Variación espacio-temporal de la diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano

Kevin Caballero-Argumedo ^{1,5}, Carlos Andrés Daza-Guerra ^{2,5}, Richar Manuel Simanca-Fontalvo ^{3,5} y Neis José Martínez-Hernández ^{4,5}

Resumen

El bosque seco tropical (BST) en el Caribe colombiano ha sido reducido a pequeños fragmentos, lo que resulta en la disminución de la vegetación nativa y afecta la producción y composición de la hojarasca, así como la fauna asociada a este microhábitat. En este estudio, se analizó la variación de la diversidad de hormigas asociadas a la hojarasca (en pendiente y quebradas) en la Reserva Campesina La Montaña (RCM), Reserva Campesina La Flecha (RLF) y Finca La Clarita (FLC) y su relación con las variables ambientales y de la hojarasca. Se empleó la técnica de cernido de hojarasca y captura manual, registrándose 80 especies. La mayor riqueza ($S=62$) y abundancia (frecuencia de captura $N=38$) se registró en la RLF y la menor en la RCM ($S=45$; $N=22$). La mayor riqueza y abundancia se presentó en la quebrada de la FLC durante las lluvias ($S=62$; $N=38$) y la menor en la pendiente en la RCM en seca ($S=34$; $N=15$). El mayor recambio de especies se presentó en la RCM entre las dos épocas climáticas (63%). En la RCM durante la época seca, se registró alta disimilitud (76%) entre la hojarasca adyacente a las quebradas y la pendiente explicada principalmente por el reemplazo de especies (72%); mientras que en lluvias (45,94 %) se debe a la diferencia de riqueza. La diversidad de hormigas de la hojarasca en los tres fragmentos está influenciada por la precipitación y la cobertura del dosel, así como la altura de la hojarasca en la RCM, la humedad del suelo en la RLF y la cobertura de hojarasca en la FLC. Se demuestra que las hormigas asociadas a la hojarasca en los fragmentos presentan una estacionalidad que depende de las precipitaciones y de la dinámica de la hojarasca en las zonas de pendientes o adyacentes a las quebradas.

Palabras claves: Reserva Campesina La Flecha, recambio de especies, precipitaciones, pendiente, quebradas.

*FR: 8-VII-2024. FA: 16-I-2025.

¹ Estudiante de Maestría en Biología. Universidad del Atlántico. Barranquilla, Colombia. kjessidcaballero@mail.uniatlantico.edu.co

orcid.org/0009-0001-1105-1976 **Google Scholar**

² Estudiante de Doctorado en Ciencias - Biología. Universidad Nacional de Colombia sede Caribe - Instituto de Estudios en Ciencias del Mar CECIMAR. Santa Marta, Colombia. caadazagu@unal.edu.co

orcid.org/0000-0001-6599-2328 **Google Scholar**

³ Magister en Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. rsimancafontalvo@gmail.com

orcid.org/0000-0002-6160-4831 **Google Scholar**

⁴ Estudiante de Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. neyjosemartinez@gmail.com

orcid.org/0000-0002-7815-1437 **Google Scholar**

Autor para correspondencia

⁵ Semillero de Investigación de Artrópodos NEOPTERA, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia.

CÓMO CITAR:

Caballero-Argumedo, K., Daza-Guerra, C. A., Simanca-Fontalvo, R. M. y Martínez-Hernández, N. J. (2024). Variación espacio-temporal de la diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 28(2), 149-179. <https://doi.org/10.17151/bccm.2024.28.2.8>

Spatio-temporal variation of ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) associated to leaf litter in fragments of tropical dry forest in the Colombian Caribbean

Abstract:

The tropical dry forest (TDF) in the Colombian Caribbean has been reduced to small fragments, which has decreased native vegetation and affected the production and composition of leaf litter, as well as the fauna associated with this microhabitat. In this study, the variation in ant diversity associated with leaf litter (on slopes and ravines) was analyzed in the Reserva Campesina La Montaña (RCM), Reserva Campesina La Flecha (RLF) and Finca La Clarita (FLC) and its relationship with environmental and leaf litter variables. The technique of leaf litter sifting and manual capture was used, registering 80 species. The highest richness ($S=62$) and abundance (capture frequency $N=38$) was recorded in the RLF and the lowest in the RCM ($S=45$; $N=22$). The highest richness and abundance occurred in the stream area of the FLC during the rainy season ($S=62$; $N=38$) and the lowest on the slope in the RCM during the dry season ($S=34$; $N=15$). The greatest species turnover occurred in the RCM between the two climatic periods (63%). In the RCM during the dry season, a high dissimilarity (76%) was observed between the leaf litter adjacent to the streams and the slope, explained by the replacement of species (72%); while in the rainy season (45.94%) it was due to the difference in richness. The diversity of leaf litter ants in the three fragments is influenced by precipitation and canopy cover, as well as leaf litter height in the RCM, soil moisture in the RLF, and leaf litter cover in the FLC. It is demonstrated that the ants associated with leaf litter in the fragments present a seasonality that depends on precipitation and the dynamics of this substrate in the slope or stream-adjacent areas.

Keywords: La Flecha, turnover, precipitation, slope, streams.

Introducción

En la actualidad, el bosque seco tropical (BsT) en el Caribe colombiano ha quedado reducido a pequeños fragmentos o parches aislados (Pizano y García, 2014). En esta parte del país, la reducción de la vegetación nativa del BsT afecta de forma directa la producción de hojarasca y cambios en su composición y calidad, la cual es enriquecida de manera directa por el dosel de los árboles y material vegetal en descomposición (Kumar y Agrawal, 2001; Kaspari et al., 2008; Montero et al., 2009; Castellanos y León, 2010; Arcila et al., 2012; Fuentes et al., 2018). Adicionalmente, la cantidad y la naturaleza de la hojarasca tienen una importante relación con la formación del suelo, el mantenimiento de su fertilidad y el ciclaje de nutrientes (Ramírez-Correa et al., 2007; Menéndez y Cabrera-Dávila, 2014), puesto que influye en el proceso de edafogénesis y en el mantenimiento de la fertilidad edáfica (Ramírez-Correa et al., 2007).

Uno de los taxones más afectado por la dinámica de la hojarasca en el BsT en el Caribe colombiano son las hormigas, teniendo en cuenta que son insectos que representan la mayor parte de la biodiversidad terrestre, alta biomasa, dominancia numérica e importancia ecológica y son sensibles a los cambios en las condiciones ambientales; por lo que son consideradas especies bioindicadoras del estado de los ecosistemas (Hölldobler y Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Alonso y Agosti, 2000). Por ejemplo, la estacionalidad del BsT influye en la composición de los ensamblajes, debido a que el aumento de las precipitaciones durante la época de lluvias genera una rápida aparición de hojas, flores y frutos; contrario a lo que sucede durante la temporada seca, cuando aumenta la temperatura, la pérdida del follaje en las especies vegetales e incremento de la hojarasca y la disminución del recurso disponible en este microhábitat (Kaspari y Weiser, 2000; Chanatásig-Vaca et al., 2011).

Las hormigas que habitan en la hojarasca poseen diversos atributos (e.g., diversidad de especies y de rasgos morfológicos) y pertenecen a un amplio grupo de gremios tróficos, los cuales van desde generalistas, hasta especialistas y solo explotan recursos que puedan encontrar dentro de la hojarasca o cerca de esta como el eleosoma de semillas, néctar de flores, hongos, restos de animales, heces y depredar otros artrópodos incluyendo hormigas (Bolton, 1994). Sin embargo, dichas preferencias, pueden variar temporal o espacialmente (e.g., entre hojarasca en zonas de pendientes o adyacentes a la quebrada) en función de factores como la disponibilidad del recurso o los requerimientos de la colonia, determinados por variaciones microclimáticas (e.g., temperatura y humedad ambiental y edáfica) (Brown et al., 2001), que podrían regular la estructura de los ensamblajes de hormigas en el BsT, afectar otros aspectos en su etología como el forrajeo y las estructuras de los nidos para el desarrollo de larvas y pupas durante todo el año en estos insectos (Brown, 1973).

Por otro lado, en el Caribe colombiano la mayoría de fragmentos de BsT en buen estado de conservación y con mayor aporte de hojarasca están en zonas de pendiente pronunciadas. En el interior de los fragmentos de bosque, las zonas de mayor pendiente o inclinación mantienen una mayor proporción de hojarasca, debido a que muchas de las especies arbóreas pierden casi todo el follaje por el estrés hídrico en la época seca, en comparación con aquellas que se encuentran adyacentes a quebradas temporales o permanentes. De esta manera, se incrementa la cantidad y altura de la hojarasca en zonas de pendiente, pero la incidencia de los rayos solares la desecan y hacen que pierda la calidad, afectando a los ensamblajes de hormigas asociadas a este microhábitat (Thaiutsa y Granger, 1979; Marín et al., 2008). Sin embargo, la calidad y la acumulación de la hojarasca también cambia con la llegada de las lluvias, debido al arrastre de este material vegetal por las escorrentías hacia las áreas de menor pendiente y esto también incide en la dinámica del ensamblaje de estos insectos en un ecosistema con una estacionalidad bien marcada como el BsT (Gaspar-Santos et al., 2015).

En Colombia, el uso de artrópodos asociados a la hojarasca para determinar el estado de conservación del BsT ha venido en aumento (Martínez-Hernández et al., 2010; Quijano-Cuervo et al., 2019; Ramos y Guerrero, 2023). Sin embargo, aún no existen estudios en el BsT en el Caribe colombiano que se enfoquen en las hormigas que se encuentren en la hojarasca teniendo en cuenta las épocas del año y cómo se distribuyen en distintos hábitats dentro del bosque. Esta información es importante para avanzar en la comprensión de la biología de esta familia, y su uso como modelo biológico.

