

Distribución espacial de *Cordyceps* spp. (Ascomycotina: Clavicipitaceae) y su impacto sobre las hormigas en selvas del piedemonte amazónico de Colombia

Tatiana Sanjuán¹, Luis Guillermo Henao² y Germán Amat¹

- 1 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 7495, Bogotá, Colombia. Corel: tsanjuan@netscape.net; gamat@ciencias.unal.edu.co
- 2 Fundación Inguedé, Apartado Aéreo 41595, Bogotá, Colombia. Corel: inguede@andinet.com

Recibido 25-I-1999. Corregido 02-II-2001. Aceptado 08-II-2001.

Abstract: Entomopathogenic fungi of the genus *Cordyceps* were sampled in the foothills of the Colombian Amazon region (450 – 600 msnm altitude, January and May, 1998, *i.e.* dry and wet seasons, respectively). Healthy and *Cordyceps*-parasitized ants from a nearly pristine, a naturally disturbed and a human-disturbed forests were collected on 100 quadrants (1 m²) per forest. Litter, shrubs and trunks were explored as substrates, and samples were gathered in vertical strata from 50 cm to 2 m high. *Azteca* was the predominant ant genus in near pristine forest whereas *Camponotus*, *Pheidole* and *Crematogaster* were dominant in disturbed forests. In the naturally disturbed forest we found 759 individuals of *Cordyceps unilateralis* and 69 of *C. lloydii* var. *binata* parasitizing *Camponotus* spp. (Formicidae: Formicinae), whereas *C. kniphofioides* var. *ponerinarum* and *C. australis* were found only in six cases infecting the ants *Paraponera clavata* and *Pachycondila crassinoda* (Formicidae: Ponerinae). In the human disturbed forest it were found 34 individuals of *C. unilateralis* on *Camponotus*. In the near pristine forest we did not find parasitized ants. The *Camponotus* spp. ants parasitized by *C. unilateralis* and *C. lloydii* var. *binata* were found predominantly in the substratum foliage up to 1 m. It was concluded that the incidence of *Cordyceps*-ant interactions is not influenced by the conservation status of the forest. Instead, relative humidity and presence/absence of host ants appear to be key factors. Also, the micro-spatial distribution of the interactions seems to follow a definite pattern. This work observations support the hypothesis on coevolution of dispersion mechanisms in *Cordyceps* and ant pheromonal codes.

Key words: *Cordyceps*, ants, entomopathogenic fungi, tropical rain forest, biological control, *Camponotus*, fungal ecology.

Cordyceps es el teleomorfo (forma sexual) de un hongo entomopatógeno perteneciente a la división Ascomycotina, parásito obligado de poblaciones de artrópodos y considerado como el más diverso del trópico. Junto a este hongo se han encontrado géneros relacionados como anamorfos (forma asexual) en los que se destacan *Acremonium*, *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, *Paecilomyces*, *Polycephalomyces*, *Sporothrix* y *Verticillium*, los cuales presentan un gran pleomorfismo que les confiere una gran ventaja para dispersar esporas bajo

una variedad de condiciones ambientales (Evans *et al.* 1988).

Cordyceps en hormigas tiene un ciclo de vida que se prolonga entre seis y 20 días, iniciándose con la adherencia de la espora a la cutícula. Una vez establecido el parásito, el individuo infectado presenta una considerable reducción de su actividad con desplazamientos asincrónicos y erráticos. En las siguientes 24 a 48 hr la hormiga muere y el hongo forma una estructura de resistencia, el esclerocio, en el celoma del insecto. Hacia la etapa final de la patogénesis,

dependiendo de las condiciones ambientales, emerge el sinema del anamorfo o el estroma maduro de *Cordyceps* a través de las uniones del tórax con las extremidades y el pronoto (Evans 1982).

El primer ejemplar de *Cordyceps* fue descrito por Link en 1833, sobre una larva de *Melolontha melolonthae* (Coleoptera) (Mains 1958). Kobayasi ha realizado el tratamiento sistemático más completo sobre el género *Cordyceps*, dando a conocer una diversidad global de 232 especies (Kobayasi 1982), mientras que Evans y Samson (1982, 1984) fueron los primeros en estudiar a *Cordyceps* en artrópodos de agroecosistemas de Ghana y selvas tropicales de Ecuador y Brasil encontrando seis especies de *Cordyceps* en hormigas. En la presente investigación se evaluó si el estado de conservación de los bosques estudiados es un factor determinante de la diversidad de *Cordyceps*, se evaluó su impacto en la mirmecofauna local y se identificó el patrón de distribución espacial de la interacción *Cordyceps* - hormiga.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio: El muestreo se efectuó bajo la jurisdicción del municipio de Villagarzón, vereda Alto Chaluayaco en el piedemonte Putumayense (Amazonía colombiana), ubicado entre las estribaciones de la Cordillera Oriental y el 'lomerío amazónico' a 0°50'54" latitud norte y 76°47'29.5" longitud oeste, en el piso térmico templado con altitudes entre 400 y 600 msnm y precipitaciones anuales entre 3 800 y 4 800 mm, de origen orográfico. El promedio de temperatura anual es 24 °C y la humedad relativa posee valores hasta del 90 %, correspondiendo, según las Zonas de Vida de Holdridge, a "bosque muy húmedo tropical" (Bmh-T). Se estima que el piedemonte amazónico posee una de las mayores concentraciones de diversidad biótica del norte de Suramérica (Halfpeter 1992) y aún conserva un 80 % de su cobertura vegetal natural.

