

# HORMIGAS DE COLOMBIA

F. Fernández, R.J. Guerrero & T. Delsinne  
Editores

Instituto de Ciencias Naturales  
Facultad de Ciencias  
Sede Bogotá



UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE COLOMBIA

# **HORMIGAS DE COLOMBIA**

F. Fernández, R.J. Guerrero & T. Delsinne  
Editores



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
COLOMBIA

© Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá  
© Facultad de Ciencias  
© Fernando Fernández (Ed. académico)  
© Roberto Guerrero (Ed. académico)  
© Thibaut Delsinne (Ed. académico)  
© Autores varios

Primera edición, abril 2019

ISBN 978-958-783-765-0 (papel)

ISBN 978-958-783-766-7 (digital)

## **Facultad de Ciencias**

### **Edición**

Coordinación de Publicaciones  
Facultad de Ciencias  
coopub\_fcbog@unal.edu.co

### **Diseño y diagramación**

Valentina Nieto

Salvo cuando se especifica lo contrario, las figuras y tablas del presente volumen son propiedad de los autores

Bogotá, D. C., Colombia, 2019

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales

Impreso y hecho en Bogotá, D. C., Colombia

Catalogación en la publicación Universidad Nacional de Colombia

Hormigas de Colombia / F. Fernández, R.J. Guerrero & T. Delsinne, editores. --  
Primera edición. -- Bogotá : Universidad Nacional de Colombia. Facultad de  
Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, 2019.  
1200 páginas en dos columnas : ilustraciones (principalmente a color),  
diagramas, fotografías, láminas

Incluye referencias bibliográficas al final de cada capítulo  
ISBN 978-958-783-765-0 (rústica). -- ISBN 978-958-783-766-7 (e-book)

1. Formicidae 2. Hymenoptera 3. Taxonomía 4. Mirmecología 5. Región  
neotropical 6. Biodiversidad 7. Colombia I. Fernández Castiblanco, Fernando,  
1961-, editor II. Guerrero Flórez, Roberto José, 1981-, editor III. Delsinne,  
Thibaut, 1978-, editor

CDD-23 595.796 / 2019

# Contenido

Lista de autores	9
Lista de cuadros y figuras	11
Agradecimientos	25
Prólogo John E. Lattke	27
Presentación Jaime Aguirre	29
Capítulo 1. Hormigas de Colombia F. Fernández, R.J. Guerrero y T. Delsinne	31
Capítulo 2. Filogenia y sistemática de las hormigas neotropicales F. Fernández, R.J. Guerrero y T. Delsinne	57
Capítulo 3. Delimitación de especies en hormigas F. Fernández, R.J. Guerrero y T. Delsinne	91
Capítulo 4. Biología R.J. Guerrero, T. Delsinne y F. Fernández	121
Capítulo 5. Citogenética de las hormigas de la región neotropical C. dos S.F. Mariano, L.A.C. Barros, Y. Mera, I.N. Guimarães, S. das G. Pompolo y J.H.C. Delabie	131
Capítulo 6. Castas. Homología y analogía en la forma y función C. Peeters	159
Capítulo 7. Diversidad y morfología de las glándulas exocrinas en las hormigas J. Billen	165
Capítulo 8. Ecología I. Armbrrecht, P. Chacón de Ulloa, J. Montoya-Lerma, L.F. Rivera, G.A. Zabala, R. García-Cárdenas, M.C. Gallego-Ropero, J. Herrera-Rangel, N. Henao-Gallego, C. Sanabria, R.A. Achury, C. Santamaría, S. Escobar-Ramírez y E. Jiménez-Carmona.	175
Capítulo 9. Relaciones entre las hormigas y las plantas en los trópicos del Nuevo Mundo B. Corbara, C. Leroy, J. Orivel, A. Dejean y T. Delsinne	203
Capítulo 10. Parasitoides de hormigas P.J. Folgarait y A.C. Guillade	255
Capítulo 11. Métodos de recolección y curaduría R.J. Guerrero, T. Delsinne y W. Dekoninck	319
Capítulo 12. Manejo de datos O. Paknia	371
Capítulo 13. Glosario de morfología T. Delsinne, F.J. Serna, M. Leponce y B.E. Boudinot	387
Capítulo 14. Claves para las subfamilias y géneros F. Fernández, R.J. Guerrero y T. Delsinne	459
Capítulo 15. Clave para las subfamilias y géneros basada en machos B.E. Boudinot	487
Capítulo 16. Subfamilia Amblyoponinae F. Fernández, T. Delsinne y T.M. Arias-Penna	501
Capítulo 17. Subfamilia Ponerinae F. Fernández y R.J. Guerrero	509
Capítulo 18. Género <i>Hypoponera</i> S.T. Dash y W.P. Mackay	555
Capítulo 19. Subfamilia Dorylinae E.E. Palacio	571

Capítulo 20. Subfamilia <b>Agroecomyrmecinae</b> D.A. Donoso	<b>631</b>	Capítulo 30. Género <i>Pheidole</i> F.J. Serna, D. Suárez y A.L. Pérez	<b>917</b>
Capítulo 21. Subfamilia <i>Paraponerinae</i> T. Delsinne, G. Sonet y T.M. Arias-Penna	<b>637</b>	Capítulo 31. Género <i>Procryptocerus</i> F.J. Serna, W.P. Mackay y E.V. Vergara-Navarro	<b>1055</b>
Capítulo 22. Subfamilia <i>Ectatomminae</i> R.M. Feitosa y F.C. Prada-Achiardi	<b>659</b>	Capítulo 32. Género <i>Strumigenys</i> L.F. Pérez-Pedraza y F. Fernández	<b>1069</b>
Capítulo 23. Subfamilia <i>Proceratiinae</i> M.E. Escárraga, J.T. Longino y J. Sosa-Calvo	<b>681</b>	Capítulo 33. Subfamilia <i>Pseudomyrmecinae</i> P.S. Ward	<b>1089</b>
Capítulo 24. Subfamilia <i>Dolichoderinae</i> R.J. Guerrero	<b>693</b>	Capítulo 34. Hormigas de mayor impacto en la agricultura colombiana F.J. Serna, L.D. Mera-Rodríguez, K. Ramírez-Ossa y A. Gaigl	<b>1115</b>
Capítulo 25. Subfamilia <i>Formicinae</i> F. Fernández y C.M. Ortiz-Sepúlveda	<b>721</b>	Capítulo 35. Hormigas invasoras en Colombia W. Dekoninck, N. Wauters y T. Delsinne	<b>1149</b>
Capítulo 26. Género <i>Camponotus</i> W.P. Mackay y E. Mackay	<b>743</b>	Capítulo 36. Hormigas urbanas P. Chacón de Ulloa, J. Montoya-Lerma, J.C. Abadía, J. Rodríguez y K. Castaño-Quintana	<b>1171</b>
Capítulo 27. Subfamilia <i>Myrmicinae</i> F. Fernández y F.J. Serna	<b>791</b>	Capítulo 37. Galería de subfamilias y algunos géneros de hormigas de Colombia T. Delsinne, T.M. Arias-Penna, R.J. Guerrero y F. Fernández	<b>1187</b>
Capítulo 28. Género <i>Crematogaster</i> L. Pedraza y F. Fernández	<b>889</b>		
Capítulo 29. Género <i>Cephalotes</i> V.E. Sandoval-Gómez y A.F. Sánchez-Restrepo	<b>899</b>		

## Lista de autores

### JUAN C. ABADÍA

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • jcabadi@univalle.edu.co

### RAFAEL A. ACHURY

Department of Entomology • University of Illinois at Urbana-Champaign • Urbana, Illinois, USA • Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • rafaelachury@gmail.com

### TANIA M. ARIAS-PENNA

Les Pradeaux, France • tmilena@gmail.com

### INGE ARMBRECHT

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • inge.armbrecht@correounivalle.edu.co

### LUÍSA A.C. BARROS

Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA) • Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) • KM. 16 rod Ilhéus-Itabuna • 45662-900 Ilhéus, Bahia, Brasil • luuvfv@yahoo.com.br

### JOHAN BILLEN

Department of Biology • Lab. of Socioecology & Social Evolution • KU Leuven, Zoological Institute • Naamsestraat 59, box 2466, B-3000 Leuven, Belgium • johan.billen@kuleuven.be

### BRENDON E. BOUDINOT

Department of Entomology & Nematology • University of California at Davis • One Shields Avenue • Davis, CA 95616, USA • boudinotb@gmail.com

### KAREN CASTAÑO-QUINTANA

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • karenjq@gmail.com

### PATRICIA CHACÓN DE ULLOA

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • patry.chacon@gmail.com

### BRUNO CORBARA

Laboratoire Microorganismes: Génome et Environnement - LMGE • (CNRS / Université Blaise Pascal / Université d'Auvergne) • Université Blaise Pascal • Bât. Biologie A, 24 avenue des Landais, BP 80026, 63171 Aubière, France • bruno.corbara@univ-bpclermont.fr

### SHAWN T. DASH

Assistant Professor of Biological Sciences • Hampton University • Hampton, Virginia, USA • Shawn.Dash@hamptonu.edu

### ALAIN DEJEAN

CNRS, UMR EcoFoG, AgroParisTech, Cirad, INRA • Université des Antilles, Université de Guyane • 97310 Kourou, France • Alain.Dejean@ecofog.gf

### WOUTER DEKONINCK

KBIN-IRSNB Dienst Patrimonium/Departement Entomologie • Curator Entomology Collections • Vautierstraat 29, 1000 Brussel, Belgium • wdekoninck@naturalsciences.be

### JACQUES H.C. DELABIE

Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA) • Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) • KM. 16 rod Ilhéus-Itabuna • 45662-900 Ilhéus, Bahia, Brasil • Centro de Pesquisa do Cacau, CEPLAC • Ilhéus, Bahia, Brasil • jacques.delabie@gmail.com

### THIBAUT DELSINNE

Société d'Histoire Naturelle Alcide-d'Orbigny • 57 rue de Gergovie • 63170 Aubière, France • tdelsinne@shnao.eu

### DAVID A. DONOSO

Instituto de Ciencias Biológicas • Escuela Politécnica Nacional • Av. Ladrón de Guevara E11-253, Quito, Ecuador • david.donosov@gmail.com

### MAYRON E. ESCÁRRAGA

Grupo de Investigación Insectos Neotropicales • Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas • Universidad del Magdalena • Carrera 32 # 22-08 • Santa Marta, Colombia • mayronesneider@gmail.com

### SELENE ESCOBAR-RAMÍREZ

Department of Crop Science • Universidad de Göttingen • Wilhelmsplatz 1, 37073 Göttingen, Alemania • Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • escobar.selene@gmail.com

### RODRIGO M. FEITOSA

Departamento de Zoologia • Universidade Federal do Paraná • Caixa Postal 19020 • CEP 81531-980 • Curitiba - PR, Brasil • rsmfeitos@gmail.com

### FERNANDO FERNÁNDEZ

Profesor Asociado • Instituto de Ciencias Naturales • Universidad Nacional de Colombia • Carrera 30 No. 45 - 03 • Bogotá D.C. Colombia • ffernandezca@unal.edu.co

### PATRICIA J. FOLGARAIT

Director Laboratorio Hormigas=ANTZ • Departamento de Ciencia y Tecnología • Universidad Nacional de Quilmes • Roque Saenz Peña 352, Bernal (B1876BXD), Bs As, Argentina • patricia.folgarait@gmail.com

### ANDREAS GAIGL

Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03, Bogotá D.C., Colombia

### MARÍA C. GALLEGU-ROPERO

Profesora titular • Departamento de Biología • Universidad del Cauca • Popayán, Cauca, Colombia • macrisgaro@yahoo.es

### ROCÍO GARCÍA-CÁRDENAS

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • rociogarcia06

### ROBERTO J. GUERRERO

Grupo de Investigación Insectos Neotropicales • Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas • Universidad del Magdalena • Carrera 32 # 22-08 • Santa Marta, Colombia • rguerrero@unimagdalena.edu.co

### ANDREA C. GUILLADE

Departamento de Ciencia y Tecnología • Universidad Nacional de Quilmes • Roque Sáenz Peña, Bernal 1876 • Argentina • andreaguillade@gmail.com

### IASMYN N. GUIMARÃES

Universidade Estadual de Santa Cruz • Ilhéus, Bahia, Brasil • camponotu@hotmail.com

### NATALIA HENAO-GALLEGO

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • natahenao@hotmail.com

### JANINE HERRERA-RANGEL

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • ahera@gmail.com

### ELIZABETH JIMÉNEZ-CARMONA

Departamento de Biología • Universidad del Valle •  
Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • elizabethjimenez75@gmail.com

### MAURICE LEPONCE

Biodiversity Monitoring & Assessment team leader • Aquatic & Terrestrial Ecology (ATECO) • Operational Directorate Nature • Royal Belgian Institute of Natural Sciences • 29 rue Vautier, 1000 Brussels, Belgium • maurice.leponce@naturalsciences.be

### CÉLINE LEROY

IRD, UMR AMAP (botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations) • Boulevard de la Lironde • TA A-51/PS2 • 34398 Montpellier Cedex 5, France • celine.leroy@ird.fr

### JOHN T. LONGINO

Department of Biology • The University of Utah • Salt Lake City, UT 84112, USA • jacklongino@gmail.com

**EMMA MACKAY**

El Paso, Texas, USA.

**WILLIAM P. MACKAY**

Laboratory for Environmental Biology • Centennial Museum • University of Texas at El Paso • El Paso, TX 79968-0519, USA • [wmackay@utep.edu](mailto:wmackay@utep.edu)

**CLÉA DOS S.F. MARIANO**

Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA) • Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) • KM. 16 rod Ilhéus-Itabuna • 45662-900 Ilhéus, Bahia, Brasil • [csfmariano@gmail.com](mailto:csfmariano@gmail.com)

**LAURA D. MERA-RODRIGUEZ**

Museo Entomológico UNAB • (Universidad Nacional Agronomía Bogotá) • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03, Bogotá D.C., Colombia • [ldmerar@unal.edu.co](mailto:ldmerar@unal.edu.co)

**YAMID MERA**

Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA) • Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) • KM. 16 rod Ilhéus-Itabuna • 45662-900 Ilhéus - Bahia - Brasil • Universidad del Cauca • Cl. 5 #4-70 • Popayán, Cauca, Colombia • [yamidml@gmail.com](mailto:yamidml@gmail.com)

**JAMES MONTOYA-LERMA**

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • [james.montoya@correounivalle.edu.co](mailto:james.montoya@correounivalle.edu.co)

**CLAUDIA M. ORTIZ-SEPÚLVEDA**

CNRS, Université de Lille • UMR 8198 Unité Evolution, Ecologie et Paléontologie • F-59000 Lille, France • [claudiamarcelao@gmail.com](mailto:claudiamarcelao@gmail.com)

**JÉRÔME ORIVEL**

CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane • AgroParisTech, CIRAD, INRA, Université de Guyane • Université des Antilles, Campus Agronomique, BP316 • 97379 Kourou Cedex, France • [orivel@cict.fr](mailto:orivel@cict.fr)

**OMID PAKNIA**

Institute of Animal Ecology and Cell Biology • TiHo Hannover • Bünteweg 17d, Hannover 30559, Germany • [omid.paknia@gmail.com](mailto:omid.paknia@gmail.com)

**EDGAR E. PALACIO**

ICA Barranquilla, Colombia • [itoplectis@gmail.com](mailto:itoplectis@gmail.com)

**LINA PEDRAZA**

Instituto de Ciencias Naturales • Universidad Nacional de Colombia • Carrera 30 No. 45 - 03 • Bogotá D.C., Colombia • [limaria86@gmail.com](mailto:limaria86@gmail.com)

**CHRISTIAN PEETERS**

Institute of Ecology and Environmental Sciences • UMR CNRS 7618 • Université Pierre et Marie Curie • 4 Place Jussieu Paris 75005, France • [christian.peeters@upmc.fr](mailto:christian.peeters@upmc.fr)

**LINA F. PÉREZ-PEDRAZA**

Instituto de Ciencias Naturales • Universidad Nacional de Colombia • Carrera 30 No. 45 - 03 • Bogotá D.C., Colombia • [lfperezp@unal.edu.co](mailto:lfperezp@unal.edu.co)

**ALBA L. PÉREZ**

Museo Entomológico UNAB • (Universidad Nacional Agronomía Bogotá) • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03, Bogotá D.C., Colombia • [alperezbe@unal.edu.co](mailto:alperezbe@unal.edu.co)

**SILVIA DAS G. POMPOLO**

Universidade Federal de Viçosa • Viçosa, Minas Gerais, Brasil • [spompolo@ufv.br](mailto:spompolo@ufv.br)

**FABIÁN C. PRADA-ACHIARDI**

Instituto de Ciencias Naturales • Universidad Nacional de Colombia • Carrera 30 No. 45 - 03 • Bogotá D.C. Colombia • [kaziel182@hotmail.com](mailto:kaziel182@hotmail.com)

**KEVYN RAMÍREZ-OSSA**

Museo Entomológico UNAB • Universidad Nacional Agronomía Bogotá • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03, Bogotá D.C., Colombia • [kevyn\\_ramirez@ymail.com](mailto:kevyn_ramirez@ymail.com)

**LEONARDO F. RIVERA**

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • [endumion\\_x@yahoo.com](mailto:endumion_x@yahoo.com)

**JONATHAN RODRÍGUEZ**

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • Estudiante de Doutorado • Comportamento de insetos e semioquímicos • Laboratorio de Entomologia • UENF, RJ, Brasil. • [nathan.rodriguez.g@gmail.com](mailto:nathan.rodriguez.g@gmail.com)

**CATALINA SANABRIA**

Sciences de la Nature et de l'Homme: Evolution et Ecologie • Université Pierre et Marie Curie - Paris 6 • Paris, Francia • [catasanabria@gmail.com](mailto:catasanabria@gmail.com)

**ANDRÉS F. SÁNCHEZ-RESTREPO**

Becario doctoral Conicet. Fundación para el Estudio de Especies Invasivas (FuEDEL), Hurlingham, Buenos Aires, Argentina. • Grupo de Investigación en Filogenias Moleculares y Filogeografía (GIFF) • Departamento de Ecología, Genética y Evolución (EGE-FCEyN) • Universidad de Buenos Aires • Argentina • [andrescp@gmail.com](mailto:andrescp@gmail.com)

**VIVIAN E. SANDOVAL-GÓMEZ**

Universidade Federal do Tocantins, campus Araguaína • Caixa Postal 1222 CEP, 77807-971 Araguaína, TO, Brasil • [vivian.sandoval@gmail.com](mailto:vivian.sandoval@gmail.com)

**CARLOS SANTAMARÍA**

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • [csantave@gmail.com](mailto:csantave@gmail.com)

**FRANCISCO J. SERNA**

Museo Entomológico UNAB • (Universidad Nacional Agronomía Bogotá) • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03, Bogotá D.C., Colombia • [fjsernac@unal.edu.co](mailto:fjsernac@unal.edu.co)

