

UNIVERSIDAD DEL VALLE



DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE HORMIGAS Y ESCARABAJOS CARÁBIDOS
DEL SUELO EN UN PAISAJE CAFETERO DEL CAUCA, COLOMBIA

ANDERSON ARENAS CLAVIJO

INGE ARMBRECHT, Ph.D

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS-BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

NOVIEMBRE, 2016

AGRADECIMIENTOS

Antes que a nadie, debo agradecer a Dios por la oportunidad maravillosa de adentrarme en el conocimiento (al menos de una parte) de los fascinantes sistemas biológicos que subsisten en este planeta. No pretendo que quien lea este agradecimiento inicial busque razones para contender, sólo quiero honrar a quien considero el más importante.

Agradezco el apoyo recibido por parte de mi familia: mi esposa Claudia Lorena Balanta Mejía fue de gran ayuda en las labores de campo, mi hija Valeria Arenas Balanta fue, sin duda alguna, la persona que más me motivó a entrar a mis estudios de maestría. Agradezco a mis padres Rodrigo Arenas y Pilar Clavijo, quienes ofrecieron mucho apoyo logístico para el desarrollo de mis labores académicas.

Agradezco el apoyo de la Universidad del Valle, al proyecto de convocatoria interna CI 71000, en el que se enmarca el presente trabajo, y al programa Jóvenes Investigadores e innovadores 706-2015 por patrocinar parte de la investigación. La doctora Inge Armbrrecht fue de invaluable ayuda para concretar este documento, además de ser una atenta directora de investigación. Agradezco al doctor James Montoya por su apoyo logístico al inicio de este proceso académico. Agradezco a mi buen amigo, el doctor Ildefonso Ruiz-Tapiador, quien me ha motivado a continuar con el trabajo en el grupo taxonómico de los Carabidae, y quien además ha sido de gran valor para mi crecimiento profesional. Agradezco también a los auxiliares de campo: don Eibar Calambaz y su hijo Víctor, unos verdaderos luchadores. No podría dejar de agradecer a cada uno de los propietarios de las fincas, quienes con su característica amabilidad me permitieron hurgar en sus terrenos en busca de evidencia biológica. El curador Danny Shpeley (Museo Strickland-Universidad de Alberta, Edmonton-Canadá) fue de valiosa ayuda para identificar dos Harpalini muy similares entre sí.

Finalmente agradezco el apoyo en las labores de laboratorio a Bryan Ospina. Leonardo Fabio Rivera, Carlos Santamaría, Elisabeth Jiménez y Juan Carlos Abadía me ayudaron a resolver dudas taxonómicas relacionadas con las hormigas.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	ii
LISTADO DE TABLAS Y FIGURAS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS	3
ANTECEDENTES	3
La producción cafetera en Colombia	3
La diversidad biológica y su cuantificación.....	4
Las hormigas en los agroecosistemas.....	5
Los carábidos en los agroecosistemas	7
OBJETIVOS.....	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
Zona de estudio	10
Diseño del muestreo.....	11
Fase de laboratorio.....	12
Análisis de datos	13
Prueba de autocorrelación espacial.	13
Diversidad de especies.	13
Efectos del uso del suelo y sequía sobre la riqueza y abundancia.	14
Composición de las comunidades y especies indicadoras.	14
RESULTADOS	15
Prueba de autocorrelación espacial.....	15
Diversidad de especies.....	15
Efectos del uso del suelo y avance de la sequía sobre la riqueza y abundancia	19
Composición de las comunidades y especies indicadoras.	23
DISCUSIÓN.....	26
Prueba de autocorrelación espacial.....	27

Diversidad de especies.....	28
Patrones generales de riqueza de Formicidae	28
Sobre las especies de hormigas mayormente registradas.....	29
Acumulación de especies de hormigas.....	30
Patrones generales de riqueza de Carabidae	31
Sobre las especies de carábidos mayormente registradas	32
Acumulación de especies de Carabidae	32
Efectos del uso del suelo y avance de la sequía sobre la riqueza y abundancia	33
Riqueza y abundancia de hormigas	33
Riqueza y abundancia de carábidos	34
Composición de las comunidades y especies indicadoras.	36
CONCLUSIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	39
ANEXOS	53

LISTADO DE TABLAS Y FIGURAS

Casos

Figura 1.	11
Figura 10.	26
Figura 2.	12
Figura 3.	16
Figura 4.	17
Figura 5.	18
Figura 6.	20
Figura 7.	21
Figura 8.	22
Figura 9.	23
Figura A1.	64
Figura A2.	65
Tabla 1.	18
Tabla 2.	21
Tabla 3.	24
Tabla A1	53
Tabla A2.	54
Tabla A3.	63

DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE HORMIGAS Y ESCARABAJOS CARÁBIDOS DEL SUELO EN UN PAISAJE CAFETERO DEL CAUCA, COLOMBIA

RESUMEN

En las últimas décadas, la producción cafetera en Colombia ha seguido los lineamientos de la revolución verde, cambiando los cultivos plantados bajo la sombra de árboles por cultivos a pleno sol que simplifican los paisajes, eliminan la diversidad biológica asociada, limitan sus interacciones y reducen de los servicios ecológicos. Esta investigación evalúa el efecto del tipo de manejo agrícola de los cafetales (sol y sombra) sobre la diversidad de hormigas y escarabajos carábidos del suelo, comparados con parches de vegetación natural, y teniendo en cuenta el avance de un proceso climático de gran escala, el fenómeno de El Niño. El estudio se realizó en dos veredas de Caldono- Cauca. Los especímenes se obtuvieron en dos sesiones de colecta con dos técnicas de muestreo: trampas de caída y extracción de hojarasca con sacos mini-Winkler, en ocho unidades de muestreo por cada uso del suelo. La acumulación de especies mostró que el muestreo de hormigas fue representativo. Por su parte, la representatividad de los carábidos fue baja. La riqueza esperada de hormigas fue mayor en los parches de vegetación natural que en los sistemas cultivados, mientras que los carábidos tuvieron una riqueza esperada similar entre los usos del suelo. La riqueza de hormigas en parches de vegetación natural disminuyó con el avance de la sequía, las hormigas y los carábidos omnívoros fueron más abundantes en cafetales de sol, los carábidos depredadores fueron más ricos y abundantes en parches de vegetación. La composición de hormigas de cafetales de sombra se asemejó a la de parches de vegetación natural, y los cafetales de sol tuvieron una comunidad de hormigas muy diferenciable; esto se reflejó en una relativamente alta cantidad de especies indicadoras. Pese a que los carábidos no fueron suficientemente abundantes para ser analizados en términos de la comunidad, presentaron una especie indicadora de uso del suelo, además, se registró una especie que no se reportaba desde su descubrimiento en 1878, y el primer registro de otra especie para el país. Se concluye que los cafetales de sol homogenizan la diversidad de hormigas, que los parches de vegetación mantienen una diversidad única de

hormigas y carábidos, y que los cafetales de sombra contribuyen al mantenimiento de parte de esa diversidad.

PALABRAS CLAVE: Coleoptera, conservación de carábidos, conservación de hormigas, escala de observación, Formicidae, transformación del paisaje, uso del suelo.

ABSTRACT

In recent years, coffee production in Colombia has followed the guidelines of green revolution, changing crops planted under the shade of trees into full sun crops, which simplify landscapes, eliminate associated biological diversity, limit their interactions and reduce ecological services. This research evaluates the effect of the type of agricultural management of coffee farms (sun and shade) on the diversity of soil ants and carabid beetles, compared with natural vegetation patches, ant taking into account the progress of a large-scale climatic process, El Niño phenomenon. The study was conducted in two villages of Caldono- Cauca. Specimens were obtained in two collecting sessions with two sampling techniques: pitfall traps and leaf litter extraction with mini-Winkler sacs, in eight sampling units at each land use. Species accumulation showed that ant sampling was representative, meanwhile, the representativeness of carabids was low. The expected richness of ants was higher in natural vegetation patches than cultivated systems, while carabids had a similar expected richness between land uses. The richness of ants in natural vegetation patches decreased as the drought advanced. Omnivorous ants and ground beetles were more abundant in sun coffee farms, predatory ground beetles were richer and abundant in natural vegetation patches. The composition of ants in shaded coffee farms was similar to that of natural vegetation patches, and sun coffee farms had a highly different community of ants. Although carabid beetles were not enough abundant to be analysed in terms of community, they presented a land-use indicator species, moreover, there was registered a species which was not reported since its discovery in 1878, and the first register of other species for the country. It is concluded that sun coffee farms homogenizes ants diversity, natural vegetation patches maintain a unique diversity of ants and ground beetles and shaded coffee farms contribute to maintain part of that diversity.

KEY WORDS: Coleoptera, Carabid conservation, Ant conservation, observation scale, Formicidae, landscape transformation, land use.

INTRODUCCIÓN

La producción agrícola actual ha adoptado el modelo la intensificación en forma de monocultivos y la expansión de terrenos dedicados a estos (Altieri y Toledo, 2011; Gutiérrez-Vélez et al., 2011). Este modelo -ampliamente distribuido- se conoce como agricultura industrial o “revolución verde” (Tilman, 1998). Pese al alto rendimiento neto de las cosechas de este modelo, el uso de insumos de origen petroquímico lo hacen muy costoso y poco eficiente (Pimentel, 2005; Tilman et al., 2002). Además, los efectos negativos causados por la agricultura industrial en el medio ambiente son grandes y ampliamente documentados (Ehrlich y Mooney, 1983; Matson et al., 1997; Robertson, 2000).

Los efectos negativos más evidentes de la agricultura industrial son la pérdida de hábitats naturales y consecuentemente, la fragmentación de paisajes (Foley et al., 2005). En la fragmentación de paisajes se forman parches pequeños y aislados de vegetación natural, embebidos en una matriz (Bennet y Saunders, 2010; Fahrig, 2003), que se forma al destinar la tierra a actividades humanas, como la agricultura, la ganadería, la construcción de viviendas, entre otras.

Como consecuencia de la fragmentación de hábitats naturales, la diversidad genética de la biota nativa disminuye, al igual que la riqueza, abundancia y distribución de las especies (Fahrig, 2003). Colombia no ha escapado a la simplificación de hábitats naturales, que ha ocurrido en todas las regiones del país. Los Andes –una de las regiones más biodiversas del mundo- iniciaron su transformación en Colombia por la siembra de café (Chacón de Ulloa et al., 2012; Decaëns et al., 2002; Etter et al., 2006; Etter y Villa, 2000; Kattan, 2002).

El cultivo de café es el más importante para la economía colombiana, y goza de gran popularidad en el mercado mundial, la bebida derivada de este cultivo es consumida en casi todos los lugares del planeta (International Coffee Organization, 2014). La expansión comercial del café y las políticas adoptadas por la Federación Nacional de Cafeteros en las últimas décadas –intensificar la densidad de siembra del cultivo, y favorecer económicamente a los campesinos que dedicaran sus tierras al cultivo de cafetos modificados para su crecimiento a pleno sol-, ocasionaron que muchos cultivadores

colombianos acudieran a la agricultura industrial como estrategia de producción, intentando sacar el mayor provecho comercial de su aceptación, al parecer sin tener en cuenta los efectos perjudiciales de tal estrategia para el medio ambiente y la diversidad biológica (Borrero 1986).

Dados los inconvenientes que la agricultura industrial ocasiona en los ecosistemas, se requieren estrategias diferentes para mejorar la producción agrícola y su sostenibilidad. Una de ellas es la agroecología, que busca favorecer la diversidad biológica en los agroecosistemas, al generar oportunidades para la interacción entre las especies nativas del paisaje, asociadas a las especies cultivadas (Vandermeer et al., 1998). Por otra parte, aunque se estableció el paradigma que la producción es mayor con la agricultura industrial, se ha demostrado que el rendimiento de las cosechas obtenidas con manejo agroecológico puede ser mayor que el del manejo industrial (Evans et al., 2011).

El uso de la energía y los insumos provenientes del petróleo es menor cuando el sistema productivo se concibe de forma agroecológica, con estrategias de producción casi ilimitadas (Altieri y Nicholls, 2005). Esto genera oportunidades de crecimiento económico para agricultores con bajos ingresos económicos y áreas de producción pequeñas (Badgley et al., 2007; Funes-Monzote, 2009). Dado que la diversidad biológica tiene un papel preponderante en el funcionamiento de los ecosistemas y presta servicios ecológicos (Dirzo et al., 2014; Swift et al., 2004; Tschamntke et al., 2012), es deseable que los agricultores la conozcan y entiendan su efecto en los agroecosistemas.

El efecto del tipo de manejo agrícola sobre la diversidad biológica se puede evidenciar por los cambios en la composición específica. Algunas especies son fieles a determinadas características ambientales propias de cada cobertura vegetal y se les denomina especies indicadoras. Dentro de los insectos, dos taxa se conocen como indicadores biológicos: las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) (Lobry De Bruyn, 1999) y los carábidos (Coleoptera: Carabidae) (Rainio y Niemelä, 2003; Sunderland, 2002).

Se ha comprobado que ambos taxa responden fielmente a los cambios en la calidad de hábitat. Por ejemplo, los carábidos responden a los cambios en el manejo de los cultivos -

arado mecanizado, capas de materia orgánica y uso de productos derivados del petróleo- (Wiedenmann et al., 2004; Navntoft et al., 2006; Fernandes Martins et al., 2012). Por su parte, las hormigas responden a la simplificación del hábitat (Armbrecht et al., 2005).

Dado que en la región neotropical se conocen pocos trabajos que relacionan los cambios de diversidad de carábidos del suelo con los métodos de producción agrícola cafetera (Goehring et al., 2002), el potencial de este grupo como indicador ecológico y la relación entre la diversidad de hormigas y carábidos (Haddad et al., 2011; Moraes et al., 2013), se planteó el presente estudio, que es necesario para profundizar estos aspectos en un cultivo de alta importancia comercial, como el café en Colombia.

HIPÓTESIS

Dado que la perturbación (intensificación) en los cafetales de sol es mayor que en los cafetales de sombrío, la diversidad de carábidos y hormigas es mayor en los parches de vegetación natural, seguidos de los cafetales de sombra, la diversidad, composición y estructura de ambos grupos se correlaciona positivamente. En términos estadísticos, la hipótesis nula establece que no hay diferencias significativas en la riqueza y composición de especies y abundancia de hormigas y carábidos entre coberturas vegetales en un gradiente de intensificación de uso del suelo.

ANTECEDENTES

La producción cafetera en Colombia

El café (*Coffea arabica* L.) es una especie vegetal de gran importancia comercial en Colombia, cuya producción ubica al país como el segundo a nivel mundial (International Coffee Organization, 2014). La mayoría de los cultivos de *C. arabica* en Colombia están plantados con variedades desarrolladas para resistir el pleno sol, sembradas a cielo abierto, con arbustos relativamente bajos y en altas densidades –hasta 10000 por hectárea (Armbrecht, 2016; Farfán-Valencia y Mestre-Mestre, 2004; Perfecto et al., 1996); los cultivos sembrados en esta disposición se conocen como “cafetales de sol”. Esta forma de producción proviene de la agricultura industrial, que depende de insumos químicos – fungicidas, herbicidas e insecticidas- para el óptimo desarrollo de los cultivos (Rappole et

al., 2003), esto disminuye la calidad y cantidad de servicios ecológicos prestados por la diversidad biológica asociada a los agroecosistemas (Foley et al., 2011).

La estrategia tradicional para producir café consiste en la siembra de los cafetos a la sombra de varias especies arbóreas, se conoce también como “cafetales de sombrío”, en este caso, los arbustos son de mayor porte y se siembran en menor densidad –entre 5000 y 8000 por hectárea-. Esto genera condiciones ambientales que favorecen la diversidad biológica asociada -junto con sus servicios (Vergara y Badano, 2009), pues la hojarasca que generan los árboles acompañantes amplía la variedad de microhábitats en el estrato suelo (Lavelle et al., 2006)

La estrategia de producción industrial ha desplazado a la tradicional bajo el argumento que el rendimiento en cafetales de sol es mayor que en cafetales de sombra (Perfecto et al., 1996; Rappole et al., 2003), esto ha causado que la diversidad biológica asociada sea menor en los cafetales de sol que en otras coberturas vegetales cercanas, como los parches de bosque y los sistemas cafeteros de sombrío (Goehring et al., 2002; Perfecto et al., 1997).

La diversidad biológica y su cuantificación

La diversidad biológica es resultado del proceso evolutivo, que abarca todos los niveles de organización de los seres vivos (Halffter, 1994). Pese a que la definición de este término en sí misma resulta complicada de abordar (Wilson y Peter, 1988), se puede decir que la diversidad biológica comprende al menos dos dimensiones relacionadas: la histórico-evolutiva, que estudia los patrones de cambio de las especies en el tiempo y el espacio (que es la escala más amplia), y la ecológico-funcional, que comprende los procesos y relaciones funcionales entre especies (que puede ser estudiada en una escala espacio-temporal menor) (Martín-Piera, 1997).

La escala taxonómica más usada para hacer inferencias en términos de diversidad biológica es la especie. El inventario de éstas (comunidad o ensamblaje, según el manejo conceptual) en un ecosistema dado se conoce como diversidad alfa. Esta es la categoría de reconocimiento básico de la diversidad biológica. La diversidad alfa constituye el patrimonio biológico y el conocimiento de ésta sienta las bases de la inferencia en las

demás categorías, los efectos de cualquier perturbación ambiental inducida -como lo es la instauración de un cultivo- se pueden visualizar con los conteos de especies (Moreno, 2001).

Los métodos para medir la diversidad alfa se pueden separar en dos grandes grupos: los que buscan cuantificar el número de especies y los que reconocen la estructura de la comunidad, entendida como el aporte relativo de cada especie. El análisis de la comunidad es también muy importante, porque los cambios en la identidad de las especies no son detectados en los índices o descripciones numéricas de la diversidad. Las medidas de diversidad alfa incluyen índices, funciones de acumulación de especies, rarefacción y métodos no paramétricos (Moreno, 2001).

Las comparaciones entre ecosistemas se hacen teniendo en cuenta el recambio de especies a medida que cambian los hábitats, e implica una escala espacial mayor que la alfa. Estas comparaciones se conocen como diversidad beta, los análisis en esta categoría permiten tomar decisiones relacionadas con el manejo de agroecosistemas, pues muestran el efecto contrastante de la intervención humana sobre los ambientes naturales (Moreno, 2001).