Selección y descripción de los bosques: Los muestreos se cumplieron en tres tipos de

bosque, diferenciados principalmente por el grado de intervención, las condiciones microclimáticas, edáficas, fisiográficas, las especies dominantes, el estado de la hojarasca, el grado de epifitismo y el uso actual.

Recolección de hongos: En cada uno de los bosques se ubicaron 50 parcelas de 1 m² al azar por época de muestreo. Se recolectaron hormigas parasitadas por hongos hasta 2 m por encima del suelo y 10 cm por debajo del suelo, revisando ramas, arbustos, troncos, hojarasca y el envés de las hojas.

Las muestras fueron descritas macroscópicamente y se fijaron con alfileres a cajas de cartón con icopor (polietileno) donde se secaron y se conservaron con gel de sílice. En el laboratorio, se describieron los ejemplares para la identificación taxonómica de las especies de *Cordyceps*. Los cuerpos fructíferos fueron rehidratados con KOH al 1 % y se realizaron cortes con tinción de azul de lactofenol para observación microscópica. El material recolectado está depositado en seco en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN), de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

La recolección de muestras micológicas se basó en los métodos empleados por Evans y Samson en Ghana, Brasil y Ecuador (Evans 1974, 1982).

Recolección de hormigas: La mirmecofauna se muestreó teniendo en cuenta la estratificación del bosque. En el estrato rasante se instalaron trampas de caída o "pitfall" (20 unidades), además del empleo de trampas de recolección de hojarasca o "winkler" y la recolección manual en troncos muertos y vivos. En el estrato herbáceo se empleó una red para captura de insectos y se hicieron 100 réplicas rozando superficialmente la vegetación en tres transectos lineales; complementariamente, se instalaron trampas "Malaise" (tres unidades por sitio). La mirmecofauna del estrato arbustivo-subarbóreo se recolectó mediante agitación foliar por 1 min con tres réplicas, además de recolecciones manuales en cortezas de árboles, inflorescencias e infrutescencias. La recolección de la mirmecofauna arbórea se llevó

a cabo mediante trampas cebadas (40 unidades por sitio) que consistieron en frascos cilíndricos plásticos perforados, de 3 cm de longitud y 7 mm de diámetro, con carne de pescado en su interior. El material recolectado se conserva en líquido (etanol al 70 %) y está depositado en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN), de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Estratificación: Durante la época seca se observó una tendencia de las diferentes especies de *Cordyceps* a ocupar un nicho particular en la estructura vertical del bosque con perturbación natural (B2), por lo que en el período lluvioso se procedió a cuantificar la cantidad de hormigas infectadas por este hongo. En cada unidad de muestreo las parcelas se estratificaron cada 50 cm en 2 m verticales. Los estratos y sustratos se clasificaron así:

Estratos: uno (0-0.50 m), dos (0.50-1 m), tres (1-1.5 m) y cuatro (1.5-2 m).

Sustratos: Hoja: Ápice o envés de plantas epífitas, folíolos de helecho o palma.

Raíces epífitas: Raíces aéreas de epífitas muy pequeñas sobre troncos y ramas de arbustos.

Musgo: Briófitos epífitos que cubren la estructura de las plantas del sotobosque.

Corteza: Tronco de árboles.

Los datos fueron sometidos a una prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov para probar si existía un patrón determinado de distribución del hongo parasitando hormigas y con la prueba no paramétrica de Kolmogorov - Smirnov se trató de determinar si había alguna preferencia por estrato o sustrato por parte de las hormigas infectadas.

RESULTADOS

Caracterización de los bosques: La consideración de ocho parámetros bióticos y abióticos permitió identificar marcadamente los tres tipos de bosque: con perturbación antrópi-

ca, con perturbación natural y poco perturbado (Cuadro 1).

Especies de *Cordyceps* parásitas de hormigas: En la época seca se recolectaron 207 ejemplares de hormigas parasitadas por hongos y en la época lluviosa 661 ejemplares. En ambos períodos el número total de especies de *Cordyceps* identificadas fue cuatro, además de siete anamorfos, también se encontraron dos especies de *Torrubiella* aún sin identificar (Cuadro 2).

Evaluación de la mirmecofauna: En la región estudiada se presentó una riqueza de 28 géneros y aproximadamente 120 especies de hormigas (Cuadro 3). Los géneros predominantes por bosque de acuerdo con su abundancia relativa son: *Azteca*, en el bosque poco perturbado y que se encuentra ausente en los demás bosques; *Camponotus*, en el perturbado naturalmente y está asociado con *Crematogaster* en los estratos rasante, herbáceo y arbustivo. *Crematogaster*, *Camponotus* y *Pheidole* predominan en el bosque perturbado antrópicamente y son los táxones más abundantes representando más del 50 % de la abundancia total de este sitio (Cuadro 3). De los 28 géneros presentes, *Pachycondyla*, *Cephalotes*, *Paraponera*, *Crematogaster* y *Camponotus* cuentan con especies parasitadas por *Cordyceps* o sus anamorfos o *Torrubiella* (Cuadros 2 y 3).

