EFECTO DE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT EN LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS EN BOSQUES PREMONTANOS EN EL ÁREA DE INFLUENCIA DE LA CENTRAL HIDROELÉCTRICA "PORCE II"

MEDARDO ANDRES VANEGAS BILBAO
Ingeniero Agrónomo

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA.
SEDE MEDELLIN.
FACULTAD DE CIENCIAS
2010

EFECTO DE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT EN LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS EN BOSQUES PREMONTANOS EN EL ÁREA DE INFLUENCIA DE LA CENTRAL HIDROELÉCTRICA "PORCE II"

MEDARDO ANDRES VANEGAS BILBAO
Ingeniero Agrónomo

Tesis de Grado presentada como requisito parcial para optar al título de Magíster en Ciencias.
Área Entomología.

Director: Oscar Efraín Ortega Molina
Biólogo M.Sc. Ecología

Asesor: Esteban Álvarez
Ingeniero Forestal. M.Sc. Ecología.

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA.
SEDE MEDELLIN.
FACULTAD DE CIENCIAS
2010

A todas las personas del mundo que padecen distonia focal.

"Podéis hacerme abdicar de mis glorias y de mi estado, pero no de mis tristezas. ¡Todavía soy rey de mis amarguras"...!

William Shakespeare

AGRADECIMIENTOS.

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a todas las personas que en diversas formas contribuyeron a la culminación del presente trabajo.

Diana Marcela Forero Barrera, Andrés Fernando Flórez y Deici Milena Toro, Jhon Alveiro (Black) Quiroz y Gonzalo (Chalo) Abril, Dr. Luis Hernando Hurtado, Hernando Rodríguez y Maria Cristina Lema, Alejandra Bedoya, Libia Garzón, Paula Andrea Sepúlveda, David Rubio, John Jairo Cardona, Oscar Julián Pabón, Esteban Gómez, Fabián Duque, Gladys y Virgilio, Francisco Humberto Serna Medardo Vanegas Torres, Maria del Rosario Bilbao Rodriguez, Oscar Ortega y Esteban Álvarez.

Esta investigación fue financiada por la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín (DIME).

INDICE

RESUMEN. 1

ABSTRACT 3

1. INTRODUCCIÓN. 5

2. MARCO TEÓRICO. 8

2.1. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD 8

2.2. INDICADORES BIOLÓGICOS. 9

2.2.1. Las hormigas como bioindicadores. 10

2.2.2. Grupos Funcionales. 12

2.3. RELACIÓN ENTRE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT Y LA BIODIVERSIDAD. 14

3. OBJETIVOS. 16

3.1. GENERAL. 16

3.2. ESPECÍFICOS. 16

4. METODOLOGÍA. 17

4.1. ÁREA DE ESTUDIO. 17

4.2. TRABAJO DE CAMPO. 18

4.2.1. Selección de las parcelas de muestreo. 18

4.2.1.1. Caracteristicas de la vegetación de bosques primarios y secundarios de la zona de estudio. 18

4.2.2. Muestreo de Hormigas. 25

4.3. TRABAJO DE LABORATORIO 25

4.3.1. Identificación de hormigas. 25

4.4. ANÁLISIS DE DATOS. 25

4.4.1. Riqueza y diversidad de hormigas. 26

4.4.2. Análisis de similitud entre parcelas. 28
4.4.3. Representación gráfica de los coeficientes de similitud. 29
4.4.4. Curvas acumuladas de especies (CAE). 30
4.4.5. Distribución de riqueza, abundancia e índices de diversidad subfamilias y grupos funcionales. 31
4.4.6. Caracterización de la complejidad del Hábitat. 32
4.4.6.1. Variables de vegetación y estructura. 33
4.4.6.2. Variables de heterogeneidad. 33
4.4.7. Variables de complejidad del hábitat en relación con las comunidades de hormigas 34
4.4.7.1. Análisis de varianza (ANDEVA) para variables de complejidad. 34
4.4.7.2. Análisis de componentes principales (ACP) para variables de complejidad. 36
4.4.7.3. Selección de modelos de regresión múltiple entre variables de complejidad y riqueza, frecuencia e índices de diversidad de hormigas. 36
5. RESULTADOS. 38
5.1. COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES DE HORMIGAS. 38
5.2. RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO. 38
5.2.2. Dominancia y Equidad. 42
5.3. CURVAS ACUMULADAS DE ESPECIES (CAE). 42
5.4. DENDROGRAMAS DE SIMILITUD CON BASE EN LOS ÍNDICES DE JACCARD Y SØRENSEN CUANTITATIVO. 43
5.5. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA GRUPOS FUNCIONALES. 47
5.6. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA SUBFAMILIAS. 45
5.7. ANALSIS DE VARIANZA (ANDEVA) PARA VARIABLES DE COMPLEJIDAD.
55

5.8. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) PARA VARIABLES DE COMPLEJIDAD. 57
5.9. ANALISIS DE REGRESIÓN SIMPLE ENTRE EL PIRMER COMPONENTE DEL ACP Y LA RIQUEZA, ABUNDANCIA E ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE HORMIGAS Y PONERINAE. 61
5.10. SELECCIÓN DE MODELOS DE REGRESIÓN MULTIPLE ENTRE VARAIBLES DE COMPLEJIDAD EN RELACIÓN CON LA RIQUEZA, ABUNDANCIA E ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE HORMIGAS Y PONERINAE. 59
6. DISCUSION DE RESULTADOS. 69
6.1. DIVERSIDAD Y RIQUEZA DE HORMIGAS EN LA ZONA DE ESTUDIO. 67
6.2. SIMILITUD ENTRE PARCELAS DE BOSQUES PRIMARIOS Y SECUNDARIOS. 73
6.3. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA GRUPOS FUNCIONALES Y SUBFAMILIAS. 76
6.4. VARIABLES ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO A LA COMPLEJIDAD DE HABITAT. 80
6.4.1. Análisis de Componentes principales. 83
6.5. RELACION ENTRE LAS COMPLEJIDAD DE HABITAT Y LA RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN LA ZONA DE ESTUDIO. 84
7. CONCLUSIONES. 89
BIBLIOGRAFIA. 92

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación geográfica y altitud de las parcelas seleccionadas para muestreo. 19

Tabla 2. Riqueza y diversidad de especies para individuos con D ≥ 1 cm en bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS) (Fuente: Jaramillo y Yepes 2004) 23

Tabla 3.Indice de Importancia (IVI) para las diez especies mas importantes en bosques primarios. (Fuente: Jaramillo y Yepes 004). 24

Tabla 4. Indice de Importancia (IVI) para las diez especies mas importantes en bosques secundarios. (Fuente: Jaramillo y Yepes 004). 24

Tabla 5. Categorías diamétricas utilizadas para generar la variable HDAP. 35

Tabla 6. Categorías de habito de crecimiento utilizadas para generar la variable H' Hábito 35

Tabla 7. Totales y Porcentajes para Subfamilias, Tribus, Géneros y Especies encontrados en la zona de estudio. 39

Tabla 8. Valores promedio y análisis de varianza para riqueza abundancia e índices de diversidad de hormigas en dos tipos de bosque. 41

Tabla 9. Estimadores no paramétricos de riqueza para los dos tipos de bosque y el área de estudio. 45

Tabla 10. Porcentaje estimado en los dos tipos de bosque y el área de estudio. 45

Tabla 11. Promedios de riqueza por parcela para grupos funcionales propuestos por Andersen (1997), en bosques primarios y secundarios. 50

Tabla 12. Promedios de abundancia por parcela para grupos funcionales propuestos por Andersen (1997), en bosques primarios y secundarios. 50
Tabla 13. ANDEVA para riqueza, abundancia e índices de diversidad de 7 grupos funcionales propuestos por Andersen (1997). 51
Tabla 14. Promedios de riqueza para subfamilias, en bosques primarios y secundarios. 53
Tabla 15. Promedios de abundancia para subfamilias, en bosques primarios y secundarios. 53
Tabla 16. ANDEVA para riqueza, abundancia e índices de diversidad para subfamilias. 54
Tabla 17. Valores promedio y análisis de varianza para variables de complejidad en dos tipos de bosque. 56
Tabla 18. ACP para variables de complejidad. Valores propios y porcentajes de varianza para cada eje. 58
Tabla 19. ACP para variables de complejidad. Vectores propios (Peso de las variables dentro de cada componente). 59
Tabla 20. ACP para variables de complejidad. Porcentaje de contribución de cada variable en cada componente. 59
Tabla 21A. Análisis multivariado para variables de complejidad. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r) 60
Tabla 21B. Análisis multivariado para variables de complejidad. Correlación de Pearson (Valores de *p*) 60
Tabla 22. Análisis de regresión simple entre el primer eje del ACP y riqueza, Abundancia e índices de diversidad de hormigas. 62
Tabla 23. Análisis de regresión simple entre el primer eje del ACP y riqueza, abundancia e índices de diversidad de Ponerinae. 62
Tabla 24A. Selección de modelos de regresión múltiple para riqueza, Abundancia e índices de diversidad de hormigas en relación con 5 variables de complejidad. 65
Tabla 24B. Denominaciones para variables de complejidad y frecuencia de 65

Tabla 25A. Selección de modelos de regresión múltiple para riqueza, frecuencia e índices de diversidad de Ponerinae en relación con 5 variables de complejidad. 66
Tabla 25B. Denominación de variables de complejidad y frecuencia de aparición en los modelos de regresión establecidos. 66
Tabla 26A. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r). 67
Tabla 26B. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Valores para *p*). 67
Tabla 27A. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Ponerinae. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r). 68
Tabla 27B. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Valores para *p*). 68
Tabla 28. Comparación del número de familias géneros y especies encontrados en diferentes investigaciones. 70
Tabla 29. Comparación de riqueza, composición de hormigas y metodologías de muestreo con respecto a Serna (1999) 70

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Zona de influencia de la central Hidroeléctrica Porce II (Ubicación Geográfica de las parcelas seleccionadas). 20

Figura 2. Histograma de frecuencias en términos de abundancia de individuos por clase diamétrica en el proceso sucesional: Bosques secundarios (7 – 10 años), bosques secundarios (20 – 25 años), bosque secundario (40 años), bosque primario (> 43 años). (Fuente: Jaramillo y Yepes 2004) 21

Figura 3. Curva especies – área para 25 parcelas en bosques primarios y bosques secundarios del área de estudio (Fuente: Jaramillo y Yepes, 2004). 21

Figura 4. Curva de diversidad de árboles con D ≥ 1 cm para25 parcelas en bosques primarios (a) y secundarios (b) 23

Figura 5A. Distribución de morfoespecies por género. 40

Figura 5B. Distribución de morfoespecies (Porcentaje con respecto al total). 40

Figura 6. Número de morfoespecies exclusivas y compartidas entre los dos tipos de bosque. 41

Figura 7A. Curvas acumuladas de especies. Bosque primario. 44

Figura 7B. Curvas acumuladas de especies. Bosque secundario. 44

Figura 7C. Curvas acumuladas de especies. Área de estudio. 44

Figura 8. Dendrograma de similitud construido a partir del índice de Jaccard para datos de presencia – ausencia (Grupos pareados promedio sin peso). 46

Figura 9. Dendrograma de similitud construido a partir del coeficiente de similitud Sørensen cuantitativo (Grupos pareados promedio sin peso). 48

Figura 10. Promedios de riqueza para grupos funcionales propuestos por Andresen (1997), en dos tipos de bosque. 49
Figura 11. Promedios de abundancia para grupos funcionales propuestos por Andresen (1997), en dos tipos de bosque. 49
Figura 12. Promedios de riqueza para subfamilias, en dos tipos de bosque 52
Figura 13. Promedios de abundancia para subfamilias en dos tipos de bosque. 52
Figura 14. Número de morfoespecies de Ponerinae exclusivas y compartidas en dos tipos de bosque. 56
Figura 15. Biplot (F1 y F2) generado por el ACP para 10 variables de complejidad. 58
Figura 16. Modelos de regresión simple entre el primer eje del ACP y abundancia (A), Equidad con base en el índice de Simpson (1- λ), Índice de Shannon (H') y Dominancia de Berger Parker (d) para Ponerinae. 63

INDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Indice de Jacard para vegetación en 25 parcelas de bosque primario y secundario de la zona de estudio (Fuente: Jaramillo & Yepes 2004) 107

Anexo 2. Indice de valor de importancia de las familias (IVF) para las coberturas bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS en la zona de estudio (Fuente: Jaramillo & Yepes 2004) 108

Anexo 3. Variables de complejidad en bosque primario y secundario. 110

RESUMEN.

Se estudio riqueza, abundancia y diversidad de hormigas en relación con 10 variables de complejidad, en 17 parcelas semipermanentes ubicadas en fragmentos de bosques primarios y secundarios del área de influencia de la central hidroeléctrica Porce II.

Se capturaron 12894 individuos, distribuidos en 6 subfamilias, 25 tribus, 51 géneros y 119 morfoespecies. Los géneros con mayor número de especies abundancias fueron *Pheidole* con 11 morfoespecies, equivalentes al 19% de Myrmicinae y el 9% con respecto al total de morfoespecies capturadas, seguido por *Pachycondyla* con 8 morfoespecies, equivalentes al 27% dentro de Ponerinae y 7% con respecto al total de morfoespecies.

Los estimadores de riqueza ICE y Jack Knife 1 mostraron eficiencias de muestreo entre el 81.04 y 83.56 %. La riqueza estimada en bosques primarios fue mayor con respecto a bosques secundarios. Pese a esto el ANDEVA no mostro diferencias estadísticas significativas para riqueza ($F = 3.80$; $p = 0.701$) o abundancia ($F = 1.59$; $p = 0.2270$). entre bosques primarios y secundarios.

La agrupación de las abundancias de hormigas en 7 grupos funcionales descritos por Andersen (1997), mostró diferencias estadísticas significativas entre tipos de bosque para el grupo Camponitini subordinadas (CS) para riqueza ($F = 4.63$; $p = 0.049$), Indice de Shannon ($F = 7.01$; $p = 0.0919$); eqidad con base en Simpson ($1 - \lambda$) ($F= 7.46$; $p = 0.0162$); Indice de Menhinick (DMn) ($F = 0.18$; $p = 0.0263$); Pielou (J') ($F = 3.73$; $p = 0.0739$) e índice de Berger Parker (d) ($F = 11.83$; 0.0040)
La agrupación de frecuencias por subfamilias mostró diferencias estadísticas

significativas entre bosques primarios y secundarios para la Subfamilia Ponerinae para Riqueza (S) (F = 6.05, p = 0.0265); abundancia (A) (F = 21.63, p = 0.0003); Indice de Shannon (H') (F = 8.08, p = 0.0125); equidad con base en Simpson (1 - λ) (F = 11.76; 0.0037); Indice de Pielou (J') (F = 5.36; p = 0.0352) e índice de Berger Parker (d) (F = 25.85; p = 0.0001).

El Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con las variables de complejidad seleccionadas acumuló solo el 75.855 % de la variación de los datos en los dos primeros ejes (F1 y F2). Al establecer correlación simple entre el primer eje del ACP y la riqueza, abundancia e índices de diversidad para Ponerinae, se obtuvieron correlaciones estadísticas significativas para, Abundancia (A) (r = 16.69; p = 0.001), Índice de Shannon (*H'*) (r = 5.34; p = 0.035) Equidad con base en el índice de Simpson (*1 – λ*) (F = 7.34; p = 0.0162) e índice de Berger Parker (*d*) (F = 13.18; p = 0.002).

La selección de modelos de regresión múltiple entre riqueza, abundancia e índices de diversidad de hormigas mostró modelos estadísticamente significativos y valores de R^2 que oscilaron entre 39.815 y 89.69%.

Aunque existen relaciones entre las variables de complejidad y la riqueza, frecuencia y diversidad de hormigas en la zona de estudio, los ajustes de los modelos de regresión múltiple no son óptimos. Para establecer modelos confiables es necesario seguir explorando este campo de investigación para identificar otras variables de complejidad o climáticas que permitan predecir de forma confiable la riqueza y diversidad de hormigas de acuerdo al grado de perturbación de los tipos de bosque.

Palabras clave:
Complejidad ambiental, tipos de bosque, Hormigas, grupos funcionales, subfamilias, Ponerinae.

ABSTRACT.

The present research work aimed to study ant's richness, abundancy and diversity in relation with 10 habitat complexity variables, in 17 semipermanent plots located in primary and secondary forest fragments in Porce II hydroelectric plant influence area

12894 individuals were captured, all of them distributed among 6 subfamilies, 25 tribes, 51 genus and 119 morphospecies. The genus showing the higher number of species and abundacies were Pheidole with 11 morrphospecies, equal to 19% of Myrmycinae subfamily and 9% of the total captured ants. Pheidole genus was followed by Pachycondyla with 8 morphspecies equal to 27% of Poneriane and 7% of the total captured ants

Richness estimators ICE and Jackknife 1 showed a sampling efficiency among 81.04 and 83.56%. Estimated richness in primary forest was higher compared with secondary forests. Despite this, the ANOVA did not show any statistical significance for Richness ($F = 3.80$; $p = 0.701$) or abundance ($F = 1.59$; $p = 0.2270$), among primary and secondary forests.

The ANOVA analysis made by grouping ant's abundances under 7 functional groups described by Andersen (1997), showed that Subordinated Camponotini (SC) Functional group is significantly different among forest's types (Richness: $F = 4.63$; $p = 0.049$; Shannon Index: $F = 7.01$; $p = 0.0919$; Simpson: $F= 7.46$; $p = 0.0162$; Menhinick index: $F = 0.18$; $p = 0.0263$; Pielou: $F = 3.73$; $p = 0.0739$; Berger-Parker: $F = 11.83$; 0.0040).

Grouping subfamilies frecuencies showed that Ponerinae is significantly different among forest's types (Richness: F = 6.05, p = 0.0265; Abundance: F = 21.63, p = 0.0003; Shannon index: F = 8.08, p = 0.0125; Simpson: F = 11.76; 0.0037; Pielou: F = 5.36; p = 0.0352; Berger Parker: F = 25.85; p = 0.0001).

Principal Component Analysis (PCA) made with the selected complexity variables explained 75,855% of data variation in the two first axis (F1 and F2). Simple linear correlation established between F1 and Ponerinae's Richness, abundance and diversity indexes showed significant correlation for Abundance (r = 16.69; p = 0.001), Shannon index (r = 5.34; p = 0.035), Simpson (F = 7.34; p = 0.0162) and Berger Parker (F = 13.18; p = 0.002).

Stepwise regression made with richness, abundance and diversity indexes for ants showed significant models with R^2 values among 39.814 and 89.69%.

Even when there are relationships between complexity variables and ant's richness, abundance and diversity in the study area, the multiple regression models are not optimal. In order to establish more reliable models it is necessary to continue exploring this research field to identify other complexity variables or climatic variables that allows to predict the changes in ant's richness and diversity according to disturbation level in both primary and secondary forests.

Key words:
Environmental complexity, Forest types, Ants Functional groups Subfamilies, Ponerinae

1. INTRODUCCIÓN.

Dados los efectos negativos sobre la biodiversidad en diferentes ecosistemas a nivel mundial, promovidos en gran proporción por procesos antrópicos como la adecuación de tierras para agricultura, construcción de vías o asentamientos humanos, entre otros (Thompson 2005), la protección al medio ambiente se ha convertido en un área de interés para diversas ramas de la ciencia.

En la mayoría de ecosistemas, las comunidades vegetales determinan la estructura física del ambiente, influyendo de manera significativa en la distribución e interacción de las especies animales (Lassau & Hochuli 2004; Schneider 2004). Debido a esto, aquellas especies más sensibles a modificaciones en la estructura vegetal, pueden ser utilizadas como indicadores del grado de perturbación en estudios de valoración ambiental (Lassau & Hochuli 2004).

McCoy & Bell (1991), afirman que la complejidad de hábitat se relaciona positivamente con la diversidad faunística. No obstante, los resultados de diversas investigaciones presentan resultados contradictorios (Lassasu & Hochuli 2004), esto quizá en función que los patrones y procesos ecológicos son dependientes de la escala de determinación y no pueden ser automáticamente extrapolados a escalas mayores (Andersen, 1997¸ Lassasu & Hochuli 2004). Lo anterior indica la necesidad de evaluar dichos planteamientos a través de diferentes taxa animales sensibles, al igual que en diferentes ecosistemas.

La mayoría de investigaciones referentes a bioindicación han tomado como especies sensibles aves y mamíferos (Tews *et al.* 2004). En las últimas décadas se ha prestado mayor atención a invertebrados, principalmente insectos, debido a su riqueza y abundancia en casi todos los ecosistemas del planeta (Haddad *et al.*

2001). Adicionalmente los insectos juegan un papel importante en diversos procesos ecológicos entre los cuales se destacan la polinización, dispersión de semillas, regulación de artrópodos perjudiciales y la degradación e incorporación de materiales orgánicos al suelo (Andersen 1997; Arcila & Lozano – Zambrano 2003; Del Val & Dirzo 2004).

Dentro de los insectos, las hormigas constituyen un grupo dominante en bosques tropicales de alto interés para la realización de inventarios de riqueza biológica y monitoreo de cambio ambiental (Bihn *et al.* 2008). Entre las características que hacen a las hormigas un grupo interesante para estudios de conservación pueden mencionarse:

- Presentan una estrecha asociación con plantas y animales (Del Val y Dirzo 2004).
- Utilizan un amplio rango de sustratos alimenticios (Andersen 2000).
- Pueden separarse fácilmente en grupos funcionales (Andersen 1997).
- Presentan relativa estabilidad taxonómica (Fernández & Palacio 2003).
- Se capturan con facilidad, y responden a variaciones en las condiciones microclimáticas (Serna 1999).

En Antioquia desde 1997, se vienen realizando estudios de la mirmecofauna, en diferentes tipos de bosque en la zona de influencia de la central hidroeléctrica “Porce II” (Serna 1999), Bosques del oriente Antioqueño (Vahos, 2004) y en el área metropolitana de la ciudad de Medellín (Toro y Ortega, 2006). Estas investigaciones se han centrado en la realización de inventarios biológicos en diferentes tipos de bosque y han mostrado importantes resultados que señalan a las hormigas como indicadores biológicos confiables que pueden aportar elementos de juicio en la toma de decisiones dentro de planes de conservación. Pese a esto, aun se conoce poco acerca de las variables que determinan la riqueza y abundancia de hormigas en estos ecosistemas.

El presente trabajo tuvo como finalidad identificar que variables de la complejidad del hábitat influyen en mayor proporción la riqueza y diversidad de hormigas en bosques húmedos premontanos del área de influencia de la central hidroeléctrica de Porce II. Concretamente se pretendió responder a la siguientes preguntas:

- Existen diferencias entre la diversidad de especies y ensambles de las comunidades de hormigas entre bosques primarios y secundarios?

- ¿Cuáles variables de complejidad de hábitat se relacionan con la riqueza, abundancia y biodiversidad de las comunidades de hormigas en el área de estudio?

La importancia de este trabajo radica en la escasez de estudios acerca del efecto de la complejidad del hábitat sobre comunidades animales en bosques premontanos de los andes. Los resultados obtenidos a partir de esta investigación, enriquecen la escasa base de datos que actualmente se tiene acerca de los procesos de perturbación antrópica en bosques premontanos de los andes y en especial de Colombia y Antioquia. El enriquecimiento de esta base de datos permitirá en el largo plazo, la elaboración de modelos predictivos de diversidad de especies que sirvan como indicadores del efecto de las intervenciones humanas.

2. MARCO TEÓRICO.

2.1. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD

En pocas décadas, la diversidad biológica ha sido reconocida a nivel nacional e internacional como un elemento fundamental para el desarrollo de planes de conservación y el uso sustentable de los recursos naturales. Por lo tanto su conocimiento, cuantificación y análisis es fundamental para entender el mundo natural y los cambios inducidos por la actividad humana (Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt 2004).

Juutinen & Monkkonen (2006), mencionan que una forma eficiente de proteger las zonas boscosas es el conocimiento de la biota habitante de dichas áreas. Ante la imposibilidad de realizar inventarios detallados de la totalidad de las áreas susceptibles de protección, la conservación de la biodiversidad regional requiere de una concentración de esfuerzos en la protección de áreas individuales de menor tamaño, sustentada en el aporte que estas realizan al total de la diversidad.

Tanto en términos económicos como operacionales resulta más eficiente la medición de la biodiversidad en áreas reducidas pero con características o ubicación geográfica clave para el funcionamiento de los ecosistemas de bosque. Andersen (1997), afirma que los patrones y procesos ecológicos son dependientes de la escala de determinación y debido a la falta de congruencia entre la escala espacial y la investigación ecológica, el mayor reto de los estudios de biología de la conservación es el llenado de esta brecha. Para esto es necesario, lograr un entendimiento de la estructura y dinámicas de las comunidades estudiadas a escala, para así, poder elaborar modelos predictivos acertados que permitan

extrapolar los resultados de las pequeñas parcelas experimentales a las situaciones de grandes áreas blanco de conservación.

2.2. INDICADORES BIOLÓGICOS.

Los indicadores biológicos pueden definirse como especies o grupos de especies, que presentan una tolerancia limitada a los cambios bióticos o abióticos que se producen en el hábitat que ocupan. De este modo, las variaciones en las poblaciones de dichas especies, indicarán condiciones particulares del hábitat en el que se encuentran (Arcila y Lozano 2003).

Debido a la gran dificultad que representa el monitoreo de los cambios en el total de las poblaciones presentes en un ecosistema, la utilización de indicadores biológicos se convierte en una importante herramienta para la inferencia acerca del estado general de las comunidades, al interior de los ecosistemas, en respuesta a diferentes factores de perturbación (McGeoch *et al.* 2002; Arcila *et al.* 2003).

Dentro del reino animal, los invertebrados, y en particular los insectos, han sido considerados de utilidad como bioindicadores en función de los datos recopilados a través diversos estudios a nivel mundial (Taylor & Doran 2004, Tews *et al.* 2004). Los insectos han demostrado ser más sensibles que aves, mamíferos y plantas en cuanto a cambios ocasionados por la actividad humana y en general a cambios medioambientales (Zilihona 2003). Diversos estudios han demostrado que los cambios en la composición de grupos o gremios de diferentes taxa dentro de Insecta ocurren de forma paralela con respecto a cambios ambientales globales de los hábitats monitoreados (Rosenberg *et al.* 1986; Morris & Rispin 1988; Zilihona 2003; Taylor & Doran 2004).

Para que un indicador biológico pueda ser utilizado de forma confiable, es necesario realizar pruebas con datos independientes de los datos utilizados para la identificación inicial. La robustez del indicador biológico puede evaluarse, por ejemplo, repitiendo muestreos en los mismos hábitat, bajo diferentes condiciones espaciales y temporales (McGeoch *et al.* 2002).