De acuerdo con lo descrito, planteamos que la diversidad de hormigas asociadas a la hojarasca es menor en zonas de pendiente en comparación con la hojarasca alledaña a quebradas temporales o permanentes y que esta diversidad se ve influenciada por las épocas del año y por condiciones ambientales favorables como la baja temperatura y la humedad del suelo, combinadas con altas coberturas de hojarascas y vegetal. Teniendo en cuenta lo anterior, se analizó la variación de la diversidad de hormigas asociadas a la hojarasca en zonas de pendiente y quebrada entre épocas climáticas contrastantes en tres fragmentos de BsT en el Caribe colombiano y su relación con variables ambientales y microclimáticas de la hojarasca.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los muestreos se llevaron a cabo en tres fragmentos de BsT en diferentes departamentos del Caribe colombiano. Estos fueron seleccionados teniendo en cuenta la presencia de áreas protegidas con ecosistemas estratégicos como el BsT y por estar localizados en zonas con una alta conectividad e integridad ecológica que los convierte en zona prioritaria para la conservación de la biodiversidad en Colombia (Mesa et al., 2016). Teniendo en cuenta lo anterior, se seleccionaron tres fragmentos. El primero en el departamento de Bolívar (Reserva Campesina La Flecha= RLF), el segundo en el Atlántico (Reserva Campesina La Montaña= RCM) y el tercero en el Magdalena (Finca La Clarita= FLC) (Figura 1).

La RLF se encuentra ubicada en el municipio de San Jacinto, Bolívar (9°50'59,48" N, 75°10'00,83" O) a una altitud que oscila entre 300 y 500 m (Figura 1) (Villarreal, 2017). El fragmento tiene una extensión de 149 ha, y el clima predominante es semihúmedo (Castaño-Uribe, 1999; Rangel, 2012; Villarreal, 2017). El régimen de lluvias es bimodal tetra-estacional, con un promedio anual de precipitaciones de 1.972 mm, caracterizado por un periodo de sequía intenso comprendido entre los meses de diciembre y marzo, y un periodo de sequía menos marcado, entre los meses de junio y julio (IDEAM, 2017). La vegetación presenta especies destacadas de BsT de ladera y galería que corresponde a los bosques de tipo higrotropofítico calcícolas, desarrollados en fuertes pendientes con afloramientos de rocas calcáreas de origen coralino (Pizano y García, 2014). Este fragmento se caracteriza porque es atravesado por la quebrada La Flecha, la cual durante la época seca

mantiene en las partes más profundas de su tramo reservorios de aguas. Además, adyacentes a esta quebrada es común observar muchas especies vegetales que mantienen su follaje.

La RCM se encuentra ubicada en el municipio de Juan de Acosta, Atlántico ($10^{\circ}46'2,6''$ N, $75^{\circ}02'34''$ O) a una altitud que oscila entre 177 y 250 m (Figura 1) (Rangel-Acosta y Martínez-Hernández, 2017). El área presenta una extensión de 47 ha, que constituyen una formación hidrotropofítica (Holdridge, 1978). Se presentan lluvias bimodales entre mayo y noviembre, siendo octubre el mes más lluvioso (IDEAM, 2017). El área se encuentra rodeada de cultivos permanentes de maíz, millo, yuca y ají, y presenta actividad ganadera de tipo extensiva (Martínez-Hernández et al., 2010). La vegetación característica en el interior del fragmento de bosque es la típica del BsT (Pizano y García, 2014).

Por último, la FLC se encuentra ubicada en la vereda San Pablo, municipio de Ciénaga, Magdalena ($10^{\circ}52'49,48''$ N, $74^{\circ}08'14,74''$ O), entre 200 y 300 m y hace parte del sistema montañoso de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) en su zona noroccidental (Moya, 2011). El fragmento tiene una extensión de aproximadamente 120 ha, con un tipo de vegetación subhigrofitica característica del zonobioma tropical alternohídrico de las laderas de la SNSM, condicionado por las lluvias (Plan de Manejo PNN-SNSM, 2005). Presenta un clima cálido; el régimen de distribución de las lluvias es de tipo unimodal-biestival, con tendencia a la bimodalidad, y precipitaciones anuales promedio de 2.248 mm (Rangel, 2012; IDEAM, 2017).

Figura 1. Localización geográfica de la Reserva Campesina La Montaña (RCM), la Reserva Campesina La Flecha (RCF) y la Finca La Clarita (FLC) en el Caribe colombiano. Fuente: los autores.

Diseño de muestreo

Se realizaron dos muestreos en cada localidad, uno en época seca (diciembre-marzo) y otro en lluvias (julio-noviembre) entre 2017-2018. En cada fragmento se establecieron dos transectos, uno en zona de pendientes (entre 18,45° y 35,21° de inclinación), y otro adyacente a zonas de quebradas temporales. Por transecto, se marcaron cinco estaciones distanciadas 100 m una de la otra para cubrir la mayor área y microhábitats (hojarasca en zona de pendiente o adyacente a quebradas); ya que la acumulación de este tipo de material vegetal es muy heterogénea en los lugares seleccionados. En cada una se seleccionaron tres puntos colocados en forma triangular distanciados 10 m entre sí para un total de 15 puntos/transectos y 30 por muestreo/fragmento. Por punto se realizó recolección de hojarasca para la extracción de las hormigas de forma pasiva en un recipiente plástico de 10 l. La hojarasca fue previamente cernida con ayuda de un tamizador Winkler de ojo de malla de 1 cm² (Fisher, 1998; Bestelmeyer et al., 2000). El material fue cernido durante cinco minutos para separar restos de ramas y otros residuos de la parte fina y organismos presentes y fueron almacenados en sacos Winkler, que se dejaron actuar durante 48 horas (Agosti y Alonso, 2003), luego se separaron y rotularon las muestras para su transporte y posterior revisión. Adicionalmente, para complementar la información obtenida mediante el cernido de hojarasca, se realizaron recolecciones manuales intensivas sobre restos de troncos en descomposición, ramas secas, suelo, vegetación y pistas de forrajeo (Fernández et al., 2019). Por cada punto se invirtieron 10 minutos, para un total de 150 min/transecto. Los individuos recolectados se guardaron en alcohol al 90%. Posteriormente, las muestras fueron limpiadas e identificadas con claves taxonómicas propuestas por Fernández (2001) y Fernández et al. (2019).

Variables ambientales

En cada punto se midieron variables ambientales como la temperatura (°C) y la humedad del suelo (%) con un termómetro y un higrómetro de suelo (marca Extech, modelo MO750). La cobertura del dosel con un densitómetro esférico de espejo convexo según lo propuesto por Valdez et al. (2006), donde su valor fue el promedio de cinco mediciones obtenidas; una al centro de la parcela y las otras cuatro a intervalos de 90° de separación angular y a una distancia de 5 m del punto central. Se midió la altura de la hojarasca empleando una regla milimetrada. Por último, se cuantificó la cobertura de la hojarasca y demás componentes del sustrato (suelo, madera y plantas) utilizando un cuadrante de 1 m², con subdivisiones de 10 cm, realizando modificaciones a lo propuesto por Agosti y Alonso (2003).

Análisis de datos

La riqueza se determinó como el número de especies por hábitat (pendiente o adyacente a quebrada), época y fragmento; mientras que la abundancia se obtuvo teniendo en

cuenta la frecuencia de captura, la cual se definió como la presencia de una especie n -veces dentro de los transectos y muestreos como un parámetro de abundancia relativa (Romero y Jaffé, 1989). La completitud de muestreo se calculó utilizando el estimador de cobertura propuesto por Chao y Jost (2012). La diversidad se calculó mediante los números de Hill (Hill, 1973) en unidades del número efectivo de especies (Jost, 2006). Se calcularon los valores de diversidad verdadera, $0D$ (riqueza especies), $1D$ (especies comunes) y $2D$ (especies muy abundantes). Estos índices de diversidad fueron comparados usando los intervalos de confianza al 95% (Cumming et al., 2007). El análisis fue realizado con el paquete iNEXT (Hsieh et al., 2022). Adicionalmente, se estimó la diversidad beta (β), basada en la disimilitud de Jaccard. En esta, la disimilitud total (β_{cc}) = reemplazo de especies ($\beta-3$) + diferencias en riqueza (β_{rich}), según lo propuesto por Carvalho et al. (2013). Estos análisis se realizaron utilizando datos de presencia-ausencia de las especies con la ayuda del paquete BAT (Cardoso et al., 2022).

Los cambios en composición y estructura del ensamblaje entre fragmentos, épocas climáticas y hábitats fueron analizados empleando un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) utilizando como medida de distancia el índice de similitud de Bray-Curtis, acompañado *a posteriori* por un análisis de similitud (ANOSIM) y un Análisis Permutacional Multivariado de Varianza (PERMANOVA) basado en matrices de distancia. Las variables ambientales se ajustaron al nMDS utilizando la función `envfit` con 999 permutaciones. Estos análisis fueron realizados con el paquete `Vegan` (Oksanen et al., 2022). Por otro lado, fueron realizados modelos lineales generalizados y análisis de varianza (ANOVA), con el fin de determinar el efecto de las variables predictoras (fragmento, época, y hábitat) sobre los atributos de la comunidad de hormigas (riqueza e incidencia de especies). La riqueza de especies se ajustó a una distribución Poisson, mientras que la abundancia a una Binomial Negativa, con función de enlace logarítmica. Se eligieron los modelos con menor valor de AIC (Akaike, 1974). Estos análisis se realizaron con el paquete `Stats` (Bolar, 2022). Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 4.4.0 (R Development Core Team, 2017).