La diversidad beta se mide de tres maneras: (1) con índices de similitud/disimilitud, que miden la cantidad de especies compartidas entre determinados ecosistemas; (2) con índices de reemplazo de especies, que cuantifican el número de especies promedio que cambia entre un par de ecosistemas y (3) con índices de complementariedad -que miden el porcentaje de especies complementarias entre dos ecosistemas- (Jost, 2007).

Las hormigas en los agroecosistemas

Actualmente se reconocen 13074 especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) (Bolton, 2014), aunque se estima que este valor podría llegar a 25000 (Ward, 2009). Todas las especies de hormigas tienen comportamiento eusocial, es decir, varias generaciones de hormigas comparten el nido, el cuidado de la cría y dividen el trabajo de acuerdo con las castas (Jaffé 2004). Las reinas y machos son la casta reproductiva y usualmente llevan a cabo el proceso de dispersión, por medio del vuelo nupcial. Los machos tienen origen partenogenético y tienen baja longevidad después de la cópula. Las hormigas obreras

constituyen la casta no reproductiva y se encargan del mantenimiento y defensa de la colonia (Peeters y Molet, 2009).

Las hormigas tienen un amplio rango alimenticio, algunas especies son depredadoras, otras son omnívoras generalistas y otras como las Attini se alimentan de un hongo que crece sobre hojas que ellas cortan (Ward, 2009). La alta diversidad de las hormigas, su comportamiento territorial y sus preferencias alimenticias causaron su segregación en el ambiente. Algunas especies pueden aprovechar los recursos de áreas abiertas (como *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) y *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804)), mientras que otras tienen patrones de distribución restringidos al sotobosque, bosques ribereños o el dosel (Chacón de Ulloa et al., 2014).

Dadas estas características, las hormigas responden fielmente a los cambios ambientales, como la instauración de sistemas agrícolas. Algunas especies de hormigas se ajustan a las condiciones ambientales modificadas, mientras que otras no, por lo que sus patrones de respuesta las perfilan como indicadores ecológicos (Peck et al., 1998). Algunas especies de hormigas ayudan al control de plagas de cultivos, servicio ecológico que ha sido estimado en más de cuatrocientos mil millones de dólares a nivel mundial (Costanza et al., 1997).

En cafetales colombianos, se ha encontrado que las hormigas responden a diferentes manejos del cultivo, su diversidad disminuye a medida que la intensificación agrícola simplifica el paisaje. En Risaralda y Antioquia, la riqueza de hormigas de hojarasca fue mayor en cafetales con sombra poligenérica (varias especies arbóreas brindan sombra al cafetal) que en cafetales con sombra monogenérica (una sola especie arbórea brinda sombra al cafetal) y de sol (Armbrecht et al., 2005); en estos últimos, la variedad y distribución de las hormigas fue simplificada. En términos de conservación, los cultivos de polisombrío (es decir, que incorporan árboles pertenecientes a varios géneros) nunca van a remplazar la cobertura vegetal natural, aunque estos promueven la diversificación de especies de hormigas de hojarasca y aumentan la complejidad de las relaciones entre ellas, equilibrando los ecosistemas (Armbrecht et al., 2005).

En el norte del Cauca, Urrutia-Escobar y Armbrrecht (2013) estudiaron la composición y diversidad de hormigas, encontrando que la riqueza de hormigas (18.186 individuos) de los cafetales de sombra (60) fue ligeramente mayor que en los fragmentos de bosque secundario (56) y casi duplicó la riqueza de los cafetales de sol (33). Así mismo, la composición específica de las hormigas de cafetales de sombrero fue muy similar a la de los fragmentos de bosque. Las autoras concluyeron que las especies arbóreas asociadas a los cafetales de sombrero aumentan la heterogeneidad del paisaje y preservan la diversidad asociada, su equidad e interacciones ecológicas. Pese a esto, enfatizaron que los parches de bosque no son reemplazables en manera alguna, pues albergan especies de hormigas únicas dentro del paisaje.

Lo anterior demuestra que los cafetales de sombrero proveen un ambiente que propicia las interacciones ecológicas entre hormigas y que la diversidad de hormigas es mayor en cafetales cultivados a la sombra (mayormente poligenérica) que en cafetales de sol. Esta información, combinada con la de Carabidae, permitiría identificar patrones de diversidad conjuntos.

Los carábidos en sistemas alterados y agroecosistemas

Los carábidos (Coleoptera: Carabidae) son escarabajos muy diversos –se estiman 40.000 especies- que tienen preferencias microambientales bien conocidas (Antvogel y Bonn, 2001; Kleinwächter y Bürkel, 2008; Lövei y Sunderland, 1996; Niemelä et al., 1992). La disminución de las poblaciones de algunos carábidos frente a la fragmentación del hábitat ha sido documentada (Assmann y Janssen, 1999). Por otro lado, algunos estudios sobre diversidad de carábidos han demostrado que las especies de la matriz pueden ingresar fácilmente a los fragmentos de bosque pequeños (Fernandes Martins et al., 2012; Ulyshen et al., 2006), aumentando la riqueza de éstos, con respecto a los fragmentos más grandes (Lövei et al., 2006; Magura y Ködöböcz, 2007), a su vez, el manejo agrícola al que se someten los agroecosistemas también influencia a las comunidades de carábidos (Bengtsson et al., 2005; Döring y Kromp, 2003; Kromp, 1999).

Como los efectos de la fragmentación sobre la diversidad de carábidos son evidentes en términos poblacionales (aumento de poblaciones de áreas abiertas, disminución de especies

propias de bosques), mas no en términos de diversidad, las aproximaciones al estudio de los mismos deben ser cautelosas. En otras palabras, los valores numéricos de diversidad por sí solos no explican los acontecimientos ecológicos de las especies (Alaruikka et al., 2002; Niemelä, 2001). En análisis realizados directamente sobre las especies de carábidos en fragmentos de bosques, se ha encontrado que en los más pequeños habitan mayoritariamente especies típicas de la matriz; es más, las especies exclusivas de bosque no habitan en los fragmentos pequeños (Niemelä et al., 2007).

Los estudios descritos anteriormente corresponden en mayor medida a la región holártica, donde la taxonomía de Carabidae está relativamente bien. Mientras tanto, la resolución taxonómica en la región neotropical es baja; la mayoría de los trabajos han sido abordados principalmente a nivel de género (Cividanes et al., 2009; Erwin et al., 2012; Maveety et al., 2011). Más aún, los estudios sobre diversidad de carábidos en diferentes coberturas vegetales se concentran en el cono sur de América (Marasas et al., 2001; Porrini et al., 2014). La respuesta ecológica de los carábidos se ha trabajado poco en la parte norte de Suramérica (que hace parte del cinturón tropical) posiblemente por la falta de conocimiento taxonómico del grupo, dada la alta diversidad de los mismos en esta zona del planeta.

En un muestreo de nueve semanas realizado en Costa Rica, la abundancia de carábidos del suelo fue de 17 individuos en un fragmento de bosque grande, seguida de fragmentos de bosque pequeños (siete individuos) y nula en cafetales soleados, además la riqueza de especies de carábidos fue mayor en los fragmentos de bosque pequeños (cuatro especies) que en el fragmento grande (dos especies) (Goehring et al., 2002). Camero (2003) encontró tres especies que se asociaron exclusivamente a cultivos de café: *Tachys* (*Paratachys*) Casey, 1918, *Glyptolenus chalybeus* Dejean, 1831 y *Notiobia* Perty, 1830. Aunque este autor no especifica si los cafetales son de sombrero o soleados, sugirió que estas especies pueden considerarse como bioindicadoras de alteración de bosques, por lo menos en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Finalmente Martínez (2005) en su revisión taxonómica de los Carabidae de Colombia reportó cuatro ejemplares de diferentes géneros, asociados a cafetales: *Chlaenius* Bonelli, 1810, *Anisocnemus* Chaudoir, 1843 y

Selenophorus Dejean, 1831 de la tribu Harpalini, y *Calleida* Latreille & Dejean, 1824 de la tribu Lebiini.

Los carábidos han sido poco estudiados en el contexto de la caficultura y aún menos en la caficultura de los andes. Se conocen algunas especies asociadas al cultivo, pero son escasas en comparación con las de coberturas vegetales naturales cercanas. En términos de servicios ecológicos, se conoce poco sobre el papel de los carábidos en los agroecosistemas cafeteros, un precedente es que el género *Calosoma* Weber, 1801 puede consumir larvas de lepidópteros (Barrera, 2008). En Colombia no se conoce estudio alguno que relacione la diversidad de carábidos y la intensificación agrícola del cultivo de café, el más importante del país.

OBJETIVOS

General

Evaluar el efecto del manejo agrícola (sombrío y soleado) en cafetales del noroccidente del Cauca sobre la diversidad biológica de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) y escarabajos carábidos (Coleoptera: Carabidae) del suelo, así como sus gremios tróficos (omnívoros y depredadores), teniendo como referencia la cobertura vegetal natural (parches de vegetación natural), en el contexto de un período de sequía extremo.

Específicos

1. Identificar e inventariar la diversidad de hormigas y carábidos asociados al suelo de cafetales del norte del departamento de Cauca.
2. Comparar la diversidad, composición y estructura de los ensamblajes de hormigas y carábidos asociada a tres coberturas vegetales (parches de vegetación natural, cafetales de sombra y de sol), bajo condiciones de sequía prolongada.
3. Identificar las tendencias de diversidad, composición y estructura de ambos grupos de insectos, así como sus gremios tróficos, en las tres coberturas vegetales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

El estudio se realizó en el norte del departamento del Cauca, en el municipio de Caldon, en las veredas El Rosal y El Cabuyal. Esta zona tiene una conformación de mosaico en la que hay varios tipos de cultivo; los cafetales son los más abundantes -tanto de sol como de sombrío, con predominancia de estos últimos-; los cafetales de sol consistieron en parcelas no mayores a tres hectáreas, con baja diversidad de plantas acompañantes (usualmente *Musa paradisiaca* L.) y una gran cantidad de tratamientos agroquímicos. Por su parte, los cafetales de sombra consistieron en plantaciones cultivadas bajo la sombra de árboles de diversidad y densidad variable, la especie más común de estos árboles fue *Inga edulis* Martius, en algunos casos se presentaron especies maderables y otras especies frutales, la cantidad de agroquímicos en estas plantaciones fue menor que en los cafetales de sol. Finalmente, en la localidad se encuentran algunos parches de bosque secundario, que si bien todos presentan una cobertura de dosel superior al 70%, en general son degradados y pequeños (< 2 ha.), de éstos parches la comunidad extrae ocasionalmente árboles para madera e introducen ganado. En la localidad existe un bosque de galería asociado al río Ovejas, que surca la parte baja de la misma (Figura 1, Tabla A1). Durante el desarrollo del estudio se presentó un fuerte fenómeno de sequía, conocido como El Niño, durante el cual se llevaron a cabo las dos jornadas de colecta de especímenes: una durante el mes de agosto de 2015 y otra entre los meses de diciembre del mismo año y enero de 2016.

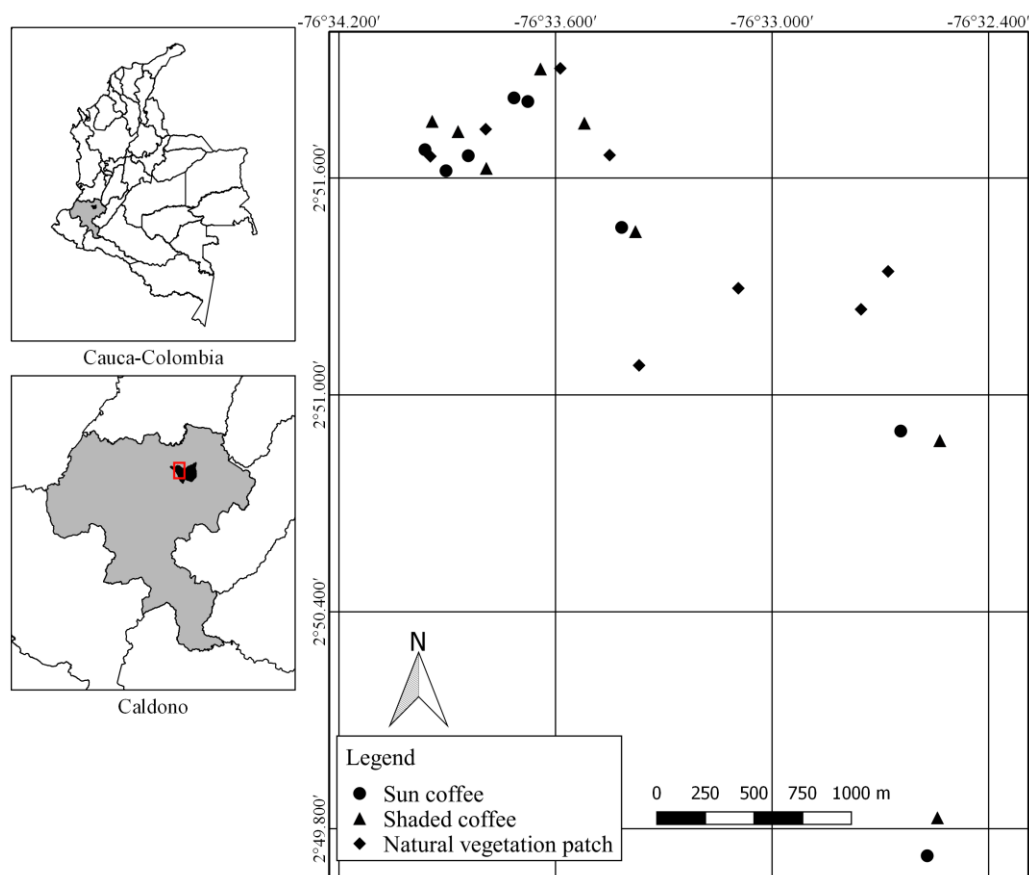


Figura 1. Mapa del municipio de Caldono, ubicando la zona de estudio en Colombia, departamento del Cauca, y mostrando los 24 puntos de muestreo. Los círculos representan los cafetales de sol, los triángulos los cafetales de sombra y los diamantes los parches de vegetación natural.

Diseño del muestreo

Se seleccionaron ocho parches de bosque, ocho cafetales de sol y ocho cafetales de sombra, para un total de 24 unidades de muestra (repeticiones espaciales). En cada una se instalaron cinco trampas de caída, que consistieron en vasos de 9 oz (266 ml), llenos en un tercio de su capacidad con una solución de alcohol diluido en agua hasta el 50 %. Además, se extrajeron y procesaron cinco muestras de hojarasca con sacos mini-Winkler. La distribución espacial de las trampas fue en forma de transecto. Se extrajo hojarasca 10 m al frente de cada trampa de caída (Figura 2). La muestra procesada de cada saco mini-Winkler se obtuvo recogiendo todo el material de un área de 1 m², este material se cernió en un saco

de malla de 4 cm² (2 x 2 cm), tras lo cual se separó el material cernido con destino al saco mini-Winkler y se devolvió el exceso de hojarasca al mismo lugar. Ambos métodos de captura (trampas de caída y sacos mini-Winkler) operaron durante 48 h, para complementar el muestreo de las especies. En adición a lo anterior, en cada unidad de muestra se buscaron de forma directa de hormigas y carábidos durante 1 h. Se capturaron los individuos desde la hojarasca hasta aproximadamente 1,5 m de altura, incluyendo los de la vegetación acompañante. Sólo las especies capturadas con trampas de caída o sacos Winkler fueron tenidas en cuenta para los análisis ecológicos y estadísticos. Las muestras provenientes de la captura directa sirvieron para completar el inventario. Todas las muestras fueron etiquetadas y transportadas al laboratorio para su limpieza e identificación.

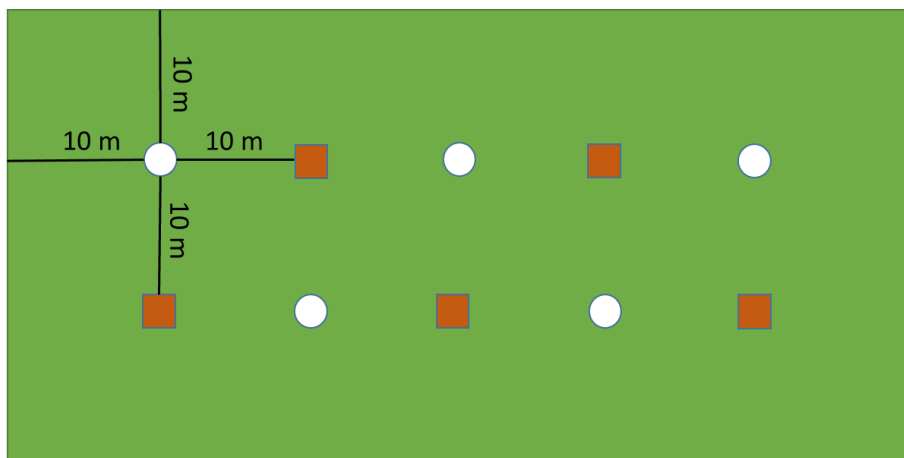


Figura 2. Disposición de los métodos de captura en cada cobertura vegetal, los cuadros corresponden a extracciones de hojarasca y los círculos a trampas de caída.

Fase de laboratorio

Se separaron las hormigas y los carábidos de los demás artrópodos y se ubicaron en viales con etanol al 96% hasta que las muestras estuvieron listas para su montaje en seco. Los especímenes fueron identificados con claves taxonómicas especializadas para cada grupo (p. ej Erwin et al., 2012; Jiménez et al., 2008). Todo el proceso se llevó a cabo en la Sección de Entomología del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad del Valle. El material procesado se ingresó al Museo de Entomología de la Universidad del Valle (MUSENUV).

Análisis de datos

Prueba de autocorrelación espacial.

Antes de realizar cualquier análisis de diversidad, se calculó si las observaciones de la diversidad biológica podrían estar influenciadas por la agregación espacial de las parcelas, más que por el uso del suelo, esto implica que si las parcelas con un mismo uso del suelo están muy cercanas entre sí, los efectos del uso del suelo sobre la diversidad biológica podrían verse enmascarados por la cercanía entre parcelas. Para ello se ejecutó una prueba de Mantel, en la que se determinó si había autocorrelación espacial entre los usos del suelo y sus posiciones geográficas, los usos del suelo se codificaron a valores numéricos para realizar la prueba de manera correcta (cafetal de sol= 1, cafetal de sombra= 2, parche de vegetación natural= 3), la prueba ejecuta una simulación de Monte-Carlo, con 9999 repeticiones. Se utilizó el paquete *ade4* para R (Dray y Dufour, 2007). También se corrió la prueba excluyendo los puntos más lejanos del muestreo (Figura 1), para descartar cualquier efecto de atenuamiento por la mayor distancia de éstos hacia los demás lugares de muestreo. Esta misma prueba se corrió con la riqueza de hormigas y carábidos de la localidad, para analizar si las cantidades de especies son similares entre parcelas más cercanas, finalmente se ejecutó la prueba, discriminando dos gremios tróficos para cada taxón (omnívoro y depredador).