**GONTRAN SONET**

Joint Experimental Molecular Unit • Direction Opérationnelle Taxonomie et Phylogénie • Royal Belgian Institute of Natural Sciences • 29 rue Vautier, 1000 Brussels, Belgium; • [gontran.sonet@naturalsciences.be](mailto:gontran.sonet@naturalsciences.be)

**JEFFREY SOSA-CALVO**

Postdoctoral Research Fellow • Center for Social Insect Research, • School of Life Sciences, Arizona State University • 520 Orange St, Tempe, AZ 85281, USA • [jsosacalvo@gmail.com](mailto:jsosacalvo@gmail.com)

**DIANA SUÁREZ**

Museo Entomológico UNAB • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03 • Bogotá, D.C. Colombia • [dmsuarezg@unal.edu.co](mailto:dmsuarezg@unal.edu.co)

**ERIKA V. VERGARA-NAVARRO**

Colección Taxonómica Nacional de Insectos "Luis María Murillo", Corpoica, Mosquera. • Museo Entomológico UNAB • Grupo Sistemática de Insectos Agronomía SIA • Facultad de Ciencias Agrarias • Universidad Nacional de Colombia • Cra 30 # 45-03 • Bogotá, D.C. Colombia • [evvergar@unal.edu.co](mailto:evvergar@unal.edu.co)

**PHILLIP S. WARD**

Department of Entomology & Nematology • University of California at Davis • One Shields Avenue • Davis, CA 95616, USA • [psward@ucdavis.edu](mailto:psward@ucdavis.edu)

**NINA WAUTERS**

Brussels, Belgium • [nina.wauters@gmail.com](mailto:nina.wauters@gmail.com)

**GUSTAVO A. ZABALA**

Departamento de Biología • Universidad del Valle • Calle 13 # 100-00 Cali, Colombia • [gazant@gmail.com](mailto:gazant@gmail.com)



Capítulo 8

# Ecología

I. Armbrrecht, P. Chacón de Ulloa, J. Montoya-Lerma, L.F. Rivera, G.A. Zabala, R. García-Cárdenas, M.C. Gallego-Roper, J. Herrera-Rangel, N. Henao-Gallego, C. Sanabria, R.A. Achury, C. Santamaría, S. Escobar-Ramírez y E. Jiménez-Carmona

## Resumen

En este capítulo se presenta una síntesis de las principales investigaciones realizadas sobre ecología de hormigas para Colombia. Se parte desde los estudios pioneros en los que se compara la diversidad de especies en hábitats contrastantes como bosques, sistemas en sucesión ecológica y sistemas agrícolas/pecuarios en el Valle del Cauca y Meta. Estos y posteriores estudios en las regiones Caribe, Andina, Pacífica, Amazonía, Orinoquía e Insular, de forma consistente, revelan que la diversidad de la mirmecofauna disminuye ante la simplificación del hábitat. Los bosques, en cualquier paisaje, conservan la mayor riqueza de especies. No obstante, sistemas productivos ecológicamente concebidos, como los cafetales de sombra y potreros arbolados, conservan un porcentaje muy importante de la diversidad. La mayoría de los estudios se enfocan en las hormigas de suelo, hojarasca y sotobosque. Los pocos estudios en dosel muestran hormigas raras y difíciles de obtener y alta variación en la composición de especies. En el bosque seco tropical, las interacciones entre plantas y hormigas son más bien laxas mientras que en el Chocó presentan alta dependencia mutua. Quizás las relaciones indirectas más estudiadas han sido hormigas-hemípteros-plantas, ratificando la teoría agroecológica de la protección que confieren las hormigas a dichos insectos por su recompensa en carbohidratos en

ocasiones en favor de la invasión de ciertas especies plaga y dificultando su control. También se registra la simbiosis con Staphylinidae en nidos de hormigas en bosques secos. Otras relaciones ecológicas en Colombia son las que implican a las hormigas cortadoras de hojas (*Atta cephalotes*) y el papel de las hormigas en el movimiento de semillas con uso potencial en restauración ecológica. Entre las interacciones interespecíficas de parasitismo, los estudios se han enfocado en la historia natural de *Kapala* (Eucharitidae), parasitoide de *Ectatomma ruidum*, en la búsqueda de *Orasema minutissima* (Eucharitidae) en *Wasmannia auropunctata*, de Phoridae (Diptera) en *A. cephalotes* y del ácaro *Macrodnynchus sellnicki* en *Nylanderia fulva*. La competencia intraespecífica ha sido estudiada en hormigas dominantes como *E. ruidum* y *W. auropunctata*. De manera interesante, las interacciones competitivas dependen del contexto del hábitat. En cuanto a interacciones interespecíficas, se ha descrito el mosaico de hormigas en bosques primarios del Chocó, con dominio de los recursos y territorio por parte de *Crematogaster*, *Wasmannia* y *Azteca*. En cuanto a depredación, se incluyen estudios donde las hormigas ejercen funciones importantes en el control biológico de plagas en palma de aceite, pastizales, frutales (cítricos, maracuyá) y café, además de su papel como agentes funcionales en suelo. Finalmente, se destaca que, a pesar de su gran cualidad como bioindicadoras de biodiversidad, estados sucesionales y usos del suelo, las hormigas se han usado poco en programas de monitoreo a largo plazo. No obstante, son de mención los programas de algunas instituciones como Instituto Humboldt, ICA, Cenicaña y universidades. Se recomiendan algunas especies, entre ellas *Linepithema pilliferum*, *Gnamptogenys bisulca*, *W. auropunctata* y *Pachycondyla* spp. para tales fines. Para proteger la diversidad de hormigas se requiere aunar esfuerzos y voluntad política para proteger los bosques y hábitats naturales, así como también la búsqueda de una agricultura más amigable con la biodiversidad.

## Abstract

This chapter presents a synthesis of the main studies that have been done about the ecology of ants in Colombia. It starts from pioneer studies in which the species diversity is compared among contrasting habitats, such as forests, ecological succession and livestock/agricultural systems at Valle del Cauca, and Meta departments. These and further studies in regions such as Caribe, Andina, Pacifica, Amazonia, Orinoquia and Insular, consistently reveal that ant diversity decreases with habitat simplification. Forests, in any landscape preserve the majority of ant richness. Nevertheless, ecological conceived productive systems, such as shaded coffee plantations and cattle pastures with trees conserve a very important percentage of landscape diversity. Most studies have focused on ants from soil, leaf litter and understory. The few studies in canopy show rare and difficult to obtain ants and there is high variation in

species composition. In tropical dry forest, the interactions between plants and ants are mainly loose although in the Chocó region these present high mutual dependencies. Perhaps the most studied indirect relationships have been those among ants-hemipterans and plants, ratifying the agroecological theory that hemipterans confer carbohydrate rewards to the ants, which sometimes favor the invasions of certain pest species, making difficult their control. Symbioses with Staphylinidae in ant nests in dry forests are also reported. Other ecological relations studied in Colombia are those involving the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* and the role of some ants in seed movement, including the potential use of this function in ecological restoration. Among interspecific interactions involving parasitism, studies have been focused on the natural history of *Kapala* (Eucharitidae), a parasitoid of *Ectatomma ruidum*, searching for *Orasema minutissima* (Eucharitidae) in *Wasmannia auropunctata*, and looking for Phoridae (Diptera) in *A. cephalotes* and the mite *Macrodinychus sellnicki* in *Nylanderia fulva*. Intraspecific competence has been studied in dominant ants such as *E. ruidum* and *W. auropunctata*. Interestingly, competitive interactions depend on the habitat context where they occur. In terms of interspecific interactions, the ant mosaic in primary forests at Chocó has been described, with dominance of resources and territories by *Crematogaster*, *Wasmannia* and *Azteca*. In terms of predation, studies have been made on ants exerting biological control on oil palm pests, pasturelands, citrus, passionfruit and coffee plantations; these in addition of their functional role in soil stratum. Finally, it is noteworthy that, in spite of their great quality as biodiversity, successional stages and soil use indicators, ants have been seldom used in long term monitoring programs. However, programs from institutions such as Humboldt Institute, ICA, Cenicaña and universities are remarked. Ant species such as *Linepithema pilliferum*, *Gnamptogenys bisulca*, *W. auropunctata* and *Pachycondyla* spp. are recommended for those purposes. In order to protect ant diversity, it requires joining forces and political will to protect forests and other natural habitats as well as a decisive search for a more biodiversity-friendly agriculture.

En *Cien años de soledad*, de Gabriel García Márquez, al cierre de su significativa historia aparece el lapidario epígrafe: “*El primero de la estirpe está amarrado en un árbol y al último se lo están comiendo las hormigas*”, esto es, la sobrevivencia de las hormigas ante el último vástago del linaje humano. En este final, las hormigas son protagonistas centrales, seres tormentosos que se encuentran en todas partes, a todas horas del día y la noche: devastando el jardín, comiendo la casa y sus enseres; no obstante, a la par, resulta difícil pensar en una persona que no haya tenido contacto o fascinación por las hormigas alguna vez en su vida.

Estos insectos son uno de los grupos más conspicuos y llamativos porque sus sociedades evocan el trabajo y la cooperación humana. Estas particularidades hablan por

sí solas de la ubicuidad y complejidad ecológica de las hormigas a través de sus relaciones con, virtualmente, todos los componentes de los ecosistemas terrestres. Su importancia ecológica es distorsionadamente alta con respecto a su posición taxonómica como familia de Hymenoptera. La biomasa de las hormigas podría pesar tanto como la de los humanos. Con tan solo uno por ciento de las especies de insectos descritas (Bolton *et al.*, 2006), algunas hormigas llegan a modular los ecosistemas terrestres comportándose como grandes herbívoros (Schultz y Brady, 2008). Por ejemplo, en el dosel de selvas neotropicales pueden llegar a alcanzar un 70 % de los insectos individuales (Hölldobler y Wilson, 1990; Gordon, 1999) y las sociedades de Formicidae, como las cultivadoras de hongos attinas, son protagonistas de unas de las interacciones más complejas en la naturaleza, que involucra tres reinos en mutualismo (animal-hongo-bacteria) con sus parásitos (Schultz y Brady, 2008; Poulsen *et al.*, 2005; Attili-Angelis *et al.*, 2014). Al tiempo son los mayores herbívoros en estos ecosistemas.

En Colombia, la diversidad de la mirmecofauna es alta. De una estimación previa en más de 900 especies (Fernández y Sendoya, 2004) tenemos casi 1100 especies descritas (capítulo 1 de este libro). Aun así, se requiere mayor resolución taxonómica en muchos grupos y, por ende, sus papeles funcionales están poco claros o definidos. A través del presente capítulo se realizará un breve recorrido por el mundo ecológico de las hormigas en Colombia: la caracterización de la diversidad de especies en las diferentes regiones naturales, sus interrelaciones con otros componentes del ecosistema, su utilidad como indicadores de diversidad, degradación y recuperación ecológica, su seguimiento en programas de monitoreo y la importancia de su conservación.

## CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN COLOMBIA

En la década de los 90 se publicaron los primeros estudios dirigidos al inventario de la mirmecofauna colombiana en sistemas productivos del departamento del Meta (Medina *et al.*, 1993), áreas protegidas y en proceso de recuperación en los departamentos del Valle del Cauca (Bustos y Ulloa-Chacón, 1996-97; Aldana y Chacón de Ulloa, 1999), Cauca (Baena y Alberico, 1991) y Nariño (Estrada y Fernández, 1999) y en el valle geográfico del río Cauca (Armbrecht, 1995; Armbrecht y Chacón de Ulloa, 1997; Armbrecht y Ulloa-Chacón 1999). Luego, se avanzó en el desarrollo y estandarización de protocolos de muestreo, dirigidos hacia las hormigas del suelo, que fueron implementados principalmente en los Andes (Sarmiento, 2000, 2003; Villareal *et al.*, 2004) y sirvieron de base para la exploración de diversos paisajes en las seis regiones naturales del país, donde se muestrearon

diferentes usos del suelo para estimar la diversidad y composición de la mirmecofauna (figuras 8.1, 8.2).

Los estudios revisados evidencian una disminución pronunciada de la riqueza de especies de hormigas asociada con la simplificación del hábitat (cuadro 8.1) en las regiones Caribe (Dix *et al.*, 2005; Domínguez-Haydar *et al.*, 2008), Andina (Bustos y Ulloa-Chacón, 1996-1997; Armbrrecht *et al.*, 2005; Serna y Vergara-Navarro, 2008; Chaves *et al.*, 2008; Abadía *et al.*, 2010; Chacón de Ulloa *et al.*, 2012; Armbrrecht y Urrutia, 2013; Zabala *et al.*, 2013) y Pacífica (Aldana y Chacón de Ulloa, 1999; Estrada y Fernández, 1999). Los bosques secundarios y remanentes de los primarios llegan a conservar más del 70 % y, en ocasiones, hasta el total de las especies de hormigas (Chaves *et al.*, 2008), en comparación con los pastizales que oscilan entre 24.2 % (Rivera *et al.*, 2013) y 53.7 % (Dix *et al.*, 2005), y los cultivos como el café a libre exposición (20.9 a 42.7 %) (Armbrrecht *et al.*, 2005; Zabala *et al.*, 2013) y la caña de azúcar con tan solo 26.7 % de las especies de bosque seco (Chacón de Ulloa *et al.*, 2012). Sin embargo, cultivos perennes y de edad avanzada como los cítricos de la región Caribe, y los cítricos de la región del Quindío presentaron alta riqueza de especies (Abadía *et al.*, 2013a, y Rivera *et al.*, 2013, respectivamente). Una situación similar se presenta en paisajes ganaderos de la Amazonía donde el uso del suelo agroforestal se constituye en la mejor opción ya que conservan casi un 70 % de la riqueza de especies (Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa, 2011). En contraste, la extensión de área de pastizales degradados es el factor que más contribuye negativamente a las diferencias de diversidad entre usos del suelo y, por ende, en los servicios ecosistémicos (depredación, dispersión de semillas y reciclaje de nutrientes, entre otros) que las hormigas puedan prestar (Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa, 2011) (cuadro 8.1).

En otros ámbitos, los resultados de las caracterizaciones de la diversidad de hormigas en paisajes rurales ganaderos y cafeteros han permitido enfocar esfuerzos hacia planes de monitoreo con fines de conservación o iniciativas de restauración en determinadas localidades de la región Andina. Por ejemplo, en las zonas ganaderas del Valle del Cauca y Quindío (Ramírez y Enríquez, 2003; Rivera *et al.*, 2013) y en la altillanura del Meta (Sanabria *et al.*, 2014), la implementación de sistemas silvopastoriles aumenta la riqueza y diversidad de hormigas frente a sistemas tradicionales, donde domina la ganadería extensiva e intensiva (cuadro 8.1). Estos y otros estudios encontraron que las hormigas del suelo prefieren sistemas productivos donde se presenta algún tipo de vegetación arbórea asociada a los pastos para ganado o cultivos (Mendoza *et al.*, 2007; Jiménez *et al.*, 2008; Abadía *et al.*, 2010; Sanabria *et al.*, 2014; Rivera *et al.*, 2013).

Los inventarios de la mirmecofauna en gradientes altitudinales resultaron en disminución de la riqueza de

especies con el aumento de la elevación (cuadro 8.1). Cabe citar los trabajos adelantados en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Magdalena) (Guerrero y Sarmiento, 2010), en la vertiente oriental de la cordillera Oriental (Cundinamarca) (Fagua, 1999) y en los cerros tutelares del valle de Aburrá (Antioquia) (Toro y Ortega, 2006). Aunque, las hormigas de hojarasca parecen tener un pico de mayor diversidad a alturas intermedias (Guerrero y Sarmiento, 2010).

Las hormigas dominan las comunidades de invertebrados en el dosel de los bosques tropicales (Gordon, 1999; Dejean *et al.*, 2007). No obstante, en Colombia los muestreos de hormigas y otros artrópodos del dosel están a un nivel muy incipiente. De hecho, solo se tiene información para el Chocó y para el Parque Nacional Natural Gorgona, pequeña área insular localizada en el Pacífico. Chacón de Ulloa *et al.* (2014) a partir de 16 árboles muestreados, por una vez, mediante la técnica de nebulización, reportaron 24 géneros y 53 especies de hormigas, entre las cuales sobresalieron especies difíciles de obtener como *Nesomyrmex pittieri*, *Crematogaster stollii*, *Cephalotes basalis*, *Anochetus bispinosus* y *Fulakora mystriops*. En Chocó, Armbrrecht *et al.* (2001) realizaron un “knockdown” con cialotrina a la copa de tres árboles jóvenes y encontraron que la biomasa de hormigas significó el 11 % en promedio de la biomasa de todos los artrópodos. Además, encontraron que especies como *Crematogaster*



Figura 8.1. Sitios de muestreo de hormigas en las Regiones Biogeográficas de Colombia.

*carinata*, *Dolichoderus bispinosus*, *Nylanderia* sp., *Azteca instabilis* y *Odontomachus bauri* eran responsables de la mayoría de la biomasa de hormigas en este estrato.

## DINÁMICA DE COMUNIDADES DE HORMIGAS EN COLOMBIA

### Relaciones planta-hormiga

El espectro de interacciones interespecíficas que involucra hormigas es bastante amplio y varía en el tiempo y el espacio de acuerdo con contextos específicos. Dichas interacciones comprenden relaciones de herbivoría, polinización, dispersión de semillas y depredación, y pueden involucrar hasta tres niveles tróficos como la agricultura en hormigas cultivadoras de hongos, y la ganadería en mirmecinas cuidadoras de homópteros. La relación ganancia-pérdida para cada una de las partes oscila en un continuo desde relaciones antagónicas hasta mutualistas, pasando por interacciones de tipo generalista (Rico-Gray y Oliveira, 2007). A continuación, se describen las principales interacciones planta-hormiga reportadas para ecosistemas naturales y agroecosistemas en Colombia.

La descripción de interacciones planta-hormiga bosques secos del valle geográfico del río Cauca muestra relaciones facultativas en el aprovechamiento que hacen las hormigas de las plantas para anidar, refugiarse y forrajear. El

trabajo de Ramírez *et al.* (2001) registró 532 interacciones involucrando un total de 91 especies vegetales, 67 de hormigas y homópteros pertenecientes a nueve familias. El porcentaje de las asociaciones se distribuyó, de acuerdo con el uso de las plantas por parte de las hormigas, en: a) refugios temporales o sitios de anidamiento (47 %) (brácteas y peciolos de *Heliconia* spp., raíces de epífitas, domacios en los tallos, hojarasca acumulada) y b) recolección de sustancias azucaradas de nectarios extraflorales y ligamaza de homópteros (53 %) con un mayor porcentaje de capturas en Pseudococcidae (45 %), Coccidae (26 %), Membracidae (17 %) y el 12 % restante distribuido entre Cicadellidae, Flatidae, Conchaspidae, Margarodidae, Ortheziidae y Aphididae.

