

ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO

Riqueza e historia natural de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a membrácidos (Hemiptera: Membracidae) en un gradiente altitudinal de la Cordillera Occidental de Colombia

Species richness and natural history of ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with treehoppers (Hemiptera: Membracidae) along an altitudinal gradient in the Occidental Cordillera of Colombia

Mileidy Idárraga ^{1*}, Juliana Cardona-Duque ¹, Camilo Flórez-V ^{1,2}

- Received: 14/sep/2024
- Accepted: 14/oct/2025
- Online Publishing: 09/02/2026

Citación: Idárraga M, Cardona-Duque J, Flórez-V C. 2026. Riqueza e historia natural de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a membrácidos (Hemiptera: Membracidae) en un gradiente altitudinal de la Cordillera Occidental de Colombia. *Caldasia*. 48:e116499. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v48.116499>

RESUMEN

Las hormigas tienen una gran importancia ecológica debido a que interactúan con gran diversidad de organismos incluyendo plantas, hongos y otros insectos. Las interacciones entre hormigas y membrácidos (Hemiptera, Membracidae) son muy frecuentes en las montañas tropicales y varían desde comensalismos hasta mutualismos estrechos. En este trabajo se describe la composición de hormigas asociadas a membrácidos y la variación en la riqueza de especies, en un gradiente altitudinal de 250-2450 m en las montañas de Tatamá en la Cordillera Occidental de Colombia. Se revisaron hormigas recolectadas previamente en interacciones con Membracidae, notas de campo y registros fotográficos de las interacciones. Las hormigas fueron identificadas hasta la mayor resolución taxonómica posible y se generaron imágenes de alta resolución para cada una de las especies encontradas. La información de las fotografías y las notas de campo fueron tabuladas y en todos los casos se registró el membrácido involucrado en la interacción. Se encontraron 69 morfoespecies de hormigas agrupadas en 18 géneros y seis subfamilias. La riqueza de hormigas asociadas a membrácidos aumentó hacia tierras medias (1250-1750 m) y disminuyó hacia tierras altas. Además, se encontró un recambio en la composición de especies de hormigas en el gradiente altitudinal, al igual que diferencias en las interacciones con membrácidos. La menor riqueza de especies de hormigas en tierras bajas podría ser explicada por la presencia de hormigas arbóreas dominantes que defienden agresivamente sus territorios, por lo cual podrían estar desplazando otras hormigas y acumulando la mayoría de las interacciones con membrácidos.

Palabras clave: Bosques andinos, insectos arbóreos, mirmecofauna, mutualismos.

¹ Facultad de Ciencias y Biotecnología, Colecciones Biológicas Universidad CES, Grupo Biología CES, Calle 10a No. 22 04, Medellín, Antioquia, Colombia. mcig4102@gmail.com, jcardonad@ces.edu.co, knilofv@gmail.com

² Department of Entomology, The Pennsylvania State University, 548 ASI Building, State College, Estados Unidos.

* Autor para correspondencia



ABSTRACT

Ants have significant ecological importance due to their interactions with a wide variety of organisms, including plants, fungi, and other insects. Interactions between ants and membracids (Hemiptera, Membracidae) are very common in tropical mountains and vary from commensalism to close mutualism. This study describes the composition of ants associated with membracids and the variation in richness along an altitudinal gradient from 250 to 2450 m in the Tatamá Mountains in the Occidental Cordillera of Colombia. Ants previously collected in interactions with Membracidae, field notes, and photographic records of the interactions were reviewed. The ants were identified to the highest possible taxonomic resolution, and high-resolution images were generated for each of the species found. The information from the photographs and field notes was tabulated, and in all cases, the membracid involved in the interaction was recorded. Sixty-nine morphospecies of ants grouped into 18 genera and six subfamilies were found. The richness of ants associated with membracids increased towards mid-elevations (1250–1750 m) and decreased towards higher elevations. Additionally, a turnover in ant species composition along the altitudinal gradient was found, as well as differences in interactions with membracids. The lower richness of ant species in lowlands could be explained by the presence of dominant arboreal ants that aggressively defend their territories, thereby possibly displacing other ants and accumulating most interactions with membracids.

Keywords. Andean forests, arboreal insects, myrmecofauna, mutualisms.

INTRODUCCIÓN

Los Andes Tropicales son uno de los sitios más biodiversos de la Tierra, y conforman un mosaico de gradientes ambientales a lo largo de las montañas que influyen de forma significativa en la riqueza de los organismos (Comer *et al.* 2022). Estos gradientes causan respuestas diferentes en los patrones de riqueza debido a las diferencias fisiológicas y las interacciones bióticas entre las especies (Janzen 1967, Hodkinson 2005). Entre los insectos, la disminución de la temperatura con el incremento en la altitud ha sido considerada como uno de los factores más importantes que afectan la riqueza de especies (Janzen 1967, Peters *et al.* 2016, Perillo *et al.* 2021). Además, las interacciones interespecíficas como la depredación, el parasitismo y el mutualismo, pueden mediar las respuestas a estos gradientes (Hodkinson 2005).

Las hormigas son organismos modelo para el estudio de la variación de la riqueza y de las interacciones ecológicas en ecosistemas montañosos (Camacho y Avilés 2019). Se encuentran en casi todos los ambientes terrestres y juegan un papel ecológico fundamental, ya que interactúan con un gran número de organismos incluyendo plantas, hongos y otros artrópodos (Fernández *et al.* 2019). Son par-

ticularmente diversas en las regiones montañosas, distribuidas desde el nivel del mar hasta zonas muy altas (Longino *et al.* 2019). Aunque se ha encontrado que la riqueza disminuye con el incremento en la altitud (Armbrecht *et al.* 2019), algunos estudios en el Neotrópico han mostrado que hay un pico en la riqueza hacia altitudes medias de las montañas. Este patrón ocurre principalmente en hormigas que habitan el suelo y la hojarasca, las cuales exhiben un pico de riqueza más pronunciado a altitudes medias en comparación con las hormigas arbóreas, cuya riqueza relativamente alta en las tierras bajas se puede deber a la productividad uniforme en estos sitios, donde la competencia juega un papel importante al moldear la composición de las comunidades de hormigas arbóreas (Longino *et al.* 2019).

Las hormigas arbóreas compiten por varios recursos, entre los cuales se encuentran los líquidos azucarados de nectarios extraflorales en plantas y la melaza de los hemípteros, los cuales son muy importantes para mantener sus colonias (Davidson 1997). A cambio de esto, las hormigas protegen a estos otros organismos de sus enemigos naturales (Delabie y Fernández 2003). El mutualismo entre hormigas y hemípteros es muy importante ya que puede moldear la distribución de los artrópodos arbóreos (Lach

2007), juegan un papel fundamental en la configuración de varios procesos ecológicos en los árboles, como la herbivoría, el parasitismo y la depredación, y son esenciales para mantener una abundancia alta de muchas especies de hormigas arbóreas (Davidson 1997). De esta forma, el estudio de estas interacciones incrementa la comprensión de las dinámicas y funcionamiento de algunos ecosistemas (Cordero-Rivera y Galicia-Mendoza 2017).