Diversidad de especies.

Se listaron todas las especies de hormigas y carábidos capturadas con los tres métodos de captura (trampas de caída, sacos Winkler y captura directa) en cada parcela. Los análisis numéricos de la diversidad sólo incluyeron las especies capturadas en trampas de caída y sacos Winkler.

Se construyeron curvas de acumulación de especies (basadas en la incidencia de las mismas) a escala del paisaje, para reconocer si el muestreo de hormigas y carábidos fue representativo; a escala de los usos del suelo, se construyeron curvas de acumulación de especies basadas en el estimador Jackknife de segundo orden para establecer comparaciones entre cafetales y contrastarlos con los parches de vegetación natural. Para esto se usó el programa EstimateS v9.1.0 (Colwell, 2013).

Efectos del uso del suelo y sequía sobre la riqueza y abundancia.

Se construyeron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para encontrar si la época de muestreo o el uso del suelo afectaban la riqueza de especies y la abundancia de hormigas y carábidos, así como sus gremios tróficos –hormigas omnívoras y depredadoras, y carábidos consumidores de semillas y depredadores-. Se seleccionó el modelo que mejor se ajustó a la naturaleza de los datos, basado en el criterio AIC. Se utilizó el paquete *lme4* (Bates et al., 2015) para correr el análisis en R.

Composición de las comunidades y especies indicadoras.

Se analizó la relación entre la riqueza de carábidos y la de hormigas, para esto se correlacionaron las medidas de riqueza general de carábidos en función de la riqueza general de hormigas, en todas las parcelas. Además se analizaron las respuestas de la diversidad de forma discriminada, separando los usos del suelo y los gremios tróficos.

La composición de las comunidades de hormigas y carábidos se analizó de dos formas: las comunidades de hormigas se agruparon con base en un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), teniendo en cuenta el uso del suelo en el que fueron colectadas. Las comunidades de carábidos no pudieron analizarse por la baja cantidad de individuos colectados en cada parcela. Posterior al NMDS, se ejecutó un análisis de similitudes (ANOSIM) para probar la hipótesis de no diferencia entre los usos del suelo, para ejecutar ambos análisis se usó el paquete *vegan* v2.4.1 (Oksanen et al., 2016). Los agrupamientos fueron complementados con un análisis de especies indicadoras de hábitat (Dufrene y Legendre, 1997), usando el paquete *indicspecies* v1.7.6 (De Cáceres y Jansen, 2016) para R. Los análisis se realizaron separadamente para hormigas y carábidos, y se analizó por separado cada momento de muestreo, se usaron 9999 repeticiones y los resultados se consideraron significativos con $P = 0.1$. Esta significancia se seleccionó debido a la baja abundancia de carábidos, de modo que la detección de los efectos del uso del suelo sobre la comunidad de carábidos fuera distinguible. Dado lo anterior, este nivel de significancia podría considerarse aceptable, al menos para apreciar las tendencias de ciertas especies.

RESULTADOS

Prueba de autocorrelación espacial

Se encontró que no hubo correlación entre el uso del suelo de las parcelas y la distancia entre las mismas, tanto en el análisis de todas las parcelas (P-valor= 0.7069), como en la exclusión de las parcelas más lejanas (Sol 7, Sombra 7; Tabla A1) (P-valor= 0.4437). No se encontró autocorrelación espacial (calculada independientemente del uso del suelo) para la riqueza general de hormigas en ninguno de los períodos de muestreo, el único efecto de autocorrelación espacial se observó en la abundancia y riqueza de hormigas depredadoras en T2 (P = 0.0139); en los carábidos tampoco se hallaron patrones de agregación de especies.

Diversidad de especies de hormigas y carábidos

Se capturaron 28726 individuos de Formicidae, repartidos en 113 especies de 40 géneros; *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) fue la especie más abundante, con 15953 individuos, también fue la especie con mayor número de registros (271, con los métodos de captura pasiva). En el primer período de colecta se encontraron 89 especies de hormigas, mientras que en el segundo período se colectaron 83 especies. Para los dos períodos de colecta se capturaron 55 especies en cafetales de sol, mientras que en cafetales de sombra y parches de vegetación natural se capturaron 58 y 77 respectivamente (Figura 3).

Se encontraron 179 individuos de Carabidae, repartidos en 34 especies y 10 géneros; *Athrostictus* Bates, 1878 fue la especie más abundante y mayormente registrada, con 36 individuos y 13 registros. En el primer período de colecta se hallaron 15 especies de carábidos, en el segundo se hallaron 23. Teniendo en cuenta ambos períodos de captura, se encontraron 12 especies en cafetales de sol, 11 en cafetales de sombra y 14 en parches de vegetación natural (Figura 3).

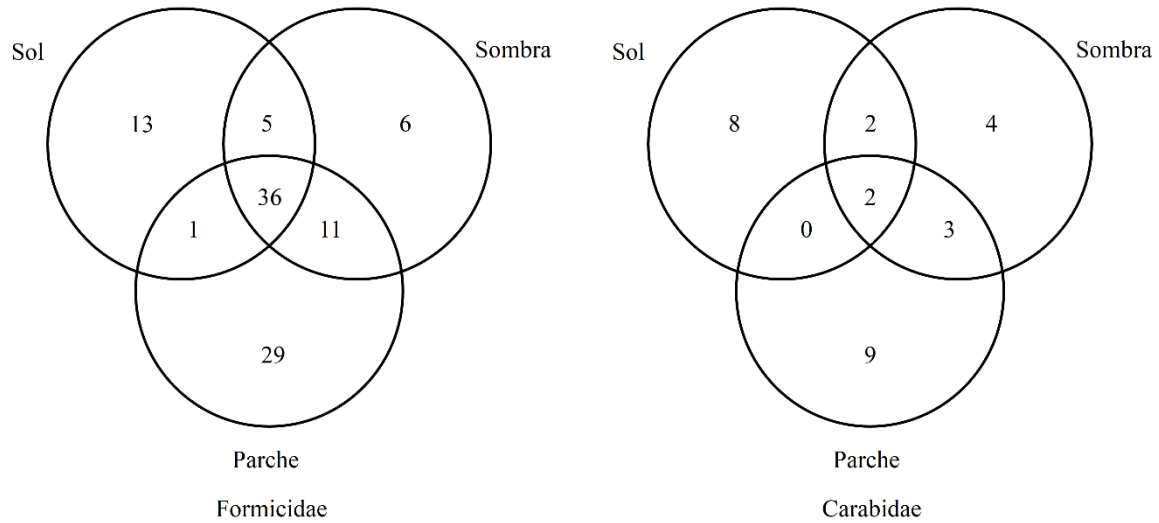


Figura 3. Distribución general de la cantidad de especies de Formicidae y Carabidae, de acuerdo con el uso del suelo.

Se capturaron 92 especies de hormigas con trampas de caída, 71 con sacos Winkler y 78 con captura directa. Para Carabidae, las cantidades de especies fueron 21, 15 y 21 respectivamente. Se capturaron 11 especies de hormigas de forma exclusiva con trampas de caída, 9 con sacos Winkler y 11 con captura directa; para Carabidae estos valores fueron 9, 3 y 6 respectivamente. De las 113 especies de hormigas registradas, 101 se capturaron con trampas de caída o sacos Winkler, mientras que de las 34 especies de Carabidae, se capturaron 28 con trampas de caída o sacos Winkler. (Tabla A2).

Se colectó cerca del 78% de especies de hormigas esperadas en el primer tiempo (T1) y 86% en el segundo tiempo (T2). Por otro lado, los carábidos estuvieron menormente representados, las especies observadas alcanzaron sólo el 57% de lo esperado en T1 y 61% en T2 (Tabla 1). A escala del uso del suelo, se estimaron mayores valores de riqueza de hormigas en parches de vegetación (Figura 4), tanto en T1 como en T2, la respuesta de los carábidos no fue consistente en el tiempo (Figura 5). El uso del suelo mejor muestreado para Formicidae fue el cafetal de sombra (80.72%) seguido de cafetal de sol (74.85%) y parche de vegetación (68.76%). En contraste, este último fue el mejor muestreado para Carabidae (59.89%), seguido de cafetal de sol (49.74%) y cafetal de sombra (44.06%).

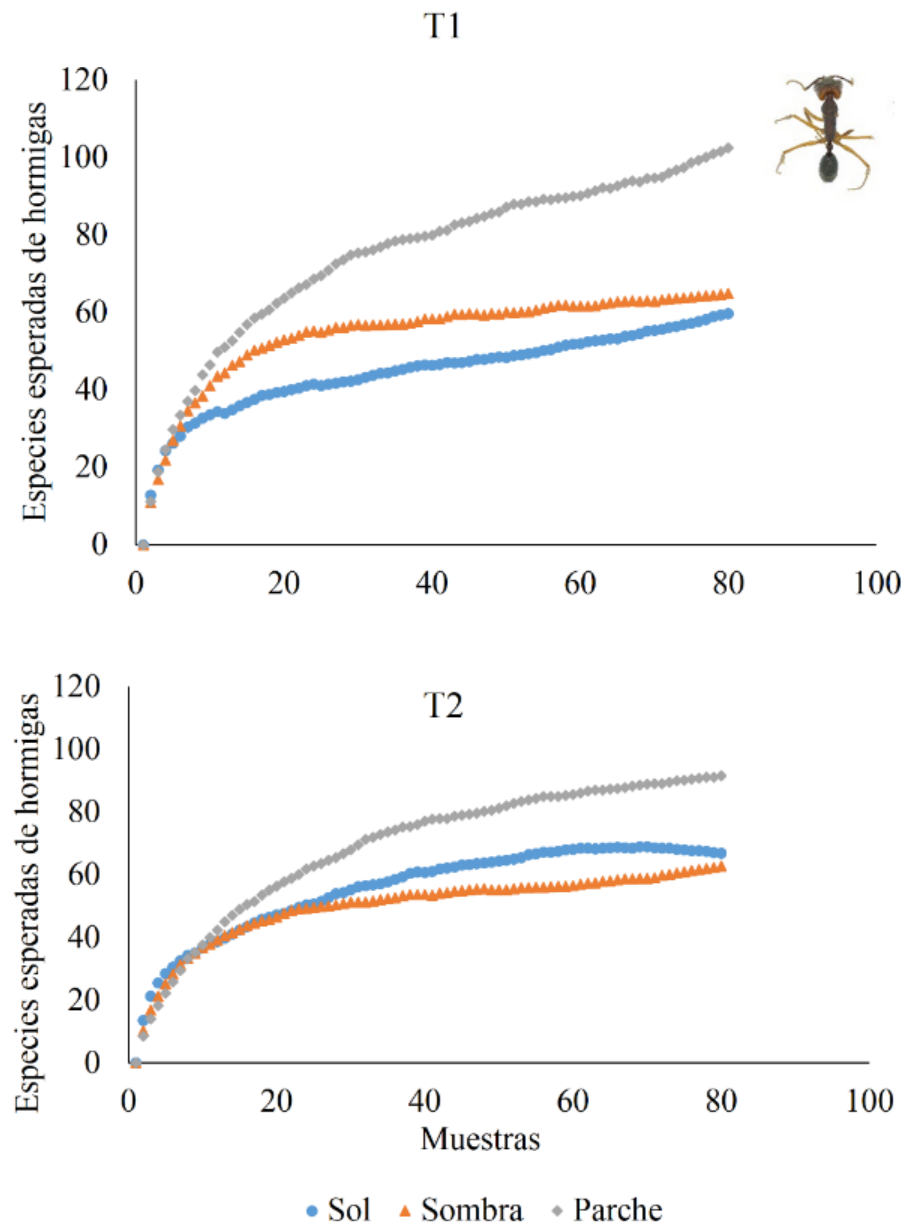


Figura 4. Efecto del uso del suelo sobre la riqueza esperada de hormigas en dos tiempos de muestreo, de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife 2. Los círculos representan cafetales de sol, los triángulos cafetales de sombra y los diamantes parches de vegetación natural.

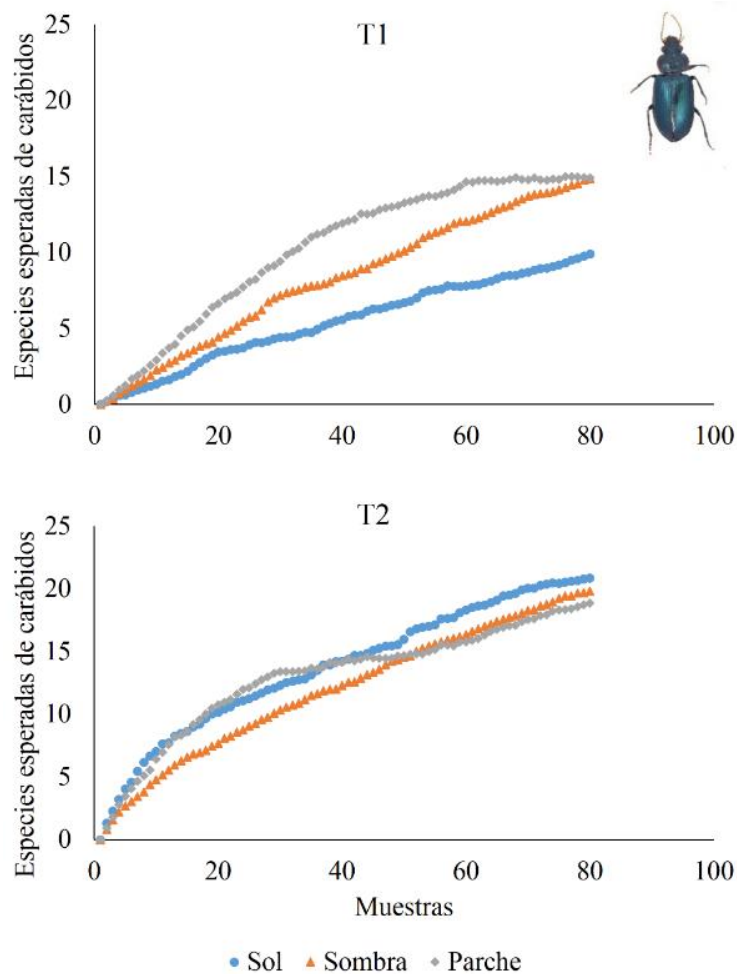


Figura 5. Efecto del uso del suelo sobre la riqueza esperada de carábidos en dos tiempos de muestreo, de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife 2. Los círculos representan cafetales de sol, los triángulos cafetales de sombra y los diamantes parches de vegetación natural.

Tabla 1. Acumulación de especies de hormigas y carábidos a escala del paisaje.

Tiempo	Familia	Especies observadas	Estimador		
			ICE	Jackknife 1	Jackknife 2
T1	Formicidae	89	106.76	110.91	126.8
	Carabidae	15	25.94	23.96	28.9
T2	Formicidae	83	93.45	97.94	98.0
	Carabidae	23	39.12	33.95	40.9

Efectos del uso del suelo y avance de la sequía sobre la riqueza y abundancia

El avance de la sequía disminuyó la riqueza de hormigas en parches de vegetación natural ($P_{T2-T1} = 0.0494$), pero no afectó la abundancia (Tabla 2, Figura 6a), mientras que el uso del suelo tuvo un efecto sobre la abundancia de hormigas; los cafetales de sol presentaron una mayor abundancia promedio que los otros usos del suelo ($P_{sol-sombra} = 0.0831$; $P_{sol-parche} = 0.0905$; Figura 6b). El uso del suelo no tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de especies de carábidos, a su vez el avance de la sequía ocasionó un incremento de la riqueza ($P_{T2-T1} = 0.0015$; Tabla 2, Figura 7a), la abundancia de carábidos se vio afectada tanto por el uso del suelo ($P_{sombra-sol} = 0.001$), como por el avance de la sequía ($P_{T2-T1} = 2.3 \times 10^{-7}$) (Figura 7b).

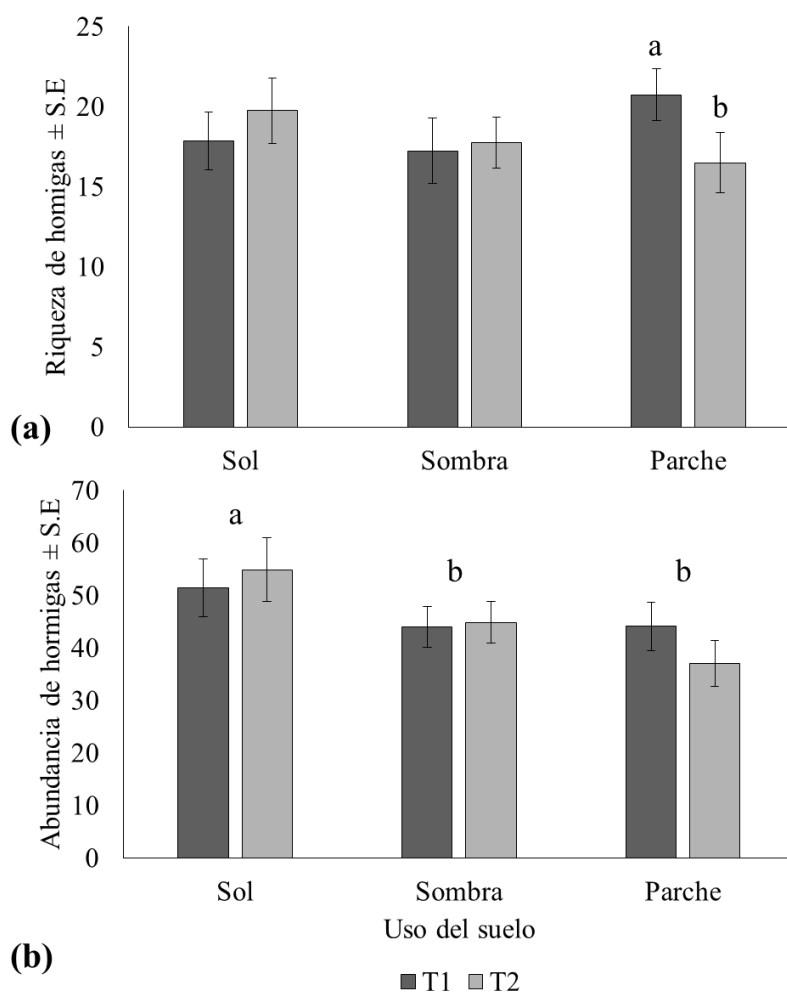


Figura 6. (a) Riqueza y (b) abundancia promedio de hormigas del suelo de tres usos del suelo, en dos períodos de captura, (a) las letras diferentes indican efecto del avance de la sequía (b) la ubicación de las letras en medio de las columnas indican que hay diferencias entre los usos del suelo, sin efecto significativo del avance de la sequía. Las letras diferentes representan diferencias con $P < 0.1$.

