

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, 5 de Abril de 2021

Señores

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS

Universidad del Atlántico

Asunto: Autorización Trabajo de Grado

Cordial saludo,

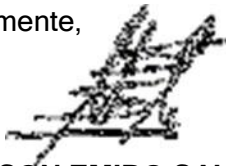
Yo, **EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO**, identificado(a) con **C.C. No. 1.052.091.612** de **EL CARMEN DE BOLÍVAR**, autor(a) del trabajo de grado titulado **USO DE MICROHÁBITATS POR ESCORPIONES (ARACHNIDA: SCORPIONES) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO EN EL CERRO HONDIBLE, CARMEN DE BOLÍVAR, COLOMBIA** presentado y aprobado en el año **2020** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma



EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO

C.C. No. 1.052.091.612 de EL CARMEN DE BOLÍVAR

DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO


Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.

Puerto Colombia, **5 de Abril de 2021**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	USO DE MICROHÁBITATS POR ESCORPIONES (ARACHNIDA: SCORPIONES) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO EN EL CERRO HONDIBLE, CARMEN DE BOLÍVAR, COLOMBIA
Programa académico:	BIOLOGÍA

Firma de Autor 1:						
Nombres y Apellidos:	EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO					
Documento de Identificación:	CC	X	CE	PA	Número:	1.052.091.612
Nacionalidad:				Lugar de residencia:		
Dirección de residencia:						
Teléfono:				Celular:		



FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO	USO DE MICROHABITATS POR ESCORPIONES (ARACHNIDA: SCORPIONES) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO EN EL CERRO HONDIBLE, CARMEN DE BOLÍVAR, COLOMBIA
AUTOR(A) (ES)	EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO
DIRECTOR (A)	NEIS JOSÉ MARTÍNEZ HERNÁNDEZ
CO-DIRECTOR (A)	EIDER SARÁ CASTILLO
JURADOS	GABRIEL NAVAS SUÁREZ JAIRO ANDRÉS MORENO GONZALEZ
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE PROGRAMA	BIÓLOGO
PREGRADO / POSTGRADO	BIOLOGÍA
FACULTAD	PREGRADO
SEDE INSTITUCIONAL	CIENCIAS BÁSICAS
AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO	NORTE
NÚMERO DE PÁGINAS	2020
TIPO DE ILUSTRACIONES	83
MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)	NO APLICA
PREMIO O RECONOMIENTO	NO APLICA



**USO DE MICROHÁBITATS POR ESCORPIONES (Arachnida: Scorpiones) EN UN
FRAGMENTO DE BOSQUE SECO EN EL CERRO HONDIBLE, CARMEN DE
BOLÍVAR, COLOMBIA**

EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO

**PROGRAMA DE BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO
BARRANQUILLA, ATLÁNTICO
2020**



**USO DE MICROHÁBITATS POR ESCORPIONES
(Arachnida: Scorpiones) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO EN EL CERRO
HONDIBLE, CARMEN DE BOLÍVAR, COLOMBIA**

**EIDERSON EMIRO SALAZAR MORENO
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO**

**Semillero de Investigación de Artrópodos del Caribe colombiano "NEOPTERA"
Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia**

**DIRECTOR: NEIS JOSÉ MARTÍNEZ HERNÁNDEZ *MSc.*
Grupo de Investigación Biodiversidad del Caribe Colombiano**

**CODIRECTOR: EIDER SARÁ-CASTILLO. BIÓLOGO.
Semillero de Investigación de Artrópodos del Caribe colombiano "NEOPTERA"
Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia**

**Universidad del Atlántico
Facultad de Ciencias Básicas
Programa de Biología
Barranquilla – Colombia**

2020



Nota de aceptación:

4,61

Neis José Martínez Hernández

Director

Firma del presidente del jurado

Gabriel R. Navas S.

Firma del jurado

José Andrés Acevedo

Firma del jurado

Barranquilla, 19 octubre de 2020



DEDICATORIA

“En la vida nunca habrá un borrador para borrar el pasado, pero siempre habrá un lápiz para escribir el futuro” Anónimo.

“Al poeta no le es dado pensar fuera del tiempo, porque piensa su propia vida, que fuera del tiempo, no es absolutamente nada” Antonio Machado.

“En la vida aprendí que la carrera no es de quien más corre, sino de quien sabe llegar primero a la meta” Nicolás Maquiavelo.

A Dios, a mis padres Edilber Alfonso Salazar Pasos y Carmen Beatriz Moreno Carrera por permitirme la vida y a la misma vida por permitirme disfrutar de ella.

A mi novia, porque estuvo conmigo en los días más difíciles, por su entrega y su amor, por hacerme reír, por verme llorar, por acompañarme en el duro sendero de la vida.

A la naturaleza como obra de Dios que procuramos seguir disfrutando y conservando.

A mi familia y mis amigos.



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios por la vida, la fortaleza y la perseverancia que siempre me ha brindado para siempre seguir adelante superando todas las adversidades que se presentan en la vida diaria y los obstáculos que en su momento no entendía.

A mis padres Edilber Alfonso Salazar Pasos y Carmen Beatriz Moreno Carrera por enseñarme que con dedicación, disciplina, respeto y honestidad se logran engranar los eslabones de la gran cadena que es la vida.

De manera especial al Profesor Neis José Martínez Hernández, por la acertada dirección en el desarrollo de este trabajo de investigación. De igual manera al biólogo Eider Sará Castillo.

Agradezco a todos los miembros del semillero NEOPTERA por el excelente grupo que formamos, porque con lo más mínimo aprendimos a hacer investigación y con lo mejor de cada uno de nosotros dotamos al semillero con conocimientos, proyectos y equipos.

Agradezco a la Universidad del Atlántico, y a los docentes que han sabido compartir su conocimiento para una eficiente formación profesional y humana.

Quiero resaltar mi más sincero agradecimiento a la Comunidad de los cerros Hondible y Cansona y a los propietarios del área donde se llevó a cabo el desarrollo de la presente investigación. Al señor Senén Arias y a cada uno de sus hijos: Alejandro, Senén, Julio y Juan por su atención, disposición y entrega en cada salida de muestreo.



CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	14
2. MARCO TEÓRICO	17
2.1. Clase Arachnida	17
2.2. Biología.....	19
2.3. Ecología	20
2.4. El Bosque Seco Tropical (BST).....	27
2.5. Análisis unificado de superposición de nichos (UANO)	29
2.6. Análisis de redes hábitats-especies	30
3. ANTECEDENTES	31
4. PREGUNTA PROBLEMA	33
5. HIPÓTESIS	33
6. OBJETIVOS	33
6.1. General.....	33
6.2. Específicos	33
7. MATERIALES Y MÉTODOS	34
7.1. Área de estudio	34
7.2. Diseño de muestreo.....	37
7.3. Análisis de datos	41
8. RESULTADOS	45
8.1. Riqueza y abundancia de escorpiones por épocas y microhábitats.....	45
8.2. Análisis unificado de superposición de nichos (UANO)	48
8.3. Análisis de redes hábitats-especies	49
8.4. Variables ambientales y su relación con la variación de la frecuencia de uso y preferencia de microhábitats	54
9. DISCUSIÓN	56
10. CONCLUSIONES	64
11. RECOMENDACIONES	65
12. REFERENCIAS	66
13. ANEXOS	81



LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Estructura general de un escorpión. **A.** Vista dorsal, **B.** Vista Ventral. *Tityus (Archaeotityus) tayrona* Lourenço, 1991. Escala 5 mm 18
- Figura 2.** Ejemplares de familias presentes en Colombia: **(A)** Familia Buthidae: *Tityus (Atreus) aff. festae*, **(B)** Familia Chactidae: *Chactas brevicaudatus* (Tomado de Sará-Castillo 2015). **(C)** Familia Diplocentridae: *Tarsoporosus* sp. **(D)** Familia Hormuridae: *Opisthacanthus elatus*. **(E)** Familia Troglotayosicidae: *Troglotayosicus hirsutus* (Tomado de Botero-Trujillo *et al.* 2012). Escala = 5 mm..... 27
- Figura 4.** **(A)** Lámpara de Luz Ultra Violeta. **(B)** Pinzas Entomológicas. **(C)** Termohigrómetro. **(D)** Higrómetro de Suelo. **(E)** Área de parcelas y separación entre parcelas. **(F)** Marcador de tinta visible a luz UV. **(G)** Captura de escorpiones, preservados en recipientes plásticos con alcohol. **(H)** Marcaje de escorpiones con tinta visible a la luz UV. Instrumentos usados en campo durante los muestreos Tomados de Extech Instruments <http://www.extech.com.es/instruments>..... 39
- Figura 5.** Algunos de los microhábitats más representativos. **A.** Oquedad o Galerías en los Árboles (OA); **B.** Suelo Desnudo (SD); **C.** Corteza de Árboles (CA); **D.** Hojarasca (H); **E.** Vegetación Baja (VB); **F.** Galerías en el Suelo (GS) 41
- Figura 6.** Análisis de agrupamiento de Bray-Curtis y ordenamiento *nMDS* por microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar, para cada especie de escorpión en cada uno de los muestreos. **A.** Similitud superior al 60%; **B.** *nMDS* mostrando el agrupamiento dentro de varios grupos cada uno con similitudes en sus especies con respecto al uso de microhábitats. 47
- Figura 7.** Las similitudes interespecíficas en el nicho "unificado" en el área de estudio teniendo en cuenta el escalamiento multidimensional no métrico. Las elipses rodean especies que ocupan nichos que no fueron identificados como significativamente diferentes usando pruebas de modelo nulo con una similaridad superior al 75% 49
- Figura 8.** Red total especies-microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. Las barras de arriba indican la abundancia de las especies y las barras de abajo cada microhábitat y su época. El ancho de los enlaces representa la intensidad de la interacción 50
- Figura 9.** Matriz de interacciones a manera de cuadrícula (Módulos) visualizando las especies de escorpiones en columnas y los microhábitats en cada época de muestreo en filas, indicando en escala de azul la intensidad de la interacción entre cada microhábitat y cada especie de escorpión. Los colores más oscuros indican una fuerte interacción entre microhábitat-especie 51



Figura 10. Descripción de redes entre especies de escorpiones y microhábitats. **A:** Época Seca. **B:** Época Lluvias..... 54

Figura 11. Relación entre la temperatura del escorpión y la temperatura del microhábitat. Nombre de las especies: *Opisthacanthus elatus* (*O. ela*). *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* (*T. tay*). *Tityus* (*Atreus*) aff. *festae* (*T. fest*) & *Ananteris columbiana* (*A. col*) 55



LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Microhábitats descritos en el área de estudio. Tomado y modificada de Polis (1990), Fet <i>et al.</i> (1998), Prendini (2001), González-Santillán (2001) y González-Santillán (2004).	40
Tabla 2. Riqueza y abundancia de escorpiones por épocas y por microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. Mh: Microhábitats. VB: Vegetación Baja. H: Hojarasca. CA: Corteza de Árboles. SD: Suelo Desnudo. GS: Galerías en el Suelo. OA: Oquedad en Árboles. Primer reporte para el departamento de Bolívar* y primer reporte para el municipio El Carmen de Bolívar**	46
Tabla 3. Traslape de nicho entre cuatro especies de escorpiones en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar, que incorporan siete rasgos funcionales: (1) Microhábitat (selección de recursos categóricos). Cinco datos continuos: (2) humedad ambiental. (3) humedad del microhábitat. (4) temperatura ambiental. (5) temperatura del microhábitat. (6) temperatura del escorpión y (7) época (datos categóricos). En paréntesis la desviación estándar. Los pares de especies que estadísticamente ocupan nichos diferentes, son identificados por pruebas de modelos nulos señalados en negrita ($P < 0.01$).....	48
Tabla 4. Métricas a nivel de red de los escorpiones en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. C: conectancia. S: Tamaño de la red. L: Interacciones observadas. M: Modularidad. H ₂ : Especialización de la red. Weighted NODF: Anidamiento. IP: Interacciones potenciales. LPS: Link per species (Valor de enlace por especies). LDN: Linkage density network (Densidad de ligamiento de la red).....	50
Tabla 5. Grado de especialización en especies (d) y en la red (H ₂) en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar; donde 0 es sin especialización (generalista) y 1 completamente especializada (especialista).....	52
Tabla 6. Interacción de los microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. FI: Fuerza de Interacción.....	52
Tabla 7. Microhábitats de Escorpiones en el área de estudio y valores de parámetros ambientales medidos. T. A= temperatura ambiente; T. Mi= temperatura del microhábitat; H. A= humedad ambiental; H. Mi= humedad del microhábitat; Min= valor mínimo; Max= valor máximo; DE= desviación estándar. En negrita los valores más altos de cada parámetro	54
Tabla 8. Comparación de inventarios y número de microhábitats, realizados en la región Caribe.....	56



LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Distribución de las especies halladas en este estudio para la región Caribe.....	81
Anexo 2. Créditos al área de estudio. Al señor Senes Arias Martínez y Edilber Alfonso Salazar Pasos	82



RESUMEN

El Bosque Seco Tropical (BST) en los últimos años se ha reducido a gran escala, lo cual afecta de manera negativa la diversidad de la fauna local; razón por la cual se hace importante conocer el papel que juegan distintos grupos faunísticos como los escorpiones debido a su importancia ecológica, médica, biotecnológica y toxicológica. Teniendo en cuenta lo anterior, se analizó la variación de la frecuencia de uso de microhábitats de cuatro especies de escorpiones de las familias Buthidae (*Ananteris columbiana* Lourenço, 1991, *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* Lourenço, 1991 y *Tityus* aff. *festae* Borelli, 1899) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus* Gervais, 1844) en un fragmento de BST en el Cerro El Hondible (Montes de María, Carmen de Bolívar). Los muestreos se llevaron a cabo entre junio y noviembre de 2017, realizándose la captura de los escorpiones mediante recolecta manual utilizando lámparas de luz ultravioleta. En el área de estudio se delimitaron cuatro parcelas de 100 x 25 m separadas 250 m, y en cada una se identificaron seis microhábitats: galerías en el suelo (GS), vegetación baja (VB), hojarasca (H), oquedades en árboles (OA), suelo desnudo (SD) y corteza de árboles (CA). Se registraron 171 individuos, de los cuales la especie más común fue *O. elatus* con 64 individuos. Los microhábitats donde se registraron más escorpiones fueron los microhábitats CA y VB con 47 y 42 individuos respectivamente. La especie que tuvo mayor variabilidad de uso de microhábitats fue *O. elatus* con seis, aunque presentó preferencia por el microhábitat OA. La especie *Tityus* (*Atreus*) aff. *festae* fue la más selectiva encontrándose en todos los microhábitats, con preferencia en el uso de H; en cambio *O. elatus* y *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* fueron poco selectivas, pero de gran valor en la estructuración de redes, la primera se encontró en todos los microhábitats, de igual manera *T. (Archaeotityus) tayrona*, excepto para OA. Por otro lado, el microhábitat más funcional o que sostiene la red ecológica es VB. El par de especies que presentó mayor valor de traslape de nicho (0.75) fue *T. (Atreus) aff. festae* y *O. elatus* ocupando nichos similares. La información aquí suministrada sobre la distribución y ecología ofrece una base para futuras investigaciones del orden y amplía el conocimiento sobre la diversidad de escorpiones del BST en el departamento de Bolívar, Caribe colombiano.



Palabras Claves: Microhábitats, preferencia, escorpión, bosque seco tropical, red ecológica.



ABSTRACT

The Tropical Dry Forest (TDF) in recent years has been modified by its large-scale reduction, which negatively affects the diversity of local fauna; the reason why it becomes important to know the role that different fauna groups such as scorpions should be due to their ecological, medical, biotechnological and toxicological importance. Taking this into account, he analyzed the variation in the frequency of use of microhabitats of four species of scorpions belonging to the families (*Ananteris columbiana* Lourenço, 1991, *Tityus (Archaeotityus) tayrona* Lourenço, 1991 & *Tityus aff. festae* Borelli, 1899) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus* Gervais, 1844) in a fragment of TDF in Cerro El Hondible (Montes de María, Carmen de Bolívar). The samplings were carried out between June and November 2017, capturing the scorpions by manual harvesting using ultraviolet light lamps. In the study area, four plots of 100 x 25 m separated 250 m were delimited. In each one, six microhabitats were identified: galleries in the soil, low vegetation, leaf litter, hollows in trees, bare soil, and tree barks. 171 individuals were registered, of which the most common species was *O. elatus* with 64 individuals. The microhabitats where the most scorpions were recorded were the tree bark and low vegetation microhabitats with 47 and 42 individuals respectively. The species that had greater variability in the use of microhabitats was *O. elatus* with six, although it preferred hollows in trees microhabitat. The species *Tityus (Atreus) aff. festae* was the most selective being found in all microhabitats, with preference in the use of H; on the other hand, *O. elatus* and *Tityus (Archaeotityus) tayrona* were not very selective, but of great value in the structuring of networks, the first was found in all microhabitats, in the same way *T. (Archaeotityus) tayrona*, except for OA. On the other hand, the most functional or network-supporting microhabitat is low vegetation. The pair of species with the highest niche overlap value (0.75) was *T. (Atreus) aff. festae* and *O. elatus*. The information provided here on the distribution and ecology offers a basis for future investigations of the order and expands the knowledge on the diversity of scorpions of the TDF in the department of Bolívar, Colombian Caribbean.