Las interacciones entre los hemípteros de la familia Membracidae y las hormigas arbóreas son comunes en los ecosistemas tropicales (Wood 1993). Estas interacciones van desde mutualismos no-obligatorios, donde las hormigas se alimentan de la melaza sin defender a los hemípteros, hasta mutualismos estrechos, donde los membrácidos viven toda su vida con las hormigas y estas los defienden agresivamente de depredadores y parasitoides, con sus mandíbulas, aguijones o secretando ácido fórmico (Wood 1984, Flórez-V obs. pers.). Estas interacciones son esenciales para los membrácidos, particularmente en bosques húmedos tropicales en tierras bajas (debajo de los 1250 m), donde más de la mitad (alrededor del 70 %) de las especies de en estos ecosistemas tienen interacciones con hormigas (Olmstead y Wood 1990). Igualmente, este mutualismo influye en las comunidades de membrácidos de las montañas tropicales, donde la riqueza de las especies de membrácidos asociados a hormigas disminuye con la altitud (Olmstead y Wood 1990).

La riqueza y la composición de hormigas asociadas a membrácidos ha sido poco estudiada, así como el impacto de estas interacciones en la distribución de estos grupos de insectos en las montañas; debido a esto, la literatura acerca del mutualismo entre membrácidos y hormigas es dispersa y escasa, se cuenta con un único trabajo registrando las redes de interacción en estos grupos en Brasil (Gadelha *et al.* 2016). En este trabajo describimos la riqueza y la composición de hormigas asociadas a membrácidos en un gradiente altitudinal en la Cordillera Occidental de Colombia, y describimos de forma exploratoria las redes de interacción entre membrácidos y hormigas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y fase de campo

Los registros en este trabajo provienen de un gradiente altitudinal entre los 250 y 2450 msnm, que hace parte de la vertiente occidental de la Cordillera Occidental de Colombia

(5.2249° Norte, 76.0826° Oeste) en el municipio de Pueblo Rico (Risaralda). Este gradiente se estudió específicamente en dos sitios adyacentes: Corregimiento Santa Cecilia (250-1000 m) y Vereda Montebello (1000-2500 m) (Fig 1).

Este trabajo hace uso de los especímenes y registros de hormigas asociadas a membrácidos derivados, casi en su totalidad, de un proyecto con expediciones en el gradiente de estudio con el fin de registrar las especies de Membracidae (Hemiptera) y la variación de algunos aspectos de su historia natural con el cambio en la elevación (Flórez-V 2018). En la ejecución de ese proyecto (entre marzo de 2015 y junio de 2017), se recolectaron membrácidos y sus hormigas asociadas en un mismo recipiente durante cada día de muestreo, debido a que el diseño experimental no tuvo un foco en registrar cada interacción de manera independiente. Los especímenes recolectados durante las expediciones fueron depositados en las Colecciones Biológicas de la Universidad CES (CBUCES; RNC: 209).

Durante las expediciones de ese proyecto, se buscaron membrácidos en la vegetación hasta 3 m de altura en una amplia variedad de hábitats. Cuando se encontraron membrácidos con hormigas, se registró la elevación de la interacción y se realizaron observaciones comportamentales (e.g., construcciones para resguardar los membrácidos, agresividad al defender). Los esfuerzos de muestreo durante este proyecto fueron relativamente similares a lo largo del gradiente altitudinal (Tabla S1). Además, se tomaron fotografías de las interacciones durante las salidas de campo con el fin de mantener un registro y, al mismo tiempo, describir algunos aspectos de estas asociaciones. Estimamos que se tomaron fotos de aproximadamente el 60 % de las interacciones encontradas.

Separación e identificación

Los membrácidos y sus hormigas asociadas fueron recolectados en viales de manera conjunta, siendo solo separados por día. Así, las hormigas fueron separadas de los membrácidos y después separadas por morfoespecies en el laboratorio. Siguiendo las recomendaciones de Lattke (2003), para cada morfoespecie se hizo el montaje de al menos un espécimen en seco y el resto fueron almacenadas en viales de 2 ml con etanol al 70 % con etiquetas que mantuvieran el vínculo entre el espécimen montado y aquellos preservados en etanol. Todos los especímenes fueron debidamente etiquetados, codificados y depositados en las CBUCES. La identificación de las hormigas hasta

la mayor resolución taxonómica posible se realizó con las claves disponibles en Fernández *et al.* (2019), las descripciones originales de algunas especies o comparaciones con fotografías de especímenes tipo disponibles en Antweb.org (AntWeb c2021). En algunos casos, las identificaciones de hormigas fueron confirmadas a través de correspondencia personal con especialistas en el grupo. Paralelamente, los membrácidos fueron identificados a partir de descripciones originales (e.g., Sakakibara 1996), claves disponibles (e.g., Flórez-V *et al.* 2015), revisión de especímenes tipos o sus fotografías.

En los casos en los cuales las hormigas no fueron identificadas a nivel de especie, y con el fin de tener una notación consistente y que fuese rastreable en el tiempo, se asignaron las iniciales de quien realizó la identificación morfoespecífica (MCIG: Mileidy Cristina Idárraga Giraldo); este sistema ha permitido relacionar características de historia natural para especies que no habían sido identificadas o descritas en el momento de las observaciones en campo y que posteriormente fueron identificadas o descritas (e.g., Cardona-Duque y Franz 2012, Maia *et al.* 2021).

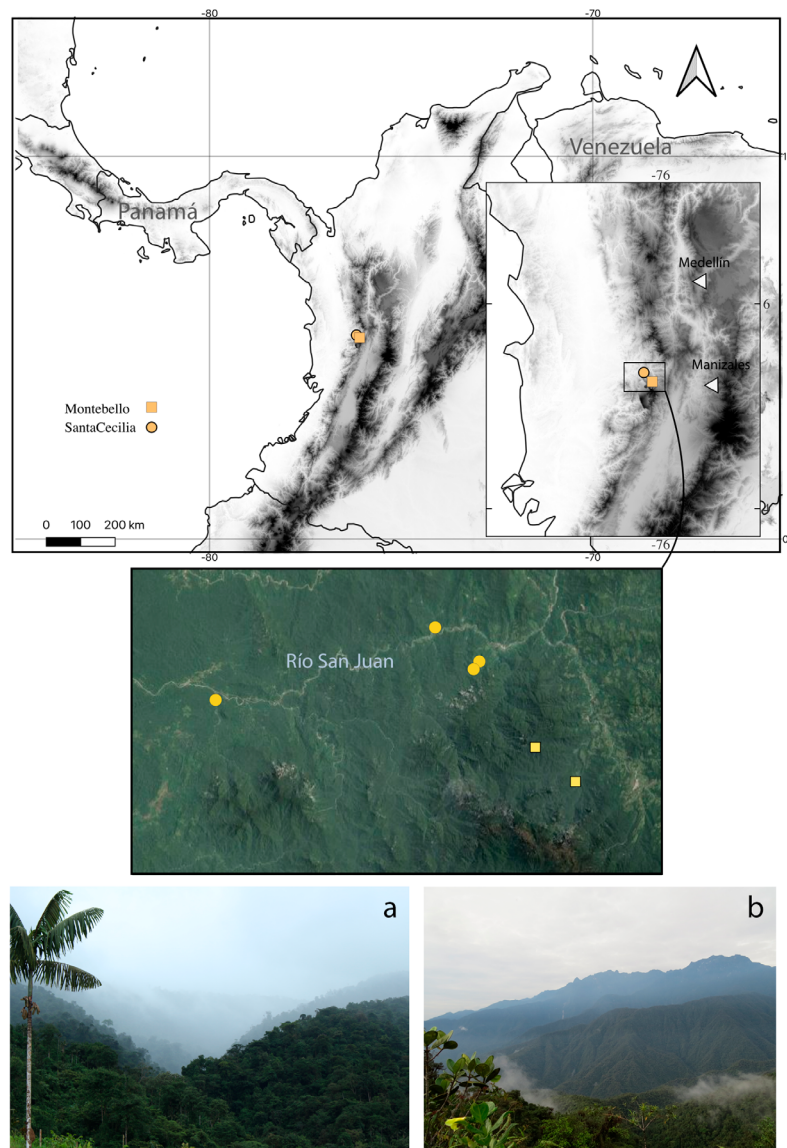


Figura 1. Localidades del gradiente altitudinal de Tatamá, de donde provienen los especímenes aquí estudiados. (a) Santa Cecilia (250-750 msnm). (b) Montebello (1000-2500 msnm).