Presencia y ausencia de las especies de *Cordyceps* y géneros relacionados en bosques con diferentes regímenes de perturbación: Durante los muestreos realizados en época seca y lluviosa se registraron 868 hormigas parasitadas por hongos, de las cuales 834 casos se encontraron en 100 m² del bosque perturbado naturalmente (B2), mientras que el bosque perturbado antrópicamente (B3) tuvo 34 hormigas parasitadas en la misma área y el bosque menos perturbado (B1) no presentó hormigas parasitadas por ningún hongo entomopatógeno (Cuadro 4).

Calculando índices de similaridad de presencia-ausencia para los dos bosques que presentan la interacción hongo entomopatógeno-hormiga se encontró que en la época seca, el bosque perturbado naturalmente (B2) es semejante al

CUADRO 1

Caracterización de los tipos de bosque de acuerdo con parámetros bióticos y abióticos

TABLE 1

Characterization of forest types according with biotic and abiotic parameters

Parámetro	Bosque perturbado antrópicamente	Bosque con perturbación natural	Bosque poco perturbado
Grado de intervención	Alto Causado por la tala de árboles y siembra de especies vegetales domesticadas	Medio Causado por la caída de arboles, flujo y reflujo del río y trocha humana	Bajo Causado por la caída de árboles y deslizamientos
Topografía	Meseta ondulada, pendientes entre el 15-20 %	Meseta ondulada, pendientes menores del 10 %	Meseta disectada, pendientes mayores del 40 %
Nivel freático	Medio	Alto	Bajo
Humedad relativa	Oscilación diurna en 10 hr: 84-94 %	Oscilación diurna en 10 hr: 90-98 %	Oscilación diurna en 10 hr: 80-94 %
Temperatura	Oscilación diurna en 10 hr: 22-27 °C	Oscilación diurna en 10 hr: 23-25 °C	Oscilación diurna en 10 hr: 24-26 °C
Condiciones edáficas	Franco areno arcilloso. Niveles de materia orgánica bajos, con procesos de humificación y mineralización proporcionales	Arcilloso. Niveles de materia orgánica altos, con procesos de humificación más que de mineralización	Franco areno arcilloso. Niveles de materia orgánica bajos, con procesos de mineralización más que de humificación
Especies vegetales dominantes	<i>Cecropia ficifolia</i> (Yarumo) <i>Bactris gasipaes</i> (chontaduro) <i>Heliconia</i> spp. (platanillos)	<i>Cecropia sciadophylla</i> (yarumo de monte) <i>Socratea exorrhiza</i> (chonta) <i>Heteropsis spruceana</i> (yaré)	<i>Socratea exorrhiza</i> (chonta) <i>Attalea regia</i> (bombona)
Grado de epifitismo	Medio. Está distribuido en su mayoría alrededor de las bases de los yarumos y árboles de mayor porte. Bejucos ausentes	Alto. Se presentan en todos los estratos. Presencia de bejucos de bajo porte	Bajo. Se presenta en árboles cercanos al nacimiento de la quebrada. Presencia de bejucos de porte grueso
Característica de la hojarasca	Escasa Capa de 0-3 cm de espesor	Abundante Capa de 0-20 cm de espesor	Escasa Capa de 0-3 cm de espesor

perturbado antrópicamente (B3) en un 14 %, mientras en temporada lluviosa es afín en un 50 %. Comparando el B2 en ambas épocas del año se halló una alta similitud (88 %) , mientras que en B3 la similitud solo fué del 44 % (Cuadro 4). Esto demuestra que hay una clara diferencia espacio-temporal entre la

composición de hongos del bosque perturbado naturalmente con el perturbado antrópicamente, pero en los mismos bosques en diferentes épocas del año existe una tendencia a mantenerse constante la composición de los hongos.

Estratificación vertical de la interacción *Cordyceps* / hormigas: La distribución de

CUADRO 2

Especies de Cordyceps, Torrubiella y anamorfos encontrados sobre hormigas en el piedemonte amazónico colombiano

TABLE 2

Species of Cordyceps, Torrubiella and anamorphs found on ants from the Amazonian Colombian foothill

Especies de <i>Cordyceps</i>	Anamorfos	Especies de hormigas	
<i>Cordyceps unilateralis</i> (Tull.) Sacc.	<i>Hirsutella formicarum</i>	<i>Camponotus</i> sp.3	
		<i>Camponotus</i> sp.4	
	<i>Sporothrix insectorum</i>	<i>Crematogaster</i> sp.	
		<i>Cephalotes atratus</i>	
	<i>Tilachlidium liberianum</i>	<i>Camponotus</i> sp.3	
		<i>Camponotus</i> sp.4	
	<i>Polycephalomyces</i> sp.	<i>Camponotus</i> sp.3	
		<i>Camponotus</i> sp.3	
	<i>Cordyceps lloydii</i> var. <i>binata</i> (Faw.)	<i>Hirsutella stilbelliformis</i> var. <i>ponerinum</i>	<i>Paraponera clavata</i>
	<i>Cordyceps kniphofioides</i> var. <i>ponerinum</i> (Evans y Samson.)		<i>Paraponera clavata</i>
<i>Cordyceps australis</i> (Speg.) Sacc.	<i>Gibellula formicarum</i>	<i>Paraponera clavata</i>	
<i>Pachycondyla crassinoda</i>		<i>Crematogaster</i> sp.	
Especies de <i>Torrubiella</i>	<i>Hymenostilbe</i> sp.	<i>Cephalotes atratus</i>	
		<i>Camponotus</i> sp.3	
		<i>Camponotus</i> sp.3	
<i>Torrubiella</i> sp.1		<i>Camponotus</i> sp.4	
<i>Torrubiella</i> sp.2			