No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza de hormigas omnívoras y depredadoras ocasionadas por el uso del suelo o el tiempo, la abundancia de hormigas omnívoras fue mayor en cafetales de sol que en las otras coberturas ($P_{\text{sol-parche}} = 0.0001$; $P_{\text{sol-sombra}} = 0.0005$), por su parte, la abundancia de hormigas depredadoras fue menor en parches de vegetación natural ($P_{\text{parche-sol}} = 0.0026$; $P_{\text{parche-sombra}} = 0.0084$) (Tabla 2, Figura 8).

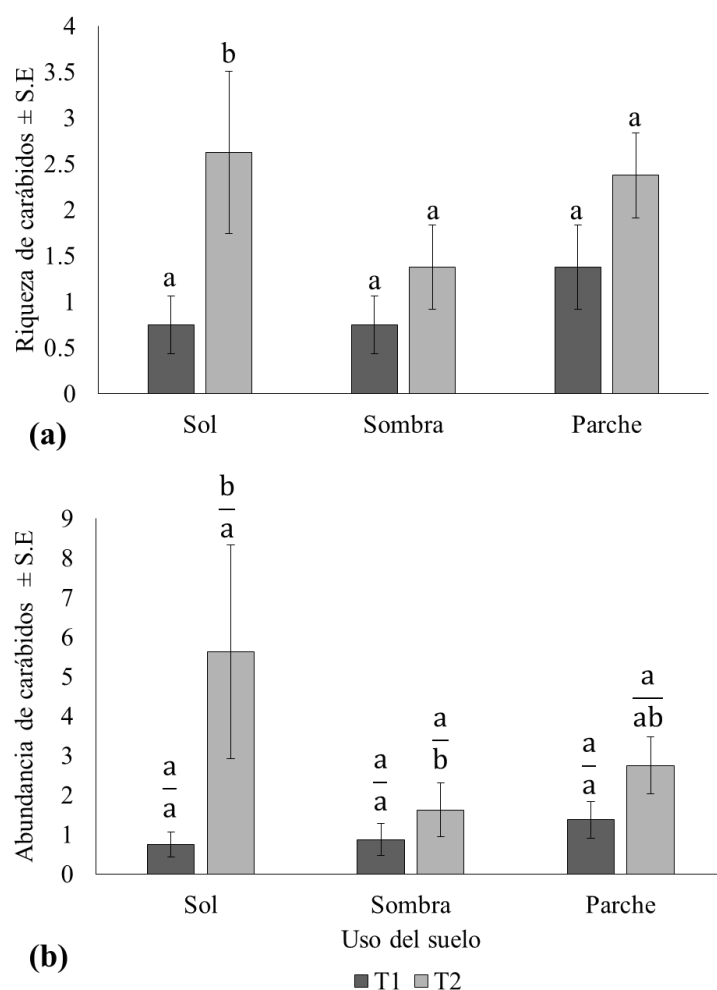


Figura 7. (a) Riqueza y (b) abundancia promedio de carábidos del suelo de tres usos del suelo, en dos períodos de captura; (a) las letras diferentes indican diferencias significativas ocasionadas por el avance de la sequía dentro de cada uso del suelo; (b) las letras sobre la línea horizontal indican si hay diferencias estadísticamente significativas ocasionadas por el tiempo dentro de cada uso del suelo, deben interpretarse de forma pareada, las letras debajo de la línea horizontal indican si hay diferencias entre los usos del suelo, en cada uno de los tiempos de muestreo, por lo que su interpretación debe hacerse en los grupos del mismo color. Significancia estadística con $P < 0.05$

Tabla 2. Efecto general del uso del suelo y avance de la sequía (tiempo) sobre la abundancia y riqueza de gremios tróficos de hormigas y escarabajos carábidos. Convenciones: Gl: grados de libertad; Riq: riqueza de especies; Abun: abundancia. Riq om: riqueza de omnívoros; Riq dep: riqueza de depredadores; Abun om: abundancia de omnívoros; Abun dep: abundancia de depredadores. Los valores en negrilla indican detección de efecto con significancia de $P < 0.1$.

Factor	Gl	Formicidae					
		Riq	Abun	Riq om	Riq dep	Abun om	Abun dep
Uso del suelo	2	0.6418	6.867x10⁻⁹	0.4554	0.7256	4.445x10⁻⁶	0.0430
Tiempo	1	0.6129	0.6398	0.3651	0.6010	0.4868	0.7470
Factor	Gl	Carabidae					
		Riq	Abun	Riq om	Riq dep	Abun om	Abun dep
Uso del suelo	2	0.1374	0.0008	0.0028	0.0549	8.114x10⁻⁹	0.1171
Tiempo	1	0.0010	1.698x10⁻⁸	0.0010	0.2044	1.917x10⁻⁹	0.0687

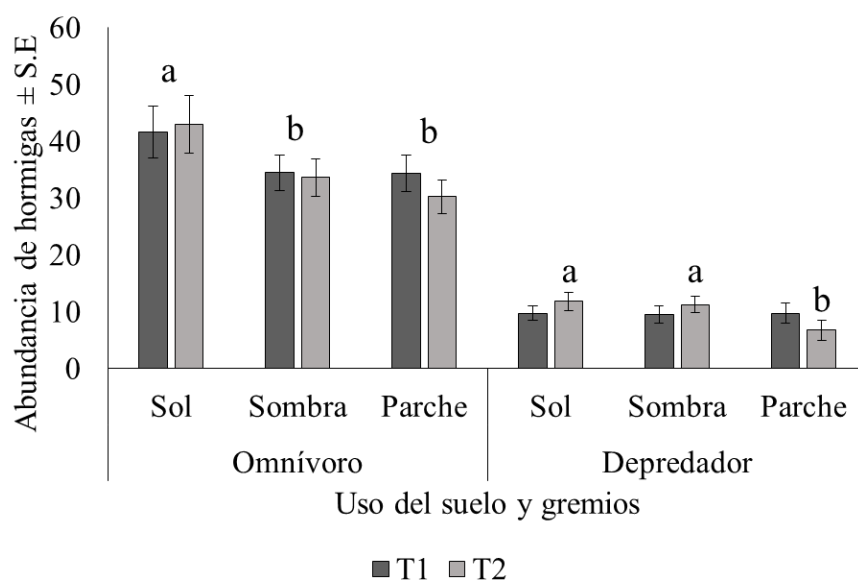


Figura 8. Abundancia promedio de hormigas depredadoras y omnívoras, en tres usos del suelo y dos períodos de muestreo. Hormigas omnívoras: las letras diferentes indican efecto del uso del suelo con $P < 0.05$ en T1 y $P < 0.001$ en T2. Hormigas depredadoras: las letras diferentes indican diferencias significativas en T2 con $P < 0.05$.

El avance de la sequía ocasionó un aumento en la riqueza de carábidos omnívoros en cafetales de sol ($P_{T2-T1} = 0.0334$) y en parches de vegetación natural ($P_{T2-T1} = 0.0543$), a su vez la riqueza de carábidos omnívoros fue mayor en cafetales de sol que en cafetales de sombra en T2 ($P_{sol-sombra} = 0.0283$) (Figura 9a). Por otro lado, la riqueza de carábidos depredadores fue mayor en parches de vegetación natural que en cafetales de sol en T1 ($P_{parche-sol} = 0.0607$) (Tabla 2, Figura 9a). No se encontraron diferencias significativas en la riqueza y abundancia de carábidos en T2.

La abundancia de carábidos omnívoros aumentó significativamente con el avance de la sequía en cafetales de sol y parches de vegetación natural ($P_{T2-T1} = 2.66 \times 10^{-5}$, $P_{T2-T1} = 0.0266$ respectivamente), en T2 se detectó que la mayor abundancia de carábidos omnívoros se presentó en cafetales de sol ($P_{sol-sombra} < 0.001$, $P_{sol-parche} = 0.001$, Figura 9b). Los carábidos depredadores fueron más abundantes en parches de vegetación natural que en cafetales de sol en T1 ($P_{parche-sol} = 0.0865$, Figura 9b).

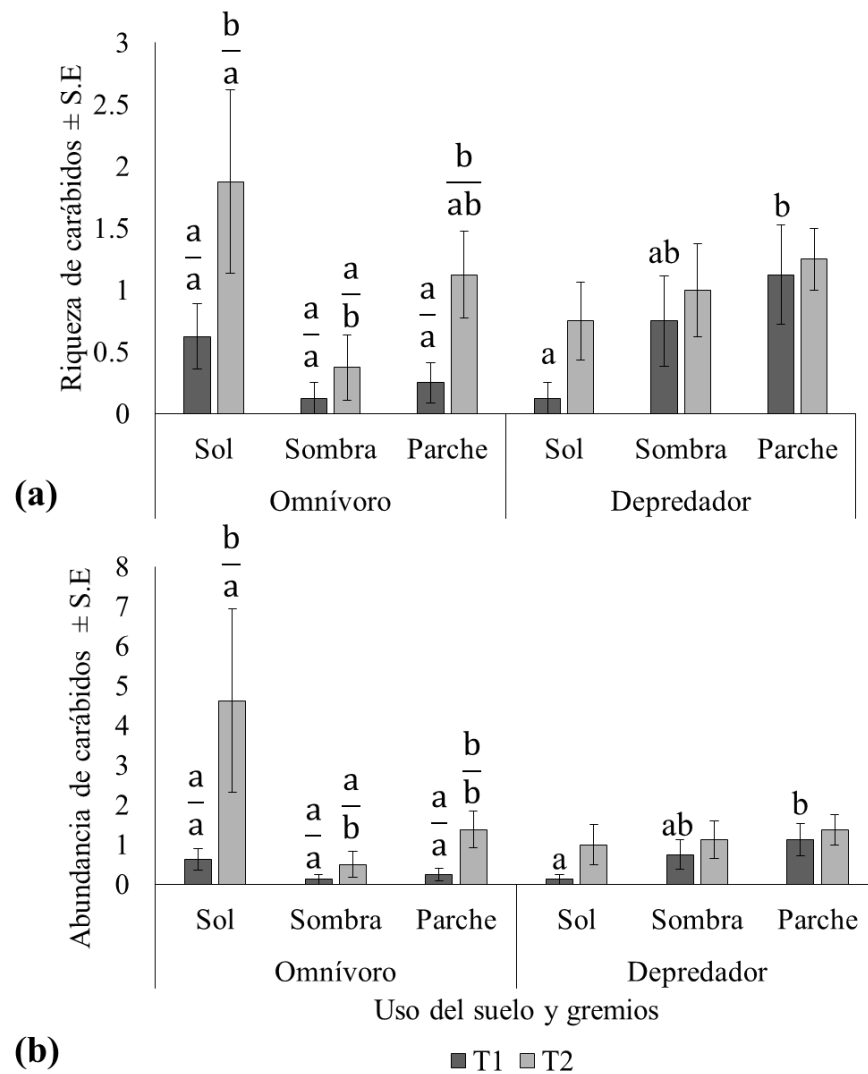


Figura 9. (a) Riqueza y (b) abundancia promedio de carábidos depredadores y omnívoros, en tres usos del suelo y dos períodos de muestreo. Para los carábidos omnívoros, las letras sobre la línea horizontal indican si hay diferencias estadísticamente significativas ocasionadas por el tiempo dentro de cada uso del suelo, deben interpretarse de forma pareada, las letras debajo de la línea horizontal indican si hay diferencias entre los usos del suelo, en cada uno de los tiempos de muestreo, por lo que su interpretación debe hacerse en los grupos del mismo color; para los carábidos depredadores, las letras representan efecto del uso del suelo en T1. Significancia estadística, $P < 0.1$.

Composición de las comunidades y especies indicadoras.

No se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre la riqueza de hormigas y carábidos, ni sus gremios tróficos. El análisis de agrupamiento NMDS con

hormigas mostró, de forma visual que los cafetales de sol se agruparon en ambos tiempos en unidades claramente diferenciadas, no así los cafetales de sombra y parches de vegetación natural (Figura 10). El análisis de similitudes también reflejó diferencias significativas entre las muestras, rechazando la hipótesis nula de no diferencia entre los usos del suelo (R global ANOSIM= 0.5963; P=0.0001, 9999 permutaciones). Se encontraron 13 especies de hormigas indicadoras de cafetales de sol, dos de cafetales de sombra, y nueve de parches de vegetación natural, en adición, sólo una especie de Carabidae se seleccionó como indicadora de cafetales de sol (Tabla 3).

Tabla 3. Especies indicadoras de uso del suelo, de acuerdo con los análisis IndVal, significancia de P= 0.1. CS: cafetal de sol; CB: cafetal de sombra; P: parche de vegetación natural.

Especies	Uso del suelo	T1		T2	
		IndVal	P- valor	IndVal	P- valor
Formicidae					
<i>Cyphomyrmex</i> cf. <i>major</i>	CS	0.916	0.0002	0.875	0.0006
<i>Pheidole</i> sp.4	CS	0.913	0.0002	0.791	0.0036
<i>Pheidole</i> sp.1	CS	0.894	0.0003	0.745	0.0767
<i>Cardiocondyla minutior</i> Forel, 1899	CS	0.866	0.0010	0.707	0.0209
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	CS	0.849	0.0253	0.883	0.0002
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	CS	0.810	0.0032	0.791	0.0071
<i>Pheidole</i> sp.8	CS	0.791	0.0034	0.707	0.0195
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860)	CS	0.719	0.0423	-	-
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908	CS	0.707	0.0180	-	-
<i>Camponotus planatus colombicus</i> Forel, 1899	CS	0.612	0.0835	-	-
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, F., 1855)	CS	0.612	0.0844	0.707	0.0219
<i>Solenopsis</i> aff. <i>molesta</i> sp.1	CS	-	-	0.768	0.0374
<i>Pheidole</i> sp.6	CS	-	-	0.750	0.0321
<i>Apterostigma pilosum</i> Mayr, 1865	CB	-	-	0.612	0.0838
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, F., 1858)	CB	-	-	0.612	0.0832
<i>Pheidole</i> sp.11	P	0.791	0.0023	0.679	0.0337
<i>Pheidole</i> sp.12	P	0.791	0.0023	0.612	0.0883
<i>Pheidole</i> sp.13	P	0.754	0.0123	0.677	0.0497
<i>Nylanderia steinheili</i> (Forel, 1893)	P	0.707	0.0215	-	-

<i>Pheidole</i> sp.10	P	0.667	0.0475	-	-
<i>Neoponera aenescens</i> (Mayr, 1870)	P	0.612	0.0864	-	-
<i>Octostruma balzani</i> (Emery, 1894)	P	0.612	0.0839	-	-
<i>Linepithema piliferum</i> (Mayr, 1870)	P	-	-	0.707	0.0165
<i>Acropyga fuhrmanni</i> (Forel, 1914)	P	-	-	0.612	0.0822
<i>Strumigenys louisianae</i> Roger, 1863	CS+CB	0.750	0.0331	0.800	0.0589
<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	CS+CB	-	-	0.931	0.0019
<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890	CS+CB	-	-	0.812	0.0189
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860)	CS+CB	-	-	0.731	0.0727
<i>Solenopsis</i> aff. <i>molesta</i> sp.1	CS+P	0.903	0.0072	-	-
<i>Pheidole</i> sp.7	CB+P	-	-	0.844	0.0332
<i>Acropyga exsanguis</i> (Wheeler, W.M., 1909)	CB+P	-	-	0.707	0.0587
Carabidae					
<i>Athrostictus</i> Bates, 1878	CS	-	-	0.612	0.0829

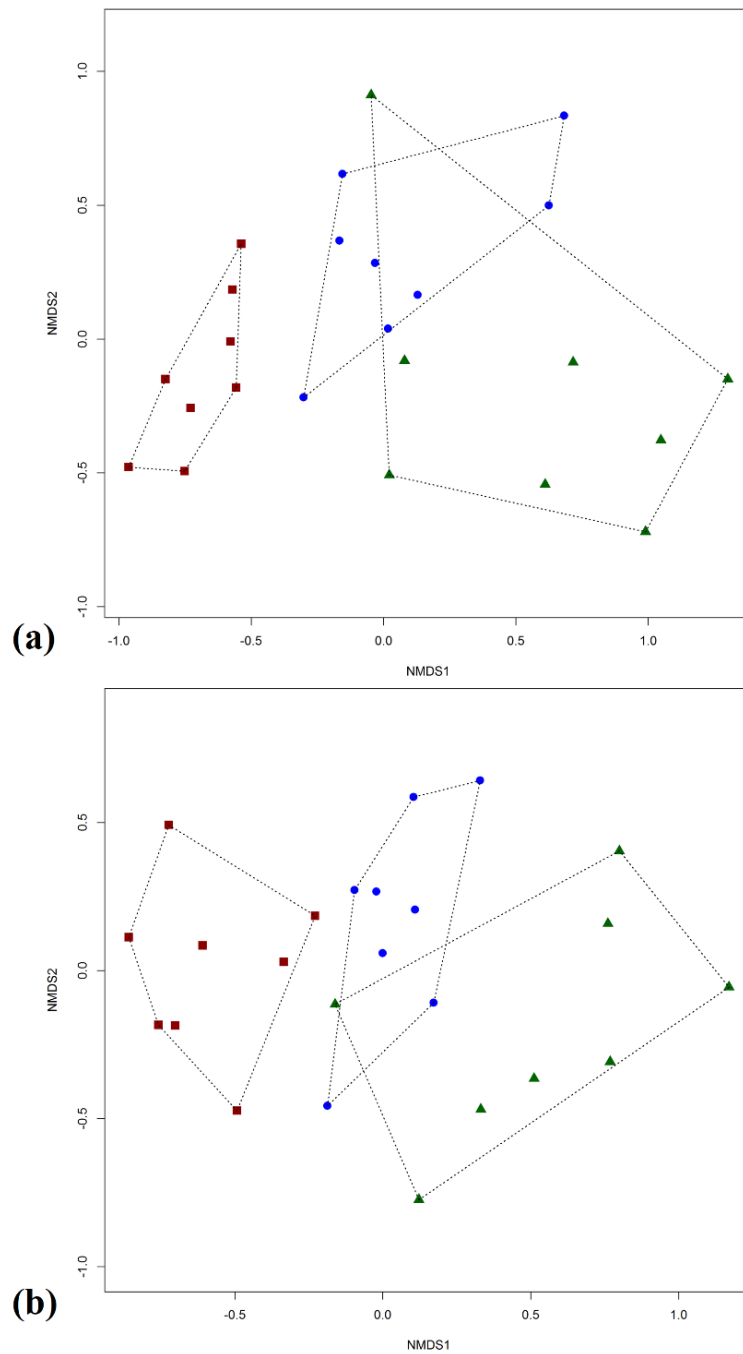


Figura 10. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de las comunidades de hormigas de tres usos del suelo, en (a) T1 y (b) T2. Los cuadrados representan cafetales de sol, los círculos representan cafetales de sombra y los triángulos representan parches de vegetación natural. Los valores de *stress* fueron respectivamente 0.16 y 0.18.