El segundo recurso, en importancia para las hormigas en bosque seco, lo constituyen los nectarios extraflorales (NEF). Las especies de plantas más frecuentemente visitadas por las hormigas fueron la enredadera *Passiflora coriacea* y una aráceca del género *Philodendron* con el 50 % de las visitas para explotación del NEF. En el género *Inga* también se registra la explotación de los NEF tanto en bosque (Ramírez *et al.*, 2001) como en agroecosistemas, y se plantea la importancia de estos árboles para la conservación de la diversidad y el mantenimiento de las interacciones mutualistas planta-hormiga en sistemas productivos (Sinisterra, 2011). Entre los géneros de hormigas más frecuentemente involucrados en el uso de NEF están *Crematogaster*, *Pheidole*, *Procryptocerus*, *Camponotus*, *Azteca*, *Dolichoderus*, *Pachycondyla* y *Pseudomyrmex* (Ramírez *et al.*, 2001; Sinisterra, 2011).

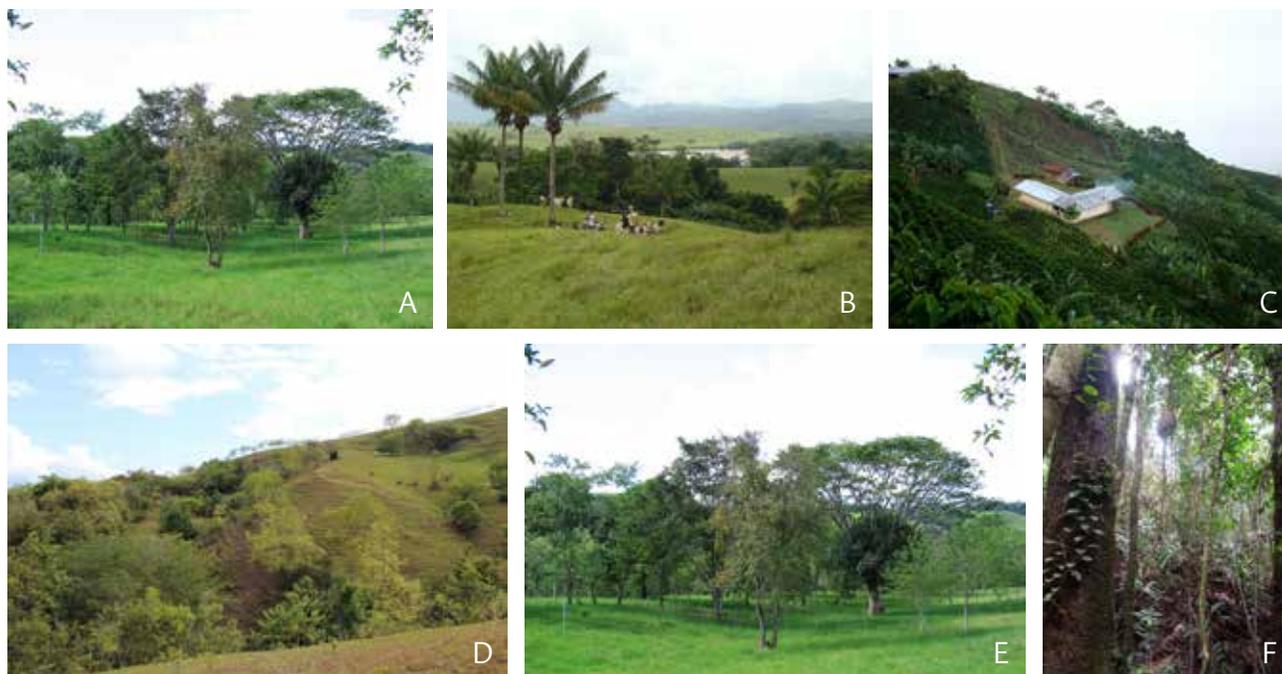


Figura 8.2. Paisajes muestreados para caracterización de la mirmecofauna. A) Sistema silvopastoril de la Pesquera, Montenegro (Quindío), B) Sistemas productivos del Piedemonte amazónico (Caquetá), C) Paisaje cafetero de Risaralda, D) Bosque seco del valle geográfico del río Cauca, El Vínculo, E) Paisaje ganadero de Barbas-Bremen (Quindío), F) Parque Nacional Natural Gorgona, sendero Cerro Trinidad (Cauca).

Cuadro 8.1. Caracterización de la riqueza de especies de hormigas en diferentes paisajes de las seis regiones naturales de Colombia.

Departamento/ municipio	Tipo de paisaje (elevación m s.n.m.)	Hormigas		Usos del suelo	Especies (%)	Referencia Bibliográfica
		Géneros	Especies			
<b>Región Caribe</b>						
Córdoba (San Antero)	Bosque seco tropical (23 m)	32	54	Bosque secundario de galería Pastizal ganadero	75.9 53.7	Dix <i>et al.</i> (2005)
Atlántico (Piojó, Tubará y Barranquilla)	Bosque seco en la franja costera (75-400 m)	10	21*	Bosque seco secundario Piojó Bosque de Matorral Tubará Matorral y cultivos temporales	90.9 57.1 47.6	Domínguez-Haydar <i>et al.</i> (2008)
Magdalena	Cuenca del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta (0 m)	40	136	Bosque húmedo 835 m Bosque húmedo 1395 m	64.7 29.4	Guerrero y Sarmiento (2010)
Magdalena (Santa Marta, PNN Tayrona)	Bosque de manglar; bahía de Neganje	8	9	Manglares de cuatro especies	100	Pinto-Méndez <i>et al.</i> (2011)
Bolívar, Córdoba, César y Magdalena	Bosque seco, agrosistemas citrícolas (20-896 m)	44	122	Huertos adultos de naranja	100	Abadía <i>et al.</i> (2013a)
<b>Región Andina</b>						
Valle del Cauca	Parque Nacional Natural Farallones	19	25	Bosque primario	84.0	Bustos y Ulloa-Chacón, (1996, 1997)
				Bosque secundario	56.0	
				Pastizal en regeneración	36.0	
Cundinamarca (Medina)	Cuenca del río Gazaunta, cordillera Oriental (450-2200 m)	37	108	Bosque muy húmedo 450-600 m	54.6	Fagua (1999)
				Bosque pluvial 1000-1050 m	55.5	
				Bosque pluvial montano bajo 1400 m	53.7	
				Bosque muy húmedo montano 1800 m	25.0	
				Bosque muy húmedo montano 2200 m	11.1	

Departamento/ municipio	Tipo de paisaje (elevación m s.n.m.)	Hormigas		Usos del suelo	Especies (%)	Referencia Bibliográfica
		Géneros	Especies			
Antioquia y Risaralda	Paisaje cafetero montañoso, topografía quebrada (1400-1900 m)	41	115	Cafetales de sombra poligenérica	32.1	Armbrrecht <i>et al.</i> (2005)
				Cafetales de sombra monogenérica	22.6	
				Cafetal sin sombra (monocultivo)	20.9	
Antioquia (Cerros tutelares del Valle de Aburrá)	Reserva forestal de <i>Eucalyptus</i> , <i>Cupressus</i> y <i>Pinus</i> (1635-2050 m)	33	96	El Volador 1635 m	63.5	Toro y Ortega (2006)
				La Asomadera 1640 m	60.4	
				Seminario 2050 m	39.5	
Antioquia (Yolombó, Amalfi y Gómez Plata)	Área del embalse hidroeléctrico Porce II, cordillera Central	15	35*	Bosque	74.3	Serma y Vergara-Navarro (2008)
				Rastrojo alto	65.7	
				Rastrojo bajo	57.1	
				Pastizal	42.9	
Quindío (Filandia y Circasia)	Reserva Forestal Natural Bremen-La Popa (1850-2050 m)	8	13*	Bosque muy húmedo premontano	100	Chaves <i>et al.</i> (2008)
				Pastizal	38.4	
				Bosque secundario	86.9	
Caldas (Aranzasu y Salamina)	Cuenca media del río Chambery (1700-2100 m)	13	23*	Corredor ripario	78.2	Abadía <i>et al.</i> (2010)
				Pastizal	43.5	
				Fragmentos de bosque secundario	55.9	
Quindío (Circasia, Montenegro, La Tebaida) y Valle (Ulloa)	Cuenca media del Río La Vieja (990-1760 m)	46	227	Pasturas con árboles alta densidad	54.1	Rivera <i>et al.</i> (2013)
				Cercas vivas	50.7	
				Frutal (monocultivo cítricos)	50.2	
				Plantación de bambú	42.3	
				Silvopastoril intensivo de leucaena	39.2	
				Pastura sin árboles	24.2	

Departamento/ municipio	Tipo de paisaje (elevación m s.n.m.)	Hormigas		Usos del suelo	Especies (%)	Referencia Bibliográfica
		Géneros	Especies			
Risaralda (La Celia)	Paisaje Cafetero, vereda La Secreta (1500-2000 m)	34	96	Bosque secundario	77.1	Zabala <i>et al.</i> (2013)
				Parque de bosque	51.0	
				Café a libre exposición	42.7	
Cauca, Valle y Risaralda	Bosque seco, valle geográfico del río Cauca (970-1100 m)	63	172	Parque de bosque	93.0	Chacón de Ulloa <i>et al.</i> (2012)
				Corredor ripario	38.4	
				Pastizal	35.4	
				Guadual ( <i>Guadua angustifolia</i> )	34.9	
				Cultivo de caña de azúcar	26.7	
<b>Región Pacífica</b>						
Valle del Cauca	Cuenca media del río Calima (550- 850 m)	53	227	Bosque primario y secundario	93	Aldana y Chacón de Ulloa (1997)
				Pastizales y rastrojos	38	
	Reserva La Planada, vertiente pacífica cordillera Occidental	29	63	Bosques variados	82.5	Estrada y Fernández (1999)
				Pastizal de tres años	39.7	
Chocó (Nuquí)	Cabo Corrientes, Costa Pacífica (0 m)	29	117	Pastizal	34.9	Armbrrecht <i>et al.</i> (2001)
				Bosque muy húmedo tropical	100	
<b>Región Amazonia</b>						
Amazonas (Leticia)	Vía Tarapacá, Comunidad indígena Monifue-Amena (100 m)	47	237	Bosque de tierra firme	88.6	Pérez <i>et al.</i> (2009)
				Bosque inundable (Várzea)	67.1	
Caquetá	Sistemas productivos del piedemonte amazónico (200-400 m)	9	35*	Ventana agroforestal	68.5	Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa (2011)
				Ventana silvopastoril	54.2	
				Ventana tradicional (pastos limpios)	22.8	

Departamento/ municipio	Tipo de paisaje (elevación m s.n.m.)	Formigas		Usos del suelo	Especies (%)	Referencia Bibliográfica
		Géneros	Especies			
Meta (Puerto López, Puerto Gaitán)	Sistemas productivos de la Altillanura, río Meta (200 m)	33	91	Pasturas mejoradas Savana seminatural Plantaciones de caucho Palma de aceite Cultivos anuales	57.1 49.4 42.8 41.7 22.0	Sanabria <i>et al.</i> (2014)
<b>Región Insular (Pacífico)</b>						
Cauca (Guapi)	Parque Nacional Natural Gorgona (0-340 m)	46	107	Suelo y sotobosque en 15 sitios	100	Baena y Alberico (1993); Sharkey (2006); Valdés- Rodríguez <i>et al.</i> (2014)
Valle (Buenaventura)	Isla Rocosa, Santuario de Fauna Flora Malpelo	3	3	Suelo (tierra y rocas)	100	Calero <i>et al.</i> (2011)

La especificidad de las asociaciones planta-hormiga, los beneficios para las hormigas y sus patrones de ocupación en las plantas pueden variar espacial y temporalmente, en especial en asociaciones facultativas que involucran hormigas no especializadas (Ramírez *et al.*, 2001). Además, permiten relacionar el predominio cada vez mayor de relaciones laxas y generalistas con el deterioro que enfrenta el bosque seco tropical en la zona, prediciendo un incremento a futuro en la proporción de este tipo de interacciones en los bosques relictuales. Esto es evidente en los estudios de interacciones con *Wasmannia auropunctata*, una especie de gran impacto ecológico que altera las interacciones planta-hormiga por su dominancia en fragmentos deteriorados de bosque seco donde esta especie se relaciona con heliconias para anidamiento, aprovechamiento de nectarios extraflorales, asociación con homópteros, refugio y forrajeo (Vejarano, 2009).

### Relaciones mutualistas

La trofobiosis, una recompensa alimenticia (generalmente azucarada) brindada a cambio por protección, es quizá una de las formas más llamativas de interacción por las que se conocen las hormigas y ciertos aliados hemípteros. En cultivos comerciales de *Heliconia* spp. del Valle del Cauca las especies generalistas y oportunistas de *Solenopsis*, *Pheidole*, *Linepithema*, *Paratrechina*, *Brachymyrmex* y *Wasmannia* aprovechan la ligamaza ofrecida por los cóccidos de los géneros *Ceroplastes* y *Parasaissetia*. En mayor frecuencia dos especies de *Solenopsis* anidan en los pseudotallos de las heliconias (Reyes y Chacón de Ulloa, 2008). En un estudio controlado, colonias de *S. geminata* a las que se les ofreció una solución azucarada adicional, atendían menos a las cochinillas de *Dysmicoccus brevipes* que carecían de fuentes extras de azúcar (Carabalí-Banguero *et al.*, 2013). Esto se constituye en una posible forma de control al desviar la atención que las hormigas prestan a los hemípteros.

Aunque exitosas para los organismos que hacen parte de ellas, algunas asociaciones indirectas pueden ocasionar problemas de importancia económica. Tal es el caso de la relación tritrófica en la cual la hormiga *Nylanderia fulva* ha perjudicado grandes extensiones agrícolas, principalmente de caña de azúcar, además de otros cultivos como frutales, café, yuca y maíz (Hernández *et al.*, 2002; Girón *et al.*, 2005). *N. fulva* establece relaciones simbióticas con los hemípteros *Saccharicoccus sacchari* y *Pulvinaria elongata*, chupadores fitófagos, los cuales le ofrecen líquidos azucarados. En la zona, la actividad de control ejercida por los enemigos naturales de estos chupadores es disminuida por la presencia de *N. fulva* en las plantaciones de caña (Girón *et al.*, 2005). Por otro lado, es necesario tener en cuenta que en zonas de infestación de *N. fulva* como la región de la hoya del río Suárez, el control intensivo de arvenses, es decir su remoción, favorece el aumento de las poblaciones de *N. fulva* lo que a su vez simplifica la mirmecofauna del lugar (Hernández *et al.*, 2002).

En raíces del café, la asociación de *Acropyga berwicki*, *A. exsanguis* y *A. furhmanni* con *Neochavesia caldasiae* (Pseudococcidae) fue registrada por Villegas *et al.* (2008) en los departamentos de Antioquia y Quindío; el complejo entre *A. furhmanni*, comúnmente conocida como la hormiga de Amagá y *N. caldasiae* es el que se encuentra con mayor frecuencia en estos departamentos, ocasiona pérdidas importantes en la productividad y afecta principalmente los transplantes recientes o almárgos.

Kondo *et al.* (2008) proveen información de hormigas asociadas a 34 especies de cochinillas harinosas colectadas en Colombia durante 13 años (1995-2008). Se involucran nueve géneros de cochinillas de la familia Pseudococcidae (*Dysmicoccus*, *Ferrisia*, *Geococcus*, *Nipaecoccus*, *Planococcus*, *Prorhizococcus*, *Pseudococcus*, *Rhizococcus* y *Saccharicoccus*) y la atención de hormigas *E. ruidum*, *Camponotus lindigi*, *S. geminata* y *W. auropunctata*, y de los géneros *Acropyga*, *Azteca*, *Brachymyrmex*, *Cardiocondyla*, *Crematogaster*, *Linepithema*, *Myrmelachista*, *Paratrechina*, *Pheidole*, *Prionopelta* y *Solenopsis*.

En plantas de aguacate (*Persea americana*) se observó atención de hormigas *Pheidole* al cóccido *Bombacoccus aguacatae*, en Anserma (Caldas) (Kondo, 2010a). En Ciénaga (Magdalena), escamas de *Cryptostigma philwardi* se hallaron en una colonia de *Pseudomyrmex* sp. cf. *fortis* en árboles vivos de mangle *Avicennia germinans* (Verbenaceae) (Kondo, 2010b). En la descripción de la escama *Hemilecanium guanabana*, se registra su asociación con *Azteca* sp. en cultivos experimentales de guanábana, en Palmira (Valle del Cauca), donde la cochinilla causa muerte descendente de las ramas en altos niveles de infestación (Kondo y Hodgson, 2013). Otra escama mirmecófila es *Akermes colombiensis*, encontrada en nidos de cartón de hormigas *Myrmelachista* sp. asociadas a plantas de la familia Melastomataceae, en la reserva El Topacio (Parque Nacional Natural Farallones de Cali, Valle del Cauca) (Kondo y Williams, 2004).

En la región insular, se han reportado los géneros *Crematogaster*, *Monomorium*, *Paratrechina*, *Camponotus*, *Dorymyrmex*, *Dolichoderus* y *Ectatomma* atendiendo a *Crypticerya multicatrides*, una escama catalogada como plaga invasora en el archipiélago de San Andrés y Providencia desde 2010 (Silva-Gómez *et al.*, 2012).

### Protección de plantas por hormigas

En un bosque lluvioso del Chocó, se demostró experimentalmente la relación mutualista de hormigas del género *Pheidole*, que anidan en los domacios de dos especies de melastomátaceas (*Tócoca guianensis* y *T. spadaciflora*). Las hormigas se benefician de las cavidades ofrecidas por las plantas ubicando sus larvas en las hojas más jóvenes y almacenando semillas o desechos de la colonia en las hojas más viejas. Como contraparte, las

hormigas protegen a las plantas contra la herbivoría por parte de otros artrópodos, entre ellos *Atta cephalotes*, la mayor defoliadora (Álvarez *et al.*, 2001). Sin la presencia de las hormigas el porcentaje de herbivoría pasó de 27 % (control) a 91 % (sin hormigas) para *T. spadaciflora* y de 22 % a 55 % para *T. guianensis* (Álvarez *et al.*, 2001).

La relación planta-hormiga puede ser facultativa entre generalista o especialista. Por ejemplo, en la evaluación de Álvarez *et al.* (2001), el género *Pheidole* resultó ser dominante en anidar en las plantas evaluadas (91 %), aunque en otras plantas se registraron nidos de especies como *Azteca* sp., *Brachymyrmex heeri*, *Crematogaster* sp. y *W. auropunctata*. De forma similar, en la Reserva Forestal de Escalerete (Valle), de siete especies de melastomátaceas evaluadas, las dos más abundantes (*T. guianensis* y *Clidemia killipii*) presentaron una asociación específica con una especie de hormiga (Dolichoderinae y *Pheidole* sp., respectivamente). Además, cabe resaltar que la especificidad de la interacción jugó un papel importante en la protección contra la herbivoría, siendo menor el ataque en plantas asociadas con una sola especie respecto a las asociadas con dos o tres especies de hormigas (Kattan *et al.*, 2008).