2.2.1. Las hormigas como bioindicadores.

Debido a su abundancia en un gran número de ecosistemas terrestres, bajo una gran diversidad de condiciones ambientales, en especial en ecosistemas tropicales, las hormigas han despertado, durante la última década, un gran interés dentro de estudios de biodiversidad (Arias 2003; Bihn *et al.* 2008).

Para Schneider (2004), el éxito de las hormigas como bioindicadores y como herramientas de monitoreo, radica en el alto grado de relación que estas presentan con un gran número de procesos ecológicos y por su sensibilidad a los cambios en el ambiente. En función de esto, las hormigas han sido utilizadas, en la determinación de impacto ambiental ocasionado por diversas actividades antrópicas como la minería, forestería, pastoreo industrial, y para analizar el efecto de plantas invasoras (Diehl *et al.* 2004; Lassau & Hochuli 2004; Bihn *et al.* 2008).

Alonso & Agosti (2000), mencionan algunos atributos que hacen de las hormigas candidatos ideales para estudios de biodiversidad, dentro de los cuales cabe destacar:

- La alta diversidad y dominancia, tanto numérica como en aporte de biomasa en diversos ecosistemas. Las hormigas pueden representar hasta un 15% del total de biomasa animal en los bosques de la Amazonia central.

- La relativa estabilidad taxonómica, al igual que la facilidad de captura de especímenes y estacionalidad de nidos, permiten la realización de muestreos constantes a través del tiempo.

- Aunque responden a cambios climáticos, la abundancia de hormigas no varían significativamente entre las épocas lluviosas y secas lo que permite la captura de especies a lo largo del año.

- Los costos y tiempos de muestreo con respecto a otros organismos, son ostensiblemente menores. Además, la gran abundancia de las hormigas permite que los muestreos tengan un menor impacto dentro de sus hábitats, del que podría ocasionarse con el muestreo de otros taxa.

Los datos de riqueza de especies y composición de comunidades de hormigas han sido utilizados por algo más de 30 años como indicadores de sucesos de restauración en zonas de explotación minera en Australia, Brasil y Sudáfrica, en las cuales se ha encontrado que los patrones de composición y riqueza reflejan la colonización de estas zonas por otros artrópodos y aumentos en la biomasa microbial (Andersen, 1997).

Diversos estudios han abordado el uso de las hormigas como indicadores ecológicos y / o de diversidad. Roth & Perfecto (1994), compararon las comunidades de hormigas en bosques secundarios y cultivos; Torres (1984), Estrada & Fernández (1999), compararon su riqueza en áreas forestales y pastizales; Serna (1999), comparó las comunidades de hormigas en diferentes tipos de bosque; Armbrecht & Prefecto (2003), analizaron la composición y riqueza en plantaciones de café a diferentes distancias del bosque; Lawton *et al.* (1998), estudiaron la riqueza de hormigas en el dosel de diferentes bosques. Los resultados obtenidos en estas investigaciones fueron variables en cuanto a diversidad de especies se refiere, confirmando que cada grupo de hormigas posee

un comportamiento singular frente a la perturbación ambiental.

Autores como Jukes *et al.* (2002), y Humphrey *et al.* (1999), han estudiado la influencia de la estructura y composición vegetal sobre la diversidad de coleópteros del dosel en plantaciones de confieras en Inglaterra, y la relación entre la diversidad de insectos y las características del hábitat en plantaciones forestales en el Reino Unido. A nivel local, cabe destacar el trabajo de Vahos (2004), que aborda el efecto de las variables físicas y biológicas de los fragmentos sobre las comunidades de hormigas en bosques montanos del oriente Antioqueño. Sus resultados indican que aquellos fragmentos de bosque con menor grado de perturbación presentan mayores porcentajes de hormigas predadoras y la más alta relación predadoras / omnívoras.

2.2.2. Grupos Funcionales.

En el caso de las hormigas, las investigaciones de Andersen, en Australia han permitido integrar 7 grupos funcionales, en función de su actividad dentro de los ecosistemas. De otra parte, Brown (2000), reunió información referente a distribución, biología y ecología de los géneros de hormigas en el mundo. La contribución de estos dos autores constituye una herramienta útil dentro del análisis de comunidades de hormigas ya que la dominancia de determinados grupos funcionales de hormigas aporta información valiosa acerca de los procesos ecológicos que predominan en un hábitat determinado. A continuación se presentauna breve descripción de los 7 grupos funcionales descritos por Andersen (1997):

- **Dolichoderinae dominantes:** Las especies de Dolichoderiane generalmente, dominan numérica y funcionalmente en ambientes cálidos y abiertos con niveles bajos de stress o perturbación. Las especies de Dolichoderinae son característicamente agresivas.

- **Camponotini subordinadas:** Estas hormigas, especialmente especies del genero *Camponotus* presentan una gran número de especies y una gran abundancia, contribuyendo a la riqueza de las comunidades donde se encuentran. La gran mayoría son sometidas por hormigas *Dolichoderinae*, y muchas son segregadas por estas en función del gran tamaño de sus cuerpos y sus hábitos de forrajeo nocturno.

- **Especialistas climáticas:** Estos taxa tienen una distribución fuertemente influenciada por el clima. Las especialistas de clima frio presentan gran riqueza y abundancia en hábitats donde las poblaciones de *Dolichoderinae* son bajas, esto en contraste con las especialistas de clima cálido, las cuales abundan en ambientes dominados por *Dolichoderinae*. Estas hormigas presentan una gran variedad de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales asociadas a su ecología de forrajeo.

- **Crípticas:** De tamaño pequeño a diminuto, predominantemente Mirmicinae y *Ponerinae*, con nidificación hipogea, bajo la hojarasca o en troncos huecos. Abundantes en hábitats boscosos donde componen la mayor parte de la mirmecofauna de la hojarasca.

- **Oportunistas:** Hormigas no especializadas con baja capacidad de competencia, por lo cual su distribución se encuentra altamente influenciada por la competencia ejercida por otras especies de hormigas. Aunque pueden ser encontradas en diversos hábitats, predominan en lugares donde el estrés o la perturbación limitan la productividad de las hormigas y diversidad, por lo cual su dominancia es baja.

- **Mirmicinae generalistas:** Son miembros ubicuos de las comunidades de hormigas en todas las regiones cálidas del mundo, siendo por lo general las más abundantes, razón por la cual compiten con las *Dolichoderina*e

dominantes.

- **Depredadoras especialistas:** En este grupo funcional se incluyen todas las hormigas de tamaño mediano a grande que depredan sobre otros artrópodos, incluyendo a forrajeras solitarias como *Pachycondyla*. Dado el nivel de especialización en cuanto a dietas, estas hormigas tienden a tener poca relación con otros grupos de hormigas (salvo en los casos de depredación sobre las mismas).

2.3. RELACIÓN ENTRE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT Y LA BIODIVERSIDAD.

Todos los organismos presentes en un hábitat se ven influenciados por las variaciones en las condiciones del mismo. Los hábitats estructuralmente complejos, proveen por lo general, una mayor cantidad de nichos y formas de explotación de los recursos presentes, lo que hace que la biodiversidad aumente (McCoy & Bell 1991; Tews *et al.* 2004).

Uno de los principales factores que dificulta el avance en el conocimiento del efecto de la complejidad del hábitat sobre la diversidad es el hecho que no todos los organismos se ven afectados en igual forma o escala. Diversos estudios empíricos y teóricos sobre diversos taxa han arrojado resultados contradictorios (Tews *et al.* 2004; Lassau & Hochuli 2004).

Debido a lo anterior, la prioridad de las investigaciones encaminadas a determinar el efecto de la complejidad del hábitat sobre la biodiversidad, debe ser la identificación de Riqueza Sensibles a la alteración del hábitat al igual que la identificación de aquellos factores constituyentes de la complejidad que influencien en mayor grado la riqueza y abundancia de los taxa estudiados (Taniguchi *et al.*

2003).

Las hormigas han sido probadas exitosamente como bioindicadores en diversos ecosistemas, incluyendo bosques perturbados por incendios, actividad minera, agricultura y en general por pertubaciones de origen antrópico. (Lassau y Hochuli 2004). Algunos de los factores que han sido reportados como influyentes en los cambios de los ensamblajes de hormigas incluyen, cambios en la cantidad de sombrío, la estructura de la vegetación y la riqueza de especies vegetales presentes (Lassau y Hochuli 2004).

3. OBJETIVOS.

3.1. GENERAL.

Determinar si la complejidad del hábitat, tiene relación con los cambios en composición y diversidad de hormigas en ecosistemas naturales.

3.2. ESPECÍFICOS.

- Determinar la riqueza y composición de hormigas en fragmentos de bosques intervenidos, primarios y secundarios, con diferente complejidad, en la zona de influencia de la central hidroeléctrica Porce II.

- Identificar las variables componentes de la complejidad de hábitat que tienen una mayor incidencia en los cambios en la composición y diversidad de las comunidades de hormigas.

4. METODOLOGÍA.

4.1. ÁREA DE ESTUDIO.

La zona de influencia de la central hidroeléctrica “Porce II” se encuentra localizada al noroeste del departamento de Antioquia, en jurisdicción de los municipios de Yolombó, Amalfi y Gómez Plata (Jaramillo, 1989).

La zona presenta una temperatura media anual de 22.5° C, con una máxima absoluta de 32.8°C y una mínima absoluta de 11.6° C. La humedad relativa es aproximadamente 83% (Hurtado, 1999). De acuerdo con el tipo de vegetación y las características climáticas del área de estudio, esta corresponde a una zona de vida de bosque húmedo tropical (bh – T) (Holdridge 1967).

La precipitación promedio es de 3050 mm. anuales, con un régimen bimodal, consistente en un periodo seco de 5 meses que se inicia a finales de noviembre y termina en marzo, y un periodo de lluvias de 7 meses que va desde abril a octubre. Seguido a la época de lluvias se presenta un veranillo en los meses de julio a agosto (Jaramillo y Yépes, 2004).

Dadas las actividades económicas de sus habitantes, la zona de estudio ha sido sometida durante décadas a constante tala y quema de bosques para el establecimiento de pasturas para ganado y en menor proporción cultivos de pancoger.

4.2. TRABAJO DE CAMPO.

4.2.1. Selección de las parcelas de muestreo.

Se eligieron 17 parcelas semipermanentes de bosque con características físicas contrastantes. La selección se realizó en bosques primarios y secundarios, usando los mismos puntos de muestreo utilizados por Jaramillo y Yépes (2004), consistentes en 9 parcelas de 1000 m^2 (0.1 ha) ubicadas en bosques primarios y 15 parcelas de 500 m^2 (0.005 ha) más una parcela de 1000 m^2, en bosques secundarios (Tabla 1; Figura 1).

4.2.1.1. Caracteristicas de la vegetación de bosques primarios y secundarios de la zona de estudio.

Jaramillo y Yepes (2004), reportan que los bosques secundarios de la zona presentan una estructura diamétrica unimodal, característica de comunidades coetáneas, al igual que en bosques secundarios avanzados. En contraste, los autores reportan que en bosques primarios se presenta una forma de J invertida típica de comunidades disetáneas e irregulares lo que garantiza las existencia y sobrevivencia de la comunidad forestal, ya que los individuos de mayores dimensiones que son eliminados ocasionalmente son sustituidos por individuos de categorías diamétricas inferiores, garantizando siempre la regeneración de clases menores y por tanto la estabilidad del ecosistema (Figura 2).

De igual forma los autores reportan que la curva promedio especies área para valores de riqueza de especies (D> 1 cm) muestra mayor número de especies vegetales para bosques primarios en comparación con bosques secundarios las cuales difieren significativamente ($T = 2.867$; $p = 0.004$) (Figura 3). En concordancia con lo anterior, el indicador no paramétrico Jack knife 1 y

Tabla 1. Ubicación geográfica y altitud de las parcelas seleccionadas para muestreo.

	PARCELA	SITIO	EDAD (Años)	M.S.N.M.	COORDENADAS	
					N	O
1	P03	Tenche	43	1125,1	6°47’45.19’’	75°7’32.06’’
2	P05	San Ignacio	43	1090,1	6°46’56.87’’	75°4’39.08’’
3	P11	Normandía	43	1207,4	6°45’15.55’’	75°6’20.23’’
4	P15	Normandía	43	11223,9	6°45’53.06’’	75°5’56.54’’
5	P19	Normandía Baja	43	954,9	6°45’57.60’’	75°6’25.02’’
6	P22	Santa Lucia	43	1098,3	6°46’7.24’’	75°6’28.60’’
7	P28	Normandía	43	1130,3	6°46’26.09’’	75°5’59.58’’
8	P32	Normandía	43	1221,5	6°45’42.43’’	75°5’28.31’’
9	P35	Normandía	43	1092,4	6°45’6.16’’	75°5’24.36’’
10	S06	Almenara	9	1006,6	6°50’16.62’’	75°10’24.95’’
11	S10	Granada	7	1076,8	6°46’28.22’’	75°8’30.50’’
12	S29	Normandía	11	1053	6°47’6.25’’	75°8’29.08’’
13	S34	Tenche – Infierno	11	1076,8	6°47’57.82’’	75°7’18.96’’
14	S40	Puente Porce	11	1103,1	6°48’34.29’’	75°9’32.28’’
15	S44	El venado	11	1094,2	6°44’56.88’’	75°8’4.89’’
16	S53	El Infierno	7	1113,7	6°47’48.92’’	75°6’55.56’’
17	S62	Normandía	25	983,5	6°45’42.23’’	75°5’31.57’’

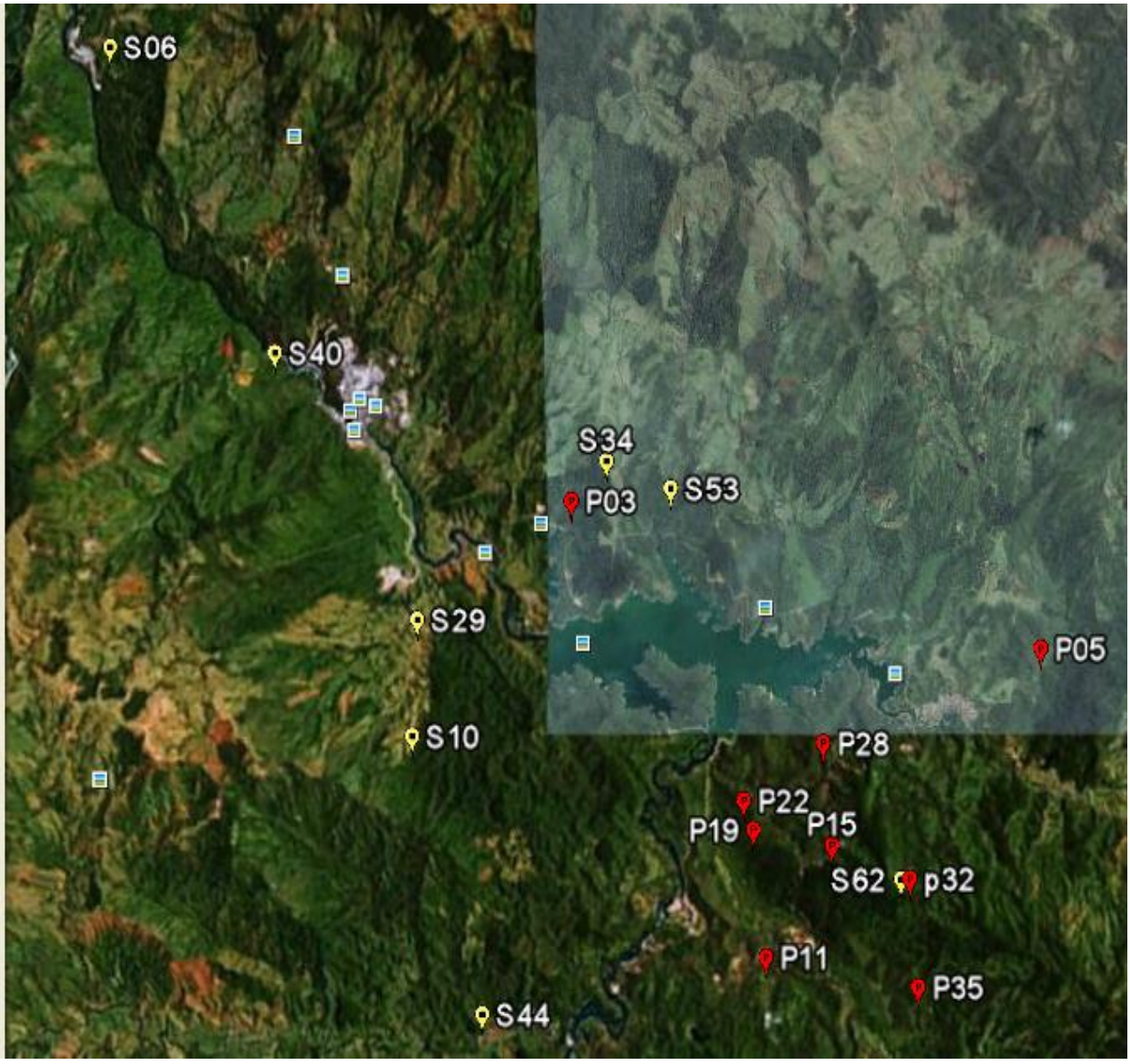


Figura 1. Zona de influencia de la central Hidroeléctrica Porce II (Ubicación Geográfica de las parcelas seleccionadas).

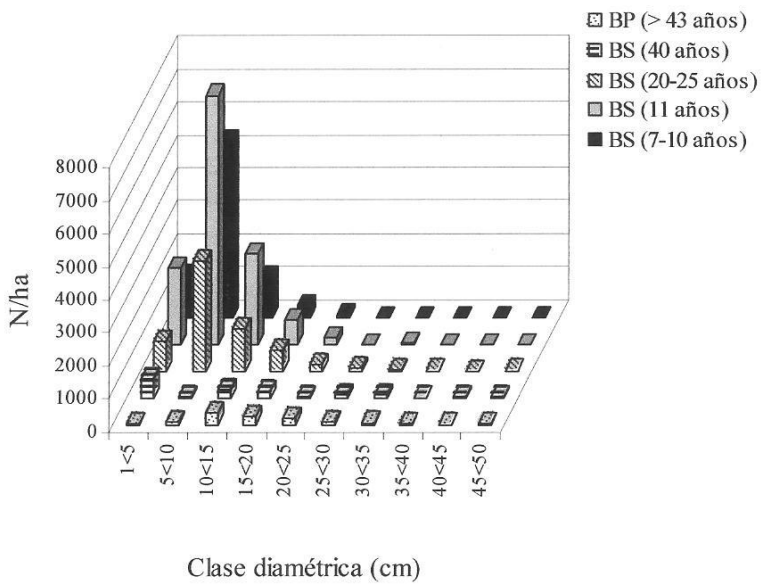


Figura 2. Histograma de frecuencias en términos de abundancia de individuos por clase diamétrica en el proceso sucesional: Bosques secundarios (7 – 10 años), bosques secundarios (20 – 25 años), bosque secundario (40 años), bosque primario (> 43 años). (Fuente: Jaramillo y Yepes 2004)

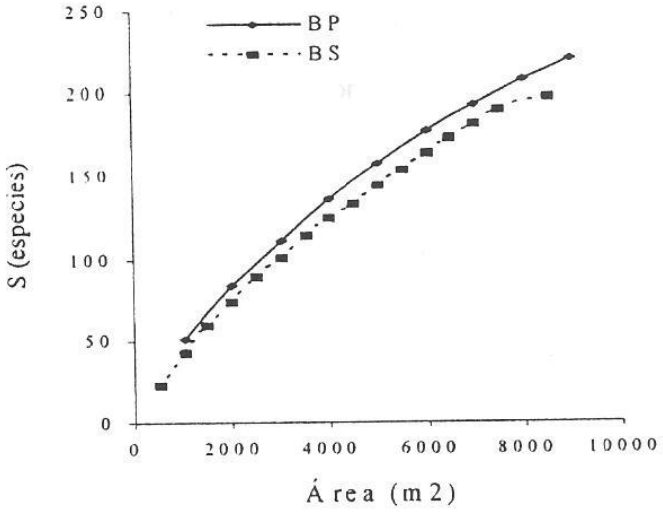


Figura 3. Curva especies – área para 25 parcelas en bosques primarios y bosques secundarios del área de estudio (Fuente: Jaramillo y Yepes, 2004).

exponencial de Shannon ($e^{H'}$) encontrados por los autores, mostró que la cobertura primaria supera la diversidad de la cobertura secundaria (Figura 4).

El reciproco de Simpson (1/D) para bosques primarios es casi el doble del valor obtenido para bosques secundarios lo que denota alta dominancia en la segunda comunidad y por ende menor diversidad (Figura 4; Tabla 2).

Los valores de índice de Jacard obtenidos para las 25 parcelas del estudio de Jaramillo y Yepes, muestran baja similitud entre parcelas de bosque primario y secundario (Anexo 1) lo que implica una composicion florística diferente y por tanto una alta diversidad Beta.

En consecuencia de lo anterior, las especies vegetales más importantes varían entre ambas coberturas (Tablas 3 - 4). En bosques primarios la especie más importante es *Anacardium excelsum* con in IVI de 32.09%, seguida por *Jacaranda copaia* con in IVI de 12.21%. El IVI de las demás especies vegetales oscila entre 0.30 y 8.86%, lo que indica que las comunidades vegetales de bosques primarios son altamente heterogéneas. En contraste, en bosque secundarios las especies mas importantes son *Vismia baccifera* ssp baccifera (IVI = 26.33%) segida por *Piper aduncum* (IVI = 13.26%), Myrsine guianensis (IVI = 12.08%) y *Jacaranda Copaia* (IVI = 10.50%). Los IVI para el resto de especies oscila entre 0.32 y 9.43%. Las familias mas importantes en bosques primarios son Anacardiaceae (IVF = 34.29%) y Mimosaceae (23.53%), y las familias Clusiaceae (IVF = 43.93%) y melastomataceae (IVF = 25.38%) para bosques secundarios (Anexo 2).

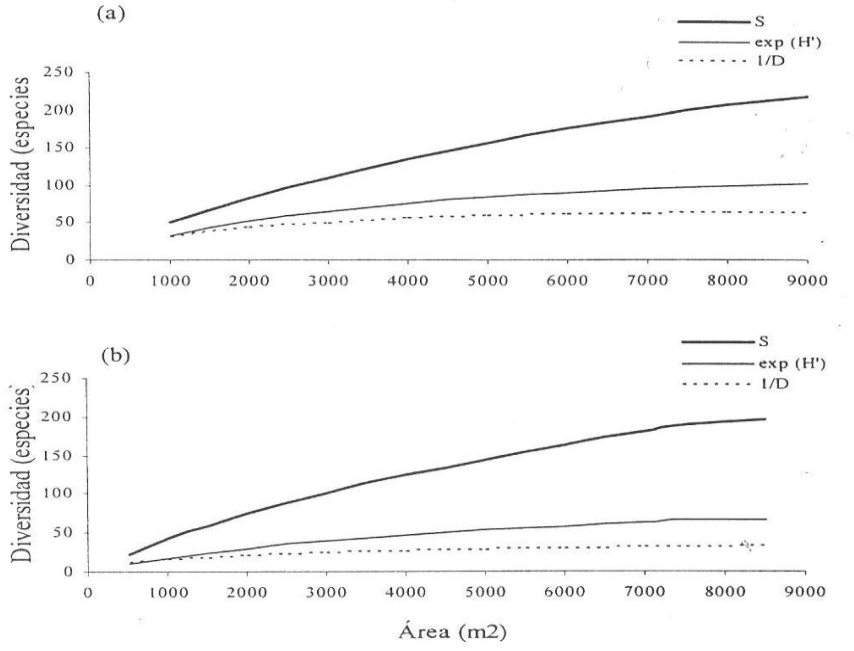


Figura 4. Curva de diversidad de árboles con D ≥ 1 cm para25 parcelas en bosques primarios (a) y secundarios (b)

Tabla 2. Riqueza y diversidad de especies para individuos con D ≥ 1 cm en bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS) (Fuente: Jaramillo y Yepes 2004)

Cobertura / Índices		*S*	$e^{H'}$	*1/D*	*E*
BP (8000m2)		214			
	Promedio Jack Knife		137,434	79,978[a]	0,841
	Desv. Standard		44,726	36,290	0,044
	Error Standard		15,813	12,831	0,016
	Limite Inferior		100,036	49,634	0,804
	Limite superior		174,831	110322	0,877
BS (8000 m2)		184			
	Promedio Jack Knife		88,336	40,889[a]	0,784
	Desv. Standard		71,792	40,733	0,119
	Error Standard		18,537	10,517	0,031
	Límite Inferior		48,574	18,329	0,718
	Límite superior		128,097	63,448	0,850

Valores con igual superíndice vertical ([a]) difieren significativamente con la prueba de rangos múltiples o diferencia mínima significativa e Fisher / (DMS).

Tabla 3. Indice de Importancia (IVI) para las diez especies mas importantes en bosques primarios. (Fuente: Jaramillo y Yepes 004).

Especie	Abundancia		Dominancia		Frecuencia		IVI
	Asb. (N)	Rel. (%)	Asb. (N)	Rel. (%)	Asb. (N)	Rel. (%)	(%)
Anacardium excelsum	40	0.32	8624.25	31.33	0.22	0.45	32.09
Jacaranda copaia	470	3.71	1909.33	6.94	0.78	1.57	12.21
Pouroma cecropifolia	520	4.10	876.73	3.18	0.78	1.57	8.86
Virola sebifera	600	4.72	564.06	2.05	0.89	1.79	8.57
Miconia albicans	520	4.10	418.36	1.52	0.78	1.57	7.19
Vochysia ferruginea	280	2.121	978.28	3.55	0.67	1.35	7.11
Oenocarpus bataua	250	2.76	580.40	2.11	0.78	1.57	6.44
Cordia bicolor	310	2.44	587.35	2.13	0.78	1.57	6.15
Pera arbórea	260	2.05	524.18	1.90	0.78	1.57	5.52
Pseudolmedia laevigata	250	2.76	372.04	1.35	0.67	1.35	5.46

Tabla 4. Indice de Importancia (IVI) para las diez especies mas importantes en bosques secundarios. (Fuente: Jaramillo y Yepes 004).