DISCUSIÓN

Prueba de autocorrelación espacial.

El análisis estadístico de la disposición espacial de las parcelas muestreadas mostró que no hay una relación significativa entre la distancia de las parcelas y su uso de su suelo, esto quiere decir que las parcelas de un mismo tipo no quedaron todas agrupadas hacia las mismas zonas geográficas, situación que busca satisfacerse en estudios de este tipo (Tylianakis et al., 2006). La hipótesis planteada buscaba poner a prueba variables ecológicas de las comunidades de dos grupos de insectos respecto al uso del suelo, y en adelante es posible confiar en la evidencia de los datos. Lo anterior implica que los rasgos ecológicos observados se pueden interpretar a la luz del efecto del uso del suelo, independientemente de la distancia que hay entre parcelas. Si bien la remoción de las parcelas (Sol y Sombra 7) más distantes tuvo un efecto sobre la significancia de las simulaciones de Monte-Carlo, dicho efecto no fue crítico en términos de la elección de las parcelas de estudio.

Se encontraron pocos casos de autocorrelación espacial en términos de riqueza y abundancia específica el presente estudio, si se tiene en cuenta que los factores climáticos afectan a todas las parcelas por igual, la agregación de las especies en el estricto sentido espacial –o posición geográfica- es prácticamente imperceptible (Koenig y Knops, 1998). Se encontró un efecto de la disposición espacial de las parcelas sobre la abundancia de hormigas depredadoras en T2. Las observaciones de autocorrelación espacial a pequeña escala deben ir acompañadas de factores microclimáticos, para establecer claramente qué factores -más allá de la disposición geográfica y uso del suelo- afectan la distribución espacial de las especies.

La observación de significancia estadística toma algún sentido biológico cuando la riqueza y abundancia de hormigas depredadoras se analizan de forma directa, esto es, parcela por parcela. De las parcelas con menor abundancia de hormigas depredadoras en T2 (q1, o 25% más bajo), las que presentaron la menor abundancia fueron dos parches de vegetación natural cercanos (Parche 6, Parche 8; Tabla A1, Tabla A3), estos están ubicados en la parte occidental de la localidad. Al otro extremo –en términos de abundancia- se encontró el

grupo del nororiente de la localidad, que presentó 4 de las 6 parcelas con mayor abundancia de hormigas depredadoras (Figura 1).

Diversidad de especies

Patrones generales de riqueza de Formicidae

La riqueza de especies registrada con trampas de caída (92 especies, 81%) fue mayor que la extraída con sacos Winkler (71 especies, 62%) y captura directa (78 especies, 69%). Las especies exclusivas para cada método de captura concuerdan con lo sugerido por Prasifka et al. (2007): las trampas de caída suelen atrapar artrópodos con mayor movilidad en el estrato epígeo (p.ej.: *Neoponera crenata* (Roger, 1861), *Eciton burchellii foreli* (Mayr, 1886)), mientras que la extracción de hojarasca atrapa especímenes que buscan su refugio en un estrato más profundo de la hojarasca (p.ej: *Discothyrea denticulata* (Weber, 1939), *Fulakora orizabana* (Brown, 1960)). Las hormigas exclusivas de captura directa correspondieron a especies que usualmente forrajean en el estrato arbóreo (p.ej: *Procryptocerus* Emery, 1887 y algunas especies de *Pseudomyrmex* Lund, 1831).

La riqueza total de especies de hormigas del presente estudio (113) fue mayor que la registrada por Urrutia-Escobar y Armbrrecht (2013) (82) para la misma localidad, quienes registraron 15 parcelas (5 parches de bosque, 5 cafetales de sombra y 5 cafetales de sol) e hicieron sus capturas con cebos de atún y trampas de caída. La mayor riqueza registrada en este estudio podría deberse al mayor número de parcelas revisadas y a la recolección manual de especímenes, puesto que si se tienen en cuenta solamente la riqueza colectada con métodos pasivos (101), la diferencia de especies es menor.

Otra referencia de capturas de hormigas en cafetales de Colombia son las de Rivera y Armbrrecht (2005), quienes registraron 115 especies de hormigas en 12 unidades de muestra del municipio de Apía-Risaralda (3 parches de bosque, 3 cafetales de sombra monogenérica, 3 cafetales de sombra poligenérica y 3 cafetales de sol), capturadas con cernido de hojarasca y captura manual. Cerca de esta localidad, en La Celia-Risaralda, Zabala et al. (2013) registraron 96 especies de hormigas en dos usos del suelo (un bosque continuo, dos parches de bosque y cuatro cafetales de sol), colectadas con extracción de hojarasca por sacos Winkler.

Para el presente estudio, la riqueza específica de hormigas fue mayor en los parches de bosque que en las demás coberturas, sin embargo, del total de especies registradas en este uso del suelo (77), el 47% correspondieron a especies que se hallaron en todos los usos del suelo, y el 38% (29) fueron especies exclusivas para parches de vegetación natural. Esta situación debe ponerse en perspectiva directa con los demás usos del suelo, pues las especies que no fueron exclusivas de alguno de los usos del suelo (36) correspondieron al 65 y al 62% de las especies registradas en cafetales de sol y de sombra respectivamente. Las especies compartidas de forma exclusiva entre parches de vegetación y cafetales de sombra fueron 11, mientras que con los cafetales de sol sólo hubo una especie compartida de forma exclusiva. Entre las 27 especies consideradas raras dentro de este estudio (especies con 2 o menos registros), 16 fueron encontradas exclusivamente en parches de vegetación natural, cinco en cafetales de sombra y seis en cafetales de sol.

Comparativamente, la cantidad de especies exclusivas de parches de vegetación natural del presente estudio fue mayor a la encontrada por Urrutia-Escobar y Armbrrecht (2013) (23%), Rivera y Armbrrecht (2005) (21%) y levemente menor a la registrada en bosque por Zabala et al. (2013) (40%). Con respecto a los demás usos del suelo, los cafetales de sombra tuvieron solamente un 10% de exclusividad con respecto a las especies allí encontradas, valores más bajos que los reportados por Urrutia-Escobar y Armbrrecht (Op. cit) (25%) y Rivera y Armbrrecht (Op. Cit) (27%). Finalmente, los cafetales de sol tuvieron un mayor porcentaje de especies exclusivas (23%) que lo reportado por Urrutia y Armbrrecht (Op. cit) (18%), Rivera y Armbrrecht (Op. cit) (3%), y ligeramente menor a lo reportado por Zabala et al. (Op. cit) (25%). Si bien estas comparaciones no se constituyen en una exhaustiva revisión del tema, ofrecen un panorama de la distribución proporcional de las especies exclusivas en cada cobertura en diferentes contextos a nivel nacional. Los resultados de especies exclusivas en parches de vegetación sugieren que estos parches, a pesar de ser pequeños, intervenidos y aislados, son de gran valor para la conservación biológica.

Sobre las especies de hormigas mayormente registradas

La especie de hormiga más abundante del presente estudio fue *Wasmannia auropunctata*, quien junto a otras dos especies generalistas (*Linepithema neotropicum* Wild, 2007 y

Solenopsis aff. *molesta* sp.2) constituyeron el 30% de los registros de este estudio. *W. auropunctata* se colectó principalmente en cafetales de sombrío, que constituyeron el 45% de sus capturas y el 77% de los individuos de esta especie en la zona de estudio (Tabla A2). Esta especie, pese a haber sido reportada como indicadora de baja diversidad (Armbrecht y Ulloa-Chacón, 2003), también se ha encontrado como una potencial depredadora de especies problemáticas para el cultivo de café, aunque también puede tener interacciones mutualistas con Pseudococcidae (Bustillo et al., 2002; Mera Velasco et al., 2010).

Por su parte, *L. neotropicum* se encontró altamente asociada a los cafetales, el 82% de los registros de esta especie y 89 % de los individuos correspondieron a estas coberturas, esta especie constituyó la mayoría de los registros reportados por Urrutia-Escobar y Armbrecht (2013), la alta asociación de esta especie con los cafetales podría interpretarse a la luz de las interacciones con otras especies, como la que tiene con los insectos escama, con los cuales establece relaciones de comensalismo y mutualismo (Mera Velasco et al., 2010), sin embargo esta no es la única forma en que puede conseguir recursos, pues se ha encontrado reclutamiento masivo en cebos de atún (Ramírez et al., 2010).

La especie depredadora mayormente registrada fue *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802), que estuvo distribuida en casi en igual proporción en los tres usos del suelo. Esta, de amplia distribución neotropical, es también una de las más grandes de la región (Jiménez et al., 2008), *O. chelifer* ha sido registrada en otras zonas cafeteras de Colombia (Ramírez et al., 2010; Zabala et al., 2013). Su registro en el presente estudio constituye además, una ampliación de su rango de distribución en Colombia.

Acumulación de especies de hormigas

La acumulación de especies de hormigas a escala de paisaje estuvo entre los valores considerados aceptables para hacer inferencias ecológicas, de acuerdo con otros estudios de hormigas (Abadía et al., 2010; Zabala et al., 2013). En ambos tiempos de muestreo, la riqueza esperada de hormigas fue mayor (39% más que las otras coberturas en T1, y 29% en T2) en parches de vegetación natural que en los demás usos del suelo. Este patrón se presenta en situaciones en las que las coberturas naturales se comparan con sistemas perturbados (Zabala et al. 2013; Solar et al. 2016, entre otros). Se debe destacar que, en

términos de acumulación de especies, los cafetales de sombra se comportaron de forma muy similar a los cafetales de sol, una situación contrastante con el estudio más cercano (Urrutia-Escobar y Armbrrecht, 2013), donde se reportaron a los cafetales de sombra como el uso de suelo con mayor cantidad de especies.

Patrones generales de riqueza de Carabidae

Contrario a la relativamente amplia documentación disponible para hormigas, los carábidos en Colombia podrían considerarse como un grupo incipiente en términos de estudios ecológicos, si bien en el último decenio se han publicado algunos trabajos (Arenas et al., 2013; Arenas y Chacón de Ulloa, 2016; Uribe L y Vallejo E, 2013), la resolución taxonómica del grupo representa la principal falencia para hacer inferencias más claras. Menos aún se conoce sobre el grupo en cafetales colombianos, más allá de las especies reportadas por Camero (2003) y la mención de la familia en interacción con hormigas del Cauca (Mera Velasco et al., 2010), en este país no se tienen más referencias conocidas del grupo.

Dentro de los especímenes claramente determinados a la categoría de especie, se encontró a *Notiobia (Anisotarsus) praeclara* Putzeys, 1878 (Figura A1), la única especie del subgénero que se ha reportado para el país, y que no se registraba desde al menos hace 138 años (Putzeys, 1878). Otra de las especies encontradas fue *Notiobia (Notiobia) umbrifera* Bates, 1884 (Figura A2), que correspondió al primer registro de esta especie en el país, que había sido reportada en sitios alrededor de Colombia (Arndt, 1998; Bates, 1884; Noonan, 1973), asociada a coberturas boscosas, como la selva del Darién, o el Amazonas; ambas especies fueron encontradas en parches de vegetación natural, en ese sentido, este uso del suelo representa un refugio para fauna poco común.

En cuanto a los métodos de captura, la cantidad de especies registradas con trampas de caída (21 especies, 75%) fue mayor que la obtenida con sacos Winkler (15 especies, 53%) e idéntica a la cantidad de especies registradas de forma manual; sin embargo la abundancia fue baja para todos los métodos (70 individuos en trampas de caída, 34 en sacos Winkler y 75 con captura directa). La baja abundancia de este grupo es común en muestras de tierras bajas (Novais et al., 2016), aunque este patrón también obedece a bajas intensidades de

muestreo, pues la relativamente elevada movilidad de los carábidos epígeos hace que, para establecer condiciones poblacionales claras, los muestreos sean del orden de semanas o meses consecutivos (Maveety et al., 2011; Paarmann et al., 2002), condición que no se cumplió para el presente estudio.

Sobre las especies de carábidos mayormente registradas

La especie mayormente registrada correspondió a una del género *Athrostictus* Bates, 1878, que aún no ha sido determinada, este género que requiere revisión taxonómica (Bousquet, 2012; Noonan, 1976), *Athrostictus* estuvo seguida por *Selenophorus* (*Hemisopalus*) cf. *tarsalis*, una especie que tampoco fue concluyentemente identificada, dado el elevado número de especies y la poca cantidad de revisiones existentes, en este caso, la forma del edeago se asemejó a una de las especies ya descritas, aunque sin la certeza apropiada (Danny Shpeley, Com. Pers.). Los individuos de *Athrostictus* sp. fueron colectados exclusivamente en cafetales de sol, por su parte, los de *Selenophorus* (*Hemisopalus*) cf. *tarsalis* se presentaron mayoritariamente en este uso del suelo, con algunos especímenes en cafetales de sombra, ambas especies pertenecen a la tribu Harpalini, uno de los grupos dominantes en sitios con intervención antrópica, sus especies sobreviven principalmente por el consumo de semillas de pastos (Holland, 2002; Kromp, 1999).

Las especies de tipo depredador que mayormente registradas fueron *Pentagonica* sp.1 y *Loxandrus* sp.3 (cercana a *L. tetrastigma*) estas especies estuvieron principalmente asociadas a cafetales de sol y parches de vegetación natural, respectivamente. Las especies de estos géneros están comúnmente asociadas a hojarasca, un microambiente que usos del suelo como parches de vegetación y cafetales de sombra proveen en gran medida, ambos géneros están ampliamente diversificados y tienen distribución mundial.

Acumulación de especies de Carabidae

La representatividad de las muestras de este grupo fue más baja en comparación con las de hormigas, este patrón se ha observado también en otros coleópteros (Escobar et al., 2005; García y Chacón de Ulloa, 2005). La alta proporción de especies únicas (“*uniques*”) o duplicadas (“*duplicates*”) explica la baja representatividad en términos matemáticos, por otro lado, alta diversidad y movilidad de especies de artrópodos e insectos no sociales en la

zona tropical, la forma en la que se colectan las especies y las localidades donde se realizan los muestreo también contribuyen a que no se alcancen niveles de representatividad “satisfactorios” (Basset et al., 2012; Goehring et al., 2002; Novais et al., 2016), incluso cuando intensidades de muestreo son altas. Esta situación práctica es más destacable cuando se tiene en cuenta que en la región tropical, los carábidos de tierras bajas (menores a 2500 msnm) tienden a acumular la mayoría de su diversidad en el dosel (Erwin, 1988; Lucky et al., 2002). Dado lo anterior, las inferencias que se sugieren en el siguiente acápite deben ser interpretadas con cautela.

Efectos del uso del suelo y avance de la sequía sobre la riqueza y abundancia

Riqueza y abundancia de hormigas

Si bien la riqueza general de hormigas por uso de suelo no alcanzó diferencias estadísticamente significativas, en T1 los parches de vegetación natural mostraron más especies de hormigas. Descomponiendo esta riqueza en dos grupos funcionales, se encontró una tendencia creciente de la riqueza de hormigas depredadoras, donde los cafetales de sol tuvieron la riqueza promedio más baja y los parches de vegetación natural la riqueza promedio más alta, aunque la diferencia entre cafetales de sol y parches de vegetación no alcanzó a ser significativa ($P = 0.1070$), por su parte la riqueza de hormigas omnívoras fue similar entre las tres coberturas, aunque la abundancia fue significativamente mayor en cafetales de sol. Estas aseveraciones cobran interés cuando se analizan teniendo en cuenta que la heterogeneidad de microhábitats es mayor en sitios boscosos que en sistemas simplificados, factor que promueve la coexistencia de especies de hormigas (Lach et al., 2009) y que es crucial para mantener la diversidad de especies cazadoras (Jiménez et al., 2008).

El avance de la sequía (T2) ocasionó una significativa disminución de la riqueza de hormigas en los parches de vegetación natural, y este fue el uso del suelo con menor abundancia de hormigas depredadoras bajo esta condición climática, pareciera entonces que estos parches de vegetación natural, pequeños y perturbados, son ambientes más inestables que los sistemas antrópicos, pues los cambios inducidos por una presión climática de gran escala ocasionaron cambios significativos en un tiempo corto. Esta información podría ser

disonante con la hipótesis de estabilidad y diversidad funcional (como la esbozaron Vandermeer et al., 1998); la cual sugiere que los ecosistemas más ricos en especies tienden a ser más estables, pues la redundancia de especies que modelan los atributos de éstos (p.ej: disponibilidad de recursos alimenticios y espacio para anidar), hace que las relaciones entre especies se mantengan estables en el tiempo. Sin embargo, la gran perturbación que estas pequeñas manchas de vegetación natural sufren constantemente en la localidad, podría explicar la dificultad de hallar más especies, a medida que avanzó la sequía. Así mismo, es posible que las hormigas depredadoras asociadas a los parches de vegetación natural sean más sensibles al cambio que aquellas en hábitats transformados.

Una explicación alterna es que las hormigas del suelo se ubican a mayor profundidad con el fenómeno de la sequía, algo que no ocurre con especies más generalistas y fisiológicamente más resistentes a las condiciones que se hallan en los cafetales de sol (Vargas et al., 2006). Finalmente, el anterior resultado también podría ser analizado en comparación con los demás usos del suelo; más que disonante, podría sugerir que las especies de hormigas que habitan en los parches de vegetación son altamente sensibles a la fuerte presión del clima, efecto que se exagera si se tiene en cuenta que la extensión de los mismos es pequeña -lo que contribuye a un mayor efecto de borde (Fahrig, 2003)-, que de ellos se extrae constantemente material vegetal para construcciones -que disminuye la disponibilidad de microambientes (Armbrecht y Perfecto, 2003)- y que en algunos de ellos incluso se introduce ganado a forrajear.

