DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN AMBIENTES URBANOS DE SANTA MARTA, COLOMBIA

LINA MARÍA RAMOS ORTEGA

UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS

MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD

SANTA MARTA D.T.C.H

2021

DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN AMBIENTES URBANOS DE SANTA MARTA, COLOMBIA

Lina María Ramos Ortega

Trabajo presentado como requisito para optar al título de:

Magister en Ecología y Biodiversidad

Director:

Dr. Roberto J. Guerrero Flórez

Línea de Investigación:

Biodiversidad

Grupo de Investigación:

Insectos Neotropicales

Universidad del Magdalena

Facultad de Ciencias Básicas

Maestría en Ecología y Biodiversidad

Santa Marta, Colombia

2021

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de manera especial a mi director Roberto José Guerrero, por la enseñanza, acompañamiento y paciencia en todo el proceso de aprendizaje sobre el mundo de las hormigas. A los estudiantes del programa de Biología Hubert Sierra y Johan Roncallo, así como a los biólogos José Juan Camargo y Mayron Escárraga, por todo el apoyo brindado en las actividades de campo y laboratorio durante el desarrollo de este proyecto. A las siguientes personas e instituciones por abrirnos las puertas de estos espacios y permitirnos lograr una recolección exitosa de las hormigas urbanas: Zarita Abello, directora de la Fundación Museo Bolivariano de Arte contemporáneo (Jardín Botánico y los fragmentos de bosque seco de la Quinta de San Pedro Alejandrino); José Correa, jefe administrativo del Centro Recreacional Teyuna y personal logístico; Andrea Faillace y Andrés Pineda, de la Red de Parques de la ciudad de Santa Marta; Luz Adriana Velazco, representante legal de la Reserva La Iguana Verde; Facultad de Ciencias Básicas de la Universidad del Magdalena (Parcela de Bosque Seco), Libardo López (parcela de Bosque Seco Vereda Quebrada Seca). Este trabajo fue apoyado desde la Vicerrectoría de investigación de la Universidad del Magdalena bajo la modalidad de capacidad instalada y a través del apoyo económico como asistente de investigación (Resolución 0054 de 2021).

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE TABLAS 6

LISTA DE FIGURAS 7

RESUMEN 10

ABSTRACT 11

INTRODUCCIÓN 12

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA 14

JUSTIFICACIÓN 15

ANTECEDENTES 17

MARCO TEÓRICO 21

HIPÓTESIS DE TRABAJO 25

OBJETIVOS 27

Objetivo General 27

Objetivos Específicos 27

MATERIALES Y MÉTODOS 28

Área de estudio 28

Características del hábitat en parques urbanos 32

Muestreo de hormigas 33

Análisis de laboratorio 35

Análisis de los datos 36

RESULTADOS 41

Cobertura de muestreo 41

Composición 43

Diversidad alfa 46

Variación multivariada y betadiversidad 49

Grupos funcionales 52
Características del ambiente urbano y su relación con la riqueza de hormigas 54
DISCUSIÓN 56
Cobertura de muestreo 56
Composición 59
Diversidad alfa 63
Variación multivariada y diversidad beta 68
Grupos funcionales 72
Características del ambiente urbano y su relación con la riqueza de hormigas 74
Potencialidades de conservación de los ambientes urbanos de Santa Marta 77
CONCLUSIONES 82
REFERENCIAS 83
ANEXOS 100

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los ambientes monitoreados para el estudio de hormigas asociadas a fragmentos de bosque seco y ambientes urbanos en Santa Marta, Colombia. 30

Tabla 2. Características del hábitat en los parques urbanos de Santa Marta, Colombia. 33

Tabla 3. Medidas de resumen del análisis de interpolación y extrapolación para el cálculo de la cobertura de muestreo y estimación de la diversidad de orden q en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. 41

Tabla 4. Riqueza, número de especies exclusivas, y especies frecuentes (‡) según el método de captura, de las hormigas que habitan en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. Especies que fueron registradas solo con un método son denotadas con *. 43

Tabla 5. Modelo de regresión lineal empleado para probar la variación de la riqueza de especies de hormigas a través de 12 parques urbanos de Santa Marta, Colombia. Para cada modelo se indican los grados de libertad (GL), el valor de R^2 ajustado, el valor de probabilidad del modelo y del criterio de información de Akaike (AIC). El modelo óptimo con el valor más bajo del AIC es resaltado en negrita. Los términos del modelo en cursiva indican significancia estadística ($p<0,05$)..... 55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa indicando los sitios de muestreo para cada ambiente urbano de la ciudad de Santa Marta, Colombia. Parques distritales (P= triángulos); parques temáticos (T= círculos); zonas naturales (N= cuadrados). Imágenes generadas en QGIS v3.16. 28

Figura 2. Los ambientes urbanos seleccionados para el monitoreo de hormigas en la ciudad de Santa Marta, Colombia. a) parques distritales; b) parques temáticos; c) zonas naturales. 29

Figura 3. Visualización de algunas características del hábitat como vegetación y cobertura gris, en parques distritales y temáticos de la ciudad de Santa Marta, Colombia. 32

Figura 4. Métodos de muestreo empleados en la recolección de hormigas en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta, Colombia. a) cebos; c) instalación trampas de caída (“pitfall”); d) extractores miniWinkler. 34

Figura 5. Riqueza de especies con relación a la cobertura de muestreo para las hormigas del suelo (a) y asociadas a la vegetación (b), en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. Los valores en la figura corresponden al número de especies recolectadas y, entre paréntesis, el número estimado de especies que se recolectarían con este método si la cobertura de muestreo alcanzara 100 % (estimación asintótica de orden q=0; Chao *et al*., 2020). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % de cada curva. El método de cálculo utilizó la frecuencia de captura de las especies. Las abreviaturas corresponden a: (ba) cebos, (pf) pitfall, (cm) colecta manual, (PD) Parques distritales, (PT) parques temáticos (ZN) zonas naturales. 42

Figura 6. Número de especies de hormigas por subfamilia en los fragmentos de bosque seco y ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. 44

Figura 7. Número de especies de hormigas registradas por género, en ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. PD: parques distritales; PT: parques temáticos; ZN: zonas naturales. 45

Figura 8. Especies de hormigas frecuentes en los ambientes urbanos de Santa Marta. Frecuencias de captura de las especies exóticas (*). Las fotografías corresponden al hábito de algunas de las especies encontradas en este estudio; fotografías tomadas de www.antweb.org. 46
Figura 9. Comparación de la diversidad de orden q (*qD*) para las hormigas del suelo y la vegetación arbórea en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta. a) ^{0}D: riqueza de especies; b) ^{1}D: número efectivo de especies frecuentes; c) ^{2}D: número efectivo de especies dominantes. Zonas naturales (ZN); parques temáticos (PT); parques distritales (PD). Muestreo con cebos (ba) y Pitfall (Pf). Las barras verticales indican intervalos de confianza del 95 %..... 47
Figura 10. Estructura de los ensamblajes de hormigas en ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. (a) Perfiles de diversidad alfa, cuyas barras verticales indican intervalos de confianza del 95 %; la caja inserta contiene valores de factor de uniformidad (EFR) para los órdenes q= 1 y q= 2. (b) Curvas de rango-abundancia basada en datos de frecuencia de captura de las especies de hormigas (se relacionan las especies con mayor frecuencia de captura en cada tipo de ambiente). Parques distritales (PD), parques temáticos (PT) y zonas naturales (ZN)..... 49
Figura 11. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) construido con base en los datos de frecuencia de captura para las muestras recolectadas con cebos (parques y zonas naturales) y trampas de caída (exclusivamente en zonas naturales). Cada punto corresponde a las observaciones realizadas en los ambientes urbanos de parques distritales (círculos), parques temáticos (cuadrados), zonas naturales muestreadas con cebos (rombos) y zonas naturales muestreadas con pitfall (triángulos); los meses de muestreo corresponden a octubre, noviembre, diciembre y enero. 50
Figura 12. Diversidad beta entre pares de sitios basado en el índice de Jaccard (Jac) y sus componentes de recambio (Jtu) y anidamiento (Jne). a) Valores calculados con base en el inventario de cebos y colecta manual; b) Valores calculados con base

en el inventario de de cebos, colecta manual, pitfall y miniWinkler. ZN: Zona natural, PT: Parque temático, PD: Parque distrital. 52
Figura 13. Variación espacial de los grupos funcionales registrados en los ambientes urbanos de parques distritales (PD), parques temáticos (PT) y zonas naturales (ZN) de Santa Marta, Colombia. Se muestra entre paréntesis el número de especies asociadas a cada categoría de grupo funcional. Se incluye para el ambiente de zonas naturales la información recolectada con trampas pitfall. 53
Figura 14. Grupos funcionales predominantes en parques distritales y temáticos de la ciudad de Santa Marta, Colombia. 53
Figura 15. Relación entre seis características del hábitat urbano con la riqueza de especies de hormigas en parques de la ciudad de Santa Marta, Colombia. Se indican dentro de las figuras los valores de correlación y valor de probabilidad estadística. Los puntos corresponden a la riqueza de especies registrada en cada sitio para cada mes de muestreo. 54

RESUMEN

La urbanización es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad en todo el mundo, no obstante, los espacios verdes urbanos pueden tener un papel importante en la conservación de dicha biodiversidad silvestre. Entre los organismos comúnmente evaluados en los entornos urbanos, se encuentran las hormigas, por lo que este estudio evaluó tendencias espaciales de la diversidad taxonómica y funcional de estos organismos, así como el impacto de las características del hábitat de los espacios verdes sobre la riqueza de especies de estos insectos. Se encontró un menor número de especies en los parques distritales, seguido de los parques temáticos y la máxima riqueza en las zonas naturales. Este patrón de variación espacial está relacionado con zonas que presentan una mayor heterogeneidad ambiental (p. ej., mayor diversidad y cobertura vegetal, menor cobertura gris), y es consistente para la diversidad beta y de grupos funcionales. En general, los resultados de este estudio sugieren fuertemente que el potencial de los espacios verdes urbanos para la conservación de las hormigas que viven en el suelo y la vegetación arbórea y arbustiva está determinado por el tipo de ambiente urbano (parques distritales, parques temáticos y zonas naturales), así como por las características del hábitat (mayor área, riqueza vegetal y cobertura arbórea). Los parques distritales, presentan el grado de urbanización más alto y un menor valor de conservación dado que reúnen una menor diversidad de hormigas y un mayor número de especies exóticas. Los parques temáticos están en un nivel intermedio con relación al valor de conservación, dada la relativa escasez de especies exóticas y la mayor riqueza de especies nativas. La proximidad de los parques temáticos a otras áreas naturales y la presencia de vegetación nativa dentro del límite de esos parques parecen ser características clave para la existencia y mantenimiento de una fauna de hormigas relativamente diversa.

Palabras clave: Conservación de la biodiversidad, ecología urbana, especies exóticas, hormigas urbanas, tendencias ecológicas**.**

ABSTRACT

Urbanization is one of the main causes of biodiversity loss worldwide, however, urban green spaces can play an important role in the conservation of the biodiversity. Among the organisms commonly evaluated in urban environments are ants, which is why this study evaluated spatial patterns of the taxonomic and functional diversity of these organisms, as well as the impact of the habitat characteristics of green spaces on the richness of species of these insects. A lower number of species were found in district parks, followed by theme parks and the greatest richness on natural areas. This pattern of spatial variation is related to areas with greater environmental heterogeneity (e.g., greater diversity and vegetation cover, less gray cover), and is consistent for beta and functional group diversity. In general, the results of this study strongly suggest that the potential of urban green spaces for the conservation of ants that live in the soil and tree vegetation is determined by the type of urban environment (district parks, theme parks and natural areas), as well as by the characteristics of the habitat (greater area, plant richness and tree cover). The district parks have the highest degree of urbanization and the lowest conservation value given that they have a lower diversity of ants and a greater number of exotic species. Theme parks are at an intermediate level in relation to conservation value, given the relative scarcity of exotic species and the greater richness of native species. The proximity of theme parks to other natural areas and the presence of native vegetation within the limits of these parks appear to be key characteristics for the existence and maintenance of a relatively diverse ant fauna.

Key words: Conservation of biodiversity, urban ecology, exotic species, urban ants, ecological trends.

INTRODUCCIÓN

Las áreas urbanizadas se han convertido en el tipo de hábitat con la más rápida expansión en todo el mundo, lo cual va de la mano con el crecimiento poblacional y su asentamiento en las principales áreas urbanas; convirtiéndose en unas de las mayores preocupaciones para la conservación ambiental (Shochat *et al*., 2006; Grimm *et al*., 2008; Güneralp y Seto, 2013). Las ciudades representan alrededor del 3 % del uso de la tierra en el mundo, pero sus efectos sobre el clima, los recursos, la contaminación y la biodiversidad se extienden mucho más allá de sus límites municipales (Grimm *et al*., 2008; Liu *et al*., 2014). Ecológicamente, el proceso de urbanización implica la conversión de áreas nativas, o previamente transformadas, en diversas formas antropogénicas de uso del suelo (Pickett y Cadenasso, 2006), intensificando la fragmentación y aislamiento de los ambientes naturales, además del aumento local de la densidad de la población humana (McIntyre *et al*., 2001; Pickett y Cadenasso, 2006). La formación de entornos urbanos crea diferentes tipos de hábitat con diferentes niveles de complejidad (Byrne, 2007; Faeth *et al*., 2011) y esta variabilidad es uno de los principales criterios utilizados para medir la urbanización (Toit y Cilliers, 2011).

Dentro de las ciudades, las comunidades biológicas generalmente se alteran radicalmente, con respecto a los habitas naturales, en términos de composición de especies, abundancia, riqueza y cambios en la dinámica trófica (Shochat *et al*., 2006; Faeth *et al*. 2011; Miles *et al*., 2019). En general, la formación y expansión de las ciudades se encuentran entre las principales causas de pérdida de biodiversidad nativa (McKinney, 2002; 2006; Faeth *et al*., 2011) a escala regional y global (Grimm *et al*., 2008). Esta pérdida se debe a que las ciudades crean o modifican el hábitat removiendo la vegetación natural y homogenizando el hábitat, y de esta manera, favoreciendo tanto cambios en los fenotipos y el comportamiento en los animales, así como en las dinámicas poblacionales y las estructuras comunitarias (Shochat *et al*., 2006; Byrne, 2007). Además de lo anterior, el hábitat urbano tiende a beneficiar

a pocas especies adaptadas a ambientes antropizados y promover la homogeneización biótica a diferentes escalas espaciales (McKinney, 2006).

En contraste, algunos estudios revelan la importancia de las ciudades en el mantenimiento de la biodiversidad nativa (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Kowarik, 2011; Melo *et al*., 2014; Santos *et al*., 2019) y de especies consideradas como raras o amenazadas (Lundholm y Richardson, 2010; Kowarik, 2011). Entre los muchos tipos de hábitats urbanos, las áreas verdes (p. ej., fragmentos de bosque, parques, plazas, terrenos baldíos, pendientes, lechos de avenidas, patios, jardines, entre otros) han mostrado importancia en el mantenimiento de la diversidad biológica en las grandes ciudades (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Werner, 2011; Bueno *et al*., 2017) y se identifican como lugares que requieren de atención debido al papel que pueden cumplir en la conservación de la biodiversidad (Uno *et al*., 2010). La fragmentación y pérdida de hábitat en las ciudades hacen que estos ambientes sean homogéneos, y las áreas verdes pueden incrementar la heterogeneidad en el paisaje urbano, favoreciendo la permanencia de especies. Por lo tanto, comprender la influencia de los hábitats dentro de las ciudades es importante para la gestión y conservación de la biodiversidad (Byrne, 2007), así como para la planificación urbana (Niemelä, 1999; Wu, 2014; Parris *et al*., 2018), ya que algunos tipos de hábitats urbanos son capaces de albergar y sustentar una biota rica en especies (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Sattler *et al*., 2010; Brassard *et al*., 2021).

Debido a la problemática ambiental a la que nos enfrentamos actualmente de pérdida de biodiversidad global, específicamente con relación al desarrollo urbano y sus efectos asociados, el abordaje de este trabajo de investigación desde la perspectiva de la ecología urbana permite tener un entendimiento de los patrones y procesos ecológicos de los ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta. Se recalca la pertinencia de realizar estudios de ámbito regional y local, ya que de esta forma se pueden identificar patrones propios, los cuales pueden ser integrados con información existente en otras regiones de Colombia y de América Latina y

robustecer de esta forma la teoría ecológica urbana. El fomento de la investigación ecológica de zonas urbanas como Santa Marta, puede ser de gran utilidad para los tomadores de decisiones del gobierno local (alcaldía, departamento ambiental, entre otras instituciones), ya que la información generada a partir de estas iniciativas tiene como meta deseable, su articulación en la construcción de políticas públicas de manejo y de planeación urbana que integren elementos ecológicos, políticos, culturales y económicos. De esta forma, esta investigación presenta y analiza información relevante para la identificación de patrones ecológicos asociados a áreas urbanas de la ciudad de Santa Marta, con el fin de promover la conservación de las hormigas en estos ambientes.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La urbanización es uno de los principales factores de origen antrópico que ha conllevado a la reducción de la superficie de muchos hábitats naturales alrededor del mundo, convirtiéndose en una amenaza directa para la biodiversidad (MacGregor-Fors y Ortega-Álvarez, 2013). La ciudad de Santa Marta ha experimentado un crecimiento poblacional y urbanístico en los últimos 35 años (DANE, 2021), en los cuales se han modificado de forma irreversible muchos de sus ambientes naturales, suponiendo un escenario de pérdida de biodiversidad local de la fauna de hormigas y de conectividad entre esos ambientes naturales. La sensibilidad de las hormigas a las perturbaciones ambientales, combinada con su gran importancia funcional y la facilidad de muestreo, las convierten en una herramienta poderosa para el monitoreo y evaluación de cambios en los ecosistemas terrestres (Andersen, 2010).

Actualmente, la ciudad de Santa Marta, ubicada en una zona costera al norte de Colombia, es un mosaico de ambientes que potencialmente puede albergar una alta riqueza y composición de especies de insectos, especialmente de hormigas, ya que dentro de la matriz urbana hay una gran extensión de áreas naturales con

vegetación nativa (p. ej. el árbol trupillo, *Prosopis juliflora*), áreas de parques con arboledas y remanentes de bosque seco y subxerofítico distribuidos en la ciudad. Estos ambientes urbanos posiblemente mantienen una relación de conectividad con la Sierra Nevada de Santa Marta y el bosque seco tropical en el Parque Nacional Natural Tayrona (ubicado al nororiente de la ciudad). Por lo tanto, los ambientes urbanos de Santa Marta pueden ser colonizados por algunos géneros y especies de hormigas que encuentran en estos ambientes fragmentados los requerimientos ecológicos para establecer y mantener sus colonias. También es posible encontrar especies de hormigas con una amplia plasticidad ecológica, que en algunos casos pueden ser invasoras (e.g. la hormiga asiática *Tapinoma melanocephalum*) o en otros, introducidas como estrategia de control como la hormiga loca, *Nylanderia fulva*. Atendiendo a lo anterior, este trabajo estuvo dirigido a responder las siguientes preguntas:

- ¿Existe una tendencia en la distribución espacial de la diversidad de hormigas relacionada con la heterogeneidad del paisaje urbano en la ciudad de Santa Marta?
- ¿Cuál es el papel que desempeñan los parques urbanos y las características de estos hábitats para la conservación de especies de hormigas en el espacio urbano de Santa Marta?

JUSTIFICACIÓN

El proceso de urbanización implica la transformación irreversible de áreas naturales en varias formas antropogénicas de uso del suelo, aumentando e intensificando la fragmentación y el aislamiento de los ambientes naturales (Pickett y Cadenasso, 2006). Este proceso se encuentra fuertemente asociado con el incremento de la población mundial, la cual en más de un 50 %, vive actualmente en áreas urbanas (Wu, 2014; UN-Habitat, 2020).

Uno de los principales desafíos de la actualidad, es comprender cómo la acelerada expansión de las zonas urbanas afecta la biodiversidad, y aunque si bien uno de los

efectos más conspicuos de la urbanización es la pérdida o reducción de la diversidad biológica, la naturaleza compleja en el uso del suelo urbano puede influir de diferentes formas, resultando en algunos casos en incrementos de la diversidad local debido a la alta heterogeneidad del hábitat urbano disponible (McKinney, 2008). De esta forma, los espacios verdes pueden albergar una cantidad considerable de las especies de una región, así como promover escenarios de conservación.

Colombia históricamente ha experimentado una transformación sustancial en el uso del suelo debido a múltiples situaciones de orden social y económico (p. ej., desplazamiento forzado y condiciones de pobreza extrema), lo que ha traído como consecuencia que alrededor del 77 % de la población del país habite en las capitales de los diferentes departamentos (DANE, 2021). Esta alta migración ha propiciado la colonización, transformación y destrucción de ambientes naturales, tanto dentro de las ciudades, como los distribuidos principalmente en las periferias de las ciudades, donde aún existen remanentes de bosque o vegetación nativa (p. ej. bosque seco tropical y vegetación subxerofítica en la ciudad de Santa Marta).

Al igual que la tendencia observada a nivel global y en Colombia, la ciudad de Santa Marta ha tenido un incremento de su población de alrededor de 2,5 veces desde 1985 hasta la actualidad, pasando de 220.557 a 546.979 habitantes en la zona urbana (DANE, 2021). Este crecimiento se ha traducido en el incremento de las áreas construidas y, por ende, la transformación de los ambientes naturales tanto en las zonas de llanuras como hacia las montañas de la ciudad, lo cual supone un escenario de pérdida de biodiversidad local y de conectividad de esos elementos bióticos con otros ecosistemas terrestres (p. ej. los diferentes bosques en la Sierra Nevada de Santa Marta). Aunque las áreas naturales potencialmente albergan una alta biodiversidad, y producto de la urbanización puede darse una reducción de esta, así como de muchos servicios ecosistémicos, en la ciudad de Santa Marta no se conocen evaluaciones sobre las consecuencias de la simplificación del hábitat por

el crecimiento urbanístico, así como tampoco el potencial de conservación de las áreas verdes en el entorno urbano.

Los resultados de este estudio son un aporte sustancial al conocimiento sobre los impactos de la transformación del paisaje sobre la biodiversidad, principalmente en las hormigas, quienes se encuentran comúnmente asociadas con entornos urbanos y han sido utilizadas exitosamente en evaluaciones ambientales en otros tipos de ambientes bajo presiones antrópicas diferentes (Philpott *et al*., 2010). Así mismo, otro aspecto importante en esta investigación fue la de establecer si las zonas verdes, representadas por los parques de la ciudad de Santa Marta, son espacios que propician el mantenimiento y la conservación de la diversidad local. Los resultados de esta investigación sentarán las bases para el desarrollo de nuevos proyectos que incluyan otros componentes bióticos (p. ej. aves, otros insectos, reptiles) y serán un insumo potencial para las autoridades gubernamentales y ambientales regionales en la construcción y desarrollo de planes integrados para el manejo y planeación urbana.

ANTECEDENTES

Numerosos estudios sobre hormigas en áreas urbanas se han realizado en varias latitudes (Chacón de Ulloa *et* al., 2006; Pacheco y Vasconcelos, 2007; Bueno *et al*., 2017; Brassard *et* al., 2021; Ješovnik y Bujan, 2021; entre otros). Estos estudios exploran diversos temas dentro del ámbito de la ecología y la biodiversidad, y describen la riqueza de especies, la diversidad, la composición y la similitud de la fauna de las hormigas relacionadas o no con el ambiente físico y/o biótico (Santos, 2016).

Santos (2016), realizo una revisión bibliográfica a nivel global y encontró que de los estudios publicados sobre hormigas entre 1945 – 2012, alrededor del 3,7 % correspondieron a investigaciones sobre hormigas urbanas y de este porcentaje, un 38 % de los artículos fueron concernientes a la temática ecología y biodiversidad,

30,6 % a especies invasoras, 19,4 % control de plagas de hormigas y un 12,0 % en la categoría de salud pública (Santos, 2016). Por su parte, la mayoría de los estudios sobre ecología y biodiversidad de hormigas urbanas, se centraron en evaluaciones de diversidad de especies (Santos, 2016). La distribución porcentual por países indicó que Estados Unidos (39,8 %) y Brasil (29,6 %) lideran las investigaciones en hormigas urbanas, seguido de Japón (6,5 %) y Australia (4,6 %). Un aspecto que llama la atención de esta revisión es la ausencia de Colombia como fuente de información sobre esta temática, no obstante, más adelante se evidencia que el país si cuenta con algunos datos acerca de las hormigas urbanas (Chacón de Ulloa *et al*., 2006; Vergara-Navarro *et al*., 2007).

En América Latina, MacGregor-Fors y Ortega-Álvarez (2013) realizaron una recopilación de información sobre las experiencias relacionadas con el estudio de sistemas urbanos. Esta revisión incluyó investigaciones sobre flora y fauna de países como Argentina, Brasil, Chile, Colombia, Costa Rica, México, Perú y Venezuela. Con respecto a las hormigas, solo Brasil y Colombia registraron información concerniente al entorno urbano, siendo el primero quien lidera en Latinoamérica esta temática de estudio, lo cual es consistente con la tendencia global presentada por Santos (2016).

Los estudios sobre hormigas urbanas en Brasil se han enfocado principalmente a describir el inventario de especies asociados a los ambientes urbanos (Iop *et al*., 2009; De Souza-Campana *et al*., 2016; Santos-Silva *et al*., 2016), muchos de los cuales se han concentrado en áreas circundantes al bioma de la “Mata Atlántica” (Kamura *et al*., 2007; Morini *et al*., 2007; Dáttilo *et al*., 2011; De Souza *et al*., 2012; Lutinski *et al*., 2013). Otro aspecto evaluado, ha sido la importancia de las áreas verdes urbanas en la conservación de la biodiversidad de hormigas (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Bonfim-Kubatamaia *et al*., 2017; Santos *et al*., 2019), el efecto de la antropización del paisaje sobre las hormigas en fragmentos de bosques urbanos (Santiago *et al*., 2018), así como algunos aspectos ecológicos de las

hormigas en áreas urbanas (Soares *et al*., 2006; Caldart *et al*., 2012; Lange *et al*., 2015). Por su parte, Bueno *et al*. (2017) presentaron una recopilación de las investigaciones sobre hormigas de los ambientes urbanos de Brasil, en donde se abordaron varias líneas de trabajo, entre las que se destacan el estudio de especies invasoras, ecología y conservación de la biodiversidad de hormigas en ambientes urbanos y las técnicas de muestreo para la recolección de hormigas en estos ambientes.

En otros países de la región neotropical como Costa Rica y Puerto Rico se ha evaluado respectivamente, la variación de la diversidad en diferentes espacios verdes ubicados en un campus universitario (Corrales-Moya y Hanson, 2017), así como en un gradiente de perturbación en zonas residenciales (Brown *et al*., 2013). Por su parte en México, los estudios evaluaron patrones de diversidad en un gradiente de perturbación urbano (Rocha y Castaño, 2015) y el efecto del gradiente de urbanización sobre la riqueza y estrategias de forrajeo de las hormigas (Dátillo y MacGregor, 2021). Finalmente, en la ciudad de Buenos Aires (Argentina) se desarrolló un estudio para conocer las especies que habitan en la zona urbana y el efecto de la aplicación de cebos tóxicos para combatir a una especie de hormiga considerada como plaga urbana, *Camponotus mus* (Josens *et al*., 2017).