Especie	Abundancia		Dominancia		Frecuencia		IVI
	Asb. (N)	Rel. (%)	Asb. (N)	Rel. (%)	Asb. (N)	Rel. (%)	(%)
Vismia baccifera	3540	11.42	3016.06	12.93	0.44	1.98	26.33
Piper aduncum	2340	7.55	1069.09	4.58	0.25	1.13	13.26
Myrsine gianensis	1470	4.74	985.48	4.23	0.69	3.11	12.08
Jacaranda copaia	1250	4.03	1311.22	5.62	0.19	0.85	10.50
Psidiumguajava	1220	3.94	820.92	3.52	0.414	1.98	9.43
Miconia afinis	830	2.68	414.40	1.78	0.69	3.11	7.56
Erythroxylon sp.	940	3.03	686.47	2.94	0.31	1.41	7.39
Vismia ferruginea	1340	4.32	461.55	1.98	0.13	0.56	6.87
Acalypha diversifolia	600	1.94	658.64	2.82	0.38	1.69	6.46
Myriocarpa stipitata	660	2.13	562.05	2.41	0.38	1.69	6.23

4.2.2. Muestreo de Hormigas.

El muestreo de hormigas se realizó de acuerdo con la metodología descrita por el Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (2004), en el manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad, con las siguientes modificaciones:

En cada una de las parcelas seleccionadas se distribuyeron aleatoriamente 10 estaciones de muestreo, separadas unas de otras por una distancia mínima de 10 metros. En cada estación de muestreo se utilizaron tres métodos de captura así:

- ***Trampa de caída o Pitfall:*** Se ubicó una trampa de caída por cada estación de muestreo. Las trampas permanecieron en campo por espacio de 48 horas.

- ***Saco mini – Winkler:*** En un área de 1 m^2 se recogió hojarasca y se tamizó. El cernido obtenido fue vertido en dos bolsas de anjeo y procesados posteriormente en el saco de Winkler durante 48 horas.

- ***Búsqueda manual:*** En cada estación de muestreo y por espacio de 10 minutos, se examinó cuidadosamente la hojarasca, árboles caídos, el fuste de los árboles y arbustos en pie, frutos caídos, entre otros.

4.3. TRABAJO DE LABORATORIO

4.3.1. Identificación de hormigas.

Las muestras debidamente rotuladas, se recogieron por separado. Las hormigas capturadas fueron preservadas en alcohol al 70%, posteriormente se

transportaron al laboratorio de entomología *Francisco Luis Gallego* de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, para adelantar labores de curaduría. Para la identificación de hormigas se utilizaron claves especializadas publicadas por Serna (1999); Höldober & Wilson (1990), Bolton (1994) y Palacio (1998)

4.4. ANÁLISIS DE DATOS.

4.4.1. Riqueza y diversidad de hormigas.

Debido al comportamiento social y la gran cantidad de individuos presentes en las colonias de hormigas (Höldober y Wilson 1990), resulta inadecuado realizar el cálculo de las abundancias con base en el número de individuos. Estas deben ser calculadas con base en la frecuencia de aparición de una especie en cada parcela para cada método de muestreo. La abundancia fue estimada teniendo en cuenta el número de estaciones donde se registró una especie (frecuencia) y no el número de individuos por estación.

En el presente trabajo, cada estación con todos sus métodos de captura, se consideró como una unidad de muestreo, es decir, cada parcela contó con un total de 10 unidades de muestreo.

Los análisis de riqueza y diversidad se realizaron usando los siguientes índices, calculados con los programas PAST Ver. 1.81 (Hammer *et al.* 2001) y Estimate S Ver. 8 (Colwell 2006):

Riqueza:

- *Número de especies:* ***(S) = (NO)***

- *Menhinick:* $D_{\mathrm{Mn}} = \frac{S}{\sqrt{N}}$

Donde:

S es el número de especies.

N es número total de individuos.

Diversidad

- *Shannon – Wiener:* $H' = -\sum p_i Ln\, p_i$

Donde:

P_i es la abundancia proporcional de la especie ***i,*** es decir, el número de individuos de la especie ***i*** dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Dominancia:

- *Berger – Parker:* $d = \frac{N_{\max}}{N}$

Donde:

N_{max} es el número de individuos de la especie más abundante

N es el número total de individuos

Equidad

- *Pielou* $$J' = \frac{H'}{H'_{Max}} = \frac{H'}{\ln(S)}$$

Donde:

H' es el Índice de Shannon – Wiener

S es la riqueza máxima esperada

- *Equidad con base en Simpson:* ***1 - λ***

$$\lambda = \sum p_i^2$$

Donde:

p_i es la abundancia proporcional de la especie ***i***, es decir, el número de individuos de la especie ***i*** dividido entre el número total de individuos de la muestra.

4.4.2. Análisis de similitud entre parcelas.

Con la finalidad de comparar la composición de especies de hormigas entre unidades de paisaje (en este caso parcelas dentro de tipo de bosque), y determinar el grado de similitud o disimilitud ecológica, se utilizaron los coeficientes de similitud de Jaccard y Sørensen cuantitativo, calculados con el programa Estimate S Ver. 8 (Colwell, 2006).

Similitud (Diversidad β):

- *Jaccard*: $$I_j = \frac{c}{a+b-c}$$

  Donde:

  a es el número de especies en el sitio A.

  b es el número de especies en el sitio B.

  c es el número de especies presentes en ambos sitios

- Sørensen cuantitativo: $$I_{Scuant} = \frac{2\sum(an_i bn_i)}{(da+db)aNbN}$$

  Donde:

  ani = Número de individuos de la ***i***esima especie en el sitio ***A***

  bni = Número de individuos a la ***i***esima especie en el sitio ***B***

  da = $\sum an^2/aN^2$

  db = $\sum bn^2/bN^2$

  aN = número total de individuos en el sitio ***A***

  bN = número total de individuos en el sitio ***B***

4.4.3. Representación grafica de los coeficientes de similitud.

Dado que los coeficientes de Jaccard y Sørensen cuantitativo determinan similitud entre dos sitios A y B, resulta dispendioso y poco informativo abordar dicha información desde tablas de valores de similitud entre parcelas muestreadas. En función de esto, se elaboraron dendrogramas de similitud por medio de análisis de clusters con el programa PAST Ver. 1.81. (Hammer *et al.* 2001).

Existen diferentes algoritmos para generar estos dendrogramas. Hammer *et al.*

(2001) mencionan que un algoritmo no es necesariamente mejor con respecto a otro. Más aun, la robustez de las agrupaciones presentadas por dendrogramas de similitud se determina por el número de agrupaciones que permanecen constantes al utilizar más de un algoritmo. En el presente trabajo se utilizó el algoritmo de grupos pareados en el cual los clusters son unidos con base en la distancia promedio entre todos los miembros en los dos grupos a analizar (Parcelas en bosques primarios y secundarios).

4.4.4. Curvas acumuladas de especies (CAE).

Con el propósito de estimar el número total de especies del área de estudio, se construyeron curvas acumuladas de especies a partir de estimadores de riqueza no paramétricos. Estos estimadores no asumen el tipo de distribución de los datos, no los ajustan a un modelo determinado y solo requieren datos de incidencia (presencia – ausencia) (Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt 2004; Moreno 2001). Los estimadores no paramétrico utilizados fueron:

Jacknife1 (o de primer orden):

$$Jack1 = S + L\frac{m-1}{m}$$

Donde:

$\boldsymbol{S}$ es el número de especies

$\boldsymbol{L}$ es el número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies únicas).

$\boldsymbol{m}$ es el número de muestras.

ICE[1] (Estimador de cobertura basado en incidencia):

$$ICE = 1 - F_1 / N_{rare}$$

donde:

F_1 es la frecuencia de especies con exactamente un solo individuo (singletons).
N_{rare} es el número total de especies raras (con menos de 10 individuos en toda la muestra).

Chao 2.

$$Chao2 = S + \frac{L^2}{2M}$$

Donde:
L es el número de especies que ocurren solamente en una muestra (Especies únicas).

M = Número de especies que ocurren exactamente en dos muestras.

4.4.5. Distribución de riqueza, abundancia e índices de diversidad subfamilias y grupos funcionales.

Los datos de riqueza, abundancia y diversidad de hormigas se agruparon por subfamilias y según los grupos funcionales propuestos por Andersen (1997). Con estos datos se calcularon promedios para cada subfamilia y grupo funcional. Posteriormente se construyeron gráficos para cada tipo de bosque.

Los datos para bosques primarios y secundarios se sometieron a la prueba de

[1] ICE = Incidence Based Coverage Estimator

Kolmogorov Smirnov para asegurar una distribución normal de las variabes, posteriormete se realizó análisis de varianza simple (ANDEVA) para determinar si existían diferencias significativas para subfamilias y grupos funcionales entre tipos de bosque. Los ANDEVA se realizaron mediante el programa Statgraphics Centurión® Ver. XV (Statpoint. Inc. 2007).

4.4.6. Caracterización de la complejidad del Hábitat.

Las variables utilizadas para determinar la complejidad del hábitat de las parcelas muestreadas involucraron variables físicas y biológicas. Algunas como área basal, biomasa y cobertura vegetal han sido evaluadas en relación con comunidades de invertebrados por otros autores (Howden & Neils 1975; Hammer *et al.* 1997; Hill 1999; Duque 2000; Aguilar – Amuchastegiu & Henerby 2007).

Los datos estructurales de biomasa, área basal, edad y densidad aparente del suelo a 30 cm de profundidad fueron tomados de estudios realizados por el grupo de Investigación en Bosques y Cambio Climático del departamento de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín (Orrego & Del Valle, 2003). La determinación de las especies vegetales y su hábito de crecimiento, se obtuvieron de la investigación de Jaramillo & Yépes (2004). Los datos para las 17 parcelas seleccionadas se consignan en el Anexo 3.

Las 10 variables de complejidad fueron sometidas a la prueba de Kolmogorov Smirnov para asegurar una distribución normal. A continuación se describen las variables utilizadas para la caracterización de la complejidad de los dos tipos de bosque estudiados:

4.4.6.1. Variables de vegetación y estructura.

- ***Riqueza de especies arbóreas (#sparb):*** Número de especies con DAP mayor a 1 cm dentro de cada parcela. Se asume que la complejidad aumenta en función del número de especies.

- ***Riqueza de especies de sotobosque (#spsot):*** Número de especies con DAP menor a 1 cm. Se asume que la complejidad aumenta en función del número de especies.

- ***Área basal promedio (ABPROM):*** Promedio de los datos de área basal por parcela.

- ***Biomasa promedio (BMPROM):*** Promedio de los datos de biomasa por parcela

4.4.6.2. Variables de heterogeneidad.

- ***Variación espacial del área basal (CVAB):*** Coeficiente de variación de los datos de área basal por parcela, expresado como razón de la desviación estándar y la media, multiplicado por 100. Se asume que valores más altos para el coeficiente de variación indican una mayor dispersión de los datos y por consiguiente mayor heterogeneidad.

- ***Variación espacial de la biomasa (CVBM):*** Coeficiente de variación de los datos de biomasa por parcela, expresado como razón de la desviación estándar y la media, multiplicado por 100. Se asume que valores más altos para el coeficiente de variación indican una mayor dispersión de los datos y por consiguiente mayor heterogeneidad.

Índice de Shannon para categorías diamétricas (H'DAP): Para calcular la variabilidad para el DAP de las plantas se establecieron 4 categorías diamétricas (Tabla 5). Con estos datos, para cada individuo dentro de la parcela, se calculó el índice de Shannon (*H'*), como medida de dispersión. Este índice expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Un valor bajo en este índice implica dominancia de una de las categorías y por lo tanto menor heterogeneidad, en contraste, un valor alto en el índice implica una mayor equidad y por consiguiente mayor heterogeneidad.

Índice de Shannon para hábito de crecimiento (H' Hábito): Para calcular la variabilidad en el hábito de crecimiento de las plantas se establecieron 6 categorías de crecimiento (Tabla 6). Con estos datos, para cada individuo dentro de la parcela, se calculó el índice de Shannon (*H'*), como medida de dispersión. Valores bajos para este índice implican dominancia de una de las categorías y por lo tanto menor heterogeneidad, en contraste, un valor alto en el índice implica una mayor equidad y por consiguiente mayor heterogeneidad.

4.4.7. Variables de complejidad del hábitat en relación con las comunidades de hormigas

4.4.7.1. Análisis de varianza (ANDEVA) para variables de complejidad.

Con la finalidad de confirmar el supuesto de diferencias en la composición y estructura de la vegetación de los dos tipos de bosque estudiados, se realizaron

Tabla 5. Categorías diamétricas utilizadas para generar la variable HDAP.

Categoría diamétrica	Descripción
1	DAP menor a 10 cm
2	DAP entre 10 y 20 cm
3	DAP entre 20 y 30 cm
4	DAP mayor a 30 cm

Tabla 6. Categorías de habito de crecimiento utilizadas para generar la variable H' Hábito

Categoría de hábito de crecimiento	Categorías de habito de crecimiento
1	Árbol
2	Arbusto
3	Bejuco
4	Helecho arbóreo
5	Hierba
6	Palma

análisis de varianza simples para cada una de las variables de complejidad. Los análisis se realizaron mediante el programa Statgraphics Centurión® Ver. XV (Statpoint. Inc. 2007).

4.4.7.2. Análisis de componentes principales (ACP) para variables de complejidad.

Las variables de complejidad del hábitat se sometieron a análisis de componentes principales (ACP) con el programa XLStat ® Ver. 7.5 (Addinsoft. Inc. 2005). Este análisis consiste en la definición de nuevas variables a partir de combinaciones lineales de las variables originales. El merito de esta técnica radica en que una gran cantidad de la variabilidad exhibida por los datos podrá interpretarse con respecto a un número reducido de los mayores gradientes, con mínima perdida de información (Lema 2005).

Adicionalmente, y con la finalidad de verificar relación de la complejidad del hábitat con la riqueza, frecuencia e índices de diversidad de hormigas se realizó un análisis de correlación simple entre el primer eje generado por el ACP y la riqueza, abundancia e índices de diversidad de hormigas. El análisis de correlación se realizó mediante el programa Statgraphics Centurión® Ver. XV (Statpoint. Inc. 2007).

4.4.7.3. Selección de modelos de regresión múltiple entre variables de complejidad y riqueza, frecuencia e índices de diversidad de hormigas.

Con la finalidad de determinar cuáles variables de complejidad guardan mayor relación con la riqueza, abundancia y diversidad de hormigas en la zona de estudio, se realizo una selección de modelos de regresión múltiple para riqueza, abundancia y cada uno de los índices de diversidad de hormigas en relación con

las variables de complejidad. En cada caso se redujeron las variables de complejidad seleccionando los modelos que presentaran los mayores valores para R^2, utilizando solo 5 de 10 variables de complejidad.

Los análisis de regresión múltiple se realizaron con el programa Statgraphics Centurión® Ver. XV (Statpoint. Inc. 2007),

5. RESULTADOS.

5.1. COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES DE HORMIGAS.

Se colectaron 12894 especímenes distribuidos en 119 morfoespecies, 51 géneros, 25 tribus y 6 subfamilias. Myrmicinae con el 49% del total de morfoespecies, fue la subfamilia con la mayor riqueza tanto genérica como específica; seguida por Ponerinae con 25 % del total de morfoespecies y Formicinae con el 11 %. El aporte a la riqueza de Dolichoderinae, Pseudomyrmecinae y Ecitoninae fue menor y oscilo entre el 4 y 6 % (Tabla 7). *Pheidole* con 11 morfoespecies, correspondientes al 19 % de la composición de Myrmicinae y 9% del total de morfoespecies fue el género con la mayor riqueza específica (Figura 5A - 5B).

5.2. RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN BOSQUE PRIMARIO Y SECUNDARIO.

De las 119 morfoespecies capturadas, 105 se encontraron en bosque primario y 87 en bosque secundario. 32 fueron exclusivas de bosque primario y 14 de bosque secundario, que equivalen respectivamente al 26,89 % y 11,76 % del total de morfoespecies capturadas (Figura 6).

Los valores promedio de los diferentes índices de diversidad fueron similares entre los dos tipos de bosque. El ANDEVA no mostró diferencias estadísticas significativas para ninguno de ellos (Tabla 8).

Tabla 7. Totales y Porcentajes para Subfamilias, Tribus, Géneros y Especies encontrados en la zona de estudio.

Subfamilia	No. Tribus	No. Géneros*	No. Morfoespecies*
Ponerinae	6	13 (25)	30 (25)
Ecitoninae	1	3 (6)	5 (4)
Pseudomyrmecinae	1	1 (2)	6 (5)
Myrmicinae	12	25 (49)	58 (49)
Dolichoderinae	1	4 (8)	7 (6)
Formicinae	4	5 (10)	13 (11)
Total	25	51 (100)	119 (100)

* Entre paréntesis valores en porcentaje

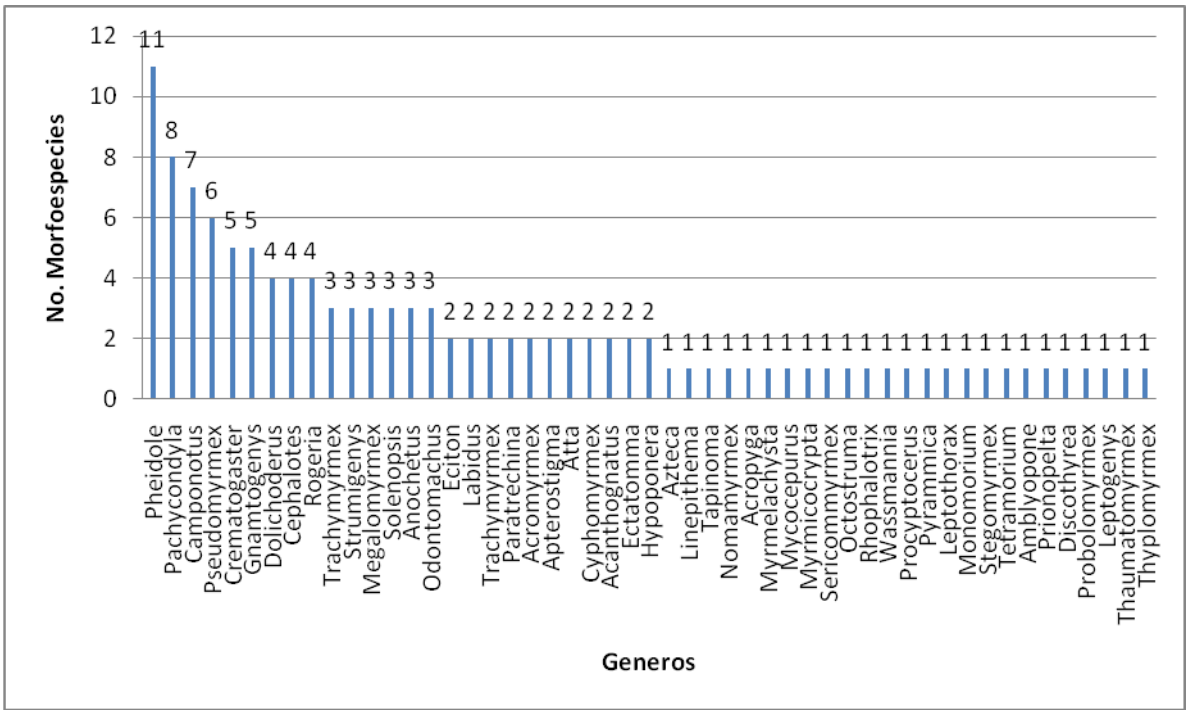


Figura 5A. Distribución de morfoespecies por género.

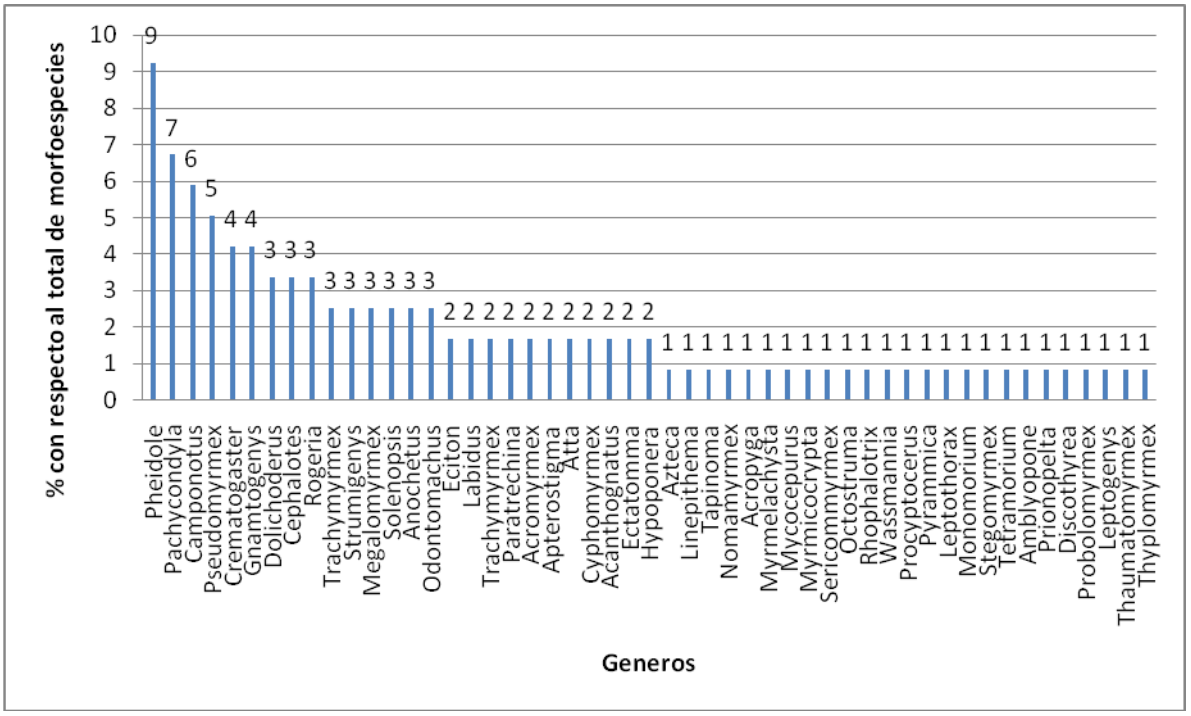


Figura 5B. Distribución de morfoespecies (Porcentaje con respecto al total).

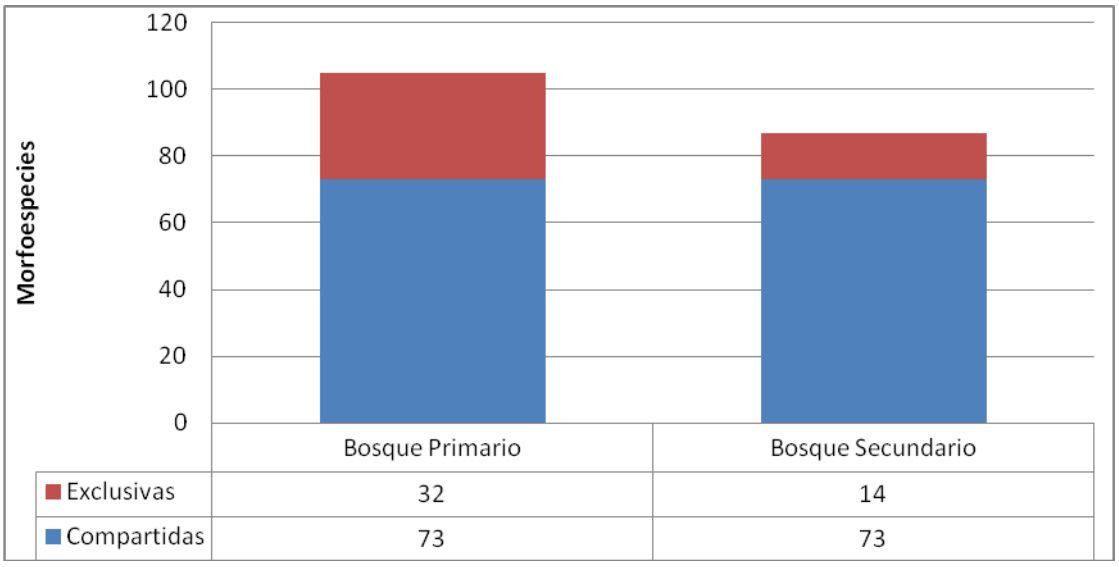


Figura 6. Número de morfoespecies exclusivas y compartidas entre los dos tipos de bosque.

Tabla 8. Valores promedio y análisis de varianza para riqueza abundancia e índices de diversidad de hormigas en dos tipos de bosque.

	Bosque Primario		Bosque Secundario		ANDEVA	
	Promedio	**Desviación Standard**	**Promedio**	**Desviación Standard**	***F***	***p***
Riqueza (S)	45,444	± 5,519	39,500	± 6,285	3.80	0.0701
Abundanncia (A)	140	± 13.952	130,250	± 16,021	1.59	0.2270
Shannon (H')	3.536	± 0,132	3,338	± 0,168	3.63	0.0760
Simpson (1-λ)	0,964	± 0,004	0,959	± 0,007	2.82	0.136
Menhinick (D_{Mn})	3,837	± 0,353	3,455	± 0,409	3.77	0.0713
Pielou (J')	0,928	± 0,007	0,924	± 0,011	0.66	0.4281
Berger Parker (*d*)	0,067	± 0,010	0,073	± 0,013	1.09	0.3129

Alfa = 0.050

Los valores promedio para el índice de Shannon **(H')** fueron 3,536 para bosque primario y 3,338 para bosque secundario. Valores mayores o iguales a 3 se consideran como propios de hábitats con relativamente alta diversidad (Golicher 2008).

5.2.2. Dominancia y Equidad.

Los valores promedio para el índice de Berger – Parker **(d),** fueron muy similares para bosques primarios y secundarios (0.067 y 0.073 respectivamente). Valores Cercanos a 1 indican dominancia de una de las especies, por lo cual se evidencia una distribución uniforme de los individuos entre las especies para la zona de estudio. El índice de Berger Parker no mostró diferencias estadísticas significativas entre tipos de bosque (Tabla 8).

Al igual que para el índice de Berger – Parker **(d)**, Los valores promedio de equidad con base en el índice de Simpson **(1-λ)** fueron muy similares entre tipos de bosque, lo que concuerda con los resultados obtenidos para el índice de equidad de Pielou **(J')** y el índice de dominancia de Berger - Parker **(d)** que mostraron alta equidad y baja dominancia en los dos tipos de bosque estudiados. Al igual que en los casos anteriores, el ANDEVA para los valores de **(J')** entre tipos de bosque no mostró diferencias estadísticas significativas (Tabla 8).

5.3. CURVAS ACUMULADAS DE ESPECIES (CAE).

Las curvas acumuladas de especies estimadas por ICE, Chao 2 y JackKnife 1, alcanzaron un máximo de diversidad de 131 especies para bosques primarios y un máximo de 108 para bosques secundarios. Lo anterior indica que el esfuerzo de muestreo utilizado registra el 82.39% y 80,90% para bosques primarios y secundarios respectivamente. Los valores alcanzados por los otros dos

estimadores fueron consistentes y no superaron el 87,74 % obtenido para bosque secundario según Chao 2 (Figuras 7A – 7C; Tablas 9 – 10).

De acuerdo con estos resultados, la riqueza de hormigas es mayor en bosques primarios, los cuales se espera presenten un menor grado de perturbación con respecto a bosques secundarios. Los resultados obtenidos para indicadores no paramétricos reflejan la necesidad de realizar un esfuerzo de muestreo mayor para estimar adecuadamente la riqueza de hormigas de la zona de estudio.