CUADRO 3

Géneros de hormigas presentes en los diferentes tipos de bosque del piedemonte amazónico colombiano y su abundancia relativa (%)

TABLE 3

Genera of ants in different forest types of the Amazonian Colombian foothill and their relative abundance (%)

Bosque poco perturbado (B1)	Bosque perturbado naturalmente (B2)	Bosque perturbado antrópicamente (B3)
<i>Azteca</i> 32	<i>Camponotus</i> 43	<i>Crematogaster</i> 25
<i>Pheidole</i> 9	<i>Crematogaster</i> 13	<i>Pheidole</i> 23
<i>Pachycondyla</i> 9	<i>Paratrechina</i> 13	<i>Camponotus</i> 11
<i>Cyphomyrmex</i> 7	<i>Solenopsis</i> 9	<i>Dolichoderus</i> 9
<i>Ectatomma</i> 7	<i>Linepithema</i> 7	<i>Acromyrmex</i> 8
<i>Crematogaster</i> 6	<i>Pheidole</i> 6	<i>Pachycondyla</i> 7
<i>Dolichoderus</i> 6	<i>Odontomachus</i> 4	<i>Paratrechina</i> 5
<i>Solenopsis</i> 6	<i>Megalomyrmex</i> 1	<i>Solenopsis</i> 4
<i>Paratrechina</i> 5	<i>Pachycondyla</i> 1	<i>Odontomachus</i> 3
<i>Gnamptogenys</i> 4	<i>Paraponera</i> 1	<i>Cyphomyrmex</i> 2
<i>Megalomyrmex</i> 3	<i>Cyphomyrmex</i> 1	<i>Ectatomma</i> 1
<i>Camponotus</i> 2	<i>Dolichoderus</i> 1	<i>Pseudomyrmex</i> 1
<i>Leptothorax</i> 1	<i>Gnamptogenys</i> 1	<i>Wasmania</i> 1
<i>Pseudomyrmex</i> 1	<i>Cephalotes</i> 0	<i>Allomerus</i> 0
<i>Wasmania</i> 1	<i>Zacryptocerus</i> 0	<i>Dyscotherea</i> 0
<i>Zacryptocerus</i> 1	<i>Hypoconera</i> 0	<i>Gnamptogenys</i> 0
<i>Myrmelachista</i> 0	<i>Strumigenys</i> 0	<i>Pathytreus</i> 0
		<i>Tetramorium</i> 0

Los ceros son aproximados.

CUADRO 4

Presencia y ausencia de las especies de *Cordyceps* y sus anamorfos en los distintos bosques en los dos períodos climáticos (B1, bosque poco perturbado; B2, perturbado naturalmente y B3, perturbado antrópicamente)

TABLE 4

Presence and absence matrix of species of *Cordyceps* and their anamorphs in the different forest types in the two seasonal periods (B1, low-disturbed forest; B2, natural-disturbed; B3, human-disturbed)

Especies de <i>Cordyceps</i> y anamorfos	Época seca			Época lluviosa		
	B1	B2	B3	B1	B2	B3
<i>Cordyceps unilateralis</i>	-	+/127	+/17	-	+/537	+/17
<i>Hirsutella formicarum</i>	-	+	+	-	+	+
<i>Sporothrix insectorum</i>	-	+	-	-	+	-
<i>Tilachlidium liberinum</i>	-	+	-	-	+	+
<i>Polycephalomyces</i> sp.	-	+	-	-	+	-
<i>Cordyceps kniphofioides</i> var. <i>ponerinum</i>	-	+/2	-	-	+/2	-
<i>Hirsutella stilbelliformis</i> var. <i>ponerinum</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Cordyceps lloydii</i> var. <i>binata</i>	-	+/34	-	-	+/35	-
<i>Cordyceps australis</i>	-	+/1	-	-	+/1	-
Especies de <i>Torrubiella</i>						
<i>Torrubiella</i> sp. 1	-	+/17	-	-	+45	-
<i>Torrubiella</i> sp. 2	-	+/9	-	-	+24	+
TOTAL	0	11/190	17	0	10/644	17

Número de presencias(+) o ausencias (-) / Número de hormigas parasitadas

las hormigas muertas a causa de *Cordyceps*, en diferentes estratos y sustratos, responde a un patrón determinado (Kolmogorov $p > 0.05$). Se observó una tendencia de las hormigas atacadas por *Cordyceps* a ubicarse a menos de 50 cm de altura (estrato uno) y en el sustrato hoja (Cuadro 5). En cuanto a la distribución de las diferentes especies de *Cordyceps* en los estratos, se aprecia una tendencia de *C. unilateralis* y *C. lloydii* a estar a menos de 50 cm de altura (Cuadro 6). Con respecto a los sustratos, *C. lloydii* se localiza en hojas, mientras *C. unilateralis* tiende a ubicarse en los sustratos hoja y raicilla (Cuadro 6).