En Colombia la ecología urbana está en proceso de desarrollo, registrándose los primeros trabajos hacía las décadas de los años 1970 y 1980 (Chacón de Ulloa *et al*., 2013). Las tendencias actuales (entre 1990 - 2011), indican que los estudios de ecología urbana han abordado tres grandes temáticas: ecología y comportamiento, listas de especies y conservación de la biodiversidad; dichos estudios se han realizado principalmente en jardines botánicos, campus universitarios, “ecoparques”, clubes deportivos y zonas residenciales, e incluye a grupos como aves, mamíferos, anfibios, réptiles, arañas e insectos (Chacón de Ulloa *et al*., 2013).

Los estudios sobre hormigas urbanas en Colombia han estado orientados a la generación de inventarios, en su mayoría concentrados en la región del Valle del

Cauca (Chacón de Ulloa *et al*., 1996; Chacón de Ulloa, 2003; Neita *et al*., 2004; Achury *et al*., 2011; Chacón de Ulloa y Achury, 2011). Otros aspectos evaluados, han sido la identificación de especies que pueden afectar la infraestructura de las ciudades (Sánchez y Urcuqui, 2006; Montoya-Lerma *et al*., 2006; Montoya-Correa, 2007), análisis de la composición y riqueza de hormigas asociada a las especies vegetales del Arboretum en los campus universitarios y zonas verdes (Toro *et al*., 2006; Arango *et al*., 2007; Cultid *et al*., 2007; Vergara-Navarro *et al*., 2007; Gallego-Ropero y Salguero, 2015), evaluaciones de hormigas domiciliarias (Chacón de Ulloa *et al*., 2006; Chacón de Ulloa y Abadía, 2014) y hormigas en centros hospitalarios (Olaya *et al*., 2005; Chacón de Ulloa y Olaya, 2015).

Chacón *et al*. (2019) hacen una revisión general de las hormigas urbanas en Colombia, resaltando la escasa información que existe actualmente sobre esta temática, la cual está limitada a algunas ciudades de la región Pacífica, Andina e Insular, y que además se carece de información para las regiones Caribe, Orinoquía y Amazonía. Los autores resaltan que, a pesar de los pocos datos disponibles, el inventario actual de las hormigas urbanas puede llegar a representar alrededor del 20 % de las hormigas conocidas para el país y que evidentemente este número incrementará de forma considerable si se abarcan aquellas regiones del país hasta ahora no exploradas, evaluando principalmente gradientes rurales-urbanos, con el fin de estudiar los efectos de la urbanización sobre la biodiversidad, así como los procesos ecológicos asociados. Finalmente, se destaca el papel de las zonas verdes que mantienen cobertura vegetal nativa, como los jardines botánicos y parques en general, en la conservación de una alta diversidad de especies de hormigas.

En el Caribe colombiano los estudios sobre hormigas urbanas son pocos y estos se han centrado en la obtención de inventarios a nivel del ensamblaje de hormigas (Barranco, 2015) y de algunos géneros como *Camponotus* y *Pheidole* (Villegas, 2018; Camargo-Vanegas y Guerrero, 2020).

MARCO TEÓRICO

El mundo se ha urbanizado a un ritmo acelerado durante el último siglo y los humanos nos hemos convertido en una especie predominantemente urbana (Wu, 2014; UN-Habitat, 2020). Esta transición demográfica global tiene enormes consecuencias ambientales, económicas y sociales que aún no se han entendido completamente (Wu, 2014). Aunque las superficies urbanizadas caracterizadas por entornos construidos (elementos no vegetativos, construcciones como edificios, carreteras, pistas de aterrizaje, etc.) ocupa un porcentaje sorprendentemente pequeño (<1 %) de la superficie terrestre (Schneider *et al*., 2010), los efectos de la urbanización son profundos y generalizados desde la escala local hasta la global (Wu, 2014). En la actualidad, las ciudades representan aproximadamente el 60 % de todo el uso residencial del agua, el 75 % del uso de energía, el 80 % de la madera utilizada para fines industriales y el 80 % de las emisiones humanas de gases de efecto invernadero (Goudie, 2019). Durante los últimos 50 años, la urbanización global no solo ha acelerado su ritmo de crecimiento en términos de población urbana y el entorno construido, sino que también ha adoptado nuevas formas de desarrollo (Wu, 2014). Estos cambios han contribuido en gran medida a la domesticación de ecosistemas, paisajes terrestres e incluso la biosfera, acelerando así la llegada de la época del Antropoceno (Wu, 2014).

Debido a la expansión acelerada de las zonas urbanas uno de los principales desafíos en investigación es comprender cómo los procesos de urbanización afectan la biodiversidad (McKinney, 2002), siendo la extinción de especies nativas, uno de los efectos negativos de mayor prevalencia, no obstante, la complejidad asociada a los distintos usos del suelo urbano puede influenciar de manera variada la diversidad local (McKinney, 2008). Uno de los aspectos de la urbanización que promueven la pérdida de biodiversidad, es el denominado efecto especie-área, debido a que una gran extensión de superficie impermeable en áreas urbanas reduce y fragmenta el área disponible para plantas y animales (McKinney, 2008;

Kotze *et al*., 2011). Otro impacto negativo es la simplificación estructural de la vegetación, ya que el paisajismo y el mantenimiento de las áreas residenciales y comerciales implica por lo general la eliminación de vegetación arbórea y arbustiva, la cual es sustituida por hierbas y pastos (Marzluff y Ewing, 2001). Lo anterior tiene efectos adversos sobre la diversidad de aves y otros grupos animales, cuyo atributo tiende a correlacionarse con la complejidad vegetativa y la riqueza de especies de plantas (Savard *et al*., 2000).

En contraste, la urbanización puede promover niveles crecientes de biodiversidad, mediante la adición de especies vegetales no nativas que reemplazan a las especies nativas más rápido de lo que se pierden (McKinney, 2002; 2006). Por otro lado, los asentamientos humanos importan especies (a menudo especies no nativas) por varias razones, que van desde la importación accidental por tráfico (camiones, aviones y barcos) asociada con centros de comercio, hasta la importación intencional de especies para cultivo, mascotas y otros usos humanos (Mack y Lonsdale, 2001). Otro factor que puede aumentar la biodiversidad urbana, es la alta heterogeneidad espacial del hábitat, producida por diversos usos del suelo y opciones de cultivo de plantas a escalas espaciales pequeñas (Thompson *et al*., 2003); esta heterogeneidad espacial puede producir niveles más altos de reemplazo de especies o diversidad beta (Niemelä, 1999) y una mayor riqueza de especies que en las áreas rurales circundantes (Wania *et al*., 2006), especialmente en grupos que requieren áreas relativamente pequeñas para mantener poblaciones viables (p. ej. plantas e insectos). Además, los hábitats urbanos a menudo tienen una productividad primaria mucho mayor que las áreas circundantes, debido a la importación de agua, fertilizantes y otros factores limitantes; el efecto de la productividad se ve reforzado por la importación de vastas cantidades de alimentos procesados, que van desde la basura hasta las semillas para aves, que proporcionan alimentos para muchas especies urbanas (McKinney, 2008).

Entre los elementos bióticos que pueden sufrir efectos negativos (o de otro tipo) por la destrucción o transformación de hábitats naturales, se encuentran las hormigas. Como modelo biológico de estudio, las hormigas constituyen uno de los grupos de insectos más conspicuos en los ecosistemas terrestres, y aunque agrupadas en una sola familia, Formicidae, comprende 17 subfamilias, 338 géneros y ostentan una diversidad de 13.950 especies (Bolton, 2021). Esa gran diversidad de especies está concentrada en pocas regiones zoogeográficas como el neotrópico. La región Neotropical es considerada un "hotspot" (áreas con una alta concentración de especies nativas), debido al alto número de endemismos y la gran diversidad que alberga (Fisher, 2010): 12 subfamilias, 129 géneros y alrededor de 3.400 especies. En Colombia, los datos también sugieren un lugar importante en cuanto a diversidad de hormigas, con 11 subfamilias, 77 % de los géneros descritos para el Neotrópico (105) y ~29 % de las especies neotropicales (Fernández *et al*., 2019a; García *et al*., 2020; Fernández *et al*., 2021). El patrón general indica que las mayores contribuciones a la composición y riqueza de especies de hormigas corresponden a las subfamilias Myrmicinae, Ponerinae, Formicinae y Dolichoderinae (Ward, 2000; Ward *et al*., 2014). Aunado a esta diversidad específica está la diversidad funcional; así, las hormigas son consideradas como ingenieros ecosistémicos, ya que proveen importantes servicios de apoyo y regulación del ecosistema, como el ciclo de nutrientes (Sanabria *et al*., 2014), la dispersión de semillas, el control de la población de otros artrópodos y la formación y estructuración de las capas superficiales del suelo (Hölldobler y Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Del Toro *et al*., 2012).

Las hormigas son un grupo de organismos comúnmente asociados con entornos urbanos donde habitan de forma exitosa, encontrándose en una amplia variedad de sitios, que abarcan desde zonas verdes, hasta espacios domiciliarios (p. ej., cocinas) y hospitales (Chacón de Ulloa *et al*., 2019). Entre las razones que explican el éxito de las hormigas en las ciudades están la gran variedad de recursos alimenticios que utilizan (Blüthgen y Feldhaar, 2010), la capacidad de anidar en suelos compactos y superficies con cobertura gris (Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021),

y una alta tolerancia al estrés por calor (Angilletta *et al*., 2007). Aunque algunas especies se han adaptado a la urbanización, se ha planteado que las hormigas urbanas representan un subconjunto del conglomerado de especies regionales, lo cual es un patrón consistente en varios grupos de artrópodos (McIntyre *et al*., 2001).

Se estima que la urbanización puede provocar la pérdida de hasta el 84 % de la riqueza de hormigas a nivel local (Buczkowski y Richmond, 2012) y algunos estudios indican que la urbanización afecta negativamente a grupos de hormigas más especializadas que son más susceptibles a las perturbaciones y favorece a otros grupos de especies de hormigas más generalistas e invasoras (Melo y Delabie, 2017). No obstante, las ciudades son espacios relativamente heterogéneos, en donde pueden generarse gradientes entre los sitios urbanizados y el conjunto de áreas verdes (p. ej., fragmentos de bosque, parques, lotes baldíos, entre otros). De esta forma, el efecto de la urbanización sobre la comunidad de hormigas parece ser el resultado del contexto espacial y de la capacidad de adaptación de las especies nativas a las nuevas condiciones de hábitat que impone el ambiente urbano, lo que incluye la interacción con especies exóticas (Rocha-Ortega y Castaño-Meneses, 2015; Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021).

Una estrategia fundamental para proteger la biodiversidad de las presiones antropogénicas de la urbanización a escala local, regional o global ha sido la creación y mantenimiento de áreas protegidas (Gaston *et al*., 2008). No obstante, la mayoría de estas áreas se han creado fuera del entorno urbano, donde los impactos antropogénicos son menores y con un alcance principal que es el de conservar la biodiversidad y prevenir la deforestación (Naughton-Treves *et al*., 2005). Koh y Sodhi (2004) y Fuller *et al*. (2007) sugirieron priorizar la conservación de la biodiversidad en las ciudades, fomentando la creación de parques y reservas forestales a través de la preservación de fragmentos de bosque natural o de proyectos de paisajismo con fines recreativos dentro del perímetro urbano. Sin embargo, el desempeño ecológico de los parques urbanos existentes, en términos

tanto de la representación como del mantenimiento de las características claves de la biodiversidad, siguen siendo poco conocidas (Gaston *et al*., 2008; McDonnell y MacGregor-Fors, 2016).

Los espacios verdes urbanos creados con fines recreativos principalmente, pueden ser proveedores potenciales de hábitats para animales y plantas, actuando como extensiones de los recursos encontrados en sus áreas naturales primarias (Davies *et al*., 2009). Algunas especies silvestres que alguna vez fueron comunes en los bosques, ahora se distribuyen en entornos urbanos, donde se adaptan y viven cerca de los humanos (Hunter, 2007); por lo tanto, el conocimiento de la biodiversidad asociada al medio urbano puede contribuir al desarrollo y promoción de métodos para su conservación (Gaston *et al*., 2005). De esta forma, los parques que tienen fines recreativos para la población local pueden actuar como importantes refugios de la fauna en las ciudades tropicales en el contexto de una urbanización en expansión (González-García *et al*., 2009).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

1. La fauna de hormigas en los ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta, contiene una diversidad relativamente alta con respecto a las subfamilias registradas para el Neotrópico.

Predicción: la fauna de hormigas estará representada al menos en un 60 % por las subfamilias del neotrópico, de las cuales, se espera que Myrmicinae, Formicinae, Ponerinae y Dolichoderinae hagan las mayores contribuciones a la composición y riqueza de especies.

2. La diversidad de hormigas disminuye con la intensificación urbana y su composición cambia con dicha intensificación (menos vegetación y más área gris).

Predicción: uno de los efectos de la urbanización será el empobrecimiento de la fauna de hormigas en aquellas zonas de escasa vegetación y mayor área construida (área gris). Igualmente, la composición específica del ensamblaje de hormigas en dichas zonas urbanas contemplará una mayor prevalencia de especies generalistas y exóticas.

3. La variación espacial en la diversidad de hormigas estará influenciada por la heterogeneidad del paisaje urbano (caracterizada por la diversidad y proporción de la vegetación presente en los sitios de muestreo).

Predicción: se prevé una mayor diversidad hacía las áreas naturales y zonas menos intervenidas (p.ej. cerros de Santa Marta, Fragmentos de BST) y valores más bajos hacia las zonas de parques con vegetación escasa o nula. También se esperan valores intermedios de diversidad hacia zonas verdes en donde la vegetación sea un componente importante del paisaje.

4. La riqueza de hormigas aumenta con el área y con la riqueza y cobertura vegetal en parques urbanos de Santa Marta.

Predicción: los espacios verdes urbanos de mayor tamaño, con una mayor riqueza y cobertura vegetal, concentrarán un mayor número de especies de hormigas que los espacios verdes urbanos pequeños y con menos especies vegetales.

5. La diversidad y composición del ensamblaje de hormigas en los ambientes urbanos de Santa Marta no está influenciada por las variaciones climáticas.

Predicción: No habrá variaciones significativas en la diversidad y composición del ensamblaje, asociadas con el régimen climático predominante en la región.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la variación espacial y temporal de la diversidad taxonómica y de grupos funcionales de hormigas en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta.

Objetivos Específicos

Establecer posibles patrones espaciales y temporales de diversidad alfa y beta del ensamblaje de hormigas y su relación con la heterogeneidad del paisaje urbano de la ciudad de Santa Marta.

Determinar los grupos funcionales que caracterizan el ensamblaje de hormigas en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta.

Establecer cuál es el efecto de las características del hábitat del ambiente urbano sobre la riqueza de hormigas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La ciudad de Santa Marta, situada al norte de Colombia (Figura 1), presenta una extensión total de 2393,35 km^2 de las cuales 55,10 km^2 corresponden al área urbana (Geografía Urbana, 2020). La temperatura promedio anual es de 27 °C y la precipitación promedio anual es de 608,8 mm. La región presenta una distribución del régimen de lluvias unimodal, con un período seco distribuido entre diciembre y marzo, con las mayores precipitaciones en los meses de octubre y noviembre (Jaramillo-Robledo y Chaves-Córdoba, 2000; Rangel y Carvajal-Cogollo, 2012).

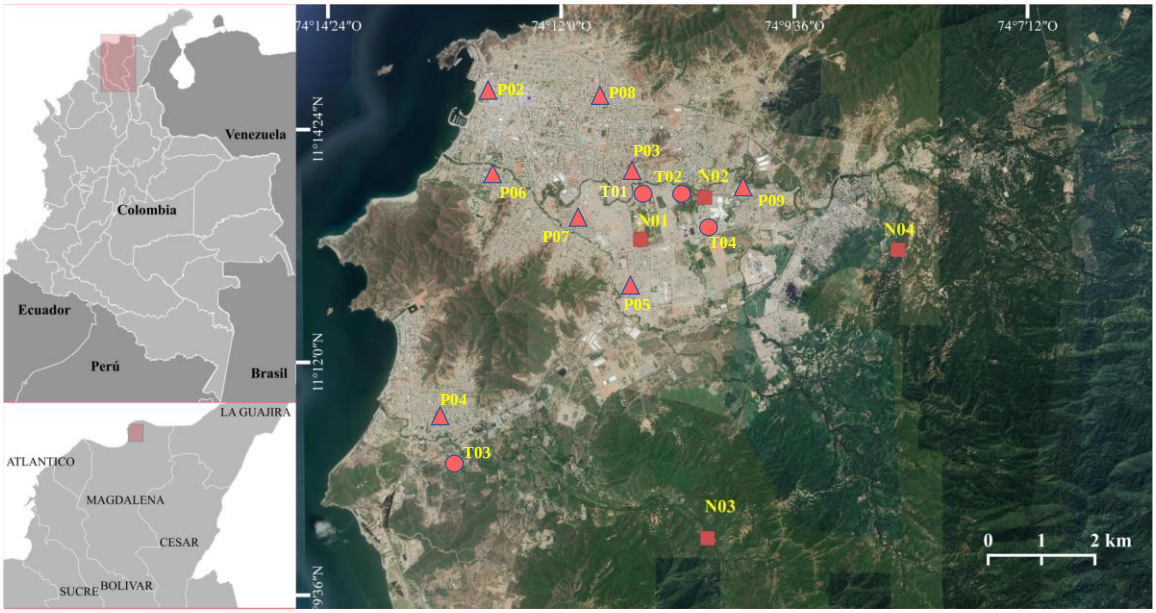

Figura 1. Mapa indicando los sitios de muestreo para cada ambiente urbano de la ciudad de Santa Marta, Colombia. Parques distritales (P= triángulos); parques temáticos (T= círculos); zonas naturales (N= cuadrados). Imágenes generadas en QGIS v3.16.

La cobertura vegetal predominante en estas zonas está caracterizada por bosques y matorrales de piso isomegatérmico (temperaturas altas y constantes durante todo el año), con caracteres xeromórficos pronunciados debido a que la temporada sin lluvias es más prolongada, alcanzando nueve meses al año (Hernández-Camacho

y Sánchez, 1992; Carbonó-Delahoz *et al*., 2013). De acuerdo con las características fisonómicas y florísticas, estas formaciones vegetales son definidas como las de un zonobioma subxerofítico tropical (Hernández-Camacho y Sánchez, 1992).

Como una aproximación de la heterogeneidad del paisaje urbano de la ciudad de Santa Marta, se establecieron tres tipos de ambientes (a) parques distritales; b) parques temáticos; c) zonas naturales, en los cuales, el área, la riqueza vegetal, densidad de árboles y cobertura gris son las principales características que determinan las diferencias entre estas zonas (Figura 2).

Figura 2. Los ambientes urbanos seleccionados para el monitoreo de hormigas en la ciudad de Santa Marta, Colombia. a) parques distritales; b) parques temáticos; c) zonas naturales.

En primer lugar, las zonas naturales están representadas por fragmentos urbanos y periurbanos de bosque seco tropical (BST), de los cuales fueron seleccionados cuatro sitios de muestreo, cuyas áreas son objeto de conservación (Tabla 1). Por

su parte, el ambiente de parques temáticos corresponde a cuatro sitios que son de acceso limitado al público y en cuyos espacios las zonas verdes son amplias y se promueve una relación positiva con la naturaleza (Tabla 1). Finalmente, los parques distritales son un tipo de ambiente urbano en donde el acceso al público es libre y continuo, las zonas verdes o de jardineras son menos abundantes, pero en cambio hay una mayor área o superficies de concreto a sus alrededores, que en muchos casos corresponden a escenarios deportivos y máquinas para el ejercicio físico al aire libre (Tabla 1).

En total se seleccionaron 16 sitios distribuidos en los tres ambientes mencionados anteriormente (Anexo 1), intentando cubrir los cuatro puntos cardinales de la ciudad, permitiendo de esta forma, tener una cobertura espacial representativa del área urbana. También se tuvieron en cuenta aspectos como el uso que tienen estos espacios para la recreación, así como su importancia ambiental y cultural para los habitantes de la ciudad.

Tabla 1. Descripción de los ambientes monitoreados para el estudio de hormigas asociadas a fragmentos de bosque seco y ambientes urbanos en Santa Marta, Colombia.

Ambiente	Sitio	Extensión (ha)	Características
Parques distritales (PD)	P. Simón Bolívar (P01), P. Avenida del Río (P03), P. Gaira (P04), P. de la Vida (P05), P. Manzanares (P06), P. de la Equidad (P07), P. Los Almendros (P08), P. Los Trupillos (P09)	0,1-1,0	Los parques distritales se caracterizan por ser zonas de acceso libre y de superficie variable. Las especies vegetales presentes son una combinación de especies nativas (*Tabebuia rosea*, *Prosopis juliflora*, *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, entre otras) e introducidas (*Mangifera indica*, *Azadirachta indica*, *Terminalia catappa*, *Tamarindus indica*, entre otras), exhibiéndose por lo general una baja riqueza vegetal (10 especies en promedio, Anexo 1). De igual forma,

Ambiente	Sitio	Extensión (ha)	Características
			presentan amplias superficies de concreto a su alrededor (bancas, jardineras, entre otras estructuras).
Parques temáticos (PT)	Campus Universidad del Magdalena (T01), Jardín Botánico Quinta de San Pedro Alejandrino (T02), Centro Recreacional Teyuna (T03), Parque del Agua (T04)	3,3-13	El acceso a los parques temáticos es más restringido y con una mayor área que en los parques distritales. Las especies vegetales son también una combinación de especies nativas (*Prosopis juliflora*, *Ceiba pentandra*, *Quadrella odoratissima*, *Enterolobium cyclocarpum*, entre otras) e introducidas (*Mangifera indica*, *Azadirachta indica*, *Delonix regia*, *Spathodea campanulata*, entre otras), aunque con un mayor número de especies (18 especies en promedio). Presentan menos superficie de concreto a su alrededor, ya que se promueve la interacción positiva con la naturaleza que los rodea. Estos parques tienen fines recreativos, culturales y de educación ambiental.
Zonas naturales (ZN)	Parcela Bosque Seco Universidad del Magdalena (N01), Parcela Quinta de San Pedro (N02), Reserva La Iguana Verde (N03), Quebrada Seca (N04)	2,8-22	Corresponden a fragmentos de bosque seco ubicados dentro del área urbana y periurbana de la ciudad y en todos los casos, estas zonas son sujetos de conservación (por parte de los tenedores, los cuales son de carácter privado), investigación y educación ambiental. Las especies vegetales allí presentes son características del bosque seco con una riqueza vegetal entre 20-50 especies (e.g., *Albizia niopoides*, *Cordia alba*, *Acacia polyphylla*, *Pereskia guamacho*, entre otras) (Castellanos *et al*., 2019).

Características del hábitat en parques urbanos

Durante el desarrollo de los muestreos de hormigas, se recolectó información de algunas características del hábitat en cada uno de los parques urbanos seleccionados (Figura 3), tales como área del parque (ha), número de árboles, riqueza vegetal (número total de las especies vegetales arbóreas) y densidad de árboles (ind·ha^{-1}). El conteo de las especies vegetales se hizo en toda el área del parque. De igual forma, se hizo la georreferenciación de los sitios de muestreo (incluidas las zonas naturales), con la ayuda de un GPSmap Garmin® 62. La estimación del área se hizo a través de la aplicación *Medición de áreas y distancias* (disponible de forma gratuita en Google Play), con la cual se obtuvo en tiempo real el área del polígono para cada parque. Por su parte, se identificaron a las especies vegetales arbóreas, así como el número de individuos para el área total de los sitios visitados. En adición, usando Google Earth Pro, se midieron las superficies cubiertas por árboles y las superficies libres de vegetación (áreas pavimentadas o gises), todas expresadas en unidades de hectáreas (Tabla 2).

Figura 3. Visualización de algunas características del hábitat como vegetación y cobertura gris, en parques distritales y temáticos de la ciudad de Santa Marta, Colombia.

Tabla 2. Características del hábitat en los parques urbanos de Santa Marta, Colombia.

Ambiente urbano	Parque	Área (ha)	Riqueza vegetal	Número árboles	Densidad arbórea (ind·ha^{-1})	Área cubierta por árboles (ha)	Área gris (ha)
Parques distritales	Simón Bolívar (P02)	1.0	11	105	107.1	0.4	0.58
	Avenida del Río (P03)	0.1	13	24	240.0	0.12	0.08
	Gaira (P04)	0.4	9	30	69.1	0.18	0.25
	La Alegría (P05)	0.8	7	25	32.9	0.12	0.68
	Manzanares (P06)	0.9	6	55	62.5	0.31	0.57
	La Equidad (P07)	0.9	17	132	2.8	0.27	0.63
	Los Almendros (P08)	0.1	5	12	120.0	0.05	0.05
	Los Trupillos (P09)	1.3	13	95	73.1	0.75	0.55
Parques temáticos	Campus Universidad del Magdalena (T01)	11.0	16	161	86.6	3.75	3.34
	Jardín Botánico Q.S.P.A. (T02)	13.0	16	173	197.7	11.9	1.02
	Centro Recreacional Teyuna (T03)	11.5	15	253	153.5	7.3	3.4
	P. del Agua (T04)	3.3	24	251	75.8	1.24	1.48

Muestreo de hormigas

Se realizaron cuatro muestreos en cada uno de los 16 sitios entre los meses de octubre-diciembre de 2019 y enero de 2020, tratando de cubrir los meses de alta (octubre y noviembre) y baja precipitación (diciembre y enero). Los sitios N01, N02 y N03 fueron muestreados en todos los meses considerados. En el caso de N04, se tienen registros a partir del mes de noviembre. La elección de los métodos de captura y el número unidades de muestreo se hizo con base en las recomendaciones establecidas en Guerrero *et al*. (2019).

Figura 4. Métodos de muestreo empleados en la recolección de hormigas en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta, Colombia. a) cebos; c) instalación trampas de caída ("pitfall"); d) extractores miniWinkler.

En las zonas naturales, la captura de las hormigas se realizó empleando trampas de caída (pitfall), sacos miniWinkler, cebos y colecta manual (Figura 4). En conjunto, todas estas técnicas son complementarias y permiten la recolección efectiva de muchas especies de hormigas en una gran variedad de hábitats (Agosti y Alonso, 2000). Para recolectar las hormigas del suelo, en cada sitio se delimitaron tres transectos lineales de 100 m en los cuales se dispusieron 10 trampas de caída (vasos de 7 onzas) separadas 10 m entre sí, llenadas hasta los 2/3 del volumen con una mezcla de agua y Etanol al 96 % y se dejaron actuar por 48 horas. Además, se ubicaron 15 cebos de proteína (atún) y 15 cebos de carbohidrato (mezcla de galleta con leche condensada) en el estrato epigeo; después de 30 minutos fueron

revisados y recogidos junto con las hormigas presentes. Las hormigas asociadas a la hojarasca fueron recolectadas en 5 - 10 cuadrantes de 1 m^2 de hojarasca, dispuestos al azar dentro de los transectos; la hojarasca tamizada se depositó en los sacos mini Winkler, dejándolos actuar por 48 horas. Para complementar el muestreo, las hormigas que se encontraban forrajeando sobre la vegetación arbórea dentro del área delimitada por los transectos, fueron recolectadas manualmente durante una hora.