5.4. DENDROGRAMAS DE SIMILITUD CON BASE EN LOS ÍNDICES DE JACCARD Y SØRENSEN CUANTITATIVO.

El dendrograma elaborado con base en el coeficiente de similitud de Jaccard no mostró una separación clara de las parcelas según el tipo de bosque. En el dendrograma solo se observan dos agrupaciones consistentes: El primer grupo está conformado por parcelas de bosque primario P11, P15, P19 y P32. Estas parcelas son geográficamente cercanas y presentan valores de similitud que oscilan entre 0,39 y 0,55. Las parcelas P22 y P28 presentan cercanía geográfica con el grupo anteriormente mencionado, sin embargo, estas no se encuentran agrupadas cerca en el dendrograma de similitud (Figura 8).

El segundo grupo está conformado por parcelas de bosque secundario S10, S29, S40 y S44. Con valores de similitud entre 0,53 y 0,60. Pese a que estas parcelas se encuentran geográficamente más alejadas entre sí, presentan valores de similitud más altos.

El dendrograma elaborado con base en el coeficiente de similitud Sørensen cuantitativo con datos de abundancia no mostró una agrupación consistente de las parcelas con respecto al tipo de bosque o cercanía geográfica, resultados que

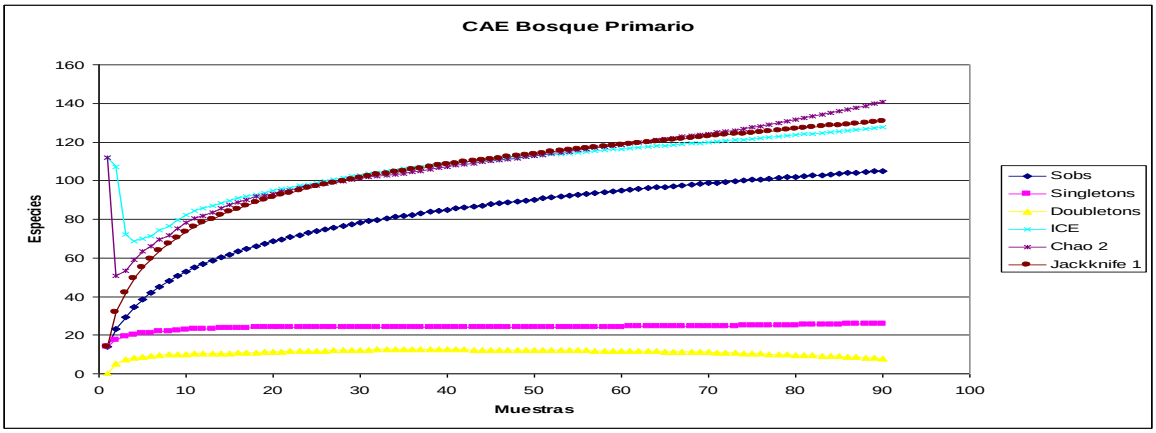


Figura 7A. Curvas acumuladas de especies. Bosque primario.

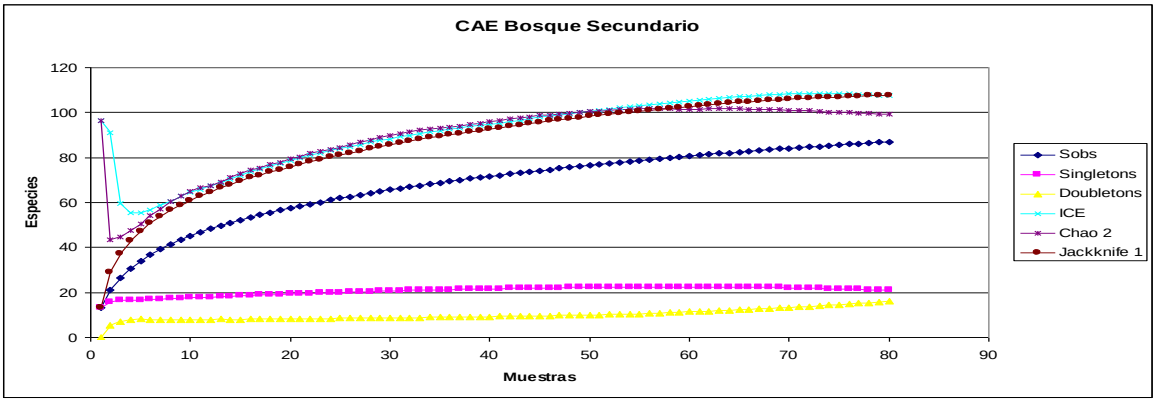


Figura 7B. Curvas acumuladas de especies. Bosque secundario.

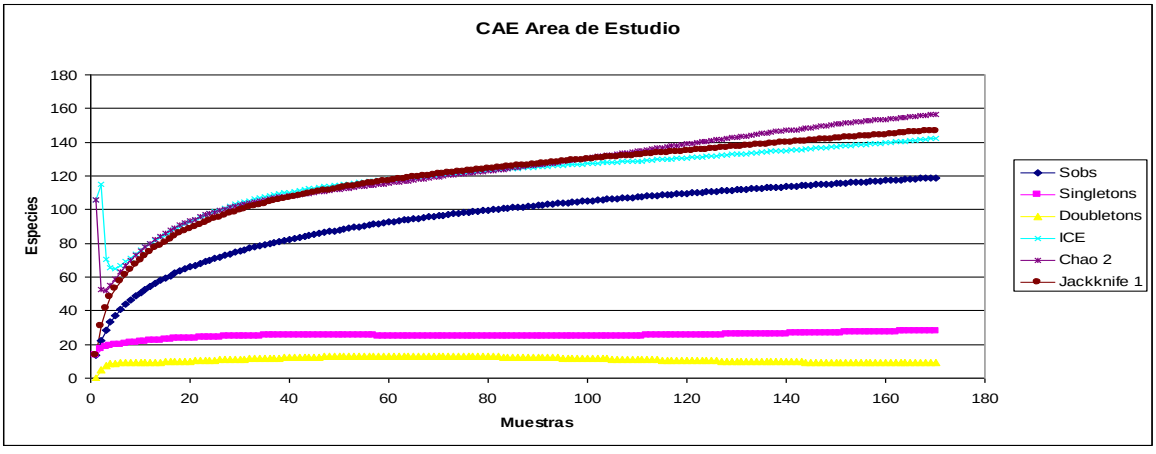


Figura 7C. Curvas acumuladas de especies. Área de estudio.

Tabla 9. Estimadores no paramétricos de riqueza para los dos tipos de bosque y el área de estudio.

			No. Especies Estimadas			
		Muestras	**Sobs**	**ICE**	**Chao 2**	**Jackknife 1**
Bosque Primario	**(BP)**	90	105	127,44	140,71	131
Bosque Secundario	**(BS)**	80	87	107,54	99,2	108
Área de estudio	**(BP + BS)**	170	119	142,21	156,58	147

Tabla 10. Porcentaje estimado en los dos tipos de bosque y el área de estudio.

		Eficiencia de Muestreo		
		ICE	**Chao 2**	**Jack knife 1**
Bosque Primario	**(BP)**	82,39 %	74,62 %	80,33 %
Bosque Secundario	**(BS)**	80,9 %	87,70 %	80,74 %
Área de estudio	**(BP + BS)**	83,56 %	75,99 %	81,04 %

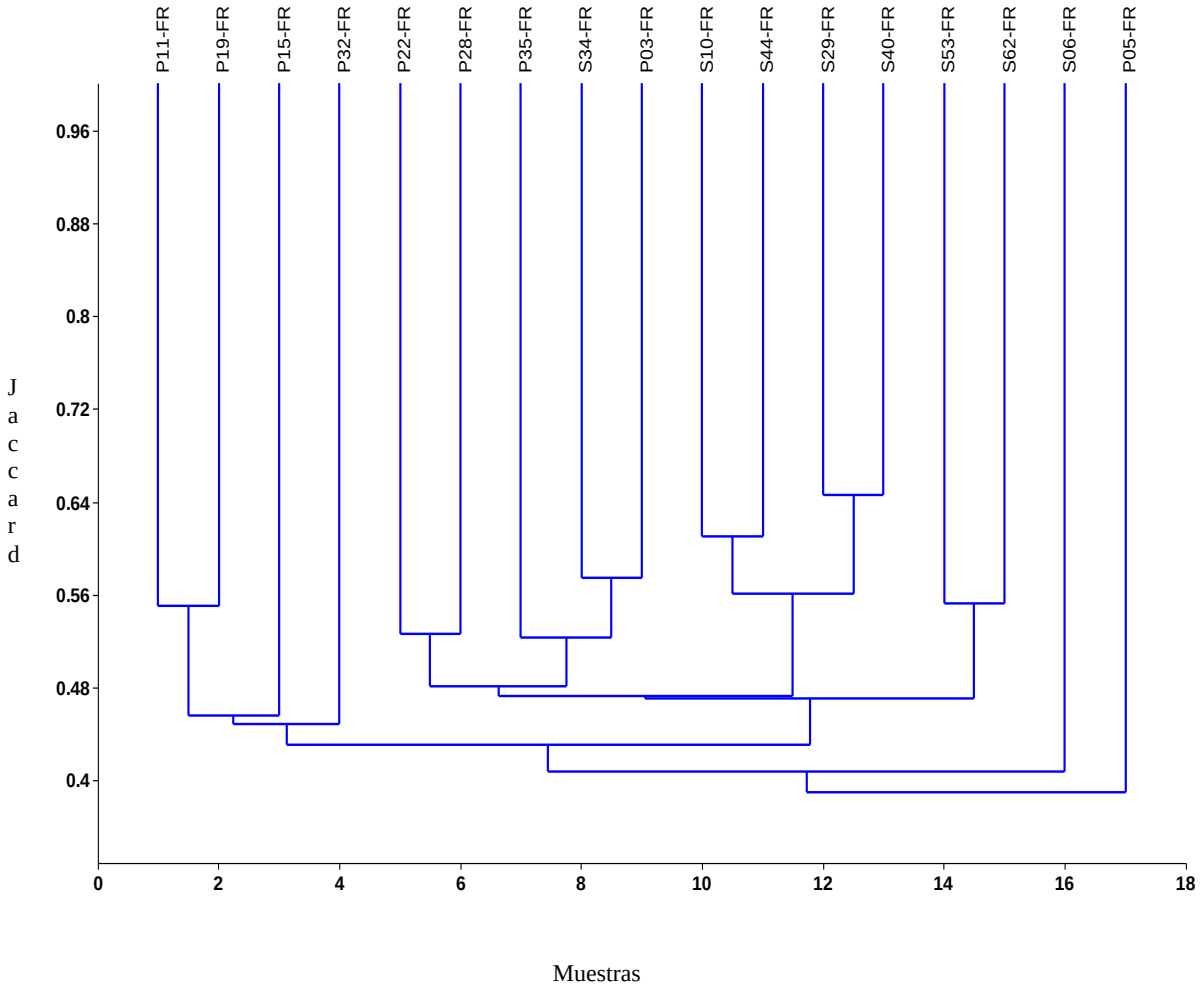


Figura 8. Dendrograma de similitud construido a partir del índice de Jaccard para datos de presencia – ausencia (Grupos pareados promedio sin peso).

sugieren que la abundancia no está influenciada por estos factores y puede obedecer a condiciones de disponibilidad de recursos alimenticos y nicho particulares de cada parcela (Figura 9).

5.5. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA GRUPOS FUNCIONALES.

La distribución de la riqueza y abundancia para 7 grupos funcionales descritos por andersen (1997) fue similar entre bosque primario y secundario (Figuras 10 - 11 Tablas 11 - 12). Entre los 7 grupos funcionales se destacan el grupo Camponotini subordinadas (CS) que mostró diferencias estadísticas significativas entre tipo de bosque para riqueza, y los índices de Shannon, equidad Simpson, Menhinick, y Berger Parker; y el Grupo de Predadoras especialistas (PE) que mostró diferencias significativas para abundancia y los índices de Shannon, Simpson y Berger Parker (Tabla 13).

5.6. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA SUBFAMILIAS.

Myrmicinae y Ponerinae fueron las subfamilias con mayor riqueza y abundancia en bosques primarios y secundarios. Las subfamilias Formicinae, Ecitoninae, Dolichoderinae y Pseudomyrmecinae presentaron menores riquezas y abundancias en los dos tipos de bosque (Figuras 12 - 13; Tablas 14 – 15).

El ANDEVA mostró diferencias estadísticas significativas entre tipos de bosque, únicamente para riqueza, abundancia y los índices de Shannon (H'), equidad con base en Simpson (1 - ʎ), Pielou (J') y Berger Parker (d) de la subfamilia Ponerinae (Tabla 16) En adición a lo anterior, se observa que la riqueza y abundancia de

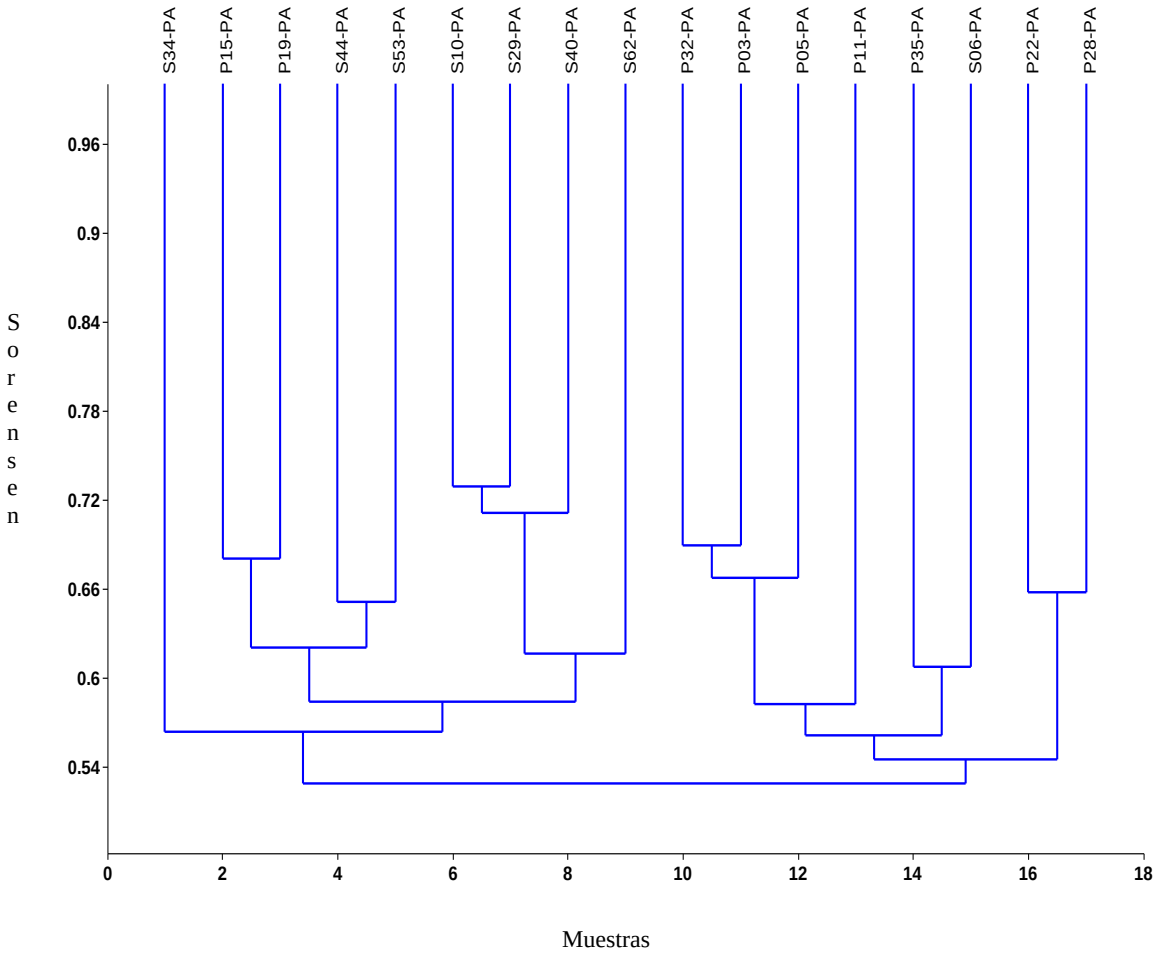
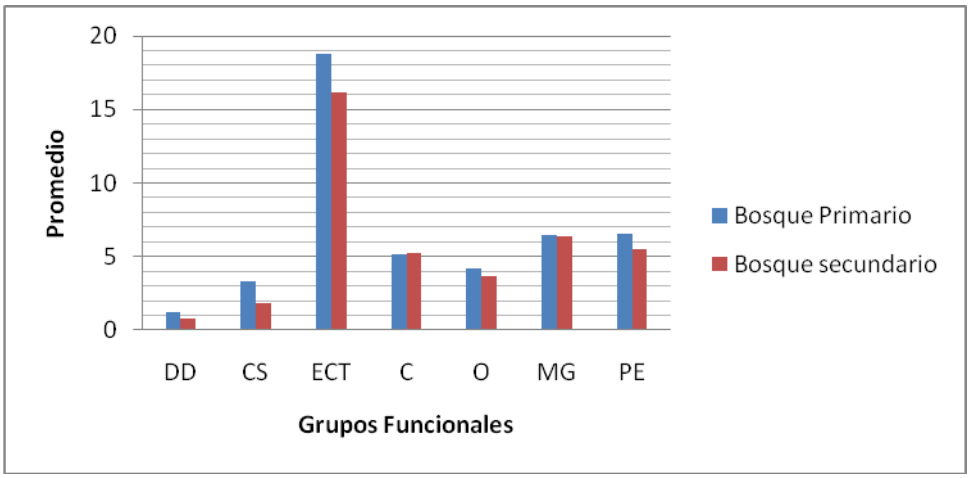
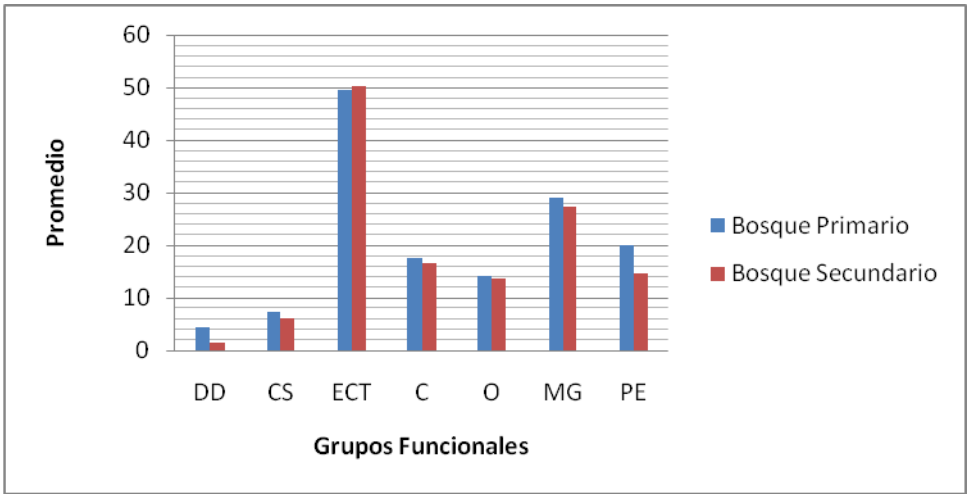


Figura 9. Dendrograma de similitud construido a partir del coeficiente de similitud Sørensen cuantitativo (Grupos pareados promedio sin peso).



DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialistas.

Figura 10. Promedios de riqueza para grupos funcionales propuestos por Andresen (1997), en dos tipos de bosque.



DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialistas.

Figura 11. Promedios de abundancia para grupos funcionales propuestos por Andresen (1997), en dos tipos de bosque.

Tabla 11. Promedios de riqueza por parcela para grupos funcionales propuestos por Andersen (1997), en bosques primarios y secundarios.

Grupo Funcional	Bosque Primario		Bosque Secundario	
	Promedio	Desv. Standard	Promedio	Desv. Standard
DD	1.222	0.629	0.75	0.661
CS	3.333	1.054	1.875	1.166
ECT	18.778	3.326	16.125	3.1
C	5.111	1.663	5.25	2.165
O	4.222	1.333	3.625	0.992
MG	6.444	4.23	6.375	1.317
PE	6.556	0.955	5.5	1.803

DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialistas.

Tabla 12. Promedios de abundancia por parcela para grupos funcionales propuestos por Andersen (1997), en bosques primarios y secundarios.

Grupo Funcional	Bosque Primario		Bosque Secundario	
	Promedio	Desv. Standard	Promedio	Desv. Standard
DD	4.444	3.594	1.5	1.658
CS	7.333	2.404	6.125	3.37
ECT	49.566	6.625	50.25	8.258
C	17.444	7.01	16.5	6.928
O	14.222	2.299	13.75	3.445
MG	29	6.864	27.375	3.426
PE	19.889	4.067	14.75	4.521

En negrita valores significativos Alfa = 0.050

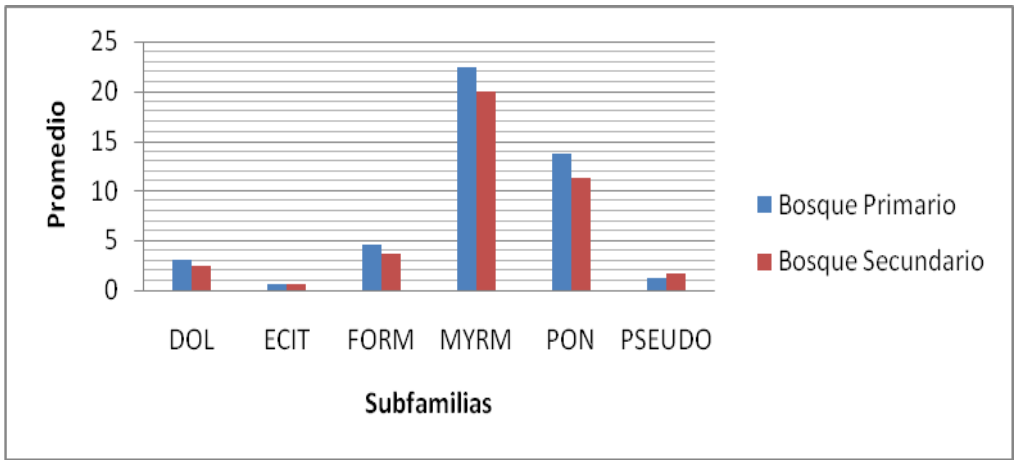
DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialistas.

Tabla 13. ANDEVA para riqueza, abundancia e índices de diversidad de 7 grupos funcionales propuestos por Andersen (1997).

Grupo Funcional	Riqueza	Abundancia	Shannon (H')	Simpson (1 - λ)	Menhinick (D_{Mn})	Pielou (J')	Berger Parker (d)
DD	F =0.39	F = 2.147	F = 0.31	F = 0.27	F = 0.18	F = 0.31	F = 0.7710
Log (X+1)	P = 0.5463	P = 0.1863	P = 0.5918	P = 0.6134	P = 0.6834	P = 0.5885	P = 0.7710
CS	F = 4.63	F = 0.06	F = 7.01	F = 7.46	F = 6.16	F = 3.73	F = 11.83
	P = **0.0493**	P = 0.8081	P = **0.0191**	P = **0.0162**	P = **0.0263**	P = **0.0739**	P = **0.0040**
ECT	F = 2.53	F = 0.03	F = 1.71	F = 0.88	F = 5.45	F = 0.00	F = 5.11
	P = 0.1323	P = 0.8594	P = 0.2106	P = 0.3640	P = 0.0338	P = 0.9633	P = 0.0391
C	F =0.02	F = 0.07	F = 0.00	F = 0.00	F = 0.03	F = 0.00	F = 0.00
	P = 0.8904	P = 0.7970	P = 0.9791	P = 0.9747	P = 0.8563	P = 0.9967	P = 0.9901
MG	F = 0.01	F = 0.36	F = 0.06	F = 0.05	F = 0.06	F = 0.29	F = 0.00
	P = 0.9235	P = 0.5777	P = 0.8072	P = 0.8297	P = 0.8167	P = 0.5982	P = 0.9804
O	F = 0.01	F = 0.32	F = 0.06	F = 0.05	F = 0.06	F = 0.29	F = 0.00
	P = 0.9235	P = 0.5777	P = 0.8072	P = 0.8297	P = 0.8167	P = 0.5982	P = 0.9804
PE	F =2.07	F = 5.37	F = 3.51	F = 4.77	F = 0.25	F = 1.44	F = 10.07
	P =0.1709	P = **0.0350**	P **= 0.0804**	P = **0.0452**	P = 0.6244	P = 0.2491	P = **0.0063**

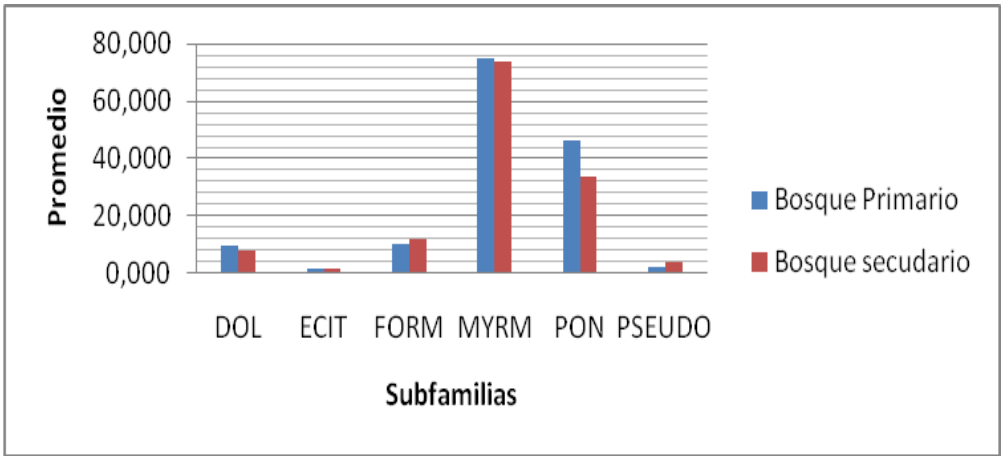
En negrita valores significativos. Alfa = 0.050

DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialista



DOL = Dolichoderinae; **ECIT** = Ecitoninae; **FORM** = Formicinae; **MYRM** = Myrmiciane; **PON** = Ponerinae; **PSEUD** = Pseudomyrmecinae.

Figura 12. Promedios de riqueza para subfamilias, en dos tipos de bosque



DOL = Dolichoderinae; **ECIT** = Ecitoninae; **FORM** = Formicinae; **MYRM** = Myrmiciane; **PON** = Ponerinae; **PSEUD** = Pseudomyrmecinae.

Figura 13. Promedios de abundancia para subfamilias en dos tipos de bosque.