Cordyceps unilateralis (Cuadro 2) es la especie que posee más anamorfos y éstos se presentan en los diferentes estratos y sustratos. Las pruebas estadísticas señalan que las hormigas parasitadas con *Hirsutella formicarum* reiteran alturas aproximadas a 50 cm, mientras

Sporothrix insectorum y *Tilachlidium liberinum* tienden a localizarse hasta 1 m de altura (estratos uno y dos) (Cuadro 7). De igual forma se analizó la disposición en los sustratos; existe una diferencia significativa ($X^2 = 81.199$, $P < 0.001$), lo que indica que los anamorfos de *C. unilateralis* se ubican en un sustrato particular, especialmente *H. formicarum*, que se asocia a los sustratos raicilla y hoja y *S. insectorum* al sustrato hoja (Cuadro 7).

DISCUSIÓN

Especies de *Cordyceps* del piedemonte amazónico: Las especies de este género, encontradas sobre hormigas del bosque muy húmedo tropical corresponden al menos a cuatro de las especies informadas en el Neotrópico por Evans y Samson (1982, 1984) y Samson

CUADRO 5

Hormigas infectadas por Cordyceps en los diferentes estratos y sustratos

TABLE 5

Ants infected by Cordyceps on the different strata and substrata

Estrato / Sustrato	Hoja	Raicilla	Musgo	Corteza	Total
1 (0.5 m)	153	86	14	27	283
2 (1 m)	79	48	14	5	146
3 (1.5 m)	62	21	12	1	96
4 (2 m)	85	20	12	2	119
Total	380	175	52	35	• 644

• Número de individuos
(K = 0.5131, P < 0.05)

CUADRO 6

Distribución de las diferentes especies de Cordyceps en los distintos estratos y sustratos

TABLE 6

Species distribution of Cordyceps on the different strata and substrata

Estrato	<i>C. unilateralis</i>	<i>C. lloydii</i>	<i>C. australis</i>	<i>C. kniphofioides</i>
1 (0.5 m)	• 261	• 18	1	1
2 (1 m)	140	6	0	1
3 (1.5 m)	93	4	0	0
4 (2 m)	112	7	0	0
Sustrato				
Hoja	* 345	35	0	0
Raicilla	175	0	0	0
Musgo	52	0	0	0
Corteza	32	0	1	2

• (K-S = 0.08, P < 0.05)
* ($X^2 = 102.9$, 3 g.l., P < 0.001)

CUADRO 7

Distribución de los anamorfos de C. unilateralis en los diferentes estratos y sustratos

TABLE 7

Distribution of C. unilateralis anamorphs on different strata and substrata

Estrato	<i>H. formicarum</i>	<i>S. insectorum</i>	<i>T. liberanium</i>	<i>Polycephalomycetes</i> sp.
1 (0.5 m)	• 102	• 34	* 10	0
2 (1 m)	38	43	6	* 2
3 (1.5 m)	8	31	8	0
4 (2 m)	13	16	10	2
Sustrato				
Hoja	36	◇ 89	◇ 24	◇ 4
Raicilla	◇ 78	24	5	0
Musgo	22	8	4	0
Corteza	25	3	1	0

• *H. formicarum* vs. *S. insectorum* (K-S = 0.36, P < 0.05)
* *T. liberanium* vs. *Polycephalomycetes* (K-S = 0.1, P < 0.05)
◇ ($X^2 = 81.199$, 3 g.l., P < 0.001)

et al. (1982) en sus trabajos realizados en la zona del piedemonte amazónico ecuatoriano y en las selvas de Brasil, respectivamente. De acuerdo con las abundancias relativas de las diferentes especies, se corrobora que *C. unilateralis* predomina en hormigas del trópico en ambas épocas del año (Fig. 1); seguida por *C. lloydii*, *C. kniphofioides* y *C. australis*. Se desconoce por qué no se presentó *C. doiana* (Kob.) en hormigas de la subfamilia Ponerinae, especie ya registrada para Colombia y muy abundante en selvas con características similares a las del área de estudio (Kobayasi 1981).

Relación entre la mirmecofauna local y *Cordyceps*: La fauna de hormigas en la región estudiada presenta una riqueza genérica y específica alta si se tienen como referencia estudios locales en ambientes de selva húmeda tropical (Fernandez y Schneider 1989). La microdistribución y los altos valores de riqueza / abundancia observados en los bosques estudia-

dos indican una riqueza trófica en el bosque con perturbación natural. La estructuración de las hormigas en grupos funcionales basada en la categorización de Andersen (1990) señala gremios especialistas como *Azteca*, oportunistas como *Paratrechina*, crípticos como *Zacrip-tocerus* y *Wasmannia* y depredadores solitarios como *Paraponera*, *Pachycondyla* y *Ectatomma*. Esta categorización gremial refuerza la hipótesis de la saturación de nichos (Cuadro 3) (Andersen 1990).

La aparición de claros generados por la caída de árboles o la tala del bosque induce a la colonización de hábitats por especies generalistas como *Dolichoderus*, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Pheidole* y *Solenopsis* (Cuadro 3). Esta situación de perturbación crea, en consecuencia, una confrontación entre individuos de estas especies por defender sus nidos; sí además son especies dominantes, entonces las especies competidoras que procuran los mismos recursos se convierten en el mayor regulador de sus poblaciones (Hölldobler y Wilson 1990).