Generación de imágenes digitales de alta resolución

Las morfoespecies de hormigas fueron fotografiadas siguiendo el protocolo de Flórez-V *et al.* (2023) en vista dorsal, lateral y frontal, con una cámara Canon EOS Rebel T7i acoplada con un lente Canon MP-E 65 mm conectada a una computadora portátil HP Laptop 14-dq1002la. Se usó el sistema de iluminación diseñado por Kawada y Buffington (2016). Se tomaron una serie de imágenes parcialmente enfocadas usando el programa Helicon Remote (ver. 3.9.12 W); posteriormente, se apilaron estas imágenes en el programa Helicon Focus 7.7.4 para conseguir una foto totalmente enfocada.

Información ecológica y redes de interacción

Se examinaron registros y anotaciones de campo, además de 4637 fotografías obtenidas por CFV durante los recorridos de campo; de estas, 291 se catalogaron como altamente informativas, considerando que representaban el mejor ángulo del registro, las hormigas y los membrácidos estaban bien enfocados y era posible extraer información cuantitativa de los artrópodos, así como características de la planta y de las construcciones que hacen algunas hormigas para proteger a los membrácidos. A partir de las fotos y algunas notas de campo, fue posible establecer las interacciones entre las hormigas (a nivel de género) y las morfoespecies de membrácidos; la imposibilidad de establecer las interacciones especie-especie radicó en el método de colecta dado que cada morfoespecie de hormiga no fue recolectada separadamente de otras especies, sino que fueron recolectadas en conjunto por día de colecta.

A partir de las fotografías de campo, la información taxonómica de las hormigas y los membrácidos asociados hasta el nivel alcanzado fueron tabulados con la fecha y hora del evento. Estos registros de las interacciones fueron utilizados para construir dos matrices con las morfoespecies de membrácidos y hormigas interactuando (Tabla S2), y posteriormente construir dos redes bipartitas entre los géneros de hormigas y las morfoespecies de membrácidos considerando los intervalos que abarcan entre 250-1000 m (Santa Cecilia) y entre 1000-2500 m (Montebello). Estas redes se construyeron con el fin de visualizar algunas de las diferencias gruesas en las interacciones entre membrácidos y hormigas a diferentes elevaciones. Estas dos redes se graficaron por medio del software y Ed que hace parte de yWorks (yWorks c2024).

Análisis de datos

Se construyó una matriz de incidencia para especificar los intervalos de elevación que ocupaba cada especie de hormiga. La distribución de cada especie fue asignada a uno o más intervalos discretos con una amplitud de 500 m entre 250 y 2250 m de altitud (e.g., 250-750, 751-1250, 1250-1750, 1750-2250), y un último intervalo con un rango de 250 m (2250-2500 m de altitud). Esto permitió tener una escala para analizar la variación de la riqueza y las interacciones en el gradiente altitudinal y se escogió esta escala para poder hacer este trabajo comparativo a los resultados obtenidos en el marco del proyecto de Membracidae en gradientes altitudinales (Flórez-V 2018).

RESULTADOS

Se encontraron 69 morfoespecies de hormigas agrupadas en 18 géneros y seis subfamilias (Tabla 1), de las cuales fue posible identificar 25 hasta el nivel de especie. Los registros de los especímenes se encuentran publicados a través del SiB Colombia nodo de GBIF (Idárraga *et al.* 2026) y las fotografías en alta resolución de las morfoespecies están disponibles en el centro de datos de las Colecciones Biológicas de la Universidad CES (Material suplementario 3).

Tabla 1. Listado de morfoespecies de hormigas asociadas a membrácidos en Tatamá.

Subfamilia	Género
Dolichoderinae	<i>Azteca</i> sp1MCIG
	<i>Azteca</i> sp2MCIG
	<i>Azteca</i> sp3MCIG
	<i>Azteca</i> sp4MCIG
	<i>Azteca</i> sp5MCIG
	<i>Azteca</i> sp6MCIG
	<i>Dolichoderus</i> <i>baenae</i> MacKay, 1993
	<i>Dolichoderus</i> <i>bispinosus</i> (Olivier, 1792)
	<i>Dolichoderus</i> <i>decollatus</i> Smith, 1858
	<i>Dolichoderus</i> <i>laurae</i> MacKay, 1993
	<i>Dolichoderus</i> <i>shattucki</i> MacKay, 1993
	<i>Linepithema</i> cf. <i>dispertitum</i>
	<i>Linepithema</i> sp1MCIG
	<i>Linepithema</i> sp2MCIG
Ectatomminae	<i>Linepithema</i> sp3MCIG
	<i>Ectatomma</i> <i>ruidum</i> (Roger, 1860)
	<i>Brachymyrmex</i> sp1MCIG
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp1MCIG
	<i>Camponotus</i> sp2MCIG
	<i>Camponotus</i> sp3MCIG

Tabla 1. Listado de morfoespecies de hormigas asociadas a membrácidos en Tatam (continuación).

Subfamilia	Género
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp4MCIG
	<i>Camponotus</i> sp5MCIG
	<i>Camponotus</i> sp6MCIG
	<i>Camponotus</i> sp7MCIG
	<i>Camponotus</i> sp8MCIG
	<i>Camponotus</i> sp9MCIG
	<i>Camponotus</i> sp10MCIG
	<i>Camponotus</i> sp11MCIG
	<i>Camponotus</i> sp12MCIG
	<i>Camponotus</i> sp13MCIG
	<i>Myrmelachista zeledoni</i> Emery, 1896
	<i>Nylanderia</i> sp1MCIG
	<i>Nylanderia</i> sp2MCIG
	<i>Nylanderia</i> sp3MCIG
	<i>Nylanderia</i> sp4MCIG
	<i>Nylanderia</i> sp5MCIG
	<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)
	<i>Crematogaster arcuata</i> Forel, 1899
	<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862
	<i>Crematogaster</i> cf. <i>limata</i>
	<i>Crematogaster</i> cf. <i>longispina</i>
	<i>Crematogaster montezumia</i> Smith, 1858
Myrmicinae	<i>Nesomyrmex asper</i> (Mayr, 1887)
	<i>Octostruma impressa</i> Palacio, 1997
	<i>Pheidole</i> sp1MCIG
	<i>Pheidole</i> sp2MCIG
	<i>Pheidole</i> sp3MCIG
	<i>Pheidole</i> sp4MCIG
	<i>Pheidole</i> sp5MCIG
	<i>Pheidole</i> sp6MCIG
	<i>Pheidole</i> sp7MCIG
	<i>Pheidole</i> sp8MCIG
	<i>Pheidole</i> sp9MCIG
	<i>Pheidole</i> sp10MCIG
	<i>Pheidole</i> sp11MCIG
	<i>Pheidole</i> sp12MCIG
	<i>Procryptocerus</i> cf. <i>batesi</i>
	<i>Procryptocerus</i> cf. <i>mayri</i>
	<i>Procryptocerus</i> sp1MCIG
	<i>Procryptocerus</i> sp2MCIG
	<i>Solenopsis</i> sp1MCIG
	<i>Solenopsis</i> sp2MCIG
	<i>Solenopsis</i> sp3MCIG
Ponerinae	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)
	<i>Odontomachus</i> cf. <i>bauri</i>
	<i>Odontomachus erythrocephalus</i> Emery, 1890
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex brownie</i> Kempf, 1967
	<i>Pseudomyrmex pallens</i> (Mayr, 1870)