Por su parte, debido a que los parques distritales y los parques temáticos carecen de algunos microhábitats (p. ej. hojarasca) y tienen alta compactación de suelo, no fueron implementados los métodos de trampas pitfall y extracción miniWinkler, por lo tanto, en estos sitios solo se implementaron cebos de proteína y carbohidrato, y colecta manual (1h). En todos los casos se instalaron el mismo número y tipo de cebo, así como el tiempo de acción empleado en las zonas naturales. Todo el material biológico recolectado fue rotulado y codificado teniendo en cuenta el tipo de ambiente urbano, método y fecha de recolección, asimismo, las muestras fueron preservadas en alcohol al 96 % para su transporte al laboratorio.

Análisis de laboratorio

El material recolectado en campo fue sometido a un proceso de limpieza, para la eliminación de material vegetal y sedimentos en el caso de las muestras obtenidas por los métodos pitfall y sacos miniWinkler, y restos de atún y galleta para el caso de los cebos. Las muestras fueron transferidas a viales plásticos y preservadas en alcohol al 96 %, manteniendo en todos los casos los rótulos designados en campo. Para facilitar la identificación taxonómica de las hormigas se separaron teniendo en cuenta la disparidad morfológica entre los especímenes de la misma subfamilia y entre los géneros; posteriormente, esos especímenes fueron preparados en doble montaje con alfiler. La identificación taxonómica se hizo utilizando las claves presentes en Fernández *et al*. (2015), Fernández *et al*. (2019), Hoenle *et al*. (2020), AntWeb (2021) y Camargo y Guerrero (2020). Tanto la separación, montaje, análisis

morfológico, como la identificación taxonómica se hizo empleando un estereoscopio Nikon SMZ745. Los ejemplares fueron depositados en la Colección Biológica de la Universidad del Magdalena – CBUMAG, bajo el permiso marco de recolección de especímenes de especies silvestres de la diversidad biológica con fines de investigación científica no comercial, resolución 1293 de 2013. La base de datos puede ser consultada en el repositorio del Sistema de Información de Biodiversidad en Colombia – SIB en el link: https://doi.org/10.15472/2cdkza (Ramos *et al*., 2021).

Análisis de los datos

Se construyeron matrices de frecuencia de captura (presencia de una especie n-veces dentro del número de unidades de muestreo), como una medida de la abundancia de las hormigas; esta medida relativa representa la probabilidad de encontrar una hormiga, o una colonia de hormigas (Romero y Jaffe, 1989). Este tipo de aproximación se emplea en grupos de naturaleza eusocial, en donde el número de individuos puede ser un estimador sesgado de la abundancia relativa al realizar un conteo del número de organismos recolectados. La estimación de la abundancia a través de la frecuencia de captura estima de mejor manera la abundancia de la especie en el sitio, debido a que refleja cuán común es una especie, lo cual está relacionado de forma directa con la distribución de esa especie en el ecosistema (Romero y Jaffe, 1989).

Los datos obtenidos con los métodos cebos y pitfall fueron empleados para los análisis de diversidad alfa y multivariados del tipo ordenación, ya que ambos métodos están direccionados a capturar a las hormigas que habitan o forrajean en la superficie del suelo, microhábitat que es compartido en su totalidad tanto en las zonas naturales como en los parques urbanos. Los datos de colecta manual y extracción con miniWinkler (microhábitat no representado en los parques), se emplearon para complementar el inventario de hormigas en las zonas naturales, así como para establecer las comparaciones de betadiversidad y de grupos funcionales entre los ambientes urbanos evaluados. La comparación entre métodos diferentes

entre las zonas naturales y los parques de la ciudad (cebos vs pitfall), se hace en términos comparativos y no en un sentido estadístico estricto (p. ej. diversidad alfa y análisis multivariados), debido a la necesidad de establecer áreas de control que permitan contrastar los resultados entre los ambientes naturales y las zonas que han sido modificadas debido a la urbanización (MacGregor-Fors, 2019). La distribución en diferentes microhábitats (suelo, hojarasca, vegetación, dosel arbóreo, entre otros), en grupos de insectos como las hormigas, supone el uso de diferentes métodos de recolección que permitan abarcar y cuantificar de manera más precisa su diversidad en ambientes altamente heterogéneos como las zonas naturales, representadas en este estudio por fragmentos de bosque seco tropical.

Diversidad alfa

La diversidad fue evaluada en términos del número efectivo de especies (${}^{q}D$) (Jost, 2006), la cual es equivalente a los números de Hill (Hill, 1973); donde ${}^{q}D$ solo depende de la incidencia por especie y del exponente *q* (Jost, 2006). ${}^{q}D$ es una medida ecológicamente intuitiva para describir y comparar la diversidad porque se expresa en unidades biológicamente interpretables, es decir, el número efectivo de especies (Jost 2006, 2012). El exponente *q* determina la influencia de la abundancia de especies en los valores de diversidad y varía de 0 a infinito (Jost 2006). En los análisis se utilizaron tres valores *q*: orden 0 (${}^{0}D$, riqueza de especies), 1 (${}^{1}D$, exponencial de la entropía de Shannon) y 2 (2D, inverso del índice de Simpson). ${}^{0}D$ no es sensible a la abundancia de especies y, por lo tanto, otorga un peso desproporcionado a las especies raras (Jost 2006). ${}^{1}D$ pondera cada especie según su abundancia en la comunidad; por lo tanto, se puede interpretar como el número de especies comunes en la comunidad (Jost 2006). Finalmente, ${}^{2}D$ puede interpretarse como el número de especies "muy abundantes" o "dominantes" en la comunidad (Jost 2006).

Para hacer estimaciones y comparaciones de diversidad ecológicamente apropiadas entre diferentes ensamblajes, estas deben hacerse bajo la misma o

similar cobertura de muestreo (Cultid-Medina y Escobar, 2019; Chao y Jost, 2012). Para cada sitio de muestreo se calculó la cobertura de muestreo (*Ĉm*), un valor que indica la proporción de la comunidad de estudio que se encuentra representada en las especies presentes en la muestra (Cultid-Medina y Escobar, 2019; Chao y Jost, 2012). *Ĉm* toma valores desde cero (completitud mínima) a 1 (máxima completitud), que en términos porcentuales significa que en las especies de la muestra está representada el 100 % de la comunidad focal o de interés (Cultid-Medina y Escobar, 2019). Cuando la completitud es cercana al 100 % y similar entre ensamblajes, los valores de diversidad (^{q}D) se pueden comparar directamente (Chao y Jost 2012). Cuando se obtiene coberturas de muestreo bajas (entre 50 – 70 %) y otras con alta o máxima completitud, se recomienda hacer comparaciones a valores intermedios de cobertura de muestreo, lo cual implica hacer interpolaciones y extrapolaciones simultáneas de las muestras (Cultid-Medina y Escobar, 2019). Los valores extrapolados no deben exceder el doble de la incidencia en las muestras menos completas (Chao *et al*., 2014).

Para las comparaciones de diversidad basadas en la incidencia, se usaron los intervalos de confianza (IC) del 95 % y se determinaron las diferencias siguiendo las recomendaciones de Cumming *et al*. (2007), en donde el no solapamiento entre los IC indica diferencias significativas. Los valores de cobertura de muestreo, la diversidad de orden *q* y sus IC fueron calculados usando el paquete iNEXT para R (Hsieh *et al*. 2016).

Para determinar la distribución de las abundancias entre las especies se analizó el perfil de diversidad, es decir, la variación de la diversidad en función del orden q. La curva del perfil de diversidad es una función decreciente de q (Hill, 1973); cuanto más desigual sea la distribución de las abundancias relativas, más abruptamente desciende la curva. Para un ensamblaje perfectamente uniforme, la curva del perfil es una constante a nivel de riqueza de especies (Gotelli y Chao, 2013). De igual forma, se construyeron las curvas de rango-abundancia como análisis

complementario de la variación en la estructura de los ensamblajes entre los ambientes urbanos evaluados. Finalmente, se calculó el factor de uniformidad relativo (RLE, por sus siglas en inglés), que es una transformación logarítmica del factor de uniformidad (EF) propuesto por Jost (2010): RLE= ln ^{q}D/ln S; donde *S* es la riqueza total de especies para un tipo de ambiente urbano y ^{q}D representa la diversidad de orden q. Los valores de RLE van de cero (uniformidad mínima) a uno (máxima uniformidad) (Jost, 2010).

Análisis multivariado y diversidad beta

Con el fin de establecer las tendencias de variación espaciales y temporales en el ensamblaje de hormigas, se empleó el análisis de escalamiento multdimensional no métrico (nMDS) con base en el índice de similitud de Bray-Curtis, usando como medida de abundancia la incidencia o frecuencia de captura en las unidades de muestreo (cebos y trampas pitfall). Para determinar diferencias estadísticas entre ambientes y épocas de muestreo se realizó un análisis de varianza multivariado basado en permutaciones – PERMANOVA. Finalmente, se estableció la contribución de las especies a la diferenciación o similitud entre los ambientes urbanos. Los cálculos fueron desarrollados en el programa PRIMER V6 & PERMANOVA *add on* (Anderson *et al*., 2008; Clarke *et al*., 2014).

La diversidad beta (βjac) se estimó usando la aproximación de Baselga (2010), en donde se hace una partición de sus componentes en 1) recambio de especies (βjtu) y 2) anidamiento (βjne), en la cual hay una diferencia en el número de especies (perdida o ganancia) y donde se pueden generar ensamblajes más pequeños dentro de ensamblajes más grandes (Baselga, 2010). Lo anterior se expresa por medio de la ecuación βjac = βjtu + βjne. Se empleó el índice de disimilitud de Jaccard para el cálculo de los valores de beta diversidad y sus componentes, usando el paquete *betapart* para R (Baselga y Orme, 2012).

Grupos funcionales

Se evaluaron las tendencias de cambio espacial de los grupos funcionales en hormigas, los cuales fueron establecidos teniendo en cuenta el esquema tradicional de clasificación usado para las hormigas Neotropicales (Brandão *et al*., 2012). Este esquema incorpora caracteres morfológicos con importancia funcional conocida y, por lo tanto, relacionados con la biología de alimentación de las especies de hormigas, como el tamaño, la forma de diversas estructuras (cabeza, ojos, patas, tronco, pecíolo) y lugares de alimentación preferidos (Brandão *et al*., 2012). Además, se utilizaron aspectos más específicos y la información actual disponible sobre la biología de las especies clasificadas como las cultivadoras de hongos (Branstetter *et al*., 2017) y depredadoras/forrajeras especializadas del suelo (Koch *et al*., 2019).

Relación de la riqueza de hormigas y las características del hábitat urbano

Para establecer el efecto de las características del hábitat en los parques urbanos sobre la riqueza de hormigas, se realizó una regresión lineal múltiple, empleando como variables predictoras el área total de cada parque (ha), riqueza vegetal (número de especies de árboles), densidad arbórea (ind·ha^{-1}), área cubierta por árboles (ha), área gris (ha) y número total de árboles. Se hizo la verificación de los supuestos del modelo lineal, encontrando el cumplimiento de linealidad, normalidad y homogeneidad de varianzas (Anexo 2). Para el supuesto de independencia de los residuos, la prueba empleada indica autocorrelación para el conjunto de datos analizados (Anexo 2). Bajo este escenario, la estimación de los parámetros de la regresión se hizo a través del método de mínimos cuadrados generalizados y no mediante la opción clásica de mínimos cuadrados ordinarios (Gujarati y Porter, 2010). Los cálculos se realizaron usando la función *gls* en la plataforma de R Studio (R Studio Team, 2021).

RESULTADOS

Cobertura de muestreo

La cobertura de muestreo fue alta en todos los ambientes urbanos caracterizados, con valores que oscilaron entre 0,94 y 0,99 para las muestras recolectadas con cebos, trampas de caída, winkler y colecta manual (Tabla 3). Esta cobertura indica que entre un 94 - 99 % de los individuos del ensamblaje de hormigas muestreados en los ambientes urbanos de Santa Marta, están representadas en el número de especies recolectadas para cada ambiente, con valores de riqueza entre 20 y 60 especies. Para las comparaciones entre épocas, en la mayoría de los casos hubo superposición de los intervalos de confianza, indicando que no existen diferencias significativas para la riqueza entre los meses de lluvia y sequía (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas de resumen del análisis de interpolación y extrapolación para el cálculo de la cobertura de muestreo y estimación de la diversidad de orden q en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia.

Ambiente Urbano	Época	S	I.C	Ĉn	T
Parque distrital (cebos)	Lluvias	27	3,53	0,99	440
	Seca	24	2,99	0,99	459
Parque temático (cebos)	Lluvia	32	2,68	0,99	225
	Seca	34	5,49	0,98	234
Zona natural (cebos)	Lluvias	26	4,10	0,97	208
	Seca	27	6,29	0,97	239
Zona natural (pitfall)	Lluvias	59	5,21	0,99	204
	Seca	60	5,50	0,99	236
Zona natural (winkler)	Lluvias	49	7,00	0,96	60
	Seca	49	6,08	0,94	66
Parque distrital (C. manual)	Lluvias	27	4,90	0,94	16
	Seca	20	2,83	0,97	16
Parque temático (C. manual)	Lluvias	36	5,36	0,94	36
	Seca	35	4,53	0,96	36
Zona natural (C. manual)	Lluvias	37	5,95	0,90	21
	Seca	31	5,55	0,90	24

S= número de especies en la muestra de referencia; I.C= intervalos de confianza del 95 %; T= tamaño de la muestra de referencia (número de cebos/pitfall/Winkler instaladas); Ĉn= cobertura de muestreo estimada para la muestra de referencia.

Al reanalizar los datos considerando solo los ambientes urbanos (debido a la no diferencia entre épocas; Tabla 3), los resultados revelan que a pesar de alcanzar altos valores de cobertura de muestreo (entre el 97 y 99 %, dependiendo del método y ambiente) las curvas de acumulación de especies indican que un muestreo adicional debería sumar varias especies a los ambientes urbanos evaluados (Figura 5). De hecho, las estimaciones predicen que en cada método de muestreo se podrían recolectar de dos a 13 especies adicionales (Figura 5), siendo las zonas naturales muestreadas con cebos el inventario menos completo.

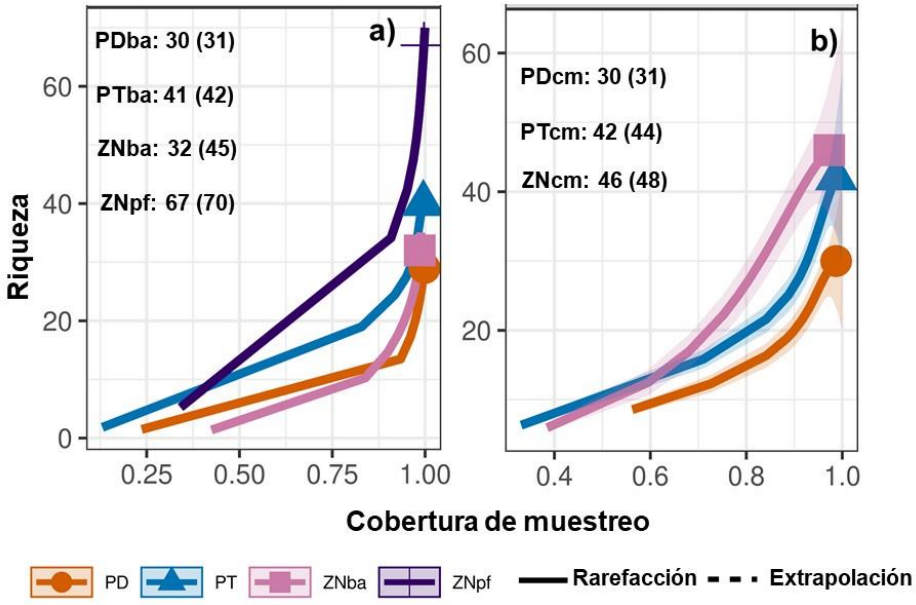

Figura 5. Riqueza de especies con relación a la cobertura de muestreo para las hormigas del suelo (a) y asociadas a la vegetación (b), en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. Los valores en la figura corresponden al número de especies recolectadas y, entre paréntesis, el número estimado de especies que se recolectarían con este método si la cobertura de muestreo alcanzara 100 % (estimación asintótica de orden q=0; Chao *et al*., 2020). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % de cada curva. El método de cálculo utilizó la frecuencia de captura de las especies. Las abreviaturas corresponden a: (ba) cebos, (pf) pitfall, (cm) colecta manual, (PD) Parques distritales, (PT) parques temáticos (ZN) zonas naturales.

En general, los métodos pitfall y colecta manual capturaron el mayor número de especies, 67 y 63 respectivamente, seguido de Winkler y cebos (Tabla 4). Los métodos pitfall y Winkler fueron empleados de manera exclusiva en los ambientes

naturales, mientras que cebos y colecta manual se establecieron en todos los ambientes. Las muestras de hojarasca procesadas con las Winkler permitieron capturar un mayor número de especies exclusivas (capturadas solo con un método particular), seguido de colecta manual y pitfall (Tabla 4).

Tabla 4. Riqueza, número de especies exclusivas, y especies frecuentes (‡) según el método de captura, de las hormigas que habitan en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. Especies que fueron registradas solo con un método son denotadas con *.

Método de captura	Riqueza	Número especies exclusivas	Especies
Cebo carbohidrato	40	0	*Ectatomma ruidum*‡, *Dorymyrmex biconis*‡, *Pheidole indica*‡, *Trichomyrmex destructor*‡, *Tetramorium lanuginosum**
Cebo proteína	50	1	
Colecta manual	63	7	*Crematogaster crinosa*‡, *Brachymyrmex minutus*‡, *Camponotus lindigi*‡, *Paratrechina longicornis*‡, *Ectatomma tuberculatum**, *Monomorium pharaonis**, *Pseudomyrmex curacaensis**, *Pseudomyrmex eduardi**, *Thaumatomyrmex* sp1*, *Azteca* sp1*
Trampas de caída	67	6	*Ectatomma ruidum*‡, *Acromyrmex santschii*‡, *Pheidole fallax*‡, *Camponotus zonatus*‡, *Pogonomyrmex mayri*‡, *Pheidole guajirana*‡, *Nesomyrmex* sp. n.*, *Pheidole impressa**, *Platythyrea pilosula**, *Strumigenys dyseides**
Extracción Winkler	60	9	*Solenopsis bicolor*‡, *Pheidole guajirana*‡, *Solenopsis picea*‡, *Anochetus inermis*‡, *Hypoponera opacior*‡, *Dolichoderus diversus**, *Cephalotes* sp.*, *Hypoponera clavatula**, *Megalomyrmex silvestrii**, *Rogeria curvipubens**, *Strumigenys eggersi**, *Strumigenys elongata**, *Strumigenys spatula**, *Strumigenys tanimastax**

Composición

Para el conjunto de ambientes urbanos muestreados, se recolectaron 52.946 individuos de hormigas, de los cuales el 57 % correspondieron a las zonas naturales y 43 % a parques urbanos (distritales y temáticos). Las hormigas estuvieron agrupadas en siete subfamilias, 42 géneros, 88 especies y nueve morfoespecies (Anexo 3). De los 97 taxones identificados, 87 % fueron comunes en los fragmentos urbanos de BST, mientras que las 13 especies restantes se encontraron únicamente

en los parques de la ciudad y, ocho corresponden a especies exóticas. Las subfamilias Myrmicinae (59,8 %), Ponerinae (10,3 %), Formicinae (9,3 %), Pseudomyrmecinae (8,2 %) y Dolichoderinae (7,2 %) contribuyeron con cerca del 95 % de la riqueza de hormigas, cuya tendencia se mantuvo relativamente constante entre los ambientes urbanos evaluados (Figura 6). Ponerinae y Dorylinae fueron subfamilias casi que exclusivas de los ambientes naturales, donde exhibieron una mayor riqueza, aunque se destacan unas pocas especies en los parques temáticos, así como su ausencia en los parques distritales de la ciudad (Figura 6).

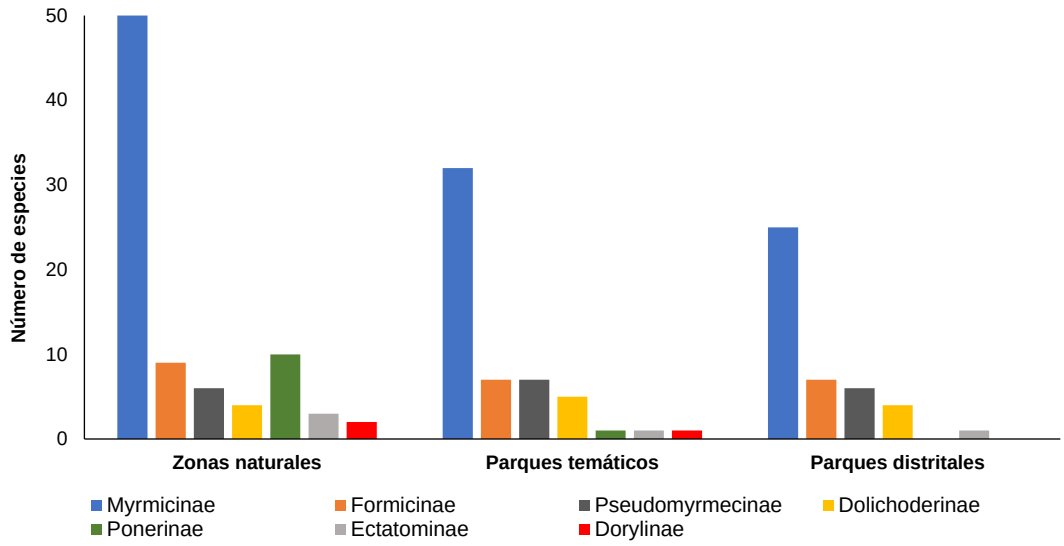

Figura 6. Número de especies de hormigas por subfamilia en los fragmentos de bosque seco y ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia.

Los géneros *Pheidole*, *Pseudomyrmex*, *Crematogaster*, *Cephalotes*, *Strumigenys*, *Solenopsis*, *Camponotus* y *Dorymyrmex* aportaron más del 50 % de las especies registradas. Por su parte, *Paratrachymyrmex*, *Ectatomma*, *Odontomachus*, etc., registraron solo dos especies, mientras que un total de 23 géneros registraron una única especie. Los géneros que agruparon el mayor número de especies mantuvieron esta tendencia entre los ambientes urbanos (Figura 7), aunque las zonas naturales exhibieron, por lo general, una mayor riqueza dentro de cada

género, con algunas excepciones como *Pheidole*, *Pseudomyrmex* y *Dorymyrmex*, con mayor riqueza de especies en los parques urbanos.

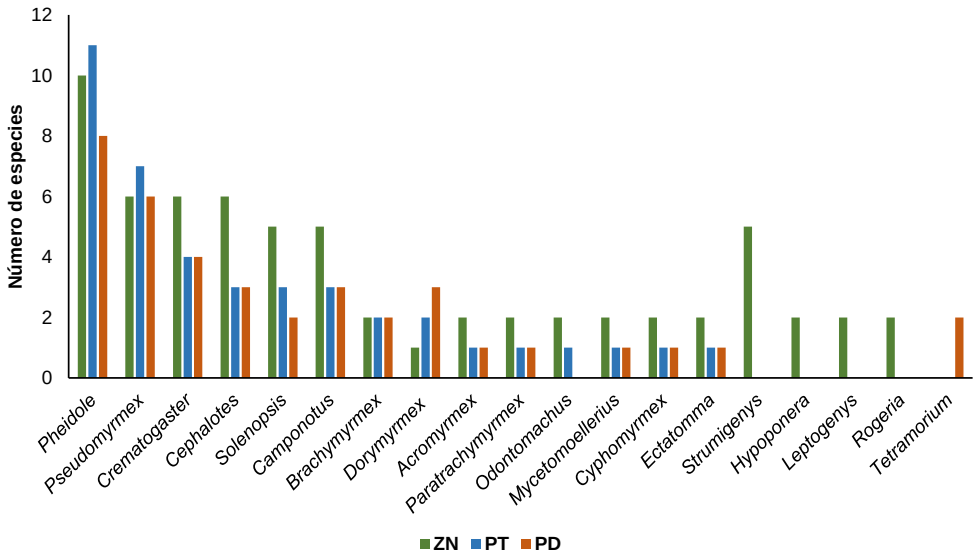

Figura 7. Número de especies de hormigas registradas por género, en ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. PD: parques distritales; PT: parques temáticos; ZN: zonas naturales.

En general, las especies con mayor frecuencia de captura correspondieron a *Ectatomma ruidum* (44 %), *Dorymyrmex biconis* (19 %), *Pheidole indica* (13 %), *Pheidole fallax* (12 %) y *Trichomyrmex destructor* (10 %). Le sigue un grupo de 27 especies con frecuencias de captura entre el 8 - 10 %, como *Pogonomyrmex mayri*, *Acromyrmex santschii* y *Myrmicocrypta buenzlii* (Anexo 3). Un total de 61 especies fueron raras, con frecuencias de captura menores al 2 %, tales como *Cephalotes femoralis*, *Pseudomyrmex boopis*, *Nylanderia nodifera* y *Thaumatomyrmex* sp1, etc. (Anexo 3). Con relación a los ambientes urbanos, el conjunto de especies frecuentes se mantiene de forma similar, aunque con variaciones en la representatividad de algunas especies dentro de cada ambiente (Figura 8).

En este estudio, más del 90 % de las especies fueron identificadas a un nivel específico, permitiendo reconocer nuevos registros de hormigas para el país, *Myrmicocrypta buenzlii*, *Solenopsis whitfordi* y *Strumigenys tanymastax*, todas estas

distribuidas en las zonas naturales. De igual forma, se identificó la presencia de hormigas exóticas, la mayoría de las cuales fueron recolectadas en los parques urbanos (Figura 8). Del grupo de especies exóticas, algunas son de amplia distribución en Colombia como es el caso de *Paratrechina longicornis*, *Monomorium pharaonis* y *Tapinoma melanocephalum*; mientras que las especies *Pheidole indica*, *Trichomyrmex destructor*, *Tetramorium lanuginosum*, *Tetramorium simillimum* y *Cardiocondyla emeryi* han sido registradas en algunas pocas localidades en el país (Dekoninck *et al*., 2019; Camargo-Vanegas y Guerrero, 2020).