Riqueza y abundancia de carábidos

No se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los usos del suelo en términos de la riqueza y abundancia general de carábidos en T1, pese a lo anterior, se observó una tendencia de aumento de la riqueza a medida que la complejidad del sistema creció, el efecto del uso del suelo se evidenció claramente al discriminar los gremios tróficos, donde se encontró que la riqueza y abundancia de escarabajos depredadores fue significativamente mayor en parches de vegetación que en cafetales de sol. En ese sentido, los carábidos depredadores reflejaron que los ambientes más heterogéneos (como la

hojarasca de cafetales de sombra y parches de vegetación) favorecen su presencia, posiblemente por las condiciones abióticas que rigen la ocupación del espacio de este grupo (Antvogel y Bonn, 2001; Koivula et al., 1999). Los carábidos omnívoros estuvieron mayormente asociados cafetales de sol, esta observación es entendible, dadas las cualidades alimenticias de los géneros reportados en este uso del suelo, que coinciden filogenéticamente con grupos propios de ecosistemas con estados sucesionales tempranos, al menos desde lo observado en otras latitudes (Tyler, 2008).

En T2, la riqueza y abundancia de carábidos aumentó de forma significativa en los cafetales de sol, sin embargo, esta observación estuvo claramente influenciada por un cafetal particular que estuvo ampliamente cubierto por plantas arvenses, pues no fue objeto de la práctica de poda (Sol 1, Tabla A3), aunque esta observación por sí sola no es suficiente evidencia para decir que la riqueza de carábidos aumenta con la presencia de arvenses, hay suficiente evidencia en la literatura que soporta la idea que una mayor complejidad del ambiente atrae una mayor cantidad de enemigos naturales -entre los cuales se encuentran los carábidos- (Chaplin-Kramer et al., 2011; Tschardt et al., 2007). De igual forma, se ha reportado que los ambientes herbáceos dentro de los cultivos favorecen la presencia de carábidos, que a su vez contribuyen al control natural de plagas (Collins et al., 2002; Holland, 2002; Kromp, 1999).

En general, para T2 el patrón de riqueza y abundancia mostró que los cafetales de sombra son ambientes que no favorecen la presencia de carábidos omnívoros, y a su vez, estos escarabajos tienen mayor incidencia en cafetales de sol y parches de vegetación natural. Esta observación es más clara cuando se analiza la relación entre dos factores: (1) las especies vegetales asociadas a cada uso del suelo y (2) la identidad de los carábidos reconocidos como “omnívoros”. Como ya se discutió parcialmente, la disponibilidad de refugio y recursos alimenticios, en los sitios abiertos (cafetales de sol) y los que albergan plantas herbáceas (sitios con poco manejo) favorecen la presencia de carábidos de la tribu harpalini (p.ej: *Selenophorus* y *Athrostictus*) –principalmente comedores de semillas de pastos -que no dejarán pasar la oportunidad de cazar cuando haya disponibilidad de presas-. Por otro lado están las especies “omnívoras” de los parches de bosques, que

correspondieron principalmente a ejemplares del género *Notiobia*, un grupo que se encuentra asociado a especies vegetales de las familias Moraceae y Melastomataceae (Arndt y Kirmse, 2002; Paarmann et al., 2001), que no se hallaron en cafetales de sombra. Dado lo anterior, las especies “omnívoras” de los cafetales de sol no son comparables –ni desde el punto de vista taxonómico ni desde sus preferencias alimenticias y de hábitat- con las de parches de vegetación natural.

Composición de las comunidades y especies indicadoras.

De este estudio se desprende que la respuesta ecológica de las hormigas no fue consistente con la de los carábidos, esto significa que, aunque ambos grupos son indicadores de calidad de hábitat, no son indicadores de la diversidad de otro grupo indicador. En otras palabras, el comportamiento de la diversidad de las hormigas no predice el de los carábidos, y viceversa. Este aspecto fue discutido por Alonso (2000), quien sugiere que las historias evolutivas de las especies son distintas, por lo que las hormigas no podrían ser predictores de la diversidad de otro grupo taxonómico, exceptuando las relaciones mutualistas.

Los cafetales de sol exhibieron un patrón de especies de hormigas claramente diferenciable, con distancias relativamente cortas entre sí, por su parte las comunidades de cafetales de sombra y parches de vegetación fueron menos diferenciables entre sí, lo que sugiere que sus condiciones de hábitat son menos contrastantes que con los cafetales de sol. Es decir, algunos de los cafetales de sombra tuvieron una composición de la comunidad de hormigas mayormente cercana a los parches de vegetación que a otras unidades del mismo uso del suelo, así mismo la distancia dentro de cada uno de los grupos fue más amplia. Los parches de vegetación natural fueron las unidades de muestreo con mayor amplitud dentro del plano, esto quiere decir que las diferencias entre parches son más grandes que las de los demás grupos, en lo que se refiere a composición de especies.

En términos de la biología de la conservación, cada parche de vegetación –por minúscula que sea su extensión- constituye un espacio donde sobreviven las especies que no toleran la simplificación del paisaje. Por otro lado, si se tiene en cuenta el paso del tiempo, se puede observar que la composición de las comunidades es dinámica y susceptible al efecto de la

sequía, y a su vez, la prolongación de la sequía tiende a cerrar la brecha entre los usos del suelo, causando la homogenización de las comunidades de hormigas.

Algunas especies de hormigas fueron seleccionadas como indicadoras de un uso del suelo en ambos tiempos (p. ej: *Cardiocondyla minutior*), por su parte algunas hormigas fueron indicadoras de uso del suelo, en solo uno de los períodos de muestreo (p. ej: *Apterostigma pilosum*, *Neoponera aenescens*), finalmente hubo algunas especies que fueron indicadoras de un uso del suelo en T1, y que en T2 cambiaron el uso de suelo a indicar, o ampliaron su rango de usos del suelo (p. ej: *Ectatomma ruidum*). Lo anterior tiene varias implicaciones: (1) los usos del suelo tienen comunidades de especies características, que son estables con el tiempo, es decir, tienen siempre un conjunto de especies que, pese a los cambios temporales, siempre se encontrarán asociadas a éstos, por otro lado (2) algunas especies indicadoras no son estables, pues en un intervalo de tiempo corto, modificaron su permanencia en un uso del suelo. (3) Algunas especies indicadoras podrían estar asociadas más bien a una característica particular del uso del suelo, que a la clasificación que se haya asignado a cada uno, es decir, una especie podría estar asociada más a la disponibilidad de un recurso (p. ej: cóccidos asociados a la raíz de los cafetos), que al estado de conservación del mismo (p. ej: cafetal de sombra).

En ese sentido, además de seleccionar categorías o registrar factores abióticos, es recomendable recopilar información más clara sobre los rasgos ecológicos de cada uso del suelo, se deben tomar datos sobre las relaciones entre las especies asociadas a cada uso del suelo. También queda claro que el tiempo de muestreo para Carabidae debe ser mayor. Además de lo anterior, las especies indicadores deberían ser correctamente determinadas, pues una resolución taxonómica baja ocasiona que los estudios no sean comparables, por ejemplo: la especie *Pheidole* sp.1 fue indicadora de cafetales de sol, pero esto no quiere decir que la especie en cuestión, corresponda a su homónimo, de un estudio realizado en otra región. Por tanto, dentro de un banco de posibles especies indicadoras, se deberían seleccionar no sólo aquellas que tengan una alta especificidad y fidelidad a un uso del suelo dado, sino aquellas que estén correctamente determinadas (Gerlach et al., 2013). La única especie de Carabidae seleccionada como indicadora correspondió a *Athrostictus* sp.,

asociada a cafetales de sol, esta observación es congruente con lo registrado en la literatura, sobre las especies de la tribu Harpalini, y a lo discutido en el primer acápite de esta sección.

CONCLUSIONES

Existe una diversidad importante de hormigas y carábidos del suelo en la zona de estudio, que corresponde a 147 especies, la mayoría de las cuales se encuentran en parches de vegetación natural. Las hormigas halladas en el presente estudio son representativas de la totalidad esperada en la localidad, mientras que los carábidos no. Lo anterior indica que los muestreos que son representativos para hormigas, no lo son para carábidos. También indica que no se correlacionan la diversidad y abundancia de estos dos grupos de insectos indicadores, a través del gradiente de intensificación del uso del suelo (vegetación natural-cafetales de sombra-cafetales de sol). Por otro lado, los datos del presente estudio dejan una importante observación: la duración de los muestreos de carábidos debería ser mayor.

Mientras que los parches de vegetación natural sufrieron un efecto significativo del avance de la sequía sobre la riqueza y abundancia de hormigas, los usos del suelo modificados se mantuvieron relativamente estables, quizás porque la fauna que habita en ellos es más sensible que la fauna generalista que habita en los cafetales. Sin embargo, al hacer este análisis se debe tener en cuenta que el manejo de cada parche afecta las dinámicas ecológicas observadas, a su vez, la abundancia y riqueza (numéricas) debe complementarse con análisis de comunidades. El comportamiento de las especies depredadoras de Carabidae y Formicidae en parches de vegetación natural fue similar, caracterizados por una alta riqueza y baja abundancia de las mismas.

Los cafetales de sol causan la simplificación de la diversidad de hormigas y carábidos del suelo. Pese a que la simplificación de los cafetales (sol) ha favorecido la homogenización de las especies de hormigas entre las coberturas, el paisaje de la zona aún conserva parches de vegetación natural que siguen albergando una mirmecofauna y carabidofauna única, y también cafetales de sombra que sirven como refugio para algunas de ellas (Perfecto et al., 1996). Así mismo, la alta diferenciación entre parches de vegetación evidencia que este uso del suelo debería conservarse en conjunto.

Pese a que las comunidades de carábidos no fueron objeto de un análisis formal -dadas las bajas abundancias de especímenes-, hay al menos un par de grupos taxonómicos cuyos rasgos ecológicos son suficientemente marcados para delimitar unidades espaciales diferenciadas, o usos del suelo: los de la tribu Harpalini, típicos de áreas perturbadas, y los *Notiobia* (Tribu Anisodactylini), propios de áreas conservadas. El hallazgo de una especie de Carabidae que no se reportaba hace más de un siglo, y la extensión de rango de una especie asociada a la selva húmeda tropical resaltan la importancia de mantener bajo sumo cuidado los pequeños relictos de bosque que aún permanecen en la localidad.

LITERATURA CITADA

- Abadía, J.C., Bermúdez, C., Lozano-Zambrano, F.H., Chacón, P., 2010. Hormigas cazadoras en un paisaje subandino de Colombia: riqueza, composición y especies indicadoras. *Rev. Colomb. Entomol.* 36, 127–134.
- Alaruikka, D., Kotze, D.J., Matveinen, K., Niemelä, J., 2002. Carabid beetle and spider assemblages along a forested urban-rural gradient in southern Finland. *J. Insect Conserv.* 6, 195–206. doi:10.1023/A:1024432830064
- Alonso, L.E., 2000. Ants as indicators of diversity, in: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E., Schultz, T.R. (Eds.), *Ants Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, pp. 80–88.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2005. *Agroecology and the Search for a Truly Sustainable Agriculture*, 1st ed. United Nations Environment Programme, México DF.
- Altieri, M.A., Toledo, V., 2011. The Agroecological revolution of Latin America. *J. Peasant Stud.* 38, 587–612.
- Antvogel, H., Bonn, A., 2001. Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography (Cop.)*. 24, 470–482. doi:10.1111/j.1600-0587.2001.tb00482.x
- Arenas, A., Armbrrecht, I., Chacón, P., 2013. Carábidos y hormigas del suelo en dos áreas cultivadas con maracuyá amarillo (*Passiflora edulis*) en el Valle del Cauca, Colombia.

- Acta Biológica Colomb. 18, 439–448.
- Arenas, A., Chacón de Ulloa, P., 2016. Escarabajos terrestres (Coleoptera: Carabidae) de fragmentos de bosque seco en el valle geográfico del río Cauca, Colombia. Boletín del Mus. Entomol. la Univ. del Val. 16, 18–25.
- Armbrrecht, I., 2016. Agroecología y Biodiversidad. Programa Editorial Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Armbrrecht, I., Perfecto, I., 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. Agric. Ecosyst. Environ. 97, 107–115. doi:10.1016/S0167-8809(03)00128-2
- Armbrrecht, I., Rivera, L., Perfecto, I., 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf-litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. Conserv. Biol. 19, 897–907. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00062.x
- Armbrrecht, I., Ulloa-Chacón, P., 2003. The Little Fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a Diversity Indicator of Ants in Tropical Dry Forest Fragments of Colombia. Environ. Entomol. 32, 542–547. doi:10.1603/0046-225X-32.3.542
- Arndt, E., 1998. The species of *Notiobia* Perty (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) from Brazil. Acta Amaz. 28, 285–299.
- Arndt, E., Kirmse, S., 2002. Adaptation to Seed-Feeding in Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae: Harpalini) of South Venezuela. Stud. Neotrop. Fauna Environ. 37, 151–157. doi:10.1076/snfe.37.2.151.8581
- Assmann, T., Janssen, J., 1999. The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). J. Insect Conserv. 3, 107–116. doi:10.1023/A:1009673721288
- Badgley, C., Moghtader, J., Quintero, E., Zakem, E., Chappell, M.J., Avilés-Vázquez, K.,

- Samulon, A., Perfecto, I., 2007. Organic agriculture and the global food supply. *Renew. Agric. Food Syst.* 22, 86. doi:10.1017/S1742170507001640
- Barrera, J.F., 2008. Coffee pests and their management, in: Capinera, J.L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*. pp. 961–968.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuenoud, P., Didham, R.K., Guilhaumon, F., Missa, O., Novotny, V., Odegaard, F., Roslin, T., Schmidl, J., Tishechkin, A.K., Winchester, N.N., Roubik, D.W., Aberlenc, H.-P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J.R., Castano-Meneses, G., Corbara, B., Curletti, G., da Rocha, W.D., de Bakker, D., Delabie, J.H.C., Dejean, A., Fagan, L.L., Floren, A., Kitching, R.L., Medianero, E., Miller, S.E., de Oliveira, E.G., Orivel, J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S.P., Roisin, Y., Schmidt, J.B., Sorensen, L., Leponce, M., 2012. Arthropod Diversity in a Tropical Forest. *Science* (80-.). 338, 1481–1484. doi:10.1126/science.1226727
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B.M., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using {lme4}. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Bates, H., 1884. Cicindelidae suppl. Carabidae suppl., in: *Biologia Centrali-Americana*. pp. 257–290.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The Effects of Organic Agriculture on Biodiversity and Abundance: A Meta-Analysis. *J. Appl. Ecol.* 42, 261–269.
- Bennet, A., Saunders, D., 2010. Conservation biology for all, in: Sodhi, N.S., Ehrlich, P.R. (Eds.), *Conservation Biology*. Oxford University Press, p. 358. doi:10.1093/acprof:oso/9780199554232.001.0001
- Bolton, B., 2014. An online catalog of the ants of the world [WWW Document]. URL <http://www.antcat.org>
- Borrero, J.I., 1986. La substitucion de cafetales de sombrío por caturrales y su efecto negativo sobre la fauna de vertebrados. *Caldasia* 15, 725–732.
- Bousquet, Y., 2012. Catalogue of Geadephaga (Coleoptera, Adephaga) of America, North

- of Mexico. Zookeys 245, 1–1722. doi:10.3897/zookeys.245.3416
- Bustillo, A.E., Cárdenas, R., Posada, F.J., 2002. Natural Enemies and Competitors of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) in Colombia. Neotrop. Entomol. 31, 635–639. doi:10.1590/S1519-566X2002000400018
- Camero, E., 2003. Caracterización de la fauna de carábidos (Coleoptera : Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Ciencias 27, 491–516.
- Chacón de Ulloa, P., Osorio García, A. milena, Achury, R., Bermúdez Rivas, C., 2012. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del bosque seco tropical (Bs-T) de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. Biota Colomb. 13, 165–181.
- Chacón de Ulloa, P., Valdés-Rodríguez, S., Hurtado-Giraldo, A., 2014. Hormigas arbóreas del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico de Colombia). Rev. Biol. Trop. 62, 277–287.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. Ecol. Lett. 14, 922–932. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x
- Cividanes, F.J., Barbosa, J.C., Ide, S., Perioto, N.W., Lara, R.I.R., 2009. Faunistic analysis of Carabidae and Staphylinidae (Coleoptera) in five agroecosystems in northeastern São Paulo state, Brazil. Pesqui. Agropecuária Bras. 44, 954–958. doi:10.1590/S0100-204X2009000800023
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, a., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. Agric. Ecosyst. Environ. 93, 337–350. doi:10.1016/S0167-8809(01)00340-1
- Colwell, R.K., 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and application.
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K.,

- Naeem, S., Neill, R.V.O., Paruelo, J., Raskin, R.G., Suttonkk, P., 1997. The value of the world ' s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. doi:10.1038/387253a0
- De Cáceres, M., Jansen, F., 2016. Package “indicspecies” (Version 1.7.6). URL <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/indicspecies.pdf> 1–31.
- Decaëns, T., Asakawa, N., Galvis, J.H., Thomas, R.J., Amézquita, E., 2002. Surface activity of soil ecosystem engineers and soil structure in contrasted land use systems of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.* 38, 267–271. doi:10.1016/S1164-5563(02)01157-3
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* (80-.). 345, 401–406. doi:10.1126/science.1251817
- Döring, T.F., Kromp, B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture?—a review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 98, 153–161. doi:10.1016/S0167-8809(03)00077-X
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* 22, 1–20. doi:10.1.1.177.8850
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 345, 345–366. doi:10.2307/2963459
- Ehrlich, P., Mooney, H., 1983. Extinction, substitution, and ecosystem services. *Bioscience* 33, 248–254.
- Erwin, T.L., 1988. The tropical forest canopy, in: Wilson, E.. (Ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, pp. 123–129.
- Erwin, T.L., Micheli, C.J., Hevel, G.F., 2012. The Beetle Family Carabidae of Guyane (French Guyana): the Tribes, Genera, and number of species known, with notes on their ways of life. (*Insecta: Coleoptera: Adephaga*). *Bull. Le Coleopt.* 5, 1–88.
- Escobar, F., Lobo, J.M., Halffter, G., 2005. Altitudinal variation of dung beetle

- (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 327–337. doi:10.1111/j.1466-822X.2005.00161.x
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., Possingham, H., 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 369–386. doi:10.1016/j.agee.2005.11.013
- Etter, A., Villa, L.A., 2000. Andean forests and farming systems in part of the Eastern Cordillera (Colombia). *Mt. Res. Dev.* 20, 236–245.
- Evans, T.A., Dawes, T.Z., Ward, P.R., Lo, N., 2011. Ants and termites increase crop yield in a dry climate. *Nat. Commun.* 2, 262. doi:10.1038/ncomms1257
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34, 487–515. doi:10.1146/132419
- Farfán-Valencia, F., Mestre-Mestre, A., 2004. Manejo del sombrío y fertilización del café en la zona central Colombiana. *Av. Técnicos CENICAFÉ* 330, 1–8.
- Fernandes Martins, I.C., Cividanes, F.J., Ide, S., Queiroz Haddad, G., 2012. Diversity and habitat preferences of Carabidae and Staphylinidae (Coleoptera) in two agroecosystems. *Bragantia* 71, 471–480.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* (80-.). 309, 570–574. doi:10.1126/science.1111772
- Funes-Monzote, F.R., 2009. Agroecología con futuro: La alternativa agroecológica para Cuba. Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación, Matanzas, Cuba.
- García, R., Chacón de Ulloa, P., 2005. Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en fragmentos de bosque seco del valle geográfico del río Cauca. *Rev. Colomb. Entomol.* 31, 43–50.