Resultados

Abundancia y riqueza de hormigas de hojarasca

Los ensamblajes de hormigas en los tres fragmentos de bosque seco se agruparon en siete subfamilias, 30 géneros y 80 especies; siendo la RLF el fragmento con mayor número de especies (61 especies), seguido por la FLC (59 especies) y por último la RCM (44 especies) (Material suplementario 1, MS 1). La subfamilia más diversa fue Myrmicinae (FLC= 33, RLF= 32, RCM= 24 especies), seguida de Ponerinae (RLF= 14, RCM= 11, FLC= 10 especies). Los géneros con mayor riqueza fueron *Solenopsis* (10), *Pheidole* (9) y *Camponotus* con 8 especies. A nivel de especies, en la FLC tuvieron más frecuencia de captura *Brachymyrmex aphidicola* Forel, 1909

(31), *Labidus coecus* (Latreille, 1802) (27), *Strumigenys elongata* Roger, 1863 y *Dolichoderus bispinosus* (Olivier, 1792) (26); mientras que en la RLF se presentó una mayor captura de *Hypoponera* aff. *opaciceps* (Mayr, 1887) (17), *Rogeria foreli* Emery, 1894 (15), *Pheidole biconstricta* Mayr, 1870, *Pheidole fallax* Mayr, 1870 y *Solenopsis picea* Emery, 1896 (14). Por último, en la RCM las especies con mayor frecuencia de captura fueron *Hypoponera* aff. *opacior* (Forel, 1893) (19) y *Solenopsis stricta* Emery, 1896 (10) (MS 1, Figura 2).

Figura 2. Vista lateral de las hormigas con mayor frecuencia de captura en los tres fragmentos (RCM, RCF y FLC) de bosque seco en el Caribe colombiano: **a)** *Brachymyrmex aphidicola*, **b)** *Labidus coecus*, **c)** *Strumigenys elongata*, **d)** *Dolichoderus bispinosus*, **e)** *Hypoponera* aff. *opaciceps*, **f)** *Hypoponera* aff. *opacior*, **g)** *Rogeria foreli*, **h)** *Pheidole biconstricta*, **i)** *Pheidole fallax*, **j)** *Solenopsis picea*, **k)** *Ectatomma ruidum*.

Fuente: los autores.

Las mayores abundancias promedio se registraron en la FLC ($\bar{X} = 19,90$, D.E $\pm 9,12$) y en la RLF ($16,60 \pm 6,62$), mientras que los valores más bajos se observaron en la RCM ($\bar{X} = 9,60$ D.E = $\pm 6,48$); presentándose diferencias significativas ($p < 0,05$) entre la RCM con los demás fragmentos. Entre épocas climáticas, la mayor abundancia se presentó durante las lluvias ($\bar{X}=17,37$ D.E= $\pm 7,52$), en comparación con la época seca ($13,37 \pm 9,17$), presentándose diferencias significativas ($p < 0,05$) entre estas. Al analizar los hábitats, la mayor abundancia se presentó en la quebrada ($\bar{X}=16,80$ D.E= $\pm 8,00$), sin presentar diferencias significativas ($p > 0,05$), con lo registrado en la pendiente (Pen= $13,93 \pm 8,98$).

Teniendo en cuenta la época, fragmento y hábitats no se evidenció un patrón claro con respecto a la abundancia de hormigas. En la RCM la mayor abundancia se presentó en la quebrada durante las lluvias ($\bar{X} = 19,20$ D.E = $\pm 3,56$) y las más bajas durante la época seca en ambos hábitats (Que $\bar{X} = 5,80$ D.E = $\pm 3,03$; Pen $\bar{X} = 5$ D.E = $\pm 3,67$), presentándose diferencias significativas ($p < 0,05$) entre estos (Figura 3). En la RLF, las mayores abundancias se registraron en la quebrada durante la época seca ($\bar{X}=17,80$ D.E= $\pm 3,70$) y en la pendiente durante las lluvias ($23,40 \pm 5,03$); pero solo este último presentó diferencia significativa ($p < 0,05$) con la pendiente durante la época seca donde se capturó la menor abundancia ($10,20 \pm 6,38$) (Figura 3). En la FLC se presentó un comportamiento opuesto a lo evidenciado en la RLF, con mayores abundancias en la pendiente durante la época seca ($\bar{X}= 22,80$ D.E= $\pm 10,35$) y en la quebrada durante las lluvias ($\bar{X}= 24,40$ D.E= $\pm 9,48$); mientras que la abundancia más baja se presentó en la quebrada durante la época seca ($\bar{X}=18,60$ D.E= $\pm 9,18$) y en la pendiente durante las lluvias ($\bar{X}=13,80$ D.E= $\pm 4,45$). Con respecto a la abundancia, se presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) solo entre los dos hábitats durante las lluvias (Figura 3). Cabe resaltar que la interacción de los factores (épocas, fragmentos y hábitats) presentaron una interacción con efecto estadísticamente significativo ($p < 0,05$) sobre la riqueza e incidencia de hormigas (MLG).

Figura 3. Variación de la incidencia de hormigas por fragmentos, épocas y hábitats en el área de estudio.

Fuente: los autores.

Diversidad de hormigas asociadas a la hojarasca

La cobertura del muestreo fue moderadamente alta (86,65-92,93%). La diversidad de orden cero (0D), uno (1D) y dos (2D) presentaron un comportamiento similar (figuras 4a-c). En la RCM la mayor diversidad se estimó en la quebrada durante las lluvias (0D= $34 \pm 6,61$; 1D= $28,90 \pm 3,56$; 2D= $25,32 \pm 2,99$ ($X + I.C.$) especies efectivas) presentando diferencias significativas ($p < 0,05$) con las demás épocas y hábitats de este fragmento (figuras 4a-c). En la RLF, la diversidad fue homogénea, presentándose la diversidad más alta en la quebrada durante la época seca (0D= $38 \pm 7,19$; 1D= $31,15 \pm 5,29$; 2D= $26,14 \pm 4,68$ especies efectivas) y las más baja en la pendiente durante la misma época (0D= $27 \pm 13,13$; 1D= $22,75 \pm 9,41$; 2D= $19,56 \pm 7,01$ especies efectivas), pero sin presentarse diferencias significativas ($p > 0,05$) en este fragmento (figuras 4a-c). Por último, la FLC presentó poca variación, con valores más altos en la pendiente durante la época seca (0D= $37 \pm 11,28$; 1D= $28,28 \pm 5,52$; 2D= $23,21 \pm 3,64$ especies efectivas) y la quebrada en las lluvias (0D= $34 \pm 20,69$; 1D= $25,03 \pm 6,43$; 2D= $20,56 \pm 3,39$ especies efectivas); mientras que los más bajos se estimaron en la pendiente durante las lluvias (0D= 30 ± 9 ; 1D= $23,76 \pm 5,76$; 2D= $19,28 \pm 4,38$ especies efectivas) y en la quebrada durante la poca seca (0D= $29 \pm 9,07$; 1D= $21,73 \pm 4,74$; 2D= $17,91 \pm 3,54$ especies efectivas), sin presentarse diferencias significativas ($p > 0,05$) en este fragmento (figuras 4a-c).

Figura 4. Variación de la diversidad verdadera en términos de a) riqueza de especies 0D , b) especies frecuentes 1D y c) muy comunes 2D por fragmento, épocas y hábitats. *Nota.* Los puntos indican el promedio de especies y las barras de error corresponden a los intervalos de confianza al 95%. Fuente: los autores.

Teniendo en cuenta la composición de Formicidae por fragmentos, la FLC registró el mayor número (10) de especies exclusivas [*Anochetus neglectus* Emery, 1894; *Camponotus lindigi* Mayr, 1870; *Camponotus* spD; *Crematogaster curvispinosa* Mayr, 1862; *C. flavosensitiva* Longino, 2003; *Pheidole* spE; *Pseudomyrmex gracilis* (Fabricius, 1804); *P. spinicola* (Emery, 1890); *Sericomyrmex opacus* Mayr, 1865; *S. eggersi* Emery, 1890], seguido de RLF con nueve [*C. brettessi* Forel, 1899; *Camponotus* spA; *Cephalotes atratus* (Linnaeus, 1758); *C. christopherseni* (Forel, 1912); *Neoponera apicalis* (Latreille, 1802); *Pachycondyla crassinoda* (Latreille, 1802); *P. harpax* (Fabricius, 1804); *P. dorsata* Wilson, 2003; *M. urichii* (Forel, 1893)] y la localidad RCM con tres especies [*Pheidole* spB; *Solenopsis* spA; *Solenopsis* spB].

Al analizar la diversidad entre los tres fragmentos estos comparten 30 especies [*A. diegensis* Forel, 1912; *B. aphidicola*; *Camponotus* spC; *C. nigropilosa* Mayr, 1870; *C. cornutus* Kempf, 1968; *D. bispinosus*; *D. insanus* Buckley, 1866; *E. ruidum* Roger, 1861; *E. tuberculatum* Olivier, 1792; *H. distinguenda* Forel, 1909; *H. opaciopsis*; *H. parva* (Forel, 1909); *H. trigona* Mayr, 1887; *Megalomyrmex drifti* Kempf, 1961; *Nylanderia* sp.; *Octostruma balzani* (Emery, 1894); *Odontomachus bauri* Emery, 1892; *O. opaciventris* Forel, 1899; *P. biconstricta*; *P. fallax*; *P. gaigei* Forel, 1914; *Pheidole* spC; *P. mayri* Forel, 1899; *Pseudomyrmex* spA; *R. foreli*; *S. altinodis* Forel, 1912; *S. bicolor*; *S. picea*; *S. stricta*; *S. elongata* Roger, 1863]. Al hacer el análisis entre pares de fragmentos, se obtuvo que RLF con FLC comparten 15 especies, seguido de RCM con RLF con ocho especies y RCM con FLC con cuatro especies. Por último, las especies que se comparten entre épocas por fragmento, en la FLC se compartieron el mayor número de especies (34), seguido por RLF con 29 y RCM con 14 especies.

Según la diversidad beta (β), entre fragmentos, se encontró que la RCM presenta la disimilitud total (β_{cc}) más alta con los demás fragmentos (FLC= 56,94% y RLF= 45,59%), mientras que entre la RLF y la FLC fue de 42,11%. Esta disimilitud total (β_{cc}) está explicada principalmente por β_{rich} entre fragmentos, teniendo en cuenta que la RCM presenta la diferencia de riqueza (β_{rich}) más alta con los demás fragmentos (RLF= 25%; FLC= 20,83%), mientras que entre la RLF y la FLC fue de 2,63%. Teniendo en cuenta el reemplazo de especies ($\beta-3$) entre fragmentos, se evidencia un patrón inverso, valores altos entre la FLC con los demás fragmentos (RLF= 39,47%; RCM= 36,11%); y bajos entre la RCM y la RLF con un 20,59% (Figura 5a).