Los géneros más abundantes y diversificados, que son *Camponotus* y *Crematogaster* (con seis y dos especies respectivamente), están clasificados funcionalmente como generalistas y dominantes (Hölldobler y Wilson 1990), lo que significa que son grupos de individuos abundantes, muy activos, con alta agresividad y capaces de explotar un alto número de recursos del ecosistema. Al parecer, ni *Crematogaster* ni *Camponotus* poseen especies antagonistas que las controlen, por ello se sugiere que la regulación demográfica podría explicarse en la interacción patógeno-hospedero. Por consiguiente, este sería un factor causal de la epizootia desencadenada por *C. unilateralis*, contrariamente a lo observado en el bosque menos perturbado, donde las poblaciones existentes de *Camponotus* a primera vista se mantienen dentro de su equilibrio biológico y no necesitan de un elemento regulador adicional.

Regulación de la interacción *Cordyceps* / hormigas y el estado de conservación del bosque: El haber encontrado un mayor número de especies de *Cordyceps* en bosques con

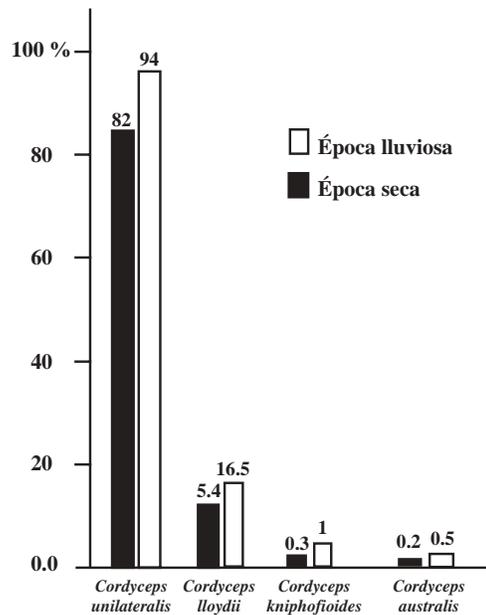


Fig. 1. Abundancias relativas de las especies de *Cordyceps* en los dos periodos de muestreo en el piedemonte Amazónico Colombiano.

Fig. 1. Relative abundance of species of *Cordyceps* in the two sampling periods (wet and dry season) in the Amazonian Colombian foothill.

algún grado de perturbación en selvas tropicales no coincide con los resultados obtenidos por Evans (1974) en Ghana, quien comparó la diversidad de hongos entomopatógenos de artrópodos en bosques primarios con condiciones similares al bosque poco perturbado (B1) de este trabajo; en este tipo de bosque el mismo autor encontró el mayor número de casos de infectividad de *Cordyceps* sobre hormigas. La razón de la abundancia de los hongos entomopatógenos en los bosques tropicales primarios es la existencia del denso dosel, lo que permite que el microclima se mantenga estable (Evans 1982, Evans y Samson 1984). A medida que el dosel desaparece, la radiación solar penetra con mayor intensidad ocasionando aumentos de temperatura y disminución de la humedad relativa que son los factores que permiten el éxito de germinación de la espora del hongo (Evans *et al.* 1988). Bajo esta hipótesis, se esperaría que el bosque menos perturbado (B1) tuviera la mayor abundancia de *Cordyceps* en hormigas, pero este no presentó ninguna hormiga parasitada. Es posible que las características de este bosque, con una pendiente mayor del 40 %, un drenaje rápido y un nivel freático profundo, propicien una humedad relativa muy variable y más baja que en los otros bosques (Cuadro 1). Por su parte, el bosque con intervención antrópica presenta la mayor temperatura diaria y una humedad relativa media; en estos hábitats se registraron 17 casos de *Cordyceps* parasitando hormigas, además de ortópteros y larvas de coleópteros. Es probable que el drenaje lento y el nivel freático medio, además de las características arcillosas del suelo, aumenten el régimen de humedad con relación al bosque más conservado (Cuadro 1). Regímenes microambientales como estos son altamente restrictivos para las poblaciones de hongos como *Cordyceps*.

En este trabajo, como en otros realizados con hormigas de la Amazonía (Andrade 1980, Evans y Samson 1984), se ha evidenciado una gran afinidad de *C. unilateralis* por *Camponotus* spp., en particular en aquellas especies que corresponden a bosques con algún nivel de perturbación (Evans 1974, Andrade, 1980).

Las dos morfoespecies de *Camponotus* parasitadas por *C. unilateralis* (sp.3 y sp.4) sólo se hallaron en los bosques que presentaban algún régimen de disturbio ya sea natural o antrópico. Las morfoespecies que se recolectaron en el bosque menos perturbado no se encontraron parasitadas en los otros bosques lo que significaría que la infectividad de *Cordyceps* es altamente selectiva. Al parecer el grado de perturbación del bosque no afecta directamente la diversidad de *Cordyceps* en hormigas, sino factores como la humedad relativa y la composición de la mirmecofauna, los cuales modularían la diversidad de la interacción (Fig. 2).

Patrones de distribución espacial de *Cordyceps* y sus anamorfos en el bosque con perturbación natural: La distribución de las interacciones a nivel de estrato y sustrato es muy localizada. Las conductas de los individuos infectados sugieren la presencia de hormonas (de agonía) que pueden originar desplazamientos masivos y recurrentes, este es un factor que puede explicar la disposición gregaria de hormigas infectadas por *Cordyceps*.