Tabla 14. Promedios de riqueza para subfamilias, en bosques primarios y secundarios.

Grupo Funcional	Bosque Primario		Bosque Secundario	
	Promedio	Desv. Standard	Promedio	Desv. Standard
DOL	3.11	1.449	2.375	1.218
ECIT	0.667	0.943	0.625	0.484
FORM	4.556	1.449	3.625	1.111
MYRM	22.333	3.712	20	4.062
PON	13.788	1.872	11.250	2.107
PSEUDO	1.222	0.629	1.625	0.696

En negrita valores significativos Alfa = 0.050

DOL = Dolichoderinae; **ECIT** = Ecitoninae; **FORM** = Formicinae; **MYRM** = Myrmiciane; **PON** = Ponerinae; **PSEUD** = Pseudomyrmecinae.

Tabla 15. Promedios de abundancia para subfamilias, en bosques primarios y secundarios.

Subfamilia	Bosque Primario		Bosque Secundario	
	Promedio	Desv. Standard	Promedio	Desv. Standard
DOL	9.111	5.952	7.757	3.740
ECIT	0.414	0.493	0.626	0.528
FORM	9.556	2.948	11.250	4.789
MYRM	74.778	12.917	73.625	12.509
PON	45.778	6.014	33.250	4.116
PSEUDO	1.778	1.133	3.375	1.376

En negrita valores significativos Alfa = 0.050

DOL = Dolichoderinae; **ECIT** = Ecitoninae; **FORM** = Formicinae; **MYRM** = Myrmiciane; **PON** = Ponerinae; **PSEUD** = Pseudomyrmecinae.

Tabla 16. ANDEVA para riqueza, abundancia e índices de diversidad para subfamilias.

Subfamilia	Riqueza	Abundancia	Shannon (H')	Simpson (1 - Λ)	Menhinick (D_{Mn})	Pielou (J')	Berger Parker (d)
DOL	F = 0.36 P = 0.5597	F = 0.07 P = 0.7957	F = 0.12 P = 0.7389	F = 0.01 P = 9430	F = 0.51 P = 0.4853	F = 1.22 P = 0.2888	F = 0.06 P = 0.8171
ECIT Log (X+1)	F = 1.30 P = 0.2924	F = 0.03 P = 8735	F = 1.30 P = 0.2924	F = 1.30 P = 0.2924	F = 0.17 P = 0.6899	F = 1.30 P = 0.2924	F = 1.30 P = 0.2924
FORM	F = 1.83 P = 0.1964	F = 0.70 P = 0.4169	F = 2.76 P = 0.1174	F = 1.75 P = 0.2055	F = 4.44 P = 0.522	F = 0.36 P = 0.5593	F = 1.64 P = 0.2194
MYRM	F = 1.35 P = 0.2632	F = 0.03 P = 0.8633	F = 1.28 P = 0.2748	F = 0.94 P = 0.3476	F = 2.13 P = 0.1650	F = 0.20 P = 0.6649	F = 0.02 P = 0.8774
PON	F = 6.05 P = **0.0265**	F = 21.63 P = **0.0003**	F = 8.08 P = **0.0123**	F = 11.76 P = **0.0037**	F = 0.37 P = 0.5533	F = 5.36 P = **0.0352**	F = 25.85 P = **0.0001**
PSEUDO Log (X + 1)	F = 0.51 P = 0.4873	F = 3.80 P = 0.0716	F = 0.33 P = 0.5762	F = 0.26 P = 0.6208	F = 0.37 P = 0.5544	F = 0.18 P = 0.6793	F = 0.01 P = .9360

En negrita valores significativos. Alfa = 0.050

DD: Dolichoderinae Dominantes; **CS**: Camponotini subordinadas; **ECT**: Especialistas de clima tropical; **C**: Crípticas; **O**: Oportunistas; **MG**: Myrmicinae generalizadas; **PE**: Depredadoras especialista

Ponerinae son mayores en bosque primario que en bosque secundario. Se capturaron 30 morfoespecies de Ponerinae de las cuales 27 se encontraron en bosques primarios y 21 en bosques secundarios (Figura 14). Bosque primario tuvo 9 especies exclusivas que corresponden al 30% con respecto al total de morfoespecies de Ponerinae. A su vez bosque secundario tuvo 3 morfoespecies exclusivas que equivalen al 10% del total de morfoespecies de Ponerinae.

Los promedios para los valores de riqueza (**S**); abundancia (**A**); índice de Shannon (**H'**); Equidad con base en el índice de Simpson (**1 - ʎ**) y equidad de Pielou (**J'**) calculados con la información de Ponerinae Fueron mayores en bosques primarios y presentaron diferencias estadísticas significativas con respecto a bosques secundarios. (Tabla 16). Los resultados sugieren la sensibilidad del taxón Ponerinae con respecto al grado de perturbación en los dos tipos de bosque estudiados.

5.7. ANALSIS DE VARIANZA (ANDEVA) PARA VARIABLES DE COMPLEJIDAD.

Los valores promedio para cada variable de complejidad fueron mayores en bosques primarios que en bosques secundarios. Con excepción de las variables Coeficiente de Variación de la Biomasa (CVBM) y Número de especies de sotobosque (#spsot), las variables de complejidad mostraron diferencias estadísticas significativas entre los dos tipos de bosque (Tabla 17).

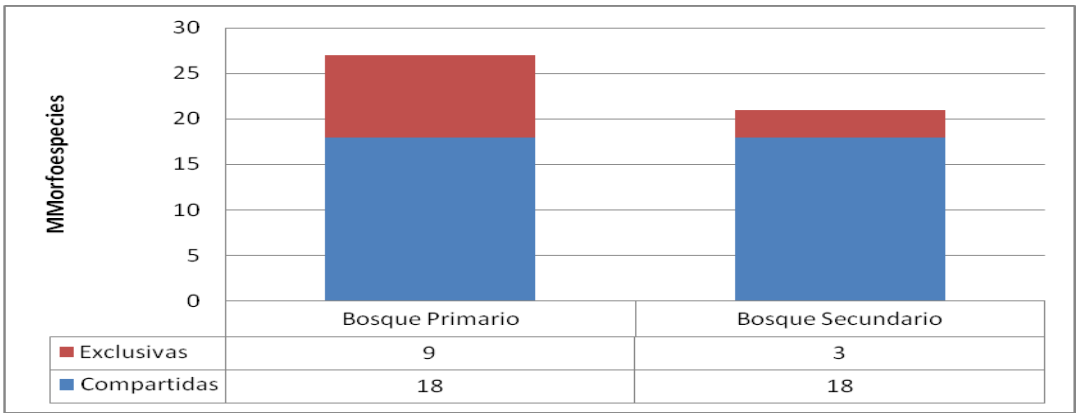


Figura 14. Número de morfoespecies de Ponerinae exclusivas y compartidas en dos tipos de bosque.

Tabla 17. Valores promedio y análisis de varianza para variables de complejidad en dos tipos de bosque.

	BOSQUE PRIMARIO		BOSQUE SECUNDARIO		ANDEVA	
	PROMEDIO	DESV. STANDARD	PROMEDIO	DESV. STANDARD	F	P
CVAB	12.737	6.778	4.517	1.786	9.78	**0.0069**
CVBM	1.648	0.400	1.572	0.638	0.08	0.7837
HHabito	0.922	0.130	0.512	0.162	29.58	**0.0001**
HDAP	1.109	0.094	0.633	0.185	40.52	**0.0001**
BMProm	0.352	0.184	0.779	0.143	24.82	**0.0002**
ABProm	13.506	12.447	99.479	30.794	52.29	**0.0001**
EDAD $_{(ATAN\ x)}$	1.548	0.000	1.471	0.031	48.93	**0.0001**
Da30	1.201	0.108	1.469	0.083	28.41	**0.0001**
#spsot	58.667	16.566	47.500	11.402	2.26	0.1538
#spArb	49.333	12.579	20.875	13.842	17.4	**0.0008**

En negrita valores significativos. Alfa = 0.050

CVAB = Coeficiente de variación en el área basal; **CVBM** = Coeficiente de Variación en la biomasa; **H' Habito** = Índice de Shannon para habito de crecimiento**; H'DAP** = Índice de Shannon para Diámetro a la altura del Pecho; **BMProm** = Biomasa promedio; **ABProm** = Área Basal Promedio; **EDAD** = Variable edad normalizada con la función arco tangente; **Da30** = Densidad aparente del suelo a 30 cm de profundidad; **#spsot** = Número de especies de sotobosque; **#sparb** = Número de especies arbóreas

5. 8. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) PARA VARIABLES DE COMPLEJIDAD.

De acuerdo con el criterio de Kaiser (Garson 2008), se seleccionaron los componentes del ACP que presentaron valores propios (*Eigenvalues*), iguales o superiores a 1 (F1 y F2). Los dos primeros componentes explicaron en conjunto el 72.855 % de la variación en los datos. Para alcanzar el 92.542 % de explicación en la variación de los datos sería necesario incluir tres componentes adicionales (F3, F4 y F5) (Tabla 18).

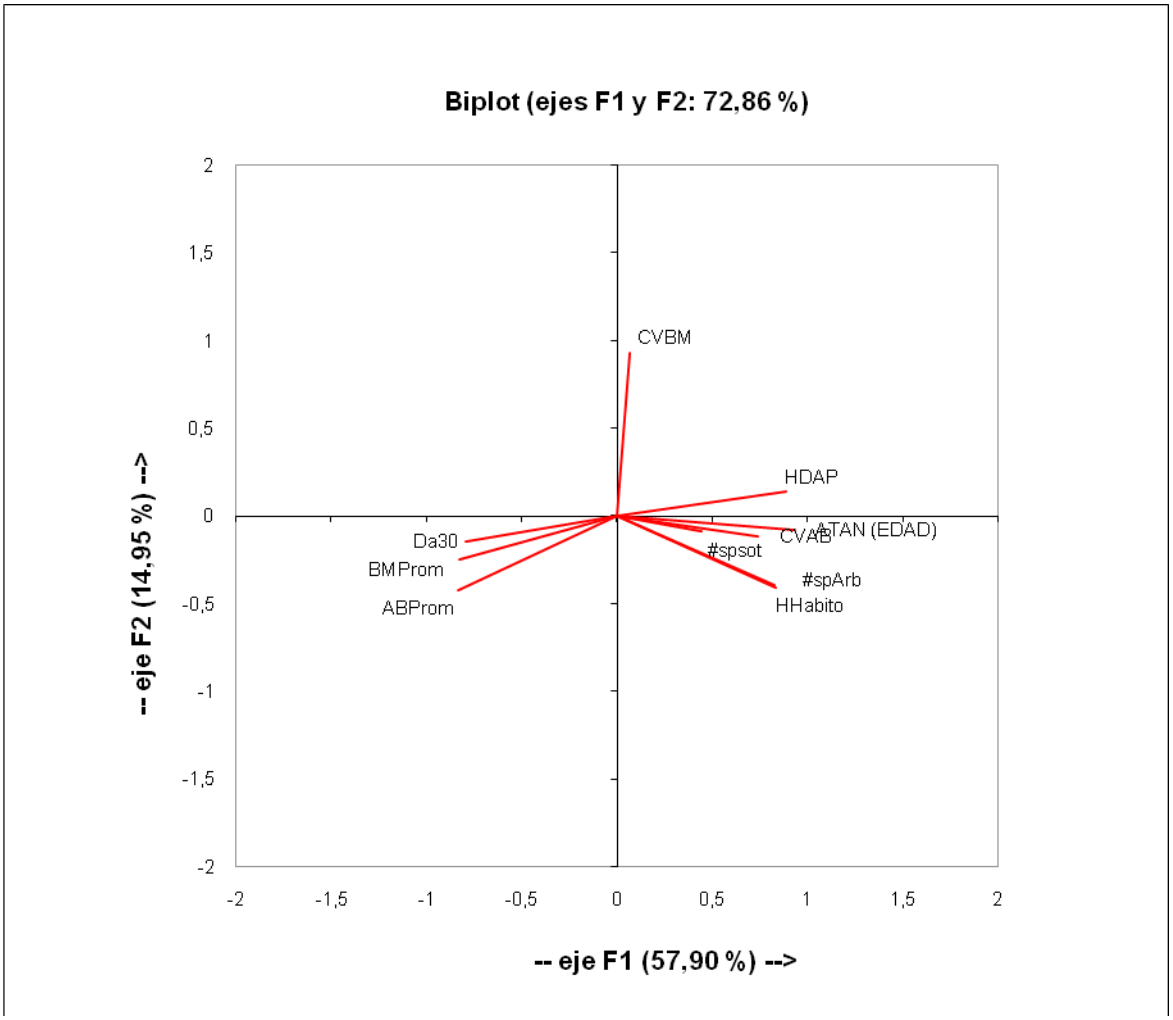
Las variables Coeficiente de variación del área basal (CVAB); Índice de Shannon para Hábito de crecimiento (H'Hábito); índice de Shannon para diámetro a la altura del pecho (H'DAP); Edad de la parcela (EDAD); y número de especies arbóreas (#sparb); presentaron correlación positiva con el primer componente (F1). La correlación de cada una de estas variables con F1 fue similar y osciló entre 0,307 y 0,387. De igual forma, el porcentaje de contribución de estas variables dentro de F1 fue similar y osciló entre 9.418 y 14,988 %. (Figura 15; Tablas 19 - 20).

Los anteriores resultados son corroborados por los coeficientes de correlación de Pearson (r) entre estas variables. Con excepción de la correlación entre las variables H'DAP y #sparb, las variables presentaron correlaciones lineales estadísticamente significativas con valores de r entre 0,4767 y 0,9291 (Tablas 21A – 21B).

La variable Coeficiente de variación en la biomasa (CVBM) presentó una alta correlación positiva con el segundo componente (CVBM en F2 = 0,761); adicionalmente la variable Índice de Shannon para diámetro a la altura del pecho (H'DAP) presentó una correlación muy baja con el segundo componente (H'DAP en F2 = 0,115). El resto de variables de complejidad presentaron correlación negativa con F2, por lo cual no es posible definir una nueva variable a partir de este componente.

Tabla 18. ACP para variables de complejidad. Valores propios y porcentajes de varianza para cada eje.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
Valor propio	**5.790**	**1.495**	0.936	0.556	0.476	0.341	0.194	0.117	0.082	0.012
% varianza	**57.902**	**14.953**	9.364	5.560	4.762	3.410	1.936	1.172	0.821	0.119
% acumulado	**57.902**	**72.855**	82.220	87.780	92.542	95.953	97.888	99.061	99.881	100.000



F1 = (0.306882*CVAB) + (0.0278526*CVBM) + (0.344415*H HABITO) + (0.368*H DAP) – (0.344945*BMPROM) – (0.347011*ABPROM) + (0.387137*ATAN EDAD) – (0.329467*DA30) + (0.184855*#SPSOT) + (0.344969*#SPARB)

Figura 15. Biplot (F1 y F2) generado por el ACP para 10 variables de complejidad.

Tabla 19. ACP para variables de complejidad. Vectores propios (Peso de las variables dentro de cada componente).

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
CVAB	0.307	-0.093	0.288	0.766	0.057	0.004	-0.388	0.174	-0.207	-0.002
CVBM	0.028	0.761	0.021	-0.002	0.018	0.599	-0.024	0.225	-0.023	-0.090
HHabito	0.344	-0.322	-0.058	-0.003	-0.231	0.372	0.562	0.047	-0.505	-0.102
HDAP	0.368	0.115	-0.231	-0.321	0.241	-0.204	-0.379	-0.180	-0.388	-0.518
BMProm	-0.345	-0.202	-0.133	0.029	-0.477	0.420	-0.466	-0.430	-0.110	-0.062
ABProm	-0.347	-0.348	-0.063	-0.215	0.112	0.131	-0.238	0.762	-0.122	-0.161
EDAD $_{(ARCTAN\ X)}$	0.387	-0.064	-0.229	-0.273	0.072	0.142	-0.304	0.070	-0.082	0.768
Da30	-0.329	-0.117	0.233	0.010	0.731	0.270	0.075	-0.328	-0.288	0.140
#spsot	0.185	-0.070	0.846	-0.433	-0.179	0.054	-0.131	-0.022	0.058	-0.037
#spArb	0.345	-0.333	-0.124	0.023	0.270	0.414	-0.031	-0.071	0.657	-0.269

Tabla 20. ACP para variables de complejidad. Porcentaje de contribución de cada variable en cada componente.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
CVAB	9.418	0.856	8.287	58.720	0.323	0.002	15.069	3.033	4.293	0.000
CVBM	0.078	57.927	0.045	0.000	0.032	35.928	0.059	5.066	0.053	0.811
HHabito	11.862	10.372	0.337	0.001	5.324	13.850	31.532	0.223	25.456	1.042
HDAP	13.542	1.325	5.315	10.307	5.802	4.153	14.365	3.254	15.068	26.869
BMProm	11.899	4.062	1.773	0.082	22.756	17.635	21.712	18.483	1.211	0.387
ABProm	12.042	12.087	0.399	4.644	1.261	1.715	5.657	58.104	1.486	2.604
EDAD $_{(ARCTAN\ X)}$	14.988	0.415	5.262	7.429	0.524	2.028	9.232	0.495	0.667	58.961
Da30	10.855	1.361	5.438	0.009	53.465	7.266	0.563	10.780	8.314	1.949
#spsot	3.417	0.493	71.608	18.756	3.202	0.294	1.711	0.051	0.334	0.135
#spArb	11.900	11.102	1.535	0.052	7.311	17.129	0.099	0.510	43.119	7.241

CVAB = Coeficiente de variación en el área basal; **CVBM** = Coeficiente de Variación en la biomasa; **H' Habito** = Índice de Shannon para habito de crecimiento**; H'DAP** = Índice de Shannon para Diámetro a la altura del Pecho; **BMProm** = Biomasa promedio; **A Promedio** = Área Basal Promedio; **EDAD** = edad; **Da30** = Densidad aparente del suelo a 3 cm de profundidad; **#spsot** = Número de especies de sotobosque; **#spArb** = Número de especies arbóreas.

Tabla 21A. Análisis multivariado para variables de complejidad. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r)

	CVAB	CVBM	H HABITO	H DAP	BMPROM	ABPROM	EDAD	DA30	No SPSOT	No SPARB
CVAB		-0.0427	**0.6013**	**0.4767**	**-0.5929**	**-0.6386**	**0.5466**	**-0.4896**	0.3854	**0.6331**
CVBM	-0.0427		-0.2384	0.1448	-0.2148	-0.4033	0.0172	-0.1286	-0.0232	-0.2419
H HABITO	**0.6013**	-0.2384		**0.6137**	**-0.5263**	**-0.5329**	**0.7959**	**-0.6416**	0.367	**0.8473**
H DAP	**0.4767**	0.1448	**0.6137**		**-0.7828**	**-0.7372**	**0.9291**	**-0.6993**	0.2606	0.6872
BMPROM	**-0.5929**	-0.2148	**-0.5263**	**-0.7828**		**0.7798**	**-0.7016**	**0.5491**	-0.3996	**-0.5742**
ABPROM	**-0.6386**	-0.4033	**-0.5329**	**-0.7372**	**0.7798**		**-0.6683**	**0.7287**	-0.3367	**-0.4934**
EDAD (ARCTAN X)	**0.5466**	0.0172	**0.7959**	**0.9291**	**-0.7016**	**-0.6683**		**-0.7445**	0.3082	**0.8524**
DA30	**-0.4896**	-0.1286	**-0.6416**	**-0.6993**	**0.5491**	**0.7287**	**-0.7445**		-0.2177	**-0.5084**
No SPSOT	0.3854	-0.0232	0.367	0.2606	-0.3996	-0.3367	0.3082	-0.2177		0.2893
No SPARB	**0.6331**	-0.2419	**0.8473**	**0.6872**	**-0.5742**	**-0.4934**	**0.8524**	**-0.5084**	0.2893	

En azul, coeficientes de correlación correspondiente a valores significativos (fuera diagonal) al umbral alfa=0.050 (prueba bilateral)

Tabla 21B. Análisis multivariado para variables de complejidad. Correlación de Pearson (Valores de *p*)

	CVAB	CVBM	H HABITO	H DAP	BMPROM	ABPROM	EDAD	DA30	No SPSOT	No SPARB
CVAB		0.8707	**0.0107**	**0.0531**	**0.0121**	**0.0058**	**0.0232**	**0.0461**	0.1266	**0.0064**
CVBM	0.8707		0.3569	0.5792	0.4078	0.1084	0.9478	0.6229	0.9295	0.3497
H HABITO	**0.0107**	0.3569		**0.0088**	**0.03**	**0.0276**	**0.0001**	**0.0055**	0.1473	**0.0001**
H DAP	**0.0531**	0.5792	**0.0088**		**0.0002**	**0.0007**	**0.0001**	**0.0018**	0.3124	**0.0023**
BMPROM	**0.0121**	0.4078	**0.03**	**0.0002**		**0.0002**	**0.0017**	**0.0224**	0.112	**0.0159**
ABPROM	**0.0058**	0.1084	**0.0276**	**0.0007**	**0.0002**		**0.0034**	**0.0009**	0.1863	**0.0442**
EDAD (ARCTAN X)	**0.0232**	0.9478	**0.0001**	**0.0001**	**0.0017**	**0.0034**		**0.0006**	0.2287	**0.0001**
DA30	**0.0461**	0.6229	**0.0055**	**0.0018**	**0.0224**	**0.0009**	**0.0006**		0.4012	**0.0372**
No SPSOT	0.1266	0.9295	0.1473	0.3124	0.112	0.1863	0.2287	0.4012		0.26
No SPARB	**0.0064**	0.3497	**0.0001**	**0.0023**	**0.0159**	**0.0442**	**0.0001**	**0.0372**	0.26	

En Rojo, valores significativos (fuera diagonal) al umbral alfa=0.050 (prueba bilateral).

Dado que las variables que se correlacionaron positivamente con este componente hacen referencia a la heterogeneidad espacial, **F1** puede definirse como complejidad en función del aumento en la heterogeneidad espacial.

5.9. ANALISIS DE REGRESIÓN SIMPLE ENTRE EL PIRMER COMPONENTE DEL ACP Y LA RIQUEZA, ABUNDANCIA E ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE HORMIGAS Y PONERINAE.

El análisis de regresión simple no presentó diferencias estadísticas significativas entre el primer componente del ACP y la riqueza, abundancia e índices de diversidad de hormigas (Tabla 22). En contraste, el análisis de regresión simple entre el primer componente (F1) y la riqueza, abundancia e índices de diversidad de Ponerinae mostró correlaciones estadísticamente significativas para las variables: Abundancia (A); índice de Shannon para Ponerinae (H'); Equidad con base en el índice de Simpson (1-λ) e índice de Berger Parker (d) (Tabla 23; Figura 16). Los resultados sugieren que conforme aumenta la heterogeneidad espacial en bosques, la riqueza, abundancia y equidad de Ponerinae aumenta mientras que la dominancia disminuye. Estos resultados corroboran la sensibilidad de Ponerinae con respecto a la complejidad de hábitat entre tipos de bosque.

5.10. SELECCIÓN DE MODELOS DE REGRESIÓN MULTIPLE ENTRE VARAIBLES DE COMPLEJIDAD EN RELACIÓN CON LA RIQUEZA, ABUNDANCIA E ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE HORMIGAS Y PONERINAE.

Se obtuvieron modelos de regresión múltiple estadísticamente significativos con las variables dependientes: Riqueza (S); Abundancia (A); Índice de Shannon (H'); Equidad con base en el índice de Simpson (1-λ); Índice de Menhinick (D_{Mn}) e

Tabla 22. Análisis de regresión simple entre el primer eje del ACP y riqueza, Abundancia e índices de diversidad de hormigas.

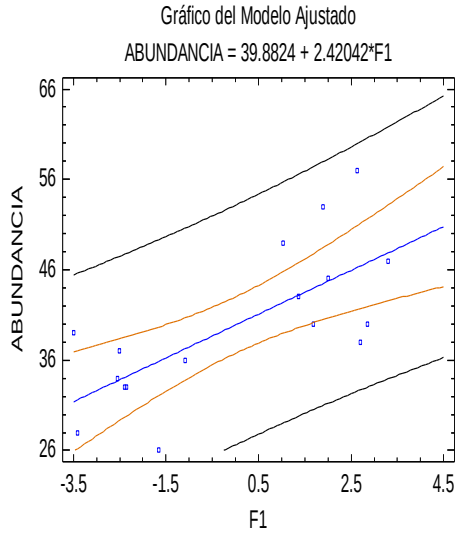
			ANDEVA	
	R^2	*r*	*F*	*P*
Riqueza (S)	14.723	0.383	2.59	0.1284
Abundancia (A)	4.175	0.204	0.65	0.4315
Shannon (H')	14.0737	0.375	2.46	0.1379
Simpson (1 – λ)	10.268	0.320	1.72	0.2098
Menhinick (D_{Mn})	17.551	0.418	3.19	0.0942
Pielou (J')	1.611	0.526	0.25	0.6273
Berger Parker (d)	3.3413	0.1827	0.52	0.4825

Alfa = 0.050

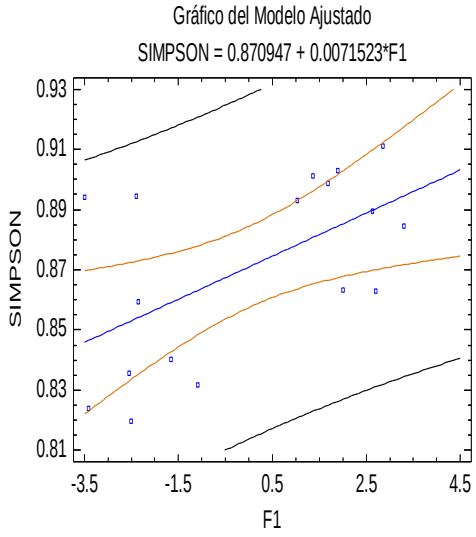
Tabla 23. Análisis de regresión simple entre el primer eje del ACP y riqueza, abundancia e índices de diversidad de Ponerinae.