Key Words: Microhabitats, preference, scorpion, tropical dry forest, ecological network.



1. INTRODUCCIÓN

La subregión de los Montes de María (MM) en el Caribe colombiano, presenta muchas áreas de bosque seco tropical (BST) en buen estado de conservación debido a la restricción impuesta por los grupos armados; que hoy en día son asequibles luego del acuerdo de paz entre el gobierno y los grupos armados irregulares (Clerici *et al.* 2020). Sin embargo, en la actualidad estas zonas se han visto afectadas por el acelerado avance de procesos antrópicos como el ecoturismo, la deforestación, la minería y la ganadería, que han causado pérdida de la diversidad en los bosques de los MM (Sampedro *et al.* 2014). Sumado a lo anterior, las actividades agropecuarias de subsistencia que se realizan en laderas empinadas y nacimientos de cuencas hidrológicas causan daños ambientales a los recursos naturales (Aguilera 2013).

El resultado de la perturbación de las zonas de BST en los MM, es el establecimiento de bosques secundarios (Morales & Sarmiento 2002); los cuales presentan diferencias en cuanto a la densidad de árboles, coberturas del dosel y hojarasca (Suazo-Ortuño *et al.* 2015). Estos cambios en los atributos del hábitat pueden tener un efecto importante en la abundancia y distribución de las especies, en particular en aquellas que tienen asociación estrecha con microhábitats particulares como los escorpiones (Bravo & Rodiño 2013, Lira *et al.* 2019).

Los escorpiones son uno de los artrópodos con mayor biomasa por hectárea, solamente por debajo de las hormigas y termitas, han llegado a ser uno de los mayores y más eficientes controladores biológicos de diversos organismos en una gran variedad de ecosistemas, obteniendo una gran importancia en los ecosistemas donde se desarrollen, especialmente en aquellos donde los insectos podrían convertirse en una plaga (Polis 1990, Ponce-Saavedra *et al.* 2006, Ponce-Saavedra & Francke 2013). Además, debido a su resistencia a las alteraciones climáticas, baja capacidad de dispersión y fidelidad a condiciones medioambientales particulares resultan ser organismos promisorios como indicadores ecológicos y útiles en estudios biogeográficos (Polis 1990, Lourenço 1990, 1992, 1994, Ponce-Saavedra *et al.* 2006, Ponce-Saavedra & Francke 2013). Además, son organismos que se han adaptado a un sinnúmero de hábitats durante su evolución con importantes adaptaciones ecomorfotípicas (Prendini 2001, González-Santillán 2004). Adicionalmente,



los escorpiones juegan un papel fundamental en la estructura energética de una comunidad por sus hábitos depredadores, pero a su vez son fuente de alimento de mamíferos, aves, reptiles, insectos y algunos arácnidos (McCormick & Polis 1990, Flórez 2000). En este sentido, se hace necesario realizar la caracterización de las asociaciones de hábitats-especies de escorpiones, debido a que son fundamentales para comprender la base organizacional de la comunidad.

El microhábitat de un escorpión se puede considerar como un factor importante en la distribución de las especies o de sus diferentes estadios de desarrollo (crías, juveniles y adultos), debido a que la mayoría dependen de alguna estructura específica del hábitat en el cual viven (MacFadden & Capen 2002, Vitt *et al.* 2007, Bustos-Zagal *et al.* 2013). Sumado a lo anterior, la caracterización de los microhábitats se usa comúnmente para entender la variación en la abundancia de las especies; ya que existe una estrecha relación entre algunas variables del microhábitat y la abundancia de especies, especialmente a grandes escalas espaciales (McCormick & Polis 1990). A nivel de la región Caribe se han realizado estudios de uso y preferencia de microhábitats por escorpiones (Gómez *et al.* 2013, Álvarez *et al.* 2013, Bravo & Rodiño 2013, Sará-Castillo *et al.* 2017, Franco 2017, Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020); demostrándose la asociación de estos artrópodos a microhábitats específicos como la hojarasca, corteza de árboles, madrigueras, galerías en árboles entre otros. A pesar de la importancia de este tema, en los MM los esfuerzos para el estudio de escorpiones son bastante bajos; sobre todo cuando se ha incrementado la investigación sobre los fragmentos de bosque seco y la disminución de la cobertura arbórea por la explotación de la tierra con fines comerciales. Es posible que estas alteraciones afecten la disponibilidad y calidad de microhábitats, lo cual puede incidir en una respuesta diferenciada de las especies de escorpiones con variaciones en sus abundancias.

De esta manera, se hace indispensable analizar la variación de la frecuencia de uso de microhábitats de cuatro especies de escorpiones perteneciente a las familias Buthidae (*Ananteris columbiana*, *Tityus (Archaeotityus) tayrona* y *Tityus (Atreus) aff. festae*) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus*) en un fragmento de BST en el Cerro El Hondible en los Montes de María (MM), Carmen de Bolívar. De esta manera, se busca actualizar la



biodiversidad de los escorpiones para el departamento y aportar nuevos datos sobre aspectos ecológicos como el uso y preferencia de microhábitats de estos arácnidos.



2. MARCO TEÓRICO

2.1. Clase Arachnida

La clase Arachnida, también conocida como arácnidos, pertenece al filo de los artrópodos, concretamente al subfilo de los quelicerados. Los arácnidos son el mayor grupo de quelicerados conformado por unas 102.000 especies, la segunda clase que más especies posee estando detrás de los insectos (Padilla & Cuesta 2003). Los arácnidos presentan 11 órdenes, entre los cuales se destacan órdenes como Araneae y Scorpiones.

2.1.1 Orden Scorpiones

En el orden Scorpiones, se encuentran los artrópodos quelicerados más antiguos, con su origen a mediados del Silúrico (425 – 450 millones de años) (Saldarriaga & Otero 2000, Lourenço 2002, Padilla & Cuesta 2003, Dunlop *et al.* 2008, Wendruff *et al.* 2020). Son fácilmente reconocibles y diferenciados de otros órdenes de arácnidos por presentar una región caudal bien desarrollada, cuyo extremo distal posee un aguijón (González-Sponga 1984).

Filogenéticamente poseen las siguientes sinapomorfías morfológicas: órganos sensoriales a manera de un par de peines (pectinas) en la región antero-ventral del abdomen (prosoma), el opistosoma claramente subdividido en mesosoma y metasoma (Fig. 1A), la presencia de glándulas de veneno en la porción terminal del abdomen (Agudelo 2004). Además, se les conoce por ser organismos que presentan reproducción por medio de oviparidad y exhibición de fluorescencia ante exposición a luz ultravioleta (Brownell & Polis 2001, Lourenço 2002, Padilla & Cuesta 2003, Agudelo 2004).

El cuerpo de los escorpiones consta de dos tagmas: Un prosoma o cefalotórax cubierto dorsoventralmente por un caparazón (Hjelle 1990). En el centro del caparazón hay un par de ojos medianos, grandes y elevados (Teruel & Melic 2015), aunque algunos presentan ausencia de estos ojos medios como la familia Troglotayosicidae (Ochoa *et al.* 2010, Botero-Trujillo *et al.* 2017). Además, hay entre dos y cinco pares de ojos laterales pequeños, a lo



largo de borde anterolateral del caparazón (Hjelle 1990). En la región ventral del prosoma están situados tres tipos de apéndices: los quelíceros que no poseen coxas, un par de pedipalpos y cuatro pares de coxas de las patas locomotoras (Fig. 1B) (González-Sponga 1996). El Opistosoma que se inicia por detrás del cefalotórax y está cubierto por unas placas esclerotizadas llamadas tergitos, mientras que ventralmente inicia posterior al esternón disperso en placas llamadas esternitos. El Opistosoma está compuesto por 12 segmentos, subdivididos en *mesosoma* (7 segmentos) y *metasoma* o cola (5 segmentos) (Fig. 1A).

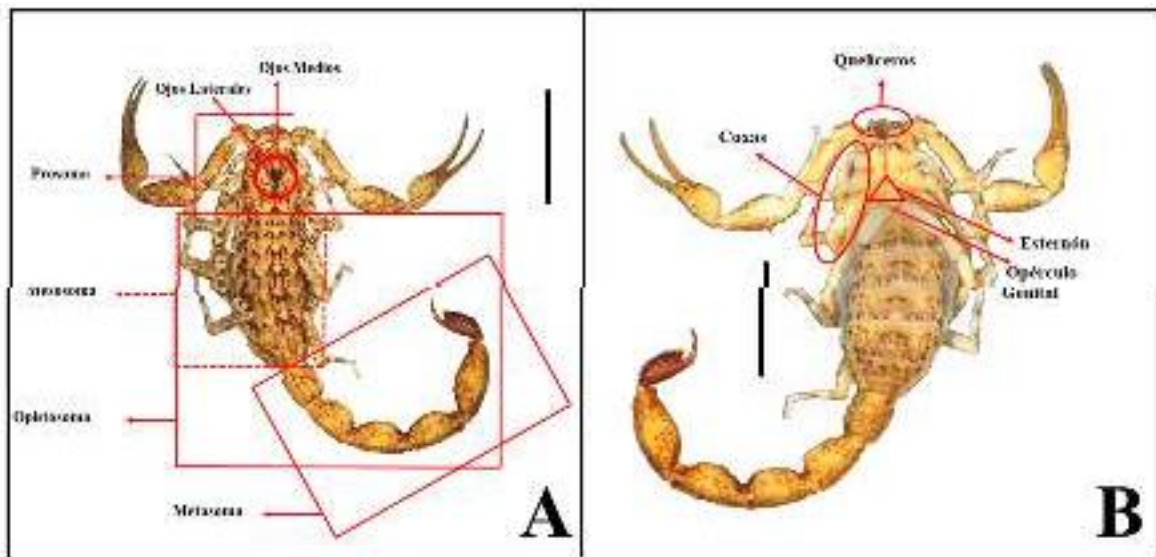


Figura 1. Estructura general de un escorpión. **A.** Vista dorsal, **B.** Vista Ventral. *Tityus (Archaeotityus) tayrona* Lourenço, 1991. Escala 5 mm.

El *mesosoma* dorsalmente está cubierto por siete placas transversas (los tergitos) las cuales son quitinosas y esclerotizadas no fusionadas. Ventralmente se encuentran los esternitos, justo detrás del esternón, el primer segmento del mesosoma porta un par de opérculos genitales, los cuales recubren el gonoporo, y se hallan ocultos por la placa genital (Agudelo 2004). En el segundo segmento, se encuentran las pectinas o peines; órganos sensoriales que son exclusivos de los escorpiones (William 1987, Polis 1990), separados de la pata media y en su base, por una serie de piezas de redondeadas a triangulares denominadas fulcros (ausentes en varios géneros o incluso en familias enteras (Teruel & Melic 2015)). Desde el tercero al sexto segmento se encuentran lateralmente los estigmas; aperturas respiratorias



unidos entre sí por la placa pectínea (González-Sponga 1996); los cuales se comunican con órganos respiratorios llamados “pulmón libro” y poseen una membrana en la parte lateral entre tergitos y esternitos llamada pleura (Hjelle 1990).

El *metasoma* conocido como “cola” o “cauda” es una proyección angosta y subcilíndrica constituida por cinco segmentos el último de los cuales termina en la papila anal y se continua con el telson que posee acúleo o aguijón subdividido en una vesícula bulbosa que aloja a las glándulas de veneno y termina en un aguijón a manera de espina recurvada en su extremo distal (Hjelle 1990) utilizada para inocular el veneno y proteger la glándula que lo produce (Hjelle 1990, Polis 1990).

2.2. Biología

Los escorpiones son animales de hábitos nocturnos, salen en las horas del crepúsculo cuando abandonan sus refugios en busca de alimento y/o pareja (Polis 1990). Durante el día suelen esconderse debajo de troncos, rocas, hojarasca, corteza de árboles, dentro de madrigueras; habitualmente se alimentan de insectos, arácnidos y otros artrópodos, aunque también pueden alimentarse de pequeños vertebrados (Williams 1987, Polis 1990, Hoffman 1993, Flórez 2001, Agudelo 2004, Bravo & Rodiño 2013, Franco 2017, Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020). Suelen ser solitarios con algunas excepciones, como en la familia Hormuridae, donde algunas especies pueden presentar comportamiento gregario (Polis 1990). Los escorpiones son generalmente dioicos y aunque el macho carece de un falo, la inseminación se hace a través de un hemiespermatóforo (sexual-indirecta) (Polis 1990, Prendini 2001), el cual es fijado en una superficie firme e introducida en el área genital de la hembra mediante un cortejo o baile en donde ambos se toman por los pedipalpos, este proceso puede durar de cinco minutos hasta cinco días (Polis 1990), finalizando con fecundación; los embriones se desarrollan en el oviducto de la hembra (Polis 1990, Rupper & Barnes 1995, Bravo & Rodiño 2013). Los escorpiones no ponen huevos, son ovovivíparos o bien vivíparos, no presentan estados larvales, y el tiempo de gestación y el número de crías varía según la especie, puede tener desde una y sobrepasar las 100 (Polis & Sissom 1990). Al nacer las crías, la hembra progenitora las lleva a cuevas (dorso); su madre las defiende de los enemigos



con el aguijón del telson amenazando a quien se atreva a acercarse y cuando alcanzan su primera muda bajan del dorso de la madre para iniciar su vida en solitario (Flórez 2007). Los escorpiones alcanzan su madurez después de los seis meses y pueden vivir entre 2 y 10 años, aunque algunas especies pueden alcanzar a vivir hasta 25 años (Brownell & Polis 2001, Pineda & Flórez 2002, Agudelo 2004). El ciclo de vida varía dependiendo la especie (Polis & Sissom 1990), sin embargo, se ubican entre los grupos de invertebrados con ciclos de vida más largos en los cuales se reproducen en repetidas ocasiones (Polis 1990, Polis & Sissom 1990, Brownell & Polis 2001, Pineda & Flórez 2002).

2.3. Ecología

2.3.1. Hábitats

Los escorpiones ocupan una gran variedad de hábitats terrestres, los cuales pueden dividirse en dos grupos generales basados en microhábitats de preferencia: especies que viven en el suelo, que viven en madrigueras o debajo de desechos superficiales, como rocas o troncos, y especies arbóreas, encontradas a varias alturas sobre la vegetación (Polis 1990).

Los escorpiones han sufrido escasas modificaciones morfológicas y se han adaptado a los cambios geoclimáticos que ha sufrido la Tierra (Saldarriaga & Otero 2000); razón por la cual presentan una distribución geográfica amplia, abarcando todos los continentes exceptuando la Antártida (Polis 1990). Viven en regiones tropicales y subtropicales del mundo, hasta 50° de latitud norte y sur (Lucas & Meier 1995). Se han reportado en ambientes desérticos, sabanas, prados, bosques secos, bosques subhúmedos y bosques húmedos (lluviosos) (Hoffman 1993, Polis 1990).

Algunas especies viven en cuevas de hasta 2.500 m de profundidad y es posible encontrarlos desde el nivel del mar hasta los 5.050 m de altitud, con una mayor riqueza entre los 0 y 2.000 m (Polis 1990, Ochoa *et al.* 2010, Álvarez *et al.* 2013, Botero-Trujillo *et al.* 2017, El Hidan *et al.* 2017).

2.3.2. Uso de recursos



A menudo la totalidad de un área de estudio se considera disponible para cada individuo, y la proporción media de cada hábitat en el área de estudio utilizado por un animal se considera como medida de disponibilidad de ese hábitat para cada animal (Manly *et al.* 1993). Por tanto, un recurso es todo aquello que al ser usado por un individuo deja de estar disponible para el resto de los individuos contribuyendo al buen mantenimiento y funcionamiento de las poblaciones (Liebig 1845). Los recursos pueden ser representados como cantidades que pueden ser minimizadas o reducidas a causa de las distintas actividades de los organismos.