### Herbivoría

En *sensu stricto*, las hormigas no presentan una herbivoría. No obstante, un gran porcentaje de las especies vegetales son forrajeadas por especies de las atinas que cortan el follaje y otras partes de las plantas para cultivar un hongo simbiote con el que se nutren colonias de *Atta* y *Acromyrmex*, las mayores herbívoras neotropicales (Montoya-Lerma *et al.*, 2012; Farji-Brener, 2001; Vasconcelos, 1997). Esta polifagia no es generalizada y, en últimas, la selección y escogencia del recurso están definidas por la presencia o no de metabolitos secundarios que pueden causar efectos negativos en el cultivo del hongo. Por ejemplo, la hormiga arriera, *A. cephalotes*, la cortadora de hojas de mayor distribución en Colombia (Fernández *et al.*, 2015), aunque defolia un gran número de árboles y cultivos (Montoya-Lerma *et al.*, 2012), poco interés demuestra por el botón de oro, *Tithonia diversifolia*, planta que tiene un efecto negativo sobre sus colonias (Rodríguez *et al.*, 2008). Plantaciones juveniles de arboloco (*Montanoa quadrangularis*) sembradas entre pastos exóticos fueron significativamente más susceptibles al ataque de hormiga arriera que aquellas intercaladas con botón de oro y fertilizadas con abono verde de esta planta (Giraldo-Echeverri *et al.*, 2005). En colonias de laboratorio, *A. cephalotes* forrajea al botón de oro como parte de su dieta siempre y cuando no sea la única fuente de alimento (Rodríguez *et al.*, 2008). Cuando esto ocurre se ocasiona la muerte del hongo simbiote, *L. gongylophorus* (Valderrama-Eslava *et al.*, 2009). Además, los extractos etanólicos de hojas secas de botón de oro causan mortalidad del 100 % de las obreras (Castaño-Quintana *et al.*, 2013).

Teniendo en cuenta los efectos insecticidas y antimicóticos exhibidos por *T. diversifolia* y que, en conjunto, pueden contribuir a la regulación de las poblaciones de hormiga arriera, se validaron los resultados de laboratorio con el objeto de diseñar estrategias para su empleo en campo. En un primer abordaje, la aplicación periódica de un “mulche” o compostaje con las hojas y tallos de botón de oro sobre los nidos de *A. cephalotes* afectó significativamente el forrajeo en los nidos tratados, con disminución del 60 % durante las primeras aplicaciones. No obstante, después de la cuarta aplicación las colonias tratadas con *T. diversifolia* recuperaron su área hasta en un 50 %. A los seis meses, la apertura de los nidos reveló que las obreras desplazaron las cámaras de cultivo del hongo alrededor de la zona cubierta con el botón de oro, lo cual se debió a cambios en la actividad microbiana y pH del suelo (Rodríguez *et al.*, 2015). En una segunda estrategia, las aplicaciones de una infusión de botón de oro u hojas pulverizadas no presentaron efectos negativos en los hormigueros evaluados (Rodríguez, 2013). Los resultados de estas investigaciones permiten identificar al botón de oro como una fuente natural y promisorio (insecticida y antimicótica), que puede articularse efectivamente a un manejo integrado de las colonias de *A. cephalotes*.

Una alternativa para el manejo de las poblaciones de *A. cephalotes* es el uso del compostaje orgánico usando hojarasca, excretas animales, miel de purga (o solución azucarada), levadura de la tierra producto de la remoción (Armbrrecht *et al.*, 2012). También se ha encontrado que la remoción mecánica de los nidos con barretón es un método efectivo para controlar colonias jóvenes de esta especie (Montoya-Correa *et al.*, 2007).

## Dispersión de semillas

Las hormigas son importantes dispersoras de semillas ya que sus adaptaciones morfológicas y comportamiento social les permiten transportarlas desde el punto de forrajeo hasta sus nidos, donde las condiciones pueden ser favorables para la germinación y crecimiento de plántulas. La mirmecocoria es un mutualismo facultativo generalizado más que uno obligado especie-específico. Las semillas mirmecocoras poseen un adjunto de alimento rico en lípidos, llamado elaiosoma (arilo), que atrae y recompensa a las hormigas forrajeras. Gracias a ello consumen los elaiosomas en lugar de las semillas y, por lo tanto, las hormigas actúan como sus dispersoras (Rico-Gray y Oliveira, 2007). La dispersión de semillas por hormigas presenta varias estrategias de participación a través de diferentes mecanismos: las cortadoras de hojas pueden acarrear grandes cantidades y diferentes tamaños de semillas; las cazadoras grandes transportan a largas distancias sin dañar las semillas y solo se alimentan del arilo (Escobar-Ramírez *et al.*, 2012), por lo cual las hormigas juegan papeles importantes en el movimiento de diásporas. Cada evento de remoción es de

importancia biológica, ya que potencia una posibilidad efectiva de dispersión.

En Colombia, los estudios de transporte de semillas por hormigas se enfocan en la conservación, con miras a convertirse en una herramienta para el manejo de agroecosistemas o de restauración de áreas naturales, a partir de los servicios ecosistémicos que las hormigas pueden proveer. Las preguntas principales de estos trabajos comprenden comparaciones de diferentes tipos de hábitats desde los más naturales hasta los más intervenidos. Al igual que la observación de las especies de semillas atractivas para las hormigas, en especial, de aquellas de importancia ecológica y económica.

Hormigas como *Ectatomma ruidum*, *S. geminata* y *Pheidole* sp. se presentan como piedrangulares en la remoción de semillas en diferentes usos del suelo (fragmento de bosque, sistema silvopastoril y pastizal) de los departamentos de Quindío y Valle del Cauca con mayores frecuencias de remoción en el bosque que en sistemas silvopastoriles (Escobar *et al.*, 2007). Este trabajo confirma, por primera vez en Colombia, que el proceso de transporte de semillas por hormigas ocurre tanto en agroecosistemas ganaderos como en bosques y, como sugieren las autoras, la importancia de las hormigas como dispersoras secundarias de semillas en ausencia de dispersores primarios.

A pesar de la baja diversidad de hormigas en hábitats abiertos como pastizales (cuadro 8.1), especies generalistas como *E. ruidum* pueden rápidamente remover cantidades de semillas, siendo responsables de desplazar, experimentalmente, el 24 % del total de las semillas (Escobar-Ramírez *et al.*, 2012). No solo las hormigas generalistas pueden estar jugando papeles importantes para la remoción de semillas, también sus nidos podrían ser refugio de microhábitat para la germinación de estas semillas.

En áreas perturbadas de la mina de carbón de El Cerrejón (La Guajira), las hormigas *S. geminata*, *E. ruidum* y *Ac. octospinosus* se vinculan como agentes funcionales claves al facilitar la distribución de semillas de especies vegetales de interés en pasturas y áreas en procesos de sucesión (Domínguez-Haydar y Armbrrecht, 2011). La primera de ellas, una hormiga generalista, se evidenció en la etapa inicial de rehabilitación cuando su participación pudo contribuir en el proceso de sucesión de estas áreas. Consistente con los estudios mencionados arriba, se encontró que *E. ruidum* y *Pheidole* sp. fueron protagonistas en el movimiento de semillas en este escenario de rehabilitación y restauración ecológica de La Guajira. La interacción hormiga-semilla en los anteriores trabajos ha sugerido ser facultativa y generalista en lugar de mutualismo obligatorio específico a una de las especies particulares.

## Transporte inducido de semillas

Por lo general, las especies de interés en restauración o en agroecosistemas, como son las leguminosas, arbustos y árboles pioneros, no presentan un arilo para ser acarreadas por parte de las hormigas. Por lo tanto, el aumentar las posibilidades efectivas de dispersión mediante un arilo artificial puede ser muy interesante para semillas de valor ecológico y económico en agroecosistemas o áreas de rehabilitación. Teniendo en cuenta que pocas hormigas generalistas pueden remover cantidades importantes de semillas, podrían iniciarse rápidamente acciones de rehabilitación (Escobar-Ramírez *et al.*, 2012).

Henao-Gallego *et al.* (2012) plantean una alternativa para estas semillas mediante la fabricación de un arilo artificial. En semillas de *Senna spectabilis*, especie utilizada en estrategias de rehabilitación debido a sus características de rápido crecimiento, alta producción de biomasa, bajos requerimientos de fertilidad, alta eficiencia del uso de nitrógeno y de fácil adaptación a condiciones duras, los autores pusieron a prueba un arilo artificial, el cual consistió en una textura gelatinosa unida a la semilla de igual manera que un arilo natural que facilitara su agarre por parte de las hormigas. El 80 % de semillas con arilo artificial fue removido frente a un 32 % de remoción de semillas sin arilo, para todas las pasturas evaluadas. Igual tendencia se obtuvo en pruebas con *Cupania latifolia* y *Passiflora ligularis*. Se concluye que el arilo fabricado incrementa el atractivo de las especies de interés en restauración, doblando la oportunidad de ser transportadas por hormigas sin inducir la depredación y que ofrece una recompensa tal como ocurre en la naturaleza.

Entre las especies de hormigas involucradas en el transporte de semillas con arilo artificial, *E. ruidum* se identifica como responsable por la mayoría de eventos de remoción de semillas y por su transporte a mayores distancias. En menor porcentaje *S. geminata* y *Pheidole* sp. se involucran en esta actividad y aunque *Crematogaster abstinans* remueve semillas, lo hace a menores distancias (Escobar *et al.*, 2007).

Para los objetivos de conservación no solo es importante la remoción de semillas, también lo es el destino, es decir el nido de la hormiga. Dentro o en las cercanías del nido, las hormigas acumulan restos de semilla, heces, cadáveres y otros desperdicios de la colonia, lo que puede proveer un microhábitat enriquecido (Rojas-Fernández, 2003; Leal *et al.*, 2007; Hurtado *et al.*, 2012). Aún así, cuando semillas de *S. spectabilis* sin escarificar fueron ofrecidas a colonias de la hormiga del fuego *S. geminata*, ninguna de ellas germinó, por el contrario semillas escarificadas germinaron en un 98 % en nidos abandonados y en condiciones de laboratorio frente al 24 % de germinación

en campo (Hurtado *et al.*, 2012). En este caso, las hormigas actúan como dispersores secundarios debido que primero la semilla debe ser escarificada por otros medios como, por ejemplo, pasar por el tracto digestivo de otros organismos.

## Simbiontes de las hormigas

Entre las múltiples interacciones que sostienen las hormigas con otros organismos, cabe citar la que establecen con los coleópteros de la familia Staphylinidae (Hölldobler y Wilson, 1990). Este grupo de escarabajos además de ser uno de los más diversos del reino animal con aproximadamente 55 440 especies descritas (Grebennikov y Newton, 2009), presentan diferentes hábitos, como depredadores, descomponedores, parásitos y simbiontes, incluso con especializaciones en su morfología y hábitos para ocupar de forma temporal o permanente nidos de insectos sociales. Aparentemente esta estrategia les permite tener acceso a recursos alimenticios como larvas de hormigas o incluso ser alimentados por obreras (Hölldobler y Wilson, 1990).

En Colombia se conocen al menos 796 especies de 230 géneros de estafilínidos y se calcula que su fauna puede estar constituida por unas 5.000 especies (Newton *et al.*, 2005). Entre los estafilínidos de bosques secos del suroccidente colombiano (García y Chacón de Ulloa, 2005), se presentan adultos de *Holotrochus* (Osoriinae) en nidos de *Hypoponera*, *Mycocepurus smithii*, *Pheidole susannae* y *Pheidole* sp.; *Lispinus* (Osoriinae) en nidos de *Brachymyrmex heeri*; *Xenaster* (Paederinae) en nidos de *Brachymyrmex*; *Platydacus caliginosus* (Staphylininae) en nidos de *Strumigenys trinidadensis*; *Xenopygus analis* (Staphylininae) en nidos de *Pheidole* y *Solenopsis geminata*; y *Coproporus* (Tachyphorinae) en nidos de *Solenopsis* (García-Cárdenas *et al.*, 2001). Los nidos de las hormigas se ubicaron principalmente en troncos descompuestos, bajos piedras y en ramas secas brindando un ambiente húmedo a sus huéspedes (García-Cárdenas *et al.*, 2001). Aunque estas especies de estafilínidos son depredadoras, hasta el momento se desconoce el tipo de interacción que puedan tener con las hormigas.

## ENEMIGOS NATURALES DE LAS HORMIGAS

### Parasitoides de hormigas

La familia Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) incluye parasitoides especializados de hormigas con un ciclo de vida muy modificado (Heraty y Darling, 1984; Heraty, 1994). En lugar de ovopositar directamente sobre las hormigas anfitrionas, las hembras lo hacen en diferentes lugares, uno de los más comunes es el tejido

vegetal (Clausen, 1940; Heraty *et al.*, 2004). A diferencia de la mayoría de himenópteros parasitoides, el primer instar o planidia es activo y es el responsable de acceder a las larvas de la hormiga hospedera mediante diversos comportamientos foréticos que involucran un huésped intermediario que toma la planidia y hace la conexión directa con las larvas de acogida durante la trofalaxis o movimiento dentro de la colonia de hormigas (Heraty, 2000). Una vez en la colonia, la planidia se une a una larva huésped madura y luego espera hasta que la anfitriona esté lista para pupar y completa su propio desarrollo (Heraty, 1994). Un ejemplo claro de este parasitismo se registró para *E. ruidum* en el campus de la Universidad del Valle donde el 60 % de 20 nidos se encontró parasitado por *Kapala iridicolor* (Vásquez-Ordóñez *et al.*, 2012). Otros Eucharitidae parasitoides de hormigas son los Oraseminae, que incluye a *Orasema minutissima*, la única especie registrada en la pequeña hormiga de fuego, *W. auropunctata* (Heraty, 1994), considerada invasora en muchos países. Sin embargo, en Colombia, el examen de 20 476 pupas de 1026 nidos de esta hormiga fue negativo para este parasitoide (López *et al.*, 2008).

En el parasitismo en hormigas también se encuentran dípteros Phoridae, algunos de ellos considerados mirmecófilos (Brown y Feener, 1998; Disney y Rettenmeyer, 2010). Tal es el caso de *Eibesfeldtphora attae* colectado en nidos de *A. cephalotes* en La Pintada (Antioquia), siendo este el primer registro del parasitoide para Colombia (Uribe-Celis, 2013). En *N. fulva*, hormiga plaga que afecta cultivos de caña de azúcar, se registró el ataque de las poblaciones del Valle del Cauca por *Macrodinychus sellnicki*, un ácaro mirmecófilo, con niveles de parasitismo hasta del 93 % (Vargas *et al.*, 2004; González *et al.*, 2004).

## INTERACCIONES COMPETITIVAS ENTRE HORMIGAS

Durante las últimas décadas, la competencia como sello distintivo en la ecología de hormigas ha sido predominante (Cerdá *et al.*, 2013). A pesar de que el papel que juega la competencia en estructurar las comunidades ha sido controversial (Ribas y Schoederer, 2002; Andersen, 2008), un gran número de estudios, tanto experimentales como descriptivos, ha examinado los efectos de la competencia sobre la abundancia y distribución en las comunidades de hormigas (Fellers, 1987; Lebrun y Feener, 2007; Parr y Gibb, 2010). Esta predominancia de la competencia ha sido demostrada mediante estudios de territorialidad y agresión física y química por los recursos, así como por comportamientos de interferencia entre forrajeras o colonias y patrones espaciales y/o temporales en la distribución de especies. Las características relacionadas a la eusocialidad así como el amplio rango de recursos

que las hormigas pueden explotar generan interacciones competitivas intra- e interespecíficas (Hölldobler y Wilson, 1990).

### Competencia intraespecífica

Aunque en Colombia existe poca evidencia experimental de este tipo de competencia, algunas aproximaciones se han realizado teniendo en cuenta la distribución espacial de nidos. Medina (1994) al evaluar este atributo, en sabanas nativas y con pastos introducidos de los Llanos Orientales, encontró que especies como *E. ruidum* y *Camponotus blandus* presentan distribuciones agregadas y aleatorias, lo que implica baja competencia intraespecífica. Sin embargo, los patrones de distribución espacial de nidos cambian con base en la densidad poblacional de una misma especie. Por ejemplo, Santamaría *et al.* (2009b) encontraron que, en áreas de bosque del complejo minero de El Cerrejón (La Guajira), la abundancia de *E. ruidum* es alta (hasta 2650 nidos/ha) y tiende a distribuirse uniformemente. En contraste, tiende a ser agregada en hábitats arbóreos del Valle del Cauca donde la abundancia de esta especie es menor (940 nidos/ha). Esto concuerda con estudios previos en el suroccidente colombiano (Santamaría *et al.*, 2009a). Es posible que estos cambios en la distribución de los nidos sean mediados por la competencia, ya que a medida que la densidad aumenta probablemente los recursos se hacen limitantes y de esta manera la uniformidad en la distribución de los nidos es un mecanismo para minimizar las interacciones negativas (Parr y Gibb, 2010).

Lo anterior es respaldado por los modelos de distribución espacial de la pequeña hormiga de fuego en el ecosistema fragmentado del bosque seco del Valle del Cauca (Salguero *et al.*, 2011). En sitios perturbados y con densidades poblacionales altas (4.2 nidos/m<sup>2</sup> en promedio), esta especie presenta distribución agregada y unicolonial, lo que a su vez puede explicar su baja agresividad intraespecífica y su comportamiento invasor, incluso en su área de distribución nativa. Por otro lado, en sitios con mejor estado de conservación y densidades poblacionales menores (1.3 nidos/m<sup>2</sup>), la hormiga presenta una estructura social multicolonial con alta agresión intraespecífica (Salguero *et al.*, 2011) en concordancia con lo registrado por López *et al.* (2005). Básicamente, en sitios con menor densidad poblacional las interacciones comportamentales que involucran agresión pueden llegar al 96 %, en comparación con zonas de alta densidad, donde las interacciones agresivas están alrededor del 50 %.

Kugler (1984), en la Sierra Nevada de Santa Marta, en uno de los pocos estudios que evalúan directamente las interacciones intraespecíficas y las distancias de forrajeo, encontró que *Pogonomyrmex mayri* excluye comportamentalmente a conespecíficos de otros nidos

mediante pelea y agresión en áreas de solapamiento. Además, en este trabajo se desarrollaron experimentos de remoción de nidos, que demostraron que las interacciones interespecíficas pueden limitar la distancia y los sitios de forrajeo, dado que se encontraron obreras usando los recursos en territorios que previamente no usaban y que estaban ocupados por las colonias removidas.

### Competencia interespecífica

Los mosaicos son parches espaciales de dos o más especies dominantes que normalmente no tienen territorios sobrepuestos (Parr y Gibb, 2010). Los trabajos en Colombia que evalúan competencia interespecífica se enmarcan en mosaicos espaciales, particionamiento del recurso e interacciones agonísticas. En el Chocó biogeográfico, Armbrrecht *et al.* (2001) registraron que de 117 especies tres (*Azteca instabilis*, *Crematogaster* complejo *carinata* y *W. auro-punctata*) fueron dominantes y mostraron exclusión en los bordes del territorio. Otro caso de exclusión y relaciones negativas fue reportado en el valle geográfico del río Cauca, en el cual el porcentaje de muestras con *W. auro-punctata* se correlacionó negativamente con el ensamblaje de hormigas (Armbrrecht y Ulloa-Chacón, 2003; Achury *et al.*, 2012), y esta especie dominó tanto el sustrato epigeo como las partes aéreas de plantas, usando nectarios extrafoliares y sustancias azucaradas de hemípteros (Armbrrecht y Ulloa-Chacón, 2003). También se han descrito mosaicos de hormigas en plantaciones de palma, donde especies de *Crematogaster* dominan y monopolizan los recursos de anidamiento y alimentación (Aldana *et al.*, 1995a).