La riqueza de hormigas asociadas a membrácidos aumentó hacia tierras medias y disminuyó en tierras altas, siendo el intervalo entre 1250 y 1750 msnm el que demostró tener mayor riqueza de hormigas (42 especies) (Fig. 2a, 2b). Más del 70 % de las hormigas fueron encontradas en solo uno de los intervalos y ninguna especie estuvo presente en todos los intervalos (Fig. 2a). Solo se encontró una especie de hormiga interactuando con membrácidos en el intervalo más alto (*Linepithema* cf. *dispertitum*). Hubo un recambio de especies a nivel de subfamilias ya que en el intervalo entre los 250 y 750 msnm se encontró un gran número de especies de la subfamilia Dolichoderinae Forel, 1878, mientras que en tierras medias (1250-1750 msnm) se encontró una mayor riqueza de las subfamilias Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 y Formicinae Latreille, 1802 (Fig. 3a). Algunos géneros de hormigas asociadas a membrácidos (*Azteca* Forel, 1878; *Cephalotes* Latreille, 1802; *Dolichoderus* Lund, 1831; *Ectatomma* Smith, 1858 y *Wasmannia* Forel, 1893), se encontraron restringidos a las zonas bajas, mientras que otros géneros (*Brachymyrmex* Mayr, 1868; *Myrmelachista* Roger, 1863; *Nesomyrmex* Wheeler, 1910 y *Octostruma* Forel, 1912) tuvieron especies restringidas hacia la parte media-alta (Fig. 3b). Los demás géneros tuvieron especies con distribuciones en distintas porciones del gradiente altitudinal (Fig. 3b).

La subfamilia que representó la mayor riqueza fue Myrmicinae con 29 especies (42 %), seguida por Formicinae con 20 especies (29 %) y Dolichoderinae con quince especies (22 %) (Fig. 3c). Los géneros con el mayor número de especies fueron *Camponotus* Mayr, 1861 (n: 13) y *Pheidole* Westwood, 1839 (n: 12); seguidos por *Azteca* y *Crematogaster* Lund, 1831, cada uno con seis especies (Fig. 3d).

Historia natural de las hormigas asociadas a membrácidos

Las 291 fotografías de campo de las que se extrajo información corresponden a 145 eventos independientes. La red reconstruida para los intervalos de tierras bajas entre 250-1000 msnm tiene 49 nodos y consiste en una red de once géneros de hormigas y 38 morfoespecies de membrácidos (Fig. 4a, S2). Los géneros de hormigas interactuaron con dos a 16 morfoespecies de membrácidos (promedio $\pm$ desviación estándar = 6.6 ± 4.4 interacciones/género de hormiga), mientras que cada morfoespe-

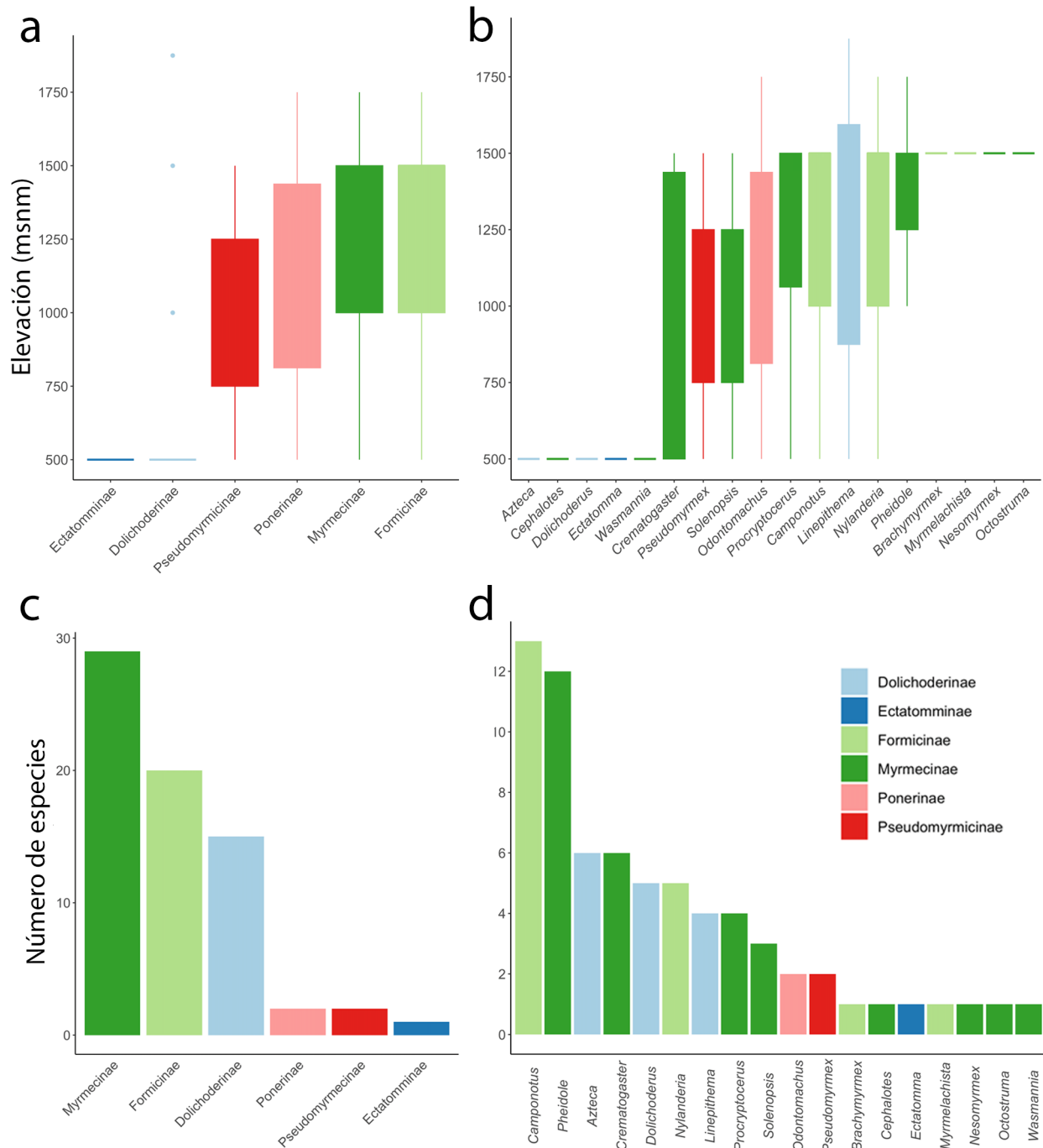


Figura 3. (a) Boxplot de las alturas promedio de las especies de hormigas asociadas a membrácidos por subfamilia. (b) Boxplot de las alturas promedio de las especies de hormigas asociadas a membrácidos por género. (c) Riqueza de hormigas asociadas a membrácidos por subfamilia. (d) Riqueza de especies de hormigas asociadas a membrácidos por géneros.