La alta similitud en el uso de los recursos de forma predeterminada (por especies morfológica, comportamental y filogenéticamente similares) en condición de simpatria conduce a una segregación interactiva (Gause 1934). Por lo tanto, las variaciones en el uso de los recursos deben ser variables en por lo menos tres dimensiones principales (espacial, temporal y trófica) entre las especies que coexisten en la misma comunidad ecológica (Pianka 1973, Schoener 1974). Son los recursos espaciales los relacionados con los distintos usos de hábitats y microhábitats de las distintas especies en un ecosistema determinado (Pianka *et al.* 1979). En este caso, el uso de los recursos que le dan las especies a los distintos microhábitats puede generar grandes cambios a nivel de especie. Tenemos el caso de las denominadas **especies crípticas**: catalogadas como aquellas especies aisladas reproductivamente de otras especies, pero filogenética y morfológicamente similares. En el otro extremo las **especies enigmáticas**: las cuales son taxones genéticamente distintos, pero muy similares en su morfología y ecología (Lomolino *et al.* 2010).

Por otro lado, cabe indicar que el hábitat es el lugar físico o parte de un ecosistema, ocupado por un organismo particular. En realidad, es una ubicación geográfica que describe características específicas en la región donde vive un organismo (Beatley 1975). En el caso del microhábitat que es un subconjunto del hábitat, se estiman esas características como cantidades de variación en la composición de las especies, siendo las características distintas a las del hábitat (Beatley 1975, Polis 1990). Cabe resaltar que la variación entre macrohábitats es mayor a la de los microhábitats, por consiguiente, las variables del microhábitat pueden tener capacidad limitada para predecir la abundancia de especies, especialmente a grandes escalas espaciales (Beatley 1975) en organismos de alta selectividad



como los escorpiones (Polis 1990, Cagnolo *et al.* 2009, Álvarez *et al.* 2013, Lira *et al.* 2013, Lira & Souza 2014, Franco 2017, Lira *et al.* 2019).

El uso del microhábitat se caracteriza mediante la identificación del sustrato donde se encuentra un individuo en el momento de su captura, los cuales pueden ser categorizados como Suelo Desnudo (SD), Galerías en el Suelo (GS), Hojarasca (H), Vegetación Baja (VB), Sobre o Dentro de Cortezas en Árboles (CA), y Oquedad de Troncos Arbóreos (OA) (Álvarez *et al.* 2013, Lira *et al.* 2013, Lira & Souza 2014, Bedoya-Roqueme & Quirós Rodríguez 2020).

Diversos índices sirven para inferir si hay uso o preferencia de microhábitats o si el uso es asimétrico o no (Fernández-Olalla & San Miguel-Ayanz 2007, Montenegro & Acosta 2008, Blanco 2009, Macip-Ríos *et al.* 2013, Nime *et al.* 2016). No obstante, la preferencia de hábitat solo puede ser inferida o evaluada de manera indirecta, por medio del uso diferencial que hace el organismo de algunos recursos físicos y biológicos presentes en los parches (Litvaitis *et al.* 1994). Según Underwood *et al.* (2004), obtener la preferencia de hábitat de una especie a partir de medidas indirectas, como el uso y la selección, no permite definir de manera fiable todas las necesidades ecológicas de ésta a lo largo de su ciclo de vida; por lo que proponen que la preferencia de hábitat deba ser evaluada como la diferencia entre la proporción relativa de todos los recursos usados y la disponibilidad de los mismos. Por ello es importante saber que la distribución de los escorpiones no solo es dependiente de la interacción de la selección de microhábitats por parte de especies, sino que se ve influenciada por factores regionales como el clima, la topografía o el complejo geológico y a escalas locales por la precipitación, temperatura, tipo de sustrato y fisionomía de la vegetación. (Prendini 2005).

2.3.3. Hábitos alimenticios

Las principales presas de los escorpiones son escarabajos, cucarachas, cochinillas, grillos, tijeretas, arañas y otros animales de menor tamaño (Teruel & Melic 2015), y en algunos casos escorpiones, dado que el canibalismo es muy frecuente (Polis 1990, Peretti & Acosta 1999, Flórez 2001, Teruel & Melic 2015). Todas las especies son consideradas depredadoras



generalistas (Polis 1990, McCormick & Polis 1990). Los escorpiones suelen utilizar, más que la visión o la audición, sistemas sensoriales para detectar sus presas (Polis & McCormick 1986, McCormick & Polis 1990). Inmovilizan a sus presas utilizando veneno producido por un par de glándulas que se encuentran en la base del aguijón (Teruel & Melic 2015). Sin embargo, algunas especies pertenecientes a la familia Hormuridae y Chactidae solo usan sus quelas para dominar a la presa (Polis 1990, Lourenço 1997, Flórez 2001, Teruel & Melic 2015). Para las especies que usan su veneno, lo inoculan al contraerse los músculos que rodean las glándulas, saliendo al conducto que lleva el veneno al exterior a través del aguijón (García-Naranjo 2006). Y lo inyectan principalmente en el espacio subcutáneo y raras veces en el intravenoso. Este, una vez ingresa, se distribuye en los tejidos de manera bastante rápida, con una vida media de distribución que oscila entre cuatro y siete minutos (García-Naranjo 2006). Una vez inmovilizada su presa, es triturada con ayuda de los quelíceros y las gnatobases de las coxas del pedipalpo (Teruel & Melic 2015). La masa triturada es predigerida en la cavidad pre-oral por líquidos enzimáticos que son vertidos, los fluidos resultantes son succionados hacia el interior del tubo digestivo y las partes no digeribles son regurgitadas (Flórez 2007).

2.3.4. Enemigos naturales

Los escorpiones, a pesar de ser considerados depredadores y estar provisto de glándulas venenosas, también son presa de otros animales vertebrados e invertebrados (Polis 1990). Lira *et al.* (2016) presentaron el primer caso de depredación de un escorpión por parte de un insecto asesino juvenil perteneciente a los redúvidos. También son cazados por grandes ciempiés, tarántulas, opiliones, ambliopígidos, hormigas, coleópteros, heterópteros, chilópodos, solpúgidos, arañas y otros escorpiones (Cloudsley-Thompson 1960, Williams 1966, Cloudsley-Thompson 1977, McCormick & Polis 1990, Punzo 1998, Melic 2000, Moreno-González & Hazzi 2012, Stevenson & Stohlgren 2015). Entre los vertebrados predadores de escorpiones más comunes se encuentran diversas aves (especialmente búhos y lechuzas (Guerrero *et al.* 2017)) y algunos roedores, serpientes, anfibios, lagartos, y mamíferos como murciélagos, musarañas y ratones saltamontes (Polis *et al.* 1985,



McCormick & Polis 1990, Polis 1990, Teruel & Melic 2015). Flórez & Blanco (2010) reportaron a *Tityus (Archaeotityus) tayrona* Lourenço, 1991 y *Ananteris columbiana* Lourenço, 1991 como presas de anuros en la región de la costa Atlántica de Colombia al revisar sus contenidos estomacales, mientras que Botero-Trujillo (2006) también revisó contenidos estomacales de anuros, destacando que los escorpiones son parte de su dieta.

2.3.5. Familias de escorpiones presentes en Colombia

Según Lourenço & Rossi (2016) existen unas 2120 especies descritas, agrupadas en 22 familias y según Rein (2020) existen aproximadamente 2567 especies.

En Colombia se encuentran registradas las familias **Buthidae** Koch. 1837; **Chaetidae** Pocock. 1893; **Diplocentridae** Karsch. 1880; **Hormuridae** Laurie. 1896 y **Troglotayosicidae** Lourenço. 1998 (Flórez 2001, Ochoa *et al.* 2010, Flórez 2013, Botero-Trujillo *et al.* 2017, Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020). Algunas con distribución restringida y otras con distribución en casi todo el territorio nacional. Se han reportado 14 géneros y aproximadamente 81 especies (Flórez 2013), sumado a ello reportes de *Tarsoporosus kugleri* Shenkel, 1932, *Tityus (Tityus) grottoedensis* Botero-Trujillo & Flórez, 2014 y *Troglotayosicus meijdeni* Botero-Trujillo *et al.* 2017, por lo cual, en la actualidad el número de especies asciende a 83.

2.3.5.1. Buthidae

Constituye la familia con mayor riqueza en Colombia, con 51 especies aproximadamente, distribuidas en cinco géneros: *Ananteris* Thorell 1891, *Centruroides* Marx 1890, *Microtityus* Kjellesvig-Waering 1966, *Rhopalurus* Thorell 1976 y *Tityus* Koch 1836, este último con tres subgéneros *Archaeotityus* Lourenço 2006, *Atreus* Gervais 1843 y *Tityus* Koch 1836 (Botero-Trujillo & Flórez 2014). Los representantes de esta familia pueden ser reconocidos por los siguientes caracteres diagnósticos: la mayoría con esternón triangular o subtriangular (excepto *Microtityus*), con una espina subaculear (por debajo del telson) que puede ser aguda o romboide y carecen de tricobotrias en la parte ventral de la patela de los pedipalpos (Fig. 2A).



2.3.5.2. Chactidae

Esta familia se caracteriza por presentar un esternón pentagonal o subpentagonal, no presentan espina subaculear o muy raramente con varias espinas alineadas o en una fila de gránulos bajo el aguijón; son de tamaños medianos a grandes (40 mm en promedio) (González-Sponga 1998). Presentan generalmente coloración marrón oscura, con texturas cuticulares casi lisas y brillantes, poseen cinco o más tricobotrias en la región ventral de la patela de los palpos. En algunos géneros de Cháctidos, y particularmente en *Chactas*, se encuentra una serie de micro-ranuras dispuestas en serie sobre la superficie ventral del dedo móvil del quelícero denominado “sérula” (González-Sponga 1998, Flórez 2013). En Colombia se han reportado siete géneros y aproximadamente 25 especies (Flórez 2013) (Fig. 2B).

2.3.5.3. Diplocentridae

Santibáñez-López *et al.* (2017) mencionaron a Diplocentridae como una familia válida, caracterizada por tener esternón pentagonal o subpentagonal, y un tubérculo subaculear grande, aplanado y piloso.

En Colombia está representada por un solo género: *Tarsoporosus* Francke, 1978 (Fig. 2C), que se caracteriza por presentar numerosos poros en el tarso. Del género se han reportado dos especies para Colombia: *Tarsoporosus anchicaya* Lourenço & Flórez 1990 y *Tarsoporosus macuira* Teruel & Roncallo, 2007, de las cinco descritas para el género. Bravo & Rodiño (2013) identificaron en su trabajo la especie *Tarsoporosus cf kugleri* Shenkel 1932, ampliándose a tres el número para Colombia. El género presenta muchos taxones colectados y sin identificación específica en la región Caribe y Colombia (Flórez com. pers. 2020), entre ellas se encuentran *Tarsoporosus* sp1 para el departamento de Córdoba (Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020) y *Tarsoporosus* sp2 para Bolívar (Obs. pers.).

2.3.5.4 Hormuridae



Esta familia en Colombia está representada por un único género, *Opisthacanthus* Peters, 1861 con una sola especie: *Opisthacanthus elatus* Gervais, 1844. El género *Opisthacanthus* se caracteriza por ser de gran tamaño (69.2 – 90.7 mm) y de coloración oscura o marrón. Presentan doble fila de dentículos en el borde interno de los dedos de la quela (estas filas algunas veces están fusionadas en la base), espinas tarsales y pectinas en general con menos de 10 dientes en ambos sexos (Polis 1990) (Fig. 2D). Poseen quelas de gran tamaño, porción caudal corta y ausencia de espina subaculear. También se les reconoce por el tamaño de escisión en el borde anterior del caparazón, el tamaño y capa del opérculo genital en particular en las hembras debido a la morfología de las pectinas, y el tamaño y morfología del tubérculo anterior de la patela del pedipalpo (Lourenço *et al.* 2017).

2.3.5.5. Troglotayosicidae

Las especies de esta familia son cavernícolas (especies que habitan en cuevas) o viven en áreas fuera de las cuevas, pero todas tienen troglomorfias como pérdida o reducción de ojos, despigmentación y atenuación de apéndices, los cuales se perdieron a través de la evolución por ser poco útiles al habitar en cuevas de gran profundidad, frías y oscuras (Botero-Trujillo *et al.* 2012, Botero-Trujillo *et al.* 2017). Su coloración es marrón claro o amarillo oscuro (Botero-Trujillo *et al.* 2017).

Hasta ahora solo han sido reportadas tres especies del género *Troglotayosicus* Lourenço, 1981 (Fig. 2E); dos en la región andina del departamento de Nariño y una en la región Andina del departamento de Huila *Troglotayosicus humiculum* Botero-Trujillo & Francke, 2009, *T. hirsutus* Botero-Trujillo *et al.* 2012 y *T. meijdeni* Botero-Trujillo *et al.* 2017 respectivamente.

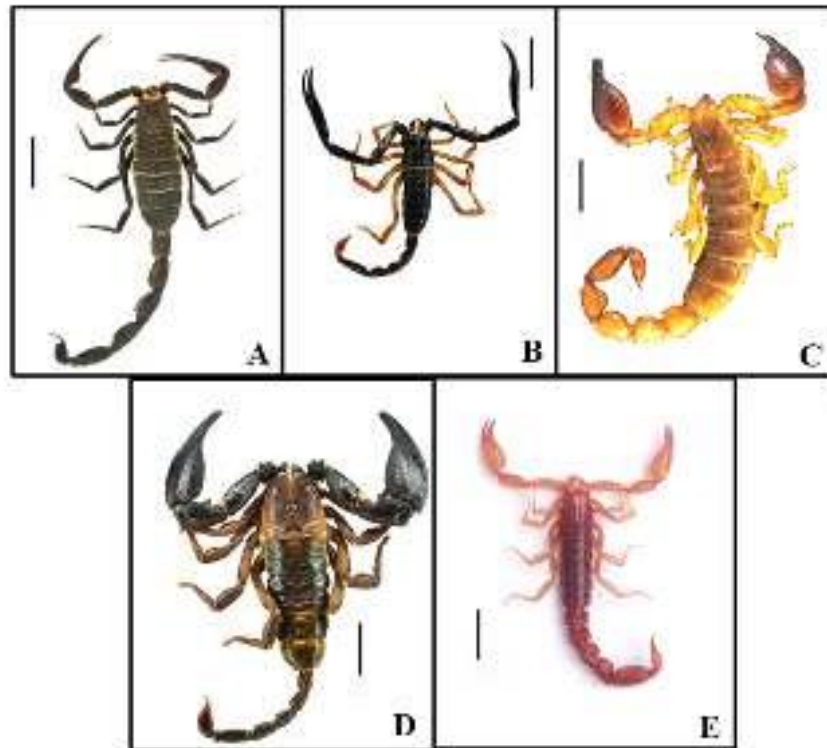


Figura 2. Ejemplares de familias presentes en Colombia: (A) Familia Buthidae: *Tityus* (*Atreus*) aff. *festae*, (B) Familia Chactidae: *Chactas brevicaudatus* (Tomado de Sará-Castillo 2015). (C) Familia Diplocentridae: *Tarsoporosus* sp. (D) Familia Hormuridae: *Opisthacanthus elatus*. (E) Familia Troglotayosicidae: *Troglotayosicus hirsutus* (Tomado de Botero-Trujillo *et al.* 2012). Escala = 5 mm.

2.4. El Bosque Seco Tropical (BST)

Definir qué determina al BST ha sido complejo ya que este tipo de bosque usualmente está presente en gradientes altitudinales y climáticos donde existen otros tipos de ecosistema que van desde bosques húmedos hasta sabanas y desiertos (Miles *et al.* 2006). Sin embargo, es considerado un bioma dado que incluye un conjunto de ecosistemas muy similares entre sí por su fisionomía y vegetación (Hernández-Camacho 1992, Toro 2004). En el sentido más amplio, el BST es simplemente un bioma forestal (Mooney *et al.* 1995), que puede definirse como formaciones vegetales dentro de los trópicos que presentan una cobertura boscosa continua y que se distribuyen entre los 0-1000 m de altitud; presentan temperaturas superiores a los 24 °C (piso térmico cálido) y precipitaciones entre los 700 y 2000 mm anuales, con uno



o dos periodos marcados de sequía al año (Holdridge 1967, Murphy & Lugo 1986, Janzen 1988, Ceccon *et al.* 2006, Hayden & Greene 2009). Según Hayden & Greene (2009) son áreas donde hay una sequía (<30 mm de lluvia por mes durante al menos cuatro meses) y una temporada de lluvias de varios meses de duración y hay más de 100 mm de lluvia mensual. El hecho de que la sequía esté en el período de evapotranspiración mínima (donde la evapotranspiración supera a la precipitación) permite la formación de bosques en lugar de una vegetación arbustiva (Holdridge 1967, Murphy & Lugo 1986, Hayden & Greene 2009).