Al comparar cada fragmento entre época climática, se observó que solo la disimilitud total (β_{cc}) entre épocas climáticas es más alta en la RCM (59,09%), atribuido principalmente al reemplazo de especies ($\beta-3$) (31,82%) y en menor proporción a la diferencia de riqueza (β_{rich}) (27,27%); mientras que en la FLC y en la RLF la disimilitud total (β_{cc}) es atribuida completamente al reemplazo de especies ($\beta-3$) (44,07 y 42,62%, respectivamente) (Figura 5b).

Al observar la diversidad beta (β) entre hábitats en cada época y fragmento, se evidencia la mayor disimilitud total (β_{cc}) entre la quebrada y la pendiente durante la época seca en la RCM (76%), debido principalmente al reemplazo de especies (β_3) (72%). Las demás comparaciones presentan una disimilitud total (β_{cc}) similar entre los hábitats variando entre 56,52% y 64,58%, disimilitud atribuida principalmente al reemplazo de especies (β_3); con excepción de la quebrada y la pendiente durante la época de lluvias en la RCM donde la disimilitud es debido a la diferencia de riqueza (β_{rich}) (45,94%) (Figura 5c).

Figura 5. Variación de las variables ambientales, edáficas y de la hojarasca por épocas, fragmentos y habitats en el área de estudio
Fuente: los autores

Relación de las variables ambientales con la variación de la diversidad de Formicidae

A nivel general, algunas variables ambientales y características de la hojarasca presentaron un claro patrón estacional. Las comunidades de hormigas de la hojarasca presentes en cada fragmento se vieron significativamente afectadas por diferentes variables. En el caso de la RCM, se vieron influenciadas principalmente por la altura de la hojarasca ($6,33 \pm 1,29$ cm), la cobertura del dosel ($96,82 \pm 5,37\%$) y la precipitación (175,40 mm) que tienen efectos en los valores de riqueza de este fragmento (Tabla 1). Para el caso del fragmento de la RLF, la humedad del suelo ($20,37 \pm 1,75$), la precipitación (322 mm) y la cobertura del dosel ($96,60 \pm 2,31\%$) tuvieron influencia en la riqueza de las hormigas (Tabla 1). Por último, en la FLC la cobertura de hojarasca ($87,80 \pm 5,63\%$), la cobertura de dosel ($93,48 \pm 4,74\%$) y la precipitación (149,45 mm) fueron las variables que tuvieron mayor influencia en la riqueza de las hormigas de la hojarasca en este fragmento (Tabla 1).

Tabla 1. Variación de las variables ambientales entre épocas, fragmentos y hábitats en el área de estudio.

Épocas/ Fragmentos	RCM		RLF		FLC	
	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen
Seca						
TS (°C)	27,84 ± 1,25	30,02 ± 1,52	25,80 ± 0,78	26,22 ± 1,05	26,12 ± 0,98	25,56 ± 0,82
HS (%)	9,30 ± 2,19	7,54 ± 0,73	18,16 ± 1,88	8,26 ± 1,02	9,65 ± 0,48	7,54 ± 1,28
Prec (mm)	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	16,50 ± 0,00	16,50 ± 0,00	0,07 ± 0,00	0,07 ± 0,00
CD (%)	63,72 ± 8,47	61,64 ± 14,92	90,46 ± 1,37	75,54 ± 3,94	83,30 ± 8,88	80,72 ± 8,05
A.Hoj (cm)	8,59 ± 1,97	8,22 ± 0,74	8,34 ± 1,75	7,18 ± 1,90	8,16 ± 1,01	8,18 ± 1,27
C.Hoj (%)	95,80 ± 1,30	89,20 ± 2,28	90,60 ± 6,31	89,00 ± 2,24	87,80 ± 5,63	79,20 ± 9,50
C.Mad (%)	1,20 ± 0,84	4,00 ± 4,00	1,80 ± 3,49	1,20 ± 1,64	2,80 ± 2,17	3,60 ± 3,58
S.Des (%)	2,60 ± 0,89	4,40 ± 2,19	1,00 ± 1,00	0,40 ± 0,55	2,80 ± 2,77	5,00 ± 8,97
MVV (%)	0,40 ± 0,89	2,40 ± 2,51	6,60 ± 3,71	8,80 ± 1,10	7,00 ± 4,36	12,20 ± 5,72
Lluvias						
T (°C)	27,92 ± 0,25	27,52 ± 0,31	26,14 ± 0,91	25,70 ± 0,35	24,86 ± 0,50	25,06 ± 0,24
HS (%)	14,72 ± 4,82	13,86 ± 1,95	20,37 ± 1,75	13,22 ± 1,39	11,89 ± 0,93	10,74 ± 0,70
Prec (mm)	175,40 ± 0,00	175,40 ± 0,00	322,00 ± 0,00	322,00 ± 0,00	149,45 ± 0,00	149,45 ± 0,00
CD (%)	93,92 ± 3,13	96,82 ± 5,37	95,84 ± 2,22	96,60 ± 2,31	84,26 ± 6,10	93,48 ± 4,74
A.Hoj (cm)	6,33 ± 1,29	6,15 ± 1,18	5,84 ± 0,34	5,54 ± 1,44	4,56 ± 1,39	5,02 ± 1,21
C.Hoj (%)	80,40 ± 6,35	72,20 ± 9,93	84,80 ± 2,17	82,20 ± 6,76	66,80 ± 18,31	50,80 ± 9,07
C.Mad (%)	4,20 ± 3,56	4,40 ± 2,30	1,00 ± 1,73	1,40 ± 1,95	4,20 ± 8,84	5,00 ± 3,32
S.Des (%)	2,80 ± 2,28	2,00 ± 1,87	1,60 ± 1,82	0,00 ± 0,00	13,40 ± 7,99	28,00 ± 13,82
MVV (%)	12,60 ± 8,08	21,40 ± 7,09	12,60 ± 1,67	16,40 ± 5,81	15,40 ± 12,88	18,20 ± 2,05

Nota. Abreviaturas: temperatura del suelo (TS), humedad del suelo (HS), precipitación (Prec), cobertura del dosel (CD), altura de hojarasca (A.Hoj), cobertura de hojarasca (C.Hoj), cobertura de madera (C.Mad), suelo desnudo (S.Des) y material vegetal vivo (MVV). Promedios ± D.E.
Fuente: los autores.

Mediante el nMDS se logró evidenciar en la RCM que la estructura del ensamblaje de hormigas presenta una ligera agrupación por época climática ($R= 0,376$; $p= 0,001$) y en menor medida a la interacción de las épocas con los hábitats ($R= 0,309$; $p= 0,004$); aunque no se observó una separación entre los hábitats quebrada y pendiente ($R= 0,024$; $p= 0,316$) (Figura 6a). Esta segregación está relacionada positivamente con la cobertura y altura de la hojarasca en la época seca ($p< 0,05$); mientras que, durante las lluvias en las zonas de pendiente, existe una estrecha relación con las precipitaciones y el material de vegetal vivo ($p< 0,05$) (Figura 6a).

En cuanto a la RLF, se observa la formación de dos grandes grupos teniendo en cuenta las épocas climáticas ($R= 0,287$; $p= 0,001$). En la época seca se ve una ligera separación de los hábitats, lo cual se comprueba con la significancia de la interacción de los factores ($R= 0,452$; $p= 0,001$). En este fragmento, los hábitats de forma independiente no presentan un efecto claro en la diferenciación de la estructura de los ensamblajes ($R= 0,024$; $p= 0,316$). Con respecto a las condiciones ambientales, la altura y cobertura de la hojarasca ($p< 0,05$), se correlaciona positivamente en la época seca en la quebrada; mientras que las lluvias son caracterizadas ($p< 0,05$) por la precipitación, la cobertura del dosel y el material de vegetal vivo (Figura 6b).

Por último, en la FLC no se aprecia la formación de grupos claros teniendo en cuenta la época ($R= 0,186$; $p= 0,003$) o el hábitat ($R= 0,056$; $p= 0,173$), pero sí con la interacción de los factores ($R= 0,257$; $p= 0,001$). En este fragmento, el suelo desnudo y la cobertura del dosel se asocian ($p< 0,05$) con las lluvias, principalmente con el hábitat pendiente, mientras que la cobertura de la hojarasca se asocia ($p< 0,05$) con la quebrada durante las lluvias y en general con la época seca (Figura 6c). A nivel general, mediante el análisis PERMANOVA, se determinó que la interacción entre los fragmentos, épocas y hábitats tienen un efecto significativo (Pseudo-F= 2,18, $p= 0,001$; $gl= 2$) sobre la estructura de la comunidad de hormigas asociadas a la hojarasca.

Figura 6. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) realizado para los fragmentos a) RCM, b) RLF y c) FLC por épocas y hábitat.

Nota. Abreviaturas: cobertura de hojarasca (C.Hoj), altura de la hojarasca (A.Hoj), cobertura de madera (C.Mad), suelo desnudo (S.Des), material vegetal vivo (MVV), cobertura del dosel (CD), precipitación (Prec), temperatura del suelo (T), humedad del suelo (HS).

Fuente: los autores.

Discusión

Se registró entre el 67-93% de las especies que se esperaban para los departamentos donde se realizó el estudio, con 44 especies para el Atlántico, 61 para Bolívar y 88 para el Magdalena; lo cual refleja una buena representatividad por ser un porcentaje significativo de la mirmecofauna presente en la región Caribe (Fernández et al., 2019; Ramos et al., 2022). Estos resultados son similares a los registrados por Fontalvo-Rodríguez y Solís-Medina (2009) y Guerrero y Sarmiento (2010), considerando el hecho de que son fragmentos de bosque seco con una alta actividad antrópica como la minería, la agricultura y la ganadería (Cuezzo y Guerrero, 2012; García-Atencia y Martínez-Hernández, 2015).