Por otro lado, la red reconstruida para los intervalos de tierras medias y altas entre 1000–2500 msnm tiene 31 nodos, consiste en diez géneros de hormigas y 21 morfoespecies de membrácidos (Fig. 4b, Tabla Suplementaria 2). Los géneros de hormigas interactuaron con uno a trece morfoespecies de membrácidos (3.9 ± 3.7 interacciones/géne-

ro de hormiga), mientras que cada morfoespecie de membrácido interactuó con uno a seis géneros de hormigas (1.9 ± 1.2 interacciones/morfoespecie de membrácido). Entre los 1000–2500 msnm (Fig. 4b), el mayor número de interacciones lo mantuvo el género *Camponotus* (con trece morfoespecies de membrácidos) y en menor medida

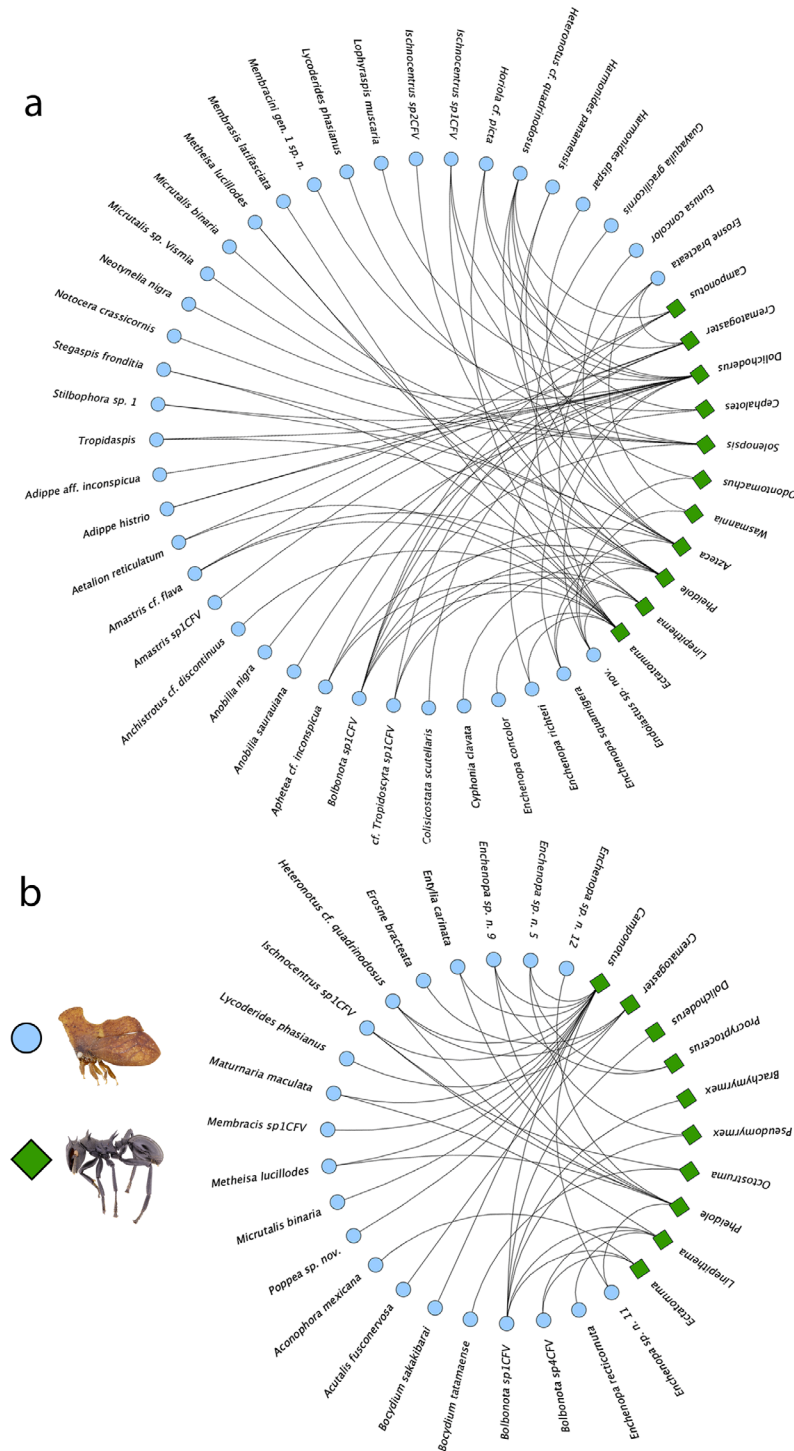


Figura 4. Red de interacciones reconstruida a través de fotos, especies de membrácidos y géneros de hormigas: (a) 250-750 msnm. (b) 1000-2500 msnm.

el género *Pheidole* (con siete morfoespecies de membrácidos). Además, en esta localidad no fueron registrados los géneros *Wasmannia* y *Cephalotes* que sí se registraron en tierras bajas; en contraste, sí se registraron los géneros *Octostruma*, *Procryptocerus* Emery, 1887 y *Brachymyrmex*, que no fueron registrados en tierras bajas.

Hormigas de los géneros *Azteca*, *Dolichoderus*, *Linepithema* Mayr, 1866, *Crematogaster* y *Pheidole* fueron encontradas protegiendo a los membrácidos con construcciones o refugios (Fig. 5). Estas construcciones fueron encontradas en 30 eventos independientes, todas parecen estar hechos de material vegetal y se reconocen al menos cuatro

texturas que varían en apariencia. *Azteca*, el género con el mayor número de construcciones asociadas, construye refugios con textura acartonada (Fig. 5b, 5c, 5f). *Linepithema* y *Pheidole* forman estructuras de tipo grumoso, regularmente con una apariencia húmeda y de color oscuro. *Dolichoderus* elabora refugios con filamentos entretejidos, a veces se compacta con material grumoso y otras veces se observa el entramado (Fig. 5e). Se observó una única

construcción del género *Crematogaster*, la cual fue hallada sobre una planta del género *Vismia* Vand. (Hypericaceae Juss.), y fue elaborada con un material muy similar en color y textura al indumento de la planta hospedera de apariencia tomentosa (Fig 5a). Todas las construcciones fueron encontradas en tierras bajas, dentro del primer intervalo definido (250 a 750 msnm).