En Colombia, el BST se caracteriza por tener climadiagramas unimodales o bimodales, de acuerdo con su ubicación. Cabe destacar que el Bosque Seco en Colombia está entre los ecosistemas más amenazados del país con una relictualidad del 4% respecto a su área de distribución original (Miles *et al.* 2006, Pizano & García 2014). Sin embargo, para Colombia, el BST es el segundo ecosistema en extensión de todo el territorio (González & Devia 1994). Originalmente este ecosistema cubría más de nueve millones de ha, de las cuales quedan en la actualidad apenas un 8% (Díaz 2006). Lo más preocupante es que tan sólo el 5% de lo que queda, es decir, el 0.4% de lo que había, está presente en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) (Pizano & García 2014). A pesar de su importancia biológica, se estima que al menos el 48 % de la extensión de estos bosques se ha perdido debido al cambio de uso del suelo)

Los ecosistemas tropicales son los más biodiversos del planeta (Calle 1994), por tanto, la transformación del BST afecta directamente los procesos ecológicos que operan al interior de los ecosistemas y a una gran parte de la biodiversidad mundial (Su *et al.* 2012). Las condiciones únicas de los BST generan mayor diversidad estructural y fisiológica de flora y fauna (Mooney *et al.* 1995), mezclando especies caducifolias con siempre verdes (perennifolias), constituyendo patrones complejos de tipo ecofisiológico (Burnham 1997). Además, se caracterizan también por el alto número de endemismos florísticos que pueden estar entre el 43 y 73%, solamente superado por los bosques amazónicos (Kalascka *et al.* 2004).

Los fragmentos de BST en los Montes de María (MM) han sido afectados por la deforestación, pavimentación de vías, extensión de fronteras agrícolas y ecoturismo, que



ocasionan problemas ambientales como deslizamientos, erosiones de suelos y deterioro del hábitat de la fauna. Algunos pobladores realizan explotación furtiva de sus bosques, lo que origina un lento pero grave deterioro del hábitat con siembras de productos como el aguacate, cacao, ñame, café, plátano, yuca y maíz (Herazo *et al.* 2017). Sin embargo, existen zonas protegidas como El Santuario de Fauna y Flora Los Colorados, el relicto de bosque más importante en el sector norte de la Serranía de San Jacinto (Aguilera 2013). También existen zonas de gran riqueza vegetal no protegidas y con potencial grado de explotación en la denominada alta montaña, como los cerros Hondible, La Cansona, La Sierra, La Pita, Mamón de María, Cerro el Quindío y Macayepos. Estos presentan un considerable grado de conservación debido a que durante mucho tiempo los grupos armados dominaron los territorios y por temor de las comunidades no eran transitadas libremente. Estos hábitats se caracterizan por presentar alto porcentaje de humedad relativa y altos niveles de precipitación y ser muy poco transitados (Semana 2016).

2.5 Análisis unificado de superposición de nichos (UANO)

En la determinación de la preferencia de microhábitats, para muchos organismos, los ejes de recursos múltiples cuantifican el espacio del nicho. Cada eje puede ser descrito por un tipo diferente de datos, por ejemplo, datos categóricos, continuos, de conteo o binarios, así como electividad (preferencia) (Geange *et al.* 2011). Por tanto, las mediciones derivadas de diferentes tipos de datos se pueden combinar en un Análisis Unificado de Superposición de Nichos (UANO por sus siglas en inglés: Unified Analysis of Niche Overlap) promediando sobre múltiples ejes (Geange *et al.* 2011) que puede abordar las preguntas planteadas comúnmente por los ecólogos sobre una población (e.g. ¿ocupan dos especies diferentes espacios de nicho?) y ecologistas comunitarios (e.g. ¿hay varias especies distribuidas uniformemente en un espacio del nicho?).



2.6. Análisis de redes hábitats-especies

En general una red es una representación gráfica que puede utilizarse para visualizar dinámicas en las comunidades ya que pueden indicar qué especies interactúan con cuál (es) e incluso la intensidad de la propia interacción (Bascompte *et al.* 2003).

Las redes ayudan a: (1) evaluar la fragilidad de la red ante la pérdida de especies, (2) identificar las especies clave, (3) ponderar el papel específico de plantas, animales o insectos endémicos, (4) su estudio puede ser clave para determinar estructura función y dinámica en las comunidades, sobre todo en aquellas en donde se presentan cambios por disturbios (antrópicos o naturales) y se generan procesos de secesión (Guimarães & Guimarães 2006). Las variables bióticas (e.g. estructura vegetal) y abióticas (e.g. temperatura y humedad relativa) pueden definir un hábitat. Esta asociación modula los requerimientos fisiológicos que enfrentan los organismos a partir de la disposición de recursos y las características físicas del entorno (Hurtado-Díaz *et al.* 2017). Por tanto, el análisis de red permite estimar la importancia de una especie (nodo) o microhábitats específicos en un paisaje dado, y cuantifica las propiedades emergentes de redes enteras de hábitats. Estas métricas pueden abordar preguntas clave aplicadas y se puede dividir en dos grupos: propiedades emergentes de toda la red y las métricas a nivel de nodo que miden el rol de nodos individuales (es decir, hábitats únicos, sitios o especies) en la red (Dormann *et al.* 2009). Para ello se seleccionan por ejemplo épocas (seca y lluviosa) con el fin de observar el comportamiento temporal de las interacciones hábitats-especies, donde las especies son nodos y el enlace entre un microhábitat y una especie es más denso cuanto mayor actividad haya. El modelado de las interacciones especie-hábitat como red bipartita describe interacciones antagonistas o mutualistas (Bascompte & Jordano 2007).



3. ANTECEDENTES

En el Neotrópico se ha incrementado el esfuerzo por conocer la ecología de los escorpiones y su importancia ecológica. En este sentido sobresalen trabajos para países como Argentina (Nime *et al.* 2013), Brasil (Lourenço 1994, Warburg 2000, Yamaguti 2006, Kaltsas *et al.* 2009, Lira *et al.* 2013, De Araujo & Madeiros 2014), Costa Rica (Quesada & Stoner 2004, Ponce-Saavedra *et al.* 2006, McReynolds 2008, Ramírez-Arce 2015), Cuba (Teruel & Montan 2005), México (González-Santillán 2004, Francke 2007, Ponce-Saavedra & Francke 2013a, b), Uruguay (Costa & Pérez 1994, Toscano-Gadea 2008) y Venezuela (González-Sponga 2004, Rojas-Runjaic & De Souza 2007, Rojas-Runjaic *et al.* 2008). Estos autores mencionaron su atención acerca de los microhábitats para especies que cohabitan, uno de los hallazgos realizados por Lira *et al.* (2013) fue encontrar dos especies en el mismo microhábitat, a lo que denominan colonización de microhábitat inter e intraespecífica.

Otra de las conclusiones importantes es la asociación de algunas especies a la vegetación, utilizando la corteza de los árboles como medio de refugio y como sitios para acechar presas (Ponce-Saavedra *et al.* 2006). Además, del uso de material vegetal en el suelo, rocas y madrigueras hechas por otros animales como sitios de protección en el día por especies del género *Centruroides* (González-Santillán 2004). En el caso de las madrigueras, muchas especies tienen preferencias por la granulometría del suelo, densidad y contenido de humedad (Vazirianzadeh *et al.* 2017).

La mayor parte de las investigaciones concluyen que la relación microhábitat-especies tiene un componente ecomorfotípico que las relaciona específicamente a dichos microhábitats, pero ello va de la mano con estabilidades microclimáticas. Estas a su vez favorecen el establecimiento de especies, destacando cuán importantes son los factores ambientales para la estructura poblacional de especies que cohabitan en ecosistemas como los BST.

En Colombia se encuentran trabajos como los presentados por Flórez (2014), donde se destacan aspectos ecológicos como la biología y sistemática de los escorpiones. Por otro lado, Otero *et al.* (2004) se enfocaron en la ecoepidemiología de un grupo de escorpiones de importancia médica, Botero & Fagua (2007) estudiaron la distribución geográfica de algunas especies de escorpiones, reportaron por primera vez la presencia de *Ananteris colombiana* y



Tityus (Archaeotityus) tayrona, *Rhopalurus laticauda* en el departamento de Atlántico, *Tityus (Archaeotityus) betschi* en el departamento de Antioquia, y de *Tityus (Atreus) forcipula* en los departamentos de Cundinamarca y Tolima. Por otro lado, Gómez & Otero (2007) y Guerrero-Vargas *et al.* (2014) realizaron la revisión de algunos aspectos biológicos, epidemiológicos y ecológicos de los escorpiones de Colombia y su incidencia en las poblaciones humanas.

En la región Caribe Colombiana se ha empezado a contemplar el estudio sobre los aspectos ecológicos de los escorpiones. Entre ellos tenemos el presentado por Teruel & Roncallo (2008), quienes realizaron la distribución y taxonomía de especies para los departamentos de la Guajira y Bolívar. Álvarez *et al.* (2013), analizaron el uso de microhábitats por escorpiones para una zona del departamento de Sucre, y describen que *Opisthacanthus elatus* y *Tityus (Atreus) aff. festae* se encontraron asociados de forma significativa al microhábitat bajo o dentro de objetos en el suelo. En el caso de Bravo & Rodiño (2013), además de describir la escorpiofauna del departamento de Córdoba, mencionan los ecomorfotipos apreciables los cuales se relacionan con el uso de microhábitats de escorpiones. En el departamento del Magdalena, Franco (2017), además de tener en cuenta la diversidad de escorpiones para la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), mencionan aspectos ecológicos como la distribución por microhábitats de los escorpiones y propone una separación por ecomorfotipos considerando las adaptaciones morfológicas de los escorpiones debido al uso de microhábitats. Por otro lado, Bedoya-Roque & Quirós-Rodríguez (2020) realizaron un inventario de la escorpiofauna del departamento de Córdoba, en el cual se hace mención al uso de microhábitats para las especies reportadas (y un nuevo taxón no descrito) y su distribución por departamento y por región.

Aunque los escorpiones habitan muchos tipos de ecosistemas, en muchas zonas de Colombia la información sobre la preferencia y uso de microhábitats por especies no es precisa. En el caso de los BST del departamento de Bolívar, los aspectos ecológicos presentados en especies podrían variar con respecto a otros miembros de la familia y es un factor importante a destacar para el área de estudio; ya que se realizaron a nivel de especie, lo cual es novedoso en esta zona del departamento.



4. PREGUNTA PROBLEMA

¿Cómo es la variación de la frecuencia de uso y preferencia de microhábitats de cuatro especies de escorpiones pertenecientes a las familias Buthidae (*Ananteris columbiana*, *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* y *Tityus*. (*Atreus*) aff. *festae*) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus*) en un fragmento de BST en el Cerro El Hondible en los Montes de María (MM)- Carmen de Bolívar?

5. HIPÓTESIS

La frecuencia de uso de microhábitats está relacionada con los cambios en la temperatura, humedad ambiental y humedad del microhábitat.

6. OBJETIVOS

6.1. General

- Analizar la variación de la frecuencia de uso y preferencia de microhábitats de cuatro especies de escorpiones de las familias Buthidae (*Ananteris columbiana*, *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* y *T. (Atreus)* aff. *festae*) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus*) en un fragmento de BST en el Cerro El Hondible en los Montes de María (MM), Carmen de Bolívar.

6.2. Específicos

- Estimar la abundancia de cuatro especies de escorpiones de las familias Buthidae (*Ananteris columbiana*, *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* y *T. (Atreus)* aff. *festae*) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus*) en el área de estudio.
- Determinar la preferencia de microhábitats de cuatro especies de escorpiones de las familias Buthidae (*Ananteris columbiana*, *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* y *T. (Atreus)* aff. *festae*) y Hormuridae (*Opisthacanthus elatus*) en el área de estudio.
- Relacionar las variables ambientales (temperatura del microhábitat, del escorpión y ambiental, humedad relativa y del microhábitat) con la variación de la abundancia de escorpiones en el área de estudio.



7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Área de estudio

El trabajo se realizó en el cerro Hondible localizado a $9^{\circ}46'09.5''$ N y $75^{\circ}18'31.7''$ O, en la subregión de los Montes de María, Bolívar, Colombia. El cerro presenta una elevación de 437 m ubicado a 29.4 km noreste del municipio del Carmen de Bolívar (Fig. 3). Limita al noroeste con Santo Domingo de Mesa, al noreste con Las Lajitas y al sureste con Lázaro. El terreno tiene una extensión aproximada de 1.000 ha. La cobertura vegetal presente en esta zona montañosa es bastante variada, ya que incluye ecosistemas como bosques secos deciduos, bosques ribereños y bosques tropófilos. El clima del área está influenciado por los vientos Alisios de norte-este, producto de la proximidad al mar Caribe, y por el relieve montañoso y de colinas de la serranía de San Jacinto (Promontes 2003). Estas condiciones han generado un clima cálido, en el cual la temperatura varía entre los 24° y 38° C (Aguilera 2005, Pizano & García 2014).



Figura 3. Localización del fragmento de BST en el Cerro Hondible, Montes de María, departamento de Bolívar, Colombia. P1: Parcela 1, P2: Parcela 2, P3: Parcela 3, P4: Parcela 4.



El área de estudio está incluida dentro de la subunidad climática D1, de acuerdo con la clasificación propuesta por Rangel-Ch & Carvajal-Cogollo (2012), con una precipitación pluvial media de 2020 mm y un promedio de temperatura de 25 °C por año (IDEAM). La humedad relativa se encuentra entre 75 % y 85 % (Promontes 2003, Pizano & García 2014). La lluvia es de régimen Unimodal-Biestacional, con dos periodos de sequía; uno intenso entre los meses de diciembre y marzo, y un período de sequía menos marcado entre junio y julio pudiendo tomar parte del mes de agosto (Sánchez-Páez & Álvarez-León 1997, Castaño 1999, Rangel-Ch & Carvajal-Cogollo 2012). Los cerros de esta zona se destacan entre la comunidad campesina por los brotes de agua dulce en diversas zonas, además, presentan remanentes de agua, cascadas, corrientes (incluso en los meses de sequía) y pozos naturales que sirven de sostén a la biodiversidad en los meses de escasas pluvial y mantienen parte de la vegetación. Sin embargo, la vegetación es higrofítica y en algunas zonas la vegetación es subhigrofítica, por lo que la vegetación siempre verde está presente (Díaz *et al.* 1986).

Según Salazar *et al.* (2011), para el periodo comprendido entre 1983-2003, aproximadamente 600 cabezas de ganado se rotaban en un área de 50.000 m². El ganado se mantiene hoy día en proporciones menores (Com. Per.), pero éste se ubica en áreas muy alejadas de las zonas ricas en alta vegetación que hoy día son relictos boscosos. Esto, debido a que la zona fue refugio de varios grupos armados de la época, para los cuales era fundamental mantener áreas verdes con dosel de gran espesor para garantizar poca visualización por parte de otra clase de grupos o fuerzas armadas. El lugar de trabajo fue seleccionado de acuerdo al ámbito relictos, fisionomía del terreno, cobertura vegetal, humedad y estado de conservación.

Es de gran importancia mencionar que el área está siendo deforestada a gran escala motivada por la valorización de los terrenos, cultivos, pastoreo, extensión de fronteras y la construcción de vías para la extracción de diversos productos de campo producidos en la zona (e.g. plátano, café, ñame, aguacate, cacao, tabaco). Por esta razón, las áreas verdes también están siendo removidas, quemadas y alteradas para impulsar el cultivo de productos agrícolas a gran escala (plantaciones forestales, cultivos de plátanos, aguacate, ñame, yuca, maíz, cacao, ají dulce, arroz), debido a las características únicas del terreno que lo catalogan como altamente productivo.