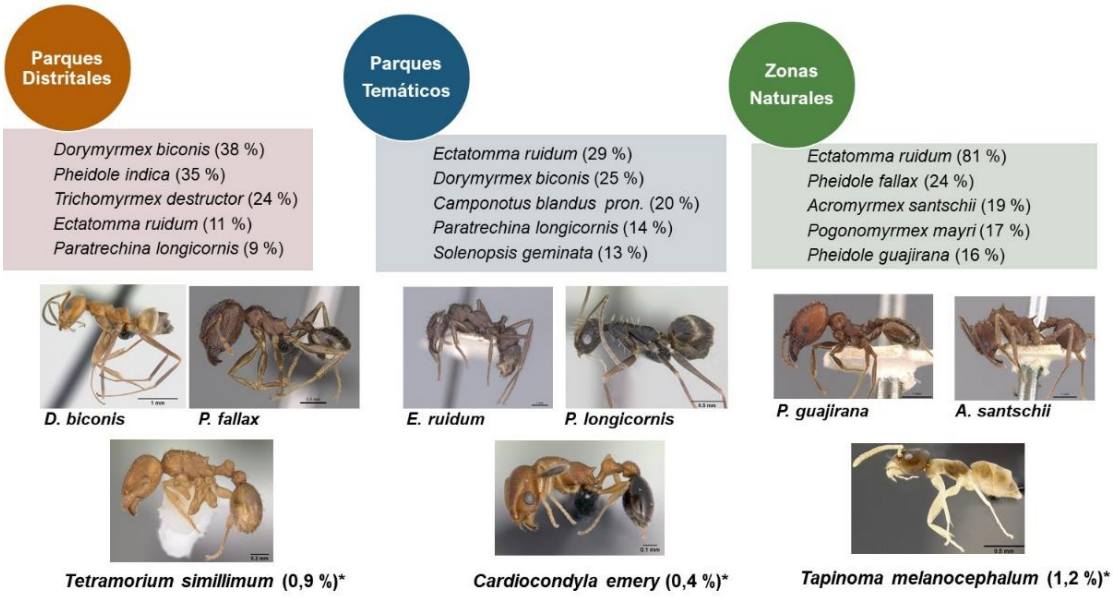

Figura 8. Especies de hormigas frecuentes en los ambientes urbanos de Santa Marta. Frecuencias de captura de las especies exóticas (*). Las fotografías corresponden al hábito de algunas de las especies encontradas en este estudio; fotografías tomadas de www.antweb.org.

Diversidad alfa

La riqueza de hormigas (^0D) exhibió una tendencia variable con relación al ambiente urbano y el método de recolección, encontrando un menor número de especies en los parques distritales (PD) y zonas naturales muestreadas con cebos (ZNba), seguido de los parques temáticos (PT) (Figura 9a). La tendencia cambia al comparar

los parques y las zonas naturales con datos recogidos con pitfall (ZNpf), registrándose en este caso la máxima riqueza para este ambiente (Figura 9a). Con relación al ensamblaje de hormigas del suelo, para las especies comunes (^1D) y dominantes (^2D), la tendencia es similar a la observada para la riqueza (Figura 9b y c), aunque se detectaron diferencias significativas entre los ambientes urbanos (no superposición de los IC 95 %). Para las hormigas asociadas a la vegetación, se observa una tendencia de incremento en la riqueza con relación al ambiente urbano, encontrando, por lo general, un menor número de especies en los parques distritales (PD), seguido de los parques temáticos (PT) y el valor más alto en las zonas naturales (Figura 9a). Las diferencias en diversidad son más amplias entre los parques distritales y los otros dos ambientes, con diferencias significativas para la riqueza y el número efectivo de especies comunes (Figura 9).

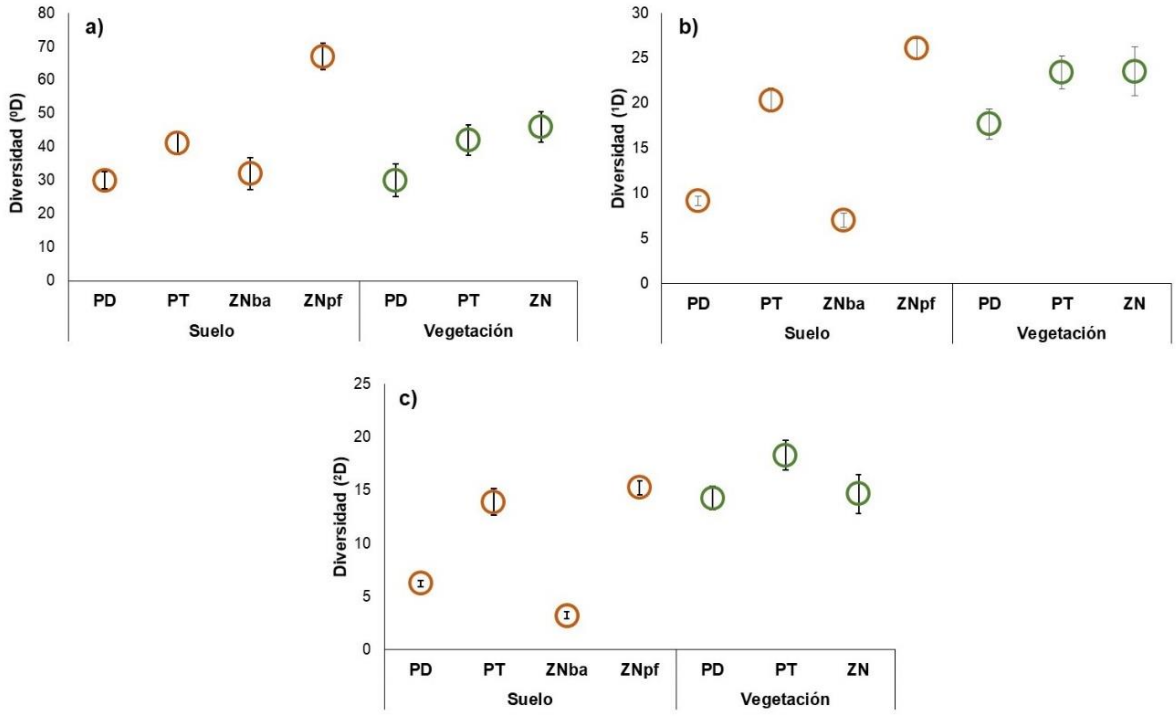

Figura 9. Comparación de la diversidad de orden q (*qD*) para las hormigas del suelo y la vegetación arbórea en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta. a) ^{0}D: riqueza de especies; b) ^{1}D: número efectivo de especies frecuentes; c) ^{2}D: número efectivo de especies dominantes. Zonas naturales (ZN); parques temáticos (PT); parques distritales (PD). Muestreo con cebos (ba) y Pitfall (Pf). Las barras verticales indican intervalos de confianza del 95 %.

Los perfiles de diversidad de los ensamblajes de hormigas en el ambiente urbano presentan una estructura entre ligera a moderadamente inequitativa (Figura 10a), siendo más pronunciada la curva para los parques distritales y las zonas naturales muestreadas con cebos (ZNba) y pitfall (ZNpf). El factor de uniformidad calculado respalda esta tendencia, con valores que oscilaron entre el 34 y 70 %, para las especies dominantes (^2D) y con valores bajos para los parques distritales y zonas naturales, siendo notoriamente más bajo para el ensamblaje recolectado con cebos (Figura 10a).

Las curvas de rango-abundancia muestran una tendencia similar, en la cual unas pocas especies concentran una mayor fracción de los individuos del ensamblaje (Figura 10b). En las ZN muestreadas con cebos y trampas pitfall, las hormigas del suelo son fuertemente dominadas por *Ectatomma ruidum*, presentando frecuencias de captura del 73 y 80 %, respectivamente (Figura 10b). Para estas mismas zonas, otras especies con un aporte moderado fueron *Pogonomyrmex mayri*, *Acromyrmex santschii* y *Pheidole fallax* (Figura 10b). En los PT, tres especies tuvieron las mayores frecuencias de captura, pero en intervalos moderados si se comparan con las ZN; estas corresponden a *Ectatomma ruidum*, *Dorymyrmex biconis* y *Camponotus blandus pronotalis* (Figura 10b). Por su parte, en los PD se observa una tendencia similar a la registrada en los PT, no obstante, el conjunto de especies más frecuentes es diferente (Figura 10b), con *D*. *biconis*, *P*. *indica* y *T*. *destructor* como las más frecuentes y dominantes.

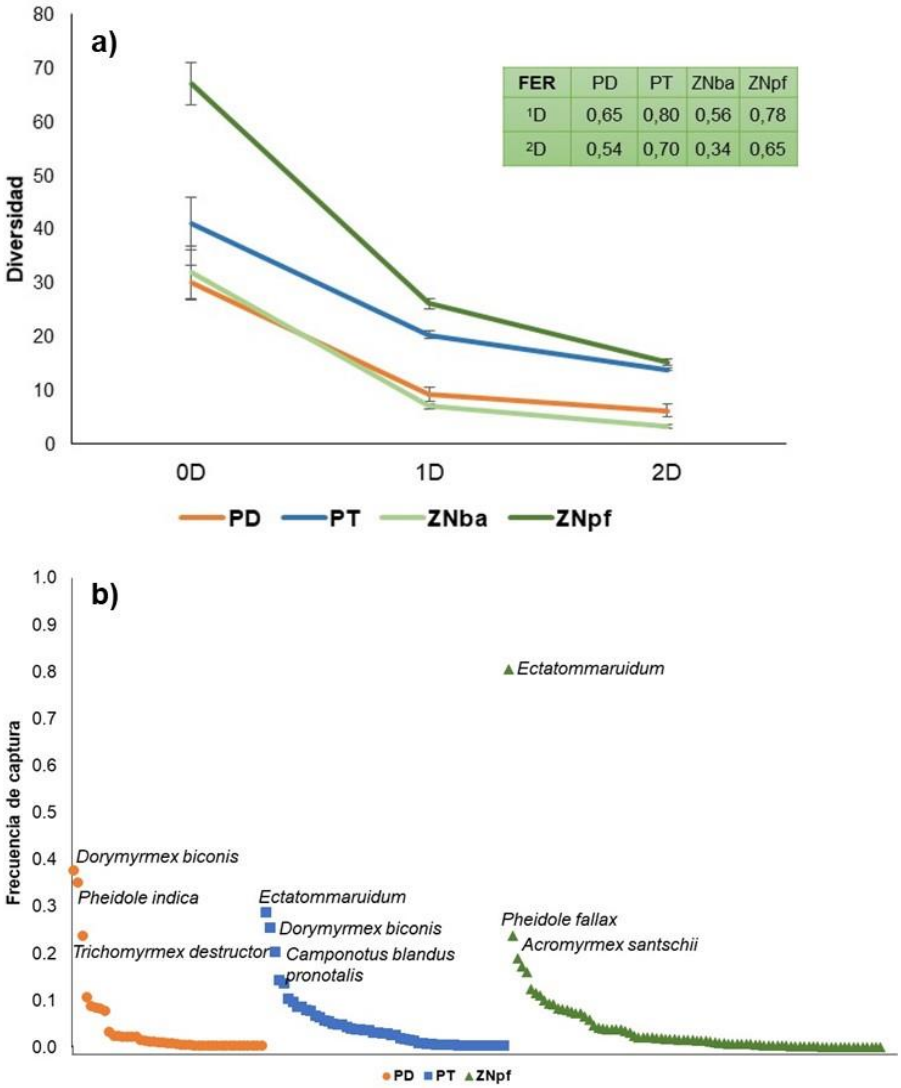

Figura 10. Estructura de los ensamblajes de hormigas en ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. (a) Perfiles de diversidad alfa, cuyas barras verticales indican intervalos de confianza del 95 %; la caja inserta contiene valores de factor de uniformidad (EFR) para los órdenes q= 1 y q= 2. (b) Curvas de rango-abundancia basada en datos de frecuencia de captura de las especies de hormigas (se relacionan las especies con mayor frecuencia de captura en cada tipo de ambiente). Parques distritales (PD), parques temáticos (PT) y zonas naturales (ZN).

Variación multivariada y betadiversidad

Las variaciones en la composición y abundancia de las hormigas parecen estar asociadas en mayor medida a las diferencias entre los ambientes urbanos (Pseudo-F= 24,5; p< 0,01), y no entre épocas climáticas (Pseudo-F= 0,6; p= 0,8). En general,

la variación espacial parece ser consistente con el tipo de ambiente urbano evaluado, con algunas pocas excepciones (**Figura 11**). Las observaciones en zonas naturales tienen una menor dispersión o una mayor similitud entre los puntos monitoreados, comportamiento similar para los dos tipos de métodos implementados (cebos y trampas pitfall) mientras que, en los parques temáticos, algunos puntos presentan una mayor dispersión como es el caso de T02 (Jardín Botánico Q.S.P.A). Por su parte, los parques distritales P05 (P. de la Vida) y P08 (P. de los Almendros) tienen una menor similitud con el resto de las observaciones dentro de su categoría, aunque sin alejarse completamente de esta categorización (**Figura 11**).

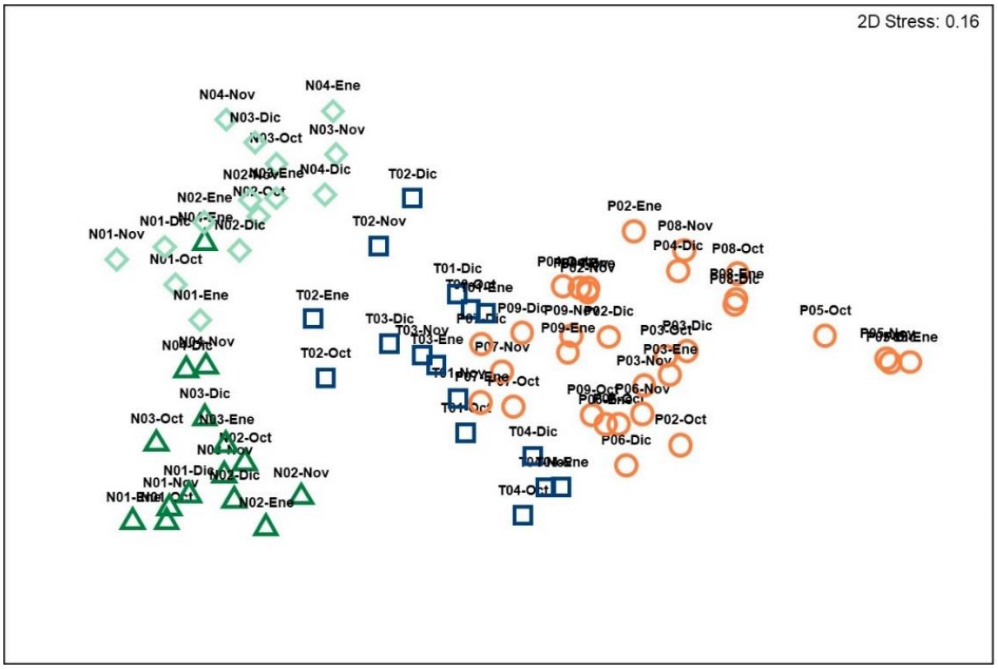

Figura 11. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) construido con base en los datos de frecuencia de captura para las muestras recolectadas con cebos (parques y zonas naturales) y trampas de caída (exclusivamente en zonas naturales). Cada punto corresponde a las observaciones realizadas en los ambientes urbanos de parques distritales (círculos), parques temáticos (cuadrados), zonas naturales muestreadas con cebos (rombos) y zonas naturales muestreadas con pitfall (triángulos); los meses de muestreo corresponden a octubre, noviembre, diciembre y enero.

El análisis SIMPER revela que las mayores diferencias estás concentradas en los PD con respecto a las ZN, con alrededor de un 85 % de disimilitud, tendencia que se mantiene entre los ensamblajes recolectados con cebos y trampas pitfall. Las especies con una mayor contribución a la diferenciación para el conjunto muestreado con cebos correspondieron a *Dorymyrmex biconis*, *Trichomyrmex destructor* y *Pheidole indica*, quienes presentan una mayor representación en los parques distritales. En el caso del muestreo con pitfall, las especies que discriminaron los ambientes fueron *Acromyrmex santschii*, *Pheidole fallax* y *Ectatomma ruidum*, con una mayor dominancia en los ambientes naturales. Por su parte, los PT presentan una diferenciación con respecto a las ZN del 69 % para el muestreo con cebos y de 71 % para pitfal, y las especies que discriminaron estos ambientes fueron *Acromyrmex santschii*, Camponotus zonatus, *Crematogaster abstinens*, *Camponotus blandus pronotalis* y *Dorymyrmex biconis*. Finalmente, en PD vs PT, el promedio de disimilitud fue del 66 %, caracterizada por *Pheidole indica*, *Ectatomma ruidum*, y *Camponotus blandus pronotalis*.

El análisis de diversidad beta (βjac) revela una diferenciación moderada para el conjunto de ambientes urbanos evaluados, con un valor de disimilitud del 50 % para el ensamblaje muestreado con cebos y colecta manual (Figura 12a), y del 60 % para el conjunto que incluye todos los métodos de muestreo considerados en el presente estudio (cebos, colecta manual, pitfall y extracción miniWinkler; Figura 12b). Entre los diferentes ambientes muestreados, los valores oscilaron entre el 36 - 51 %, con la mayor diferenciación entre parques distritales y zonas naturales muestreada únicamente con cebos y colecta manual (Figura 12a). Esta variación corresponde principalmente a procesos de recambio y en menor medida al anidamiento, el cual osciló entre el 3 y 15 % (Figura 12a). Al considerar todos los métodos de muestreo, la tendencia de variación entre ambientes es similar, concentrándose la mayor diferenciación entre parques distritales y zonas naturales, siendo el recambio el

principal fenómeno que explica estas diferencias, no obstante, el anidamiento tiene un mayor aporte a la betadiversidad con valores que oscilaron entre el 15 y 30 % (Figura 12b).

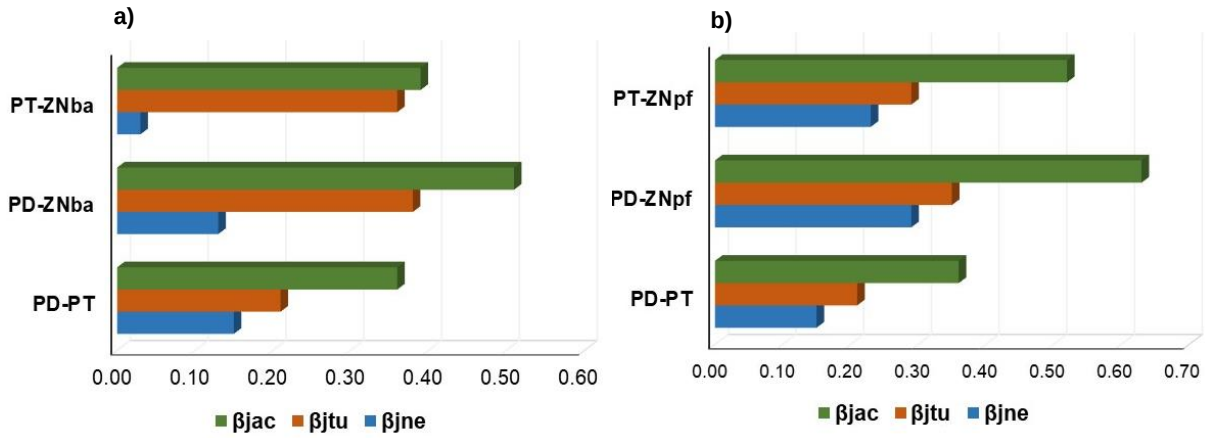

Figura 12. Diversidad beta entre pares de sitios basado en el índice de Jaccard (Jac) y sus componentes de recambio (Jtu) y anidamiento (Jne). a) Valores calculados con base en el inventario de cebos y colecta manual; b) Valores calculados con base en el inventario de de cebos, colecta manual, pitfall y miniWinkler. ZN: Zona natural, PT: Parque temático, PD: Parque distrital.

Grupos funcionales

Se identificaron 17 grupos funcionales, de los cuales 10 se registraron en PD, 12 en PT y la totalidad de estos grupos en las ZN con información en este último ambiente, procedente de las muestras recolectadas con trampas pitfall y extractores miniWinkler (Figura 13). Los grupos especialistas depredadores de algunos artrópodos (MES, IES, DHP), así como las dacetinis depredadoras y hormigas legionarias, fueron de distribución casi restringida a los ambientes naturales, aunque fueron registrados en menor proporción en algunos de los parques temáticos (Figura 13). En los parques urbanos, los grupos funcionales predominantes correspondieron a las omnívoras y depredadoras de tamaño grande y pequeño, tanto arbóreas como del suelo, seguidos de las cultivadoras de hongos superiores (Figura 14).

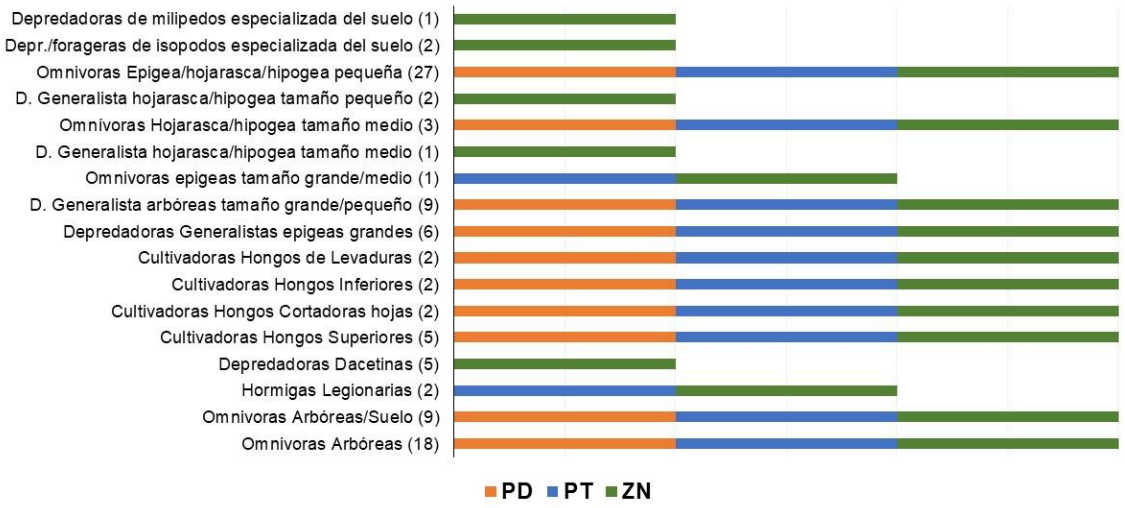

Figura 13. Variación espacial de los grupos funcionales registrados en los ambientes urbanos de parques distritales (PD), parques temáticos (PT) y zonas naturales (ZN) de Santa Marta, Colombia. Se muestra entre paréntesis el número de especies asociadas a cada categoría de grupo funcional. Se incluye para el ambiente de zonas naturales la información recolectada con trampas pitfall.

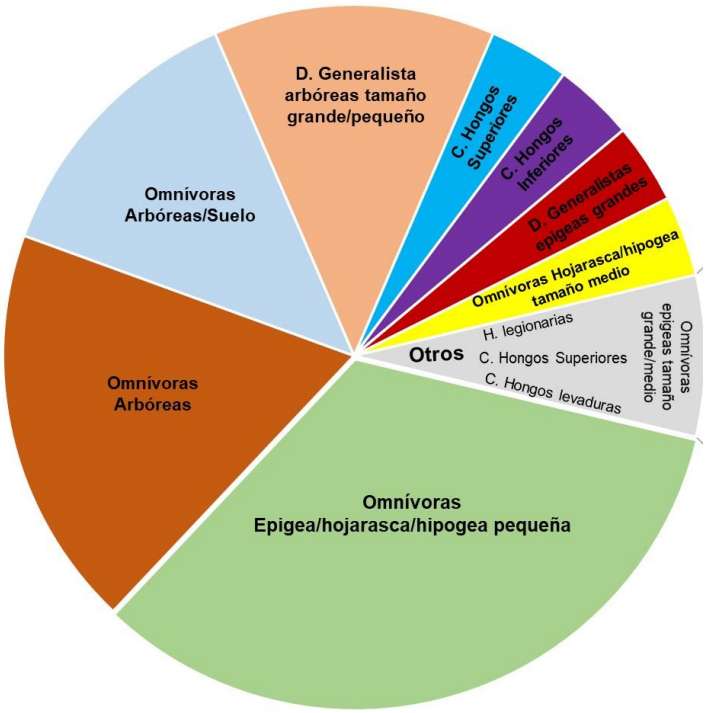

Figura 14. Grupos funcionales predominantes en parques distritales y temáticos de la ciudad de Santa Marta, Colombia.

Características del ambiente urbano y su relación con la riqueza de hormigas

Al establecer cómo varía la riqueza de hormigas con relación a diferentes características del hábitat de parques urbanos de Santa Marta, el análisis exploratorio revela una fuerte asociación entre el número de especies y algunas características en los parques urbanos de Santa Marta (Figura 15). En la mayoría de los casos se registró una mayor riqueza de hormigas en los parques que poseen mayor área, riqueza vegetal y número de individuos arbóreos (Figura 15). Esta tendencia también es observada para características como la cobertura arbórea y el área gris (Figura 15). Los valores de correlación en todos estos casos oscilaron entre 0,7 a 0,8 ($p<0,05$).

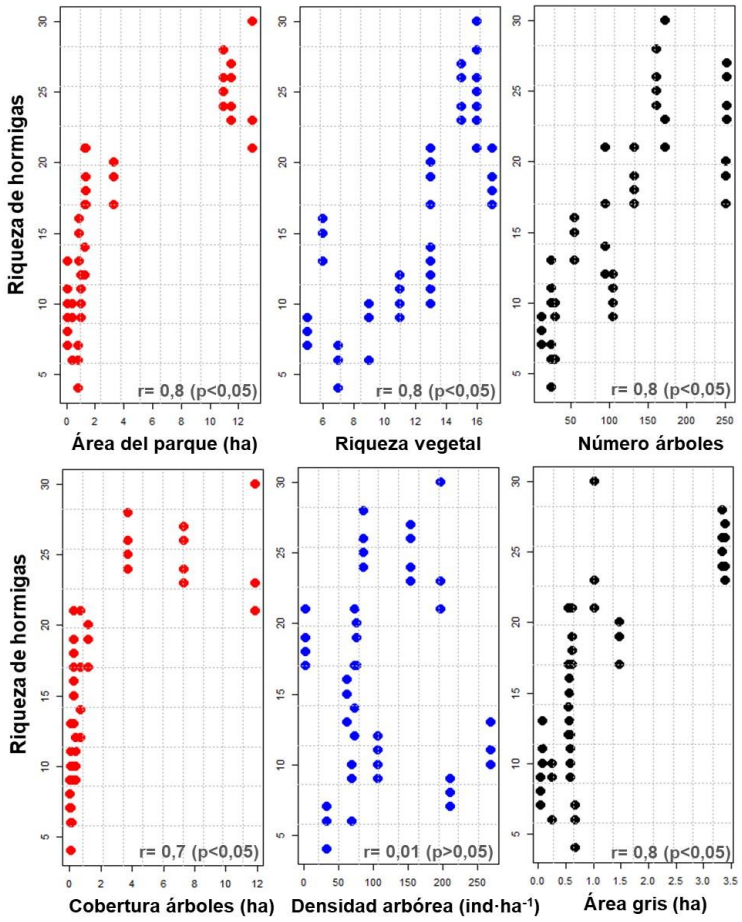

Figura 15. Relación entre seis características del hábitat urbano con la riqueza de especies de hormigas en parques de la ciudad de Santa Marta, Colombia. Se indican dentro de las figuras los valores de correlación y valor de probabilidad estadística. Los puntos corresponden a la riqueza de especies registrada en cada sitio para cada mes de muestreo.