La partición de los recursos en los ensamblajes de hormigas es común y, tradicionalmente, se han utilizado los cebos de atún como herramienta para evaluar el éxito competitivo. En la costa pacífica del Chocó, de las 25 especies colectadas en estos cebos, seis fueron dominantes y monopolizaron hasta el 83 % de los mismos, tanto en estrato epigeo como arbóreo (Armbrrecht y Armbrrecht, 1997). Sin embargo, el recambio de especies fue alto tanto espacial como temporalmente, y en algunos cebos se encontraron hasta siete especies compartiendo el recurso alimenticio. Esta tendencia se mantiene en el bosque seco tropical del Valle del Cauca, donde se registra un monopolio del 46 % de los cebos con un rango entre 1 a 5 especies (Armbrrecht y Chacón de Ulloa, 1997). Estos resultados fueron corroborados y ampliados comparando la partición del recurso en distintos hábitats (Achury *et al.*, 2008). *W. auro-punctata* dominó el 38.4 % del total de cebos donde estuvo presente y los hábitats con cobertura boscosa (interior y borde de bosque) favorecieron la ocurrencia de hasta ocho especies en los cebos, mientras que en los hábitats de matriz la monopolización del recurso fue la categoría más frecuente.

Por su parte, Kugler (1984) reportó comportamientos agonísticos y casos de competencia interespecífica entre *E. ruidum* y *Po. mayri* con significativo solapamiento de nicho, y en donde la presencia de una especie influencia tanto el área como la actividad de forrajeo de la otra. Por otro lado, la especie invasora *N. fulva* puede desplazar agresivamente a otras especies como *E. ruidum* (Zenner-Polania, 1990) y hasta presentar índices de asociación negativa con *S. geminata* en el valle del río Cauca (Vargas *et al.*, 2004). Además, dicha hormiga, en zona de la Reserva Natural Laguna de Sonso, afecta negativamente la riqueza de las especies nativas (Chacón de Ulloa *et al.*, 2000). Finalmente, aunque la mayoría de estudios sobre competencia se han realizado en ambientes naturales, Chacón de Ulloa *et al.* (2006) demostraron que en la zona urbana de Santiago de Cali predominan las interacciones negativas entre las especies más comunes asociadas a ambientes domiciliarios (véase capítulo 36 Hormigas urbanas).

A pesar que los estudios de la mirmecofauna en Colombia han proliferado y día a día se incrementa el conocimiento de la diversidad, evidencias directas de interacciones competitivas son escasas y, en general, difíciles de demostrar. Así, mientras la mayoría de trabajos que se realizan en nuestro país proponen relaciones de dominancia, este término es usado ampliamente siempre que una especie alcanza una gran proporción de la biomasa en una comunidad. Sin embargo, en hormigas son indispensables estudios que, además de evaluar las jerarquías de dominancia, distingan entre dominancia comportamental, numérica o ecológica, tal como lo proponen Davidson (1998), Parr y Gibb (2010), y Cerdá *et al.* (2013). Finalmente, para lograr entender los factores que realmente estructuran las comunidades de hormigas es fundamental estudiar los factores que modifican las interacciones competitivas, tanto abióticos que incluyen temperatura, humedad, estructura del hábitat y perturbaciones como deforestación, fuegos o inundaciones; así como bióticos que involucran parasitismo e intercambios entre habilidades de explotación e interferencia de las especies (Cerdá *et al.*, 2013).

### Las hormigas depredadoras y su potencial en el control de plagas

En ecosistemas tropicales las hormigas cumplen una función significativa por su actividad depredadora (Carroll y Janzen, 1973; Petal, 1978). Ellas son piezas clave para el mantenimiento de la dinámica natural de los ecosistemas naturales y manejados, y pueden ser usadas como agentes de control biológico de plagas al consumir estados inmaduros y adultos de otros artrópodos (Ibarra-Núñez *et al.*, 1990; Perfecto *et al.*, 1996; Chacón de Ulloa, 1994; Vandermeer *et al.*, 2002;

Barbera *et al.*, 2004; Gallego-Ropero y Armbrrecht, 2005), actividad que pueden ejercer debido a su organización social, abundancia y estabilidad de sus poblaciones (Way y Khoo, 1992). Esta capacidad depredadora depende básicamente de la disponibilidad de alimento y los requerimientos nutricionales (Petal, 1978). En Colombia, se han desarrollado algunos estudios que evalúan la capacidad depredadora de las hormigas y a su vez la contribución silenciosa que hacen a los agroecosistemas al ayudar a regular poblaciones insectiles plaga.

La hormiga conocida como “cachona”, *E. ruidum*, es una especie de amplia distribución nacional que se registra en las sabanas de los Llanos Orientales como depredadora de artrópodos de tamaño medio y grande (Medina, 1994, 1995). Ha sido observada, junto con *Camponotus blandus* y *Pheidole* sp., consumiendo huevos y ninfas del salivazo de los pastos, *Aeneolamia varia* (Medina, 1995). En potreros del sur-occidente, Dagua (Valle del Cauca) y Pescador (Cauca) se presenta como la única especie de hormiga depredando garrapatas de los géneros *Boophilus* y *Amblyomma* siendo el primer y único reporte para Colombia (Santamaría *et al.*, 2009a). En cafetales del Cauca ocasionalmente se observa depredando al chupador *Orthezia* sp. (Mera-Velasco *et al.*, 2010).

En cultivos de palma de aceite *Elais guineensis* la acción depredadora de hormigas *Camponotus* y *Ectatomma* ejerce control de termitas y larvas de lepidópteros defoliadoras, respectivamente (Zenner de Polanía, 1994). En el municipio de Aracataca, departamento de Magdalena, de 14 géneros registrados, *Ectatomma*, *Camponotus* y *Crematogaster* son los de mayor incidencia, pero solo las especies de *Crematogaster*, más pequeñas y que anidan en las palmas, depredan ninfas y adultos de la chinche de encaje *Leptopharsa gibbicarina*, principal diseminador del añublo foliar o pestalotiopsis (hongo foliar). El hecho de que exista una asociación negativa entre hormigas y chinches (Aldana *et al.*, 1995a) ha permitido desarrollar e implementar una tecnología de distribución de *Crematogaster* en plantaciones de palma de aceite en Colombia (Aldana *et al.*, 1998, 2000; Salamanca *et al.*, 2000).

En agroecosistemas de la costa Caribe, *E. ruidum* y *Crematogaster abstinens*, seguidas por *Pheidole radoszkowskii*, *S. geminata*, *P. praeusta*, *C. torosa* y *C. rochai*, entre otras de las 122 especies de hormigas registradas en la zona (Abadía *et al.*, 2013a), ejercen control sobre diferentes insectos en huertos de naranja, *Citrus sinensis*. Igualmente, se ha destacado la presencia de un gran número de especies de hábitos depredadores como las hormigas cazadoras de las subfamilias Dorylinae, Ectatomminae, Ponerinae, y las mirmícinas crípticas, principalmente los géneros *Strumigenys* y *Octostruma*, las cuales se han propuesto como una alternativa de control de hasta 14 especies de termitas,

algunas de estas últimas consideradas como limitantes en la producción citrícola, ya que anidan y forrajean en árboles de diferentes categorías de edad (Abadía *et al.*, 2013a, b).

En el Valle del Cauca, en cultivos de maracuyá (*Passiflora edulis*), se registraron 19 especies de hormigas asociadas al suelo, entre las que se destacan *S. geminata*, *Ph. susannae*, *Tetramorium bicarinatum* y *Odontomachus bauri* como potenciales depredadores de insectos plaga, como la mosca de los botones florales (*Dasiops inedulis*) cuyas larvas empupan en el suelo (Arenas *et al.*, 2013). En esta misma área geográfica, en cultivos de caña de azúcar, de las 60 especies de hormigas registradas, sobresalen por su abundancia los géneros *Wasmannia*, *Solenopsis*, *Pheidole*, *Paratrechina* y *Ectatomma*, cuyas especies podrían ejercer presión sobre los barrenadores de la caña de azúcar (Ramírez *et al.*, 2004). Desde otra perspectiva y para el mismo cultivo, se observaron hormigas depredando los huevos parasitados por la avispa *Trichogramma exigum*, lo cual altera el control biológico de los lepidópteros barrenadores del género *Diatraea* (Gutiérrez *et al.*, 1996).

En los sistemas cafeteros se han desarrollado una serie de investigaciones dirigidas a establecer la actividad depredadora que varias especies de hormigas ejercen sobre la broca, *Hypothenemus hampei*, considerada la principal plaga del cultivo, y su potencial uso como controladores biológicos. En sistemas cafeteros sin agroquímicos, se presentan altas poblaciones de *Solenopsis*, *Pheidole*, *Wasmannia*, *Paratrechina*, *Crematogaster*, *Brachymyrmex* y *Nylanderina* las cuales transportan estados inmaduros de la broca a sus nidos (Bustillo *et al.*, 2002). Además, *Gnamptogenys sulcata* fue observada depredando la broca del café en la entrada de la cereza (Vélez *et al.*, 2003). Aunque en cafetales con y sin sombra asociada, se registra la presencia de las hormigas mirmícinas *Solenopsis picea*, *S. laeviceps*, *S. decipiens*, *Tetramorium simillimum*, *Pheidole radoszkowskii* y *Myrmeclachista* sp., es en cafetales con sombra que el género *Solenopsis* es muy abundante debido a que prefiere establecerse en la hojarasca, caso contrario sucede con el género *Tetramorium* que es más abundante en cafetales con baja densidad de sombra (Gallego-Ropero y Armbrrecht, 2005). En experimentos en laboratorio, *S. picea* registra porcentajes de hasta 50 % de consumo de adultos de broca del café (Armbrrecht y Gallego-Ropero, 2007). Al desarrollar experimentos de campo para identificar potenciales hormigas depredadoras de la broca del café, se detectaron hasta 16 especies en cafetales con sombrío y 12 en cafetales a libre exposición, que fueron atraídas por las brocas confinadas en las trampas y generaron hasta un 30 % de mortalidad. De todas las especies registradas *S. picea*, *Pheidole biconstricta* y *P. radoszkowskii* fueron las más abundantes (Armbrrecht y Gallego-Ropero, 2007).

En el departamento del Cauca, Henao (2008) llevó a cabo experimentos de campo para detectar el potencial

depredador de hormigas presentes a nivel de suelo y en arbustos de café, utilizando presas vivas de *Drosophila melanogaster* expuestas a manera de cebos atrayentes. A nivel de los arbustos de café encontró 11 géneros y 23 especies, y sobre el suelo registró 14 géneros y 29 especies. Aunque hubo tendencia a que la tasa de depredación fuera menor en cafetales en las primeras 24 horas en los cafetales de sombra con respecto a los de sol, usualmente la diferencia no fue estadísticamente significativa (Henaó, 2008; Ramírez *et al.*, 2010). Como parte de experimentos similares, Ramírez *et al.* (2010) encontraron que las hormigas depredaron más en el suelo que en los árboles; además, durante la época de verano era mayor la depredación en el suelo. Un hallazgo interesante es que los árboles parecen favorecer la depredación por hormigas, pues esta fue mayor cuando las presas de *D. melanogaster* se ubicaron cerca de árboles de sombra (1 m) que a 5 m, tanto en cafetales como en potreros del Cauca (Pescador) y Valle (Dagua) (Ramírez *et al.*, 2010). Por otro lado, en la etapa del proceso de secado del café, Vélez *et al.* (2006) observaron la presencia de hormigas en los secadores solares parabólicos. Las altas temperaturas inducen la salida de brocas de los granos infestados y estas son depredadas por las hormigas *S. geminata*, *Pheidole* sp., *Mycocrepus smithii*, *Dorymyrmex* sp., *E. ruidum* y *Odontomachus erythrocephalus*. Las tasas de depredación oscilan entre 82 y 92 % de estados inmaduros hasta un 97 % de adultos.

Recientemente (2015), Cenicafe y la Universidad del Valle adelantan estudios conjuntos sobre la actividad depredadora de especies de *Crematogaster* sobre la broca del café. Entre los géneros reportados como depredadores de broca, *Crematogaster* tiene atributos que lo hacen deseable para contribuir con estrategias de control biológico: (1) incluye especies nativas observadas anidando de forma espontánea en arbustos de café en plantaciones de sol y de sombra (Landwehr *et al.*, 2014; L.M. Constantino, com. pers.); (2) depredan diferentes estadios de broca (Varón *et al.*, 2004; Bustillo, 2008); (3) anidan en granos de café presentando altos porcentajes de ocupación (Bustillo, 2008); (4) en relación con otros géneros depredadores como *Pheidole*, *Solenopsis* y *Wasmannia*, son hormigas dóciles, fáciles de manejar y no causan molestias a mamíferos ni a humanos. La investigación tiene como objetivos caracterizar la distribución de *Crematogaster* spp. en cafetales de sol y sombra, evaluar el potencial depredador en laboratorio y campo, y comprender como el manejo local y la composición de los entornos del cultivo afectan estas dinámicas.

De los estudios mencionados es posible inferir que existe un alto potencial depredador en las hormigas que ejercen una función reguladora de poblaciones de artrópodos tanto en ecosistemas naturales como en agroecosistemas, donde es clave seguir adelantando estudios sobre su biología que permitan determinar las condiciones que

favorecen el establecimiento de estas especies. Este conocimiento permitirá en un futuro mediano proponer estrategias de manejo donde las hormigas jugarán un papel clave.

## Las hormigas como bioindicadores de diversidad y estados sucesionales

En diversos estudios se han resaltado las características más importantes de las hormigas como indicadoras, incluyendo su alta diversidad, gran abundancia y presencia en casi todos los ambientes terrestres y la diversidad funcional en los ecosistemas, además de su rápida respuesta a cambios en el ambiente, sin contar con que son un grupo relativamente fácil de muestrear y cuya resolución taxonómica es relativamente buena (Peck, 1998; Alonso y Agosti, 2000; Andersen *et al.*, 2002; Andersen y Majer, 2004). Así mismo, Arcila y Lozano (2003) presentan una recopilación de las razones por las cuales las hormigas podían ser una herramienta importante para la bioindicación y el monitoreo y destacan estudios como el de Lobry de Bruyn (1999), que propone el empleo de hormigas como indicadoras de calidad de suelo en ambientes rurales basándose en la identificación de especies o grupos de especies que cumplen funciones que son clave para el mantenimiento y flujo de materiales. Las hormigas pueden ser empleadas en inventarios de riqueza de especies, teniendo en cuenta las posibles limitaciones que acarrea la gran diversidad que poseen (Bolton, 1994). También pueden ser usadas como indicadores ecológicos, basándose en los grupos funcionales (Silvestre *et al.*, 2003).

En Colombia gran parte de los estudios se ha concentrado en la identificación de especies y grupos de especies indicadoras de diversidad y de estados sucesionales. En la cordillera Occidental, PNN Farallones (Valle), Bustos y Ulloa-Chacón (1996-1997) observaron alta asociación entre algunas especies y su respectivo estado sucesional; por su abundancia, se destacaron *Heteroponera monticola* en bosque primario, una especie de *Crematogaster* en bosque secundario y *Linepithema piliferum* en potrero en regeneración. En la Reserva Natural La Planada (Nariño), Estrada y Fernández (1999) propusieron varias especies indicadoras del grado de recuperación del bosque, por ejemplo, *Myrmelachista* y *Procryptocerus* en potreros y *Camponotus abdominalis* y *Neoponera carbonaria* en bosque maduro y bosque entresacado.

En la cordillera Central (Caldas), Abadía *et al.* (2010) encontraron que una especie de *Hypoponera* mostró alto valor indicador para el bosque maduro, *Neoponera aenescens* para el secundario, *Gnamptogenys bisulca* para el corredor ribereño y *Heteroponera microps* y *Odontomachus erythrocephalus* para el pastizal.

Una de las regiones más estudiadas corresponde al bosque seco relictual de la cuenca media del río Cauca, entre las cordilleras Central y Occidental, que comprende los departamentos del Cauca, Valle y Risaralda. Como se ilustró anteriormente, se ha encontrado que la pequeña hormiga de fuego (*W. auropunctata*) es indicadora negativa de la diversidad de otras especies de hormigas en fragmentos de bosque seco tropical (Armbrecht y Ulloa-Chacón, 2003), mientras que el grupo de hormigas cazadoras, que representa el 18 % del ensamblaje de hormigas, es útil como indicador positivo de diversidad del mismo (Chacón de Ulloa *et al.*, 2008; Armbrecht *et al.*, 2008). Al considerar diferentes elementos del paisaje, se registra una correlación positiva significativa entre la riqueza de especies de hormigas cazadoras y la riqueza del resto del ensamblaje (Cabra-García *et al.*, 2012) y al analizar el valor indicador de 22 especies de cazadoras dos especies tienen valor significativo: *E. ruidum* para el potrero y *Mayaponera constricta* para el guadual (*Guadua angustifolia*) aunque esta última también es abundante en el bosque de galería (Arcila *et al.*, 2008). Por otra parte, se estima que la fragmentación del bosque seco afecta diferencialmente los grupos funcionales de hormigas. Según el hábitat que ocupan son más afectadas las especies que viven en troncos en descomposición y en la vegetación arbórea, mientras que aquellas asociadas a la hojarasca no muestran relación significativa con el área. Según las preferencias en la obtención de alimento, las especies cazadoras en grupo (Dorylinae) se correlacionan con el área de los fragmentos, mientras que las hormigas cazadoras solitarias y las atinas cultivadoras de hongos, no lo hacen (Lozano-Zambrano *et al.*, 2009).

En tierras ganaderas del piedemonte amazónico (Caquetá), Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa (2011) observaron que la abundancia de hormigas cazadoras se correlacionó directamente con la riqueza de especies y con el número de especies exclusivas. Encontraron que *E. ruidum*, *O. haematodus*, *O. brunneus* y *M. constricta* marcaron las diferencias en composición, además *O. brunneus* resultó indicadora para la ventana de uso de suelo tradicional compuesta en su mayoría por solo pasto, mientras que la hormiga conga *Paraponera clavata* mostró valor indicador para el sistema silvopastoril.

En otras fincas ganaderas de los Andes (Valle y Quindío), la riqueza de especies de hormigas aumenta en los sistemas de uso del suelo rehabilitados con una mayor cobertura del dosel, *E. ruidum* se asocia a sitios perturbados mientras que el género *Neoponera* lo hace a parches de bosque (Rivera *et al.*, 2013).