De las 80 especies de hormigas registradas en los tres fragmentos, estas hacen parte de 30 géneros y siete subfamilias, lo cual representan un 6,6% de las aproximadamente 1.200 especies descritas para el país y el 19,38% de las registradas en la región del Caribe colombiano (Fernández et al., 2019). La RLF fue el fragmento con mayor número de especies y coincide con los mayores promedios de cobertura de dosel. En este fragmento, tanto la composición como la diversidad vegetal están dominadas por las familias Fabaceae, Malvaceae, Rubiaceae y Bignoneae (Rangel, 2012). Estas plantas caducifolias y aquellas siempre verdes, presentan en sus tres estratos vegetales (rasante, arbustivo y arbóreo) una estrecha relación con las subfamilias Myrmicinae, Ponerinae y Formicinae; las cuales presentaron el mayor número de especies (Pizano y García, 2014). Los bajos valores de riqueza registrados en la RCM, se pueden atribuir a la reducción del área del bosque, el grado de aislamiento y la fragmentación; lo cual afecta la diversidad de hormigas (Lozano-Zambrano et al., 2007; Arcila et al., 2008; Chacón de Ulloa et al., 2012; Gallego-Roper y Salguero, 2015). La disminución de la cobertura del dosel influye de manera inversa en la regulación de la temperatura y la humedad relativa, así como cambios bruscos en los microclimas de la hojarasca; lo cual incide de manera negativa en la actividad y presencia de especies en este fragmento más intervenido (Altamar, 2020).

Los mayores valores tanto de riqueza y abundancias registradas en la FLC y la RLF, se pueden atribuir al microclima ofrecido por la hojarasca de cada fragmento y la disponibilidad de recursos para las distintas especies que habitan o forrajean en este tipo de sustrato (Fowler, 1993; Sayer, 2006; Chanatásig-Vaca et al., 2011). Por otro lado, esta abundancia y riqueza se pueden atribuir a la gran cantidad de hojarasca encontrada durante los muestreos en las dos épocas (Barros et al., 2002). Lo anterior, brinda una mayor diversidad de microhábitats y recursos, viéndose reflejado en la composición y diversidad de hormigas a nivel local para las dos épocas (Torres y Snelling, 1997; Rivas y Schoereder, 2007; Kaspari et al., 2008). Cabe resaltar que la FLC y la RLF pertenecen a la misma región de vida tropical con ecosistema de los bosques secos de *Poulsenia armata* - *Anacardium excelsum*, y comparten características

bióticas como especies vegetales y de artrópodos (Rangel, 2012). En el caso de la mayor diversidad de géneros en la RCM, se puede atribuir a que filogenéticamente la diversidad está más dispersa en este fragmento (Korb et al., 2019). Esto se respalda principalmente por diferencias abióticas (bajas precipitaciones, mayor temperatura y menor humedad) entre este fragmento con la RLF y la FLC; lo cual puede influir en la producción de hojarasca y la oferta de sustrato y recursos alimenticios. Esto implica que las especies que comparten los mismos rasgos (uso de la hojarasca) tienen más probabilidades de coexistir en los dos últimos fragmentos, disminuyendo la competencia entre las especies.

A nivel temporal, los mayores valores de riqueza y abundancia se encontraron en las lluvias, época que se caracterizó ambientalmente por presentar temperaturas menores y alta humedad relativa del suelo. Estos factores, así como las lluvias, son determinantes de la riqueza y abundancia de formícidos edáficos (Guerrero y Sarmiento, 2010; Fernández et al., 2019); ya que la hojarasca húmeda es fácilmente descompuesta por hongos y artrópodos detritívoros, que posteriormente son consumidos por las hormigas (Radchenko y Elmes, 2010).

Entre los hábitats, la mayor riqueza y abundancia se observó durante la época seca en la hojarasca adyacente a las quebradas. La ubicación cercana a un cuerpo de agua y topografía, proporcionaron condiciones microclimáticas en el suelo, que permiten que esta parte del bosque sea utilizado como refugio y sitios de nidificación para las comunidades de hormigas cuando se prolonga el estrés hídrico (Toro y Ortega, 2006; Delgado et al., 2008; Schatz y Lachaud, 2008). Además, contribuye a la diversidad de recursos alimenticios, para las hormigas, como néctar, frutos y otros insectos (Oliveira y Pie, 1998; Delabie et al., 2003). Adicionalmente, es favorable para las hormigas, pues contribuyen a la regulación de su temperatura corporal y evitan la desecación (Blüthgen et al., 2000; Rivas y Schoereder, 2007; Gutiérrez-Rapalino y Domínguez-Haydar, 2017); las cuales están protegidas por vegetación perenne y con mayor follaje en las quebradas en estos fragmentos que albergan especies de hormigas adaptadas a esas condiciones específicas como *A. diegensis*, *H. aff. opaciceps*, *O. opaciventris* y *P. biconstricta* (Fernández, 1992; Orivel et al., 1997; Jiménez et al., 2008; Fernández et al., 2019; Camargo-Vanegas y Guerrero, 2020).

Los mayores valores de abundancia y diversidad durante las lluvias en la hojarasca en zonas de pendiente, se pueden relacionar con una menor saturación de agua que permite ambientes menos húmedos. Algunas hormigas pueden preferir este tipo de sustratos cuando las lluvias son más fuertes y de esta manera disminuyen su mortalidad (Gallego-Roper y Salguero, 2015). Adicionalmente, la topografía de los bosques secos hace que las pendientes sean más heterogéneas que las quebradas, formándose una mayor variedad de microhábitats con suelos más secos (Osorio, 2012), lo cual permite la colonización de hormigas de comportamiento generalista y predadores (Snyder et al., 2006).

La falta de un claro patrón entre las interacciones época, fragmento y hábitats con respecto a la abundancia y diversidad de hormigas, impidió establecer un patrón para el bosque seco, pues cada fragmento presentó características que moldean la estructura de su comunidad de hormigas. Por ejemplo, la RLF presentó un régimen hidrológico distinto a los otros fragmentos, ya que durante la época seca permanecieron pequeños charcos de agua, en las zonas profundas de las quebradas, que sirvieron como reservorios que favorecen el predominio de vegetación higrotropofítica (Pizano y García, 2014). La FLC presentó un alto grado de inclinación y zonas de actividades agrícolas y mineras, lo que ha derivado en la pérdida de vegetación nativa y pérdida de microhábitats (De Moya et al., 2021). Por último, la RCM, clasificada como un ecosistema semiárido de marcado déficit de agua durante la época seca (Rangel, 2012; Quijano-Cuervo et al., 2019), reflejó un patrón estacional en la composición y la estructura del ensamblaje de hormigas.

Además, durante la época seca se registraron especies que no tienen un periodo estricto de actividad, por su mayor adaptabilidad a las características medioambientales. Por ejemplo, las especies *B. aphidicola*; *Cephalotes columbicus* Forel, 1912; *Camponotus mucronatus santschii* Forel, 1899; *E. tuberculatum*; *H. parva*; *P. fallax*; *Pheidole* spB; *Pheidole* spC y *S. picea*, es posible que incrementen su actividad durante la época de lluvias, pero en seca este patrón puede decrecer y esto disminuye su probabilidad de ser capturadas (Radchenko y Elmes, 2010; Fernández et al., 2019). Por otro lado, es posible que la presión antrópica y la pérdida de cobertura boscosa juegue un papel importante en la disminución de microhábitats específicos y en la ausencia de hormigas de grupos especialistas como *Atta colombica* Guérin-Méneville, 1844; *Eciton burchellii* Westwood, 1842; *L. coecus*; *N. apicalis*; *S. opacus* y *S. eggersi*; razón por la cual se hace indispensable incorporar este tipo de variables en próximos estudios para demostrar esta hipótesis.

Por otra parte, la dominancia de algunas especies de hormigas como *S. elongata* y *D. bispinosus* puede afectar la abundancia, la distribución espacial y el comportamiento de otras especies. Estas emplean técnicas agresivas que van desde el uso de repelentes químicos, hasta el establecimiento de territorios en el BsT; de esta manera, se genera una alta competencia interespecífica por los recursos en la hojarasca (Andersen, 1990; Hölldobler y Wilson, 1990; Serna, 1999; Toro y Ortega, 2006). En la RLF se presentó una mayor captura de *H. aff. opaciceps* y *R. foreli*, lo cual puede estar relacionado a que se encontraron varios sitios de anidación de estas especies ubicados en lugares con abundante hojarasca, cercanos a los puntos de monitoreo y esto incrementa las opciones de capturar individuos de estas especies (obs. pers.). Cabe resaltar que estas especies son de importancia ecológica en la hojarasca de los bosques tropicales y son indicadoras del estado del ecosistema, debido a que estas son hormigas más bien generalistas (Kaspari y Weiser, 2000; Soares y Schoereder, 2001; Brandão et al., 2012; Branstetter et al., 2017). Por último, en la RCM la especie con

mayor frecuencia de captura fueron *H. aff. opaciceps*, *E. ruidum* y *S. stricta*, lo que podría estar asociado a que son especies abundantes y frecuentes en la hojarasca, el suelo y en troncos podridos en los bosques tropicales; presentando una alta biomasa y muchas colonias formadas principalmente por obreras, sumado a que son en extremo agresivas a tal punto de defender sus sitios de forrajeo (Fernández et al., 2019).

Por otro lado, la diversidad beta (β) evidenció que entre todos los fragmentos comparten menos del 50% de las especies, las cuales presentan una tendencia a ser ocupados por especies comunes y poco frecuentes. La distribución del BsT en forma de parches con poca conectividad en el Caribe colombiano, pueden influir en la presencia de especies exclusivas, dada la preferencia de muchas especies de hormigas por bosques nativos que proveen variedad de sustratos para anidar y microclimas más constantes (Lattke, 2003; Jiménez et al., 2008). Esto genera un alto nivel de endemismos y un patrón en la distribución de las especies de hormigas asociadas a la hojarasca en el Caribe colombiano.