Para establecer el efecto de las características del hábitat en los parques urbanos sobre la riqueza de hormigas, se ajustaron diferentes modelos de regresión lineal múltiple (Tabla 5). El modelo óptimo en términos del criterio de información de Akaike incluye a las variables área total del parque (β=1,01; EE=0,27; p<0,0001), riqueza vegetal (β=0,52; EE=0,15; p=0,001), número de árboles (β=0,02; EE=0,01; p<0,02) y cobertura arbórea (β=-0,45; EE=0,31; p=0,15), siendo los tres primeros predictores significativos de la riqueza de hormigas (Tabla 5). El ajuste general del modelo de regresión fue del 82 % (p<0,0001).

Los resultados del modelo indican que los parques con una mayor área, riqueza vegetal y número de árboles tienen en promedio una mayor riqueza de hormigas. Estas características están reunidas principalmente en los parques temáticos (p. ej. Jardín Botánico Q.S.P.A, Centro recreacional Teyuna), no obstante, algunos parques distritales también comparten estas características, como son el Parque de la Equidad y Los Trupillos.

Tabla 5. Modelo de regresión lineal empleado para probar la variación de la riqueza de especies de hormigas a través de 12 parques urbanos de Santa Marta, Colombia. Para cada modelo se indican los grados de libertad (GL), el valor de R^2 ajustado, el valor de probabilidad del modelo y del criterio de información de Akaike (AIC). El modelo óptimo con el valor más bajo del AIC es resaltado en negrita. Los términos del modelo en cursiva indican significancia estadística (p<0,05).

Términos del modelo	GL	R^2	Valor de p	AIC
***Área* + *RiqVeg* + *Num_arb* + Cobert_arb**	**43**	**0,82**	**<0,0001**	**246,7**
Área + *RiqVeg* + *Num_arb*	44	0,82	<0,0001	247,0
Área + *Riq_Veg* + *Num_arb* + Cobert_arb + Área_gris	42	0,83	<0,0001	247,3
Área + *Riq_Veg* + *Num_arb* + Cobert_arb + Área_gris + Dens_arb	41	0,82	<0,0001	249,0
Área + *Riq_Veg* + Cobert_arb	44	0,81	<0,0001	250,8
Área + *Riq_Veg*	45	0,80	<0,0001	252,2
Área + *Riq_Veg* + Cobert_arb + Área_gris	43	0,80	<0,0001	252,2
Área	46	0,69	<0,0001	270,6
Riq_Veg	46	0,59	<0,0001	284,7

DISCUSIÓN

Cobertura de muestreo

Los valores de cobertura de muestreo interpretados en términos de completitud, sugieren una muestra representativa para el ensamblaje de hormigas que forrajean sobre el suelo y la vegetación en los ambientes urbanos caracterizados (Ĉn >97%; Figura 5). Además, el déficit de muestreo fue bajo, con una probabilidad entre el 1 y 3 % de que el siguiente individuo muestreado corresponda a una especie diferente (Pineda-López, 2019), y para este estudio se estiman entre dos y 13 especies. El inventario menos completo estuvo asociado a las hormigas del suelo recolectadas con cebos en los ambientes naturales, cuyo valor estimado es de alrededor de 45 especies, en contraste con el valor observado de 32 especies. Los resultados obtenidos con pitfall en zonas naturales, un método no selectivo dirigido al mismo microhábitat, pero con tiempos de exposición y funcionamiento diferente a los cebos, indican que este ensamblaje puede estar constituido por al menos 70 especies.

Los valores de cobertura aquí presentados solo son interpretables en términos de las condiciones y características específicas del diseño de muestreo que fueron implementados en este estudio. Además, las estimaciones de la diversidad de orden q, deben ser interpretadas como una estimación del límite inferior de esta diversidad, tal y como ocurre con los estimadores no paramétricos de riqueza tradicionales (Cultid-Medina y Escobar, 2019). En consecuencia, la aplicación de otras técnicas de muestreo (e.g., cebos hipogeos) puede conducir a resultados variables y a la probable adición de otras especies, tal vez no recolectadas en este estudio.

Con relación a los métodos de muestreo, las diferencias en las características del hábitat del ambiente urbano en Santa Marta (parques vs zonas naturales) restringen el uso de métodos tan eficientes como las trampas pitfall y extracción Winkler en

áreas como los parques. En el primer caso, la alta compactación del suelo hace que su instalación en los sitios sea un proceso complicado y dispendioso; además, el alto tránsito de personas y animales domésticos aumenta la probabilidad de pérdida de las unidades de muestreo. Por su parte, la recolección de hojarasca en los parques es una actividad imposible de desarrollar, ya que estas áreas son sometidas a procesos diarios de limpieza, relacionado con aspectos estéticos; por lo tanto, la ausencia de este recurso en los parques se convierte en un indicador de la perdida de especies (y tal vez de todo un ensamblaje) adaptadas a vivir o forrajear en la hojarasca.

Aunque en términos estadísticos, la estandarización de las metodologías de muestreo permite la comparación de los resultados, también es importante que los resultados permitan reflejar las dinámicas ecológicas que caracterizan al ambiente estudiado. Esto, aplica principalmente para las zonas naturales, en donde la heterogeneidad del hábitat promueve la existencia de diversos microhábitats, a diferencia de lo que ocurre en las áreas más urbanizadas, en los cuales estos microhábitats han sido removidos o modificados, imponiendo limitaciones para la aplicación de métodos de muestreo tradicionales y eficientes para la implementación de evaluaciones de diversidad en hormigas. Lo anterior no implica pasar por alto las reglas que rigen las comparaciones estadísticas inferenciales, no obstante, se debe tener un panorama completo de lo que ocurre en las zonas naturales (lo cual se alcanza usando el mayor número de métodos de recolección), ya que se asume que estos espacios son los principales subsidiarios de la diversidad existente en las áreas urbanas.

En este estudio, la técnica de cebos alimenticios fue común y estandarizada entre los ambientes analizados; en el caso de las zonas naturales, los resultados pueden verse sesgados por el comportamiento abundante, agresivo o de dieta generalista de algunas de las especies (Silva *et al*., 2004), conllevando a aproximaciones imprecisas sobre los atributos ecológicos del ensamblaje en esas áreas. Un ejemplo

de esto, son los valores de riqueza registrados con los tres métodos empleados en las zonas naturales, en donde claramente los cebos registran un número de especies hasta dos veces más bajo que en las pitfall y Winkler (Tabla 3). De igual forma, al comparar la diversidad alfa entre los ambientes urbanos, el comportamiento de esta variable para los datos obtenidos únicamente con cebos sugiere que las zonas naturales son ambientes empobrecidos en cuanto a riqueza y diversidad en general (Figura 9). En insectos como las hormigas, las cuales se distribuyen en diferentes microhábitats (suelo, hojarasca, vegetación, dosel arbóreo, entre otros), los cebos solo logran atraer una fracción del ensamblaje, por lo tanto, se debe ser cuidadoso en la escogencia de los métodos de muestreo en áreas con alta heterogeneidad ambiental (p. ej. áreas naturales boscosas) y en estudios que involucren el entorno urbano.

El ambiente urbano en un sentido estricto (parques, residencias, hospitales, entre otros), impone un desafío a la hora de documentar la diversidad biótica que allí se concentra, y algunos grupos presentan un mayor o menor grado de dificultad a la hora de llevar a cabo esta tarea. Un caso bastante común son las aves, en donde el registro de las especies se hace por inspección visual (censos), aunque pueden variar los esfuerzos de muestreo entre los diferentes estudios (Strewe *et al*., 2009; Cediel y Lozano-Flórez, 2020). Las investigaciones sobre hormigas urbanas en Colombia son pocas y el hábitat urbano evaluado, así como sus características, ha sido variable; desde locaciones intrahospitalarias y residenciales (Olaya *et al*., 2005; Chacón de Ulloa *et al*., 2006), hasta áreas dentro de campus universitarios y jardines botánicos (Vergara *et al*., 2007; Gallego y Salguero, 2015). Los métodos de captura empleados en estos estudios han sido igual de variables, pero evidentemente asociados a las características del ambiente o hábitat caracterizado, y en todos los casos haciendo uso de las técnicas estandarizadas en hormigas. Aunque no existe una regla de dedo para la selección final de los métodos de recolección de hormigas en las áreas con mayor grado de urbanización, es

importante no perder de vista esa heterogeneidad inherente al ambiente urbano y el aspecto tal vez más importante, el alcance del estudio.

Composición

Las hormigas recolectadas en los ambientes urbanos de Santa Marta representan alrededor del 64 % de las subfamilias registradas para el Neotrópico y Colombia, así como el 40 % de los géneros en Colombia (Fernández *et al*., 2019a). Entre tanto, las especies identificadas corresponden al 8 % de los registros actuales para el país (Fernández *et al*., 2019a; García *et al*., 2020). La subfamilia Myrmicinae fue la de mayor representación, aportando más del 50 % de los géneros y el 60 % de las especies registradas en cada uno de los ambientes urbanos (Figura 6), resultados acordes con las predicciones planteadas. El aporte de esta subfamilia al ensamblaje de hormigas es una tendencia identificada para diferentes ecosistemas terrestres en Colombia, incluyendo el bosque seco (Dix *et al*., 2005; Fontalvo-Rodríguez y Solís-Medina, 2009; Simanca-Fontalvo *et al*., 2013). Este patrón es explicado por la alta diversidad de especies al interior de la subfamilia, así como la amplia variedad de hábitats y estilos de vida que abarca (Ward *et al*., 2014). En algunas zonas urbanas de Colombia, la tendencia parece ser similar, encontrando que Myrmicinae aporta entre el 45-70 % de la riqueza en áreas residenciales y hospitalarias (Olaya *et al*., 2005; Chacón de Ulloa *et al*., 2006), así como en jardines botánicos (Vergara *et al*., 2007).

Ponerinae y Formicinae también agrupan un número importante de especies, no obstante, las hormigas ponerinas están mejor representadas en los ambientes naturales y de forma incipiente en algunos parques temáticos como el Jardín Botánico Q.S.P.A y el Parque del Agua. De forma contrastante, las áreas más urbanizadas como los parques distritales incrementan la pérdida de diversidad, ya que las subfamilias Dorylinae y Ponerinae (p. ej., *Labidus* en Dorylinae y, *Anochetus* y *Odontomachus* en Ponerinae) no habitan en esos parques. Esta pérdida a altos niveles taxonómicos refleja los efectos de la urbanización sobre la simplificación de

la diversidad de hormigas, en especial sobre grupos que tienen una alta especialización en actividades de forrajeo, tipo y calidad de las presas, y selectividad en los sitios de nidificación como el suelo, hojarasca, madera en descomposición o galerías abandonadas de otros insectos (Schmidt y Shattuck, 2014; Palacio, 2019).

Del conjunto de especies registradas en los parques urbanos, *Dorymyrmex biconis* y *Ectatomma ruidum* fueron las más dominantes (Figura 10b). Las características del hábitat parecen promover la presencia de *D*. *biconis* en estos ambientes (parques distritales en mayor medida), ya que es una especie que prefiere sitios de anidación abiertos, secos y desprovistos de vegetación o perturbados (Cuezzo y Guerrero, 2012). De igual forma, su condición generalista, supone una característica ventajosa en el ambiente urbano, ya que puede aprovechar una mayor variedad de recursos de alimentación. Por su parte, *E*. *ruidum* es una especie de hábitos generalistas y oportunista, que se adapta muy bien a condiciones cambiantes y de estrés ambiental, llegando a habitar de forma exitosa en ambientes alterados como las zonas urbanas de Santa Marta. Su presencia fue mayoritaria en parques temáticos en donde predomina una mayor riqueza vegetal y densidad de árboles, así como una menor cobertura gris; mientras que en los parques distritales fue recolectada en cinco de los ocho sitios estudiados y con bajas frecuencias de captura. Esto sugiere que, a pesar de su presencia y adaptación a las áreas urbanas, sus preferencias de nidificación o establecimiento de colonias tienen una mayor afinidad con sitios en donde las características del hábitat sean similares a las encontradas en ambientes naturales, como los fragmentos urbanos de BST, en donde fue la especie más frecuente (81 %).

Aunque un alto porcentaje de las especies registradas en los parques urbanos correspondieron a especies nativas y características del BST, también hacen parte de este grupo, especies categorizadas como exóticas, invasoras o vagabundas (“tramps”) (Dekoninck *et al*., 2019). Además, algunas de estas especies fueron

comunes y en algunos casos dominantes en varios parques de la ciudad, tal es el caso de *Pheidole indica* (originaria de la región Indo-Australiana), *Trichomyrmex destructor* (originaria de la región Índica), *Paratrechina longicornis* (originaria de Asia suroriental) y *Tapinoma melanocephalum* (con origen probable en la región Indo-Pacífica).

La especie exótica más frecuente en parques distritales corresponde a *Pheidole indica*, cuyo primer registro en Colombia se hizo para la isla de San Andrés (Guerrero *et al*., 2018) y se confirmó su presencia en Santa Marta en 2020, hacia el sector norte de la ciudad en los cerros de Taganga (Camargo-Vanegas y Guerrero, 2020). En el presente estudio se pudo evidenciar una amplia distribución en diferentes zonas, encontrándose que en dos de los parques evaluados (P. de la Vida y P. de Los Almendros) representó casi la totalidad del inventario del sitio, acompañado de una alta dominancia numérica (> 1000 obreras y soldados). Esta especie presenta un comportamiento agresivo, desplazando a otras especies cercanas a su área de forrajeo, observación de campo que coincide con lo descrito por Camargo-Vanegas y Guerrero (2020); tal comportamiento supone un alto riesgo para las especies nativas. Sarnat *et al*. (2015) indican que *P*. *indica* no es considerada hasta el momento una peste para cultivos o algún ecosistema en general. No obstante, los autores indican que son pocos los estudios que han medido los efectos de la invasión de esta especie sobre la salud del ecosistema, aunque es posible predecir un impacto negativo sobre otros grupos de artrópodos, como diplópodos (observación personal).

Trichomyrmex destructor, *Paratrechina longicornis* y *Tapinoma melanocephalum* son especies que tiene una relación estrecha con las actividades humanas (hormigas vagabundas o “tramp species”), debido a que anidan cerca o dentro de edificaciones y tienden a generar afectaciones dentro de estas (daños en cables y partes eléctricas en general), como es el caso de *T*. *destructor*. Esta especie, al igual que *P*. *indica*, muestra un comportamiento agresivo alrededor de su área de

forrajeo y el número de individuos atraídos con los cebos instalados es elevado (> 2000 obreras). Asimismo, fue más común y abundante en parques distritales y prácticamente ausente de los fragmentos de BST (a excepción de la Q.S.P.A). Por su parte, *P. longicornis* también numerosa en los cebos instalados, fue conspicua en todos los tipos de parques, y registrada con una baja frecuencia en dos de los ambientes naturales, Q.S.P.A y La Iguana Verde. Con respecto a *T. melanocephalum*, es una especie con una alta incidencia en zonas residenciales y hospitalarias, aunque también se ha registrado en áreas abiertas con alto grado de perturbación y en zonas naturales (Chacón de Ulloa *et al*., 2006; García y Guerrero, 2018). En este estudio fue más conspicua y numerosa en los parques temáticos y detectada su presencia solo en uno de los fragmentos de BST evaluados (Parcela Unimagdalena).

Un último grupo de especies exóticas incluye a *Cardiocondyla emery* (originaria de África), *Monomorium pharaonis* (con origen probable en Asia tropical), ambas registradas en los parques temáticos de la ciudad, así como a *Tetramorium lanuginosum* (originaria de Asia tropical) y *Tetramorium simillimum* (originaria de África) solo capturadas en los parques distritales. En general, las frecuencias de captura de estas especies fueron bajas, con valores que oscilaron entre 0,1 y 0,9 %. Para el país, se han registrado en diferentes zonas, siendo *T. simillimum* y *M. pharaonis*, las especies con mayor cantidad de registros (Dekoninck *et al*., 2019).

En Colombia se ha registrado la presencia de entre 20-23 especies exóticas o invasoras, con distribuciones bastante dispares entre las distintas especies (Dekoninck *et al*., 2019). Se presume que este número puede ser mayor debido a la cercanía geográfica con otros países y regiones biogeográficas en donde se han reportado a otras especies como introducidas en estos sitios. De los registros para el país, la ciudad de Santa Marta alberga ocho de estas especies y la mayoría están distribuidas en las áreas más urbanizadas, como los parques distritales y las zonas residenciales (observación personal). La visión general sobre este grupo de

especies es principalmente negativa, por su alta incidencia en ambientes domiciliarios y su alto potencial de convertirse en plagas domésticas (Jaramillo y Chacón de Ulloa, 2003); además, las hormigas introducidas o invasoras pueden afectar la diversidad local, llegando a provocar desplazamiento de especies nativas y extinciones locales (Grimm *et al*., 2008; Faeth *et al*., 2011) con múltiples afectaciones ecológicas que incluyen a las redes tróficas, interacciones intragremio entre las especies invasoras y otras especies, así como impactos en cascada de los invasores sobre los herbívoros y plantas (Falcão *et al*., 2017; Snyder y Evans, 2006).

Bajo el panorama anterior, los hallazgos en la ciudad de Santa Marta sugieren que las especies exóticas registradas se encuentran distribuidas principalmente en los hábitats con menor heterogeneidad ambiental, como la descrita para los parques distritales, lo cual es concordante con las predicciones que se tienen para las especies exóticas (McKinney, 2006). Su baja presencia o incidencia en las zonas naturales plantea el interrogante de qué características ambientales o biológicas son las que están determinando este escenario, y algunas posibles respuestas pueden estar dirigidas a: competidores nativos exitosos, restricciones ambientales del BST a las que están adaptadas muy bien las especies locales (y no las exóticas) o que las condiciones encontradas en los ambientes urbanos perturbados satisfacen completamente las necesidades ecológicas de las especies exóticas.

Diversidad alfa

La variación de la diversidad de orden *q* entre los ambientes urbanos evaluados y principalmente para las hormigas asociadas a la vegetación, muestra un patrón común reportado en diferentes estudios (aunque con mayor prevalencia de la riqueza de especies), en los cuales, las zonas que exhiben una mayor heterogeneidad ambiental (p. ej. bosques, áreas conservadas y parques con alta cobertura vegetal) son las de mayor riqueza y diversidad (Vergara *et al*., 2007; Chacón de Ulloa *et al*., 2019; Santos *et al*., 2019; Ješovnik y Bujan, 2021). En la ciudad de Santa Marta, esta heterogeneidad se encuentra mejor representada en

primer lugar por los fragmentos urbanos de BST, espacios con un alto grado de conservación que ofrecen una amplia variedad de microhábitats, así como una oferta variada de fuentes de alimento para las especies de hormigas que allí habitan. No obstante, en términos de áreas más urbanizada, los parques temáticos exhiben características del hábitat que los posicionan como espacios que propician el establecimiento y mantenimiento en el tiempo, de una riqueza y diversidad de hormigas relativamente alta. En Colombia, son pocos los estudios a nivel urbano que han abordado de forma explícita posibles patrones ecológicos asociados con algún gradiente ambiental o de urbanización, no obstante, se destacan algunos trabajos en Campus Universitarios, Jardines Botánicos y Ecoparques (mayor heterogeneidad ambiental), en los cuales el número de especies fue mayor a lo registrado para áreas residenciales y centros hospitalarios, correspondiendo a áreas con mayor grado de urbanización (Chacón de Ulloa *et al*., 2019).

En países como Brasil, diversos estudios han documentado la relación entre la variación de la riqueza de especies dentro del ambiente urbano (Iop *et al*., 2009; Dáttillo *et al*., 2011; De Souza *et al*., 2012), considerando a las zonas verdes como espacios con potencial para la conservación de especies de hormigas dentro del área urbana (Lutinski *et al*., 2013; Melo y Delabie *et al*., 2017; Santos *et al*., 2019). Pacheco y Vasconcelos (2007) establecen que una de las principales características que determinan el potencial de las zonas verdes, está relacionado con la ubicación de estos dentro del gradiente de urbanización, así como características de área y tipo de vegetación. De acuerdo con esto, los parques públicos donde hay mayor proporción de vegetación nativa, así como menor cobertura gris, se promueve el establecimiento de una fauna de hormigas más diversa, mientras que espacios como plazas públicas (mercados) donde el grado de urbanización es por lo general más alto, presentan un menor valor de conservación debido a que albergan una gran cantidad de especies de hormigas exóticas (Pacheco y Vasconcelos, 2007).

Esos resultados son similares a lo registrado para la ciudad de Santa Marta, en donde los parques temáticos parecen ubicarse en una zona intermedia dentro del gradiente de urbanización, exhibiendo valores de diversidad entre moderados y altos, con una mayor proporción de especies de hormigas nativas; mientras que los parques distritales, con un alto grado de urbanización, registran la menor diversidad y una mayor proporción de especies exóticas (75 %). Por su parte, Santos *et al*. (2019) reportan para la ciudad de Río de Janeiro que la cercanía de los parques urbanos con áreas naturales poco intervenidas (o altamente conservadas) se constituye como otro elemento importante que condiciona la existencia de una mayor diversidad en las áreas urbanas. Lo anterior es concordante a lo observado en los parques temáticos de Santa Marta, los cuales tienen una cercanía geográfica con las parcelas de BST ubicadas en las áreas urbanas y periurbanas de la ciudad, cuya proximidad promueve la migración y colonización exitosa de estas áreas.

Los resultados de algunos estudios desarrollados en otros países de la región Neotropical, como Puerto Rico y Costa Rica, coinciden con la misma tendencia de variación de la diversidad registrados en este estudio; en esos países, los espacios verdes, en comparación con zonas más urbanizadas (mayor cobertura gris), registran la mayor riqueza y diversidad (Brown *et al*., 2013; Corrales-Moya y Hanson, 2017). Asimismo, el patrón observado parece ser el resultado de una mayor heterogeneidad ambiental, asociada principalmente a áreas con mayor cobertura vegetal. En México, por su parte, los resultados han sido contrastantes, encontrando poca variación en la diversidad de hormigas entre el gradiente de perturbación evaluado (fragmentos de BST con menor y mayor grado de urbanización), aunque con una mayor riqueza de hormigas en los sitios con valores intermedios de perturbación, comparados con sitios sin perturbación (Rocha-Ortega y Castaño-Meneses, 2015). Esto, es explicado en parte por un modelo de heterogeneidad de perturbaciones, en donde es posible encontrar una alta diversidad en sitios con perturbaciones moderadas por la urbanización cuando se mezclan con comunidades naturales (Porter *et al*., 2001).

Otros estudios contrastan con la tendencia general observada en este estudio; por ejemplo, Dátillo y MacGregor (2021) encontraron que la riqueza de hormigas, así como de especies exóticas, no estuvo relacionada con el gradiente de cobertura construida en la ciudad de Xalapa en México, y, por el contrario, el número de especies se mantuvo relativamente constante a lo largo de este gradiente estudiado. Estos autores plantean que la urbanización puede estar actuando como un filtro ambiental fuerte, permitiendo que solo un subconjunto de especies del conglomerado regional, sean las que prevalezcan bajo estas condiciones de urbanización. Además, la poca diversidad y disponibilidad de los recursos alimenticios en los entornos urbanos en comparación con los ecosistemas naturales podría conllevar a que pocas especies de hormigas pudieran coexistir en una pequeña escala espacial, principalmente los grupos generalistas (Dátillo y MacGregor, 2021).

Las fuerzas ecológicas y evolutivas (por ejemplo, sucesión, interacciones de especies, inmigración y selección natural) que se desarrollan en la matriz de vegetación donde habita la diversidad animal, hongos y bacterias, se vuelven más dominantes que los impulsores humanos para las comunidades de animales (Faeth *et al*., 2011). Aunque la fragmentación producida por la urbanización se correlaciona, generalmente de manera negativa, con cambios en la biodiversidad, la evidencia indica que la fragmentación de los hábitats no es, en sí misma, un mecanismo de cambio de la biodiversidad en las ciudades, al menos a nivel comunitario (Shochat *et al*., 2010). Más bien, la fragmentación y los hábitats alterados conducen a cambios en las interacciones y procesos de comportamiento y ecológicos que determinan la presencia, ausencia y abundancia relativa de las especies (Faeth *et al*., 2011). Todo esto indica que una confluencia compleja de factores es la que determina qué especies se conserven en ambientes urbanos.

En una amplia gama de estudios se han empleado términos como entorno urbano, áreas antrópicas y áreas verdes, ya que la conformación del entorno urbano crea

diferentes tipos de hábitat con diferentes niveles de complejidad (Byrne, 2007; Faeth *et al*., 2011), y esta variabilidad es uno de los principales criterios utilizados para medir la urbanización. En ese sentido, parece relevante poder definir si los estudios desarrollados están evaluando algún gradiente de urbanización, o un gradiente de intensificación de la urbanización. De acuerdo con esto, no es lo mismo describir las variaciones de un entorno constituido por áreas residenciales desprovistas de vegetación arbórea o arbustiva (o con baja cobertura), que aquellos ambientes que incluyen a zonas como parques, jardines botánicos o reservas naturales. El entorno urbano abiótico crea filtros selectivos sobre organismos y poblaciones urbanas (Faeth *et al*., 2012), los cuales pueden ser de menor o mayor intensidad dependiendo del grado de urbanización en el que se desarrollen las comunidades bióticas. Además, la composición y estructura de la vegetación son un determinante fuerte de la presencia o ausencia de la mayoría de las especies urbanas (Faeth *et al*., 2012).

A nivel de la estructura de la comunidad, los resultados de este estudio muestran que los ensamblajes de hormigas en los parques distritales y las zonas naturales son los más inequitativos, con valores del 54 y 64 %, respectivamente. Este resultado resulta interesante si se considera que corresponden a los ambientes con menor y mayor diversidad. En el primer caso, especies como *Dorymyrmex biconis*, *Pheidole indica* y *Trichomyrmex destructor* concentraron las mayores abundancias relativas en los parques distritales, y en algunos parques específicos una única especie fue la dominante (*P. indica* en los parques de la Vida y Los Almendros), condicionando una mayor inequidad para este ambiente. Por su parte, *Ectatomma ruidum* presenta una alta frecuencia de captura en las zonas naturales (frecuencias de captura >90 % en los sitios muestreados), lo que supone una disminución de la uniformidad, aunque a niveles moderados. No obstante, las especies restantes que también integran el ensamblaje de hormigas exhibieron abundancias relativas menos dispares, lo que se traduce en una mayor diversidad de las zonas naturales.

En cuanto a los parques temáticos, a pesar de tener valores intermedios de diversidad, con relación a los parques distritales y zonas naturales, la mayor uniformidad relativa lo sitúa como un ambiente promisorio en términos del mantenimiento de la diversidad de hormigas, debido a que permite el establecimiento de un número importante de especies. Un aspecto importante en estos espacios es la posibilidad de encontrar variedad de recursos de anidación y alimentación, que, aunque no se equiparan con los ambientes naturales, debido por ejemplo a la ausencia de hojarasca, si se reflejan condiciones que garantizan una mayor expresión de la diversidad de este grupo de insectos, incluso para especies con requerimientos especializados (p. ej., cultivadoras de hongos y hormigas depredadoras de suelo y arbóreas).