### Las hormigas como prestadoras de servicios ecosistémicos

Las hormigas son importantes para el mantenimiento y funcionamiento de muchos ecosistemas al ofrecer una

gran variedad de servicios al suelo (Fragoso y Lavelle, 1992; Lavelle *et al.*, 2014) y han sido consideradas junto con las termitas y lombrices como las principales 'ingenieras del ecosistema' (Lavelle *et al.*, 2006). En comparación con otros organismos del suelo, las hormigas son uno de los pocos grupos para los que se ha recopilado información, más o menos completa, en términos de su historia natural (Hölldobler y Wilson, 1990) y de esta manera es factible inferir acerca de los servicios ecosistémicos que proporcionan. Como ingenieras del ecosistema, las hormigas modifican la estructura del hábitat y regulan cambios en el contenido de nutrientes del suelo, lo que puede aumentar la densidad de importantes descomponedores como colémbolos y, por lo tanto, también indirectamente afectar a sus depredadores (Schuch *et al.*, 2008). Es además conocido su rol en el aumento de la actividad microbiana en el suelo (Dauber *et al.*, 2001).

Algunos de los efectos de hormigas en el suelo incluyen la modificación de los parámetros físicos y químicos por bioturbación y acumulación de material orgánico (Dauber y Wolters, 2004), debido a la construcción de galerías subterráneas y montículos, y a la mezcla de materiales como alimentos almacenados, cúmulos de heces y restos de hormigas muertas (Lavelle *et al.*, 1997; Folgarait, 1998). Además, el suelo en los nidos de hormigas se caracteriza por un aumento en la porosidad, el drenaje y la aireación, reducción de la densidad aparente y modificación en su textura y estructura (Sanabria *et al.*, 2014). Todos estos cambios en la química y estructura física de las propiedades del suelo pueden acarrear, entre otros, tasas de descomposición más altas y aumentos en la productividad.

En diferentes regiones de Colombia, se ha encontrado que el ensamblaje de hormigas hipogeas se asocia a la calidad y uso del suelo. En el Valle del Cauca, la diversidad de hormigas de subsuelo es mucho más baja en sistemas con alta intensidad de manejo como la caña de azúcar convencional y silvopastoriles intensivos (Ramírez *et al.*, 2012). Por su parte, Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa (2011) observaron en el piedemonte amazónico una reducción del 30 al 24 % de las especies de hormigas cazadoras cuando se cambió de sistemas agroforestales a sistemas con leucaena evidenciando que, al desmejorar la calidad de los suelos, se pierde la diversidad de organismos y, por ende, las funciones ecológicas relacionadas (Wolters, 2001).

En la cuenca del río Orinoco, altillanura colombiana, se identificaron 14 especies de hormigas asociadas a indicadores basados en cinco servicios ecosistémicos del suelo (Sanabria *et al.*, 2014). De estas especies, 12 resultaron asociadas con una alta provisión de servicios. Se encontró que *Pheidole inversa*, *Acromyrmex* sp. y *Solenopsis* sp. estaban relacionadas con el mantenimiento de la

estructura del suelo. Debido al tipo de anidamiento crean túneles, cámaras y montículos, además de incorporar otros materiales como ramas y semillas. Por su parte, *E. ruidum* se asoció de manera negativa al indicador de la provisión de nutrientes (fertilidad química del suelo), en contraste con *Hypoponera punctaticeps* e *H. creola* que se asociaron positivamente a este indicador. Incluso *H. creola* se asoció negativamente al de regulación de agua. La presencia de *Pseudomyrmex gracilis* se ligó al de biodiversidad, es decir, a suelos con una buena representación de otros organismos de la macrofauna; finalmente, *Crematogaster curvispinosa* mostró asociación a aquellos suelos que capturan mejor los gases de efecto invernadero (Sanabria *et al.*, 2014). En esta misma región, Sanabria *et al.* (datos sin publicar), no encontraron diferencias significativas en cuanto a la influencia de características físicas y químicas de suelo sobre la comunidad de hormigas en general. Sin embargo, al analizar separadamente las especies con cada una de las variables del suelo, encontraron que al menos 19 variables (11 químicas y 8 físicas) se relacionaron de manera positiva y/o negativa con 15 especies de hormigas. Por ejemplo, se encontró que factores como el cobre (Cu) y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) tenían un efecto positivo en *S. geminata* mientras que el manganeso (Mn) fue negativo.

La contribución, directa e indirecta, de las hormigas a la integridad de la salud del suelo y la capacidad de recuperación a la perturbación humana hacen de ellas buenas candidatas como indicadores de los servicios ecosistémicos. Sin embargo, aún se desconoce y subvalora la verdadera dimensión de su contribución y cómo responden de manera sensitiva y rápida a cambios en los usos de suelo y las alteraciones que estos conllevan (Philpott *et al.*, 2010).

### Monitoreo de hormigas en Colombia: experiencias y tendencias

En el sentido estricto los estudios de monitoreo se refieren a las muestras repetidas en el tiempo para identificar patrones poblacionales (Underwood y Fisher, 2006); estos se constituyen como una herramienta fundamental para proveer a mediano y largo plazo información referente al comportamiento de variables físicas, químicas o biológicas asociadas a entidades o procesos dependientes, regulados o caracterizados por el estado de las mismas (Lovett *et al.*, 2007). Su finalidad se enfoca en determinar la condición y las tendencias de cambio de estas variables a través del tiempo (Kattan y Naranjo, 2008). En cualquier caso, un programa de monitoreo debe considerar la escala espacial y temporal dependiendo del objeto monitoreado (Noss, 1990).

En el marco de la ecología, el monitoreo de grupos cuyas variables biológicas como la riqueza, abundancia o la

composición reflejen, en cierta medida, una respuesta a cambios en las condiciones ambientales, ofrece múltiples ventajas a la hora de explorar alternativas para la obtención de información representativa de fenómenos determinantes en la diversidad, función y distribución de la biota. Desde esta perspectiva, la selección de grupos catalogados como bioindicadores representa una opción apropiada, dadas las cualidades predictivas que se asocian a los taxa que han alcanzado este estatus.

Las hormigas son particularmente útiles en programas de monitoreo. Son ecológica y numéricamente dominantes en casi todos los ambientes; permiten hacer comparaciones al ser abundantes y ubicuas tanto en hábitats conservados como en áreas perturbadas (Hoffmann *et al.*, 2000); son sensibles y proveen rápida respuesta a cambios ambientales (Andersen, 1990); son funcionalmente importantes en varios niveles tróficos (Alonso, 2000); juegan un papel ecológico crítico en la remoción y estructura del suelo (Lobry de Bruyn y Conacher, 1994) y se encuentran muy relacionadas con el microhábitat respondiendo a cambios a pequeñas escala (Philpott *et al.*, 2010).

En los siguientes párrafos se ofrece una síntesis del uso de las hormigas en iniciativas de monitoreo en el contexto nacional.

En el país pocas investigaciones han considerado el monitoreo de las hormigas como un objetivo prioritario (Jiménez-Carmona *et al.*, 2015) y es evidente el desconocimiento del potencial que esta importante herramienta, en diferentes campos de la biología, tiene. Además de las limitaciones de carácter logístico o presupuestal, constantemente se presentan cambios de políticas en el marco institucional, los cuales han llevado a que las iniciativas de monitoreo no tengan la relevancia que ameritan. En Colombia encontramos que las hormigas han sido monitoreadas para (1) detectar la presencia de especies invasoras; para (2) evaluar diferentes acciones de manejo, y para (3) evaluar procesos de restauración y cambios en hábitats naturales.

En cuanto a la detección y manejo de especies invasoras, la experiencia más importante fue el seguimiento de las poblaciones de *N. fulva*, conocida comúnmente como la “hormiga loca”, una de las especies más estudiadas en la región neotropical. Originaria de Brasil, fue introducida en el país hace más de 40 años con el fin de controlar poblaciones de hormiga arriera *Atta* spp. y serpientes venenosas (Zenner-Polanía, 1990). Esta especie es considerada una plaga de importancia debido a los fuertes impactos ambientales, sociales y económicos que causa a lo largo de su distribución que cubre varios departamentos de Colombia, entre los 150 y 2600 m (Aldana *et al.*, 1995b; Chacón de Ulloa, 1998; Arcila y

Quintero, 2005; Bustillo y Gil, 2008). Estudios liderados por el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), el Centro de Investigación de la Caña de Azúcar (Cenicaña) y la Universidad del Valle, aportaron información fundamental de sus estados inmaduros y ciclo de vida (Arcila *et al.*, 2002a), biología reproductiva de sus colonias poliginas (Arcila *et al.*, 2002b; Arcila, 2006) y contribuyeron al desarrollo de técnicas para su muestreo y control (Chacón de Ulloa *et al.*, 1994; Gómez y Lastra, 1997; Chacón de Ulloa *et al.*, 2000; Gómez *et al.*, 2002; Bustillo y Gil, 2008; Vargas *et al.*, 2004). La presencia de la hormiga y la evaluación de sus poblaciones está estandarizada mediante el uso de trampas con salchicha como atrayente (Gómez *et al.*, 2002). En el campo, luego de confirmar su presencia, se recurre a estrategias de control como el uso de cebos atrayentes con tóxicos (Bustillo y Gil, 2008; Chacón de Ulloa *et al.*, 1994) si se considera que la población es potencialmente peligrosa (esto es, si se cuentan más de 100 obreras en promedio en las trampas).

Tres trabajos en Colombia han monitoreado a través del tiempo procesos de restauración y cambios en fragmentos de hábitats naturales. Una de las experiencias más relevantes hizo parte del programa de restauración ecológica iniciado en 2003 por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt en un paisaje ganadero del río Barbas (Filandia, Quindío), el cual se enfocó en aumentar la conectividad para 1600 ha del bosque nativo a través de pequeñas áreas restauradas (Jiménez *et al.*, 2008). En la fase inicial, entre el periodo 2005-2007, se evaluaron diversos corredores y elementos de referencia. Tres años después, se hizo una segunda evaluación, la cual se extendió durante dos años. Luego de ocho años de iniciado el proceso de restauración, se registran 132 especies de hormigas y se estima que la mayor riqueza y estabilidad en el tiempo se concentra en los fragmentos de bosque y en los bosques de galería (Jiménez-Carmona, 2015). Aunque la fauna de hormigas no se ha recuperado en las áreas restauradas, estas contribuyen a mantener el 60 % de las especies, 20 % más que los pastizales, donde se registra cerca del 64 % de pérdida de las especies. *Linepithema pilliferum* es la especie más abundante y dominante en los pastizales y en las áreas restauradas y, por lo tanto, es recomendable monitorear su abundancia junto a otras especies importantes en el sistema, tales como *Gnamptogenys bisulca*, *Neoponera aenescens*, *Rasopone becculata* y *Cyphomyrmex rimosus* (Jiménez-Carmona, 2015).

En el valle geográfico del río Cauca, el estudio de la mirmecofauna albergada en los fragmentos de bosque seco tropical y sus matrices adyacentes representa una iniciativa que, si bien no obedece a un programa de monitoreo preestablecido, ha arrojado durante más de una década información fundamental, que permite

detectar en el tiempo cambios en la composición y abundancia de diferentes especies tras la degradación o la recuperación de la estructura vegetal (Armbrecht y Ulloa-Chacón, 1999; Chacón de Ulloa *et al.*, 2012). La dominancia de la pequeña hormiga de fuego, *W. auropunctata*, en áreas altamente perturbadas (Armbrecht y Ulloa-Chacón, 2003; Achury *et al.*, 2008; Achury *et al.*, 2012) y la detección de cambios en la complejidad de las comunidades de hormigas cazadoras (Chacón de Ulloa *et al.*, 2008), así como la propuesta de su uso como bioindicadoras, han sido resultado de las investigaciones realizadas en estos fragmentos (Lozano-Zambrano *et al.*, 2009; Arcila *et al.*, 2008).

En 2010, Abadía y algunos colegas monitorearon durante un año la ponerofauna asociada a la hojarasca de fragmentos de bosques maduros y secundarios e incluyeron además corredores ribereños y pastizales, los cuales conforman un paisaje rural ganadero en la cuenca media del río Chambery (Caldas, Colombia). Ellos registraron 23 especies de hormigas cazadoras y la mayor diversidad asociada a bosques secundarios y maduros. Se estima que más de la mitad de las especies se pierde al transformar los bosques en pastizales. *Rasopone becculata*, *Neoponera aenescens*, *Hypoponera* sp.1 y *Gnamptogenys bisulca* fueron las especies que más contribuyeron a establecer las diferencias entre los elementos. Las hormigas indicadoras de bosque maduro fueron *Hypoponera* sp.1, *N. aenescens* para bosque secundario, *G. bisulca* para corredor ribereño e *Hypoponera* sp.3, *Heteroponera microps* y *O. erythrocephalus* para el pastizal.

En cuanto al monitoreo de diferentes acciones de manejo encontramos el trabajo de Rivera y colegas (2013), quienes evaluaron la mirmecofauna asociada a pastizales convencionales (sin árboles) y diferentes sistemas silvopastoriles que incluyen una mezcla de especies de árboles y arbustos. Siete tipos de usos del suelo fueron monitoreados entre 2005 y 2007. Un total de 227 especies de hormigas fueron registradas, la diversidad de hormigas fue relacionada con la vegetación leñosa. Un gran número de ellas se encontró en los fragmentos de bosque secundario, seguido por pasturas con árboles que mantienen el doble de las especies que se encuentran en las pasturas sin árboles. Especies de los géneros *Pachycondyla* y *Neoponera* fueron sensibles a la pérdida de cobertura arbórea, mientras que *E. ruidum* parece beneficiarse de las áreas abiertas.

Armbrecht *et al.* (2005), monitorearon durante dos épocas (lluviosa y seca) la diversidad de hormigas en fragmentos de bosque y cafetales con diferente intensidad de manejo, clasificadas en cuatro tipos de manejos: (1) bosque (sin agricultura), (2) café orgánico con sombra poligenérica, (3) café con sombra monogenérica y (4) café de sol (sin sombra). Las plantaciones de café orgánico con sombra

poligénica tuvieron la mayor riqueza de especies, y sus ensamblajes fueron más semejantes a los de parches de bosque, que a cualquier otro tipo de plantación. El número de asociaciones estadísticamente significativas entre hormigas disminuyó con la intensificación de la producción, como también el número de especies de hormigas involucradas en tales asociaciones. La red de asociaciones de hormigas en sistemas con sombra se transformó en otra red, extremadamente simplificada, en el café de sol, donde unas cuantas especies dominan en toda la plantación. La intensificación de la agricultura del café no solo provocó pérdida de especies de hormigas de la hojarasca (especialmente de bosque) sino también una reducción en la complejidad del ensamblaje de hormigas en la hojarasca de este agroecosistema.

Otros trabajos aunque no son monitoreos *sensu stricto* (sin muestreos repetidos en el tiempo) abordan la comparación de áreas con diferente tiempo de intervención. Por ejemplo, en el estudio de la mirmecofauna en zonas rehabilitadas en la mina de carbón El Cerrejón, en La Guajira, Domínguez-Haydar y Armbrrecht (2011), en áreas con diferentes edades de rehabilitación ecológica (inicial: 0-2 años, intermedio 4-8 años y avanzado 12-14 años) y en tres bosques subxerofíticos como sitios de referencia, evidenciaron un aumento en la riqueza de especies y en grupos funcionales a partir de dos y tres años de recuperación, y mayor similitud entre la fauna de hormigas de los bosques y áreas con 14 años de recuperación. Sumado a lo anterior, se encuentra la evaluación de la recuperación de cárcavas, áreas degradadas por erosión severa en la cuenca media del río Cali (Calle *et al.*, 2013), donde se evaluaron la riqueza y composición de hormigas en cárcavas intervenidas con bioingeniería y siembra de plantas en alta densidad en comparación con cárcavas aleatorias sin intervención. En menos de una década, la recuperación del suelo y el aumento de sustratos de anidamiento permitieron establecer que la riqueza y composición de especies entre cárcavas intervenidas y no intervenidas era muy diferente y esta respuesta estaba fuertemente ligada a la recuperación vegetal. Especies típicas de bosques secundarios o áreas conservadas como *Heteroponera inca*, *Labidus coecus*, *Strumigenys gundlachi* y *Rasopone ferruginea* fueron exclusivas en cárcavas intervenidas mostrando su recuperación (Calle *et al.*, 2013).

### Conservación de las hormigas en Colombia, perturbación y transformación de los hábitats

La pérdida de hábitats naturales por deforestación, urbanización y contaminación, entre otros factores, es quizás la mayor amenaza para la biodiversidad y las hormigas no escapan a esta realidad. Uno de los últimos bosques continuos a nivel continental que existe todavía en

el mundo es la Amazonía. Gran proporción de Colombia es amazónica y, desafortunadamente, escenario de una de las mayores tasas de deforestación en el mundo (Hansen *et al.*, 2010) y representa uno de los dramas ecológicos más graves por la pérdida irremediable de la biodiversidad.

Aunque muy poco se conoce sobre las hormigas en esta región del país, se estima que su riqueza y composición son altas. Pérez *et al.* (2009) en Monifue-Amena, una localidad cercana a Leticia, capturaron 237 especies (cuadro 8.1), estimando que representan el 79.5 % de las especies esperadas, por lo cual ocupa el primer lugar de especies en el país. No obstante, dadas las altas tasas de deforestación y fragmentación que operan en la zona, es posible estimar una reducción sensible en términos de la diversidad y composición en hormigas. Además, teniendo en cuenta que ellas constituyen uno de los grupos biológicos funcionales más importantes, se presume que muchas de otras especies son también afectadas negativamente.

La tala de bosques puede ser selectiva o masiva y las hormigas responden con cambios en su composición y diversidad. La transformación de los bosques da paso a sistemas de producción pecuaria. Analizando información del municipio de Florencia, entre 1989 y 2002, sobre un área de 194 466 ha (72.2 % del municipio), se detectó que la deforestación total fue de 14 525 ha, a una tasa media anual de 1117 ha. Durante este período, el bosque cambió principalmente a rastrojos (21 %) y a pastos (6 %) (Murcia *et al.*, 2003).

En cuanto a la agricultura, se conoce hace décadas que la transformación a sistemas agrícolas trae una simplificación de los sistemas con pérdida de la diversidad que existía en los bosques (Matson *et al.*, 1997). Sin embargo, no existe una única manera de producir los alimentos, sino que la agricultura puede ser amigable o puede ser muy agresiva con la biodiversidad asociada, es decir aquella que el agricultor no introduce en su parcela. La agricultura a pequeña escala, como aquella campesina, familiar, indígena y agroecológica generalmente es más compatible con la biodiversidad asociada que la agricultura a gran escala, que utiliza aviones para fumigar y fertilizar, y grandes tractores para sembrar y arar. Por lo tanto, la intensificación de la agricultura afecta negativamente las comunidades de hormigas, su diversidad y equitabilidad. A la par también cambia su composición, favoreciendo el crecimiento desproporcionado de unas pocas poblaciones de especies de hormigas generalistas y, a su vez, suprime la mayoría de especies de hormigas silvestres.