Por otra parte, el alto valor en la pérdida de especies entre las localidades RLF y RCM, puede ser por el tamaño de los fragmentos, ya que la RLF presenta una mayor área (149 ha) en comparación con la RCM (24 ha) y esto le permite tener mayor número de especies (Wright et al., 1997). Los mayores valores de recambio entre la RLF y la FLC, podrían ser debido a su distancia geográfica (aproximadamente 165 km) (García-Q. et al., 2021). Esto concuerda con el concepto de decaimiento de la similitud con la distancia, que se da cuando la similitud en la composición de especies entre dos sitios disminuye conforme se incrementa la distancia entre este par de sitios (Whittaker, 1972; Nekola y White, 1999; Soininen et al., 2007). Así mismo, la baja vagilidad de insectos como las hormigas y su relación estrecha con las coberturas boscosas, sumado a la separación entre poblaciones por barreras geográficas como el río Magdalena, la Ciénaga Grande de Santa Marta y las zonas inundables aledañas al canal del Dique podrían limitar la distribución de las hormigas en la región Caribe colombiana.

El alto recambio entre las dos épocas climáticas en la RCM, es atribuible a la variación estacional de los factores ambientales relacionados con humedad, temperatura y el estrés hídrico (Castellanos-Castro y Newton, 2015); así como variables de la hojarasca como la cobertura, altura y humedad o también por sus estrategias del ciclo de vida que varían y se sincronizan con las circunstancias ambientales (e.g., humedad, temperatura, luz, etc.) o por las interacciones de las hormigas con otros animales o plantas (Vanegas, 2010; Neves et al., 2020). Resultados reportados en anteriores estudios por Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003) y Ramírez et al. (2010), evidenciaron patrones de temporalidad en cuanto a las actividades ejercidas como la fundación de nidos, el forrajeo, la depredación, entre otras, por las distintas especies de las distintas comunidades de hormigas. En consecuencia, estas estrategias podrían estar influyendo en los patrones de diversidad local y regional de las hormigas asociadas a la hojarasca en

los fragmentos de BsT de la región Caribe colombiana. De esta forma, es fundamental conocer a profundidad la biología e historia natural de muchas de las especies en los relictos de BsT de la región para entender la relación de sus modos de reproducción y dispersión de los individuos sexuados y el impacto de las actividades antrópicas en la dinámica de hojarasca y en los cambios en las comunidades de hormigas.

Conclusiones

Con los resultados obtenidos en este estudio se demuestra que la fauna de hormigas asociadas a la hojarasca presenta una estacionalidad marcada en los fragmentos de BsT en el área de estudio, reflejada en la respuesta positiva en cuanto a riqueza y abundancia en los hábitats para las diferentes épocas. Lo anterior es atribuible a los requerimientos ecológicos y la disponibilidad de recursos, ligados a comportamientos y estrategias de ciclo de vida, tipos de fundación de nidos, competencia y colonización (Fernández et al., 2019); siendo necesario para un aprovechamiento óptimo de los recursos por parte de cada una de las especies, que varían en función de los factores bióticos y abióticos de la hojarasca. No obstante, es necesario realizar estudios ecológicos que permitan conocer más acerca de la historia natural de las hormigas y su relación con la calidad y estructura de la hojarasca en los fragmentos de BsT en el Caribe colombiano.

Agradecimientos

Los autores expresamos gratitud a los miembros de semillero de investigación de Artrópodos NEOPTERA de la Universidad del Atlántico y a los compañeros que nos acompañaron en las salidas de campo. También, a todas las personas que nos acogieron y brindaron posada durante los muestreos, a Santiago Coronado “Chago” y Rafael Coronado “El mono” en la Reserva Campesina La Montaña. Al profesor Óscar García y a Adalberto García “El chino” en la Reserva Campesina La Flecha, y al señor Manuel y su familia en la Finca La Clarita.

Referencias

- Agosti, D. y Alonso, L. E. (2003). El protocolo All: un estándar para la colección de hormigas del suelo. En F. Fernández (Ed.), *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (pp. 415-418). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716-723. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_16
- Alonso, L. E. y Agosti, D. (2000). Biodiversity Studies, Monitoring, and Ants: An Overview, pp. En D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (Eds.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (pp. 1-8). Smithsonian Institution Press.
- Altamar, C. E. (2020). *Tigres con alas en el bosque seco tropical: estructura poblacional de dos especies en simpatria del género Mechanitis (Fabricius, 1807)* (tesis de pregrado). Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia.
- Andersen, A. N. (1990). The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the ecological Society of Australia*, 16, 347-357.
- Arcila, A., Osorio, A. M., Bermúdez, C. y Chacón de Ulloa, P. (2008). Diversidad de hormigas cazadoras asociadas a los elementos del paisaje del bosque seco.
- En F. Lozano-Zambrano, F. Fernández, E. Jiménez y T. Arias, T. (Eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (pp. 531-552). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Arcila, A. M., Valderrama, C. y Chacón de Ulloa, P. (2012). Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(2). <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/264>

- Armbrecht, I. y Ulloa-Chacón, P. (2003). The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology*, 32(3), 542-547. <https://doi.org/10.1603/0046-225x-32.3.542>
- Barros, E., Pashanasi, B., Constantino, R. y Lavelle, P. (2002). Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils*, 35, 338-347. <http://dx.doi.org/10.1007/s00374-002-0479-z>
- Bestelmeyer, B. T., Agosti, D., Alonso, L. E., Brandão, C. R. F., Brown, W. L., Delabie, J. H. y Silvestre, R. (2000). Field techniques for the study of ground-dwelling ant. En D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (Eds.), *Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (pp. 122-144). Smithsonian Institution Press.
- Bliithgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W. y Barthlott, W. (2000). How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125, 229-240. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000449>
- Bolar, K. (2022). *The STATA package. Interactive Document for Working with Basic Statistical Analysis* [Software]. R Core Team. Sitio web. [Revisado: 15 may 2024]. <https://cran.r-project.org/web/packages/STAT/STAT.pdf>
- Bolton, B. (1994). *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press.
- Brandão, C. R., Silva, R. R. y Delabie, J. H. (2012). Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups: Nutritional and Applied Implications. En A. Panizzi y J. R. Parra (Eds.), *Insect Biocology and Nutrition for Integrated Pest Management* (pp. 231-254). CRC Press.
- Branstetter, M. G., Ješovnik, A., Sosa-Calvo, J., Lloyd, M.W.; Faircloth, B. C., Brady, S. G. y Schultz, T. R. (2017). Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170095. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0095>
- Brown, G. G., Fragoso, C., Barois, I., Rojas, P., Patrón, J. C., Bueno, J., Moreno, A., Lavelle, P., Ordaz, V. y Rodríguez, C. (2001). Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), (Es1), 79-110. <https://doi.org/10.21829/azm.2001.8401847>
- Brown, W. L. (1973). A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. En B. J. Meggers, E. S. Ayensu y W. D. Duckworth (Eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review* (pp. 161-185). Smithsonian Institution Press.
- Camargo-Vanegas, J. J. y Guerrero, R. J. (2020). Las hormigas Pheidole (Formicidae: Myrmicinae) en el bosque seco tropical de Santa Marta, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 46(2), e8433. <https://doi.org/10.25100/socolen.v46i2.8433>
- Cardoso, P., Mammola, S., Rigal, F. y Carvalho, J. (2022). *The BAT package. Biodiversity Assessment Tools* [Software]. R Core Team. R Core Team. Sitio web. [Revisado: 15 may 2024]. <https://cran.r-project.org/web/packages/BAT/BAT.pdf>
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. y Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122, 825-834. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x>
- Castaño-Urbe, C. S. (1999). *Serranías de Colombia*. Banco de Occidente I/M Editores.
- Castellanos, J. y León, J. (2010). Litterfall and nutrient dynamics in *Acacia mangium* (mimosaceae) forest plantations of Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 15(2), 289-308.
- Castellanos-Castro, C. y Newton, A. C. (2015). Environmental heterogeneity influences successional trajectories in Colombian seasonally dry tropical forests. *Biotropica*, 47(6), 660-671. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.12245>
- Chacón de Ulloa, P., Osorio-García, A. M., Achury, R. y Bermúdez-Rivas, C. (2012). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Bosque seco Tropical (Bs-T) de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(2), 165-181.
- Chanatásig-Vaca, C., Huerta, E., Rojas, P., Ponce-M., A., Mendoza, J., Morón, A. y Dzib-C., B. B. (2011). Efecto del uso de suelo en las hormigas (Formicidae: Hymenoptera) de Tikinmul, Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27(2), 441-461. <http://dx.doi.org/10.21829/azm.2011.272764>
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Cuezzo, F. y Guerrero, R. J. (2012). The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012(1), 516058. <https://doi.org/10.1155/2012/516058>
- Cumming, G., Fidler, F. y Vaux, D. L. (2007). Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, 177(1), 7-11. <http://dx.doi.org/10.1083/jcb.200611141>
- De Moya, N., Martínez, N. J. y García, A. F. (2021). Diversidad taxonómica de Opiliones en la vertiente occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 25(2), 157-180. <https://doi.org/10.17151/bccm.2021.25.2.10>
- Delabie, J. H. C., Ospina, M. y Zabalá, G. (2003). Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En F. Fernández (ed.), *Introducción a las hormigas de la región neotropical* (pp. 167-180). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Delgado, S. C., Cobian, C. V. y Ugarte, C. A. (2008). Distribución de la riqueza, composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre Laquipampa, Lambayeque-Perú. *Ecología Aplicada*, 7(1,2), 89-103. <https://doi.org/10.21704/rea.v7i1-2.364>
- Fernández, F. (1992). Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. *Caldasia*, 16(79), 551-564.
- Fernández, F., Guerrero, R. y Delsinne, T. (Eds.). (2019). *Hormigas de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <https://doi.org/10.21676/9789587837650>
- Fernández, P. R. (2001). Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.), 189-238. <https://doi.org/10.21829/azm.2001.8401851>
- Fisher, B. L. (1998). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Speciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, 90, 39-67.
- Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7(9), 1221-1244. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- Fontalvo-Rodríguez, L. y Solís-Medina, C. (2009). Ensamblaje de hormigas (Hymenoptera formicidae) en fragmentos de bosque seco en el complejo carbonífero el Cerejón (La Guajira, Colombia). *Intropica: Revista del Instituto de Investigaciones Tropicales*, 4(1), 5-15.
- Fowler, H. G. (1993). Relative representation of Pheidole (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *Anales de Biología*, 19, 29-37.