7.2. Diseño de muestreo

Con el objeto de determinar la preferencia de microhábitats y analizar la variación de la frecuencia de uso del mismo, se llevaron a cabo cuatro periodos de muestreo: dos en época seca (junio y julio de 2017) y dos en época lluviosa (entre octubre y noviembre de 2017). En el área de estudio se escogieron cuatro parcelas de 25 m de ancho x 100 m de largo, con una separación de 250 m entre cada una para garantizar su independencia (Fig. 4E).

Se utilizó la técnica propuesta por Rand (1964) denominada Métodos o Censos de Rand y el relevamiento por encuentro visual (REV) (Heyer *et al.* 1994), los cuales se fundamentan en realizar un recorrido en busca de individuos (escorpiones en este caso) e ir agregando a la matriz de datos los escorpiones encontrados. El lugar donde se encontró un individuo se marcó como un punto referencia para tomar datos como variables ambientales y referencias del organismo, al igual que su microhábitat y posteriormente se realizó su captura. El supuesto teórico de este método se fundamenta en dos conceptos: 1) la distribución espacial de las especies es uniforme y 2) la probabilidad de observar una especie es igual para todas (Blanco 2009).

Por cada parcela se realizó la búsqueda de escorpiones en horario nocturno entre las 19:00 y las 23:00 horas en noches de luna oscura o luna nueva con la ayuda de una lámpara de Luz Ultravioleta (UV) (Modelo Mayitr HG0012532 100LED UV) (Fig. 4A) realizando recorridos en zigzags. En cada parcela se invirtió una hora/hombre, para un total de cuatro horas/noche/muestreo. La búsqueda activa de escorpiones por cada parcela se realizó bajo el método de captura manual con luz ultra violeta (CMLUV), debido a que los escorpiones permiten su detección por la fluorescencia del tegumento, por la reacción de dos tipos de compuestos que poseen en su cutícula (β -carbolina y 7-hidroxi-4-metilcumarina) que responden a las longitudes de onda de la Luz U.V. dando un tono de color azul-verdoso (Stahnke *et al.* 1972, Frost *et al.* 2001, Kloock *et al.* 2010). La búsqueda activa es un proceso en el cual se tiene en cuenta el encuentro con escorpiones o mediante el levantamiento de objetos como troncos caídos, rocas, inspección de cavidades en el suelo y oquedades arbóreas.



Los ejemplares no fueron sexados. Previamente se detectó la presencia de la especie *Opisthacanthus elatus* Gervais, 1844, la cual está incluida en el Libro Rojo de Invertebrados Terrestres de Colombia (Flórez 2007) en la categoría Casi Amenazado (NT), razón por la cual los adultos de esta especie no fueron capturados, en cambio, se les realizó una marca (en forma de cuadro) en el cefalotórax y una en la parte final del mesosoma con un marcador de tinta visible a la luz UV. De esta manera se evitaban recapturas en las parcelas y el sacrificio de individuos (Fig. 4H).

Los ejemplares distintos a *O. elatus* se capturaron con pinzas entomológicas (Fig. 4G), se preservaron en alcohol al 70%, fueron separados por morfoespecie y se les hizo un registro de los datos de recolecta como hora, fecha, tipo de microhábitats, temporada climática y sustrato, según lo propuesto por Ferreira-Ojeda *et al.* (2009) para posteriormente ser trasladados hasta las instalaciones del laboratorio en de Entomología y Ecología de la Universidad del Atlántico (km 7, vía a Puerto Colombia, Atlántico, Colombia) donde reposan diversas colecciones. Posteriormente se realizó su respectiva identificación mediante claves taxonómicas propuestas por Lourenço (2000), Cataño (2009), Flórez (2013), Bravo & Rodiño (2013), Sará-Castillo (2015) comparadas con el material de referencia que reposa en la Universidad del Atlántico.

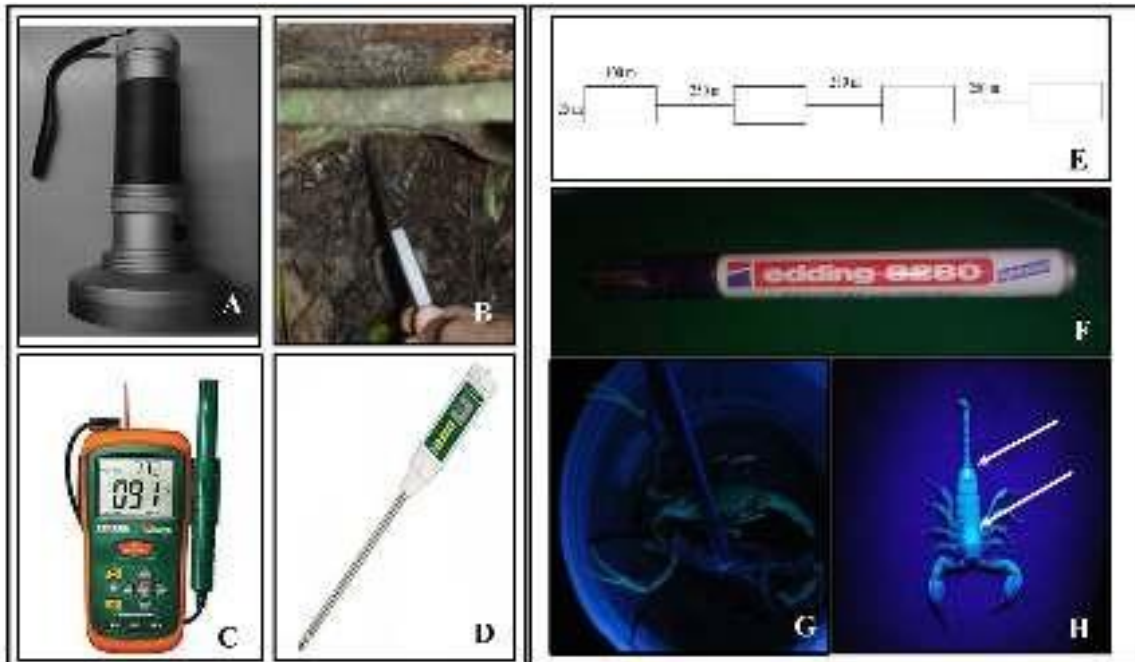


Figura 3. (A) Lámpara de Luz Ultra Violeta. (B) Pinzas Entomológicas. (C) Termohigrómetro. (D) Higrómetro de Suelo. (E) Área de parcelas y separación entre parcelas. (F) Marcador de tinta visible a luz UV. (G) Captura de escorpiones, preservados en recipientes plásticos con alcohol. (H) Marcaje de escorpiones con tinta visible a la luz UV. Instrumentos usados en campo durante los muestreos Tomados de Extech Instruments <http://www.extech.com.es/instruments>.

Adicionalmente, cada vez que se registraba un escorpión se realizaba la medición de las variables ambientales (temperatura y humedad) con la ayuda de un termohigrómetro de marca EXTECH Modelo RH101 (Fig. 4C). Este permite obtener temperatura ambiental y temperatura sobre superficies (e.g. microhábitats, escorpión). Para medir la temperatura ambiental se usó un sensor térmico incorporado en el equipo, y para la temperatura del escorpión y del microhábitat se hizo uso de un láser que posee el equipo. La humedad, fue obtenida a través de mismo instrumento, haciendo uso de una sonda la cual permite medir esta variable. Por otro lado, la humedad del suelo se obtuvo con un higrómetro de suelo marca EXTECH MO750 (Fig. 4D), que posee un mango de acero en forma de varilla el cual se introduce en el suelo para obtener la humedad del mismo. Para el caso del material vegetal, se describieron dos microhábitats: sobre o dentro de cortezas en árboles (CA) y Oquedad o



Galerías de Troncos Arbóreos (OA) (Polis 1990, Prendini 2001, Ponce-Saavedra *et al.* 2006, McReynolds 2008, Cala-Riquelme & Colombo 2011, Álvarez *et al.* 2013, Lira *et al.* 2013, Lira & Souza 2014, Nime *et al.* 2016, Franco 2017, Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020) (Tabla 1, Fig. 5).

Tabla 1. Microhábitats descritos en el área de estudio. Tomado y modificada de Polis (1990), Fet *et al.* (1998), Prendini (2001), González-Santillán (2001) y González-Santillán (2004).

MICROHÁBITATS	DESCRIPCIÓN
Vegetación Baja (VB)	Corresponde a un tipo de vegetación inferior a 1.5 m que incluye dos estratos: herbáceo y rasante con cobertura de suelo de 100% y > 80 % respectivamente (Arozena 2000).
Hojarasca (H)	Corresponde al material del sotobosque cubierto por material vegetal perteneciente a plantas caducifolias características de bosques tropófilos, esta puede ser de espesor variable, desde muy delgada hasta muy gruesa.
Corteza de Árboles (CA)	Superficie externa de los tallos de los árboles (vegetación tipo arbórea mayor a 5 m de altura) de tipo principalmente parenquimatosa ubicada entre el cilindro de los tejidos vasculares y la epidermis que queda expuesta una vez madura la capa superficial de los tallos.
Suelo Desnudo (SD)	Porción mineral o rocosa que no presenta material vegetal o en muchos casos, las plantas perennes son arbustos o cactáceas con sistemas de raíces grandes, pero poco profundas.
Galerías en el Suelo (GS)	Porción del suelo desnudo o con vegetación que presenta grietas, oquedades, cavernas, madrigueras o huecos encontrados de diámetro pequeño y de profundidad variable.
Oquedad en Árboles (OA)	Espacio hueco generado en los tallos de árboles vivos en alturas inferiores a 1 m que brinda refugio a muchas especies animales.

Para el concepto de microhábitats se tuvieron en cuenta tres categorías: suelo, hojarasca o material vegetal (González-Santillán 2004). En el caso del suelo, se tuvo en cuenta que en el suelo



existen distintos tipos de sustratos con distintas características como el suelo desnudo (SD) y las galerías en el suelo (GS). Para el caso de hojarasca (H), solo se describió esta y no se tuvo en cuenta su espesor.

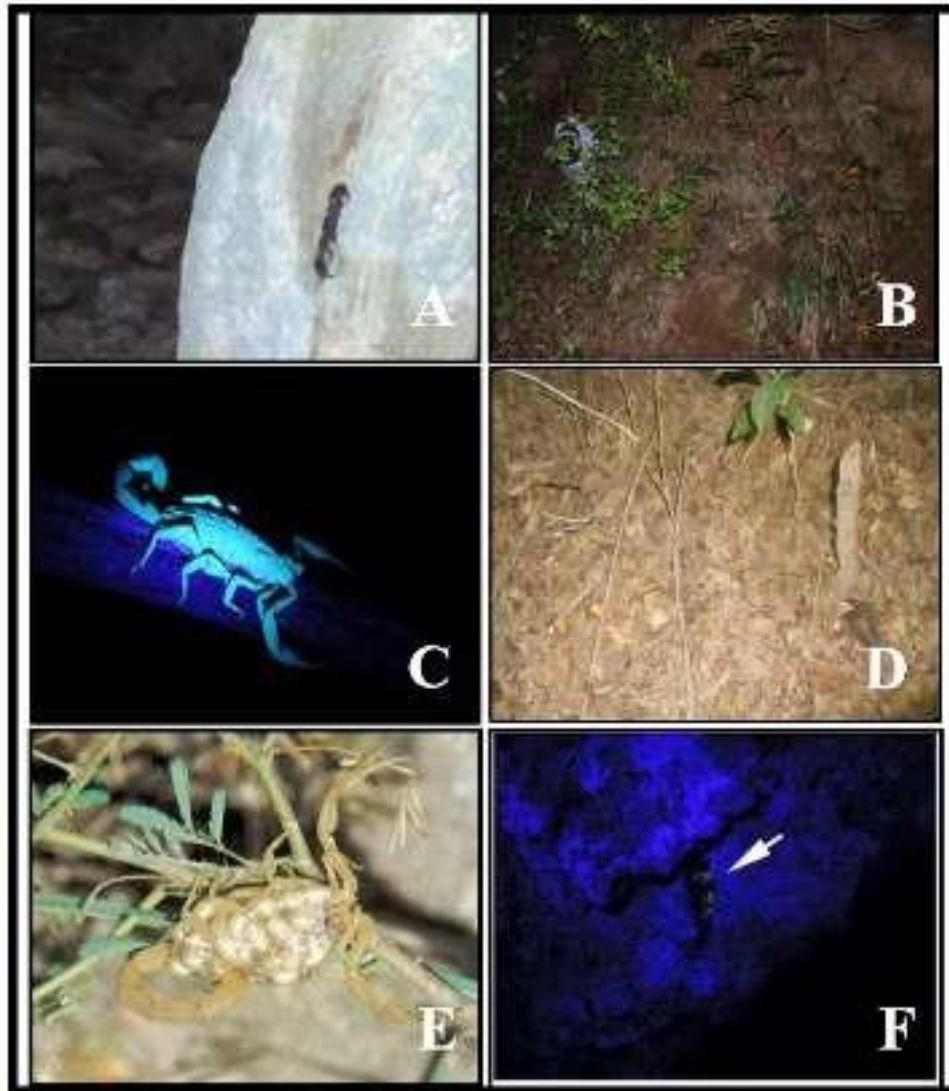


Figura 4. Algunos de los microhábitats más representativos. **A.** Oquedad o Galerías en los Árboles (OA); **B.** Suelo Desnudo (SD); **C.** Corteza de Árboles (CA); **D.** Hojarasca (H); **E.** Vegetación Baja (VB); **F.** Galerías en el Suelo (GS).

7.3 Análisis de datos

Con el objeto de analizar la variación de la frecuencia de uso de microhábitats se agruparon las especies de escorpiones por microhábitats, por muestreo y por época. En primera



instancia, se estimó la riqueza y abundancia de escorpiones en el área de estudio, como el número de especies y su respectiva abundancia por microhábitats, parcelas y época de muestreo. Teniendo en cuenta los datos de abundancia de cada especie por microhábitat y época, se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis para conocer la similitud entre microhábitats. Este procedimiento se ejecutó y visualizó gráficamente en el programa PRIMER versión 6.0 con el cual se generaron clústeres representando los agrupamientos de las especies en cada microhábitats y época. Los agrupamientos formados por microhábitats y épocas de muestreo generan una clasificación de similitudes que se alineó con el procedimiento de escalamiento no métrico multidimensional (*nMDS*). El *nMDS* intenta representar, lo más fielmente posible, la disimilitud entre dos objetos en un espacio de pocas dimensiones. En conjunto, la reducción de dimensiones y capacidades de visualización de *nMDS* son un complemento útil para la evaluación de datos multivariados no paramétricos.

Para evaluar la importancia de los microhábitats en las especies de escorpiones capturadas en el fragmento de bosque seco tropical; se realizó el análisis gráfico de redes bipartitas, con el paquete Bipartite 2.02 (Dormann *et al.* 2008) implementado en el software estadístico R Studio (R Core Team, 2018). En este caso, la intención fue dar a conocer la relación entre las especies de escorpiones y los microhábitats disponibles para ser utilizados en cada época. Las redes se construyeron a partir de una matriz de abundancia, donde las especies de escorpiones se colocaron en filas y los microhábitats en columnas. Se calculó el grado de anidamiento como una medida para determinar cuántas especies comparten el mismo microhábitat. Esta métrica, se calculó usando el algoritmo NODF propuesto por Almeida-Neto *et al.* (2008), implementado en el programa ANINHADO 3.0 (Guimarães & Guimarães 2006). Los valores de NODF oscilan entre 0 y 100, donde los valores próximos a 100 se refiere a matrices muy anidadas. La significancia de NODF se estimó a partir de un modelo nulo E_r de Bascompte *et al.* (2003) a partir de 100 matrices aleatorias. Adicional a lo anterior, se calculó la modularidad (*M*), la cual permite identificar las especies de escorpiones que están compartiendo un microhábitat en el área de estudio. Este parámetro se determinó con la ayuda del programa MODULAR (Marquitti *et al.* 2013), y sus valores oscilan entre 0 a



$1/n$ donde n es el número de módulos. Los valores de M cercanos a 1 indican una mayor modularidad en la red. La significancia de M se estimó generando 100 matrices aleatorias, utilizando el mismo modelo nulo que NODF. Además, se determinó el índice de especialización de nivel de red H_2' (Blüthgen *et al.* 2006). H_2' es un índice que describe el nivel de "especialización de complementariedad" de toda una red bipartita. Cuanto más selectivas son las especies en la red, mayor es el valor de H_2' . Sus valores pueden ser cercanos a 0 indicando que una red es muy poco especializada (la red está compuesta por especies generalistas), mientras que valores cercanos a 1 indican que se trata de una red muy especializada (la red está compuesta mayoritariamente por especies especialistas). Cuando todas las especies se comportan como generalistas completos (elección aleatoria de los microhábitats) el índice tiende a cero.