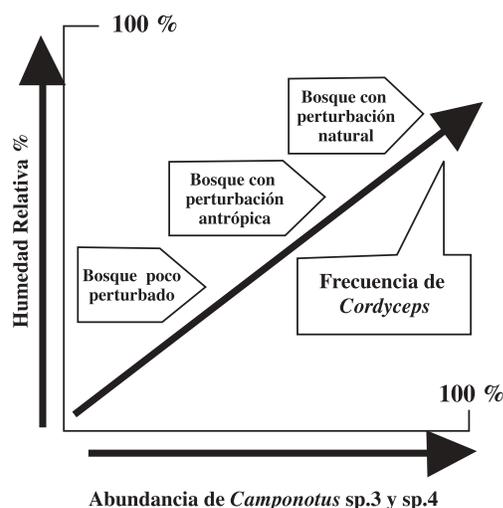


Fig. 2. Modelo explicativo de la interacción *Cordyceps* / hormiga y su relación con el estado de conservación del bosque, la humedad relativa y la abundancia de la hormiga hospedera, *Camponotus* spp.

Fig.2. Model of *Cordyceps* / ant interaction, and conservation status of the forest, relative humidity and the abundance of the host ant *Camponotus* spp.

Las hormigas infectadas por *C. unilateralis* se encontraron asociadas a los sustratos hoja y raicilla a bajas alturas (entre 0 y 1 m) de tal forma que el estroma del hongo puede dispersar sus ascósporas libremente sobre el suelo o sobre hormigas que por allí pasen. Hormigas del género *Camponotus*, infectadas por *C. unilateralis*, fueron encontradas en Brasil adheridas al envés de las hojas de hierbas y arbustos y escondidas siempre de la luz solar directa (Evans 1982, Evans y Samson 1982, 1984). Al parecer este funcionamiento está asociado a patrones altruistas de cada especie de *Camponotus*, expresados mediante el traslado de cadáveres lejos de los centros de actividad de las obreras, los que posteriormente son devorados por sus congéneres antes de la esporulación del hongo. Por otra parte, en Ghana, Evans (1974), halló especies de *Camponotus* infectadas que se exponían al sol ubicándose en ramas y en el haz de las hojas como respuesta al comportamiento fotofílico del hongo. Muchas especulaciones al respecto se han dado; no obstante, para la mayoría de autores este comportamiento responde a las toxinas del hongo que logra producir comportamientos anormales dentro de la hormiga (K. Jaffe com. pers.).

Los anamorfos de *C. unilateralis*, al igual que su forma sexual, se asocian a *Camponotus* ubicados a ciertas alturas y sustratos de acuerdo con sus mecanismos de dispersión de esporas (Cuadro 7). Los individuos infectados con *H. formicarum*, por ejemplo, se ubicaron en raicillas y hojas a una altura de 50 cm; este patrón quizás se debe a la menor incidencia de luz a esta altura y porque sus esporas mucilaginosas podrían desplazarse mejor a través del agua. *Sporothrix insectorum* alcanza a ubicarse hasta 1 m de altura, asociado al envés de las hojas, debido a su resistencia a la desecación y a la capacidad que posee de dispersar esporas a través del aire. *Tilachlidium liberianum* presenta una inclinación por alturas menores a 1 m, pero las observaciones obtenidas no permiten concluir si existe un sustrato específico para este anamorfo.

Cordyceps lloydii var. *binata*, se halló siempre en el envés de hojas de consistencia suculenta, de tal manera que se le facilitó la dis-

persión de las esporas, la protección contra la desecación y el establecimiento del inóculo (Cuadro 6). Las especies de *Cordyceps* encontradas sobre hormigas de la subfamilia *Ponerinae* (Cuadro 2 y 6) se hallaron en el suelo o adheridas a la corteza de bejucos, como el "Yaré" (*Heteropsis spruceana*) y otras lianas, contrariamente a lo que describen Evans y Samson (1982) quienes sostienen que las ponerines neotropicales siempre se esconden bajo la hojarasca y que sólo el estroma de *Cordyceps* emerge como respuesta a un estímulo fotofílico. En los ejemplares del Putumayo el ascenso de estas hormigas enfermas a la parte alta del "Yaré" se explica porque este hábito está ligado al comportamiento de hormigas solitarias como las "congas" (*Paraponera clavata*) que forrajean en el suelo y utilizan estos bejucos para ascender a nectarios florales, pero en el recorrido fallan y terminan adheridas al bejuco o la corteza del árbol donde emerge el estroma de *Cordyceps* buscando la luz solar (Belk *et al.* 1989).

Es de interés anotar la constancia numérica de los individuos de *Camponotus* sp.4 infectados por *C. unilateralis* y sus anamorfos durante las dos épocas de muestreo en el bosque con perturbación antrópica. En ambos períodos se recogieron en un mismo tronco entre 17 y 20 ejemplares. No se observó en ningún caso un centro de actividad de las hormigas o el nido. Un caso similar se presentó en Brasil con *Cephalotes atratus* y *Cordyceps kniphofioides*, que aparecieron en un mismo árbol durante un intervalo de muestreo de dos años (Evans y Samson 1982).