### Reflexión final

Se han realizado esfuerzos por avanzar en el conocimiento de las relaciones ecológicas entre las hormigas y otros componentes de los ecosistemas, tanto naturales como

transformados en Colombia. Es claro que los hallazgos confirman la enorme importancia de Formicidae, no solo en aporte a la biodiversidad del país, sino a las complejas interacciones ecológicas y funciones en los ecosistemas. Por su dominancia en número y en biomasa en los ecosistemas tropicales, por su carácter eusocial, su ubicuidad y por las relaciones evolutivas expresadas en sinnúmero de interrelaciones ecológicas, podemos asegurar que las hormigas son una inagotable fuente de conocimiento. En el ámbito práctico, es notable que las hormigas prestan servicios ecológicos tanto en ecosistemas naturales como en agroecosistemas, y pueden convertirse en aliadas de los productores si son adecuadamente estudiadas y comprendidas. Es necesario multiplicar los esfuerzos en investigación porque todavía es mucho lo que falta por conocer; con miras al desarrollo de la enorme potencialidad que las hormigas ofrecen para brindar información ecológica diagnóstica y como agentes funcionales.

## Literatura citada

- Abadía, J.C., C. Bermúdez, F. Lozano-Zambrano y P. Chacón. 2010. Hormigas cazadoras en un paisaje subandino de Colombia: riqueza, composición y especies indicadoras. *Revista Colombiana de Entomología* 36(1):127-134.
- Abadía, J.C., A.M. Arcila y P. Chacón de Ulloa. 2013a. Hormigas en cultivos de naranja (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) de la costa Caribe de Colombia. *Biota Colombiana* 14:13-19.
- Abadía, J.C., A.M. Arcila y P. Chacón de Ulloa. 2013b. Identificación y distribución de las termitas asociadas a cultivos de cítricos de la costa Caribe de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 39(1):1-8.
- Achury, R., P. Chacón de Ulloa y A.M. Arcila. 2008. Composición de hormigas e interacciones competitivas con *Wasmannia auropunctata* en fragmentos de bosque seco tropical. *Revista Colombiana de Entomología* 34(2):209-216.
- Achury, R., P. Chacón de Ulloa y A. Arcila. 2012. Effects of the heterogeneity of the landscape and the abundance of *Wasmannia auropunctata* on ground ant assemblages in a Colombia tropical dry forest. *Psyche* 960475:12.
- Aldana, R.C. y P. Chacón de Ulloa. 1999. Megadiversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la cuenca media del río Calima. *Revista Colombiana de Entomología* 25(1-2):37-47.
- Aldana, J., H. Calvache y A. Méndez. 1995a. Distribución de hormigas y su efecto sobre *Leptopharsa gibbicularina* en una plantación de palma de aceite. *Palmas* 16(3):19-23.
- Aldana, R.C., M. Baena y P. Chacón de Ulloa. 1995b. Introducción de la hormiga loca (*Paratrechina fulva*) a la Reserva Natural Laguna de Sonso (Valle del Cauca, Colombia). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 3:15-28.
- Aldana, R., J. Aldana y H. Calvache. 1998. Papel de la hormiga *Crematogaster* spp. en el control natural de *Leptopharsa gibbicularina* en una plantación de palma de aceite de la Zona Central. *Palmas* 19(4):25-32.
- Aldana, J., H. Calvache y D. Arias. 2000. Programa comercial de manejo de *Leptopharsa gibbicularina* Froeschner (Hemiptera: Tingidae) con la hormiga *Crematogaster* spp. en una plantación de palma de aceite. *Palmas* 21(1):167-173.
- Alonso, L.E. 2000. Ants as indicators of diversity. Pp. 80-88 en: D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Shultz (eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., EUA.
- Alonso, L.E. y D. Agosti. 2000. Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. Pp. 1-8 en: D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz (eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., EUA.
- Álvarez, G., I. Armbrecht, E. Jiménez, H. Armbrecht y P. Chacón de Ulloa. 2001. Ant-plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Chocó. *Sociobiology* 38(3):585-602.
- 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.
- Andersen, A.N. 2008. Not enough niches: non-equilibrium processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology* 33:211-220.
- Andersen, A.N. y J.D. Majer. 2004. Ants show the way down under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:291-298.
- Andersen, A.N., B.D. Hoffman, W.J. Müller y A.D. Griffiths. 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* 39:8-17.
- Arcila, A.M. 2006. Efecto de la pérdida de reinas y obreras en la postura y cría de larvas en colonias de laboratorio de la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 7(1):22-31.
- Arcila, A.M. y F.H. Lozano. 2003. Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo. Pp. 159-166 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Arcila, A.M. y M.P. Quintero. 2005. Historia de la introducción, dispersión e impacto de la Hormiga Loca (*Paratrechina fulva*) en Colombia. Pp. 59-66 en: *Memorias V Coloquio de Insectos Sociales*. IUSSI-Sección Bolivariana. Universidad del Valle, Cali.
- Arcila, A., L.A. Gómez y P. Ulloa-Chacón. 2002a. Immature development and colony growth of crazy ant *Paratrechina fulva* (Mayr) under laboratory conditions. *Sociobiology* 39(2):307-321.

- Arcila, A., P. Ulloa-Chacón y L.A. Gómez. 2002b. Factors that influence fecundity of queens and queen production in crazy ant *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 39(2):323-334.
- Arcila, C.A., A.M. Osorio, C. Bermúdez y P. Chacón de Ulloa. 2008. Diversidad de hormigas cazadoras asociadas a los elementos del paisaje del bosque seco. Pp. 531-552 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Arenas, A., I. Armbrrecht y P. Chacón. 2013. Carábidos y hormigas del suelo en dos áreas cultivadas con maracuyá amarillo (*Passiflora edulis*) en el Valle del Cauca. *Acta Biológica Colombiana* 18(3):439-448.
- Armbrrecht, I. 1995. Comparación de la Mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfico del río Cauca, Colombia. *Boletín Museo Entomología Universidad del Valle* 3:1-14.
- Armbrrecht, I. y H. Armbrrecht. 1997. Observaciones sobre la variación espacial y temporal de hormigas en un bosque del Chocó colombiano (Arusi). *Boletín del Museo de Entomología* 5(2):15-33.
- Armbrrecht, I. y P. Chacón de Ulloa. 1997. Composición y diversidad de hormigas en bosques secos relictuales y sus alrededores, en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 23(1-2):45-50.
- Armbrrecht, I. y P. Ulloa-Chacón. 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 31(4):646-653.
- Armbrrecht, I., E. Jiménez, E.G. Alvarez, P. Chacón de Ulloa y H. Armbrrecht. 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Chocó (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37(3B):491-509.
- Armbrrecht, I. y P. Ulloa-Chacón. 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.
- Armbrrecht, I., L. Rivera y I. Perfecto. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19(3):897-907.
- Armbrrecht, I. y M.C. Gallego-Ropero. 2007. Testing ant predation on the coffee berry borer in shaded and sun coffee plantations in Colombia. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124:261-267.
- Armbrrecht, I., L. Rivera y I. Perfecto. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19:897-907.
- Armbrrecht, I., P. Chacón, M.C. Gallego y L. Rivera. 2008. Efecto de la tecnificación del cultivo de café sobre las hormigas cazadoras de Risaralda. Pp. 479-495 en: E. Jiménez, F. Fernández, T.M. Arias y F.H. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Armbrrecht, I., M. Montoya-Correa, M.C. Gallego-Ropero y J. Montoya-Lerma. 2012. Composting to control the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Ciencias* 16:33-40.
- Atili-Angelis, D., A.P.M. Duarte, F.C. Pagnocca, N.S. Nagamoto, M. de Vries, J.B. Stielow y G.S. de Hoog. 2014. Novel *Phialophora* species from leaf-cutting ants (tribe Attini). *Fungal Diversity* 65(1):65-75.
- Baena, M.L. y M. Alberico. 1991. Relaciones biogeográficas de las hormigas de la Isla Gorgona. *Revista Colombiana de Entomología* 17:24-31.
- Barbera, N., L. Hilje, P. Hanson, J. Longino, M. Carballo y E. de Melo. 2004. Diversidad de especies de hormigas en un gradiente de cafetales orgánicos y convencionales. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 72:60-71.
- Bolton, B. 1994. Identification guide of the ant genera of the world. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 222 pp.
- Bolton, B., G. Alpert, P.S. Ward y P. Naskrecki. 2006. Bolton's catalogue of ants of the world. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA.
- Brown, B.V. y D.H. Feener. 1998. Parasitic phorid flies (Diptera: Phoridae) associated with Army Ants (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae, Dorylinae) and their conservation biology. *Biotropica* 30:482-487.
- Bustillo, P.A. 2008. Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana. Chinchina, Colombia. Cenicafe. 466 pp.
- Bustillo, A.E. y Z.N. Gil. 2008. La hormiga loca *Paratrechina fulva* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae). Pp. 370-373 en: P. Bustillo (ed.) *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana*. Cenicafe 370-373.
- Bustillo, A., R. Cárdenas y F.J. Posada. 2002. Natural Enemies and Competitors of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) in Colombia. *Neotropical Entomology* 31(4):635-639.
- Bustos, J. y P. Ulloa-Chacón. 1996-1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3)/45(1):259-266.
- Cabra-García, J.C., C. Bermúdez, A.M. Osorio y P. Chacón. 2012. Cross-taxon congruence of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity among five leaf litter arthropod groups in Colombia. *Biodiversity and Conservation* 21:493-1508.
- Calero, D., M. López-Victoria y P. Chacón de Ulloa. 2011. Composición y estructura trófica de los invertebrados terrestres de la Isla Malpelo, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 40 (Supplement. Esp.):155-173.
- Calle, Z., N. Henao-Gallego, C. Giraldo y I. Armbrrecht. 2013. A comparison of vegetation and ground-dwelling ants in abandoned and restored gullies and landslide surfaces in the western Colombian Andes. *Restoration Ecology* 21:729-735.

- Carabalí-Banguero, D.J., K.A.G. Wyckhuys, J. Montoya-Lerma, T. Kondo y J.G. Lundgren. 2013. Do additional sugar sources affect the degree of attendance of *Dysmicoccus brevipes* by the fire ant *Solenopsis geminata*? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 148:65-73.
- Carroll, C.R. y D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review Ecology and Systematics* 4:231-257.
- Castaño-Quintana, K., J. Montoya-Lerma y C. Giraldo-Echeverri. 2013. Toxicity of foliage extracts of *Tithonia diversifolia* (Asteraceae) on *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) workers. *Industrial Crops and Products* 44:391-395.
- Cerdá, X., X. Arnan y J. Retana. 2013. Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News* 18:131-147.
- Chacón de Ulloa, P. 1994. Biología e impacto económico de las hormigas. *Palmas* 15(4):25-30.
- Chacón de Ulloa, P. 1998. Introducción de la Hormiga Loca en Colombia. Pp. 99-100 en: M. Chaves y N. Arango (eds.) Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad. Causas de Pérdida de la Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Chacón de Ulloa, P., M.L. Baena y R.C. Aldana. 1994. Efecto de dos análogos de la hormona juvenil, fenoxycarb y metopreno, sobre la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología* 20(3):193-198.
- Chacón de Ulloa, P., J. Bustos, R.C. Aldana y M.L. Baena. 2000. Control de la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae) con cebos tóxicos en la Reserva Natural Lagunade Sonso (Valle, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología* 26(3-4):151-156.
- Chacón de Ulloa, P., G.I. Jaramillo y M.M. Lozano. 2006. Hormigas urbanas en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 30(116):435-441.
- Chacón de Ulloa, P., I. Armbrrecht y F. Lozano-Zambrano. 2008. Aspectos de la ecología de hormigas cazadoras en bosques secos colombianos. Pp. 515-529 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Chacón de Ulloa, P., A. Osorio-García, R. Achury y C. Bermúdez-Rivas. 2012. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del bosque seco tropical de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13(2):165-181.
- Chacón de Ulloa, P., S. Valdés-Rodríguez, A. Hurtado-Giraldo y M.C. Pimienta. 2014. Hormigas arbóreas del Parque Nacional Natural Gorgona (Colombia). *Revista de Biología Tropical* 62 (Supplement 1):227-287.
- Chaves, M.C., P. Chacón de Ulloa y F. Lozano-Zambrano. 2008. Riqueza y rareza de hormigas cazadoras en el gradiente bosque-borde-pastizal de un fragmento de bosque subandino (Quindío, Colombia). Pp. 425-438 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Clausen, C.P. 1940. The oviposition habits of the Eucharitidae (Hymenoptera). *Journal of the Washington Academy Sciences* 30:504-516.
- Dauber, J. y V. Wolters. 2004. Edge-effect on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity and Conservation* 13:901-915.
- Dauber, J., D. Schroeter y V. Wolters. 2001. Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old-field. *European Journal of Soil Biology* 37:259-261.
- Davidson, D.W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23:484-490.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel y M. Leponce. 2007. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities* 1:105-120.
- Dix, O.J., J.C. Martínez y C. Fernández. 2005. Contribución al conocimiento de la mirmecofauna en el municipio de San Antero, Córdoba, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 31(1):97-104.
- Disney, R.H.L. y C.W. Rettenmeyer. 2010. New species and new records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) associated with Neotropical army ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 55(1A):7-88.
- Domínguez-Haydar, Y. y I. Armbrrecht. 2011. Response of ants and their seed removal in rehabilitation areas and forests at El Cerrejón coal mine in Colombia. *Restoration Ecology* 19:178-184.
- Domínguez Haydar, Y., L. Fontalvo Rodríguez y L.C. Gutiérrez Moreno. 2008. Composición y distribución espacio-temporal de las hormigas cazadoras (Formicidae: grupos Poneroides y Ectatomminoide) en tres fragmentos de bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. Pp. 497-511 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Escobar, S., I. Armbrrecht y Z. Calle. 2007. Transporte de semillas por hormigas en Bosques y agroecosistemas ganaderos de los Andes Colombianos. *Agroecología* 2:65-74.
- Escobar-Ramírez, S., S. Duque, N. Henao, A. Hurtado-Giraldo y I. Armbrrecht. 2012. Removal of nonmyrmecochorous seeds by ants: role of ants in cattle grasslands. *Psyche*:1-8.
- Estrada, C. y F. Fernández. 1999. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 47(1-2):189-201.

- Fagua, G. 1999. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la cordillera oriental (Colombia). Pp. 319-355 en: M.G. Andrade, G. Amat y F. Fernández (eds.) Insectos de Colombia II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras N° 10. Bogotá, Colombia.
- Farji-Brener, A.G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92:169-177.
- Fellers, J.H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68:1466-1478.
- Fernández, F. y S. Sendoya. 2004. Lista de las Hormigas Neotropicales. *Biota Colombiana* 5(1):3-109.
- Fernández, F., V. Castro-Huertas y F. Serna. 2015. Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* y *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). Fauna de Colombia, Monografía No.5, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 350 pp.
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- Fragoso, C. y P. Lavelle. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biology and Biochemistry* 24:1397-1408.
- Gallego-Roper, M.C. y I. Armbrecht. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 76:32-40.
- García, R. y P. Chacón de Ulloa. 2005. Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en fragmentos de bosque seco del valle geográfico del río Cauca. *Revista Colombiana de Entomología* 31(1):43-50.
- García-Cárdenas, R., I. Armbrecht y P. Ulloa-Chacón. 2001. Comunidades de coleópteros estafilínidos en Bosques secos Tropicales de Colombia. *Folia Entomológica Mexicana* 40(1):1-10.
- Guerrero, R.J. y C.E. Sarmiento. 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.
- Giraldo-Echeverri, C., Z. Calle, I. Armbrecht y J. Montoya. 2005. Actividad de forrajeo de la hormiga arriera *Atta cephalotes* en plantaciones de arboloco *Montanoa quadrangularis* bajo dos tratamientos de siembra y fertilización. Pp. 84 en: Memorias V Coloquio de Insectos Sociales, Cali, Colombia.
- Girón, K., L.A. Lastra, L.A. Gómez y N.C. Mesa. 2005. Observaciones acerca de la biología y los enemigos naturales de *Saccharicoccus sacchari* y *Pulvinaria pos. elongata*, dos homópteros asociados con la hormiga loca en caña de azúcar. *Revista Colombiana de Entomología* 31(1):29-35.
- Gómez, L.A. y L.A. Lastra. 1997. Avances en el manejo de la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae) en el cultivo de la caña de azúcar. Pp.122-131 en: Memorias IV Congreso Colombiano de la Asociación de Técnicos de la Caña de Azúcar, Tomo I, Cali.
- Gómez, L.A., A.M. Arcila, L.A. Lastra y P. Chacón. 2002. Algunas bases biológicas para el manejo de la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae). *Carta Trimestral Cenicaña* 24(1):12-13.
- González, V.E., L.A. Gómez y M.C. Mesa. 2004. Observaciones sobre la biología y comportamiento del acaro *Macrodinychus sellnicki* (Mesostigmata: Uropodidae) ectoparasitoide de la hormiga loca *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología* 30(2):143-149.
- Gordon, D.M. 1999. *Ants at work: how an insect society is organized*. Free Press, New York, EUA. 184 pp.
- Grebennikov, V.V. y A.F. Newton. 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae *sensu latissimo* (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 106:275-301.
- Gutiérrez, Y., C.L. de Pulido, L.A. Lastra y L.A. Gómez. 1996. Reconocimiento de hormigas depredadoras que afectan la liberación de *Trichogramma exigum* para el control de *Diatraea* spp. en caña de azúcar. Pp. 89 en: Resúmenes XXIII Congreso Sociedad Colombiana de Entomología, Cartagena.
- Hansen, M.C., S.V. Stehman y P.V. Potapov. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(19):8650-8655.
- Henao, H.H. 2008. Análisis de la actividad depredadora por hormigas en cafetales con y sin sombra de árboles de Cauca y Valle. Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Cali, Colombia. 76 pp.
- Henao-Gallego, N., S. Escobar-Ramírez, Z. Calle, J. Montoya-Lerma y I. Armbrecht. 2012. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. *Restoration Ecology* 20(5):555-560.
- Heraty, J.M. 1994. Classification and evolution of the Oraseminae in the Old World, including revisions of two closely related genera of Eucharitinae (Hymenoptera: Eucharitidae). *Life Sciences Contributions*. 157 pp.
- Heraty, J.M. 2000. Phylogenetic relationships of Oraseminae (Hymenoptera: Eucharitidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93:374-390.
- Heraty, J.M. y D.C. Darling. 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 9:309-328.
- Heraty, J.M., D. Hawks, J.S. Kostecki y Y.A. Carmichael. 2004. Phylogeny and behaviour of the Gollumiellinae, a new subfamily of the ant-parasitic Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 29:544-559.