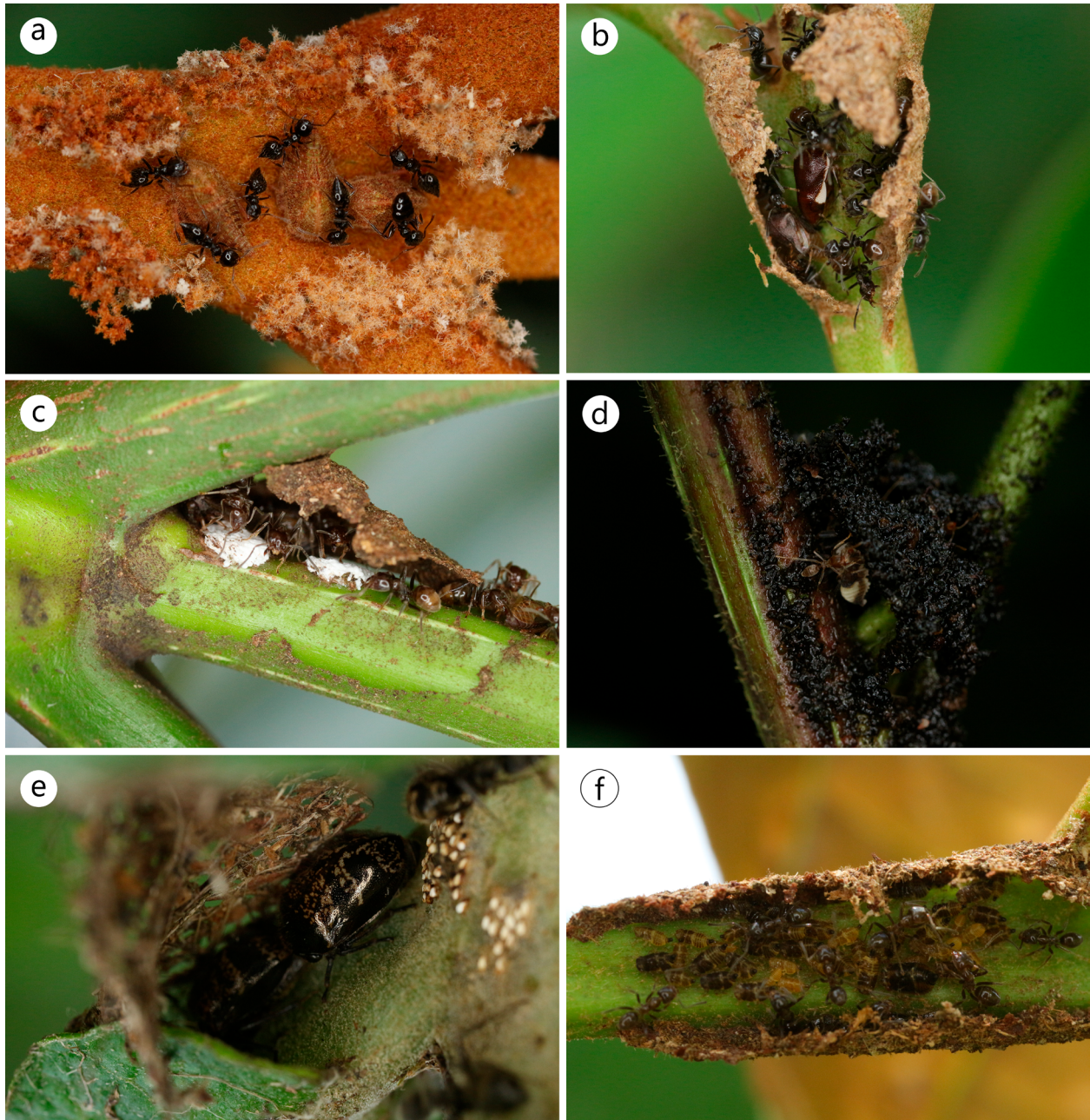


Figura 5. Refugios construidos por las hormigas para proteger a los membrácidos. (a) *Crematogaster* sp. con *Erosne* sp. (b) *Azteca* sp. con *Harmonides* sp. (c) *Azteca* con *Eunusa concolor*. (d) *Linepithema* sp. con *Bolbonota* sp. (e) *Dolichoderus bispinosus* con *Anobilia saurauiana*. (f) *Azteca* sp. con ninfas cf. *Amastrini*.



Figura 6. Registros de historia natural de las interacciones entre hormigas y membrácidos. (a) *Solenopsis* sp. con ninfa de *Ischnocentrus* sp. (b) *Procryptocerus* sp. con ninfa de *Leioscyta* sp. (c) *Octostruma impressa* con ninfa de *Poppea* sp. (d) *Cephalotes atratus* con Membracini. (e) *Ectatomma ruidum* con huevos de *Adippe concinna* junto a avispa parasitoide. (f). *Crematogaster* sp. con ninfa de *Lycoderides phasianus*.

Se registró información de la historia natural de los géneros de hormigas *Solenopsis* Westwood, 1840 (Fig. 6a), *Procryptocerus* (Fig. 6b) y *Octostruma* (Fig. 6c) para los cuales su biología es poco conocida. Además, se registraron especies de membrácidos que tienen fuertes mutualismos con algunas especies de hormigas, por ejemplo, membrácidos con un gran camuflaje que no permite distinguirlos fácilmente de las hormigas mutualistas (e.g. Fig. 6d). Se registraron ocho eventos de avispas parasitoides atacando

huevos o ninfas de membrácidos en presencia de hormigas de los géneros *Azteca*, *Camponotus*, *Dolichoderus*, *Ectatomma* (Fig. 6e) y *Pheidole*. De otro lado, observamos que, dado que muchos membrácidos parecen imitar casi perfectamente la apariencia de su planta hospedera y se hacen visualmente imperceptibles, una manera de encontrarlos es poniendo atención a las agrupaciones de hormigas en las plantas (Fig. 6f).

DISCUSIÓN

Este estudio en el gradiente altitudinal de Tatamá muestra una gran riqueza de hormigas asociadas a membrácidos, comparado con otros estudios en el Neotrópico, como el de Gadelha *et al.* (2016), que registró 47 especies de hormigas asociadas a membrácidos en el Cerrado brasileiro. Estudios previos han mostrado que la riqueza de hormigas disminuye con la altitud (Fagua 1999, Guerrero y Sarmiento 2010, Armbrrecht *et al.* 2019). Sin embargo, en este estudio encontramos que la riqueza de hormigas asociadas a membrácidos tiene un patrón diferente, con la mayor riqueza registrada en altitudes medias (Fig. 2b). Una posible explicación para este patrón es la dominancia de algunas hormigas arbóreas en tierras bajas, las cuales forman colonias de gran tamaño y defienden agresivamente sus territorios y recursos, desplazando a otras especies de hormigas (Parr y Gibb 2009). Al parecer, especies dominantes como *Dolichoderus bispinosus* (Olivier, 1792), y otras especies de *Camponotus*, *Pheidole* y *Azteca*, están acaparando la mayor cantidad de interacciones con los membrácidos en los intervalos de tierras bajas (Fig. 2a). En contraste, hacia tierras medias hay un recambio marcado de las hormigas asociadas a membrácidos, las cuales son menos dominantes, permitiendo que más especies de hormigas interactúen con membrácidos.

Las hormigas juegan un papel fundamental en moldear las comunidades de membrácidos a lo largo del gradiente altitudinal (Olmstead y Wood 1990, Flórez-V 2018). En tierras bajas, estas interacciones son particularmente importantes, ya que una gran parte de los membrácidos allí tiene relaciones mutualistas con hormigas, mientras que estas interacciones disminuyen y se vuelven más facultativas hacia altitudes medias y altas (Olmstead y Wood 1990, Flórez-V *et al.* ined.). Se ha observado que este patrón está correlacionado con la disminución en la riqueza total de membrácidos con la altitud (Olmstead y Wood 1990). Por otro lado, Camacho y Avilés (2019) encontraron que las hormigas son las principales depredadoras de insectos arbóreos, especialmente en tierras bajas y medias (bajo los 1500 msnm), donde hay una alta densidad (alto número de hormigas por área) y alta actividad de depredación de las hormigas, disminuyendo tanto la densidad y la actividad de las hormigas hacia mayor altitud. De esta forma, los membrácidos tendrían mutualismos con las hormigas arbóreas, los principales depredadores de insectos arbóreos

en bosques húmedos de tierras bajas, evitando la fuerte presión de depredación ejercida por las hormigas en tierras bajas (Wood 1984), dada por la alta densidad y actividad de depredación de las hormigas en esta parte del gradiente.