- Fuentes, N., Rodríguez, J. e Isenia, S. (2018). Caída y descomposición de hojarasca en los bosques ribereños del manantial de Cañaverales, Guajira, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 23(1), 115-123. <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.62342>
- Gallego-Roperio, M. C. y Salguero, B. (2015). Ensamblaje de hormigas del bosque seco tropical, jardín botánico de Cali. *Colombia forestal*, 18(1), 139-150. <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a08>
- García-Atencia, S. y Martínez-Hernández, N. (2015). Escarabajos fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) del departamento del Atlántico, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, 31(1), 89-96. <https://doi.org/10.21829/azm.2015.311519>
- García-Q., H., Carbonó-DelaHoz, E. y Barranco-Pérez, W. (2021). Diversidad beta del bosque seco tropical en el norte del Caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 45(174), 95-108. <http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.1267>
- Gaspar-Santos, E. S., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. y Álvarez-Solis, J. D. (2015). Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México. *Bosque (Valdivia)*, 36(3), 467-480. <https://doi.org/10.4067/s0717-92002015000300013>
- Guerrero, R. J. y Sarmiento, C. E. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana*, 26(2), 279-302. <http://dx.doi.org/10.21829/azm.2010.262699>
- Gutiérrez-Rapalino, B. P. y Domínguez-Haydar, Y. (2017). Contribución de Pheidole fallax y Ectatomma ruidum (Hymenoptera: Formicidae) en la dispersión y germinación de semillas en áreas rehabilitadas de la mina de carbón del Cerrejón, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65(2), 575-587. <http://dx.doi.org/10.15517/rbtr.v65i2.24639>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432. <http://dx.doi.org/10.2307/1934352>
- Holdridge, L. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- Hölldobler, B. y Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.
- Hsieh, T., Ma, K. y Chao, A. (2022). *The iNEXT package. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity* [Software]. R Core Team. Sitio web. [Revisado: 15 may 2024]. <https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/iNEXT.pdf>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM. (2017). Sitio web. [Revisado: 15 may 2024]. <http://www.ideam.gov.co/>
- Jiménez, E., Lozano-Zambrano, F. H., Rodríguez, J. y Ramírez, D. P. (2008). Conservación de hormigas cazadoras: rareza y endemismo. En E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, y F. H. Lozano-Zambrano (eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (pp. 407-421). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kaspari, M., García, M. N., Harms, K. E., Santana, M., Wright, S. J. y Yavitt, J. B. (2008). Múltiples nutrientes limitan la caída de basura y la descomposición en un bosque tropical. *Cartas de ecología*, 11(1), 35-43.
- Kaspari, M. y Weiser, M. D. (2000). Ant activity along moisture gradients in a neotropical forest. *Biotropica*, 32(4a), 703-711. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00518.x>
- Korb, J., Kasseney, B. D., Cakpo, Y. T., Casalla, R. H., Gbenyedji, J. N. K. B., Ilboudo, M. E., Josens, G., Koné, N. A., Meusemann, K., Ndiaye, A. B., Okweche, S. I., Poulsen, M., Roisin, Y. y Sankara, F. (2019). Termite taxonomy, challenges and prospects: West Africa, a case example. *Insects*, 10(1), 1-8. <https://doi.org/10.3390/insects10010032>
- Kumar, R. y Agrawal, M. (2001). Litterfall, litter decomposition and nutrient release in five exotic plant species planted on coal mine spoils. *Pedobiologia*, 45, 298-312. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00088>
- Lattke, J. E. (2003). Biogeographic analysis of the ant genus Gnampetogenys Roger in South-East Asia-Australasia (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Journal of Natural History*, 37(15), 1879-1897. <http://dx.doi.org/10.1080/00222930210135631>
- Lozano-Zambrano, F. H., Jiménez, E., Arias-Penna, T. M., Arcila, A. M., Rodríguez, J. y Ramírez, D. P. (2007). Biogeografía de las hormigas cazadoras de Colombia. En E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias y F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (pp. 349-406). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Marín, D., Guédez, Y. y Márquez, L. (2008). Las plantaciones de guadua (*Guadua angustifolia* Kunth) y bambú (*Bambusa vulgaris* Wendland) de San Javier, estado Yaracuy, Venezuela: I. Aspectos climáticos y caída de hojarasca. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 25(2), 261-285.
- Martínez-Hernández, N. J., Cañas, L. M., Rangel, J. L., Barraza, J., Montes, J. y Blanco, O. (2010). Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 11.
- Menéndez, Y. I. y Cabrera-Dávila, G. (2014). La macrofauna de la hojarasca en dos sistemas con diferente uso de la tierra y actividad ganadera en Cuba. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 48(2), 181-188.
- Mesa, L., Santamaría, M., García, H. y Aguilar-Cano, J. (2016). Catálogo de biodiversidad de la región Caribe. En *Serie Planeación Ambiental para la Conservación de la Biodiversidad en Áreas Operativas de Ecopetrol* (3rd ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-Ecopetrol S.A.
- Montero, F., Moreno, M. y Gutiérrez, L. (2009). Mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) asociadas a fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 13(2), 157-173.
- Moya, J. E. (2011). *Aspectos reproductivos y uso de hábitat de la guacamaya verde oscura (Ara militaris) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia* (tesis de pregrado). Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Nekola, J. C. y White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867-878. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Neves, L. M., Lutinski, J. A., Sabedotbordin, S. M. y Busato, M. A. (2020). Formigas (Hymenoptera: Formicidae) que ocorrem em ambientes de reciclagem do município de Chapecó. *Revista NBC*, 9, 67-82.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Antoniazzi, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M., Ribeiro, E., Smith, T., Stier, A., Tër, C. y Weedon, J. (2019). *The vegan package. Community ecology package. The R Project for Statistical Computing* [Software]. R Core Team. [Revisado: 15 may 2024]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Oliveira, P. S. y Pie, M. R. (1998). Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27, 161-176. <http://dx.doi.org/10.1590/S0301-80591998000200001>

- Orivel, J., Errard, C. y Dejean, A. (1997). Ant gardens: Interspecific recognition in parabiocic ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(2), 87-93. <https://doi.org/10.1007/s002650050319>
- Osorio, M. (2012). Origen, evolución y ecología de la selva seca. *Inventio*, 16, 61-69.
- Pizano, C. y García, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Plan de Manejo Básico Parque Nacional Natural Sierra Nevada de Santa Marta (2005-2009). (2005). Unidad administrativa especial del sistema de Parques Nacionales Naturales territorial Costa Atlántica. Santa Marta, Colombia.
- Quijano-Cuervo, L., Rangel-Acosta, J., Martínez-Hernández, N. y Sabogal-González, A. (2019). Estratificación vertical de arañas tejedoras (Araneae) en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 224-242. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i1.33168>
- R Development Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Revisado: 15 may 2024]. <https://www.R-project.org/>
- Radchenko, A. y Elmes, G. W. (2010). *Myrmica ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Old World*. Natura optima dux Foundation.
- Ramírez, M., Herrera, J. y Armbrecht, I. (2010). ¿Bajan de los árboles las hormigas que deprecan en potreros y cafetales colombianos? *Revista Colombiana de Entomología*, 36(1), 106-115. <https://doi.org/10.25100/socolen.v36i1.9130>
- Ramírez-Correa, J. A., Zapata-Duque, C. M., León-Peláez, J. D. y González-Hernández, M. I. (2007). Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia*, 32(5), 303-311.
- Ramos, L. M. y Guerrero, R. J. (2023). Spatial turnover and functional redundancy in the ants of urban fragments of tropical dry forest. *Diversity*, 15(7), 880. <https://doi.org/10.3390/d15070880>
- Ramos, L. M., Sierra, H., Roncallo, J. D. y Guerrero, R. J. (2022). Hormigas asociadas a fragmentos de bosque seco y ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. *Biota colombiana*, 23(1), e403. <https://doi.org/10.21068/2539200x.978>
- Rangel-Acosta, J. L. y Martínez-Hernández, N. J. (2017). Comparación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(2), 389-401. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.012>
- Rangel, J. O. (2012). La vegetación de la región Caribe de Colombia: Composición florística y aspectos de la estructura. En J. O. Rangel (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia* (pp. 365-476). Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Rivas, C. R. y Schoereder, J. H. (2007). Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazil Pantanal. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1511-1520.
- Romero, H. y Jaffé, K. (1989). A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica*, 21, 48-352. <http://dx.doi.org/10.2307/2388285>
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81(1), 1-31. <http://dx.doi.org/10.1017/S1464793105006846>
- Schatz, B. y Lachaud, J. P. (2008). Effect of high nest density on spatial relationships in two dominant ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 51(3), 623-644.
- Serna, C. F. J. (1999). *Hormigas de la zona de influencia del proyecto hidroeléctrico Porce II*. (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Snyder, W., Snyder, G., Finke, D. y Straub, C. (2006). Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters*, 9(7), 789-796. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>
- Soares, S. M. y Schoereder, J. H. (2001). Ant-nest distribution in a remnant of tropical rainforest in southeastern Brazil. *Insectes Sociaux*, 48(3), 280-286. <http://dx.doi.org/10.1007/PL00001778>
- Soininen, J., Lennon, J. J. y Hillebrand, H. (2007). A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 88(11), 2830-2838. <http://dx.doi.org/10.1890/06-1730.1>
- Thaiutsa, B. y Granger, O. (1979). Climate and the decomposition rate of tropical forest litter. *Unasylva*, 126, 28-8.
- Toro, E. y Ortega, O. E. (2006). Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en algunas áreas protegidas del Valle de Aburrá. *Revista Colombiana de Entomología*, 32(2), 214-220. <https://doi.org/10.25100/socolen.v32i2.9391>
- Torres, J. A. y Snelling, R. R. (1997). Biogeography of Puerto Rican ants: a non-equilibrium case? *Biodiversity and Conservation*, 6(8), 1103-1121.
- Valdez, J., González, M. y De los Santos, H. (2006). Estimación de cobertura arbórea mediante imágenes satelitales multispectrales de alta resolución. *Agrociencia*, 40, 383-394.
- Vanegas, M. A. B. (2010). *Efecto de la complejidad del hábitat en la composición de la comunidad de hormigas en bosques premontanos en el área de influencia de la central hidroeléctrica "Porce II"* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Villarreal, E. (2017). *Pseudoescorpiones (Chelicerata: Arachnida) en dos fragmentos de Bosque Seco Tropical en el Caribe colombiano* (tesis de pregrado). Universidad del Atlántico, Puerto Colombia, Atlántico.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A. y Atmar, W. (1997). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1-20. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050348>