- Hernández, P., Y. Martínez, O. Insuasty, L.A. Gómez, J.A. Camacho y R. Manrique. 2002. Efecto del control de malezas y la fertilización sobre la población de la hormiga loca *Paratrechina fulva* en caña panelera en la hoya del río Suarez (Santander). *Revista Colombiana de Entomología* 28(1):83-90.
- Hoffmann, B.D., A.D. Griffiths y A.N. Andersen. 2000. Responses of ant communities to dry sulfur deposition from mining Emissions in semiarid tropical Australia, with implications for the use of functional groups. *Austral Ecology* 25:653-663.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The ants*. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 732 pp.
- Hurtado, A., S. Escobar, A.M. Torres y I. Armbrecht. 2012. Explorando el papel de la hormiga generalista *Solenopsis geminata* (Formicidae: Myrmicinae) en la germinación de semillas de *Senna spectabilis* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Caldasia* 34:127-137.
- Ibarra-Núñez, G., J. García y M. Moreno. 1990. Diferencias entre un café orgánico y uno convencional en cuanto a diversidad y abundancia de dos grupos de insectos. Pp. 115-129 en: *Memorias primera conferencia internacional IFOAM sobre café orgánico*. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Murcia, U., C. Marín, J.C. Alonso, C.A. Salazar, F. Gutiérrez, C. Domínguez, F. Trujillo, J. Argüelles, M. Rendón, R. Ocampo y W. Castro. 2003. Diseño de la línea base de información ambiental sobre los recursos naturales y el medio ambiente en la Amazonia colombiana: Bases Conceptuales y Metodológicas. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá. 215 pp.
- Jiménez-Carmona, E. 2015. Respuesta ecológica de las hormigas del suelo a la restauración de un paisaje andino colombiano. *Disertación Doctoral*. Doctorado en Ciencias Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 188pp.
- Jiménez, E., F. Lozano-Zambrano y G. Álvarez-Saa. 2008. Diversidad alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ) de hormigas cazadoras de suelo en tres paisajes ganaderos de los andes centrales de Colombia. Pp. 439-459 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C. Colombia.
- Jiménez-Carmona, E., Y. Domínguez-Haydar, N. Henao, G. Zabala, S. Escobar, I. Armbrecht y P. Chacón de Ulloa. 2015. Las hormigas en el monitoreo de la restauración ecológica. Pp. 108-118 en: M. Aguilar-Garavito y W. Ramírez (eds.) *Monitoreo a Procesos de Restauración Ecológica de Ecosistemas Terrestres Tropicales*. Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (IAVH). Bogotá, Colombia.
- Kattan, G. y L.G. Naranjo. 2008. *Regiones Biodiversas, herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas*. WWF Colombia, Cali, Colombia. 224 pp.
- Kattan, G.H., C. Murcia., R. C. Aldana y S. Usma. 2008. Relaciones entre hormigas y melastomataceas en un bosque lluvioso del pacífico colombiano. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 9(1):1-10.
- Kondo, T. 2010a. Description of a new coccid (Hemiptera, Coccidae) on avocado (*Persea americana* Mill.) from Colombia, South America. *ZooKeys* 42:37-45.
- Kondo, T. 2010b. Taxonomic revision of the myrmecophilous, meliponiphilous and rhizophilous soft scale genus *Cryptostigma* Ferris (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae). *Zootaxa* 2709:1-72.
- Kondo, T. y M.L. Williams. 2004. A new species of myrmecophilous soft scale insect from Colombia in the genus *Akermes* Cockerell (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae). *Revista Colombiana de Entomología* 30(2):137-141.
- Kondo, T. y C. Hodgson. 2013. A third species of *Hemilecanium* Newstead (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae) from the new world, with keys to species in the genus. *Neotropical Entomology* 42(5):508-520.
- Kondo, T., A.A. Ramos-Portilla y E.V. Vergara-Navarro. 2008. Updated list of mealybug and putoids from Colombia (Hemiptera: Pseudococcidae and Putoidae). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 9(1):29-53.
- Kugler, C. 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica* 16:227-234.
- Landwehr, A., S. Escobar-Ramírez, J. Montoya-Lerma y I. Armbrecht. 2014. Potential natural enemies of *Hypothenemus hampei* in coffee plantations: Assessing the distribution of *Crematogaster* ant species in shaded and unshaded plantations in Cauca. P. 87 en: *Memorias XLIX Congreso Nacional de Ciencias Biológicas*. Sincelejo.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger y P. Ineson. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33:159-193.
- Lavelle, P., T. Decaëns, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora y J.P. Rossi. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42:3-15.
- Lavelle, P., N. Rodríguez, O. Arguello, J. Bernal, C. Botero, P. Chaparro, Y. Gómez, A. Gutiérrez, M.P. Hurtado, S. Loaiza, S.X. Pulido, E. Rodríguez, C. Sanabria, E. Velásquez y S.J. Fonte. 2014. Soil ecosystem services and land use in the rapidly changing Orinoco River Basin of Colombia. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 185:106-117.
- Leal, I.R., R. Wirth y M. Tabarelli. 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of Northeast Brazil. *Annals of Botany* 99:885-894.
- LeBrun, E.G. y D.H. Feener. 2007. When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance-discovery trade-off in a local ant assemblage. *Journal of Animal Ecology* 76:58-64.
- Lobry de Bruyn, L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture Ecosystem Environmental* 74:425-441.
- Lobry de Bruyn, L.A. y A.J. Conacher. 1994. The bioturbation activity of antsinagricultural and naturally vegetated habitats in semi arid environments. *Australian Journal of Soil Research* 32:555-570.

- López, M.P., P. Chacón de Ulloa y A.M. Arcila. 2005. Densidad poblacional y agresividad intracolonia en la hormiga *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) en áreas de distribución natural. Pp. 77-80 en: Memorias V Coloquio de Insectos Sociales IUSSI-Sección Bolivariana, Cali, Colombia.
- López, M.P., A.M. Arcila y P. Chacón de Ulloa. 2008. Ausencia del parasitoide *Orasema minutissima* en poblaciones de la hormiga *Wasmannia auropunctata* del sur occidente de Colombia. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 9(1):17-21.
- Lovett, G.M., D.A. Burns, C.T. Driscoll, J.C. Jenkins, M.J. Mitchells, L. Rustad, J.B. Shanley, G.E. Likens y R. Haeuber. 2007. Who needs environmental monitoring? *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(5):253-260.
- Lozano-Zambrano, F.H., P. Ulloa-Chacón y I. Armbrrecht. 2009. Hormigas: Relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical. *Neotropical Entomology* 38(1):44-54.
- Matson, P.A., W.J. Parton, A.G. Power y M.J. Swift. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277:504-509.
- Medina, C.A. 1994. Nidificación y patrones de distribución espacial de nidos de hormigas en una sabana tropical, Carimagua: Llanos Orientales de Colombia. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 2(1-2):31-42.
- Medina, C.A. 1995. Hormigas depredadoras de huevos de salivazo de los pastos *Aeneolamia varia* (Hemiptera: Cercopidae) en pasturas de *Brachiaria*, en los Llanos Orientales de Colombia. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 1:1-13.
- Medina, C.A., P. Chacón de Ulloa y S. Lapointe. 1993. Fauna de hormigas en pasturas introducidas y sabana nativa, Carimagua, Llanos Orientales de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 19(4):143-150.
- Mendoza, J., E. Jiménez, F.H. Lozano-Zambrano, P.C. Claycedo-Rosales y L.M. Renjifo. 2007. Identificación de elementos del paisaje prioritarios para la conservación de biodiversidad en paisajes rurales de los Andes Centrales de Colombia. Pp. 271-308 en: C.A. Harvey y J.C. Sáenz (eds.) Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Editorial InBio, Heredia, Costa Rica.
- Mera-Velasco, Y.A., M.C. Gallego-Ropero y I. Armbrrecht. 2010. Interacciones entre hormigas e insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 36:116-126.
- Montoya-Correa, M., J. Montoya-Lerma, I. Armbrrecht y M.C. Gallego-Ropero. 2007. ¿Cómo responde la hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) a la remoción mecánica de sus nidos? Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 8(2):1-8.
- Montoya-Lerma, J., C. Giraldo-Echeverry, I. Armbrrecht, A. Farji-Brener y Z. Calle. 2012. Leaf-cutting ants revisited: towards a rational management and control. *International Journal of Pest Management* 58(3):225-247.
- Newton, A.F., C. Gutiérrez-Chacón y D.S. Chandler. 2005. Checklist of Staphylinidae (Coleoptera) Colombia. *Biota Colombiana* 6(1):1-72.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.
- Parr, C.L. y H. Gibb. 2010. Competition and the role of dominant ants. Pp. 77-96 en: L. Lach, C.L. Parr y K.L. Abbott (eds.) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Peck, S.I., B. Mcquaid y C.L. Campbell. 1998. Using ant species as a biological indicator of agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27(5):1102-1110.
- Pérez, L.G., G.A. Pérez, C. Echeverri-Rubiano, A.F. Sánchez, J. Durán y L.M. Pedraza. 2009. Riqueza de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en várzea y bosque de tierra firme de la región amazónica colombiana. Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa 45:477-483.
- Perfecto, I., R.A. Rice, R. Greenberg y M.E. van der Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46:598-608.
- Petal, J. 1977. The role of ants in ecosystems. Pp. 293-325 en: M.V. Brian (ed.) *Ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, New York, EUA.
- Philpott, S.M., I. Perfecto, I. Armbrrecht y C.L. Parr. 2010. Effects of disturbance and habitat transformation on ant diversity and function. Pp. 137-156 en: L. Lach, C. Parr y K.L. Abbott (eds.) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Pinto-Méndez, M., L. Larios-Padilla, A. Echeverry-Alcendra y R. García-Urueña. 2011. Descripción preliminar de la diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en época de lluvias en formaciones de manglar en la Bahía de Neganje, Parque Nacional Natural Tayrona. Santa Marta-Colombia. *Revista Intropica* 6:63-69.
- Poulsen, M., M. Cafaro, J.J. Boomsma y C.R. Currie. 2005. Specificity of the mutualistic association between actinomycete bacteria and two sympatric species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Molecular Ecology* 14:3597-3604.
- Ramírez, M., P. Chacón de Ulloa, I. Armbrrecht y Z. Calle. 2001. Contribución al conocimiento entre plantas, hormigas y homópteros en bosque secos de Colombia. *Caldasia* 23(2):523-536.
- Ramírez R., I. Armbrrecht y M.L. Enríquez. 2004. Importancia del manejo agrícola para la biodiversidad: caso de las hormigas en caña de azúcar. *Revista Colombiana de Entomología* 30(1):115-123.
- Ramírez, M., J. Herrera y I. Armbrrecht. 2010. ¿Bajan de los árboles las hormigas que depredan en potreros y cafetales colombianos? *Revista Colombiana de Entomología* 36(1):106-115.
- Ramírez, M., J. Chará, L.C. Pardo-Locarno, J. Montoya-Lerma, I. Armbrrecht, C.H. Molina y E.J. Molina. 2012. Biodiversidad de hormigas hipógeas (Hymenoptera: Formicidae) en agroecosistemas del Cerrito, Valle del

- Cauca. Livestock Research for Rural Development 24(1):15  
doi: <http://www.lrrd24/1/rami24015.htm>
- Reyes, R.D. y P. Chacón de Ulloa. 2008. Asociaciones hormigas-homópteros en cultivares de cuatro especies de *Heliconia* en Caicedonia, Valle del Cauca. P.119 en: Resúmenes XXXV Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología, Cali.
- Ribas, C.R. y J.H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131:606-611.
- Rico-Gray, V. y P.S. Oliveira. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA. 320 pp.
- Rivera, L.F., I. Armbrecht y Z. Calle. 2013. Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environmental* 181:188-194.
- Rodríguez, J. 2013. Potencial del botón de oro, *Tithonia diversifolia*, como controlador biológico de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae). Tesis de maestría. Departamento de Biología. Universidad del Valle, Colombia. 102 pp.
- Rodríguez, J., Z.D. Calle y J. Montoya-Lerma. 2008. Herbivoría de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) sobre tres sustratos vegetales. *Revista Colombiana de Entomología* 34(2):156-162.
- Rodríguez, J., J. Montoya-Lerma y Z. Calle. 2015. Effect of *Tithonia diversifolia* Mulch on *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) nest. *Journal of Insect Science* 15(32):1-7.
- Rojas-Fernández, P. 2003. El papel de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la dinámica edáfica. Pp. 197-216 en: J. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.) *Ecología del suelo en la selva húmeda de México*. UNAM. Xalapa, México.
- Salguero, R.B., I. Armbrecht, H. Hurtado y A.M. Arcila C. 2011. *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae): ¿unicolonial o multicolonial? en el valle geográfico del río Cauca. *Revista Colombiana de Entomología* 37(2):279-288.
- Salamanca, J.C., H. Calvache, J. Aldana de la Torre, N.C. Mesa y A. Méndez. 2000. Aspectos ecológicos de *Crematogaster* spp. (Hymenoptera: Formicidae) depredador de *Leptopharsa gibbicarina* (Hemiptera: Tingidae) en palma de aceite *Elais guineensis*. *Revista Colombiana de Entomología* 26(1-2):61-66.
- Sanabria, C., P. Lavelle y S.J. Fonte. 2014. Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology* 84:24-30. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.07.001
- Sanabria-Blandón, M.C. y P. Chacón de Ulloa. 2011. Hormigas cazadoras en sistemas productivos del piedemonte amazónico colombiano: diversidad y especies indicadoras. *Acta Amazónica* 41(4):503-512.
- Sanabria, C., P. Lavelle y S.J. Fonte. 2014. Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology* 84:24-30.
- Santamaría, C., I. Armbrecht y J.P. Lachaud. 2009a. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. *Sociobiology* 53(2):1-25.
- Santamaría, C., Y. Dominguez-Haydar y I. Armbrecht. 2009b. Cambios en la distribución de nidos y abundancia de la hormiga *Ectatomma ruidum* (Roger 1861) en dos zonas de Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10(2):10-18.
- Sarmiento, C.E. 2000. Comparación de tres clases de transectos para la captura de hormigas en dos formaciones vegetales. *Caldasia* 22(2):317-326.
- Sarmiento, C.E. 2003. Metodologías de captura y estudio de las hormigas. Pp. 201-210 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Schuch, S., C. Platner y D. Sanders. 2008. Potential positive effect of the ant species *Lasius niger* on linyphiid spiders. *Journal of Applied Entomology* 132:375-381.
- Schultz, T.R. y S.G. Brady. 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Science* 105:5435-5440.
- Serna, F. y E.V. Vergara-Navarro. 2008. Hormigas cazadoras de Porce (Antioquia, Colombia). Pp. 553-572 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.)
- Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Sharkey, M. 2006. Insect Survey of a Megadiverse Country, Phase II: Colombia. National Science Foundation. University of Kentucky, Kentucky, EUA. doi: [http://skarkeylab.org/biodiversity/db.php?app=colombiayfunction=sitesite=gorgonasql\\_mode=only\\_full\\_group\\_by](http://skarkeylab.org/biodiversity/db.php?app=colombiayfunction=sitesite=gorgonasql_mode=only_full_group_by)
- Silva-Gómez, M., J.A. Quiroz-Gamboa., F.C. Yepes, M.F. Maya, A. Santos y I.M. Hoyos-Carvajal. 2012. Incidence evaluation of *Crypticerya multicolor* and *Maconellicoccus hirsutus* in Colombian Seaflower Biosphere Reserve. *Agricultural Sciences* 4:654-665.
- Silvestre, R., C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. Pp. 113-148 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogotá, Colombia Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sinisterra, R.M. 2011. Hormigas asociadas a nectarios extraflorales de *Inga* spp. en cafetales de sombra, vereda Villanueva, Popayán. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 12(1):53-60.
- Toro, A.H. y O.E. Ortega. 2006. Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en algunas áreas protegidas del valle de Aburra. *Revista Colombiana de Entomología* 32(2):214-220.

- Underwood, E.C. y B.L. Fisher. 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation* 132:166-182.
- Uribe-Celis, S. 2013. Fóridos (Diptera: Phoridae) asociados al hábitat de hormigas cortadoras de hojas (*Atta cephalotes* y *Acromyrmex octospinosus*) y sus patrones de localización en un bosque seco tropical andino. Tesis de Maestría en Ciencias Entomología. Facultad de Ciencias, Escuela de Postgrados. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. doi:http://www.bdigital.unal.edu.co/9278/
- Urrutia, X. y I. Armbrrecht. 2013. Effect of two agroecological management strategies on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity on coffee plantations in Southwestern Colombia. *Environmental Entomology* 42:194-203.
- Valderrama-Eslava, E.I., J. Montoya-Lerma y C. Giraldo. 2009. Enforced herbivory on *Canavalia ensiformis* and *Tithonia diversifolia* and its effects on leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. *Journal Applied Entomology* 133:689-694.
- Valdés-Rodríguez, S., P. Chacón de Ulloa y I. Armbrrecht. 2014. Riqueza de hormigas del suelo en el Parque Nacional Natural Gorgona, pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 62(Supplement 1):265-276.
- Vandermeer, J., I. Perfecto, G. Ibarra-Núñez, S. Phillpott y A. García-Ballinas. 2002. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 56:271-276.
- Vargas, G.A., P.A. Díaz, L.A. Lastra, N. Mesa, I. Zenner de Polanía y L. Gomez. Reconocimiento de enemigos naturales de la hormiga loca, *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae), en el municipio de el Colegio (Cundinamarca) y en el valle del río Cauca. *Sociedad Colombiana de Entomología*, Bogota (Colombia).
- Varón, E.H., P. Hanson, P. Borbón, M. Carballo y L. Hilje. 2004. Potencial de hormigas como depredadoras de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en Costa Rica. *Revista Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 73:9.
- Vasconcelos, H.L. 1997. Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia* 112(3):370-378.
- Vásquez-Ordóñez, A.A., I. Armbrrecht y G. Pérez-Lachaud. 2012. Effect of habitat type on parasitism of *Ectatomma ruidum* by eucharitid wasps. *Psyche* 2012:1-7.
- Vejarano, P. 2009. Asociación de *Wasmannia auro-punctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) con epífitas y heliconias en fragmentos de bosque seco tropical. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10(2):50.
- Vélez, M., A.E. Bustillo y F. Posada. 2003. Depredación de *Hypothenemus hampei* por *Solenopsis geminata* y *Gnamptogenys* sp. (Hymenoptera: Formicidae). Pp. 26 en: Resúmenes XXX Congreso Sociedad Colombiana de Entomología, Cali.
- Vélez, M., A. Bustillo y F. Posada. 2006. Depredación de *Hypothenemus hampei* por hormigas, durante el secado solar del café. *Cenicafé* 57:198-207.
- Villareal, H., M. Álvarez, S. Cordoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A.M. Umaña. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 pp.
- Villegas G.C., A.E. Bustillo, G. Zabala, P. Benavides y A.A. Ramos. 2008. Cochinillas harinosas en cafeteras colombianas. Pp. 342-354 en: P. Bustillo (ed.) *Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana*. Cenicafé, Chinchiná, Colombia.
- Way, M.J. y K.C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Wolters, V. 2001. Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology* 37:221-227.
- Zabala, G., L.M. Arango y P. Chacón de Ulloa. 2013. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un paisaje cafetero de Risaralda, Colombia: diversidad, especies dominantes, indicadoras y potenciales plagas. *Revista Colombiana de Entomología* 39(1):141-149.
- Zenner-Polanía, I. 1990. Biological aspects of the "Hormiga Loca" *Paratrechina fulva* (Mayr) in Colombia. Pp. 291-297 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeño (eds.) *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press Studies in Insect Biology, Boulder, Colorado, EUA.
- Zenner de Polanía, I. 1994. Hormigas depredadoras en el ecosistema de palma de aceite. *Palmas* 15(4):33-39.