En este estudio, reconstruimos de manera exploratoria las redes de interacción entre las especies de membrácidos y los géneros de hormigas presentes en el gradiente altitudinal. Sin embargo, estas redes están limitadas a información de presencia-ausencia de las interacciones. Estudios futuros deberán ir encaminados a recolectar información de la frecuencia de estas interacciones para establecer medidas ligadas al grado de especificidad y dependencia de los membrácidos a ciertas especies de hormigas. Igualmente, es necesario tomar medidas de la dominancia de las hormigas y su variación a lo largo del gradiente altitudinal. Con esta información se pueden conocer mejor los mecanismos por los cuales los membrácidos y las hormigas forman y persisten en estos mutualismos, y relacionarlo con los cambios en los participantes de estas interacciones a lo largo de las montañas (e.g., cambios en la composición y abundancia de las hormigas asociadas a membrácidos). En estudios relacionados con las redes mutualistas entre hormigas y plantas, se ha encontrado una fuerte relación de las diferencias en la dominancia de las hormigas y la estructura de estas redes (Dáttilo *et al.* 2014).

Los resultados sugieren una riqueza baja en el intervalo entre 750 y 1250 m, lo que puede deberse a un potencial problema en el muestreo debido al acceso más restringido a las áreas de estudio en estas altitudes. Esto pudo haber resultado en un menor esfuerzo de muestreo comparado con las otras altitudes. A pesar de esto, el patrón de una mayor riqueza en el intervalo de altitud media (1250-1750 m), comparado con tierras bajas (250-750 m), se mantiene. Además, el declive marcado de especies de hormigas asociadas a membrácidos en los dos intervalos a mayores altitudes se correlaciona con la disminución de la riqueza de membrácidos en los gradientes altitudinales (Olmstead y Wood 1990, Flórez-V 2018). Otros estudios en los Andes han mostrado un declive en la densidad y actividad de las hormigas en los árboles hacia tierras altas (Camacho y Avilés 2019).

Los géneros *Camponotus*, *Pheidole*, *Azteca*, y *Crematogaster* tuvieron la mayor representación de especies, con los primeros dos géneros siendo los más diversos dentro de la familia Formicidae (Fernández *et al.* 2019). La mayoría

de las especies en estos géneros son arbóreas, con algunas viviendo dentro de plantas o árboles, y muchas son dominantes, forman colonias de gran tamaño y reclutan muchas trabajadoras (Guerrero 2019, Mackay y Mackay 2019, Serna *et al.* 2019). Las Formicinae, Dolichoderinae y algunas Myrmicinae, las cuales fueron dominantes en este estudio, tienden a ser depredadoras generalistas, omnívoros y con una dieta alta en líquidos azucarados como la melaza de himenópteros o de nectarios extraflorales (Guerrero 2019). De hecho, muchas de estas hormigas tienen adaptaciones a dietas líquidas, como modificaciones del esófago y el proventrículo que les permite almacenar una gran cantidad de líquido, como la melaza de los membrácidos, que finalmente es transportada y utilizada para alimentar a la colonia (Brandão *et al.* 2012).

Por otro lado, los géneros *Procryptocerus*, *Octostruma*, *Nesomyrmex*, *Nylanderia* Emery, 1906, *Solenopsis*, y *Odontomachus* Latreille, 1804 cuya biología era poco conocida (Fernández *et al.* 2019), fueron observados por primera vez alimentándose de melaza. *Octostruma* y *Odontomachus*, que han sido consideradas principalmente como hormigas depredadoras (Palacio 1997, Fernández *et al.* 2019), fueron registradas en este trabajo forrajeando en árboles y arbustos, alimentándose de la melaza de los membrácidos. Incluso, *Procryptocerus* y *Odontomachus* fueron observadas defendiendo agresivamente a los membrácidos cuando fueron perturbadas por un señuelo. Algunos de estos registros constituyen información nueva de la historia natural de estos géneros y algunas especies, como en el caso de *Octostruma impressa* Palacio, 1997, una hormiga que fue descrita hace más de 25 años, para la cual no se tenía información de su biología.

Este trabajo es el primer inventario de hormigas asociadas a membrácidos en un gradiente altitudinal en Colombia, reportando una gran riqueza de hormigas que alcanza su mayor número de especies en tierras medias. Además, este artículo incluye reportes de historia natural de las especies interactuantes, en algunos casos, los primeros de su tipo. Al mismo tiempo, este trabajo es un reflejo de la valiosa información que se puede recuperar de las colecciones biológicas y lo provechoso que es generar fotografías en la fase de campo para extraer información de historia natural. Así, este trabajo puede entenderse como el punto de partida para entender las interacciones entre hormigas y membrácidos en el país.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

MI y CFV participaron en la concepción y diseño del estudio, así como en la toma de datos, el análisis de la información y la escritura del documento. JCD contribuyó en la concepción y el diseño del estudio, además de participar en la redacción del manuscrito. Todos los autores revisaron y aprobaron la versión final del documento.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las Colecciones Biológicas de la Universidad CES por financiar parte de este proyecto, al programa de Biología de la Universidad CES por facilitar el préstamo de equipos y al área de laboratorios de la Universidad CES por facilitar el acceso a los laboratorios con protocolos de bioseguridad, durante el periodo de confinamiento del COVID-19. Agradecemos especialmente a Blás Cárdenas, la comunidad Afrodescendiente de Santa Cecilia, a la familia Tapasco en el Montezuma Lodge de Montebello, a Cornelio Bota, Gustavo Londoño, María Elena Giraldo y Juan Carlos Troncoso, por su ayuda durante las salidas de campo. Agradecemos a Fernando Fernández y Roberto Guerrero por confirmar la identidad de algunos de los especímenes de hormigas, a Jennifer Andrea Carreño por su apoyo en la identificación de las hormigas del género *Pseudomyrmex* y a Rodrigo Feitosa por el apoyo en la identificación de hormigas de sus grupos de especialidad a través de fotografías de campo. La recolección de especímenes en el Parque Nacional Natural Tatamá fue amparada por el permiso PIDB-DIG 004-16, y las colectas fuera del PNN fueron amparadas bajo el Permiso Marco de Recolección otorgado a la Universidad CES por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales - ANLA (Resolución 0790 de 2014). La fase de recolección de especímenes y datos en campo fue financiada por la beca Hovore-Horn (Organización para Estudios Tropicales) y por la beca Mediana Cuantía de la Dirección de Ciencia, Tecnología e Innovación de la Universidad CES (antes Gestión del Conocimiento). La fase de laboratorio y escritura fue financiada parcialmente a M. Idárraga y J. Cardona por las Colecciones Biológicas de la Universidad CES, y a C. Flórez-V por la beca doctoral Fulbright Minciencias.