			ANDEVA	
	R^2	*r*	*F*	*p*
Riqueza (S)	22,139	0,475	4,27	0,0566
Abundancia (A)	52,662	0,725	16,69	**0,0010**
Shannon (H')	26,244	0,512	5,34	**0,0355**
Simpson (1 – λ)	32,843	0,573	7,34	**0,0162**
Menhinick (D_{Mn})	1,068	0,103	0,16	0,6930
Pielou (J')	18,747	0,432	3,46	0,826
Berger Parker (d)	48,052	0,693	13,88	**0,0020**

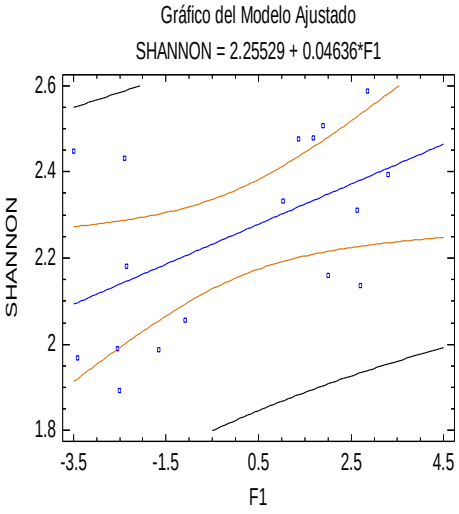
En negrita valores significativos. Alfa = 0.050



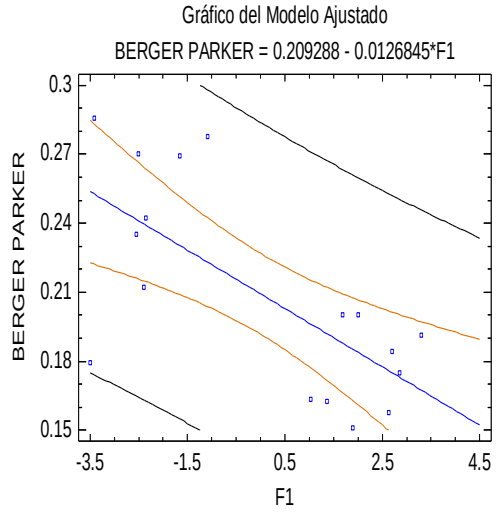
Abundancia (A)



Simpson (1- ʎ)



Shannon (H')



Berger Parker (d)

Figura 16. Modelos de regresión simple entre el primer eje del ACP y abundancia (A), Equidad con base en el índice de Simpson (1- ʎ), Índice de Shannon (H') y Dominancia de Berger Parker (d) para Ponerinae.

índice de Berger Parker (d) cuando se utilizaron los datos totales de hormigas y cuando se utilizaron los datos de Ponerinae.

La regresión múltiple establece modelos lineales entre variables explicativas (variables de complejidad) y variables explicadas (riqueza, abundancia y diversidad de hormigas). De este modo, los resultados obtenidos indican que las variables mencionadas anteriormente aumentan en función del aumento de 5 variables de complejidad (Tablas 24A – 24B; 25A – 25B).

A pesar que las combinaciones de 5 variables explicativas (variables de complejidad) no fueron iguales en cada modelo, se observa que las variables Índice de Shannon para habito de crecimiento (H' Habito), Índice de Shannon par diámetro a la altura del pecho (H' DAP), Área basal promedio (ABPROM) y edad de la parcela (EDAD), tienen la mayor frecuencia de aparición en todos los modelos de regresión múltiple establecidos (Tabla 24B). H' Habito, H' DAP y EDAD, a su vez mostraron correlación positiva con el primer componente del ACP (Tabla 19). De estas variables solamente H'Habito presento correlacion estadística significativa con riqueza (S), Indice de Shannon (H') e índice de Menhinik (d) para hormigas (Tablas 26A – 26B).

Al establecer correlación simple entre las variables de complejidad y la riqueza, abundancia y diversidad de Ponerinae, se observa que las variables con mayor frecuencia de aparición son Coeficiente de Variacion de la biomassa (CVBM), Índice de Sahnnon para Hábito de crecimiento (H'Habito), índice de Shannon para diamtro a la altura del pecho (H'DAP), edad de Parcela (Edad) y Número de especies de sotobosque (#spsot) (Tabla 25B). Entre estas, H'Habito, H'DAP y EDAD, presentaron correlacion positiva estadisticamente significativa con la abundancia de Ponerinae (Tablas 27A – 27B).

Tabla 24A. Selección de modelos de regresión múltiple para riqueza, Abundancia e índices de diversidad de hormigas en relación con 5 variables de complejidad.

	R^2	F	*p*	Variables de complejidad Incluidas en cada modelo
Riqueza (S)	83.060	10.79	**0.0006**	CDFGI
Abundancia (A)	72.114	4.97	**0.0135**	ACDHJ
Shannon (H')	77.824	7.72	**0.0027**	CDFGI
Simpson (1 – λ)	67.6164	4.59	**0.0165**	CDFGI
Menhinick (D_{Mn})	77.616	7.63	**0.0026**	CDFGI
Pielou (J')	39.815	1.46	0.2800	ABDFG
Berger Parker (d)	65.644	4.20	**0.0221**	ACEFJ

En negrita valores significativos. Alfa = 0.050

Tabla 24B. Denominaciones para variables de complejidad y frecuencia de aparición en 7 modelos de regresión múltiple.

Variables de Complejidad			
Denominación	**Variable**	**Abreviación**	**Frecuencia de la variable**
A	• Coeficiente de variación en el área basal	• CVAB	3/7
B	• Coeficiente de variación en la biomasa	• CVBM	1/7
C	• Índice de Shannon para habito de crecimiento	• H'HÁBITO	6/7
D	• Índice de Shannon para diámetro a la altura del pecho	• H'DAP	5/7
E	• Biomasa promedio	• BMProm	1/7
F	• Área basal promedio	• ABProm	6/7
G	• Edad	• EDAD	5/7
H	• Densidad del suelo a 30 cm de profundidad	• Da30	1/7
I	• Número de especies de sotobosque	• # spsot	4/7
J	• Número de especies arbóreas	• # sparb	2/7

Tabla 25A. Selección de modelos de regresión múltiple para riqueza, frecuencia e índices de diversidad de Ponerinae en relación con 5 variables de complejidad.

	R^2	F	p	Variables de complejidad Incluidas
Riqueza (S)	82.231	7,79	**0,0023**	BCDGH
Abundancia (A)	82,7327	10,54	**0,0007**	BCEIJ
Shannon (H')	89.695	19.15	**0.0001**	BCDGI
Simpson (1 – λ)	88.176	16.41	**0.0001**	BCDGI
Menhinick (D_{Mn})	73.959	6.25	**0.0005**	BCDGH
Pielou (J')	54.035	2.59	0.08778	BCDGI
Berger Parker (d)	82.774	10.57	**0.0007**	BCEIJ

En negrita valores significativos. Alfa = 0.050

Tabla 25B. Denominación de variables de complejidad y frecuencia de aparición en los modelos de regresión establecidos.

Variables de Complejidad			
Denominación	**Variable**	**Abreviación**	**Frecuencia de la variable**
A	• Coeficiente de variación en el área basal	• CVAB	0/7
B	• Coeficiente de variación en la biomasa	• CVBM	7/7
C	• Índice de Shannon para habito de crecimiento	• H'Hábito	7/7
D	• Índice de Shannon para diámetro a la altura del pecho	• HDAP	5/7
E	• Biomasa promedio	• BMPROM	2/7
F	• Área basal promedio	• ABPROM	0/7
G	• Edad	• EDAD	5/7
H	• Densidad del suelo a 30 cm de profundidad	• Da30	2/7
I	• Número de especies de sotobosque	• #spsot	5/7
J	• Número de especies arbóreas	• #sparb	2/7

Tabla 26A. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r).

	CVAB	CVBM	H'Hábito	H'DAP	BMProm	ABProm	EDAD	Da30	#spsot	#sparb
Riqueza (S)	0.1274	-0.2998	**0.5972**	0.4016	-0.3164	-0.1878	0.3793	-0.3249	-0.0292	0.337
Abundancia (A)	-0.1184	-0.0553	0.4432	0.239	-0.2195	-0.0684	0.2337	-0.1646	0.0536	0.1012
Shannon (H')	0.1179	-0.3226	**0.551**	0.4225	-0.3349	-0.1878	0.3799	-0.2958	-0.0355	0.3236
Simpson (1 - ʎ)	0.052	-0.3103	0.4663	0.3938	-0.3258	-0.1666	0.329	-0.2481	-0.0334	0.2469
Menhinick (D_{MN})	0.2387	-0.3722	**0.5802**	0.4286	-0.3271	-0.2178	0.4008	-0.3521	-0.0679	0.4077
Pielou (J')	0.0086	-0.3232	0.1098	0.2518	-0.1785	-0.1082	0.1302	-0.0466	-0.0539	0.0769
Berger Parker (d)	0.178	0.1605	-0.3758	-0.2816	0.2433	0.0276	-0.2385	0.1492	0.0197	-0.1001

En azul, coeficientes de correlación correspondiente a valores significativos al umbral alfa=0.050

Tabla 26B. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Valores para *p*).

	CVAB	CVBM	H'Hábito	H'DAP	BMProm	ABProm	EDAD	Da30	#spsot	#sparb
Riqueza (S)	0.626	0.2424	**0.0114**	0.1101	0.2159	0.4704	0.1332	0.2032	0.9113	0.1859
Abundancia (A)	0.6509	0.8329	0.0748	0.3555	0.3973	0.7942	0.3667	0.5279	0.838	0.6993
Shannon (H')	0.6521	0.2067	**0.0219**	0.0911	0.1888	0.4703	0.1325	0.2491	0.8924	0.2052
Simpson (1 - ʎ)	0.843	0.2254	0.0592	0.1178	0.2019	0.5227	0.1973	0.3369	0.8987	0.3394
Menhinick (D_{MN})	0.3562	0.1413	**0.0146**	0.086	0.2001	0.4011	0.1109	0.1658	0.7955	0.1043
Pielou (J')	0.9739	0.2057	0.6748	0.3295	0.493	0.6794	0.6184	0.8591	0.8372	0.7691
Berger Parker (d)	0.4943	0.5383	0.1372	0.2735	0.3467	0.9162	0.3566	0.5676	0.9403	0.7024

En Rojo, valores significativos al umbral alfa=0.050.

Tabla 27A. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Ponerinae. Correlación de Pearson (Coeficientes de correlación r).

	CVAB	CVBM	H'Hábito	H'DAP	BMProm	ABProm	EDAD	Da30	#spsot	#sparb
Riqueza (S)	0.3046	**-0.4866**	**0.6443**	0.4202	-0.3413	-0.2801	0.4142	-0.4664	0.0712	0.4019
Abundancia (A)	0.4032	0.1009	**0.7551**	**0.6166**	**-0.6352**	**-0.6062**	**0.6787**	**-0.6367**	0.1256	**0.5321**
Shannon (H')	0.3343	-0.4537	**0.6426**	**0.5042**	-0.4148	-0.3405	0.4697	-0.4371	0.0245	0.4486
Simpson (1 - ʎ)	0.348	-0.377	**0.6439**	**0.5782**	**-0.5236**	-0.4316	**0.5236**	-0.4417	0.0562	0.4744
Menhinick (D_{MN})	0.1188	**-0.6243**	0.2707	0.1273	-0.0305	0.0394	0.0654	-0.1344	-0.0167	0.133
Pielou (J')	0.2909	-0.1822	0.4182	**0.5077**	-0.4363	-0.3844	0.4184	-0.2429	-0.0607	0.3885
Berger Parker (d)	-0.4014	0.2152	**-0.7714**	**-0.6081**	**0.6459**	**0.5801**	**-0.6184**	0.4781	-0.2147	**-0.5693**

En azul, coeficientes de correlación correspondiente a valores significativos al umbral alfa=0.050

Tabla 27B. Análisis Multivariado para variables de complejidad en relación con riqueza, abundancia y diversidad de Hormigas. Correlación de Pearson (Valores para *p*).

	CVAB	CVBM	H'Hábito	H'DAP	BMProm	ABProm	EDAD	Da30	#spsot	#sparb
Riqueza (S)	0.2346	**0.0476**	**0.0052**	0.0931	0.18	0.2762	0.0984	0.0591	0.786	0.1098
Abundancia (A)	0.1085	0.6999	**0.0005**	**0.0084**	**0.0061**	**0.0099**	**0.0027**	**0.006**	0.631	**0.0279**
Shannon (H')	0.1898	0.0673	**0.0054**	**0.039**	0.0978	0.181	0.0571	0.0794	0.9255	0.0709
Simpson (1 - ʎ)	0.1711	0.1357	**0.0053**	**0.015**	**0.031**	0.0837	**0.031**	0.0759	0.8304	0.0543
Menhinick (D_{MN})	0.6497	**0.0074**	0.2934	0.6265	0.9075	0.8805	0.8032	0.6071	0.9493	0.6109
Pielou (J')	0.2574	0.4839	0.0948	**0.0375**	0.08	0.1277	0.0947	0.3474	0.8171	0.1233
Berger Parker (d)	0.1103	0.4068	**0.0003**	**0.0096**	**0.0051**	**0.0146**	**0.0081**	0.0523	0.408	**0.0171**

En Rojo, valores significativos al umbral alfa=0.050

6. DISCUSION DE RESULTADOS.

6.1. DIVERSIDAD Y RIQUEZA DE HORMIGAS EN LA ZONA DE ESTUDIO.

Al realizar una comparación con resultados de otras investigaciones en diversos ecosistemas del territorio nacional y el Neotrópico en cuanto a número de subfamilias, géneros y especies capturadas, observamos que los valores reportados en la presente investigación se acercan mucho a lo encontrado por otros autores. (Tabla 28). El número de Géneros capturados en el presente estudio (51 géneros) equivale al 43,2% de los 119 reportados para la región neotropical (Fernández & Ospina 2003) y al 56% de los géneros reportados para Colombia (Fernández *et al.* 1996), lo que denota la importancia de estos fragmentos de bosque como contribuyentes a la biodiversidad de hormigas a nivel local y regional.

A pesar que los resultados de Serna (1999) en la zona de estudio son levemente mayores en cuanto a número de especies, géneros y subfamilias encontradas (Tabla 29), no se puede afirmar que las diferencias en cuanto a los resultados de colecta se deban a perdidas de diversidad de hormigas en la zona de estudio a través del tiempo, ya que tanto los métodos de captura, número de estados de sucesión muestreados y épocas de muestreo utilizados en la presente investigación fueron diferentes.

El valor promedio para el índice de Shannon fue levemente mayor para bosques primarios (Tabla 8). Pese a esto no se encontraron diferencias estadísticas

Tabla 28. Comparación del número de familias géneros y especies encontrados en diferentes investigaciones.

Sitio	Subfamilias	Generos	Especies	Fuente
Neotrópico	8	119	300	Fernandez *et al.* 1996
Colombia	8	91	750	Fernandez *et al.* 1996
Valle del Cauca	6	61	353	Ulloa Chacol *et al* 1996.
Cordillera Occidental	6	48	177	Aldana y Chacon de Ulloa. 1996
Calima medio	6	53	227	Aldana y Chaconde Ulloa. 1996
Relictos de bosque Valle del Cauca.	6	38	137	Armbrecht 1996
Reserva de La Macarena	6	37	95	Fernandez y Shneider. 1989
Zambrano (Bolivar)	6	41	91	Molano *et al.* 1995
Rio Sucio (Choco)	6	31	74	Mendoza *et al.* 1995
Isla Gorgona	6	30	60	Baena y Alberico. 1991
Llanos de Carimagua (Meta)	6	19	41	Medina *et al* 1993.
Porce (Antioquia)	7	60	196	Serna. 1999
Porce (Anioquia)	6	51	119	Presente estudio

Fuente: Serna (1999). Modificado por el autor

Tabla 29. Comparación de riqueza, composición de hormigas y metodologías de muestreo con respecto a Serna (1999)

	Autor	
	Vanegas (2008)	Serna (1999)
Morfoespecies	119	196
Géneros	51	60
Tribus	25	29
Subfamilias	6	7
Estados serales	2	4
Estratos muestreados	1	2
Métodos de captura	3	4

significativas entre estados de sucesión. Golicher (2008), afirma que valores mayores o iguales a 3 se consideran como propios de hábitats con alta diversidad.

Al igual que para el índice de Shannon los valores para el índice de Berger Parker (d) fueron similares entre bosques primarios (0.067 DS: ± 0,010) y bosques secundarios (0.073 DS: ± 0.013). Valores cercanos a 1 indican dominancia de una de las especies, por lo cual se evidencia una distribución uniforme de los individuos entre las especies para la zona de estudio. En concordancia con lo anterior, los valores promedio de equidad con base en Simpson (1-λ) fueron muy similares entre tipos de bosque. Al ser estos valores inversos a la dominancia de Simpson (λ), su cercanía a 1 indica una representación altamente uniforme para todas las especies presentes en el área de estudio (Tabla 8).

Los resultados en términos de diversidad, equidad y dominancia muestras que tanto los bosques primarios como secundarios en la zona de estudio presentan una alta diversidad, lo que a su vez es un indicio de niveles bajos de perturbación de estos ecosistemas a pesar de las intervenciones antrópicas en bosques secundarios. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Jaramillo & Yepes (2004) quienes afirman que los bosque secundarios del área de estudio se encuentran en proceso de recuperación.

La diversidad de hormigas encontrada en la zona de estudio tiene implicaciones directas e indirectas en las propiedades químicas y físicas del suelo. Folgarait (1998), afirma que la estructura del suelo se ve beneficiada en hábitats con alta diversidad de hormigas ya que a pesar que las hormigas del suelo pertenecen a diferentes niveles tróficos (Hormigas cortadoras de hojas y cosechadoras como consumidores primarios, depredadoras y melívoras como consumidores secundarios), todas actúan como ingenieros del suelo.

El efecto remoción del suelo por parte de las hormigas afecta las tasas de descomposición de la materia orgánica y el ciclado de nutrientes y por

consiguiente el flujo de energía en el suelo. Un ejemplo de lo anterior es el establecimiento de nidos, que incrementa el drenaje y la aireación mediante la formación de galerías subterráneas. Paton *et al* (1980) afirman que la remoción de suelo por parte de las hormigas puede alcanzar hasta 10 ton. / Ha. Año. De igual forma la formación de nidos incrementa los contenidos de materia orgánica y los contenidos de nitrógeno, fosforo y potasio soluble en función de la acumulación de materiales orgánicos como sustrato alimenticio (Folgarait 1998).

La ausencia de diferencias estadísticas significativas para la riqueza, abundancia y diversidad de hormigas en el área de estudio puede deberse por una parte a que no todas las hormigas se ven afectadas de igual manera por la heterogeneidad del ambiente y pueden tener diferentes capacidades de recuperación ante factores de perturbación (Lassau & Hochuli 2004).

De otra parte, con la construcción de la central Hidroeléctrica Porce II, el acceso de particulares a las áreas aledañas al embalse han disminuido en función del establecimiento de programas de conservación y monitoreo (Familias Guardabosques), disminuyendo en alto grado procesos como la tala de bosques, quemas y establecimiento de potreros para ganadería.

Adicionalmente, el tipo de modificación antrópica sobre bosques puede influir en el tipo de sucesión que se genere después de esta (Corlett, 1994). Por ejemplo, áreas boscosas que se recuperan a partir de la eliminación total de la vegetación tienen un proceso de sucesión diferente de las que se recuperan a partir de operaciones de explotación maderera selectiva (Johns, 1992). Aquellos bosques secundarios donde las intervenciones antrópicas han sido selectivas, pueden conservar una considerable proporción de la vegetación original, lo que ofrece mayores oportunidades de supervivencia a la fauna local.

Los estados de sucesión analizados compartieron 73 especies equivalentes al 61.34% del total colectado. A pesar que en bosque primario, se encontró un número mayor de especies exclusivas, el nivel de riqueza compartido entre

estados de sucesión sugiere, por una parte que las diferencias entre estos estados de sucesión son más sutiles que las que podrían encontrarse al contrastar bosques con pasturas. Adicionalmente denota la importancia de los bosques secundarios como contribuyentes a la diversidad local y regional y respalda la hipótesis planteada por Jaramillo y Yepes (2004), que bosques secundarios en la zona de estudio se encuentran en proceso de recuperación de perturbaciones antrópicas anteriores.

Los resultados encontrados con el estimador Jackknife 1 en el presente estudio, son muy similares a los encontrados por Serna (1999) en el área de estudio (Tabla 10), Los resultados encontrados en la presente investigación indican que la riqueza de hormigas en el área de estudio es mayor y que para poder hacer estimativos de riqueza mas aproximados a la realidad, se requiere de mayores esfuerzos de muestreo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, y pese a que no se encontraron diferencias estadísticas significativas para el total de hormigas entre bosques primarios y secundarios, la riqueza de hormigas es mayor en bosques primarios, resultados que concuerdan con los reportados por Serna (1999) en el área de estudio y Armbrecht & Ulloa - Chacón (1999), en planicies aluviales del Rio Cauca en las cuales las mayores riquezas de hormigas se asocian a ambientes con menores grados de perturbación.

6.2. SIMILITUD ENTRE PARCELAS DE BOSQUES PRIMARIOS Y SECUNDARIOS.

Como se menciono anteriormente, el dendrograma elaborado con base en el coeficiente de similitud de Jaccard no mostró una separación consistente de las parcelas según el tipo de bosque. Se observaron solo dos agrupaciones

consistentes, una en bosque primario conformada por las parcelas P11, P15, P19 y P32, estas parcelas son geográficamente cercanas, con valores de similitud que oscilan entre 0,39 y 0,55. Y otra para bosques secundarios conformada por las parcelas S10, S29, S40 y S44, geográficamente alejadas, con valores de similitud entre 0,53 y 0,60 (Figura 8).

Los resultados concuerdan con lo reportado por Cohelo & Ribeiro (2006) en bosques estacionarios semideciduos del sur este del Brasil, quienes tampoco encontraron consistencia entre la similitud de especies de hormigas entre localidades por tipo de estado de sucesión o cercanía geográfica, De las 3 agrupaciones obtenidas por los autores, solo una agrupó de manera consistente transectos geográficamente cercanos.

Armbrech & Ulloa _Chacon (1999) reportan el mismo resultado en fragmentos de bosque seco del Valle del Cauca. En los cuales la cercanía entre bosques o ecotonos, no juega un papel determínate en la similitud de comunidades de hormigas (Figura 8).

MacArthur & Wilson (1967), afirman que la riqueza de especies de una comunidad es función del balance entre las tasas de colonización y extinción (teoría de biogeografía de islas). Si por alguna razón la tasa de extinción es muy alta, o la de colonización es muy baja, la comunidad tendrá un número de especies inferior al que se podría esperar en relación con la capacidad del sistema en el cual se encuentra dicha comunidad.

Si se consideran las parcelas muestreadas como islas insertas en una matriz, puede decirse que la tasa de inmigración de nuevas especies a una isla decrece cuando aumenta la riqueza específica ya que se ocupan los nichos disponibles y aumenta la competencia por recursos, mientras que la tasa de extinción aumenta porque a mayor número de especies presentes aumenta la probabilidad de que alguna se extinga.

En el equilibrio, la riqueza de especies es una función negativa de la distancia y una función positiva del área de la isla o fragmento. De este modo, la riqueza de especies será menor en aquellos puntos más alejados del nodo de migración más cercano pero aumentara conforme aumenta el área de la isla o fragmento (Ricklefs & Lovette 1999; Morand 2000).

Los resultados obtenidos en la presente investigación muestran que la riqueza de hormigas fue mayor en parcelas de bosques primarios, las cuales se encuentran más cercanas entre sí. Siendo la riqueza de especies una función negativa de la distancia, es de esperar que dicha riqueza sea mayor en las parcelas más cercanas debido a tazas de migración más altas. De igual forma, las parcelas de bosques primarios presentaron un mayor número de especies exclusivas, lo que explica los menores valores de similitud entre estas.

Adicionalmente, las parcelas del segundo grupo (bosques secundarios) se encuentran en su mayoría ubicadas en el margen izquierdo del embalse y separadas por este del resto de parcelas estudiadas (Figura 1). Al encontrarse separadas del resto de parcelas, la posibilidad de migración de especies desde las parcelas del margen derecho del embalse es casi nula en función de la distancia y la barrera geográficaque representa el embalse, lo que explica los menores valores de riqueza en comparación con bosques primarios.

Los valores de similitud encontrados para las parcelas del segundo grupo resultan contradictorios ya que al encontrarse separadas entre sí por una mayor distancia geográfica, se esperaría que exhibieran una menor similitud que aquellas más cercanas. La investigación de Jaramillo y Yepes (2004) mostró que la diversidad de especies vejetales de los bosques secundarios de la zona de estudio era menor en comparación a bosques primarios (Figura 3). Una vegetación menos diversa y mas homogenena entre parcelas de bosque secundario ofrece condiciones similares para el establecimiento de especies, lo que posiblemente explica el por que los valores de similitud entre estas parcelas fueron mayores a

los que se encontraron entre parcelas de bosque primario, a pesar que estas se encontraban mas cerca. Una mayor homogeneidad de la vegetación y por consiguiente condiciones de nicho similares para las hormigas, posibilitan el establecimiento de ciertos grupos de hormigas y favorecen procesos de extinción para otros.

6.3. RIQUEZA, ABUNDANCIA E INDICES DE DIVERSIDAD PARA GRUPOS FUNCIONALES Y SUBFAMILIAS.

Como se mencionó en el capítulo de resultados, de los grupos funcionales descritos por Andersen (1997), solo Camponotini Subordinadas (CS) y Predadoras especialistas (PE) mostraron diferencias significativas entre tipos de bosque para riqueza, abundancia y algunos índices de diversidad (Tabla 11).

Pese a que la mayoría de grupos funcionales no presentaron diferencias estadísticas significativas entre tipos de bosque, y que la distribución de riqueza y abundancia fue similar en bosques primarios y secundarios, esta distribución concuerda con los resultados obtenidos por Andersen (2000), en estudios realizados en el Noroeste australiano.

El autor menciona que en desiertos o sabanas, las mayores abundancias se presentan para Dolichoderinae Dominante (DD) seguido por Especialistas de clima Cálido (ECC) y Myrmicinae Generalistas (MG); En contraste, en ambientes de bosque, donde la densidad poblacional de especies arbóreas hace que la insolación de la superficie del suelo sea menor, el grupo funcional DD presenta abundancia escasa o no se presenta, lo que concuerda con los resultados obtenidos en la zona de estudio.

El grupo DD está conformado por especies de hormigas muy agresivas (e.g. *Linepithema* y *Azteca*), que compiten activamente por recursos alimenticios y territorio (Andersen & Reichel 1994). Por tal razón, la escasa representación de este grupo funcional puede reducir la competencia con grupos subdominantes (e.g. MG) o subordinados (e.g. CS, ECT), lo que permite que dichos grupos exhiban mayores riquezas y abundancias.

El grupo funcional ECT se caracteriza por presentar altas abundancias cuando DD es bajo. Con excepción de Ecitoniane y hormigas cultivadoras de hongos, ECT está compuesto por hormigas no especializadas (Andersen 1997, 2000), lo cual hace posible que este grupo explote un rango mayor de fuentes de alimento, influenciando su alta riqueza y abundancia en el área de estudio.

El grupo PE presentó riqueza y abundancia intermedia con respecto a los demás grupos funcionales y su riqueza fue estadísticamente significativa entre tipos de bosque. Estos resultados concuerdan con la propuesta de grupos funcionales de Andersen (1997, 2000). Las hormigas pertenecientes al grupo PE, tienen dietas especializadas y depredan de forma individual (e.g. *Pachycondyla*) o grupal (e.g. *Leptogenys*), por lo cual tiene poca interacción con otros grupos funcionales de hormigas, y una mayor relación con los grupos sobre los cuales depredan.