Para determinar diferencias en el uso de recursos espaciales (microhábitats) entre las especies de escorpiones se realizó un análisis unificado de traslape de nicho (UANO por sus siglas en inglés) (Geange *et al.* 2011) mediante R Studio 3.5.1 (RStudio 2018). Con este método se calcularon las similitudes interespecíficas en el nicho "unificado" entre cuatro especies de escorpiones que incorporan siete rasgos funcionales: (1) Microhábitat (selección de recursos categóricos), cinco datos continuos: (2) humedad ambiental, (3) humedad del microhábitat, (4) temperatura ambiental, (5) temperatura del microhábitat, (6) temperatura del escorpión y (7) época: seca o lluvias (datos categóricos) para observar la incidencia que tiene cada parámetro en la selección de cada microhábitat. Lo anterior es definido a través de diferentes tipos de datos (e. g. Categóricos, continuos, de conteo, binarios, frecuencias o discretos). El UANO estima una distribución de probabilidad para cada tipo de datos, mediante transformaciones apropiadas de acuerdo con la naturaleza de los mismos (Geange *et al.* 2010). Luego se calculó el traslape de nicho definido como el traslape entre las distribuciones de cada atributo para cada especie, así como el traslape entre las especies a partir de un estadístico que incluye las distribuciones de todos los atributos y que para este caso representan el uso de los recursos espaciales y temporales. Por último, el método compara el patrón de traslape en esos recursos contra patrones de traslape obtenidos al azar con una aproximación de modelos nulos (Gotelli & Entsminger 2001), para determinar si las



diferencias entre las especies en los ejes de recursos (espacial, y trófico) observadas en la comunidad es diferente de las obtenidas en comunidades al azar, por medio de un valor de P . Este modelo se basa en una tabla de medias que muestra la prueba de probabilidad en la cual el solapamiento de nicho medio observado es comparado con el solapamiento de nicho en las comunidades simuladas (Gotelli & Entsminger 2001). Además, los modelos nulos predicen si los patrones encontrados a partir de los datos ecológicos también pueden ser productos del azar, es decir determinar si los patrones observados son causados por mecanismos evolutivos o ecológicos, o simplemente son producto del azar (Vilchis 2000).

Para visualizar gráficamente las diferencias de traslape de nicho entre las especies que se obtuvieron del análisis anterior, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*nMDS* por sus siglas en inglés) con los valores de traslape de nicho; ya que estos valores pueden ser interpretados de forma análoga a una medida de distancia o diferencia entre ellas. Básicamente, el *nMDS* extrae la estructura de una matriz de distancia (valor de traslape) entre objetos (especies) para representarla en un espacio de pocas dimensiones (Cox & Cox 2001). El número de dimensiones que definen la estructura realiza una búsqueda de los ajustes de los objetos a cada dimensión por medio de valor de estrés y así poder determinar qué tan correcto es el ajuste de la representación gráfica a la matriz original (valores de estrés < 0.01 indican un buen ajuste). Los análisis UANO y el *nMDS* se realizaron en los programas R Studio 2018 (Oksanen *et al.* 2013) y PRIMER 6.0 respectivamente.



8. RESULTADOS

8.1. Riqueza y abundancia de escorpiones por épocas y microhábitats

Se identificaron 171 (56 juveniles y 115 adultos) individuos distribuidos en dos familias (Buthidae y Hormuridae), tres géneros y cuatro especies (Tabla 2). La familia con mayor riqueza y abundancia fue Buthidae con tres especies y 107 individuos (62.57 %), mientras que para la familia Hormuridae se identificó una especie y 64 individuos (37.43 %).

Por época, la mayor abundancia se registró en lluvias (N=94) y la menor en el periodo de sequía (N=77) (Tabla 2). *Opisthacanthus elatus* Gervais, 1844 fue la especie más frecuente en época de lluvias (N=38), mientras que esta misma especie junto a *Tityus (Archaeotityus) tayrona* Lourenço, 1991, fueron las especies más frecuentes en seca con 26 individuos cada una. *Ananteris columbiana* Lourenço, 1991 fue la menos frecuente para las dos épocas (N=11 en lluvias y N=7 en seca) (Tabla 2). En cada microhábitat, para la época seca la abundancia fue menor con respecto a la época de lluvias, excepto en los microhábitats galerías en el suelo (GS=9) y vegetación baja (VB=23); los cuales fueron más abundantes durante la época seca (Tabla 2). La especie *O. elatus* fue más común en corteza de árboles (CA) tanto en la época lluviosa como seca con 21 y 11 individuos respectivamente. Esta especie fue la única que se registró en el microhábitat oquedad en árboles (OA), así como la única que ocupó los seis microhábitats caracterizados en el área de estudio con una preferencia en su uso por CA. Sin embargo, para la época seca no se presenció uso de suelo desnudo (SD) y hojarasca (H). Sumado a lo anterior, cabe destacar que fue más abundante para la época de lluvias en todos los microhábitats exceptuando GS (Tabla 2).

La especie *Tityus (Archaeotityus) tayrona* fue capturada en cinco microhábitats (no fueron observados individuos en OA). Fue más común durante la época de lluvias en VB y SD con ocho individuos para cada microhábitat, mientras que durante la época seca fue más común en VB y SD con 14 y 10 individuos respectivamente. Para los microhábitats GS y CA solo se presentaron uno y dos individuos respectivamente para época de lluvias, en cambio, en la época seca no se presenciaron individuos en ninguno de los dos microhábitats (Tabla 2).



La especie *A. colombiana* se encontró haciendo uso de solo tres microhábitats (fue observado en VB, H y SD). Fue más común en la época de lluvias y seca para VB con nueve y seis individuos respectivamente. Para H se presenció solo un individuo para ambas épocas que no dejan clara evidencia de una variación temporal. Para SD se presenció un solo individuo para época de lluvias (Tabla 2). Por último, *Tityus (Atreus) aff. festae* Borelli, 1899 ocupó cinco microhábitats (no fueron observados individuos en OA). Esta especie fue más común en hojarasca (H), tanto en época de lluvias como en seca con diez y ocho individuos respectivamente; seguido por CA con siete individuos en época de lluvias y seis en seca respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza y abundancia de escorpiones por épocas y por microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. **Mh:** Microhábitats. **VB:** Vegetación Baja. **H:** Hojarasca. **CA:** Corteza de Árboles. **SD:** Suelo Desnudo. **GS:** Galerías en el Suelo. **OA:** Oquedad en Árboles. Primer reporte para el departamento de Bolívar* y primer reporte para el municipio El Carmen de Bolívar**

Época	Mh	Buthidae		Hormuridae		Total
		<i>Ananteris colombiana</i> Lourenço, 1991**	<i>Tityus (Archaeotityus) Tayrona</i> Lourenço, 1991**	<i>Tityus (Atreus) aff. festae</i> Borelli, 1899*	<i>Opisthacanthus elatus</i> Gervais, 1844**	
Lluvias	VB	9	8	1	1	19
	H	1	4	10	1	16
	CA	0	2	7	21	30
	SD	1	8	2	2	13
	GS	0	1	2	4	7
	OA	0	0	0	9	9
	Total		11	23	22	38
Seca	VB	6	14	2	1	23
	H	1	2	8	0	11
	CA	0	0	6	11	17
	SD	0	10	1	0	11
	GS	0	0	1	8	9
	OA	0	0	0	6	6
	Total		7	26	18	26
Sumatoria total		18	49	40	64	171

Teniendo en cuenta el análisis de agrupamiento (método de Bray-Curtis) se formaron tres grupos de las especies con respecto al uso de microhábitats con una similitud superior al 72%



(Fig. 6A). El primer grupo corresponde a las especies *Tityus (Atreus) aff. festae* y *O. elatus*, el segundo formado de manera individual por la especie *Tityus (Archaeotityus) tayrona* y el último por la especie *A. columbiana* (Fig. 6A). Con el método de ordenamiento *nMDS*, se demostraron las proximidades de las especies estudiadas, separando con claridad a *T. (Atreus) aff. festae* y *O. elatus* de *T. (Archaeotityus) tayrona* y *A. columbiana* (Fig. 6B). Estas dos últimas especies presentaron una estrecha asociación con los microhábitats VB y SD. Las especies *Tityus (Atreus) aff. festae* y *O. elatus* tiene un porcentaje de similitud superior al 75% con respecto al uso de sus microhábitats, observándose la estrecha relación de la primera especie por CA y H y la segunda por CA y OA (Fig. 6).

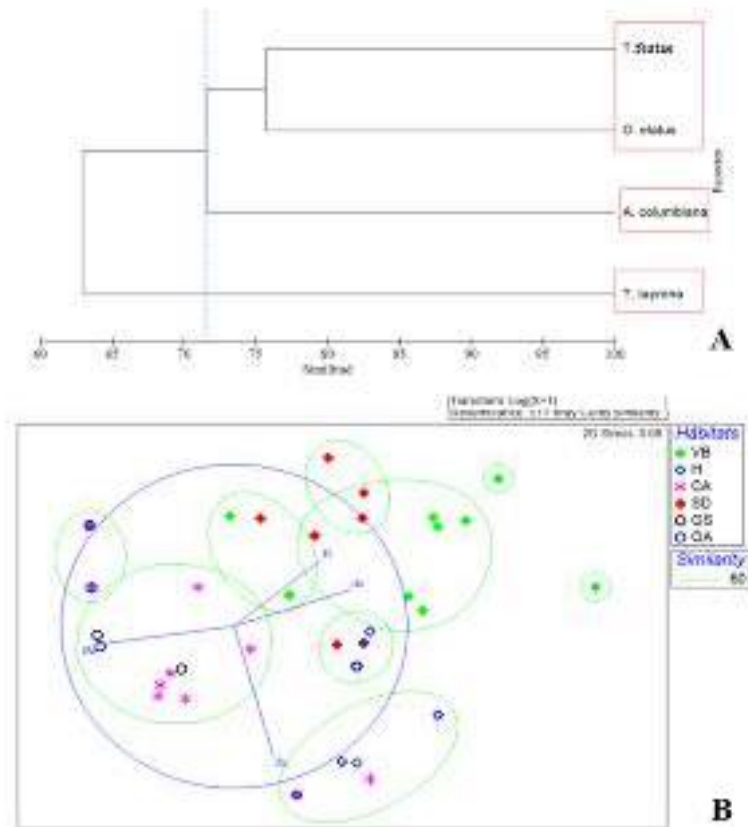


Figura 5. Análisis de agrupamiento de Bray-Curtis y ordenamiento *nMDS* por microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar, para cada especie de escorpión en cada uno de los muestreos. **A.** Similitud superior al 60%; **B.** *nMDS* mostrando el agrupamiento dentro de varios grupos cada uno con similitudes en sus especies con respecto al uso de microhábitats.



8.2. Análisis unificado de superposición de nichos (UANO)

El par de especies que presentó el valor más alto de superposición de nicho fue *Tityus (Atreus) aff. festae* y *O. elatus* (0.757 ± 0.166), seguido del par de especies *Tityus (Atreus) aff. festae* y *A. columbiana* (0.729 ± 0.217), siendo la especie *Tityus (Atreus) aff. festae* la que hizo parte del par de especies con mayores valores de traslape de nicho (0.757 y 0.729 respectivamente), en cambio, el par de especies con menor valor de traslape fue *O. elatus* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* (0.585 ± 0.291) (Tabla 3).

Tabla 3. Traslape de nicho entre cuatro especies de escorpiones en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar, que incorporan siete rasgos funcionales: (1) Microhábitat (selección de recursos categóricos). Cinco datos continuos: (2) humedad ambiental. (3) humedad del microhábitat. (4) temperatura ambiental. (5) temperatura del microhábitat. (6) temperatura del escorpión y (7) época (datos categóricos). En paréntesis la desviación estándar. Los pares de especies que estadísticamente ocupan nichos diferentes, son identificados por pruebas de modelos nulos señalados en negrita ($P < 0.01$).

	<i>A. columbiana</i>	<i>O. elatus</i>	<i>T. festae</i>	<i>T. tayrona</i>
<i>A. columbiana</i>				
<i>O. elatus</i>	0.701 (0.297)			
<i>T. festae</i>	0.729 (0.217)	0.757 (0.166)		
<i>T. tayrona</i>	0.617 (0.207)	0.585 (0.291)	0.686 (0.305)	

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*nMDS*) demostró que los ejes están describiendo uso de recursos diferentes (espaciales y temporales). Teniendo en cuenta que este análisis se hizo con base en los datos de traslape nicho general podemos observar que las especies más similares en el uso de los recursos (espacial y temporal) fueron *Tityus (Atreus) aff. festae* y *O. elatus* formando un grupo aislado de las especies *Tityus (Archaeotityus) tayrona* y *A. columbiana* (Fig. 7). Ambas especies fueron encontradas haciendo uso del microhábitat corteza de árboles (CA). Sin embargo, *O. elatus* fue registrado mayormente en CA, pero exclusivamente en oquedades de árboles (OA), en cambio, *T. (Atreus) aff. asthenes* se le encontró mayormente en la hojarasca (H) para ambas épocas.

Aunque las especies *Tityus (Atreus) aff. festae* y *A. columbiana* presentaron nichos muy similares (0.729) (Tabla 3), se diferenció del nicho realizado por *Tityus (Atreus) aff. festae* y *O. elatus*. Sin embargo, los nichos locales realizados de las cuatro especies mostraron una agrupación significativa en su distribución a través del espacio del nicho (Fig. 7).

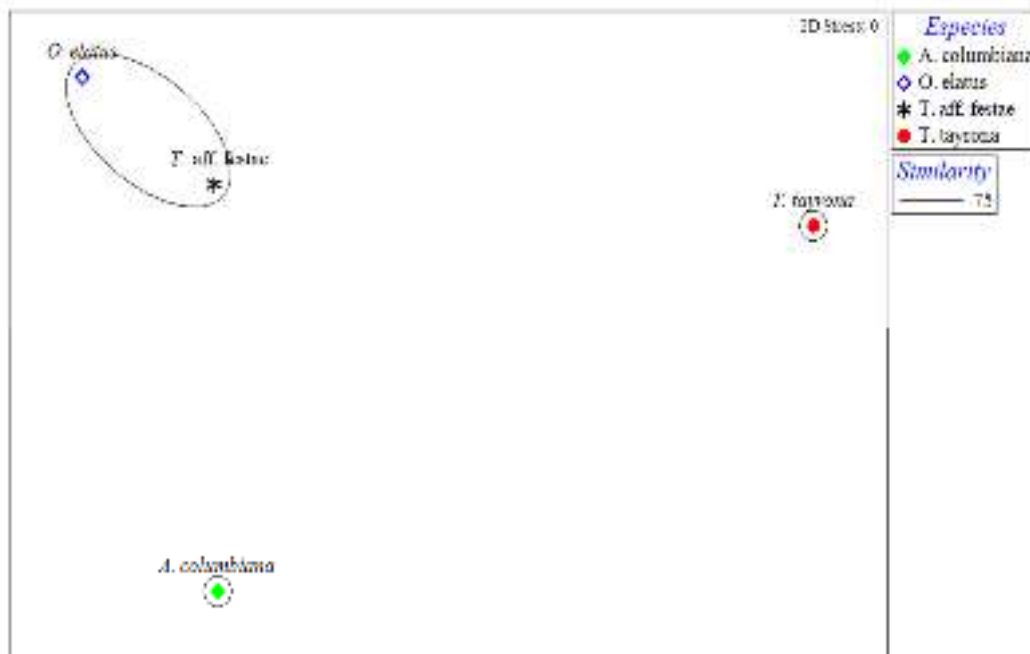


Figura 6. Las similitudes interespecíficas en el nicho "unificado" en el área de estudio teniendo en cuenta el escalamiento multidimensional no métrico. Las elipses rodean especies que ocupan nichos que no fueron identificados como significativamente diferentes usando pruebas de modelo nulo con una similitud superior al 75%.