- Gerlach, J., Samways, M., Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: An overview of available taxonomic groups. *J. Insect Conserv.* 17, 831–850.
doi:10.1007/s10841-013-9565-9
- Goehring, D.M., Daily, G.C., Şekerçioğlu, Ç.H., 2002. Distribution of ground-dwelling arthropods in tropical countryside habitats. *J. Insect Conserv.* 6, 83–91.
doi:10.1023/A:1020905307244
- Gutiérrez-Vélez, V.H., DeFries, R., Pinedo-Vásquez, M., Uriarte, M., Padoch, C., Baethgen, W., Fernandes, K., Lim, Y., 2011. High-yield oil palm expansion spares land at the expense of forests in the Peruvian Amazon. *Environ. Res. Lett.* 6, 44029.
doi:10.1088/1748-9326/6/4/044029
- Haddad, G.Q., Cividanes, F.J., Martins, I.C.F., 2011. Species Diversity of Myrmecofauna and Araneofauna Associated with Agroecosystem and Forest Fragments and their Interaction with Carabidae and Staphylinidae (Coleoptera). *Florida Entomol.* 94, 500–509. doi:10.1653/024.094.0314
- Halfpeter, G., 1994. ¿Qué es la biodiversidad? *Butlletí la Inst. Catalana d'Història Nat.* 5–14.
- Holland, J.M. (Ed.), 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Hampshire.
- International Coffee Organization, 2014. *World Coffee Trade (1963-2013): A review of the markets, challenges and opportunities facing the sector*. Londres.
- Jaffé C, K., 2004. *El mundo de las hormigas*, 2nd ed. Equinoccio, Caracas.
- Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T.M., Lozano-Zambrano, F.H. (Eds.), 2008. *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427–2439. doi:10.1890/06-1736.1
- Kattan, G.H., 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies, in: Guariguata, M.R., Kattan, G.H. (Eds.), *Ecología Y Conservación de Bosques*.

- Ediciones Libro Universitario Regional, Cartago, pp. 561–590.
- Kleinwächter, M., Bürkel, M., 2008. Offspring performance in dynamic habitats: key factors for a riparian carabid beetle. *Ecol. Entomol.* 33, 286–292. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00963.x
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., 1998. Testing for Spatial Autocorrelation in Ecological Studies. *Ecography (Cop.)*. 21, 423–429.
- Koivula, M., Punttila, P., Haila, Y., Niemelä, J., 1999. Leaf Litter and the Small-Scale Distribution of Carabid Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest 22, 424–435.
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228. doi:10.1016/S0167-8809(99)00037-7
- Lach, L., Parr, C.L., Abbott, K. (Eds.), 2009. *Ant Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur. J. Soil Biol.* 42, S3–S15. doi:10.1016/j.ejsobi.2006.10.002
- Lobry De Bruyn, L.A., 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 425–441. doi:10.1016/S0167-8809(99)00047-X
- Losey, J.E., Denno, R.F., 1998. Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79, 2143–2152. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2
- Lövei, G.L., Magura, T., Tóthmérész, B., Ködöböcz, V., 2006. The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 283–289. doi:10.1111/j.1466-822X.2005.00221.x
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles. *Annu. Rev.*

- Entomol. 41, 231–256.
- Lucky, A., Erwin, T.L., Witman, J.D., 2002. Temporal and spatial diversity and distribution of arboreal Carabidae (Coleoptera) in a western amazonian rain Forest. *Biotropica* 34, 376–386.
- Magura, T., Ködöböcz, V., 2007. Carabid assemblages in fragmented sandy grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 119, 396–400. doi:10.1016/j.agee.2006.08.014
- Marasas, M.E., Sarandón, S.J., Cicchino, a. C., 2001. Changes in soil arthropod functional group in a wheat crop under conventional and no tillage systems in Argentina. *Appl. Soil Ecol.* 18, 61–68. doi:10.1016/S0929-1393(01)00148-2
- Martín-Piera, F., 1997. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? *Boletín la Soc. Entomológica Aragon.* 20, 25–55.
- Martínez, C., 2005. Introducción a los Escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504–509. doi:10.1126/science.277.5325.504
- Maveety, S.A., Browne, R.A., Erwin, T.L., 2011. Carabidae diversity along an altitudinal gradient in a Peruvian cloud forest (Coleoptera). *Zookeys* 147, 651–666. doi:10.3897/zookeys.147.2047
- Mera Velasco, Y.A., Gallego Roper, M.C., Armbricht, I., 2010. Interacciones entre hormigas e insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca-Colombia. *Rev. Colomb. Entomol.* 36, 116–126.
- Moraes, R.M., Mendonca, M.D., Ott, R., 2013. Carabid beetle assemblages in three environments in the Araucaria humid forest of southern Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* 57, 67–74. doi:10.1590/S0085-56262013000100011
- Moreno, C.E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad, 1st ed. SEA, M&T- Manuales y Tesis SEA, Zaragoza.

- Navntoft, S., Esbjerg, P., Riedel, W., 2006. Effects of reduced pesticide dosages on carabids (Coleoptera: Carabidae) in winter wheat. *Agric. For. Entomol.* 8, 57–62. doi:10.1111/j.1461-9555.2006.00282.x
- Niemelä, J., 2001. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *Eur. J. Entomol.* 98, 127–132.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Pajunen, T., Punttila, P., 1992. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *J. Biogeogr.* 19, 173–181.
- Niemelä, J., Koivula, M., Kotze, D.J., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *J. Insect Conserv.* 11, 5–18. doi:10.1007/s10841-006-9014-0
- Noonan, G.R., 1976. Synopsis of the supra-specific taxa of the tribe Harpalini (Coleoptera: Carabidae). *Quaest. Entomol.* 12, 3–87. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Noonan, G.R., 1973. The Anisodactylines (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Harpalini): Classification, Evolution, and Zoogeography. *Quaest. Entomol.* 9, 266–480.
- Novais, S.M.A., Macedo-Reis, L.E., Neves, F.S., 2016. Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic forest: a test of the natural enemy hypothesis. *Agrofor. Syst.* doi:10.1007/s10457-016-9917-z
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P.R., Hara, R.B.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., 2016. Package “vegan” (Version 2.4-1). URL <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan> 1–291.
- Paarmann, W., Adis, J., Stork, N., Gutzmann, B., Stumpe, P., Staritz, B., Bolte, H., Küppers, S., Holzkamp, K., Niers, C., Da Fonseca, C.R. V., 2001. The structure of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) at fig fruit falls (Moraceae) in a terra firme rain forest near Manaus (Brazil). *J. Trop. Ecol.* 17, 549–561. doi:10.1017/S0266467401001419

- Paarmann, W., Gutzmann, B., Stumpe, P., Bolte, H., Küppers, S., Holzkamp, K., Niers, C., Adis, J., Stork, N.E., Fonseca, C.R.V. Da, 2002. The structure of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) at fruit falls of Melastomataceae trees in a Brazilian terra firme Rain Forest. *Biotropica* 34, 368–375. doi:10.1646/0006-3606(2002)034[0368:TSOGBA]2.0.CO;2
- Peck, S.L., McQuaid, B., Campbell, C.L., 1998. Using Ant Species (Hymenoptera : Formicidae) as a Biological Indicator of Agroecosystem Condition. *Environ. Entomol.* 27, 1102–1110.
- Peeters, C., Molet, M., 2009. Colonial Reproduction and Life Histories, in: Lach, L., Parr, C.L., Abbott, K. (Eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press, New York, pp. 159–176. doi:10.1093/acprof
- Perfecto, I., Rice, R., Greenberg, R., van der Voort, M., 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 46, 598–608.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Carti, V., 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 945, 935–945. doi:10.1023/A:1018359429106
- Pimentel, D., 2005. Environmental and economic costs of the application of pesticides primarily in the United States. *Environ. Dev. Sustain.* 7, 229–252. doi:10.1007/s10668-005-7314-2
- Porrini, D.P., Castro, A. V, Cicchino, A.C., 2014. Los carábidos (Coleoptera : Carabidae) asociados a los remanentes de bosque nativo en la Reserva Natural Municipal Laguna de los Padres, Buenos Aires. *Rev. la Soc. Entomológica Argentina* 1–2, 35–48.
- Prasifka, J.R., Lopez, M.D., Hellmich, R.L., Lewis, L.C., Dively, G.P., 2007. Comparison of pitfall traps and litter bags for sampling ground-dwelling arthropods. *J. Appl. Entomol.* 131, 115–120. doi:10.1111/j.1439-0418.2006.01141.x
- Putzeys, J., 1878. Descriptions de Carabides nouveaux de la Nouvelle Grenade rapportés par E. Steinheil. *Mitth. des Münchener Entomol. Vereins* 2, 54–76.

- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12, 487–506. doi:10.1023/A:1022412617568
- Ramírez, M., Herrera, J., Armbrrecht, I., 2010. ¿Bajan de los árboles las hormigas que depredan en potreros y cafetales Colombianos? *Rev. Colomb. Entomol.* 36, 106–115.
- Rappole, J.H., King, D.I., Vega Rivera, J.H., 2003. Coffee and conservation. *Conserv. Biol.* 17, 334–336. doi:10.1046/j.1523-1739.2003.01548.x
- Rivera, L., Armbrrecht, I., 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. *Rev. Colomb. Entomol.* 31, 89–96.
- Robertson, G.P., 2000. Greenhouse Gases in Intensive Agriculture: Contributions of Individual Gases to the Radiative Forcing of the Atmosphere. *Science* (80-.). 289, 1922–1925. doi:10.1126/science.289.5486.1922
- Solar, R.R. de C., Barlow, J., Andersen, A.N., Schoereder, J.H., Berenguer, E., Ferreira, J.N., Gardner, T.A., 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biol. Conserv.* 197, 98–107. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.005
- Sunderland, K.D., 2002. Invertebrate Pest Control by Carabids, in: Holland, J.M. (Ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, Hampshire, pp. 165–214.
- Swift, M.J., Izac, a. M.N., Van Noordwijk, M., 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - Are we asking the right questions? *Agric. Ecosyst. Environ.* 104, 113–134. doi:10.1016/j.agee.2004.01.013
- Tilman, D., 1998. The greening of the green revolution. *Nature* 396, 211–212. doi:10.1126/science.252.5002.26
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P. a, Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677. doi:10.1038/nature01014
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T. a., Tylianakis,

- J.M., van Nouhuys, S., Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43, 294–309.
doi:10.1016/j.biocontrol.2007.08.006
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A., 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biol. Conserv.* 151, 53–59.
doi:10.1016/j.biocon.2012.01.068
- Tyler, G., 2008. The ground beetle fauna (Coleoptera:Carabidae) of abandoned fields, as related to plant cover, previous management and succession stage. *Biodivers. Conserv.* 17, 155–172. doi:10.1007/s10531-007-9236-9
- Tylianakis, J.M., Klein, A.-M., Lozada, T., Tscharntke, T., 2006. Spatial scale of observation affects alpha, beta and gamma diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *J. Biogeogr.* 33, 1295–1304. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01493.x
- Ulyshen, M.D., Hanula, J.L., Horn, S., Kilgo, J.C., Moorman, C.E., 2006. The response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to selection cutting in a South Carolina bottomland hardwood forest. *Biodivers. Conserv.* 15, 261–274. doi:10.1007/s10531-004-6899-3
- Uribe L, M., Vallejo E, L.F., 2013. Diversidad de escarabajos Carabidae y Scarabaeidae de un bosque tropical en el magdalena medio colombiano. *Boletín Científico Cent. Museos* 17, 174–196.
- Urrutia-Escobar, M.X., Armbrrecht, I., 2013. Effect of two agroecological management strategies on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity on coffee plantations in southwestern Colombia. *Environ. Entomol.* 42, 194–203. doi:10.1603/EN11084
- Vandermeer, J., Van Noordwijk, M., Anderson, J., Ong, C., Perfecto, I., 1998. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agric. Ecosyst. Environ.* 67, 1–22. doi:10.1016/S0167-8809(97)00150-3

- Vargas, G., Rivera, L.F., Armbrrecht, I., 2006. Efecto del estrés fisiológico en dos especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) propias de cafetales de sol y de sombra, en condiciones de laboratorio. *Rev Colomb Entomol* 32, 61–66.
- Vergara, C.H., Badano, E.I., 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 129, 117–123. doi:10.1016/j.agee.2008.08.001
- Ward, P.S., 2009. Taxonomy, Phylogenetics, and Evolution, in: Lach, L., Parr, C.L., Abbott, K. (Eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press, New York, pp. 3–17.
- Wiedenmann, R.N., Diaz, R.R., Sadof, C., O’Neil, R., 2004. Ground Beetle (Coleoptera : Carabidae) Assemblages in Mulched and Non-Mulched Garden Plots. *J. Kansas Entomol. Soc.* 77, 99–109.
- Wilson, E.O., Peter, F.M. (Eds.), 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- Zabala, G.A., Arango, L.M., Chacón de Ulloa, P., 2013. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un paisaje cafetero de Risaralda, Colombia. *Rev. Colomb. Entomol.* 39, 141–149.

ANEXOS

Tabla A1. Cultivos y parches de vegetación natural en el municipio de Caldon, Localidades: Cauca. E.R (vereda El Rosal), E.C (vereda El Cabuyal).

Cobertura	Vereda	Coordenadas	Altitud (msnm)	Propietario	Area (ha)	Número de especies vegetales (o especie dominante) por parcela
Sol 1	E.R	2°51'39.7" N, 76°33'50.5" W	1438	Yaneth Ramos	1	<i>Musa paradisiaca</i>
Sol 2	E.R	2°51'49.3" N, 76°33'42.9" W	1408	Marino Muñoz	0.5	3 (<i>Musa paradisiaca</i>)
Sol 3	E.R	2°51'48.7" N, 76°33'40.6" W	1420	Segundo Castillo	0.5	<i>Manihot esculenta</i>
Sol 4	E.R	2°51'40.7" N, 76°33'57.7" W	1425	Ramiro Castillo	1	<i>Manihot esculenta</i>
Sol 5	E.R	2°51'27.8" N, 76°33'25" W	1489	Gerardina Velasco	0.5	<i>Musa paradisiaca</i>
Sol 6	E.R	2°50'54" N, 76°32'38.6" W	1486	Víctor Manzano	1	<i>Musa paradisiaca</i>
Sol 7	E.C	2°49'43.5" N, 76°32'34.2" W	1538	Fidel Melo	8	3 (<i>Citrus</i> spp.)
Sol 8	E.R	2°51'37.2" N, 76°33'54.2" W	1423	Jairo Morales	1	<i>Manihot esculenta</i>
Sombra 1	E.R	2°51'37.6" N, 76°33'47.5" W	1435	Clara Ramos	1	7 (<i>Inga edulis</i>)
Sombra 2	E.R	2°51'45.4" N, 76°33'56.5" W	1437	Lilia González	0.5	9 (<i>Inga edulis</i>)
Sombra 3	E.R	2°51'45.1" N, 76°33'31.2" W	1436	Segundo Castillo	3	5 (<i>Inga edulis</i>)
Sombra 4	E.R	2°51'54.1" N, 76°33'38.5" W	1367	Manuel Vidal	2	5 (<i>Inga edulis</i>)
Sombra 5	E.R	2°51'27.1" N, 76°33'22.7" W	1479	Antonio Velasco	0.5	<i>Inga edulis</i> , <i>Musa paradisiaca</i>
Sombra 6	E.R	2°50'52.4" N, 76°32'32.1" W	1479	Armando Vélez	6	<i>Inga edulis</i>
Sombra 7	E.C	2°49'49.8" N, 76°32'32.5" W	1536	José Daza	1	3 (<i>Inga edulis</i>)
Sombra 8	E.R	2°51'43.7" N, 76°33'52.2" W	1419	Maximiliano Ortiz	2	4 (<i>Inga edulis</i>)
Parche 1	E.R	2°51'39.8" N, 76°33'27" W	1415	Municipio Caldon	1	>10
Parche 2	E.R	2°51'39.6" N, 76°33'56.8" W	1419	Ramiro Castillo	0.5	<i>Guadua angustifolia</i> , <i>Gynerium sagittatum</i>
Parche 3	E.R	2°51'44.1" N, 76°33'47.6" W	1404	Maximiliano Ortiz	0.5	>10
Parche 4	E.R	2°51'54.2" N, 76°33'35.2" W	1357	Manuel Vidal	0.5	<i>Gynerium sagittatum</i> , <i>Heliconia</i> sp.
Parche 5	E.R	2°51'17.7" N, 76°33'5.6" W	1479	Gerardo Peñaranda	1.5	>10
Parche 6	E.R	2°51'14.2" N, 76°32'45.2" W	1449	Municipio Caldon	1	>10
Parche 7	E.R	2°51'4.9" N, 76°33'22.1" W	1336	Municipio Caldon	1	>10
Parche 8	E.R	2°51'20.5" N, 76°32'40.7" W	1428	Municipio Caldon	0.5	>10

Tabla A2. Listado total de hormigas y carábidos colectados en el municipio de Caldon, veredas El Rosal y El Cabuyal. CS: cafetal de sol, CB: cafetales de sombra, PV: parches de vegetación natural. tc: trampa de caída, sw: saco Winkler, cd: Captura directa.