Variación multivariada y diversidad beta

Las épocas climáticas parecen ser un factor de variación que no ejerce una influencia fuerte sobre la diversidad de hormigas en zonas urbanas, así como tampoco sobre la composición entre los ambientes analizados, encontrando un ensamblaje de especies de hormigas muy similar entre los diferentes meses evaluados.

En las zonas naturales correspondientes a fragmentos de BST, los resultados indican que las variaciones climáticas tienen un efecto sobre el número de individuos que forrajean, pero no sobre la riqueza y composición del ensamblaje. De acuerdo con esto, la humedad en el ambiente puede ser un factor limitante para las hormigas, ya que el número de individuos asociados a los microhábitats (hojarasca y suelo) se ven influenciados por las lluvias; con base en lo anterior, la abundancia de las hormigas que vive en la hojarasca disminuyó drásticamente a la mitad durante la época de déficit hídrico, mientras que los que forrajean en el suelo incrementan en aproximadamente dos órdenes de magnitud. En este sentido, la humedad o colmatación del suelo en época lluviosa produce una disminución del número de individuos de una colonia que salen a forrajear, mientras que, para las

hormigas de la hojarasca, las altas temperaturas con una consecuente pérdida de humedad restringen el asentamiento o forrajeo de un número de individuos mayor, contrario a lo observado en la época de lluvias.

En los parques urbanos la tendencia es similar en cuanto a la poca variación (no significativa) de la riqueza y composición de las hormigas del suelo. A diferencia de lo observado en el BST, las hormigas del suelo atraídas por los cebos en los parques urbanos fueron numerosas, aunque estas abundancias fueron aportadas principalmente por las especies generalistas como *Pheidole indica*, *Trichomyrmex destructor*, *Solenopsis geminata*, *Dorymyrmex biconis* y *Paratrechina longicornis* (cerca del 92 % del número total de individuos), quienes normalmente exhiben colonias numerosas. En época seca, estas especies no fueron recolectadas ya que su identificación se realizó directamente en campo. No obstante, las observaciones de campo permitieron confirmar la dominancia numérica de estas mismas especies. Por su parte, el número de hormigas efectivamente capturadas con cebo y llevadas al laboratorio para su identificación, no presentó una disminución drástica con respecto a la época lluviosa; sin embargo, entre los meses de diciembre a marzo se presentan vientos de alta intensidad (vientos Alisios) que puedieron llegar a limitar la actividad de forrajeo de las hormigas. A pesar de la amplia variabilidad climática que se puede experimentar en la ciudad de Santa Marta, la prevalencia o estabilidad en la composición de especies a través del tiempo, parecen indicar un alto nivel de adaptabilidad a las condiciones ambientales del área urbana circundante.

Por su parte, la variación espacial observada en la diversidad alfa es una tendencia que se mantiene a nivel multivariado, con una clara separación de las zonas naturales (compuesta de una fauna principalmente nativa) y los parques urbanos, resultados que respaldan la hipótesis de trabajo de que a mayor heterogeneidad del paisaje o ambiental, la diversidad será mayor. Los resultados de la ordenación permiten establecer una diferenciación entre las categorías distritales y temáticos, aunque con algún grado de solapamiento en algunas de las observaciones entre

ambos grupos; especialmente entre aquellos parques distritales que presentan una mayor superficie y riqueza de especies (P07: P. de La Equidad y P09: P. Los Trupillos).

Las diferencias a nivel espacial están asociadas a la fauna propia de cada ambiente, su abundancia relativa (frecuencia de captura), así como del número de especies no compartidas (diversidad beta). Las zonas naturales claramente exhiben una mayor diversidad a nivel de la fauna de hormigas (aunque esta no se vio reflejada el muestreo con cebos debido a lo selectivo del método, pero si para el ensamblaje recolectado con trampas pitfall), así como de microhábitats que permiten el establecimiento de especies con diferentes requerimientos para el asentamiento de sus colonias y su prevalencia en el tiempo. Se ha demostrado que la complejidad del hábitat (Armbrecht *et* al., 2004; Decaens *et al*., 2018), la cantidad o densidad de materia física dentro de un hábitat (Byrne, 2007), afecta la composición de los ensamblajes de hormigas en ecosistemas naturales y seminaturales (Lassau y Hochuli, 2004). Tres componentes principales del hábitat, como son, la vegetación, la hojarasca y el suelo, pueden dar forma directa e indirectamente a la complejidad general del hábitat según la perciben los invertebrados que viven en la interfaz suelo-hojarasca (Gibb y Parr, 2013).

Como se ha mencionado en otros apartes, la ausencia o eliminación de la hojarasca en los parques urbanos, es uno de los principales condicionantes que limita la presencia de grupos de hormigas con características más especializadas como las cultivadoras de hongos, depredadoras especialistas, y especies que anidan únicamente en este microhábitat. Por su parte, las hormigas del suelo en las zonas más urbanizadas como los parques públicos están representadas en mayor medida por grupos funcionales generalistas, capaces de aprovechar una mayor cantidad de recursos y muchas de sus estrategias de anidación son compatibles con el ambiente urbano, como es el caso de las especies nativas *Dorymyrmex biconis*, *Pheidole inversa*, *Solenopsis geminata*, entre otras. Entre tanto, los parques temáticos

presentan un conjunto de características que les permiten albergar una mayor cantidad de especies (mayor área, riqueza, abundancia y cobertura vegetal), de las cuales un grupo de esas especies son compartidas con las zonas naturales, dentro de las que se destacan *Myrmicocrypta buenzlii*, *Mycetomoellerius urichii*, *Pogonomyrmex mayri*, *Pheidole fallax* y *Odontomachus bauri*, aunque su abundancia relativa con respecto a las zonas naturales es notablemente más baja.

La diferenciación en la composición del ensamblaje de hormigas parece responder tanto a procesos de recambio como de anidamiento, aunque la tendencia general muestra valores de recambio levemente superiores (Figura 12). Las especies registradas en los parques urbanos de la ciudad parecen corresponder a subconjuntos de la biota encontrada en los fragmentos de BST; las cuales son en mayor a medida, especies arbóreas de los géneros *Pseudomyrmex*, *Cephalotes* y *Crematogaster*; así como otras especies del suelo muy comunes en el BST recolectadas tanto en cebos como en trampas de caída (*Ectatomma riudum*, *Camponotus lindigi*, *Pheidole inversa*, entre otras). La diferenciación de la biota entre ambientes estuvo determinada por la presencia exclusiva en los parques de especies exóticas, así como algunas nativas. Por su parte, el conjunto de especies únicas en las ZN (alrededor de 50 spp recolectadas con trampas pitfall) y que contribuyen al patrón de anidamiento (diferencias en riqueza con relación a los parques), reúne a aquellas que habitan y forrajean en la hojarasca, así como a las especies arbóreas y del suelo con requerimientos más especializados para el establecimiento de sus colonias, los cuales no pueden ser satisfechos con las características ecológicas que predominan en los parques distritales de la ciudad.

Los resultados indicaron una clara variación en las características ambientales entre los sitios de estudio, principalmente en la cobertura y diversidad vegetal, así como el área con cobertura gris (que en los casos más críticos puede estar acompañada de una alta compactación del suelo), lo que probablemente también contribuyó al recambio de especies encontrado en este estudio. Este hallazgo sugiere que las

condiciones locales de un sitio pueden ser relativamente más importantes para las comunidades de hormigas que otros factores del paisaje (Sanabria *et al*., 2014; Sanabria *et al*., 2016). En este sentido, se sugiere que la variabilidad espacial en los patrones de diversidad urbana está influenciada en gran medida por la historia individual de los parques y las características locales, como son las prácticas adoptadas para el manejo del suelo y el uso de estos espacios como áreas de recreación.

De acuerdo con Ulrich y Gotelli (2013), el recambio espacial se encuentra más asociado a gradientes ambientales y al efecto provocado por barreras ambientales, lo cual ocurre en las ciudades. Además, el tipo de manejo en los parques de la ciudad, principalmente las prácticas asociadas con el suelo (remoción de basura y hojarasca), probablemente dificulta la anidación, por lo que procesos ecológicos como la competencia y la depredación parecen ser menos importantes. En los parques urbanos, las características esenciales requeridas para mantener una fauna de hormigas relativamente diversa y comunes a las zonas de bosques, incluyen la proximidad a otras áreas naturales (p. ej., remanentes de bosque seco) y la presencia de una vegetación más variada y abundante (cubierta de dosel) dentro del parque (Kamura *et al*., 2007; Pacheco y Vasconcelos, 2007; Santos *et al*., 2019; Ješovnik y Bujan, 2021). Además, dados los patrones espaciales de recambio de especies, los esfuerzos de conservación deben orientarse a la mayoría de los sitios urbanos en el presente estudio y no necesariamente solo a los más ricos en especies (Baselga, 2010).

Grupos funcionales

De los 17 grupos funcionales identificados, un alto porcentaje fue registrado en los parques temáticos (71 %) y en menor proporción en los parques distritales (59 %), lo que resulta en un patrón similar al descrito para la diversidad taxonómica. Los resultados destacan que la conversión del hábitat natural a formas más urbanizadas juega un papel muy importante en la pérdida de biodiversidad, aunque esta puede

ser diferencial de acuerdo con el grupo funcional y la heterogeneidad del hábitat en el ambiente urbano. De esta forma, los grupos generalistas tienden a no verse afectados negativamente por la conversión del hábitat natural, mientras que los más especializados son más vulnerables a estos cambios (Santos *et al*., 2021).

Los grupos funcionales que agruparon el mayor número de especies fueron comunes en los tres ambientes, resaltando a las omnívoras epigeas de tamaño pequeño (OP) que contiene a todas las especies del género *Pheidole, Solenopsis* y *Dorymyrmex*, así como algunas de las especies exóticas (*Pheidole indica*, *Tetramorium lanuginosum* y *T*. *simillimum*). Estos grupos con características generalistas se encuentran adaptados a condiciones ambientales más estresantes y se ven favorecidos por encima de otros grupos funcionales, debido a su capacidad de aprovechar una mayor variedad de recursos alimenticios (Brandão *et al*., 2012). Entre tanto, otros grupos relevantes en cuanto al número de especies fueron las depredadoras generalistas y omnívoras arbóreas, lo cual remarca la importancia de la vegetación en los parques urbanos, ya que proveen sitios de anidación y alimento, recursos limitantes para estos grupos funcionales (Majer y Delabie, 1999).

Aunque los grupos especializados estuvieron restringidos a las zonas naturales, principalmente, las especies depredadoras de otros artrópodos, dacetinis depredadoras, hormigas legionarias, se destaca la presencia de las cultivadoras de hongos en los parques urbanos. Este hallazgo puede interpretarse como un importante y alentador indicador de la calidad o características del hábitat que ofrecen estos dos ambientes urbanos, en especial los parques temáticos y aquellos parques distritales que mantienen una cobertura y diversidad vegetal que garantizan el asentamiento de estos grupos, dado que esas especies de hormigas pueden obtener el recurso vegetal que le ofrecen a los hongos del cual se alimentan. Las cultivadoras de hongos corresponden a un grupo altamente especializado debido a una relación simbiótica cuatripartita entre tres mutualistas y un parásito (Schultz y Brady, 2008). Los mutualistas incluyen a las hormigas attine, sus cultivares de

hongos (Leucocoprineae y Pterulaceae) y bacterias filamentosas del género *Pseudonocardia* que crecen en los tegumentos de las hormigas.

Este entramado de interacciones que en algunos casos son de naturaleza antagónica, permite establecer el grado de complejidad, así como de especialización que caracteriza al grupo de las cultivadoras de hongos, quienes exhibieron una mayor riqueza en los ambientes naturales, con 11 especies. No obstante, algunos taxones como *Acromyrmex santschii* (cultivadoras de hongos y cortadoras de hojas), *Cyphomyrmex rimosus* (cultivadoras de hongos de levadura), *Mycetomoellerius urichi* y *Paratrachymyrmex irmgardae* (cultivadoras de hongos superiores), fueron registradas como habitantes habituales de las zonas urbanas, con mayor representatividad en los parques temáticos, lo cuales coinciden con suelos menos compactados (aunque mayoritariamente sin hojarasca), una mayor riqueza y cobertura vegetal lo cual promueve un mayor reciclaje de nutrientes y actividad microbiana, impactando positivamente la anidación y establecimiento de grupos funcionales que no solo abarcan el espectro de los omnívoros o generalistas, sino que se amplía para grupos como las cultivadoras de hongos y algunos depredadores más generalizados (*Odontomachus bauri*).

Características del ambiente urbano y su relación con la riqueza de hormigas

Los resultados aquí presentados coinciden con la predicción principal de este estudio, la cual postula que los parques con una mayor área albergan un mayor número de especies de hormigas. Estos hallazgos son concordantes con varios trabajos que evaluaron la relación riqueza de especies-área en zonas urbanas (Yamaguchi, 2005; Pacheco y Vasconcelos 2007; Carpintero y Reyes-López 2014; Fattorini *et al*., 2018) y con la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967), la cual ha sido estudiada en espacios verdes urbanos (Fattorini *et al*., 2018).

Aunque el área se considera como un predictor fuerte de la riqueza de especies, su efecto puede ser una consecuencia del hecho que en áreas más grandes puede

presentarse una mayor heterogeneidad del hábitat, como, por ejemplo, una mayor riqueza vegetal (principalmente arbórea), variable que fue un predictor significativo de la riqueza de hormigas en este estudio; sugiriendo que los parques más grandes albergan más hormigas porque su vegetación puede proporcionar más alimento, una mayor cobertura de hábitats y nuevos microhábitats con nichos potenciales que explotar. Faeth *et al*. (2011) indican que la vegetación que se preserva en las ciudades ya sea de naturaleza nativa o exótica, es donde se desarrollan todos los procesos ecológicos y evolutivos que determinan la biodiversidad y abundancia de la mayoría de las especies no vegetales. De esta forma, la composición de especies y la configuración espacial de las comunidades vegetales en el entorno urbano determinan la abundancia de aves, mamíferos, reptiles, invertebrados y microbios del suelo y la diversidad de especies (Faeth *et al*., 2011).

Otras características del hábitat importantes en promover la riqueza de hormigas en los parques de la ciudad de Santa Marta fueron el número de árboles y la cobertura arbórea, lo cual es consistente con varios estudios en áreas urbanas donde la vegetación puede ser variable en cuanto a su abundancia y diversidad (Majer y Delabie, 1999; Yasuda y Koike 2009; Frizzo y Vasconcelos, 2013; Prevedello *et al*., 2018). En hábitats abiertos y alterados, como las áreas urbanas, los árboles proporcionan sitios de anidación, alimento y un microclima distintivo (Ješovnik y Bujan, 2021). Por otra parte, no todos los árboles parecen tener el mismo impacto sobre en las especies de hormigas, encontrando que los árboles nativos más viejos y grandes tienen un efecto positivo más fuerte sobre la diversidad que aquellos más jóvenes o no nativos (Majer y Delabie, 1999; Manning *et al*., 2006; Frizzo y Vasconcelos 2013). La vegetación arbórea en los parques de la ciudad presenta edades variables, aunque las observaciones de campo permitieron establecer que las especies vegetales registradas en algunos parques temáticos (Campus Unimagdalena, Jardín Botánico y Teyuna) y distritales (P. Simón Bolívar, P, Manzanares, P. Los Trupillos), pueden considerarse dentro de la categoría de “árboles viejos”.

Los parques de la ciudad de Santa Marta son una mezcla de especies arbóreas y ornamentales, estas últimas en menor proporción para la mayoría de los sitios. En el caso de los árboles, son en su mayoría especies nativas tales como el *Prosopis juliflora* (trupillo), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Enterolobium cyclocarpum* (orejero) y *Tabebuia rosea* (roble morado), las cuales presentan edades y tamaños variables. Por su parte, la flora no nativa está representada principalmente por variedades frutales como el mango (*Mangifera indica*), tamarindo (*Tamarindus indica*) y el almendro (*Terminalia catappa*), en donde normalmente se recolectaron una variedad de hormigas arbóreas a través de la colecta manual. No obstante, otra de las especies arbóreas introducidas más ampliamente distribuida en la ciudad, tanto en parques como en jardines residenciales (observación personal), es *Azadirachta indica* (Neem), quien presenta un rápido crecimiento y abundante follaje. No obstante, se presume que esta especie puede tener un impacto negativo sobre la entomofauna, debido a un alto contenido del compuesto azadiractina con propiedades insecticidas, principalmente en sus semillas (Esparza *et al*., 2010). A diferencia de las otras especies introducidas, el grupo de hormigas recolectadas en los árboles de Neem fue menor, observación de campo que podría respaldar la aparente nocividad de esta especie, sin embargo, se requiere de estudios más detallados para respaldar dichas afirmaciones. En los ambientes urbanos estudiados, el Neem se registró en mayor medida en los parques distritales (63 %) y estuvo ausente de los fragmentos urbanos de BST y de la mayoría de los parques temáticos (a excepción del Parque del Agua, en donde representa el 24 % de los árboles allí registrados).

La riqueza de hormigas asociadas a la vegetación recolectada mediante colecta manual en este estudio fue de 63 especies (75 % del inventario fue registrado en los parques de la ciudad), una cantidad superior a las hormigas registradas en los cebos y similar a la riqueza total capturada con “pitfall” y winkler (Figura 5). Estos números dan cuenta de la importancia del recurso vegetal arbóreo en los parques, como promotores de la diversidad de hormigas, proveyendo variedad de

microhábitats para anidación y establecimiento de colonias de hormigas, así como fuente de alimentación.

Considerando la importancia de la vegetación y su papel en promover la diversidad de hormigas, es esencial comprender las dinámicas gubernamentales de la ciudad que determinan la estructura, diversidad y recambio de las comunidades de las plantas urbanas (Faeth *et al*., 2011); quienes finalmente son las que determinan la presencia o ausencia de las comunidades animales, como en este caso de las hormigas.

Potencialidades de conservación de los ambientes urbanos de Santa Marta

En general, los resultados de este estudio sugieren fuertemente que el potencial de los espacios verdes urbanos para la conservación de las hormigas que viven en el suelo y la vegetación arbórea está determinado por el tipo de ambiente urbano (parques distritales, parques temáticos y zonas naturales), así como por sus características intrínsecas (por ejemplo, área o riqueza vegetal y cobertura arbórea).

Las zonas naturales exhiben el valor de conservación más alto, dado que congregan la mayor diversidad de hormigas, relacionado con una mayor variedad de microhábitats para su establecimiento. Los parques distritales, que comúnmente presentan el grado de urbanización más alto (mayor área gris), tienen el menor valor de conservación dado que reúnen una menor diversidad de hormigas y albergan un mayor número de especies exóticas. Los parques temáticos están en un nivel intermedio con relación al valor de conservación, dada la relativa escasez de especies exóticas y la mayor riqueza de especies nativas en comparación con los parques distritales. La proximidad de los parques temáticos a otras áreas naturales y quizás, lo que es más importante, la presencia de vegetación nativa dentro del límite de esos parques parecen ser características clave para la coexistencia y mantenimiento de una fauna de hormigas relativamente diversa. Los parches de vegetación natural proporcionan un hábitat adecuado para las especies nativas y

además actúan como fuentes de colonizadores potenciales para los hábitats antropogénicos adyacentes, un fenómeno observado no solo para las hormigas (Roth *et al*., 1994; Vasconcelos, 1999), sino también para otros invertebrados (McIntyre *et al*., 2001; Zanette *et al*., 2005).

Los resultados demuestran que los espacios verdes más grandes dentro de áreas altamente urbanizadas tienen la capacidad de albergar una fauna de hormigas diversa, incluyendo especies altamente sensibles a la conversión del hábitat, que pueden ser de interés para la conservación (p. ej. hormigas cultivadoras de hongos y depredadoras del suelo y arbóreas). Aunque se han demostrado los impactos negativos de la urbanización sobre la diversidad de insectos, así como otros grupos animales y vegetales (McKinney, 2008; Faeth *et al*., 2011), otros estudios también han registrado que los espacios verdes urbanos pueden albergar poblaciones de especies nativas y raras (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Santos *et al*., 2019; Ješovnik y Bujan, 2021; Brassard *et al*., 2021).

En Santa Marta, los parques distritales (parques efectivamente muestreados en este estudio y el resto que componen la red distrital de parques), tienen una cobertura arbórea deficiente. Esto se debe en parte a que estos sitios fueron sometidos a procesos de remodelación en los últimos años y en su mayoría acondicionados con mobiliarios para la práctica de ejercicio físico al aire libre, lo que supuso una reducción de zonas verdes y un aumento de la cobertura gris. Por lo tanto, una posible medida de gestión para aumentar el valor de conservación de estas áreas, las cuales representaron el ambiente menos diverso (en términos taxonómicos y funcional), es fomentar la plantación de árboles nativos como una forma de proporcionar un hábitat adecuado para las hormigas nativas. Sin embargo, puede ser necesario un monitoreo continuo y un posible control de especies exóticas (algunas habitando en estas áreas), ya que esto también puede facilitar la colonización de especies como *Pheidole indica*, así como otras especies exóticas. Un caso destacable en este sentido es el Parque de la Alegría (P05), el cual fue

sometido a una remodelación completa, dejando muchas áreas con coberturas artificiales y de concreto, así como pocas especies arbóreas y cobertura vegetal. La riqueza de las hormigas del suelo en este parque es de solo dos especies, una de las cuales corresponde a la invasora *P*. *indica* con un 100 % de frecuencia de captura en los cebos instalados, sin mencionar la dominancia numérica de obreras y soldados.

Aun cuando los estudios sobre biología y ecología de hormigas urbanas han tenido un incremento sustancial, la mayoría de estos se han desarrollado en países de clima templado (Santos, 2016; Brassard *et al*., 2021), por lo que la cantidad de información teórica y empírica en países tropicales es aún limitada y Colombia no es la excepción; aunque países como Brasil lideran esta línea de investigación en la región Neotropical. Santos (2016) destaca que la mayoría de los estudios que involucran hormigas en ambientes urbanos se enfocan solo en la pérdida de biodiversidad, la llegada de especies invasoras y salud pública (principalmente la transmisión de patógenos a los humanos) y muchas veces no se consideran a las características que permiten que algunas especies habiten en ambientes urbanos. Los espacios verdes en las ciudades son de importancia estratégica para la calidad de vida de nuestra sociedad cada vez más urbanizada y sumado a esto, los resultados de este estudio sugieren que muchos de estos espacios también juegan un papel importante en la conservación de especies de hormigas nativas y, potencialmente, de otros grupos de animales. Además, la biodiversidad urbana también tiene un papel importante en la sensibilización de la sociedad, y todos los proyectos que logren una sinergia entre la investigación y la educación ambiental, pueden cumplir con este objetivo

Las características del hábitat de los espacios verdes urbanos de Santa Marta, especialmente el tamaño, riqueza vegetal y número de árboles, deben ser considerados para la planificación y gestión de los parques urbanos, sumado a

aspectos que son planteados desde la ecología de la conservación tradicional, como son la estructura y la conectividad (Collinge, 2000; Donnelly y Marzluff, 2004; 2006).

Una variable adicional no considerada en este estudio es la conservación de árboles viejos en las zonas más urbanizadas dentro de la ciudad, así como en los parques distritales y temáticos ya consolidados. Además de su valor cultural o estético, estos promueven una mejor calidad del hábitat para especies raras de insectos, pero también de otros grupos arbóreos que dependen de la madera, como las aves que anidan en ellos (Cediel y Loazano-Florez, 2020). Por otra parte, entre las principales estrategias para conservar la biodiversidad urbana están proteger y preservar los hábitats remanentes altamente amenazados por nuevos desarrollos urbanísticos (p. ej., bosque seco) y restaurar o reconstruir hábitats que ya han sido transformados para otros usos del suelo (Faeth *et al*., 2011; 2012). Un caso exitoso en este sentido son los fragmentos urbanos de BST ubicados en el campus de la Universidad del Magdalena (N01), Quinta de San Pedro Alejandrino (N02) y en la reserva La Iguana Verde (N03); en donde se han concentrado esfuerzos para la conservación de estos espacios, viéndose reflejados en altos valores de diversidad de hormigas, así como otros grupos animales y vegetales (Castellanos *et al*., 2019).

Por lo tanto, los hallazgos de este estudio brindan información importante para planificar nuevos parques o para renovar parques existentes. En áreas de parques urbanos, se deben considerar las especies de plantas que brindan una alta cobertura y una cubierta terrestre que comprenda no solo pastos. Estas características ambientales aumentan la disponibilidad de recursos que son necesarios para varias especies y grupos funcionales de hormigas. La planificación de los parques urbanos debe priorizar los esfuerzos de conservación y considerar todo el ecosistema (incluidas las plantas, los invertebrados y la cubierta del suelo) para aumentar la diversidad y reducir los impactos antropogénicos. Tal planificación permitirá que se establezcan áreas de recreación humana mientras se conserva la diversidad de hormigas nativas y otros animales silvestres en las ciudades.

Finalmente, las estrategias y esfuerzos de conservación deben ir acompañados de un conocimiento más detallado de los mecanismos que determinan la diversidad animal y microbiana en la matriz vegetal urbana, para que estos esfuerzos sean viables en el largo plazo (Faeth *et al*., 2011). Asimismo, un enfoque que involucre procesos a escala local (p. ej., interacciones ecológicas) y regional (p. ej., dispersión) permitirá un mejor entendimiento de las dinámicas ecológicas que caracterizan a las comunidades biológicas urbanas y de esta forma ejecutar planes de manejo que estén en consonancia con la realidad ambiental y ecológica del entorno urbano.

CONCLUSIONES

La mayor proporción del inventario de hormigas en los ambientes urbanos de Santa Marta fueron especies nativas, representadas principalmente por la subfamilia Myrmicinae. Los parques de la ciudad de Santa Marta que presentan una mayor área, diversidad y cobertura vegetal albergan más especies de hormigas del suelo y arbóreas que aquellos que exhiben un mayor grado de urbanización, pero la mayoría de la composición de especies en ambas categorías son hormigas nativas y una baja proporción de especies exóticas, lo que demuestra la importancia de las áreas verdes para la conservación de la diversidad de hormigas en áreas urbanas. Las especies de hormigas comunes en las áreas de bosque seco también habitan en los parques urbanos, principalmente en aquellos próximos a las áreas de bosques y con una mayor heterogeneidad ambiental. En los parques con una mayor cobertura gris y menor cobertura vegetal, la variedad de grupos funcionales fue menor y hubo mayor número de especies de hormigas en grupos funcionales generalistas-omnívoros. En ambas categorías de parques, el recambio espacial moderado confirma el valor de cada parque urbano para la conservación de las especies de hormigas terrestres y arbóreas; además, el patrón de anidamiento permite establecer que las hormigas en los parques de la ciudad corresponden a subconjuntos de la biota de los fragmentos de bosque seco. Este hecho sugiere que esas áreas verdes dentro de la ciudad de Santa Marta son posibles proveedores de hábitat y de recursos para la fauna. Por lo tanto, estos espacios pueden conciliar actividades de recreación con la conservación de la biodiversidad de animales silvestres en las ciudades, como lo reflejan las hormigas.