8.3. Análisis de redes hábitats-especies

Teniendo en cuenta las especies de escorpiones (4) registradas durante los muestreos en los seis microhábitats (12) por dos (2) épocas de muestreos nos da un tamaño de red de 16 (especies de escorpiones = EE x número de microhábitats por épocas de muestreo= NM). El número de interacciones potenciales fue de 48 (EE*NM) y el número de interacciones observados (L) fue de 33, para una conectancia del 0,6875 (68,75%). El valor del enlace por especies fue de 2,063, en promedio cada especie presenta $\approx 2,0$ conexiones. La densidad de ligamiento de la red fue de 4,285 vínculos por especie ($L/(EE+NM)$), con un número promedio de 1,939 de especies compartidas. Se determinó que la especie de escorpión que tiene más interacciones con los microhábitats es *O. elatus*, ya que esta especie presentó relación con seis tipos de microhábitats diferentes (VB, SD, OA, CA, H, GS) en ambas épocas, con excepción de SD y H en época de lluvias (Fig. 8). Por otro lado, la especie de escorpión que presentó menor interacción con los microhábitats fue *A. columbiana*, solo se registró interacción con VB, SD y H en época seca y con H y VB para las lluvias. En el caso



de los microhábitats, el que presentó menor grado de interacción fue OA, el cual solo fue frecuentado por la especie *O. elatus* para ambas épocas (Fig. 8).

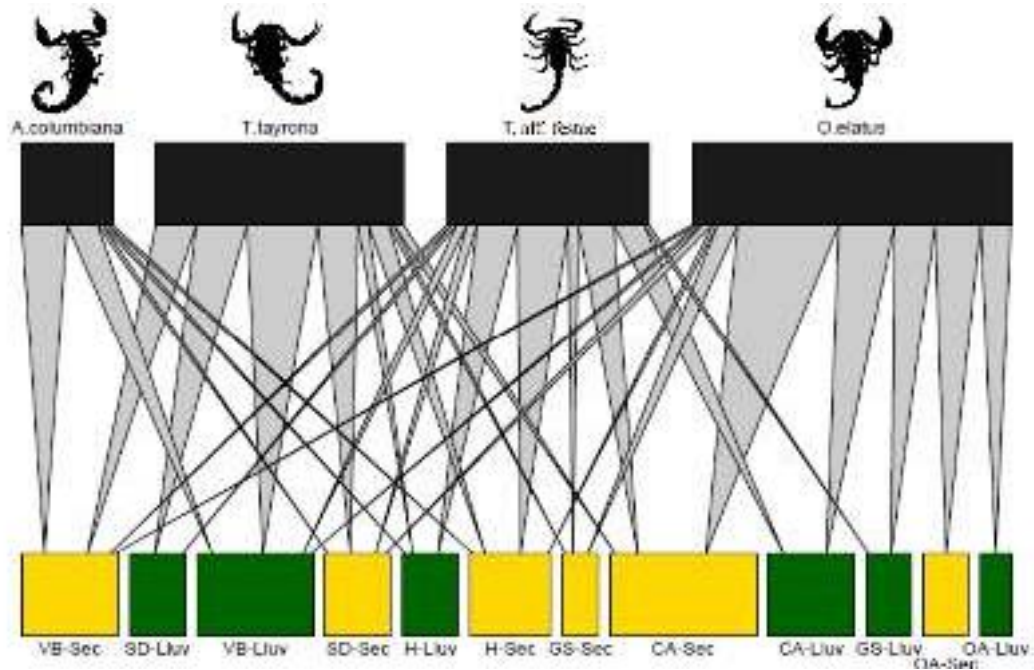


Figura 7. Red total especies-microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. Las barras de arriba indican la abundancia de las especies y las barras de abajo cada microhábitat y su época. El ancho de los enlaces representa la intensidad de la interacción.

El grado de anidamiento de los microhábitats-especies de escorpiones (Weighted NODF) fue moderadamente intermedio (30,579) y no fueron significativamente anidadas ($p=0,337$), lo que reafirma lo observado en las redes, donde, algunas especies de escorpiones no ocupan varios microhábitats (Tabla 4).

Tabla 4. Métricas a nivel de red de los escorpiones en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. C: conectancia. S: Tamaño de la red. L: Interacciones observadas. M: Modularidad. H_2 : Especialización de la red. Weighted NODF: Anidamiento. IP: Interacciones potenciales. LPS: Link per species (Valor de enlace por especies). LDN: Linkage density network (Densidad de ligamiento de la red).

Métricas de la red	C	S	L	M	H_2	Weighted NODF	IP	LPS	LDN
Valor	0,6875	16	33	0,75	0,427	30,579	48	2,063	4,285



El grado de modularidad de la red fue ligeramente alto (0,75) y difiere de lo esperado ($p < 0,000$), es decir, en este fragmento de bosque seco existe un grupo de escorpiones que se especializan en un tipo de microhábitats. En este caso se formaron cuatro módulos, siendo los de mayor tamaño el formado por *O. elatus* con tres microhábitats (CA, GS y OA en época seca y de lluvias) y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* con SD en seca y lluvias y VB en lluvias; un tercero formado por *Tityus (Atreus) aff. festae* con hojarasca tanto en seca como lluvias y el último formado por *A. columbiana* con VB durante la época seca (Fig. 9).

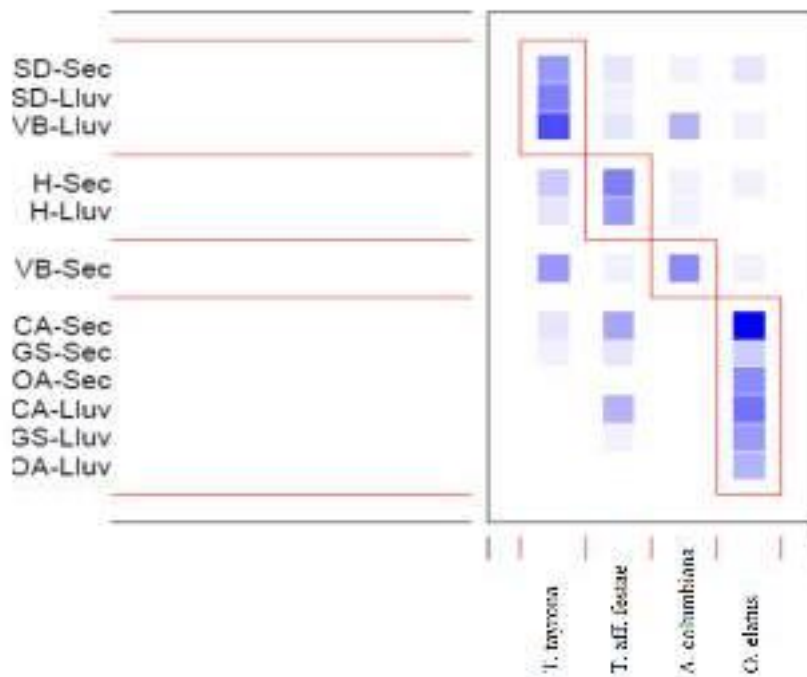


Figura 8. Matriz de interacciones a manera de cuadrícula (Módulos) visualizando las especies de escorpiones en columnas y los microhábitats en cada época de muestreo en filas, indicando en escala de azul la intensidad de la interacción entre cada microhábitat y cada especie de escorpión. Los colores más oscuros indican una fuerte interacción entre microhábitat-especie.

Teniendo en cuenta los valores **d**, *Tityus (archaeotityus) tayrona* ($d=0,598$) presentó un valor intermedio y se comporta como poco selectiva para la época de lluvias, mientras para la época seca ($d=0,263$) se comporta como una especie altamente selectiva. Por otro lado, *O. elatus* presentó un alto valor para la época de lluvias ($d=0,685$) comportándose como una especie poco selectiva, en cambio en la época seca presentó un valor intermedio ($d=0,438$), cuyo comportamiento es bastante selectivo (Tabla 5). En el caso de *Tityus (Atreus) aff. festae*



presentó un valor bajo tanto en seca ($d= 0,263$) como en lluvias ($d= 0,297$); lo que demuestra que esta especie es altamente selectiva. *A. columbiana* presentó valores intermedios en época seca ($d= 0,484$), sin embargo, en lluvias presenta un comportamiento más selectivo ($d= 0,366$), en general su comportamiento es el de una especie poco selectiva. En el caso de la especialización de la red (H_2) fue 0,427, lo que sugiere un grado de especialización intermedio (Tabla 5).

Tabla 5. Grado de especialización en especies (d) y en la red (H_2) en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar; donde 0 es sin especialización (generalista) y 1 completamente especializada (especialista).

Especies de escorpiones	Grado de especialización (d)		Especialización de la red (H_2)
	Seca	Lluvias	
<i>Tityus (archaeotityus) tayrona</i>	0,263	0,598	
<i>Tityus (Atreus) aff. festae</i>	0,246	0,297	0,427
<i>Ananteris columbiana</i>	0,484	0,366	
<i>Opisthacanthus elatus</i>	0,438	0,685	

Se encontraron diferencias entre épocas. Para el periodo seco los microhábitats más funcionales o que sostienen la red son VB (FI= 0,704) y CA (FI= 0,533) (Tabla 6), siendo VB quien presenta el mayor número de interacciones agrupando las cuatro especies de escorpiones. Las especies más relevantes de la comunidad, acorde a la fuerza de interacción corresponden a *A. columbiana* ($d= 0,484$) y *O. elatus* ($d=0,438$) (Tabla 5, Fig. 10A). Para la época de lluvias, las interacciones entre los escorpiones y los microhábitats, fueron interacciones simétricas con valores menores a 0,50 con excepción de VB ($d= 0,685$), microhábitat en el cual interactúan las cuatro especies de escorpiones evaluadas y presenta un alto valor en la estructuración de la red (Fig. 10B). Los demás microhábitats resultan ser microhábitats de alta selectividad y baja interacción (Tabla 6, Fig. 10B).

Tabla 6. Interacción de los microhábitats en el cerro el Hondible, Carmen de Bolívar. **FI:** Fuerza de Interacción.

Microhábitat	Época	FI
CA	Seca	0,533
GS		0,134
H		0,403
OA		0,143



SD		0,301
VB		0,704
CA		0,325
GS		0,152
H	Lluvia	0,296
OA		0,095
SD		0,229
VB		0,685

Es importante destacar que oquedad en árboles (OA) y galerías en el suelo (GS) albergaban especies muy distintas, al parecer taxones que no ocurrieron fuera de los microhábitats de protección tanto para época seca como lluviosa (Figs. 10A y 10B). Para *O. elatus* el microhábitat CA es fundamental en su rol funcional dentro de la comunidad para ambas épocas, así como OA; mientras que para *A. colombiana* el microhábitat VB es el más robusto en el sostenimiento de la especie para ambas épocas. En *Tityus (Archaeotityus) tayrona* la VB y el SD dilucidan ser los microhábitats fundamentales en el sostenimiento de la especie para la comunidad para ambas épocas. *Tityus (Atreus) aff. festae* especie de alta selectividad encuentra en H y CA tener los microhábitats vitales para el sostenimiento de la especie sin variación entre las épocas (Figs. 10A y 10B).

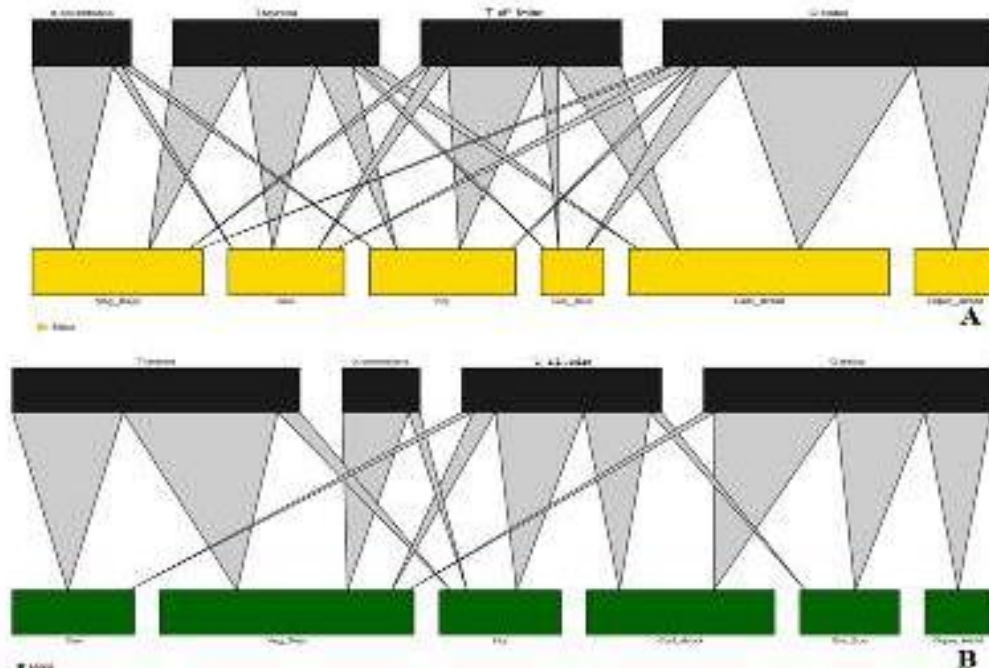




Figura 9. Descripción de redes entre especies de escorpiones y microhábitats. **A:** Época Seca. **B:** Época Lluvias.

8.4. Variables ambientales y su relación con la variación de la frecuencia de uso y preferencia de microhábitats

Las variables ambientales medidas en este estudio presentaron variación entre microhábitats, pero principalmente entre épocas de muestreo. En el caso de la temperatura del microhábitat, durante la época seca el mayor valor se registró en GS ($21.63^{\circ}\text{C} \pm 0.777$) y el mínimo valor en H ($21.15^{\circ}\text{C} \pm 0.138$) (Tabla 7). Durante las lluvias, el mayor valor se registró en H ($21.36^{\circ}\text{C} \pm 0.167$) y el menor valor en CA ($21.20^{\circ}\text{C} \pm 0.201$) (Tabla 1). La humedad del microhábitat para la época seca y lluvias registró sus máximos valores en VB ($91.17\% \pm 8.420$) y CA ($84.40\% \pm 5.941$) respectivamente, en cambio los menores valores se presentaron en SD ($76.80\% \pm 14.959$ %) para la época seca y SD ($80.60\% \pm 8.820$) para lluvias (Tabla 7).

Por otro lado, la estabilidad microclimática caracterizó a cada una de las especies (ig. 11, Tabla 7). Es de gran importancia destacar la estabilidad microespacial de cada especie, los valores de temperatura del escorpión y de microhábitats fueron exactamente iguales o muy similares, dada la cualidad poiquiloterma que presentan los escorpiones, la cual juega un papel fundamental en su ciclo de vida (Fig. 11, Tabla 7).

Tabla 7. Microhábitats de Escorpiones en el área de estudio y valores de parámetros ambientales medidos. T. A= temperatura ambiente; T. Mi= temperatura del microhábitat; H. A= humedad ambiental; H. Mi= humedad del microhábitat; Min= valor mínimo; Max= valor máximo; DE= desviación estándar. En negrita los valores más altos de cada parámetro.