Knops *et al.* (1999), mencionan que el incremento en la riqueza de especies vegetales, se relaciona de forma positiva con el aumento en la riqueza de especies y abundancias de insectos herbívoros especialistas. Lo anterior en función que una mayor diversidad de plantas provee una mayor diversidad de fuentes de alimento para insectos herbívoros, los que a su vez soportan una mayor cantidad de insectos depredadores. Este planteamiento fue corroborado por Haddad *et al.* (2001) quienes establecieron modelos de regresión múltiple entre las abundancias de 608 especies de artrópodos, la riqueza de especies vegetales y biomasa vegetal, encontrando correlación estadística significativa entre las variables.

Resultados similares se reportan en diversas investigaciones (Hunter & Price, 1992; Murdoch *et al.* 1972; Sieman *et al.* 1998; Symstad et al, 2000). Con base en lo anterior es posible que el grupo PE presente una abundancia significativamente mayor en bosque primario debido a una mayor y más amplia gama de artrópodos para depredar, lo que a su vez puede ser consecuencia de una mayor diversidad complejidad estructural de la vegetación.

El grupo de oportunistas (O) está conformado por hormigas no especializadas, con baja capacidad de competencia, por lo cual su abundancia es influenciada por la competencia que ejercen otros grupos de hormigas y son típicas de ambientes donde el estrés y perturbación limitan la productividad y diversidad de hormigas. Bajo la propuesta de Andersen (1997), y contrario a lo que se puede esperara para otros organismos como aves y mamíferos (Begón *et al.* 2006), las condiciones de estrés y perturbación para hormigas se dan en ambientes cerrados con bajas temperaturas. En función de esto, es posible que al presentarse bajas abundancias para DD y moderadas para GM (grupos dominantes y subdominantes respectivamente), en un ambiente donde la vegetación limita la incidencia lumínica en el suelo, el grupo O alcance mayores abundancias.

Las investigaciones de Serna (1999), Vahos (2004), Armbrecht & Perfecto (2003), Armbrecht & Ulloa – Chacón (1999, 2003) han mostrado que existen marcadas diferencias entre las comunidades de hormigas de hábitats contrastantes como pastizales, rastrojos y bosques. La ausencia de significancia estadística entre las riquezas y abundancias de la mayoría de grupos funcionales de hormigas entre los tipos de bosque estudiados puede deberse entonces a una menor sensibilidad de dichas agrupaciones en función de una mayor diversidad de hábitos y requerimientos ecológicos específicos de los géneros de hormigas que componen estos grupos funcionales.

Los resultados obtenidos para subfamilias son similares a los resultados obtenidos para grupos funcionales. Myrmicinae y Ponerinae fueron las subfamilias con mayor riqueza y abundancia en bosques primarios y secundarios. Las subfamilias Formicinae, Ecitoninae, Dolichoderinae y Pseudomyrmecinae presentaron menores riquezas y abundancias en los dos tipos de bosque y solamente la Subfamilia Ponerinae mostró diferencias estadísticas significativas entre tipos de Bosque para algunos índices de diversidad (Figuras 8 - 9; Tablas 11 – 12).

Begón *et al.* (2006), mencionan que en términos generales, el aumento en la disponibilidad de alimento para especies depredadoras, conlleva a un aumento de sus tasas de crecimiento y natalidad. Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos con respecto a la subfamilia Ponerinae. Teniendo en cuenta que géneros presentes en la zona de estudio como *Anochetus*, *Leptogenys*, *Pachycondyla Thaumathomyrmex* y *Thyplomyrmex*, contienen especies depredadoras con dietas especializadas (Andersen, 1997; King *et al.* 1998), es posible que el aumento en sus abundancias esté relacionado con una mayor abundancia de aquellos artrópodos de los cuales se alimentan, lo que a su vez puede ser consecuencia de una mayor diversidad vegetal que proporciona mejores condiciones para el establecimiento y desarrollo de los organismos sobre los cuales depredan. Condiciones propias de ambientes con bajos niveles de perturbación.

La sensibilidad al grado de perturbación de Ponerinae en la zona de estudio, también fue reportada por Serna (1999), quien encontró que el número de especies dentro de Ponerinae disminuyó conforme aumentó el grado de perturbación a través de cuatro tipos de sucesión vegetal. Resultados similares se han encontrado en diversos trabajos (Vahos, 2002; Cohelo & Ribeiro, 2006, Haddad *et al*, 2009). Los resultados obtenidos para la subfamilia Ponerinae respaldan los resultados obtenidos para el grupo funcional Depredadoras Especialistas (PE) en cuanto a sensibilidad al grado de perturbación. El grupo PE

está conformado principalmente por poneromorfas y también presentó diferencias estadísticas significativas entre los estados de sucesión estudiados.

6.4. VARIABLES ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO A LA COMPLEJIDAD DE HABITAT.

Como se mencionó anteriormente, el ANDEVA para variables de complejidad mostró que 8 de diez variables fueron significativamente mayores en bosques primarios. (Tabla 17).

Las variables Riqueza de especies arbóreas (#sparb), área basal promedio (ABProm) y Biomasa Promedio (BMProm) fueron mayores en bosques primarios y presentaron diferencias estadísticas significativas entre estados de sucesión. Resultados que sugieren una mayor complejidad en términos de la composición vegetal para bosques primarios.

De igual forma, las variables Coeficiente de variación del are basal (CVAB), Índice de Shannon para categorías diamétricas (H'DAP) y el Índice de Shannon para Hábito de crecimiento (H'Hábito) fueron mayores en bosques primaros y presentaron diferencias estadísticas significativas entre estados de sucesión, lo que a su vez indica que la complejidad en términos de estructura de la vegetación es mayor en bosques primarios.

La variable Número de especies de sotobosque (#spsot) fue mayor en bosques primarios pero a diferencia de la variable número de especies arbóreas (#sparb) no presento diferencias estadísticas significativas. Laossi *et al.* (2008), afirman que la diversidad de plantas juega un papel crucial en ecosistemas, influenciando la producción primaria, descomposición de la materia orgánica y los ciclos del agua y de nutrientes en el suelo. Cuando la diversidad de especies vegetales aumenta, la

producción primaria y la retención de nutrientes tienden a aumentar. Los resultados obtenidos sugieren nuevamente que ambientes con un menor grado de perturbación presentan comunidades vegetales mas diversas lo que representa mayores oportunidades de establecimiento para la es especies de artrópodos que los habitan.

La biomasa promedio (BMProm) fue mayor en bosques primarios y presentó diferencias estadísticas significativas (Tabla 17). Heck y Westone (1977) afirman que la biomasa vegetal puede ser un buen indicador de la complejidad estructural del hábitat y que un ambiente más complejo puede ofrecer más nichos potenciales que un ambiente simplificado. En función de lo anterior, un ambiente complejo puede soportar una cantidad mayor de especies de artrópodos, como en le caso del presente estudio en el cual la riqueza de hormigas fue mayor en bosques primarios

Los autores mencionan 3 posibles mecanismos por los cuales áreas con mayor biomasa pueden afectar el número de especies de invertebrados y su abundancia:

1. **Disponibilidad de recursos alimenticios.** Si se considera el alimento como un recurso limitado, biomasas vegetales abundantes pueden proveer relativamente altos niveles de alimento, lo que permite el incremento de individuos dentro de una especie al igual que el establecimiento de otras especies.

2. **Depredación.** Una mayor complejidad estructural puede afectar la efectividad de los depredadores debido a que una vegetación más compleja puede ofrecer mejores coberturas a las especies depredadas, lo que favorecería sus densidades poblacionales. Por otra parte, y en concordancia con el párrafo anterior, el aumento del recurso alimenticio permite una mayor abundancia de artrópodos lo que ofrece una gama variada y un mayor número de individuos para depredar. Por lo cual en un

ambiente con una mayor complejidad estrucrtural pueden presentarse los dos casos simultáneamente, es decir, una abundancia de artrópodos presa que permita que las densidades poblacionales de depredadores aumenten sin que disminuyan considerablemente las poblaciones de las especies sobre las cuales depredan.

3. **Incremento del tamaño del nicho.** Las poblaciones de las especies residentes pueden ser mayores en áreas con vegetaciones densas simplemente porque estas áreas contienen más espacio habitable que aquellas con una vegetación más escasa. Efectos similares han sido descritos entre poblaciones de decapodos asociados a diversas especies de corales en los cuales los corales con mayor número de ramificaciones presentan mayores poblaciones de decapodos (Abele 1976).

De otra parte, se espera que ambientes con una mayor biomasa y número de especies arbóreas presenten cantidades mayores de hojarasca. Una mayor diversidad de plantas promueve el aumento de la calidad de la hojarasca del suelo. La formación de parches en los cuales la hojarasca presenta diferentes calidades conduce al incremento de microhabitats en el sistema, lo que puede a su vez promover el incremento en la diversidad o la abundancia de la fauna del suelo (Hooper *et al*, 2002).

Campos (2006) encontró una relación estadísticamente significativa entre la riqueza de especies de artrópodos y el peso total de hojarasca en bosques secundarios. Las hormigas pueden hacer uso de este recurso para la construcción de nidos, como refugio o para depredación de otros artrópodos y semillas. De este modo el contenido de hojarasca puede afectar indirectamente la riqueza de especies de hormigas aumentando la disponibilidad de alimento.

Adicionalmente, las cantidades de hojarasca pueden contribuir a la formación de microclimas, lo que a su vez puede afectar directamente la ocurrencia de especies de hormigas en función de los requerimientos particulares de cada especie.

6.4.1. Análisis de Componentes principales.

Como se mencionó anteriormente, el análisis de componentes principales (ACP) realizado para variables de complejidad mostró que las variables Coeficiente de variación en el área basal (CVAB), Índice de Shannon para hábito de crecimiento (H'Hábito), Índice de Shannon para Diámetro a la altura del pecho (H'DAP), Edad de parcela (EDAD) y Número de especies arbóreas (#sparb) presentaron correlación positiva con el primer componente (F1) (Tabla 19; Figura 15). Las seis variables anteriormente mencionadas presentaron también correlación lineal positiva, estadísticamente significativa entre ellas (Tablas 21A – 21B).

Los resultados obtenidos, son coherentes ya que el proceso de sucesión vegetal implica una modificación progresiva de la estructura y composición especifica de la vegetación. Así, sucesiones más avanzadas presentaran un mayor grado de complejidad en estos dos aspectos.

La muerte de un individuo de una especie arbórea puede producir un colapso eventual que promueva el crecimiento de especies pioneras. A medida que el proceso de sucesión vegetal avanza el rápido crecimiento de las especies pioneras es reemplazado por el lento crecimiento de los arboles primarios (Hidalgo *et al.* 2009), por tal razón las variaciones en el número de especies, y por ende en la variabilidad del habito de crecimiento, área basal, y diámetro a la altura del pecho se harán mayores con el tiempo, aumentando así la heterogeneidad de la composición y estructura del bosque.

Los resultados obtenidos para el ACP muestran que la complejidad del hábitat en el área de estudio puede resumirse a las 5 variables anteriormente mencionadas (CVAB, H'Hábito, H'DAP, #sparb y EDAD) ya que son el conjunto de variables que explican en mayor proporción la variación en los datos (Tabla 19).

6.5. RELACION ENTRE LAS COMPLEJIDAD DE HABITAT Y LA RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN LA ZONA DE ESTUDIO.

El análisis multivariado realizado para las variables de complejidad en relación con la riqueza, abundancia y diversidad del total de hormigas mostró que únicamente la variable índice de Shannon para hábito de crecimiento (H' Hábito) presentó correlación estadísticamente significativa con la Riqueza de hormigas (S: r= 0.5972; p=0.014); Índice de Shannon (H': r= 0.551; p= 0.021) e índice de Menhinik (d: r=0.580; p= 0.014) (Tablas 26A – 26B).

En contraste, al realizar el mismo análisis con la información de la subfamilia Ponerinae se obtuvieron diversas correlaciones estadísticamente significativas (Tablas 27A –27B). La abundancia de Ponerinae se relacionó positivamente con las variables Índice de Shannon para Habito de crecimiento (H'Hábito), Índice de Shannon para Diámetro a la altura del pecho (H'DAP), Edad de parcela (EDAD) y Numero de especies arbóreas (#sparb), pero se relacionó de forma negativa con las variables Biomasa promedio (BMProm), área basal promedio (ABProm) y la densidad del suelo a 30 cm de profundidad (Da30), variables que a su vez presentaron correlación lineal positiva entre sí (Tablas 21A – 21B) y presentaron correlación negativa con el primer componente (F1) del ACP (Figura 15).

Como se mencionó anteriormente, con el aumento de la edad de la parcela aumentan el número de especies arbóreas y de sotobosque y con este aumento, la diversidad o variación del diámetro a la altura del pecho y la diversidad del

hábito de crecimiento, lo que representa a su vez un incremento en la heterogeneidad del hábitat. Los resultados obtenidos concuerdan parcialmente con lo reportado por Haddad *et al*. (2009). Los autores encontraron que la riqueza y abundancia de especies de artrópodos herbívoros y depredadores (incluyendo hormigas) aumenta con el número de especies vegetales y con el aumento de la biomasa en bosques.

Los resultados obtenidos con respecto a la variable Da30 pueden explicarse en función de una mayor dificultad para la realización de galerías subterráneas y nidos en suelos con mayor compactación y por consiguiente mayores densidades aparentes. A diferencia de lo anterior, los resultados obtenidos para las variables ABProm y BMProm resultan contradictorios con los demás resultados ya que su aumento también implicaria aumento de la heterogeneidad del hábitat.

La biomasa ha sido utilizada en diferentes estudios como un indicador de la complejidad estructural del hábitat (Heck & Westone 1977; McElhinny *et al.* 2005). Adicionalmente, diversos estudios muestran correlaciones positivas entre la abundancia y diversidad de artrópodos y la biomasa en bosques (Tillman *et al.* 2001; Haddad *et al*. 2001, 2009). No obstante, como se mencionó anteriormente, en el caso de depredadores, una mayor biomasa puede influenciar la riqueza y la diversidad de dos formas distintas. Por una parte, una mayor biomasa puede soportar una mayor abundancia y riqueza de especies presa, lo que representaría una mayor disponibilidad de alimento favoreciendo el aumento de las poblaciones de especies depredadoras.

De otra parte Torres & Vásquez (2009), mencionan que la heterogeneidad estructural puede influenciar de manera significativa el desempeño de diversas tareas comportamentales de hormigas tales como el forrajeo y la locomoción. Una mayor complejidad estructural del hábitat puede proveer una mayor cobertura para las especies presa (Heck & Weston 1977), lo que dificultaría su búsqueda por parte de las especies depredadoras.

Los resultados encontrados en la literatura con respecto a la relación entre la depredación y la heterogeneidad estructural del hábitat son muy variados. Por ejemplo, Harvey & Eubanks (2004), encontraron que la complejidad estructural promovía la depredación de *Solenopsis invicata* sobre poblaciones de *Plutella xilostella* en cultivos de *Brassica* spp. En contraste, Hill *et al.* (2004), encontraron que en bosques lluviosos de Australia, mántidos del genero *Ciulfina*, preferían habitar arboles con cortezas lisas, ya que en estos el desplazamiento era más fácil, lo que favorecía la captura de artrópodos presa.

Los resultados obtenidos al relacionar el primer componente del ACP (F1) con la riqueza, abundancia e índices de diversidad calculados con el total de hormigas no mostro ninguna correlación estadísticamente significativa. Por el contrario, al relacionar el primer eje con la información para la subfamilia Ponerinae se obtuvieron correlaciones positivas estadísticamente significativas con la Abundancia (A), Índice de Shannon (H'), Equidad con base en Simpson (1 – λ) y correlación negativa estadísticamente significativa con el índice de Berger – Parker (d) (Tablas 22 - 23). Los resultados corroboran una vez más las sensibilidad del taxón a los cambios en la heterogeneidad del hábitat, indicando que tanto la abundancia como la equidad de la subfamilia aumentan y la dominancia disminuye en función del aumento en la heterogeneidad de le estructura y composición de la vegetación para la zona de estudio.

En concordancia con los resultados descritos anteriormente, la selección de modelos de regresión múltiple realizada con la información total de hormigas, al igual que con la información para la subfamilia Ponerinae arrojó modelos lineales estadísticamente significativos para Riqueza, abundancia y todos los índices de diversidad excepto el índice de equidad de Pielou (J') (Tablas 25A – 25A).

A pesar que las combinaciones de 5 variables explicativas (variables de complejidad) no fueron iguales en cada modelo, se observa que las variables

Índice de Shannon para habito de crecimiento (H' Habito), Índice de Shannon para Diámetro a la altura del pecho (H' DAP) y edad de la parcela (EDAD) presentaron mayor frecuencia de aparición en los modelos establecidos (Tablas 21B – 22B). Estas tres variables de complejidad, a su vez mostraron correlación positiva con el primer componente del ACP, y fueron las variables que contribuyeron con un mayor porcentaje a la explicación de la variabilidad de los datos (Tabla 19).

Graham (2003), afirma que la mayor limitante de la selección de modelos de regresión múltiple como técnica multivariada aplicada a la ecología, es que aunque permite establecer modelos matemáticos con el menor número de variables explicativas y con la máxima explicación en la variación de la respuesta, no permite identificar las variables de mayor peso si estas son colineales entre sí, como en el presente caso.

Pese a esto, el hecho que las 3 variables mencionadas anteriormente presenten la mayor frecuencia en los modelos de regresión múltiple establecidos, sugiere que son las variables de complejidad que influencian en mayor grado la riqueza, abundancia y diversidad de hormigas en la zona de estudio.

Andersen (1986), afirma que la correlación positiva entre la heterogeneidad de hábitat y riqueza de especies de hormigas puede explicarse por una mayor cantidad de nichos y mayores oportunidades de forrajeo en ambientes más complejos. De otra parte, una mayor cantidad de nichos facilita la especialización de la fauna asociada, lo que a su vez reduce la competencia por segregación espacial. (MacArthur & MacArthur 1961; Cramer & Willig 2005).

Estos planteamientos concuerdan con los resultados obtenidos en los cuales se observa que la heterogeneidad espacial favorece la riqueza, abundancia y diversidad de hormigas en el área de estudio, pero difieren de los reportados por Lassau & Hochuli (2004) quienes encontraron mayor riqueza de hormigas en áreas con una menor complejidad. Como posible explicación, los autores

mencionan que en un ambiente menos complejo, la eficiencia energética de desplazamiento de las hormigas es mayor y la construcción y protección de nidos requiere menos esfuerzo. Pese a esto, un ambiente más complejo y por consiguiente con un mayor número de nichos y fuentes alimenticias, puede compensar la necesidad de desplazamiento al igual que el efecto detrimental por depredación (Begón *et al.* 2004; Cramer & Willig 2005). La falta de unidad en los resultados de estas investigaciones se debe en parte a que las variables de complejidad utilizadas en cada experimento son diferentes, al igual que los ecosistemas en los cuales se desarrollan.

Los modelos de regresión múltiple establecidos, demuestran que es posible explicar la riqueza, frecuencia y diversidad de hormigas de la zona de estudio en términos de combinaciones de las variables de complejidad seleccionadas. No obstante, la complejidad de hábitat también puede ser descrita en función de variables diferentes a aquellas relacionadas con la heterogeneidad espacial o estructura de la vegetación, como temperatura, intensidad lumínica, regímenes pluviométricos, etc.

Andersen (1997, 2000), menciona que ambientes despejados y con temperaturas altas como desiertos y sabanas promueven el aumento de las poblaciones de grupos de hormigas dominantes ya sea de forma numérica o comportamental. Esto a su vez influye en las riquezas y abundancias de hormigas subdominantes y subordinadas. La obtención de mejores modelos descriptivos dependerá entonces de la identificación de otras variables que influyan en el establecimiento y desarrollo de las comunidades de hormigas en la zona de estudio.

7. CONCLUSIONES.

- Los resultados obtenidos en la presente investigación muestra que existen diferencias apreciables entre la composición y estructura de bosques primarios en comparación con bosques secundarios lo que implica a su vez diferencias en la heterogeneidad entre estos dos estados sucesionales.

- La riqueza y abundancia de hormigas fue mayor en bosques primarios con respecto a bosques secundarios. Resultados que concuerdan con reportes de oras investigaciones como las de Serna (1999), Cohelo & RIberiro (2006) ,Vahos (2004) y Ammbrecht & Ulloa – Chacon, en las cuales mayores diversidades de hormigas se asocian a ambientes con menores grados de perturbación.

- Pese a que la riqueza de hormigas fue mayor en bosque secundario, el análisis de varianza no mostró diferencias estadísticas significativas entre estados de sucesión. Resultado que posiblemente se debió a la no utilización de un criterio de selección entre las hormigas. Siendo este un grupo con una alta diversidad en cuanto a habitos de nidificación, forrajeo en interacción con otros organismos, se hace necesario abordar la información buscando grupos con la mayor sensibilidad a cambios de la estructura y composición de la vegertación del hábitat que ocupan.

- Al separar la información obtenida en los grupos funcionales descritos por Andersen (1999), se encontraron diferencias estadísticas significativas enrte estados de sucesión para los grupos Camponotini subordinadas (CS) y Predadoras especialistas (PE). Lo que indica sensibilidad de dichos grupos al grado de perturbación en el área de estudio.

- El análisis de la información de diversidad de hormigas bajo la propuesta de grupos funcionales de Andersen (1999), constituye una herramienta útil en la determinación del impacto de perturbaciones antrópicas en ecosistemas y a largo plazo en el establecimiento de programas de protección de la diversidad en áreas vulnerables en estudios de bionidicación, ya que la comparación de comunidades de hormigas a través de diferentes ecosistemas basándose únicamente en la presencia o ausencia de géneros o especies de hormigas, representa un sesgo ya que ante la disimilitud en cuanto a la composición de comunidades de hormigas la conclusión mas probable que pueda sacarse es la disimilitud ecológica de los ecosistemas analizados. Bajo la propuesta de grupos funcionales de Andersen (1999), dos comunidades de hormigas pueden ser funcionalmente similares incluso si dichas comunidades están compuestas por géneros o especies diferentes.

- La separación de información por famlias mostró que la riqueza y diversidad de Ponerinae es estadisticamente dierente entre bosques primarios y secundarios en la zona de estudio. Los mejores modelos matemáticos se obtuvieron para esta familia, lo que demuestra su sensibilidad al grado de perturbación al igual que su utilidad en estudios de bioindicación. Estos resultados concuerdan con los resulados obtenidos en otras investigaciones como las de Serna (1999); Vahos (2004) y Cohelo & Ribeiro (2006).

- Los resultados obtenidos en la presente investigación, demuestran que es posible relacionar la riqueza abundancia y diversidad de hormigas con variables de la vegetación. Pese a esto, resultaría ilógico pensar que las características estructurales de la vegetación son los únicos factores determinantes de la dinámica de comunidades de hormigas. Los niveles poblacionales de hormigas pueden verse afectados no solo por la estructura de la vegetación. La escogencia de lugar para el nido y el establecimiento de una especie puede variar de acuerdo con las condiciones climáticas, siguiendo gradientes de temperatura, humedad y disponibilidad de recursos. La ubicación de los nidos influirá de manera significativa en la diversidad de organismos y relaciones se establezcan con las hormigas.

- Las variables de complejidad utilizadas mostraron tener relación con la riqueza, abundancia e índices de diversidad de hormigas, dichas relaciones fueron aun más notorias para la Subfamilia Ponerinae. Pese a esto, estas variables no son suficientes para explicar de forma confiable la riqueza, frecuencia y diversidad de hormigas en la zona de estudio. Para obtener mejores modelos matemáticos es necesario explorar otras variables. Dos posibles candidatas son la intensidad lumínica y la temperatura de los tipos de bosque analizados.

- los resultados de la presente investigación son importantes en el sentido que constituyen un aporte a la relativamente escasa base de datos referente al comportamiento de las hormigas frente a diferentes grados de perturbación y la complejidad del hábitat en ecosistemas Colombianos, y permitirán realizar comparaciones con trabajos subsiguientes.

BIBLIOGRAFIA.

ABELE, L. G. 1976. Coral heads as islands: An analysys of area effects. Journal of Biogeography. 3: 35 – 48.

AGOSTI, D. & L. E. ALONSO. 2003. EL protocolo ALL: UN estándar para la colección de hormigas del suelo. p 415 - 418. En: Fernández, F. (Editor) Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia.

AGUDELO DEL RIO, E. A. & J. C. RESTREPO. 2004. Análisis multitemporal de coberturas vegetales en un bosque húmedo tropical (Río Porce, Colombia). Tesis de pregrado (Ingeniería Forestal). Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. 41 p.

AGUILAR – AMUCHASTEGUI, N. & G. M. HENEBRY. 2007. Assessing sustainability indicators for tropical forests: Spatio – temporal heterogeneity, logging intensity and dung beetle communities. Forest Ecology and Management. 253: 26-31.

ANDERSEN, A. N. 1997. Using ants as bioindicators: Multiscale issues in ant community ecology. Conservation Ecology [online]. 1 (1): 8. Disponible en: http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8. [Fecha de revisión: 10 / 03 / 2008.]

ANDERSEN, A. N. 2000. Global ecology of rainforest ants. Functional groups in relation to environmental stress and disturbance. p 25 – 42. En: Wilson, O. (Editor)

Ants. Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Smithsonian Institute Press. 278 p.

ANDERSEN, A. N., & H. REICHEL. 1994. The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Holmes jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australian's Northern territory. Journal of the Australian Entomological Society. 33: 153 – 158.

ARCILA, A. M. & F. H. LOZANO - ZAMBRANO. 2003. Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo. p 159 - 166 En: Fernández, F (Editor) Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia. 428 p.

ARMBRECHT, I & I. PERFECTO. 2003. Litter – twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment. 97(1-3):107 - 115.

ARMBRECHT, I & P. ULLOA – CHACON. 1999. Rareza y Diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco Colombianos y sus matrices. Biotropica. 31(4):646 - 653.

ARMBRECHT, I & P. ULLOA _ CHACON. 2003. The little fire ant *Wassmania auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. Environmental Entomology. 32 (3): 542 – 547.

BEGON, M.; C. R. TOWNSEND & J. L. HARPER. 2006. Ecology: From individuals to ecosystems. 4th Edition. Blackwell Publishing ltd. 747 p.

BIHN, J. H.; M. VERHAAG; M. BRANDLE; R. BRANDL. 2008. Secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. Biological Conservation 141: 733 –743.

BOLTON, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts. London, England. 222 p.

BROWN, W. L. 2000. Diversity of ants. Functional groups in relation to environmental stress and disturbance. p 45 – 78. En: Wilson, E. O. (Editor) Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institute Press. 278 p.