Formicidae																			
Taxa	Gremio trófico	T1										T2							
		CS				CB		PV				CS				CB		PV	
		tc	sw	cd	Tc	sw	cd	tc	sw	cd	tc	Sw	cd	tc	sw	cd	Tc	sw	cd
<i>Acanthognathus ocellatus</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Acropyga exsanguis</i>	Omnívoro	0	0	0	8	4	0	2	0	0	0	0	0	15	6	0	3	1	0
<i>Acropyga fuhrmanni</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0
<i>Apterostigma pilosum</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Atta cephalotes</i>	Omnívoro	0	0	0	3	0	0	21	0	3	3	0	0	0	0	0	29	0	2
<i>Azteca</i> sp.1	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	2	0	0	0	10	0	0	11
<i>Brachymyrmex fiebrigi</i>	Omnívoro	1	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Brachymyrmex heeri</i>	Omnívoro	30	0	1	0	3	0	0	0	0	26	22	0	0	2	0	0	3	0
<i>Brachymyrmex longicornis</i>	Omnívoro	0	0	1	0	0	0	4	0	0	5	0	0	4	0	0	0	2	0
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	Omnívoro	43	0	0	0	0	0	0	1	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachymyrmex</i> sp.3	Omnívoro	7	0	0	22	0	2	4	0	0	1	0	0	4	1	0	4	1	0
<i>Camponotus atriceps</i>	Omnívoro	1	0	0	15	0	13	1	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	1
<i>Camponotus brevis</i>	Omnívoro	0	0	0	7	0	3	6	1	5	0	0	0	0	1	3	1	1	0
<i>Camponotus conspicuus zonatus</i>	Omnívoro	3	0	2	9	0	3	7	0	0	2	0	0	8	0	0	2	1	0

<i>Camponotus fastigatus</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	1	1	0	5	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Camponotus novogranadensis</i>	Omnívoro	0	0	0	4	0	5	1	0	5	0	1	3	0	0	3	0	1	3
<i>Camponotus planatus colombicus</i>	Omnívoro	7	1	4	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus sanctaefidei</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Camponotus senex</i>	Omnívoro	3	0	1	9	0	5	8	0	0	0	1	0	6	0	2	1	0	0
<i>Camponotus striatus</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Camponotus sp.2</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	Omnívoro	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardiocondyla minutior</i>	Omnívoro	164	0	2	0	0	0	0	0	0	59	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephalotes minutus</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Crematogaster crinosa</i>	Depredador	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	5	3	0	6
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	Depredador	0	0	0	3	0	2	0	3	6	0	0	4	0	0	0	0	0	3
<i>Crematogaster distans</i>	Depredador	0	0	0	0	0	4	24	34	6	0	0	4	0	0	0	1	0	5
<i>Crematogaster limata</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crematogaster nigropilosa</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Cyphomyrmex bicarinatus</i>	Omnívoro	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	5	0	0	0	0

<i>Cyphomyrmex</i> <i>c.a. major</i>	Omnívoro	116	15	8	1	0	1	0	0	0	74	6	7	1	0	0	2	0	0
<i>Cyphomyrmex</i> <i>rimosus</i>	Omnívoro	53	9	3	74	2	1	111	2	0	34	7	0	37	6	1	2	16	0
<i>Discothyrea</i> <i>denticulata</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dorymyrmex</i> <i>brunneus</i>	Omnívoro	44	0	5	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Eciton burchellii</i> <i>foreli</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectatomma</i> <i>ruidum</i>	Depredador	83	1	4	7	1	0	6	0	0	70	0	0	9	0	0	1	0	0
<i>Fulakora</i> <i>orizabana</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Gnamptogenys</i> <i>striatula</i>	Depredador	26	0	10	81	7	3	18	0	0	72	7	3	107	24	4	5	0	0
<i>Heteroponera</i> <i>monticola</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	5	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> <i>opaciceps</i>	Depredador	5	6	12	0	3	4	0	0	0	4	6	5	1	7	0	2	2	0
<i>Hypoponera</i> <i>opacior</i>	Depredador	0	0	0	0	2	0	0	0	7	0	0	0	2	0	0	0	1	0
<i>Hypoponera</i> <i>sp.3</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	4	0	0	6	0
<i>Labidus coecus</i>	Depredador	0	0	0	8	0	9	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	15	0
<i>Labidus</i> <i>praedator</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	84	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Linepithema</i> <i>angulatum</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	9	0	2
<i>Linepithema</i> <i>fuscum</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Linepithema</i> <i>iniquum</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0

<i>Linepithema neotropicum</i>	Omnívoro	672	23	42	933	102	18	148	48	4	445	29	18	278	18	3	84	10	1
<i>Linepithema piliferum</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	3	0	5	0	0	0	0	0	0	9	0	0
<i>Mayaponera constricta</i>	Depredador	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Monomorium floricola</i>	Omnívoro	0	1	0	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mycocepurus smithii</i>	Omnívoro	19	0	1	6	4	0	0	0	0	16	0	0	16	0	0	0	0	0
<i>Myrmelachista zeledoni</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neivamyrmex adneps</i>	Depredador	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoponera aenescens</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1
<i>Neoponera crenata</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Neoponera verenae</i>	Depredador	4	0	1	27	0	3	40	0	1	2	0	0	31	1	3	10	0	1
<i>Nesomyrmex asper</i>	Depredador	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nylanderia caeciliae</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	11	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nylanderia steinheili</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	11	12	0	3	1	0	0	0	1	0	1	12	0
<i>Octostruma balzani</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
<i>Odontomachus chelifer</i>	Depredador	54	0	5	32	1	7	30	0	2	43	2	2	28	2	5	17	2	1
<i>Pachycondyla impressa</i>	Depredador	0	0	0	7	0	3	7	0	2	0	0	0	4	0	2	5	1	0

<i>Pheidole</i> sp.1	Omnívoro	314	1	10	12	0	0	0	0	0	214	5	5	18	22	0	0	60	0
<i>Pheidole</i> sp.2	Omnívoro	13	0	1	66	0	13	15	0	0	0	1	0	6	0	9	3	0	2
<i>Pheidole</i> sp.3	Omnívoro	26	13	25	6	3	2	13	9	0	22	5	0	9	6	0	8	9	0
<i>Pheidole</i> sp.4	Omnívoro	180	15	9	0	2	0	0	0	0	149	4	6	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp.5	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp.6	Omnívoro	28	3	3	22	0	0	0	0	0	18	0	1	20	0	0	1	0	0
<i>Pheidole</i> sp.7	Omnívoro	18	0	2	134	6	0	309	22	1	14	3	0	39	12	0	133	21	4
<i>Pheidole</i> sp.8	Omnívoro	67	2	1	0	0	1	0	0	0	93	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp.9	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp.10	Omnívoro	0	0	0	1	0	0	42	0	3	2	0	0	0	0	0	37	0	0
<i>Pheidole</i> sp.11	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	11	2	10	0	0	0	0	2	0	18	10	0
<i>Pheidole</i> sp.12	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	57	8	0	0	0	0	0	0	0	18	4	5
<i>Pheidole</i> sp.13	Omnívoro	0	0	0	8	0	0	123	32	0	0	0	0	0	1	0	23	2	2
<i>Pheidole</i> sp.14	Omnívoro	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp.15	Omnívoro	0	0	0	3	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Pheidole</i> sp.16	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Procryptocerus batesi</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Procryptocerus kempfi</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Procryptocerus paleatus</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Procryptocerus scabriusculus</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Pseudomyrmex boopis</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	Depredador	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	0	3	0	0	0
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	Depredador	1	0	0	6	0	2	1	0	1	0	0	0	3	0	3	0	0	0
<i>Pseudomyrmex oculatus</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudomyrmex pallens</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Pseudomyrmex rochai</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pseudomyrmex simplex</i>	Depredador	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pseudomyrmex subater</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	Depredador	6	0	4	0	0	0	0	0	0	12	0	6	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	Depredador	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.4	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.9	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Rasopone ferruginea</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Rogeria foreli</i>	Omnívoro	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0
<i>Solenopsis</i> aff. molesta sp.1	Omnívoro	255	78	25	100	42	9	172	77	1	58	96	0	0	9	0	1	1	2
<i>Solenopsis</i> aff. molesta sp.2	Omnívoro	9	4	0	27	43	0	51	31	0	43	32	0	90	72	0	87	186	0
<i>Solenopsis</i> cf. <i>Picea</i>	Omnívoro	0	0	0	94	5	0	1	1	3	22	3	0	622	5	0	0	0	0
<i>Solenopsis geminata</i>	Omnívoro	612	31	46	56	20	0	89	27	26	242	79	13	8	13	3	0	0	11
<i>Solenopsis</i> sp.5	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.6	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.7	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Strumigenys denticulata</i>	Depredador	0	0	0	0	4	0	1	5	0	0	1	0	2	7	0	0	16	0
<i>Strumigenys eggersi</i>	Depredador	0	1	1	1	15	0	0	1	0	4	19	0	1	14	0	0	1	0
<i>Strumigenys louisianae</i>	Depredador	18	12	5	5	23	0	0	0	0	3	54	0	5	26	0	0	5	0

<i>Strumigenys margaritae</i>	Depredador	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Temnothorax subditivus</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tranopelta gilva</i>	Omnívoro	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	2	0	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Omnívoro	166	180	29	4537	1377	71	361	247	9	462	973	23	3252	3227	1	483	536	19
<i>Wasmannia sigmoidea</i>	Omnívoro	0	2	2	1	0	2	1	0	0	0	36	0	0	0	0	0	0	0
Carabidae																			
Taxa	Gremio trófico	T1									T2								
		CS			CB			PV			CS			CB			PV		
		tc	sw	cd	tc	sw	cd	tc	sw	cd	tc	Sw	Cd	Tc	sw	cd	tc	sw	cd
<i>Selenophorus (Hemisopalus) cf. propinquus</i>	Omnívoro	1	0	2	0	0	1	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Selenophorus (Hemisopalus) cf. tarsalis</i>	Omnívoro	1	0	6	0	0	0	0	0	0	9	2	4	3	0	0	0	0	0
<i>Amblygnathus sp.3</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apenes sp.1</i>	Depredador	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Apenes sp.2</i>	Depredador	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apenes sp.3</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apenes sp.4</i>	Depredador	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apenes sp.5</i>	Depredador	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Athrostictus sp.</i>	Omnívoro	1	2	10	0	0	1	0	0	0	13	3	6	0	0	0	0	0	0
<i>Brachinus sp.1</i>	Depredador	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galerita tristis</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lebia sp.1</i>	Depredador	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lebia sp.2</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Loxandrus sp.1</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Loxandrus sp.2</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0

<i>Loxandrus</i> sp.3	Depredador	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	0
<i>Loxandrus</i> sp.4	Depredador	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	1
<i>Loxandrus</i> sp.5	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Megacephala</i> <i>sobrina</i>	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Notiobia</i> (<i>Anisotarsus</i>) <i>praeclara</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>Notiobia</i> (<i>Anisotarsus</i>) cf. <i>peruviana</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Notiobia</i> (<i>Notiobia</i>) cf. <i>flavicinctus</i>	Omnívoro	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Notiobia</i> (<i>Notiobia</i>) cf. <i>nebrioides</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Notiobia</i> (<i>Notiobia</i>) <i>umbrifera</i>	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pachyteles</i> sp.1	Depredador	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Tachys</i> (<i>Paratachys</i>) sp.1	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pentagonica</i> sp.1	Depredador	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	1	0	4	1	0	1	0
<i>Pentagonica</i> sp.2	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pentagonica</i> sp.3	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Selenophorus</i> sp.1	Omnívoro	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Selenophorus</i> sp.2	Omnívoro	0	0	14	0	0	0	0	0	0	3	2	5	0	0	0	0	0	0

<i>Selenophorus</i> sp.3	Omnívoro	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Selenophorus</i> sp.4	Omnívoro	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0
<i>Tachys</i> sp.1	Depredador	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla A3. Riqueza y abundancia de Formicidae y Carabidae en cada parcela, se aportan datos discriminados por gremio trófico en cada período de muestreo. La abundancia de Formicidae está calculada con base en el número de trampas ocupadas en cada parcela, la abundancia de Carabidae es absoluta. R: riqueza de especies; A: abundancia. Or: riqueza de omnívoros; Pr: riqueza de depredadores; Oa: abundancia de omnívoros; Pa: abundancia de depredadores

Parcela	Formicidae												Carabidae											
	T1						T2						T1						T2					
	R	A	Or	Oa	Pr	Pa	R	A	Or	Oa	Pr	Pa	R	A	Or	Oa	Pr	Pa	R	A	Or	Oa	Pr	Pa
Sol 1	18	72	15	61	3	11	15	46	10	35	5	11	2	2	2	2	0	0	8	23	6	19	2	4
Sol 2	25	68	18	53	7	15	22	61	16	51	6	10	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2
Sol 3	26	68	21	56	5	12	26	76	19	61	7	15	0	0	0	0	0	0	4	10	3	9	1	1
Sol 4	17	45	13	34	4	11	12	38	8	29	4	9	1	1	1	1	0	0	2	3	2	3	0	0
Sol 5	12	39	10	29	2	10	24	67	20	57	4	10	1	1	1	1	0	0	1	3	1	3	0	0
Sol 6	16	32	14	29	2	3	26	60	18	47	8	13	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	0	0
Sol 7	16	46	13	38	3	8	20	66	15	45	5	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sol 8	13	41	9	33	4	8	13	25	9	19	4	6	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Sombra 1	18	51	13	43	5	8	17	40	11	30	6	10	0	0	0	0	0	0	4	6	1	2	3	4
Sombra 2	27	62	20	50	7	12	21	54	15	42	6	12	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1
Sombra 3	22	49	16	35	6	14	14	34	8	21	6	13	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Sombra 4	8	24	7	23	1	1	9	26	8	24	1	2	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2
Sombra 5	17	38	12	29	5	9	22	59	16	47	6	12	2	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0
Sombra 6	12	41	8	26	4	15	18	42	12	28	6	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sombra 7	16	47	14	37	2	10	19	51	13	36	6	15	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
Sombra 8	18	40	13	33	5	7	22	53	16	41	6	12	1	1	0	0	1	1	2	2	2	2	0	0
Parche 1	26	58	18	45	8	13	17	42	10	29	7	13	3	3	1	1	2	2	1	1	0	0	1	1
Parche 2	23	61	15	43	8	18	19	47	13	35	6	12	2	2	0	0	2	2	4	5	2	3	2	2
Parche 3	20	35	15	29	5	6	23	39	15	30	8	9	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Parche 4	21	36	14	29	7	7	17	31	15	29	2	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
Parche 5	14	33	11	28	3	5	18	41	15	35	3	6	0	0	0	0	0	0	3	5	2	3	1	2
Parche 6	14	29	12	25	2	4	9	24	7	22	2	2	0	0	0	0	0	0	4	5	2	2	2	3
Parche 7	25	59	16	47	9	12	21	55	14	45	7	10	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0
Parche 8	23	42	17	29	6	13	8	17	8	17	0	0	3	3	0	0	3	3	3	3	1	1	2	2

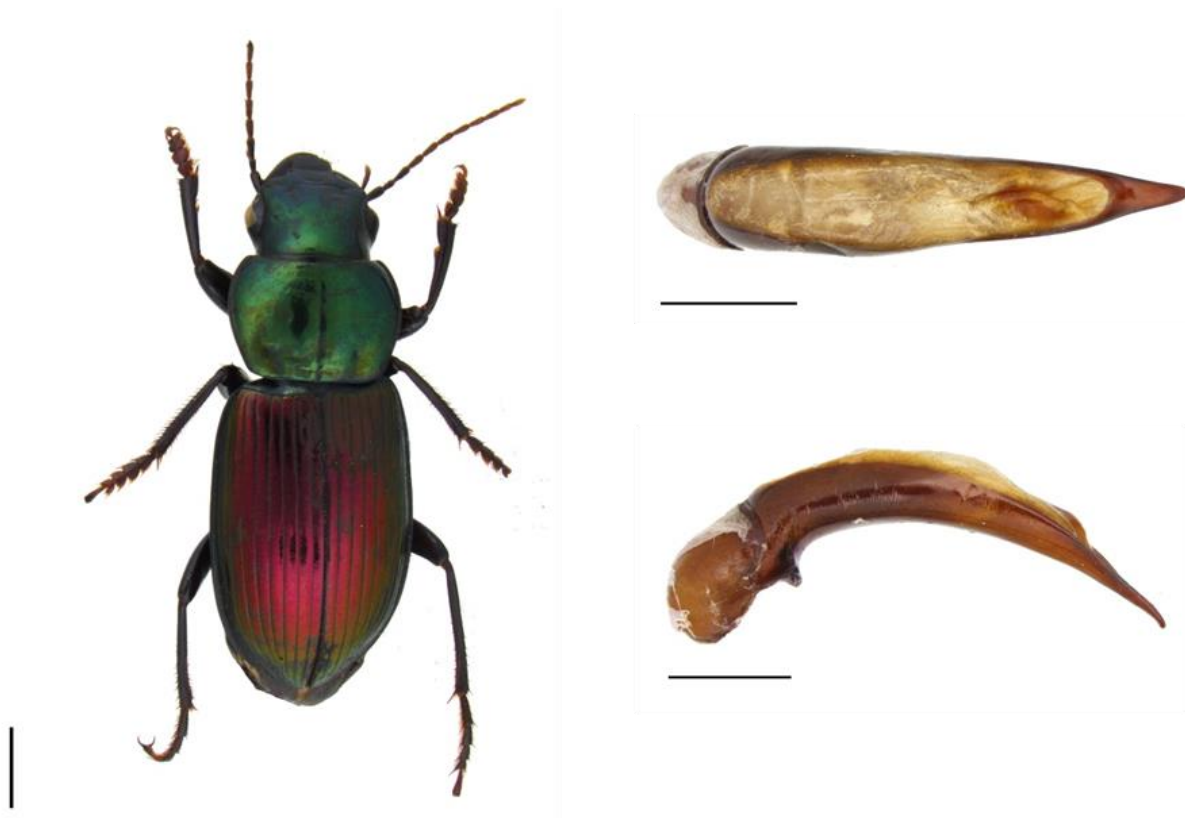


Figura A1. Aspecto en vista dorsal y detalle de la genitalia de *Notiobia (Anisotarsus) praeclara* Putzeys, 1878, la escala representa 1 mm.



Figura A2. Aspecto en vista dorsal y detalle de la genitalia de *Notiobia (Notiobia) umbrifera* Bates, 1884, la escala representa 1 mm.