LITERATURA CITADA

- AntWeb. c2021. California Academy of Science. [Revisada en: 26 nov 2021]. <https://www.antweb.org>
- Ambrecht I, Chacón de Ulloa P, Montoya-Lerma J, Rivera LF, Zabala GA, García-Cárdenas R, Gallego Roper MC, Herrera-Rangel J, Henao-Gallego N, Sanabria C, Achury RA, Santamaría C, Escobar-Ramírez S, Jiménez-Carmona E. 2019. Hormigas de Colombia. Primera edición. En: Fernández F, Guerrero R, y Delsinne T, editores. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Capítulo 8, Ecología; p. 175-201.
- Brandão CRF, Silva RR, Delabie JHC. 2012. Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management. Primera edición. En: Panizzi AR, Parra JRP, editores. Boca Ratón: CRC Press. Capítulo 10, Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications; p. 213-236.
- Camacho LF, Avilés L. 2019. Decreasing Predator Density and Activity Explains Declining Predation of Insect Prey along Elevational Gradients. *Am Nat.* 194(3):334-343. doi: <https://doi.org/10.1086/704279>
- Cardona-Duque J, Franz NM. 2012. Description and phylogeny of a new Neotropical genus of Acalyptini (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae) associated with the staminodes of Cyclanthaceae. *Zool. J. Linn. Soc.* 166(3):559-623. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00851.x>
- CBUCES. c2025. Colecciones Biológicas de la Universidad CES. [Revisada en: 28 jul 2025]. <https://cbucesdata.pythonanywhere.com/>
- Comer PJ, Valdez J, Pereira HM, Acosta-Muñoz C, Campos F, Bonet García FJ, Claros X, Castro L, Dallmeier F, Domic Rivadeneira EY, Gill M, Josse C, Lafuente Cartagena I, Langstroth R, Larrea-Alcázar D, Masur A, Morejon Jaramillo G, Navarro L, Novoa S, Prieto-Albuja F, Rey Ortíz G, Teran MF, Zambra-Torrelío C, Fernandez M. 2022. Conserving Ecosystem Diversity in the Tropical Andes. *Remote Sens.* 14(12):2847. doi: <https://doi.org/10.3390/rs14122847>
- Cordero-Rivera A, Galicia-Mendoza DI. 2017. Importancia de la Etología en la conservación de insectos. *Ecosistemas.* 26(3):13-20. doi: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2017.26-3.03>
- Dáttilo W, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V. 2014. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks. *Biol. J. Linn. Soc.* 113(2):405-414. doi: <https://doi.org/10.1111/bij.12350>
- Davidson DW. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 61(2):153-181. doi: <https://doi.org/10.1006/bijl.1996.0128>
- Delabie JHC, Fernández F. 2003. Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. Primera edición. En: Fernández F, editor. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Capítulo 11, Relaciones entre hormigas y «Homópteros» (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha); p. 181-189.
- Fagua G. 1999. Insectos de Colombia. Primera edición. En: Andrade MG, Amat G y Fernández F, editores. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Capítulo 11, Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia); p. 319-355.
- Fernández F, Guerrero RJ, Delsinne T. 2019. Hormigas de Colombia. Primera edición. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Capítulo 1, Hormigas de Colombia; p. 31-56.
- Flórez-V C. 2018. Esclareciendo los mecanismos que promueven la variación en las historias de vida de los membrácidos en los gradientes altitudinales. [Tesis]. [Medellín]: Universidad CES.
- Flórez-V C, Wolff MI, Cardona-Duque J. 2015. Contribution to the taxonomy of the family Membracidae Rafinesque (Hemiptera: Auchenorrhyncha) in Colombia. *Zootaxa.* 3910(1):1-261. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3910.1.1>
- Flórez-V C, Cardona-Duque J, Jiménez-Ferbans L. 2023. Generación de imágenes digitales de alta resolución de artrópodos: soluciones pensadas para colecciones en Latinoamérica. *Intropica.* 18(2):153-182. doi: <https://doi.org/10.21676/23897864.5362>
- Gadelha Y, Dáttilo W, Evangelista O, Lopes B. 2016. Structure of mutualistic ant-treehopper interactions in the Brazilian Atlantic Forest. *J. Trop. Ecol.* 32(3):250-259. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467416000183>
- Guerrero RJ. 2019. Hormigas de Colombia. Primera edición. En: Fernández F, Guerrero R, y Delsinne T, editores. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Capítulo 24, Subfamilia Dolichoderinae; p. 693-720.
- Guerrero RJ, Sarmiento CE. 2010. Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zool. Mex.* 26(2):279-302. doi: <https://doi.org/10.21829/azm.2010.262699>
- Hodkinson D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol. Rev.* 80(3):489-513. doi: <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>
- Idárraga M, Cardona-Duque J, Flórez-V C. c2026. Hormigas asociadas a membrácidos en un gradiente altitudinal de la Cordillera Occidental, Colombia. Occurrence dataset. Universidad CES via GBIF. [Revisada en: ene 2026] <https://doi.org/10.15472/koeibk>
- Janzen DH. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am Nat.* 101(919):233-249. doi: <https://doi.org/10.1086/282487>
- Kawada R, Buffington ML. 2016. A Scalable and Modular Dome Illumination System for Scientific Microphotography on a Budget. *PLoS ONE.* 11(5):e0153426. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153426>
- Lach L. 2007. Argentine ants displace floral arthropods in a biodiversity hotspot. *Divers. Distrib.* 14(2):281-290. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00410.x>
- Latke JE. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Primera edición. En: Fernández F, editor. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Capítulo 13, Conservación de una colección de hormigas; p. 211-218.

- Longino JT, Branstetter MG, Ward PS. 2019. Ant diversity patterns across tropical elevation gradients: effects of sampling method and subcommunity. *Ecosphere*. 10(8):e02798. doi: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2798>
- Mackay WP, Mackay E. 2019. Hormigas de Colombia. Primera Edición. En: Fernández F, Guerrero R, y Delsinne T, editores. Hormigas de Colombia. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Capítulo 26, Género Camponotus; p. 743-789
- Maia ACD, do Amaral Ferraz Navarro DM, Núñez-Avellaneda LA, Núñez-Avellaneda LA, Carreño-Barrera J, Iannuzzi L, Cardona-Duque J, Gimenes Nantes WA. 2021. Methyl acetate, a highly volatile floral semiochemical mediating specialized plant-beetle interactions. *Sci Nat*. 108:21. doi: <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01731-3>
- Olmstead KL, Wood TK. 1990. Altitudinal patterns in species richness of neotropical treehoppers (Homoptera: Membracidae): the role of ants. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 92:552-560
- Palacio E. 1997. Hormigas de Colombia VI. Dos nuevas especies de Octostruma (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Caldasia*. 19(3):409-418. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17442>
- Perillo LN, Castro FS, Solar R, Neves FS. 2021. Disentangling the effects of latitudinal and elevational gradients on bee, wasp, and ant diversity in an ancient neotropical mountain range. *J. Biogeogr.* 48:1564-1578. doi: <https://doi.org/10.1111/jbi.14095>
- Parr CL, Gibb H. 2009. Ant Ecology. Primera edición. En: Lach L, Parr C y Abbott K, editores. New York: Oxford University Press. Capítulo 5, Competition and the Role of Dominant Ants; p. 77-96
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Haas M, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa WJ, Mwangomo E, Ngezeza C, Otte I, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Tardano J, Zancolli G, Deckert J, Eardley CD, Peters RS, Rödel M-O, Schleuning M, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Böhning-Gaese K, Brandl R, Kalko EKV, Kleyer M, Nauss T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I. 2016. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nat. Commun.* 7:13736. doi: <https://doi.org/10.1038/ncomms13736>
- Sakakibara AM. 1996. Taxonomic notes on some Polyglyptini: descriptions of new genus and new species (Homoptera, Membracidae, Smiliinae). *Rev. bras. zool.* 13(2): 463-474. doi: <https://doi.org/10.1590/S0101-81751996000200015>
- Serna FJ, Suárez D, Pérez AL. 2019. Hormigas de Colombia. Primera edición. En: Fernández F, Guerrero R, Delsinne T, editores. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Capítulo 30, Género Pheidole; p. 917-1053
- yWorks. c2024. yEd Graph Editor. Versión 3.24. [Revisada en: ago 2024]. <https://www.yworks.com/products/yed>.
- Wood TK. 1984. Life History patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology*. 8(3):299-344.
- Wood TK. 1993. Diversity in the New World Membracidae. *Annu. Rev. Entomol.* 38:409-435. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002205>