Finalmente, la disposición de los hongos en los diferentes sustratos y estratos permite postular que los mecanismos de dispersión de *Cordyceps* coevolucionaron con el comportamiento de las hormigas hospederas y es muy posible que códigos feromonales puedan regir estos complejos comportamientos inducidos por las toxinas de *Cordyceps* y el patrón altruista de las hormigas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue llevado a cabo gracias a la financiación del Fondo para la Protección del

Medio Ambiente FEN Colombia y al apoyo del Instituto de Ciencias Naturales y el Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia. Agradecemos a la comunidad indígena Inga residente en la vereda "Alto Chaluayaco" (Putumayo) y a la Corporación Autónoma para el Desarrollo Sostenible Sur de la Amazonia (CORPOAMAZONIA) por su apoyo logístico. Finalmente, un reconocimiento a Nivea Cristina Garzón por la lectura y sugerencias al manuscrito.

RESUMEN

Se estudió la diversidad del género *Cordyceps*, hongo entomopatógeno, en hormigas del piedemonte Amazónico colombiano (450-600 msnm, enero y mayo de 1998, épocas seca y lluviosa, respectivamente). La recolección de hormigas sanas y parasitadas por *Cordyceps* se llevó a cabo en tres bosques con distintos regímenes de perturbación: natural, antrópico y poco perturbado. Se establecieron 100 cuadrantes de 1 m² por cada bosque. Las muestras fueron tomadas en hojarasca, arbustos y troncos como sustratos, y cada 50 cm hasta 2 m de altura los estratos verticales. El género *Azteca* fue el predominante en el bosque poco perturbado, mientras *Camponotus*, *Pheidole* y *Crematogaster* abundaron en los bosques con perturbación natural y antrópica. El bosque con perturbación natural presentó 759 individuos de *C. unilateralis* y 69 de *C. lloydii* var. *binata* parasitando hormigas *Camponotus* spp. (Formicidae: Formicinae). Se encontraron sólo seis casos de *C. kniphofioides* var. *ponerinarum* y *C. australis* en las hormigas *Paraponera clavata* y *Pachycondyla crassinoda* (Formicidae: Ponerinae). En el bosque perturbado antrópicamente se presentaron 34 ejemplares de *C. unilateralis* en *Camponotus* mientras que en el menos perturbado no se observaron hormigas parasitadas. Se halló que las hormigas *Camponotus* spp. que son parasitadas por *C. unilateralis* y *C. lloydii* var. *binata* se ubican preferencialmente en el sustrato hoja, hasta 1 m de altura. Se determinó que la incidencia de la interacción *Cordyceps* / hormiga no está influenciada por el estado de conservación del bosque; sin embargo, la variación de la humedad relativa y la presencia o ausencia de la hormiga hospedera son factores que influyen en la diversidad de *Cordyceps* en hormigas. Se encontró, además, que la distribución microespacial de la interacción sigue un patrón determinado, aportando más argumentos a la hipótesis de que los mecanismos de dispersión de *Cordyceps* coevolucionaron con la hormiga influenciando sus códigos feromonales.

REFERENCIAS

Andersen, A.N. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: A review and a recipe. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 16: 347-357.

Andrade, C. de. 1980. Epizootia natural causada por *Cordyceps unilateralis* (Hypocreales, Euascomycetes) em adultos de *Camponotus* sp. (Hymenoptera, Formicidae) na região de Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazon.* 10: 671-677.

Belk, M., H. Black & C. Jorgensen. 1989. Nest tree selective by tropical ant, *Paraponera clavata*. *Biotropica* 21: 173-177.

Evans, C.H. 1974. Natural control of arthropods, with special reference to ants (Formicidae) by fungi in the tropical high forest of Ghana. *J. Appl. Ecol.* 11: 37-49.

Evans, C.H. 1982. Entomogenous fungi in tropical forest ecosystems: An appraisal. *Ecol. Entomol.* 7: 47-60.

Evans, C.H. & R.A. Samson. 1982. *Cordyceps* species and their anamorphs pathogenic on ants in tropical forest ecosystems: I. The *Cephalotes* complex. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 79: 431-453.

Evans, C.H. & R.A. Samson. 1984. *Cordyceps* species and their anamorphs pathogenic of ants (Formicidae) in tropical forest ecosystems II. The *Camponotus* (Formicinae) complex. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 82: 127-150.

Evans, C.H., R.A. Samson & J-P. Latge. 1988. Atlas of entomopathogenic fungi. Springer, Berlin. 186 p.

Fernandez, F. & L. Schneider. 1989. Las hormigas de la reserva natural de la Macarena. *Rev. Col. Entomol.* 15: 38-44.

Halffter, G. 1992. La diversidad biológica de Iberoamérica. Instituto de Ecología, México D. F. 388 p.

Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University, Boston. 896 p.

Kobayasi, Y. 1981. Revision of the genus *Cordyceps* and its allies 2. *Bull. Natur. Mus. Tokyo Ser. B* 7: 123-129.

Kobayasi, Y. 1982. Keys to the taxa of the genera *Cordyceps* and *Torrubiella*. *Trans. Mycol. Soc. Japan* 23: 329-364.

Mains, E.B. 1958. North American entomogenous species of *Cordyceps*. *Mycology* 50: 169-222.

Samson, R., H. Evans & S. Hoekstra. 1982. Notes of entomopathogenic fungi from Ghana. VI. The genus *Cordyceps*. *Proc. Neth. Akad. Wetenscha. Ser. C* 85: 589-605.

