic Press, London 429 pp.
- VENEKLAAS, E., 1985, Morphological variation in leaves of three ecological different tree species from tropical rain forest. *Internal comm., Univ. Utrecht, Holand.*
- YOUNG, A.M., 1971, Mimetic associations in natural populations of tropical papilionid butterflies. I. Life history and structure of a tropical dry forest breeding population of *Battus polydamus polydamus*. *Rev. Biol. Trop.* 19: 211-240.
- YOUNG, A.M., 1972, Mimetic associations in populations of tropical butterflies. I. Mimetic interactions of *Battus polydamus polydamus* and *Battus belus varus*. *Biotrópica*. 4(1):17-27.
- YOUNG, A.M., 1979, Oviposition of the butterfly *Battus belus varus*. *J.Lep.Soc.* 31:100-108.
- YOUNG, A.M., 1987, Oviposition of the *Parides arcas mylotus* (Bates) (Papilionidae) on a grass leaf-blade. *J.Lep.Soc.* 41(2):117-118.

La impresión de este libro se terminó
en el mes de septiembre de 1996, en los
Talleres Gráficos de Editora Guadalupe Ltda.
Santa Fe de Bogotá, D.C.–Colombia