Material suplementario 1. Riqueza y abundancia en términos de incidencia y números de individuos (entre paréntesis) de las especies de hormigas a lo largo de los en épocas de muestreo y hábitats en los tres fragmentos de BsF, Caribe colombiano. Abreviaturas: Reserva Campesina La Flecha (RLF), Reserva Campesina La Montaña (RCM), Finca La Clarita (FLC), época seca (Se), época lluviosa (Llu), quebrada (Que), pendiente (Pen).

Subfamilia/Especies	RCM						RLF						FLC										
	Se		Llu		Que		Se		Llu		Que		Se		Llu		Que		Pen		Total		
	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen											
Myrmicinae (S=43)																							
<i>Acromyrmex coronatus</i> Fabricius, 1804	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (1)
<i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich, 1793	7 (3)	4 (2)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	16 (9)	
<i>Addomyrmex nyoops</i> (Wheeler, W.M., 1910)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	3 (3)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	6 (6)	
<i>Atta columbica</i> Guérin-Ménéville, 1844	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	7 (4)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	1 (1)	9 (4)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	4 (2)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	24 (13)	
<i>Cephalotes atratus</i> Linnaeus, 1758	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (3)	3 (2)	6 (2)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	14 (8)	
<i>Cephalotes christophersenii</i> Forel, 1912	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	
<i>Cephalotes columbicus</i> Forel, 1912	4 (2)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	11 (7)	
<i>Crematogaster crinosa</i> Mayr, 1862	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (1)	25 (3)	0 (0)	10 (2)	1 (1)	40 (9)						
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	
<i>Crematogaster distans</i> Mayr, 1870	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	3 (1)	76 (8)	35 (3)	0 (0)	30 (3)	0 (0)	147 (16)						
<i>Crematogaster flavosetivina</i> Longuino, 2003	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	4 (3)							

<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	0 (0)	0 (0)	5 (2)	0 (0)	2 (2)	0 (0)	1 (1)	3 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	12 (7)			
<i>Cyphomyrmex cornutus</i> Kempf, 1968	0 (0)	3 (2)	1 (1)	1 (1)	2 (2)	0 (0)	8 (3)	5 (2)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	21 (12)			
<i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr, 1862	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	6 (3)	4 (3)	0 (0)	0 (0)	7 (4)	17 (10)			
<i>Megalomyrmex drifti</i> Kempf, 1961	0 (0)	0 (0)	16 (4)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	26 (4)	0 (0)	46 (11)			
<i>Megalomyrmex incisus</i> Smith, 1947	0 (0)	0 (0)	10 (7)	2 (1)	30 (6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	42 (14)			
<i>Mycetomoellerius gagei</i> (Forel, 1914)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (2)	0 (0)	1 (1)	20 (9)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	23 (12)			
<i>Mycetomoellerius urichii</i> (Forel, 1893)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	5 (2)	12 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	20 (10)			
<i>Octostruma balzanii</i> (Emery, 1894)	0 (0)	0 (0)	8 (5)	0 (0)	10 (7)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	20 (13)			
<i>Pheidole biconstricta</i> Mayr, 1870	0 (0)	0 (0)	15 (7)	0 (0)	7 (4)	14 (5)	0 (0)	25 (5)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	63 (23)			
<i>Pheidole brandoii</i> Wilson, 2003	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (3)	3 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	11 (4)			
<i>Pheidole fallax</i> Mayr, 1870	4 (2)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	8 (4)	9 (4)	4 (2)	16 (5)	5 (2)	0 (0)	1 (1)	60 (26)			
MS 1. Continuación															
Subfamilia/Especies	RCM			RFL			FLC			Total					
	Que	Pen	Se	Que	Pen	Llu	Que	Pen	Se	Que	Pen	Llu	Que	Pen	Total
<i>Pheidole gagei</i> Forel, 1914	1 (1)	1 (1)	12 (5)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	8 (2)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	28 (13)
<i>Pheidole</i> spA	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	7 (3)	13 (5)	6 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	28 (12)
<i>Pheidole</i> spB	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)
<i>Pheidole</i> spC	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	1 (1)	4 (2)	0 (0)	1 (1)	7 (3)	1 (1)	0 (0)	16 (9)
<i>Pheidole</i> spD	0 (0)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	7 (4)

Subfamilia/Especies	RCM						RLF						FLC						
	Se		Llu		Se		Llu		Se		Llu		Se		Llu		Total		
	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	Que	Pen	
<i>Anochetus neglectus</i> Emery, 1894	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	4 (3)
<i>Hypoponera distinguenda</i> Forel, 1909	0 (0)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	5 (4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	10 (7)
<i>Hypoponera</i> aff. <i>opaciceps</i> (Mayr, 1887)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	16 (6)	1 (1)	4 (3)	17 (7)	0 (0)	1 (1)	5 (5)	0 (0)	44 (23)						
<i>Hypoponera</i> aff. <i>opacior</i> Forel, 1893	0 (0)	4 (3)	6 (4)	26 (12)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	36 (19)						
<i>Hypoponera parva</i> (Forel, 1909)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	3 (3)						
<i>Hypoponera trigona</i> Mayr, 1887	0 (0)	2 (1)	3 (3)	3 (1)	1 (1)	0 (0)	2 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	13 (8)						
<i>Leptogenys ingens</i> Mayr, 1866	0 (0)	0 (0)	1 (1)	5 (4)	4 (3)	1 (1)	7 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	18 (11)						
<i>Neoponera apicalis</i> Latreille, 1802	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (3)						
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	0 (0)	0 (0)	4 (2)	1 (1)	4 (3)	1 (1)	1 (1)	2 (2)	7 (4)	3 (3)	17 (6)	0 (0)	40 (23)						
<i>Odontomachus brunneus</i> Patton, 1894	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	4 (4)	7 (6)						
<i>Odontomachus opaciventris</i> Emery, 1892	0 (0)	0 (0)	4 (3)	0 (0)	4 (3)	11 (3)	0 (0)	11 (6)	50 (8)	7 (5)	18 (6)	0 (0)	105 (34)						
<i>Pachycondyla crassinoda</i> Latreille, 1802	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	5 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	6 (3)						
<i>Pachycondyla fiscoatra</i> Roger, 1861	2 (2)	0 (0)	1 (1)	3 (3)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (7)						
<i>Pachycondyla harpax</i> Fabricius, 1804	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (3)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	5 (5)						
<i>Pachycondyla impressa</i> (Roger, 1861)	0 (0)	0 (0)	4 (3)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	2 (1)	0 (0)	3 (2)	5 (3)	1 (1)	21 (14)						

<i>Formicinae</i> (S=10)																		
Subfamilia/Especies	RCM			RLF			FLC			Total								
	Se	Pen	Que	Llu	Pen	Que	Se	Pen	Que	Llu	Pen	Que						
<i>Brachymyrmex aphidicola</i> Forel, 1909	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	0 (0)	9 (4)	40 (8)	36 (8)	27 (9)	29 (6)	146 (38)
<i>Camponotus</i> spD	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)
<i>Camponotus</i> spC	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (3)	0 (0)	0 (0)	3 (3)
<i>Camponotus brettesti</i> Forel, 1899	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	5 (3)	0 (0)	3 (3)	0 (0)	0 (0)	3 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (6)
<i>Camponotus lindigi</i> Mayr, 1870	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	4 (2)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	6 (3)
<i>Camponotus mucronatus</i> sautschii Forel, 1899	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (2)	4 (2)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	9 (7)
<i>Camponotus</i> spB	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	14 (3)	0 (0)	0 (0)	14 (3)	0 (0)	34 (7)	1 (1)	51 (12)
<i>Camponotus</i> spC	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (2)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	5 (3)
MS 1. Continuación																		
Subfamilia/Especies	RCM			RLF			FLC			Total								
	Se	Pen	Que	Llu	Pen	Que	Se	Pen	Que	Llu	Pen	Que						
<i>Camponotus substitutus</i> Emery, 1894	0 (0)	0 (0)	4 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	6 (4)
<i>Njlanderia</i> sp	0 (0)	0 (0)	8 (2)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	2 (1)	14 (5)	
<i>Dolichoderinae</i> (S=3)																		
<i>Dolichoderus bispinosus</i> Olivier, 1792	2 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	5 (5)	1 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	13 (7)	35 (8)	52 (10)	1 (1)	112 (36)			
<i>Dorymyrmex insanus</i> Buckley, 1866	1 (1)	0 (0)	3 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	15 (3)	0 (0)	56 (9)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	76 (17)			
<i>Dorymyrmex</i> sp	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	2 (1)	4 (2)	0 (0)	1 (1)	5 (4)	3 (3)	16 (12)				
<i>Dorylinae</i> (S=2)																		