REFERENCIAS

Achury, R., Arcila, A. M. y Chacón de Ulloa, P. (2011). The Myrmicinae ant Pheidole susannae as potencial urban pest in Colombia. En Robinson, W.H. y De Carvalho-Campos, A.E., *Proceeding of the 7th International Conference on Urban Pests*. OuroPreto.

Agosti, D. y Alonso, L. E. (2000). The ALL Protocol: A standard protocol for the collection of grond-dwelling ants. En Agosti, D., Majer, J.D. Alonso L. y Schultz T., *Ants, Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington: Smithsonian Institution Press.

Andersen, A. N. 2010. Functional groups in ant community ecology. En Lach, L., Parr, C.L. y Abbott, K.L., *Ant Ecology*. New York: Oxford University Press.

Anderson, M. J., Gorley, R. N. y Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA + for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Ivybridge: Primer-E Ltd, Plymouth.

Angilletta, M. J., Wilson, R. S., Niehaus, A. C., Sears, M. W., Navas, C. A. y Ribeiro, P. L. (2007). Urban physiology: City ants possess high heat tolerance. *PLoS ONE 2*(2), e258. doi.org/10.1371/journal.pone.0000258

AntWeb. Version 8.64.2. California Academy of Science. Recuperado de https://www.antweb.org.

Arango, L., Montes, J. M., López, D. A. y López, J. O. (2007). Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperoidea), escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) y hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Ecoparque Alcázares – Arenillo (Manizales, Caldas - Colombia). *Boletín Científico del Centro de Museos*, *11*, 390-409.

Armbrecht, A., Perfecto, I. y Vandermeer, J. (2004). Enigmatic Biodiversity Correlations: Ant Diversity Responds to Diverse Resources. *Science*, *304*(5668), 284-286. Doi: 10.1126/science.1094981

Barranco, W. (2015). Plan decenal de manejo bosque seco tropical en el campus de la Universidad Del Magdalena (2015-2025). Recuperado de https://www.unimagdalena.edu.co/Content/Public/Docs/Entrada_Facultad3/adjunto_1028-20180928170915_764.pdf

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 134-143. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(5), 808-812. doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x

Blüthgen, N. y Feldhaar, H. (2010). Food and shelter: how resources influence ant ecology. En *Ant ecology* (pp. 115-136). Oxford: Oxford University Press.

Bonfim-Kubatamaia, E., Da Silva, Nathalia., Menino, L. y Morini, M. S. (2017). Parques urbanos na conservação da diversidade de formigas: estudo de caso na cidade de Mogi das Cruzes (São Paulo). En Bueno, O. C., Campos, A. E. y Morini, M. S., *Formigas em ambientes urbanos no Brasil*. São Paulo: Canal6 editora.

Brandão, C. R. F., Silva, R. R. y Delabie, J. H. C. (2012). Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups: Nutritional and Applied Implications. En Panizzi, A. R. y Parra, J. R. P., *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management* (Pp. 213-236). Boca Raton, London, New York: CRC Press.

Branstetter, M. G., Jesŏvnik, A., Sosa-Calvo, J., Lloyd, M. W., Faircloth, B. C., Brady, S. G. y Schultz, T.R. (2017). Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. Proceedings of the Royal Society B, *284*, 20170095. dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0095

Brassard, F., Leong, C. M., Chan, H. H. y Guénard, B. (2021). High Diversity in Urban Areas: How Comprehensive Sampling Reveals High Ant Species Richness within One of the Most Urbanized Regions of the World. *Diversity*, *13*(8), 358. https://doi.org/10.3390/d13080358

Buczkowski, G. y Richmond, D. S. (2012). The effect of urbanization on ant abundance and diversity: A temporal examination of factors affecting biodiversity. *PLoS ONE*, *7*(8), e41729. doi.org/10.1371/journal.pone.0041729

Bueno, O. C., Campos, A. E. y Morini, M. S. (2017). *Formigas em ambientes urbanos no Brasil*. São Paulo: Canal6 editora.

Bolton, B. (2021). An online catalog of the ants of the world. Recuperado de https://antcat.org.

Brown, P. H., Miller, D. M., Brewster, C. C. y Fell, R. D. (2013). Biodiversity of ant species along a disturbance gradient in residential environments of Puerto Rico. *Urban Ecosystems*, *16*, 175-192. doi: 10.1007/s11252-012-0260-5

Byrne, L. B. (2007). Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystems*, *10*, 255-274. doi: 10.1007/s11252-007-0027-6

Caldart, V. M., Iop, S., Lutinski, J. A., Garcia, F. R. (2012). Diversidade de formigas (Hymenoptera, Formicidae) do perímetro urbano do município de Chapecó, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, *14*(1, 2,3), 81-94

Camargo-Vanegas, J. J. y Guerrero, R. J. (2020). Las hormigas Pheidole (Formicidae: Myrmicinae) en el bosque seco tropical de Santa Marta, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología 2020*, *46*(2), e8433. doi.org/10.25100/socolen.v46i2.8433

Carbonó-Delahoz, E., Barros-Barraza, A., y Jiménez-Vergara, J. (2013). Cactaceae de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *37*(143), 177-187.

Carpintero, S. y Reyes-López, J. (2014). Effect of park age, size, shape and isolation on ant assemblages in two cities of southern Spain. *Entomological Science*, *17*(1), 41–51. doi.org/10.1111/ens.12027

Castellanos, J., Barranco Pérez, W. y León Peláez, J. D. (2019). *Evaluación ecológica de un fragmento urbano de bosque seco*. Universidad del Magdalena.

Cediel, F. y Lozano-Flórez, A. J. (2020). Áreas urbanas en zonas verdes del área metropolitana de Bucaramanga, Santander, Colombia. *Ornitología Colombiana*, *18*, eA01.

Chacón de Ulloa, P. 2003. Hormigas urbanas. En Fernández, F., *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Chacón de Ulloa, P. y Achury, R. (2011). The introduced big-headed ant Pheidole megacephala Forel in southern Colombia. En Robinson, W.H. y De Carvalho-Campos, A.E., *Proceeding of the 7th International Conference on Urban Pests*. OuroPreto.

Chacón de Ulloa, P y Abadía, J. C. (2014). Dos décadas de estudio de la diversidad de hormigas en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, *38*(148), 250-60.

Chacón de Ulloa, P. y Olaya, L. A. (2015). Hormigas como vectores de microorganismos en centros hospitalarios. *Biomedica*, *35*(supl.4), 41-42.

Chacón de Ulloa, P., Jaramillo, G. I. y Lozano, M. M. (2006). Hormigas urbanas en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales*, *30*, 435-441.

Chacón de Ulloa, P., Ramírez-Restrepo, L. y Rodríguez-Montoya, M. (2013). Colombia. En MacGregor-Fors, I y Ortega-Álvarez, R., *Ecología urbana experiencias en América Latina*. Xalapa: Editorial Inecol.

Chacón de Ulloa, P., Montoya-Lerma, J., Abadía, J. C., Rodríguez, J. y Castaño-Quintana, K. (2019). Hormigas urbanas. En Fernández, F., Guerrero, R. J. y Delsine, T., *Hormigas de Colombia*. Bogotá: Editorial Universidad Nacional.

Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, *93*(12), 2533-2547. doi.org/10.1890/11-1952.1

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, *84*(1), 45-67. doi.org/10.1890/13-0133.1

Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D. et al. (2020). Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*, *35*: 292- 314. doi.org/10.1111/1440-1703.12102

Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P.J. y Warwick, R. M. (2014). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd edition. Ivybridge: Primer-E Ltd, Plymouth.

Collinge, S. K. (2000). Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, *81*(8), 2211-2226. doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2211:EOGFOI]2.0.CO;2

Corrales-Moya, J. y Hanson, P. E. (2017). An assessment of the ant community in a neotropical urban area with different levels of disturbance. *Tecnociencia*, *19*(1), 133-141.

Cultid, C., Cabra, J., Rengifo, L. y Ascuntar-Osnas, O. 2007. Artrópodos terrestres del campus Meléndez de la Universidad del Valle (Cali, Colombia): eficiencia de captura de tres métodos de muestreo y variación temporal en la abundancia relativa. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, *8*(2), 14-22.

Cultid-Medina, C. y Escobar, F. (2019). Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica (qD). En Moreno, C. (Ed.), *La Biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 175-202). Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo – Libermex.

Cuezzo, F. y Guerrero, R. J. (2012). The Ant Genus Dorymyrmex Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 516058.doi.org/10.1155/2012/516058

Cumming, G., Fidler, F. y Vaux, D. L. (2007). Error bars in experimental biology. *Journal of Cell Biology*, *177*(1), 7-11. doi.org/10.1083/jcb.200611141

Davies, Z. G., Fullera, R. A., Lorama, A., Irvineb, K. N., Simsa, V. y Gaston, K. J. (2009). A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. *Biological Conservation*, *142*(4), 761-771. doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.016

Dáttilo, W., Sibinel, N., Falcão, J. C. de F. y Nunes, R. V. (2011). Mirmecofauna em um fragmento de floresta atlântica urbana no município de Marília, Brasil. *Bioscience Journal*, *27*(3), 494-504.

Dáttilo, W. y MacGregor-Fors, I. (2021). Ant social foraging strategies along a Neotropical gradient of urbanization. *Scientific Reports*, *11*, 6119. doi.org/10.1038/s41598-021-85538-2

Decaens et al. (2018). Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. *Conservation Biology*, *32* (6), 1380-1391. doi.org/10.1111/cobi.13206

Dekoninck, W., Wauters, N. y Delsinne, T. (2019). Hormigas invasoras en Colombia. En Fernández, F., Guerrero, R. J. y Delsine, T., *Hormigas de Colombia* (Pp. 1149-1169). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Departamento Administrativo Nacional de Estadística – DANE. (2021). Proyecciones de población. Recuperado de https://www.dane.gov.co/index.php/estadisticas-por-tema/demografia-y-poblacion/proyecciones-de-poblacion

De Souza, D. R., Dos Santos, S. G., De Munhae, C. B. y De Morini, M. S. C. (2012). Diversity of epigeal ants (Hymenoptera: Formicidae) in urban areas of Alto Tietê. Sociobiology, 12, *59*(3), 703-717. doi.org/10.13102/sociobiology.v59i3.543

De Souza-Campana, D. R., Da Silva, O. G. M., Menino, L. y Morini, M. S. D. C. (2016). Epigaeic ant (hymenoptera: Formicidae) communities in urban parks located in atlantic forest biome. *Check List*, 12 (5), 1-15. doi: 10.15560/12.5.1967

Del Toro, I., Ribbons, R. R. y Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, *17*, 133- 146.

Dix, O. J., Martínez, J. C. y Fernández, C. (2005). Contribución al conocimiento de la mirmecofauna en el municipio de San Antero, Córdoba, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, *31*(1), 97-104.

Donnelly, R. y Marzluff. J. M. (2004) Importance of reserve size and landscape context to urban bird conservation. *Conservation Biology 18*(3), 733-745. doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00032.x

Donnelly, R. y Marzluff, J. M. (2006). Relative importance of habitat quantity, structure, and spatial pattern to birds in urbanizing environments. *Urban Ecosystems*, *9*, 99-117. doi.org/10.1007/s11252-006-7904-2

Esparza-Díaz, G., López-Collado, J., Villanueva-Jiménez, J. A., Osorio-Acosta, F., Otero-Colina, G. y Camacho-Díaz, E. (2010). Concentración de azadiractina, efectividad insecticida y fitotoxicidad de cuatro extractos de Azadirachta indica A. Juss. *Agrociencia*, *44*(7), 821-833.

Faeth, S. H., Bang, C. y Saari, S. (2011). Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1223*, 69-81. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05925.x.

Faeth, S. H., Saari, S. y Bang, C. (2012). Urban Biodiversity: Patterns, Processes and Implications for Conservation. In: *eLS*. *John Wiley & Sons, Ltd: Chichester*. doi: 10.1002/9780470015902.a0023572

Falcão, J. C., Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C. y Rico-Gray, V. (2017). Assessing the impacts of tramp and invasive species on the structure and dynamic of ant-plant interaction networks. *Biological Conservation*, *209*, 517-523. doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.023

Fattorini, S., Mantoni, C., De Simoni, L. y Galassi, D. M. P. (2018). Island biogeography of insect conservation in urban green spaces. Environmental Conservation, *45*(1), 1-10. doi:10.1017/S0376892917000121

Fernández, F., Castro-Huertas, V. y Serna, F. (2015). Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: Acromyrmex & Atta (Hymenoptera: Formicidae). Fauna de Colombia, Monografía No.5, Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Fernández, F., Guerrero, R. y Delsinne, T. (2019a). Filogenia y sistemática de las hormigas neotropicales. En *Hormigas de Colombia* (pp. 57-89). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Fernández, F., Guerrero, R. J. y Delsine, T. (eds) (2019b). *Hormigas de Colombia*. Bogotá: Editorial Universidad Nacional.

Fernández, F., Guerrero, R. J. y Sánchez-Restrepo, A. F. (2021). Systematics and diversity of Neotropical ants. *Revista Colombina de Entomología*, *47*(1), e11082. doi.org/10.25100/socolen.v47i1.11082

Fisher, B. L. (2010). Biogeography. En Lach, L., Parr, C. L. y Abbott, K. L., *Ant Ecology*. New York: Oxford University Press.

Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, *7*, 1221-1244. doi.org/10.1023/A:1008891901953

Fontalvo-Rodríguez, L. y Solís-Medina, C. (2009). Ensamblaje de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en fragmentos de bosque seco en el complejo carbonífero el Cerrejón (La Guajira, Colombia). *Intropica*, *4*, 5-15.

Frizzo, T. L, M. y Vasconcelos, H. L. (2013). The potential role of scattered trees for ant conservation in an agriculturally dominated neotropical landscape. *Biotropica*, *45*(5), 644-651. doi.org/10.1111/btp.12045

Fuller, R. A., Irvine, K. N., Devine-Wright, P., Warren, P. H. y Gaston, K.J. (2007). Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, *3*(4), 390–394. doi.org/10.1098/rsbl.2007.0149

Gallego-Ropero, M. C. y Salguero, B. (2015). Ensamblaje de hormigas del bosque seco tropical, jardín botánico de Cali. *Colombia Forestal*, *18*(1), 139-150.

García-Avendaño, E. I. y Guerrero, R. J. (2018). Taxonomy and distribution of Tapinoma ants (Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Revista Colombiana De Entomología*, *44*(2), 223-237. doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7324

García, E. I., Tocora, M. C., Fiorentino, G., Escárraga, M.E., Fernández, F. y Guerrero, R. J. (2020). New records of ants (Hymenoptera: Formicidae) for Colombia. *Biota Neotropica*, *20*(4), e20201088. doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-1088

Gaston, K. J., Smith, R. M., Thompson, K. y Warren, P. H. (2005). Urban domestic gardens (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 14, 395-413. https://doi.org/10.1007/s10531-004-6066-x

Gaston, K. J., Jackson, S. F., Cantú-Salazar, L. y Cruz-Piñón, G. (2008). The ecological performance of protected areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*, 93-113. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173529

Geografía Urbana. (2020). *Plan de ordenamiento territorial Santa Marta documento de formulación* (pp. 361). Alcaldía de Santa Marta. Recuperado de Alcaldía de Santa Marta.

Gibb H. y Parr, C. L. (2013). Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *PLoS ONE*, *8*, e64005. Doi: 10.1371/journal.pone.0064005.

González-García, A., Belliure, J., Gómez-Sal, A. y Dávila, P. (2009). The role of urban greenspaces in fauna conservation: the case of the iguana *Ctenosaura similis* in the 'patios' of León city, Nicaragua. *Biodiversity and Conservation*, *18*, 1909-1920. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9564-4

Gotelli N. J. y Chao, A. (2013). Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. *En Encyclopedia of Biodiversity*, second edition, Volume 5, (pp. 195-211). Waltham: Academic Press.

Goudie, A. S. (2019). Human impact on the natural environment: Past, present and future. Wiley Blackwell.

Grimm, N. B., Faeth, S.H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X. y Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science, 319*(5864), 756-60. doi: 10.1126/science.1150195

Guerrero, R. J., Fernández, F., Escárraga, M. E., Pérez-Pedraza, L., Serna, F., Mackay, W. P., Sandoval, V., Vergara, V., Suárez, D., García, E. I., Sánchez, A., Meneses, A. D., Tocora, M. C. y Sosa-Calvo, J. (2018). Nuevos registros de hormigas Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae) para Colombia. *Revista Colombiana De Entomología*, *44*(2), 238-259. doi.org/10.25100/socolen.v44i2.7115

Guerrero, R., Delsinne, T. y Dekoninck, W. (2019). Métodos de recolección y curadurías. En *Hormigas de Colombia* (pp. 319-369). Universidad Nacional de Colombia.

Gujarati, D. M. y Porter, D. C. (2010). Econometría. 5ta ed. México, D.F.: McGraw Hill.

Güneralp, B. y Seto, K. C. (2013). Futures of global urban expansion: uncertainties and implications for biodiversity conservation. *Environmental Research Letters*, *8*, 014025. doi:10.1088/1748-9326/8/1/014025

Hernández-Camacho, J., y Sánchez, H. (1992). Biomas terrestres de Colombia. En *La Diversidad biologica de Iberoamerica* (pp. 153-173). CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnologia para el Desarollo, Instituto de Ecologia, A.C. Secretaría de Desarrollo Social.

Hsieh, T.C., Ma, K.H. y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(12), 1451-1456. //doi.org/10.1111/2041-210X.12613

Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, *54*(2), 427–432. doi.org/10.2307/1934352

Hoenle, P., Lattke, J., Donoso, D., von Beeren, C., Heethoff, M., Schmelzle, S., … Blüthgen, N. (2020). *Odontomachus davidsoni* sp. Nov. (Hymenoptera, Formicidae), a new conspicuous trap-jaw ant from Ecuador. *ZooKeys*, *948*, 75-105. doi.org/10.3897/zookeys.948.48701

Hölldobler, B. y Wilson. E. O. (1990). *The ants*. Cambridge: Harvard University Pres.

Hunter, P. (2007). The human impact on biological diversity. How species adapt to urban challenges sheds light on evolution and provides clues about conservation. *EMBO Reports*, *8*(4), 316-318. doi.org/ 10.1038/sj.embor.7400951

Iop, S., Lutinski, J. A., Roberto, F. y Garcia, M. (2009). Formigas urbanas da cidade de Xanxerê, Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, *22*(2), 55-64. doi.org/10.5007/2175-7925.2009v22n2p55

Jaramillo-Robledo, A. y Chaves-Córdoba, B. (2000). Distribución de la precipitación en Colombia analizada mediante conglomeración estadística. *Cenicafé*, *51*(2), 102-113.

Jaramillo, G. I. y Chacón de Ulloa, P. (2003). La hormiga fantasma *Tapinoma melanocephalum* (Hymenoptera: Formicidae): fecundidad de reinas y desarrollo de colonias experimentales. *Revista Colombiana de Entomología*, *29*(2), 227-230.

Ješovnik, A. y Bujan, J. (2021). Wooded areas promote species richness in urban parks. *Urban Ecosystems*. doi.org/10.1007/s11252-021-01112-8

Josens, R., Sola, F., Lois-Milevicich, J. y Mackay, W. (2017). Urban ants of the city of Buenos Aires, Argentina: Species survey and practical control. *International Journal of Pest Management*, *63*(3), 1-11. doi.org/10.1080/09670874.2016.1239035

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*(2), 363-375. doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x

Jost, L. (2010). The relation between evennes and diversity. *Diversity*, *2*, 207-232. doi.org/10.3390/d2020207

Jost, L. y González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, *56*(1-2), 3-14.

Kamura, C. M., Morini, M. S. C., Figueiredo, C. J., Bueno, O. C. y Campos-Farinha, A. E. C. (2007). Ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in an urban ecosystem near the Atlantic Rainforest. *Brazilian Journal of Biology*, *67*(4), 635-641. doi.org/10.1590/S1519-69842007000400007

Koch, E.B., dos Santos, J.R., Nascimento, I.C. y Delabie, J. H. (2019). Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology*, *43*(5), 437-456. doi: 10.3906/zoo-1811-7

Koh, L. P. y Sodhi, N. S. (2004). Importance of reserves, fragments, and parks for butterfly conservation in a tropical urban landscape. *Ecological Applications*, *14*(6),1695-1708. https://doi.org/10.1890/03-5269

Kotze, J., Venn, S. Niemelä, J. y Spence, J. (2011). Effects of urbanization on the ecology of evolution of arthropods. En Niemelä, J., *Urban ecology: Patterns, processes, and applications*. New York: Oxford University Press Inc.

Kowarik, I. (2011). Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution*, *159*, 1974-1983. doi:10.1016/j.envpol.2011.02.022

Lange, D., Vilela, A., Erdogmus, G. y Barbosa, A. (2015). Temporal dynamic of foraging of epigeic ants in an urban forest fragment. *Bioscience*, *31*(5), 1501-1511. doi.org/10.14393/BJ-v31n5a2015-27339

Liu, Z., Ze, G., Zhou, Y. y Wu, J. (2014). How much of the world's land has been urbanized, really? A hierarchical framework for avoiding confusion. *Landscape Ecology*, *29*, 763-771. Doi: 10.1007/s10980-014-0034-y

Lassau S. A. y Hochuli, D. F. (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, *27*, 157-164. Doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x.

Lundholm, J. T. y Richardson, P. J. (2010). Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. *Journal of Applied Ecology*, *47*, 966-975. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01857.x

Lutinski, J. A., Lopes, B. C. y de Morais, A. B. B. (2013). Diversidade de formigas urbanas (Hymenoptera: Formicidae) de dez cidades do sul do Brasil. *Biota Neotropica*, *13*(3), 332-342. doi.org/10.1590/S1676-06032013000300033

MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. New Jersey: Princeton University Press.

MacGregor-Fors, I y Ortega-Álvarez, R. (2013). *Ecología urbana experiencias en América Latina*. Xalapa: editorial Inecol.

MacGregor-Fors, I. y Zuria, I. (2019). Ciudades vivas: Biodiversidad en ambientes urbanos. En Moreno, C. (Ed.), *La Biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 113-123). Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo – Libermex.

Mack, R. N. y Lonsdale, W. M. (2001). Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. *BioScience*, *51*(2), 95-102. doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG]2.0.CO;2

Majer, J. D. y Delabie, J. H. C. (1999). Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux*, *46*, 281-290. doi: 10.1007/s000400050147

Manning, A. D., Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2006). Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biological Conservation*, *132*(3), 311-32. doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.023

Marzluff, J. M y Ewing, K. (2001). Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology*, *9*(3), 280-292. doi.org/10.1046/j.1526-100x.2001.009003280.x

McDonnell, M. J. y MacGregor-Fors, I. (2016). The ecological future of cities. *Science*, *352*(6288), 936–938. https://doi.org/10.1126/science.aaf3630

McIntyre, N. E., Rango, J., Fagan, W. F. y Faeth, S. H (2001). Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape Urban Plan, 52(4),* 257-274. doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00122-5

McKinney, M. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, *52*(10), 883-890 doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2

McKinney, M. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, *127*(3),247-260. doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005

McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, *11*, 161-176. doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4

Melo, T. S., Peres, M. C. L., Chavari, J. L., Brescovit, A. D. y Delabie, J. H. C. (2014). Ants (Formicidae) and spiders (Araneae) listed from the Metropolitan Region of Salvador, Brazil. *Check List*, *10*(2), 355-365. doi: 10.15560/10.2.355

Melo, T. D. S. y Delabie, J. H. C. (2017). Ecologia e conservação da biodiversidade de formigas em ambientes urbanos. En Bueno, O. C., Campos, A. E. y Morini, M. S., Formigas em ambientes urbanos no Brasil. São Paulo: Canal6 editora.

Miles, L. S., Breitbart, S. T., Wagner, H. H. y Johnson, M. T. (2019). Urbanization Shapes the Ecology and Evolution of Plant-Arthropod Herbivore Interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *7*, 310. doi: 10.3389/fevo.2019.00310

Montoya-Lerma, J., Chacón de Ulloa, P. y Manzano, M. R. (2006). Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, *32*, 151-158.

Montoya-Lerma, J., Armbrecht, I. y Gallego, M. (2007). ¿Cómo responde la hormiga arriera 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*, 1-8.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *82*, 1249-1261.

Morini, M.S.d.C.; Munhae, C. d. B., Leung, R., Candiani, D. F. y Voltolini, J. C. (2007). Comunidades de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em fragmentos de Mata Atlântica situados em áreas urbanizadas. *Iheringia Série Zoologia*, *97*(3), 246-252. doi.org/10.1590/S0073-47212007000300005

Naughton-Treves, L., Holland, M. B. y Brandon, K. (2005). The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, *30*, 219-252. https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.164507

Neita, J. C., Cortés, H. y Madrigal, A. (2004). Los himenópteros asociados a una parcela agroforestal de Borojoa patinoi, Cedrela odorata, Apeiba aspera e Inga spectabilis en la granja de la Universidad del Chocó, municipio de Lloró, Chocó. *Revista Colombiana de Entomología*, *30*(2), 233-239.

Niemelä, J. (1999). Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation*, *8*, 119-131. doi.org/10.1023/A:1008817325994

Olaya-Másmela, L. A., Chacón de Ulloa, P. y Payán, A. (2005). Hormigas (Hymenoptera:Formicidae) en centros hospitalarios del Valle del Cauca como vectores de patógenos nosocomiales. *Revista Colombiana de Entomología*, *31*(2), 183-187.

Pacheco, R. y Vasconcelos, H. L. (2007). Invertebrate conservation in urban areas: ants in the Brazilian cerrado. *Landscape and Urban Planning*, *81*, 193-199. doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.11.004

Palacio, E. E. (2019). Subfamilia Dorylinae. En *Hormigas de Colombia* (pp. 571-630). Universidad Nacional de Colombia.

Parris *et al*. (2018). The seven lamps of planning for biodiversity in the city. *Cities*, *83*, 44-53. https://doi.org/10.1016/j.cities.2018.06.007

Philpott, S. M., Perfecto, I., Armbrecht, I, y Parr C. L. (2010). Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. En *Ant ecology* (pp. 137-156). Oxford: Oxford University Press.

Pickett, S. T. A. y Cadenasso, M. L. (2006). Advancing urban ecological studies: Frameworks, concepts, and results from the Baltimore Ecosystem Study. *Austral Ecology, 31*, 114-125. doi:10.1111/j.1442-9993.2006.01586.x

Pineda-López R. (2019). Estimadores de la riqueza de especies. En Moreno, C. E., *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (Pp. 59-174). Ciudad de México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.