CAMPOS, R. B. 2006. Fatores determinantes da riqueza e composicao local da comunidades de formigas de serapilheira. Tese de Pos – Graduacao em Entomologia. Universidade General de VIcosa. Minas Gerais Brasil. 48 p.

COHELO. I. R. & RIBEIRO S. P. 2006. Environmental heerogenieity and seasonal effects in ground dwelling ant (Hymenoptera: Formicidae) Assamblages in the Parque estadual do Rio Doce, MG, Brazil. Neotropical Entomology. 35 (1): 019-029

COLWELL, R. K. 2006. Estimate S Ver. 8. Statistical estimation o species richness and shared species from samples. User´s guide. Disponible en*:* http://www.vivceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS . [Fecha de revision: 13/10/2008].

CORLETT, R. T. 1994. What are secondary forest?. Journal of tropical ecology. 10 (3): 445 – 447.

CRAMER, M. J. & M. R. WILLIG. 2005. Habitat heterogeneity and null models. Oikos 108: 209 – 218.

DEL VAL, EK & R. DIRZO. 2004. Mirmecofilia: Las plantas con ejército propio. Interciencia. 29 (12): 637 – 679.

DUQUE, A. 2000. Metodología para una caracterización indicadora de fragmentos de bosque en proyectos de líneas de transmisión. Trabajo de Grado de Ingeniería Forestal. Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 89 p.

DUQUE, A.; E. ÁLVAREZ; A. LEMA & A. COGOLLO 2002. Modelando la riqueza de plantas vasculares y la calidad del hábitat en paisajes fragmentados de los andes de Colombia. En: VIII congreso latinoamericano de botánica. Octubre 2002. Cartagena. Libro de resúmenes. Bogotá: UNIVIBLOS, 2002. 1: 478 – 478

EMPRESAS PUBLICAS DE MEDELLIN (E. P. M.). 1986. Proyecto hidroeléctrico Porce II. Estudio de factibilidad, informe final. ASCON Ltda., Medellín 263 p.

ESTRADA, C & F. FERNANDEZ. 1999. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). Revista de biología tropical. 47 (1-2):189 – 201.

FASSOLA, E. H.; P. FERRERE & M. RUIBAL DE GELID. 2001. Crecimiento en área basal de *Pinnus taeda* L. origen Marion. Informe técnico No. 30. INTA EEA Montecarlo. Misiones Argentina. 12 p.

FERNANDEZ, F. & E. E. PALACIO. 2003 Sistemática y filogenia de las hormigas: Breve repaso a propuestas. p 29 – 44. En: Fernández, F. (Editor). 2003. Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia.428 p.

FERNANDEZ, F. & M. OSPINA. 2003. Sinopsis de las hormigas de la región neotropicál. P 49 - 64 En: Fernández, F. (Ed.). 2003. Introducción a las Hormigas

de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia. 428 p.

FOLGARAIT, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. Biodiversity and Conservation. 7/9: 1221 – 1244.

GARSON, G. D. 1998. Factor análisis. 30 p. Disponible en: http://www2.chass.ncsu.edu/garson/pa765/factor.htm. [Fecha revisión: 10/09/2008]

GOLICHER, J, D. 2008. ¿Cómo cuantificar la biodiversidad? Disponible en: http://duncanjg.files.wordpress.com/2008/02/clasediversidad1.pdf. [Fecha revisión:05/03/2008).

GÓMEZ, C. & J. OLIVERAS. 2003. Can the Agrentine ant (*Linepithema humile* Mayr.) replace native ants in myrmecochory?. Acta Oecologica. 24: 47 – 53.

GRAHAM, M. H. 2003. Confronting multicolinearity in ecological multiple regression. Ecology 84 (11): 2809 – 2815.

HADDAD, N. M.; D. TILMAN; J. HAARSTAD; M. RITCHIE & J. M. H. KNOPPS. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. The American Naturalist. 158(1): 17 – 35.

HADDAD, N.M., G.M. CRUTSINGER, K. GROSS, J. HAARSTAD, J.M.H. KNOPS, AND D. TILMAN. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. Ecology Letters 12:1029-1039

HAMMER, Ø.; D. A. T. HARPER.; & P. D. RYAN, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electrónica 4(1): 9 p.

HAMMER, Ø.; D. A. T. HARPER.; & P. D. RYAN, 2008. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. User's Manual. 88p. Disponible en http://folk.uio.no/ohammer/past/past.pdf. [Fecha revision: 10/06/2008]

HARVEY, C. T. & EUBANKS, D. 2004. Effect of habitat complexity onbiological control by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in collards. Biological Control 29: 348–358

HECK, Jr.K.L.; &Westone, G. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and density in a tropical seagrass meadow. Journal of Biogeograpy. 4: 135 – 142.

HIDALGO, O.; HUIGUERA, C.; BARBUDO, V.; ALBA, J. A. 2009 Bosques tropicales. Disponible En: http://www.ucm.es/info/ecologia/Descriptiva/BosqueTro2/BosquesT2/BosquesT2.htm [Fecha revision: 18/12/2009]

HILL, J. K. 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. Journal of Applied Ecology, 36: 564 – 572.

HILL, P. J. B.; HOLWELL, G. I.; GOTH. A.; HERBERSTEIN, M. E. 2004. Preference for habitats with low structural complexity in the prayingmantid Ciulfina sp. (Mantidae)Acta Oecologica 26: 1–7

HÖLDOBER, B. & E. O. WILSON. 1990. The ants. Springervelag, Berlin Heidelberg. 732 p.

HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José de Costa Rica. 206 p.

HOOPER, D. U.; BIGNELL. D.E.; BROWN, B. K.; BRUSSARD, L.; DANGERFIELD, J.M.; WALL, D.H.; WARDLE, D.A.; COLEMAN, D. C.; GILLER,K.E.; LAVELLE, P.; VAN DER PUTEN, W. H.; DE RUITERE, P. C.; RUSEK, J.; SILVER, W. L.; TIEDJE, J. M.; WOLTERS, V. 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Paterns, mechanisms and feedbacks. Bioscience 50: 1049 – 1061

HOWDEN, H. F. & V. G. NEALS. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprofagous scarab beetle fauna (Coleoptera). Biotropica 7(2): 77 – 83.

HUMPHPREY, J. W.; C. HAWES; A. J. PEARCE; R. FERRIS – KAAN; M. R. JUKES. 1999. Relationship between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. Forest Ecology and Management. 113:11 – 21.

HUNTER, M.-D. & P. W. PRICE. 1992. Playing chutes and laders: Heterogeneity and the relative roles of bottom up and top – down forces in natural communities. Ecology. 73: 724 – 732.

HURTADO, J. G. 1999. Coleoptera (Chrysomelidae) asociados a cuatro estados susecionales en el área de influencia de del proyecto hidroeléctrico Porce II (Dpto. de Antioquia. Colombia). (Tesis Maestría en entomología). Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. 86 p.

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa Inventarios de biodiversidad. Grupo de exploración y monitoreo ambiental (GEMA). Instituto de Investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt. 235 p.

JARAMILLO, D. 1989. Estudio general de suelos, erosión y uso potencial agropecuario para los proyectos hidroeléctricos Porce II y Porce III. Empresas Públicas de Medellín. Unidad de Planeación, estudios de impacto ambiental. 94 p.

JARAMILLO. S. L. & A. P. YEPES. 2004. Sucesión vegetal en un bosque muy húmedo premontano, río Porce (Antioquia – Colombia). Tesis de Pregrado (Ingeniería Forestal). Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. Facultad de ciencias agropecuarias. 65 p.

JOHNS, A. D. 1992. Vertebrate response to selective logging: Implications for the design of loggin systems. Phylosophical transactions of the royal society of London, B 335: 437 – 442.

JORDAN, D.; F. PONDER Jr.; V.C. HUBBARD. 2003. Effects of soil compactation, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two Oak species and microbial activity. Applied Soil Ecology. 23: 33 – 41.

JUKES, M. R.; R. FERRIS, A. J. PEACE. 2002. The influence of stand structure and composition on diversity of canopy Coleoptera in coniferous plantations in Britain. Forest ecology and management. 163: 27 – 41.

JUUTINEN, A. & M. MONKKONEN. Testing alternative indicators for biodiversity conservation in old boreal forest: Ecology and economics. Disponible en*:* http://www.bioecon.ucl.uk/venice/juutinen&Mvnkkvnen.pdf. [Fecha de revision: 22/04/2006].

KNOPPS, J. M. H.; D. TILMAN; N. M. HADDAD; S. NAEEM; C. H. MITCHELL; J. HAARSTAD; M. E. RITCHIE; K. M. HOWE; P. B. REICH; E. SIEMANN & J. G. ROTH. 1999. Effect of plant richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insects abundance and diversity. Ecology Setter. 2: 286 – 293.

LAOSSI K, BAROT S, CARVALHO D, DESJARDINS T, LAVELLE P, MARTINS M, MITJA D, RENDEIRO A, ROUSSEAU M, VELÁSQUEZ E, GRIMALDI M. 2008. Efects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. Pedobiologia 51: 397- 407.

LASSAU, S. A. & D. F. HOCHULI. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. Ecography. 27:157 – 164.

LAWTON, J. H.; D. E. BIGNELL, B. BOLTON; G. F. BLOEMERS; P. EGGLETON; P. M. HAMMOND; M. HODDA; R. D. HOLT; T. B. LARSEN; N.A. MAWDSLEY; N. E. STORK; D. S. SRIVASTAVA; A. D. WATT. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature. 391: 72 – 76.

LEMA, A. 2005. Elementos de estadística multivariada. Segunda edición. 405 p.

MACARTHUR, R. H. & J. W. MACARTHUR. 1961. On bird species diversity. Ecology 42: 594 – 598.

MACARTHUR, R. H. & WILSON, E . O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. 224 p.

MAGURRAN, A. E. 1988. Ecological Diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton. 179 p.

MARSHALL, S.E. & a. TOKUNAGA. 2006. Soil compactation and strength: Measurement and influences on perennial grass growth. Cal – Pac. Society for Range Management Symposium - Grazing for Biological Conservation -. June 23 – 2006. 4 p.

McCOY, E. D. & S. S. BELL. 1991. Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. – In: McCoy, E. D., BELL, S. S. & Mushinsky, H. R. (Eds.), Habitat structure: Physical arrangements of objects in space. Chapman and hall, pp 3 – 7.

MCELHINNY, C.;GIBBONS, P.; BRACK, C.; BAHUS, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: It's definition and measurement. Forest Ecology and Management. 218: 1 – 24.

McGEOCH, M. A.; B. J. VAN RENSBURG; A. BOTES. 2002. The verification and application of bioindicators: A case of study of dung beetles in a savanna ecosystem. Journal of applied ecology. 39: 661 – 672.

McGEOCH, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. Biological Reviews. 73 (2): 181-201.

MORAND, S. 2000. Geographic distance and the role of island are and habitat diversity in the species area relationship of four lesser Antillean faunal groups: A complementary note to Ricklefs & Lovette. The journal of animal ecology. 69 (6): 1117 – 1119.

MORENO, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 p.

MORRIS, M. G. & W. E. RISPIN. 1988. A beetle fauna of oolitic limestone grassland and the response of species to conservation management by different cutting regimes. Biological conservation. 43: 87 – 105.

MURDOCH, W., F. EVANS, & C. PETERSON. 1972. Diversity and patters in plants and insects. Ecology. 53: 819 – 829

NOSS, R, 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity A Hierarchical Approach. Conservation Biology. 4 (4) 355-363.

NUÑEZ C., M. & E. C. DE BISBAL. 1999. Efecto de la compactación del suelo sobre algunos parámetros morfológicos del desarrollo radical del Maíz. Agronomía Tropical, 49 (1): 93 – 106.

ORREGO, S. A. & J. I. DEL VALLE. 2003. Existencias y tasas de incremento neto de la biomasa y del carbono en bosques primarios intervenidos y secundarios. p 215 – 241. En: ORREGO, S. A.; J. I. DEL VALLE; F. H. MORENO (Eds.). Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales tropicales de Colombia. Panamericana formas e impresos S.A. Bogotá.

PALACIO, E. E. 1998. Clave para los géneros de hormigas de Colombia. Sta. Fe de Bogotá. Sin publicar. 25 *p.*

RICKLEFS, R. E & I. J. LOVETTE. 1999. The role of island area per se and habitat diversity in the species – area relationship of four lesser Antillean faunal groups. Journal of animal ecology. 68: 1142 – 1160.

RIVERA, L. & I. ARMBRECHT. 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. Revista Colombiana de Entomología. 31 (1): 89 – 96.

ROSENBERG, D.; H. DANKS; D. LEHMKUHUL. 1986. Importance of insects in environments impact assessment. Environmental Management. 10: 773 – 783.

ROTH, D. & I. PERFECTO. 1994. The effects of management systems on ground – foraging ant diversity in Costa Rica. Ecological Applications. 4 (3): 423 – 436.

SCHNEIDER, K. E. 2004. Response of ant communities to vegetation clearing and habitat fragmentation in Central Queensland. Ph. D. Thesis. University of South Australia. School of natural and built environments. 152 p.

SERNA, F. J. 1999. Hormigas de la zona de influencia del proyecto Porce II. (Tesis maestría en entomología) Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. 250 p.

SIEMANN, E.; D. TILMAN; J. HAARSTAD & M. RITCHIE. 1998. Experimental test of the independence of the arthropod diversity on plant diversity. American naturalist. 152: 738 – 750.

SYMSTAD, A. J.; D. TILLMAN; J. WILLSON & J. M. H. KNOPS. 1998. Species loss and ecosystem functioning: Effects of species identity and community composition. Oikos. 81: 389 – 397

TANIGUCHI, H.; S. NAKANO: M. TOKESHI. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. Freshwater Biology. 48: 718 – 728.

TAYLOR, R. & N. DORAN. 2004. Identification of species and functional groups that give early warning of mayor environmental change (Indicator 1.2 C). Part D: Use of terrestrial invertebrates as indicators of the ecological sustainability of forest management under the Montreal process. Australian government products research and develop corporation. 21 p.

TEWS, J.; U. BROSE; V. GRIMM; K. TIELBORGER; M. C. WICHMAN; M. SCHWAGER: F. JELTSCH. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity / diversity: The importance of keystone structures. Journal of biogeography. 31: 79 – 92.

THOMPSON, M. J. Forest fragmentation. Federation of Ontario Naturalists. Disponible en*:* http://www.ontarionature.org/pdf/fragmentation.pdf. [Fecha de revisión: 9 / 15 / 2005]

TILLMAN, D.; REICH, P. B.; KNOPS, J.; WEDIN, D; MIELKE, T.; LEHMAN, C. 2001. Diversity and productivity in a long term grassland experiment. Science, 294: 843 – 845.

TORO, A. E. 2002. Composición y diversidad de hormigas en algunas áreas protegidas del valle de Aburra. (Tesis maestría en entomología). Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. 92 p.

TORO, E & O. E. ORTEGA. 2006. Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en algunas áreas protegidas del valle de Aburrá. Revista Colombiana de Entomología. 32 (2): 214 – 220

TORRES, H. & VASQUEZ, R. A. 2007. Spacial heterogeneity and nestmate encounters affect locomotion and foraging success in the ant Dorymirmex goetschi. Ethology. 113 (1): 76 – 86.

TORRES, J. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico. Biotrópica. 16 (4): 284 – 295.

TROCHE, C. & E. GUARACHI. 2006. Análisis del cambio de cobertura y fragmentación del hábitat en el municipio de La Independencia – Una propuesta metodológica para la identificación de áreas prioritarias de investigación biológica. Centro de levantamientos aeroespaciales y aplicaciones SIG para el desarrollo sostenible de los recursos naturales (C.L.A.S.). Universidad Mayor de San Jerónimo. Bolivia. Disponible en: http://www.umss.edu.bo/revistasc.php. [Fecha revisión: 12/03/2006].

VAHOS, A. A. 2004. Hormigas como indicadoras del grado de perturbación en fragmentos de bosque. Tesis de pregrado (Ingeniería agronómica). Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 26 p.

VERGARA, R. A. 2004. Las especies exóticas y la amenaza de plagas forestales para Colombia. Curso Nacional de Capacitación en Protección Fitosanitaria Forestal (Conferencia). Chinchiná (Caldas). Agosto 23 – 26. Disponible en: http://www.agro.unalmed.edu.co/departamentos/agronomia/docs/LAS_ESPECIES_EXOTICAS_Y_LA_AMENAZA.pdf. [Fecha revisión: 22 / 08 / 2005].

WILSON, E. O. 2003. La hiperdiversidad como fenómeno real: El caso de *Pheidole*. p 363 – 370. En: Fernández, F. (Ed.). 2003. Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia. 428 p.

ZILIHONA, I. J. 2003. Response of invertebrates to human caused disturbances in East African tropical rainforest. Academic dissertation. University of Helsinki (Finland). Departament of ecology and systematics. División of population ecology. 22 p.

ANEXOS

Anexo 1. Indice de Jacard para vegetación en 25 parcelas de bosque primario y secundario de la zona de estudio (Fuente: Jaramillo & Yepes 2004)

Parcela	BS29	BS62	BS40	BS06	BS01	BS04	BS05	BS10	BS34	BS53	BS55	BS59	BS80	BS83	BS44	BP04	BP03	BP05	BP11	BP15	BP19	BP22	BP28	BP32	BP35
BS29	1,00																								
BS62	0,06	1,00																							
BS40	0,12	0,06	1,00																						
BS06	0,03	0,05	0,18	1,00																					
BS01	0,09	0,14	0,09	0,03	1,00																				
BS04	0,16	0,00	0,50	0,00	0,16	1,00																			
BS05	0,11	0,07	0,08	0,07	0,04	0,00	1,00																		
BS10	0,12	0,00	0,06	0,05	0,05	0,14	0,14	1,00																	
BS34	0,24	0,11	0,15	0,09	0,12	0,09	0,13	0,11	1,00																
BS53	0,17	0,24	0,11	0,09	0,19	0,67	0,10	0,17	0,31	1,00															
BS55	0,26	0,08	0,20	0,07	0,11	0,06	0,09	0,00	0,08	0,04	1,00														
BS59	0,39	0,00	0,09	0,00	0,14	0,19	0,06	0,13	0,22	0,12	0,24	1,00													
BS80	0,19	0,07	0,09	0,00	0,23	0,12	0,09	0,06	0,22	0,12	0,11	0,29	1,00												
BS83	0,00	0,02	0,03	0,04	0,06	0,04	0,01	0,06	0,01	0,05	0,02	0,02	0,05	1,00											
BS44	0,05	0,00	0,01	0,03	0,07	0,09	0,04	0,07	0,03	0,04	0,02	0,05	0,07	0,13	1,00										
BP04	0,07	0,02	0,05	0,03	0,16	0,09	0,03	0,04	0,05	0,06	0,03	0,05	0,05	0,09	0,24	1,00									
BP03	0,04	0,00	0,02	0,02	0,06	0,04	0,01	0,01	0,00	0,02	0,02	0,02	0,08	0,05	0,19	0,25	1,00								
BP05	0,02	0,00	0,02	0,00	0,11	0,05	0,02	0,02	0,02	0,02	0,00	0,02	0,11	0,05	0,18	0,19	0,21	1,00							
BP11	0,00	0,00	0,01	0,01	0,04	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,09	0,20	0,23	0,22	0,21	1,00						
BP15	0,01	0,00	0,02	0,05	0,05	0,01	0,04	0,03	0,04	0,04	0,01	0,04	0,04	0,11	0,11	0,10	0,11	0,05	0,10	1,00					
BP19	0,00	0,00	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	0,05	0,11	0,04	0,04	0,04	0,03	0,03	0,18	1,00				
BP22	0,01	0,00	0,01	0,00	0,05	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	0,06	0,17	0,17	0,24	0,19	0,21	0,09	0,02	1,00			
BP28	0,03	0,02	0,00	0,01	0,11	0,04	0,01	0,03	0,01	0,03	0,00	0,02	0,07	0,07	0,22	0,23	0,23	0,28	0,23	0,07	0,03	0,28	1,00		
BP32	0,03	0,00	0,01	0,01	0,05	0,07	0,03	0,01	0,03	0,03	0,00	0,03	0,10	0,11	0,24	0,26	0,28	0,24	0,31	0,13	0,06	0,05	0,27	1,00	
BP35	0,02	0,00	0,04	0,02	0,13	0,04	0,00	0,02	0,04	0,02	0,02	0,04	0,08	0,08	0,20	0,28	0,19	0,22	0,24	0,10	0,03	0,02	0,33	0,26	1,00

Anexo 2. Indice de valor de importancia de las familias (IVF) para las coberturas bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS en la zona de estudio (Fuente: Jaramillo & Yepes 2004)

Familia	BP	Familia	BS
Anacardiaceae	34,29	Clusiaceae	43,93
Mimosaceae	23,53	Melastomataceae	25,38
Moraceae	18,31	Rubiaceae	22,25
Melastomataceae	17,44	Piperaceae	20,11
Palmae	14,98	Mimosaceae	18,46
Euphorbiaceae	14,34	Euphorbiaceae	18,28
Bignoniaceae	14,21	Myrtaceae	18,11
Rubiaceae	13,13	Myrsinaceae	12,08
Cecropiaceae	10,67	Bignoniaceae	11,32
Annonaceae	9,33	Erythroxylaceae	8,19
Lauraceae	8,67	Araliaceae	7,22
Myristicaceae	8,57	Urticaceae	6,68
Clusiaceae	7,82	Cecropiaceae	6,45
Sapindaceae	7,37	Moraceae	5,97
Myrtaceae	7,27	Lauraceae	5,21
Vochysiaceae	7,11	Ochnaceae	4,62
Burseraceae	6,95	Vochysiaceae	4,62
Boraginaceae	6,79	Flacourtiaceae	4,30
Flacourtiaceae	5,70	Rutaceae	4,08
Sapotaceae	5,65	Burseraceae	3,80
Apocynaceae	4,73	Sapotaceae	3,32
Araliaceae	4,52	Caesalpiniaceae	3,09
Chrysobalanaceae	3,46	Palmae	3,01
Piperaceae	3,45	Sapindaceae	2,72
Erythroxylaceae	3,35	Boraginaceae	2,50
Nyctaginaceae	3,03	Malpighiaceae	2,39
Fabaceae	2,98	Tiliaceae	2,20
Malpighiaceae	2,55	Lacistemataceae	2,04
Podocarpaceae	2,44	Meliaceae	2,01
Meliaceae	2,11	Myristicaceae	1,90
Bombacaceae	1,94	Apocynaceae	1,75
Myrsinaceae	1,89	Asteraceae	1,72
Ulmaceae	1,50	Annonaceae	1,62
Caesalpiniaceae	1,48	Proteaceae	1,51
Lecythidaceae	1,41	Combretaceae	1,47
Tiliaceae	1,27	Fabaceae	1,16
Proteaceae	1,18	Monimiaceae	1,13
Combretaceae	1,06	Ulmaceae	1,12
Asteraceae	0,97	Nyctaginaceae	0,92
Dilleniaceae	0,88	Cyatheaceae	0,90
Aquifoliaceae	0,85	Simaroubaceae	0,90
Olacaceae	0,77	Menispermaceae	0,81
Styracaceae	0,70	Olacaceae	0,72

Anexo 2 (Continuación). Indice de valor de importancia de las familias (IVF) para las coberturas bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS en la zona de estudio (Fuente: Jaramillo & Yepes 2004)

Familia	BP	Familia	BS
Ochnaceae	0,68	Chrysobalanaceae	0,63
Elaeocarpaceae	0,65	Polygonaceae	0,61
Lacistemataceae	0,64	Lecythidaceae	0,50
Hippocrateaceae	0,44	Staphyleaceae	0,47
Lamiaceae	0,44	Hippocrateaceae	0,46
Icacinaceae	0,35	Verbenaceae	0,42
Polygalaceae	0,34	Onagraceae	0,39
Violaceae	0,33	Bombacaceae	0,39
Phytolaccaceae	0,32	Dilleniaceae	0,38
Simaroubaceae	0,31	Rhyzophoraceae	0,37
Thymelaeaceae	0,31	Rhamnaceae	0,36
Staphyleaceae	0,30	Passifloraceae	0,32

ANEXO 3. Variables de complejidad en bosque primario y secundario**.**

	CVAB	CVBM	HHabito	HDAP	BMProm	ABProm	EDAD	Da30	#spsot	#spArb
P03-FR	17.24766145	2.27000408	0.8942	1.219	0.12142478	1.12039436	43	1.29	59	44
P05-P3	11.07366004	2.05752866	0.6778	1.154	0.12261468	1.6925985	43	1.12	55	31
P11-FR	17.65034254	1.49643797	1.04	1.073	0.15903812	2.8275692	43	1.09	61	62
P15-FR	16.35014407	1.50501278	0.9359	1.045	0.22822603	4.89634612	43	1.45	90	69
P19-FR	6.200471325	2.22176148	0.7671	1.301	0.37894595	7.31861199	43	1.19	63	31
P22-FR	26.54849668	1.13142832	1.061	1.032	0.49246389	14.5739634	43	1.17	55	58
P28-FR	7.061441147	1.5118475	0.8617	1.026	0.52162189	23.3315576	43	1.23	30	51
P32-FR	7.530661393	1.25308969	1.087	1.005	0.57855909	29.3227107	43	1.08	75	42
P35-FR	4.971420663	1.38403794	0.9777	1.125	0.56569303	36.4658589	43	1.19	40	56
S06-FR	4.321693788	3.0134048	0.4315	0.5522	0.76860239	52.3528662	9	1.41	33	14
S10-FR	8.206683309	1.55163628	0.3525	0.3988	1.02717121	66.4536483	7	1.41	49	4
S29-FR	4.55315564	1.89233044	0.359	0.748	0.58859911	82.0652686	11	1.39	65	21
S34-FR	3.459461601	1.1560732	0.4104	0.8728	0.61162201	94.0998683	11	1.6	28	26
S40-FR	2.343984991	1.81295083	0.6259	0.639	0.90063642	103.553577	11	1.54	58	17
S44-FR	3.911734177	1.1073508	0.4127	0.7664	0.75078573	115.415127	11	1.41	51	17
S53-FR	2.992242818	0.92658549	0.6942	0.3099	0.69180039	130.153355	7	1.58	51	14
S62-FR	6.344447369	1.11523787	0.8095	0.7764	0.89435718	151.737133	25	1.41	45	54

CVAB= Coeficiente de variación enel área basal; CVBM = Coeficiente de variación en la biomasa; Hhabito = Indice de Shannon para habito de crecimiento; HDAP = Indice de Shannon para diámetro a la altura del pecho, BMProm = Biomoasa promedio; ABProm = Area basal promedio; EDAD = Edad de las parcelas; DA 30 = Densidad aparente del suelo a 30 cm de profundidad; #spsot = Número de especies de sotobosque: #sparb = Número de especies arbóreas.