Porter, E.E., Forschner, B. R. y Blair, R. B. (2001). Woody vegetation and canopy fragmentation along a forest-to- urban gradient. *Urban Ecosystems*, *5*, 131-151. doi.org/10.1023/A:1022391721622

Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M. y Lindenmayer, D. B. (2018). The importance of scattered trees for biodiversity conservation: a global metaanalysis. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1), 205-214. doi.org/10.1111/1365-2664.12943

Ramos-Ortega L. M., Guerrero, R. J., Sierra, H. A. y Roncallo J. D. (2021). Diversidad de hormigas en ambientes urbanos de la ciudad de Santa Marta. v1.4. Universidad del Magdalena. Dataset/Occurrence. https://doi.org/10.15472/2cdkza

Rangel, J. O., y Carvajal-Cogollo, J. E. (2012). Clima de la región Caribe colombiana. En *Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia* (pp. 67-129). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Rocha-Ortega, M. y Castaño-Meneses, G. (2015). Effects of urbanization on the diversity of ant assemblages in tropical dry forests, Mexico. *Urban Ecosystems*, *18*,1373-1388. doi: 10.1007/s11252-015-0446-8

Romero, H. y Jaffe, K. (1989). A Comparison of Methods for Sampling Ants (Hymenoptera, Formicidae) in Savannas. *Biotropica*, 21(4), 348-352. doi.org/10.2307/2388285

RStudio Team (2021). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC. Recuperado de http://www.rstudio.com/.

Roth, D. S., Perfecto, I. y Rathcke, B. (1994). The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications*, *4*(3), 423-436. doi.org/10.2307/1941947

Sanabria, C., Lavelle, P. y Fonte, S. (2014). Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology*, *84*, 24-30. Doi: dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.001

Sanabria, C., Dubs, F., Lavelle, P., Fonte, S. J. y Barot, S. (2016). Influence of regions, land uses and soil properties on termite and ant communities in agricultural landscapes of the Colombian Llanos. *European Journal of Soil Biology*, *74*, 81-92. Doi: dx.doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.03.008

Sánchez, J. A. y Urcuqui, A. M. (2006). Distancias de forrajeo de *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical del Jardín Botánico de Cali. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, *7*, 1-9.

Santiago, G. S., Campos, R. B. F. y Ribas, C. R. (2018). How does landscape anthropization affect the myrmecofauna of urban forest fragments? *Sociobiology*, *65*(3), 441-448. doi.org/10.13102/sociobiology.v65i3.3042

Santos, M.N. (2016). Research on urban ants: approaches and gaps. *Insectes Sociaux*, *63*(3), 359-371. doi: 10.1007/s00040-016-0483-1

Santos-Silva, L., Vicente, R. E. y Feitosa, R. M. (2016). Ant species (Hymenoptera, Formicidae) of forest fragments and urban areas in a meridional amazonian landscape. *Check List*, 12(3), 1-7. doi: 10.15560/12.3.1885

Santos, M. N., Delabie, J. H. C. y Queiroz, J. M. (2019). Biodiversity conservation in urban parks: a study of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Rio de Janeiro City. *Urban Ecosystems*, *22*, 927-942 doi.org/10.1007/s11252-019-00872-8

Santos, R. J., Dodonov, P. y Delabie, J. H. C. (2021). Effects of Habitat Conversion on Ant Functional Groups: A Global Review. *Sociobiology*, *68*(2), e6071. doi: 10.13102/sociobiology.v68i2.6071

Sarnat, E. M., Fischer, G., Guénard, B. y Economo, E. P (2015). Introduced Pheidole of the world: taxonomy, biology and distribution. *ZooKeys*, *543*: 1-109. doi.org/10.3897/zookeys.543.6050

Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M. K., Arlettaz, R. y Moretti, M. (2010). Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landscape Ecology*, *25*, 941-954. doi: 10.1007/s10980-010-9473-2

Savard, J. P. L., Clergeau, P y Mennechez, G. (2000). Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape Urban Plan*, *48*(3-4), 131-142. doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00037-2

Schmidt, C. A. y Shattuck, S. O. (2014). The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa*, *3817*(1), 1-242. doi: 10.11646/zootaxa.3817.1.1

Schneider, A., Friedl, M. A., y Potere, D. (2010). Mapping global urban areas using MODIS 500-m data: New methods and datasets based on 'urban ecoregions'. *Remote Sensing of Environment*, *114*(8), 1733-1746. doi.org/10.1016/j.rse.2010.03.003

Schultz, T. R. y Brady, S. G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(14), 5435-5440. doi: 10.1073/pnas.0711024105

Shochat E., Warren, P. S, Faeth, S. H., McIntyre, N.E. y Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(4), 186-91. doi: 10.1016/j.tree.2005.11.019.

Shochat, E., Lerman, S. B., Anderies, J. M., Warren, P. S., Faeth, S. H. y Nilon, C. H. (2010). Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*. *60*(3), 199-208. doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.6

Simanca-Fontalvo, R. y Fajardo-Herrera, R. J. (2013). Fauna de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en dos remanentes de bosque seco tropical (Bs-T) en Corrales de San Luis, Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo Entomológico de la Universidad del Valle*, *14*(1), 1-14.

Silva, R. R., Brandão, C. R. F. y Silvestre, R. (2004). Similarity between Cerrado localities in Central and Southeastern Brazil based on the dry season bait visitors ant fauna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *39*(3): 191-199. doi.org/10.1080/01650520412331271783

Snyder, W. E., y Evans, E. W. (2006). Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*, 95-122. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110107

Soares, N. S., Almeida, L. D. O., Gonçalves, C. A., Marcolino, M. T. y Bonetti, E. A. M. (2006). Survey of ants (Hymenoptera: Formicidae) in the urban area of Uberlândia, MG, Brazil. *Neotropical Entomology*, *35*(3), 324-328. doi.org/10.1590/S1519-566X2006000300005

Strewe, R., Villa-De León, C., Alzate, J., Beltrán, J., Moya, J., Navarro, C. y Utria, G. (2009). Las aves del campus de la Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. *Intropica*, *4*(1), 79-91.

Thompson, K., Austin, K. C., Smith, R. M., Warren, P. H., Angold, P. G. y Gaston, K. J. (2003). Urban domestic gardens (I): putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, *14*(1), 71-78. doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02129.x

Toit, M. J. y Cilliers, S. S. (2011). Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban–rural gradients. *Landscape Ecology*, *26*, 169-181. doi: 10.1007/s10980-010-9560-4

Toro, E. y Ortega, O. E. (2006). Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en algunas áreas protegidas del Valle de Aburrá. *Revista Colombiana de Entomología*, *32*(2), 214-220.

Ulrich, W. y Gotelli, N. J. (2013) Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, *122*(1), 2-18. doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20325.x

United Nations Human Settlements Programme. (2020). World Cities Report 2020. The Value of Sustainable Urbanization. Recuperado de https://unhabitat.org/wcr/

Uno, S., Cotton, J. y Philpott, S. M. (2010). Diversity, abundance, and species composition of ants in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, *13*, 425-441. doi: 10.1007/s11252-010-0136-5

Vasconcelos, H. L. (1999). Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, *8*, 407-418. doi.org/10.1023/A:1008891710230

Vergara-Navarro, E. V., Echavarría-Sánchez, H. y Serna-Cardona, F. J. (2007). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas al arboretum de la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, *40*, 497-505.

Villegas, A. (2018). *Hormigas carpinteras del género Camponotus (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical urbano de Santa Marta (Magdalena, Colombia)* (Trabajo de grado, Universidad del Magdalena). Recuperado de http://repositorio.unimagdalena.edu.co/jspui/handle/123456789/2600

Wania A, Kühn, I. y Klotz, S. (2006). Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape Urban Planning*, *75*(1), 97-110. doi: 10.1016/j.landurbplan.2004.12.006

Ward, P. (2000). Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. En Agosti, D., Majer, J. D. Alonso L. y Schultz T., *Ants, Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington: Smithsonian Institution Press.

Ward, P. S., Brady, S. G., Fisher, B. L. y Schultz, T. R. (2014). The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, *40*(1), 61-81 DOI: 10.1111/syen.12090

Werner, P. (2011). The ecology of urban areas and their functions for species diversity. *Landscape and Ecological Engineering*, *7*(2), 231-240. doi: 10.1007/ s11355-011-0153-4

Wu, J. G. (2008). Making the case for landscape ecology: An effective approach tourban sustainability. *Landscape Journal*, *27*, 41-50.

Wu, J. (2014). Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. *Landscape and Urban Planning*, *125*, 209-221. dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.01.018.

Yamaguchi, t. (2005). Influence of urbanization on ant distribution in parks of Tokyo and Chiba City, Japan II. Analysis of species. *Entomological Science*, *8*(1), 17-25. doi.org/10.1111/j.1479-8298.2005.00096.x

Yasuda, M. y Koike, F. (2009). The contribution of the bark of isolated trees as habitat for ants in an urban landscape. *Landscape and Urban Planning*, *92*(3-4), 276–281. doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.05.008

Zanette, L. R. S., Martins, R. P. y Ribeiro, S. P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis, *Landscape and Urban Planning*, 71(2–4), 105-121. doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.02.003

ANEXOS

Anexo 1. Descripción de los sitios de muestreo para los ambientes urbanos de Santa Marta considerados en el estudio.

Sitio	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m)	Extensión total (ha)	Especies vegetales
Parcela Bosque seco Unimagdalena (N01)	11°13'16.068''N 74°11'10.967''W	21	2,8	*Albizia niopoides*, *Cordia alba*, *Acacia polyphylla*, *Cynophalla flexuosa*, *Albizia graveolens*, *Pereskia guamach*, *Mimosa leiocarpa*, *Bursea simaruba*, *Anacardium excelsum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Prosopis juliflora*, entre otras especies (Tomado de Castellanos *et al*., 2019)
Fragmento de Bosque seco Quinta de San Pedro Alejandrino (N02)	11°13'42.06''N 74°10'31.259''W	26	22	
Reserva La Iguana Verde (N03)	11°10'11.172''N 74°10'29.639''W	100	19	
Quebrada Seca (N04)	11°13'9.624''N 74°8'32.1''W	81	6	
Campus Universidad del Magdalena (T01)	11°13'35.4''N 74°11'10.824''W	12	25,0	*Archontophoenix alexandrae* (Palma real australiana), *Tabebuia rosea* (Roble morado), *Ceiba pentandra* (Bonga), *Enterolobium cyclocarpum* (Orejero), *Mangifera indica* (Mango), *Prosopis juliflora* (Trupillo), *Melicoccus bijugatus* (Mamón), *Crescentia cujete* (Totumo), *Terminalia catappa* (Almendro), *Ceiba speciosa* (Ceiba espinosa). Dos morfoespecies.
Jardín Botánico Quinta de San Pedro Alejandrino (N02)	11°13'41.628''N 74°10'41.376''W	14	11,5	*Adonidia merrillii* (Palma manila), *Enterolobium cyclocarpum*, *Quadrella odoratissima* (Olivo), *Tamarindus indica* (Tamarindo), *Archontophoenix alexandrae* (Palma real australiana), *Ceiba pentandr*, *Lecythis minor* (Olla de mono), *Mangifera indica*, *Anacardium excelsum* (Caracolí), *Prosopis juliflora*, *Melicoccus bijugatus*, *Manilkara zapota* (Níspero). Cuatro morfoespecies.
Centro Recreacional Teyuna (T03)	11°10'57.648''N 74°13'0.191''W	6	13,0	*Mangifera indica*, *Delonix regia* (Acacia flor roja), *Tabebuia rosea*, *Terminalia catappa*, *Platymiscium pinnatum* (Trébol amarillo), *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus benjamina* (Laurel), *Melicoccus bijugatus*, *Ceiba speciosa*, *Archontophoenix alexandrae* (Palma real australiana), *Guadua* sp. (Guadua). Tres morfoespecies.
Parque del Agua (T04)	11°13'23.592''N 74°10'28.523''W	35	3,3	*Archontophoenix alexandrae*, *Terminalia catappa*, *Mangifera indica*, *Gliricidia sepium* (Mataratón), *Azadirachta indica* (Neem), *Ribes rubrum* (Grosella), *Spathodea campanulata* (Tulipán africano), *Ficus benjamina*, *Platymiscium pinnatum*, *Tamarindus indica*, *Ceiba speciosa*. 12 morfoespecies.
Parque Simón Bolívar (P02)	11°14'41.856''N 74°12'48.959''W	1	1,0	*Tabebuia rosea*, *Cocos nucifera* (Palma de coco), *Mangifera indica*, *Quadrella odoratissima*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Melicoccus bijugatus* (mamón), *Guazuma ulmifolia* (Guásimo), *Manilkara zapota* (Níspero), *Acacia farnesiana* (Acacia), *Terminalia catappa*. Una morfoespecie.
Parque Avenida del Río (P03)	11°13'52.68''N 74°11'8.843''W	26	0,1	*Mangifera indica*, *Tabebuia rosea*, *Platymiscium pinnatum*, *Terminalia catappa*, *Azadirachta indica*,

Sitio	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m)	Extensión total (ha)	Especies vegetales
				Melicoccus bijugatus, *Prosopis juliflora*, *Guazuma ulmifolia* (Guásimo). Cinco morfoespecies.
Parque de Gaira (P04)	11°11'23.28"N 74°13'22.115"W	13	0,4	*Mangifera indica*, *Platymiscium pinnatum*, *Melicoccus bijugatus*, *Terminalia catappa*, *Ceiba pentandra*, *Tabebuia rosea*, *Enterolobium cyclocarpum*. Una morfoespecie.
Parque de la Vida (P05)	11°12'43.2"N 74°11'20.615"W	18	0,8	*Terminalia catappa*, *Mangifera indica*, *Tabebuia rosea*, *Melicoccus bijugatus*, *Azadirachta indica*, *Platymiscium pinnatum*, *Delonix regia*.
Parque de Manzanares (P06)	11°13'55.884"N 74°12'38.123"W	4	0,9	*Tamarindus indica*, *Tabebuia rosea*, *Quadrella odoratissima*, *Mangifera indica*, *Terminalia catappa*. Dos morfoespecies.
Parque de la Equidad (P07)	11°13'27.408"N 74°11'50.82"W	11	1,4	*Ficus benjamina*, *Melicoccus bijugatus*, *Mangifera indica*, *Azadirachta indica*, *Quadrella odoratissima*, *Platymiscium pinnatum*, *Gliricidia sepium*, *Manilkara zapota*, *Tabebuia rosea*, *Terminalia catappa*, *Spondias purpurea* (Ciruela). Seis morfoespecies.
Parque de Los Almendros (P08)	11°14'45.168"N 74°11'42.827"W	5	0,1	*Mangifera indica*, *Adonidia merrillii* (Palma manila), *Azadirachta indica*. Dos morfoespecies.
Parque Los Trupillos (P09)	11°13'42.996"N 74°10'15.959"W	28	1,3	*Prosopis juliflora*, *Quadrella odoratissima*, *Azadirachta indica*, *Ceiba pentandra*, *Tabebuia rosea*, *Terminalia catappa*, *Platymiscium pinnatum*, *Cordia alba* (Uvita), *Melicoccus bijugatus*, *Gliricidia sepium*, *Mangifera indica*, *Vitex* sp. (Aceituno). Una morfoespecie.

Anexo 2. Validación de supuestos del análisis de regresión lineal múltiple.

Parque	Linealidad (1)	Normalidad (2)	Homogeneidad de varianzas (3)	Independencia de residuos (4)
riq_horm -área	r=0,84 (p=1,24 e-13)	W=0,959 (p=0,09)	Chi2=1,60 (p=0,21)	DW=1,30 (p=0,0006)
riq_horm -riq_vegetal	r=0,77 (p=1,15 e-10)			
riq_horm – densidad	r=0,01 (p=0,92)			
riq_horm -abundancia	r=0,80 (p=7,39 e-12)			
riq_horm -área_arb	r=0,75 (p=1,86 e-08)			
riq_horm -área_gris	r=0,75 (p=6,0 e-10)			

(1) Análisis de correlación de Pearson. (2) Prueba de Shapiro-Wilks. (3) Prueba Breusch Pagan. (4) Prueba Durbin-Watson.

Anexo 3. Listado de especies y categorías de grupos funcionales registradas en los ambientes urbanos de Santa Marta, Colombia. El símbolo de asterisco (*) denota a las especies exóticas. El símbolo de doble daga (‡) denota al estatus de hormigas vagabundas (tramp ants). Las combinaciones de letras indican el método de muestreo con el cual fueron recolectadas las especies: BaC (cebo carbohidrato); BaP (cebo proteína); Pf (trampas de caída o pitfall); mW (extracción con sacos mini Winkler); CM (recolección manual). Los valores entre paréntesis corresponden a la frecuencia de captura de la especie para cada ambiente y considerando todos los métodos de muestreo. PD: parques distritales; PT: parques temáticos; ZN: zonas naturales.

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
Myrmicinae	*Acromyrmex octospinosus*	Cultivadoras de hongos cortadoras de hojas (CHC)			CM, Pf (0,007)
	Acromyrmex santschii	Cultivadoras de hongos cortadoras de hojas (CHC)	BaC, CM (0,005)	CM (0,002)	BaC, Pf, mW, CM (0,190)
	Cardiocondyla emery *	Omnívoras Arbóreas (OA)		BaP, CM (0,004)	
	Cephalotes aff. *bimaculatus*	Omnívoras Arbóreas (OA)			CM, Pf (0,001)
	Cephalotes femoralis	Omnívoras Arbóreas (OA)	CM (0,009)	BaP, CM (0,036)	Pf, mW, CM (0,017)
	Cephalotes minutus	Omnívoras Arbóreas (OA)	CM (0,001)	CM (0,028)	BaP, Pf, mW, CM (0,038)
	Cephalotes pellans	Omnívoras Arbóreas (OA)			Pf, mW, CM (0,007)
	Cephalotes pusillus	Omnívoras Arbóreas (OA)	BaC, BaP, CM (0,021)	BaP, CM (0,066)	Pf, mW, CM (0,080)
	Cephalotes sp.	Omnívoras Arbóreas (OA)			mW (0,001)
	Crematogaster abstinens	Omnívoras Arbóreas (OA)	BaP (0,003)	BaC, BaP, CM (0,102)	
	Crematogaster crinosa	Omnívoras Arbóreas (OA)	BaP, CM (0,022)	CM (0,047)	BaP, Pf, mW, CM (0,041)
	Crematogaster distans	Omnívoras Arbóreas (OA)		BaP (0,002)	mW, CM (0,002)
	Crematogaster limata	Omnívoras Arbóreas (OA)			CM (0,001)
	Crematogaster obscurata	Omnívoras Arbóreas (OA)	CM (0,001)		Pf, mW, CM (0,037)
	Crematogaster rochai	Omnívoras Arbóreas (OA)	CM (0,021)	BaP, CM (0,030)	Pf, CM (0,004)
	Crematogaster torosa	Omnívoras Arbóreas (OA)			BaP, Pf, CM (0,022)
	Cyphomyrmex flavidus	Cultivadoras de hongos de levaduras (CHL)			Pf, mW (0,004)
	Cyphomyrmex rimosus	Cultivadoras de hongos de levaduras (CHL)	BaP (0,001)	BaC, CM (0,011)	Pf, mW, CM (0,059)
	Kalathomyrmex emery	Cultivadoras de hongos inferiores (CHI)	CM (0,001)	BaC (0,002)	

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
	Megalomyrmex silvestrii	Omnívoras hojarascas/hipogea tamaño medio (OGM)			mW (0,001)
	Monomorium pharaonis *	Omnívoras Arbóreas (OA)		CM (0,002)	
	Mycetomoellerius urichii	Cultivadoras de hongos superiores (CHS)	BaC, BaP (0,007)	BaC, BaP, CM (0,030)	BaC, Pf, mW, CM (0,110)
	Mycetomoellerius zeteki	Cultivadoras de hongos superiores (CHS)			Pf, mW, CM (0,003)
	Myrmicocrypta buenzlii	Cultivadoras de hongos inferiores (CHI)		BaP (0,002)	Pf, mW (0,047)
	Nesomyrmex sp. n.	Omnívoras Arbóreas (OA)			Pf (0,001)
	Paratrachymyrmex cornetzi	Cultivadoras de hongos superiores (CHS)			Pf, mW (0,040)
	Paratrachymyrmex irmgardae	Cultivadoras de hongos superiores (CHS)	BaC, BaP (0,012)	BaC, BaP, CM (0,013)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,031)
	Pheidole distorta	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC (0,001)	BaC, BaP, CM 0,038)	BaC, Pf, mW (0,018)
	Pheidole fallax	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP (0,011)	BaC, BaP (0,085)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,238)
	Pheidole guajirana	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC (0,004)	BaC, BaP (0,028)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,161)
	Pheidole impressa	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			Pf (0,002)
	Pheidole indica *	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,349)	BaC, BaP (0,004)	
	Pheidole inversa	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,081)	BaC, BaP, CM (0,055)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,094)
	Pheidole leptina	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		CM (0,002)	BaC, BaP (0,002)
	Pheidole praeusta	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		BaC, BaP (0,024)	BaC (0,001)
	Pheidole radowszkowskii	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,023)	BaC, BaP, CM (0,062)	

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
	Pheidole sp7	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		BaP (0,004)	Pf, mW, CM (0,004)
	Pheidole subarmata	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP (0,007)	BaC, BaP, CM (0,075)	BaC, BaP, Pf (0,015)
	Pheidole urbana	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP (0,021)	BaC, BaP (0,036)	BaC, BaP, Pf, mW (0,072)
	Pogonomyrmex mayri	Omnívoras epigeas tamaño grande/medio (OEG)		BaC, BaP, CM (0,053)	BaC, BaP, Pf, mW (0,172)
	Rogeria curvipubens	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			mW (0,001)
	Rogeria foreli	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			Pf, mW (0,022)
	Sericomyrmex bondari	Cultivadoras de hongos superiores (CHS)			Pf, mW (0,007)
	Solenopsis altinodis	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC (0,001)	BaC, BaP, CM (0,041)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,083)
	Solenopsis bicolor	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		BaC, BaP (0,006)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,099)
	Solenopsis geminata	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,083)	BaC, BaP, CM (0,134)	BaP, Pf, mW, CM (0,014)
	Solenopsis picea	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			Pf, mW (0,073)
	Solenopsis whitfordi	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			Pf, mW (0,013)
	Strumigenys dyseides	Depredadoras dacetinas (DD)			Pf (0,001)
	Strumigenys eggersi	Depredadoras dacetinas (DD)			mW (0,002)
	Strumigenys elongata	Depredadoras dacetinas (DD)			mW (0,013)
	Strumigenys spatula	Depredadoras dacetinas (DD)			Pf, mW (0,005)
	Strumigenys tanimastax	Depredadoras dacetinas (DD)			mW (0,017)

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
	Temnothorax subditivus	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)			BaP, Pf, mW, CM (0,092)
	Tetramorium lanuginosum *	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaP (0,001)		
	Tetramorium simillimum *	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,009)		
	Trichomyrmex destructor *‡	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, BaP, CM (0,235)	BaC, BaP, CM (0,077)	Pf, CM (0,003)
	Wasmannia auropunctata	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		BaC (0,002)	BaC, BaP, Pf, mW (0,015)
Ponerinae	*Anochetus inermis*	Depredadoras generalistas hojarasca/hipogea tamaño medio (DGM)			BaP, Pf, mW (0,076)
	Hypoponera clavatula	Depredadoras generalistas hojarasca/hipogea tamaño pequeño (DHP)			mW (0,006)
	Hypoponera opacior	Depredadoras generalistas hojarasca/hipogea tamaño pequeño (DHP)			Pf, mW (0,037)
	Leptogenys pubiceps	Especialistas del suelo depredadoras/forrajeras de isópodos			Pf, mW, CM (0,022)
	Leptogenys ritae	Especialistas del suelo depredadoras/forrajeras de isópodos			Pf, mW (0,002)
	Odontomachus bauri	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)		BaC, BaP, CM (0,024)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,079)
	Odontomachus ruginodis	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)			Pf, mW, CM (0,035)
	Pachycondyla harpax	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)			BaP, Pf, mW (0,024)
	Platythyrea pilosula	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)			Pf (0,003)
	Thaumatomyrmex sp1	Depredadoras de milípedos especializada del suelo (MES)			CM (0,001)

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
Formicinae	*Brachymyrmex cordemoyi*	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, BaP, CM (0,014)	BaC, BaP, CM (0,0047)	mW (0,002)
	Brachymyrmex minutus	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, BaP, CM (0,076)	BaC, BaP, CM (0,085)	BaP, Pf, mW, CM (0,065)
	Camponotus blandus pronotalis	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, BaP, CM (0,021)	BaC, BaP, CM (0,202)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,021)
	Camponotus coruscus	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)			Pf, mW (0,015)
	Camponotus lindigi	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, BaP, CM (0,032)	BaC, BaP, CM (0,094)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,115)
	Camponotus sp	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)			Pf (0,001)
	Camponotus zonatus	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	BaC, CM (0,004)	CM (0,008)	Pf, mW, CM (0,124)
	Nylanderia nodifera	Omnívoras hojarasca/hipogea tamaño medio (OGM)	BaP (0,001)	BaC, BaP, CM (0,034)	BaC, Pf, mW (0,007)
	Paratrechina longicornis *‡	Omnívoras hojarasca/hipogea tamaño medio (OGM)	BaC, BaP, CM (0,086)	BaC, BaP, CM (0,141)	BaP, Pf, CM (0,020)
Peudomyrmecinae	*Pseudomyrmex boopis*	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,001)	CM (0,002)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,037)
	Pseudomyrmex curacaensis	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,001)		
	Pseudomyrmex eduardi	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)		CM (0,002)	
	Pseudomyrmex elongatus	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)		BaC, CM (0,006)	Pf, CM (0,07)
	Pseudomyrmex gracilis	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,002)	BaP, CM (0,008)	CM (0,001)
	Pseudomyrmex simplex	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,001)	CM (0,004)	Pf, CM (0,010)

Subfamilia	Especie	Grupo Funcional	PD	PT	ZN
	Pseudomyrmex urbanus	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,010)	CM (0,0034)	Pf, mW, CM (0,008)
	Pseudomyrmex venustus	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)	CM (0,001)	CM (0,015)	Pf, CM (0,007)
Dolichoderinae	*Azteca* sp1	Omnívoras Arbóreas (OA)		CM (0,004)	
	Dolichoderus diversus	Omnívoras Arbóreas (OA)			mW (0,001)
	Dorymyrmex biconis	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP, CM (0,375)	BaC, BaP, CM (0,252)	Pf, mW, CM (0,009)
	Dorymyrmex sp1	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	CM (0,001)	BaC, BaP, CM (0,017)	
	Dorymyrmex tuberosus	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)	BaC, BaP (0,002)		
	Forelius damiani	Omnívoras epigea/hojarasca/hipogea pequeña (OP)		BaC (0,002)	BaC, Pf, mW (0,016)
	*Tapinoma melanocephalum**‡	Omnívoras Arbóreas/Suelo (OAS)	CM (0,001)	BaC, CM (0,049)	BaC, BaP, Pf, CM (0,012)
Ectatomminae	*Ectatomma* aff. *ruidum*	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)			Pf (0,001)
	Ectatomma ruidum	Depredadoras generalistas epigeas grandes (DEG)	BaC, BaP, CM (0,105)	BaC, BaP, CM (0,286)	BaC, BaP, Pf, mW, CM (0,805)
	Ectatomma tuberculatum	Depredadoras generalistas arbóreas tamaño grande/pequeño (DAG)			CM (0,001)
Dorylinae	*Labidus coecus*	Hormigas legionarias (HL)			Pf, mW (0,020)
	Neivamyrmex iridescens	Hormigas legionarias (HL)		CM	Pf (0,002)