Épocas	Microhábitats	Variables			
		TA ($^{\circ}\text{C}$)	Tmi ($^{\circ}\text{C}$)	HA (%)	Hmi (%)
Seca	CA	24.88 ± 0.572	21.36 ± 0.251	88.40 ± 6.066	84.40 ± 5.941
	GS	25.13 ± 1.060	21.63 ± 0.777	87.73 ± 8.182	84.17 ± 10.772
	H	24.70 ± 0.490	21.15 ± 0.138	89.75 ± 8.942	83.75 ± 15.058
	OA	24.70 ± 0.141	21.25 ± 0.212	92.90 ± 6.505	87.50 ± 0.141
	SD	24.03 ± 0.591	21.30 ± 0.356	88.55 ± 8.263	76.80 ± 14.959
	VB	24.74 ± 0.897	21.21 ± 0.263	91.45 ± 8.207	91.17 ± 8.420
Lluvias	CA	24.88 ± 0.259	21.20 ± 0.201	89.46 ± 1.926	86.20 ± 8.228
	GS	24.28 ± 0.618	21.33 ± 0.222	88.43 ± 0.960	79.00 ± 8.367
	H	24.20 ± 0.660	21.36 ± 0.167	84.80 ± 9.079	77.80 ± 6.723
	OA	24.60 ± 0.688	21.35 ± 0.265	90.23 ± 1.845	79.75 ± 11.79
	SD	24.90 ± 0.897	21.32 ± 0.217	82.48 ± 8.403	80.60 ± 8.820



VB

24.62 ± 0.591

21.30 ± 0.228

84.87 ± 8.383

79.67 ± 9.668

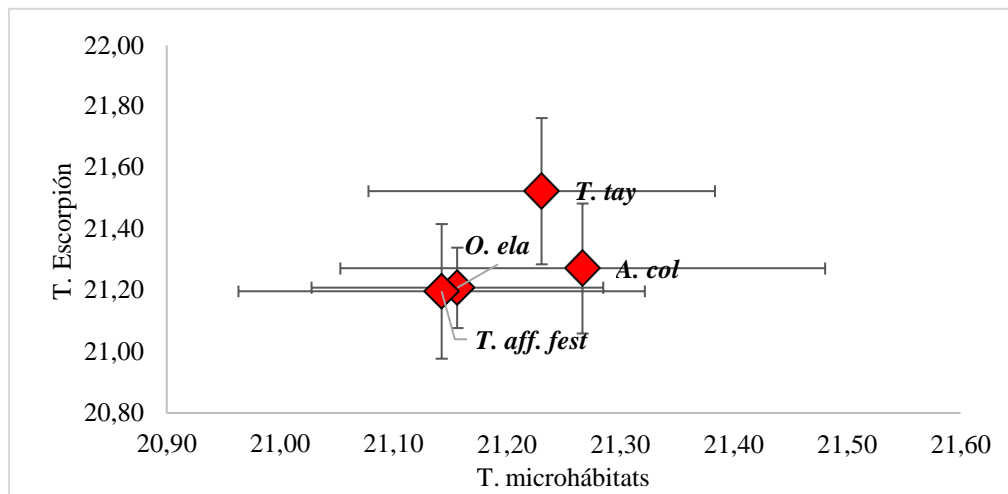


Figura 10. Relación entre la temperatura del escorpión y la temperatura del microhábitat. Nombre de las especies: *Opisthacanthus elatus* (*O. ela*). *Tityus* (*Archaeotityus*) *tayrona* (*T. tay*). *Tityus* (*Atreus*) *aff. festae* (*T. fest*) & *Ananteris columbiana* (*A. col*).



9. DISCUSIÓN

En esta investigación se encontraron cuatro especies, pertenecientes a tres géneros y dos familias, lo que representa el 4.8 % de las especies, 21.4 % de los géneros y el 40% de las familias de escorpiones presentes en el país. Se reporta por primera vez para el departamento de Bolívar *Tityus (Atreus) aff. festae*, especie con importancia médica (Gómez & Otero 2007), y se amplió el rango de distribución de las especies *Opisthacanthus elatus*, *Ananteris colombiana* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* para Bolívar.

Nuestro estudio presentó baja riqueza y abundancia en comparación con otros fragmentos de BST en el Caribe colombiano (Tabla 8), lo cual se puede atribuir al efecto de las técnicas de captura y el muestreo; razón por la cual se sugiere complementar este tipo de estudios con una mayor intensidad y cantidad de muestreos para aumentar la probabilidad de encuentro de individuos. Shehab *et al.* (2011) y Dehghani *et al.* (2019) demostraron que técnicas como la perturbación de follaje, cernido de hojarasca, excavación del suelo permiten mayor registro de escorpiones. Es importante mencionar que la técnica usada fue la más adecuada porque permite ver la asociación específica de un lugar determinado donde se encuentra un escorpión sin alterar su medio y sin perturbar al individuo; lo cual facilita la toma de parámetros como la temperatura del microhábitat y del escorpión con mayor fiabilidad.

Tabla 8. Comparación de inventarios y número de microhábitats, realizados en la región Caribe.

	Sucre		Córdoba	Atlántico	Magdalena	Bolívar
Autor (es)	Álvarez <i>et al.</i> 2013	Bravo & Rodiño 2013	Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020	Sará-Castillo 2015	Franco 2017	Presente Contribución 2020
Número de Familias	2	3	3	3	2	2
Número de Géneros	3	4	4	6	5	3
Número de Especies	4	5	5	7	8	4
Número de Microhábitats	6	8	5	5	5	6



La mayor riqueza en vegetación baja (VB) para ambas épocas se puede atribuir a características específicas del microhábitat, en el cual se presentan condiciones ambientales estables como alta humedad y bajas temperaturas, las cuales resultarían óptimas para el ciclo de vida de los escorpiones (Kaltsas *et al.* 2008); ya que en este microhábitat se aumenta el éxito de la alimentación debido a que es un área con mayor disponibilidad de presas (Bradley 1988, Polis 1990, Brown & O'Connell 2000). Por otro lado, en áreas abiertas, en la VB los escorpiones son más visibles para los depredadores por la noche, sobre todo para escorpiones de gran tamaño como *O. elatus* y *Tityus (Atreus) festae*, y la variación de la frecuencia de uso de microhábitat durante el ciclo lunar (cuando la iluminación de la luna esta alta) puede disminuir el riesgo de depredación (McReynolds 2008). Sin embargo, especies como *A. columbiana* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* prefieren este microhábitat, debido a sus tamaños pequeños, coloraciones crípticas y gran agilidad; factores que hacen que sea difícil su observación, depredación o captura (Flórez 2004, Gómez & Otero 2007, Moreno-González *et al.* 2019), pero a la vez puede incrementar el proceso de captura de presas.

En el área de estudio se observó la hojarasca (H) de forma abundante, en estados de descomposición media y por lo general a orillas del camino o en las laderas de la quebrada; ofreciendo posiblemente un microhábitat apto para la alimentación, debido a la proliferación de detritívoros que son consumidos por estos arácnidos (Polis 1990). Es posible que estas características influyan en que estos microhábitats sean más diversos y más abundantes, datos que concuerdan con lo reportado por Flórez & Lourenço (1994), Bravo & Rodiño (2013), Franco (2017), Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez (2020). La mayor abundancia en época lluviosa se debe al comportamiento de los escorpiones, los cuales usan este microhábitat porque proporciona estabilidad térmica (Lira *et al.* 2019) y evita la evapotranspiración (Lourenço 2015). Lourenço *et al.* (1996) y Polis (1990) consideran que la temperatura y la precipitación son probablemente los más importantes y determinantes modelos de selección en los rangos geográficos generales, pero a nivel local se podría decir que los microhábitats restringen en cierto modo los patrones de distribución de los escorpiones por sus condiciones microclimáticas. Sin embargo, en este estudio durante las lluvias un microhábitat de H puede ofrecer un soporte estructural para cumplir la función de



vivienda o protección, siempre y cuando se encuentre en zonas con poca pendiente y alejadas de escorrentías temporales (Crawford & Krehoff 1975, Polis 1990, Viquez 1999, Mc Reynolds 2008, Stevenson 2012, Ponce-Saavedra & Francke 2013, Ponce-Saavedra *et al.* 2016). Lira *et al.* (2013) mencionan que los escorpiones pueden seleccionar una capa de hojarasca más profunda en la estación seca y una menos profunda en la estación húmeda, lo que podría influir en el conteo de las especies de escorpiones, debido a que la hojarasca no se agitaba o perturbaba, solo se percataba de la presencia de individuos en el nivel superficial de esta. Aun así, son lugares ideales para el camuflaje de ciertos escorpiones con colores similares al sustrato como *Tityus (Atreus) festae*, *Tityus (Archaeotityus) tayrona* y *A. columbiana* (Agudelo 2004), lo cual es significativo para su función depredadora, ya que la H les proporciona condiciones favorables de conseguir el recurso alimenticio (Hättenschwiler *et al.* 2005, Bastos & Harada 2011, Bedoya-Roqueme & Quirós-Rodríguez 2020).

Los resultados de este trabajo se ajustan a un patrón comportamental de las especies debido a su microhábitat, que puede estar influenciado por la naturaleza del sustrato (Lamoral 1978). Esto coincide con los registrado por Álvarez *et al.* (2013), quienes encontraron que los microhábitats más diversos y abundantes fueron corteza de árboles (CA) y vegetación baja (VB). El microhábitat CA favorece a los escorpiones en varios aspectos, como protección en caso de inundaciones, mayor humedad y oferta alimenticia; debido a que debajo o encima de la corteza abundan diferentes tipos de larvas, insectos y arácnidos (Polis 1990, García-Naranjo 2006). Es importante mencionar que cualquier sitio que ofrezca cierta protección o la posibilidad de encontrar una presa, es un sitio potencial para que se encuentre un escorpión (Ponce- Saavedra *et al.* 2016). El menor número de especies en OA se debe posiblemente a que este sea un microhábitat de mayor selectividad para especies especialistas y se requiera de rasgos ecomorfotípicos específicos relacionados con este microhábitat, características de especies Pelófilas- cortícolas como *O. elatus* (Flórez & Lourenço 1994, Prendini 2001, Benton 2001, Bravo & Rodiño 2013). La especie *O. elatus* presentó preferencia por microhábitat OA; observaciones que concuerdan con las descritas por Flórez & Lourenço (1994). La preferencia por las cavidades arbóreas podría estar dada por factores como la disponibilidad de alimento, así como también de refugio, poca exposición lumínica, baja



filtración acuosa y condiciones estables de temperatura y humedad. De acuerdo a las observaciones en campo, esta especie realiza sus actividades de forrajeo dentro de sus microambientes posiblemente para evitar la depredación, ya que tiene un tamaño considerable y es de baja movilidad. Por ejemplo, al perturbar el medio o puntos cercanos a sus microhábitats algunos individuos se desplazaban hacia las zonas más profundas de sus microhábitats, lo cual podría estar dado por la búsqueda de protección, ya que aprovechan este tipo de sustratos para construir túneles por debajo y ampliar el rango del refugio (Polis 1990). Estos resultados coinciden con los descritos por Flórez (2007), Álvarez *et al.* (2013), Bravo & Rodiño (2013).

La variación y riqueza de la vegetación en los Montes de María podría jugar un papel importante en la oferta del hábitat y sus distintos microhábitats que estarían permitiendo sostener ensamblajes de escorpiones que explotan diferencialmente los recursos espaciales y temporales, hecho que coincidiría con la hipótesis planteada en este trabajo. Esto particularmente es entendible debido a que los escorpiones son el taxón más importante de predación en términos de su densidad y biomasa y juegan un mayor rol fundamental en los procesos ecosistémicos (Nime *et al.* 2014). A pesar que el uso de los diferentes microhábitats en el área de estudio fue variado, una alta disponibilidad del estrato arbustivo en la zona (Herazo *et al.* 2017) permitirá detectar un mayor número de escorpiones en microhábitats como dentro o bajo corteza arbórea.

En términos de similitud, las especies *O. elatus* y *Tityus (Atreus) festae* son las más similares, basado en el uso diferencial de CA, lo cual puede estar dado a que son especies de gran tamaño y visibles a predadores, y treparían a la vegetación para no ser presa fácil de animales que se encuentran a nivel del suelo. Esto coincide con lo reportado por Flórez & Lourenço (1994), quienes afirman que este microhábitat ofrece camuflaje a estas dos especies de tonalidades oscuras, oferta alimenticia debido a que muchos insectos y arácnidos también requieren de este microhábitat en su ciclo de vida, además de ello ofrece refugio, humedad y temperatura estable. En cambio, otras especies de menor tamaño y coloración más clara como *A. columbiana* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* se separan formando un grupo aislado, soportado por el uso específico de VB y SD, microhábitats que se encuentran a nivel del



suelo y representarían una alternativa de camuflajes, debido a las distintas tonalidades que puede presentar el suelo y serían poco visibles a algunos depredadores y presas. Además, estas especies estuvieron presentes en microhábitats cuyos espacios no son cerrados ni restringidos por alguna barrera física, lo cual estaría de acuerdo con su comportamiento de escabullirse ante cualquier perturbación en el medio (Brown & O'Connell 2000).

Teniendo en cuenta los cálculos de traslape de nicho mediante el análisis UANO, se demostró que las especies de escorpiones en el área de estudio tienen interacciones basadas principalmente en el uso diferencial de recursos para promover la coexistencia; evidenciándose que las distintas estrategias de coexistencias exhibidas por las especies son importantes para la estructuración de un ensamblaje (Brown & Polis 2001). El alto solapamiento entre las especies *O. elatus* y *Tityus (Atreus) festae* (Tabla 3), podría estar dado por la interacción de microhábitats estructuralmente similares como CA. Flórez (2007) y Álvarez *et al.* (2013) mencionan que existen competencia por distintos recursos entre estas dos especies, lo cual indica que éstas juegan un papel fundamental en el establecimiento de un mismo nicho. El comportamiento de *Tityus (Atreus) aff. festae* podría estar evidenciando la tolerancia a altos niveles de precipitación, soportado por su baja representatividad en microhábitats de refugio como GS y OA, lo que sugiere que en sitios más perturbados, los escorpiones se separan en función del uso de recursos. Por su parte, *O. elatus* estuvo asociada a microhábitats que le brindaron refugio en los cuales existen alta probabilidad de encontrar preferencias alimenticias como insectos de talla pequeña presentes en las oquedades de árboles, corteza de árboles y madrigueras en el suelo (González-Sponga 1998, Polis 1990, Flórez 2000, Agudelo 2004) y contribuye a que la especie no realice largos desplazamientos datos que concuerdan con lo reportado por Prendini (2005) y Bravo & Rodiño (2013) quienes la catalogan como una especie de baja dispersión.

De manera general en nuestro estudio el uso de recurso fue variado, sin embargo, se interacciones específicas entre un microhábitat y una especie, siendo estas interacciones uno de los factores más importantes dentro de la dinámica poblacional de escorpiones (Schowalter 2006). Lo anterior depende principalmente de la estructura física del ambiente, la fisiología del animal, la disponibilidad de alimento y la protección contra depredadores. El hecho de



encontrar un valor de especialización de red (H_2) intermedio, junto con altos niveles de superposición de nicho, indican que existe una alta presencia de especies redundantes (especies funcionalmente equivalentes). Sin embargo, no todas las especies de una red aportan a su estabilidad y dinámica de la misma manera y por lo tanto no son igualmente importantes para su persistencia (Martín-González 2010, Saavedra *et al.* 2011). En este sentido, las especies de mayor importancia fueron *O. elatus* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona*, lo cual podría deberse a que ambas fueron las más abundantes y generaron mayores interacciones con los distintos microhábitats. Tanto *O. elatus* y *Tityus (Archaeotityus) tayrona* se comportaron como especialistas, datos que concuerdan con lo reportado por Gómez & Otero (2007). Sin embargo, Flórez (2004) menciona que *Tityus (Archaeotityus) tayrona* es una especie que tiene preferencia por los hábitats secos y se ha adaptado a un modo de vida con cierto grado de tolerancia a ecosistemas que se encuentran muy perturbados y deteriorados. Además, *O. elatus* es la única que utiliza OA en el área de estudio, y esta posibilidad de utilizar diferentes nichos podría ser una de las razones por las que esta especie es la más abundante y conspicua de la zona, a pesar de ser físicamente la más grande. En este análisis de red se observa la presencia de módulos compuestos por parches pertenecientes al mismo tipo de hábitat, lo cual indicaría una alta especialización de un microhábitat para ambas épocas (Bascompte & Jordano 2007), la red bipartita tiene un comportamiento de red mixta (anidadas y modulares).

El patrón anidado es común en las redes mutualistas de interacción (Bascompte *et al.* 2003) y se caracteriza porque muchas especies que tienen pocos enlaces (especialistas como *O. elatus* y *T. (Archaeotityus) tayrona*) interactúan con las que tienen muchos enlaces (generalistas como *A. columbiana* y *T. (Atreus) aff. festae*). Así mismo, los generalistas interactúan con los especialistas, que son el centro cohesivo alrededor del cual se organiza la red, si una interacción se pierde se pueden generar interacciones que atenúen el daño de tal perturbación, característica por la cual el patrón anidado ha sido considerado una causa de tolerancia a la extinción de las redes mutualistas (Memmot *et al.* 2004).

Desde un punto de vista de la conservación intrínseca de las especies, las especialistas son las más susceptibles a desaparecer frente a una perturbación que afecte a los microhábitats. Esto es porque si los microhábitats de los que hacen uso desaparecen, estas especies se



podrían quedar automáticamente fuera de la red, especialmente si no pueden establecer nuevas interacciones con otros microhábitats de forma inmediata. Por ejemplo, *O. elatus* vs CA y *A. columbiana* vs VB. Tenemos el caso de dos especies especialistas *T. (Archaeotityus) tayrona* y *O. elatus*, esta última con categoría Casi Amenazado (NT) (Flórez 2007), la desaparición de estas especies podría tener pocos efectos en el funcionamiento de la comunidad, pero debido a su especificidad microambiental, su valor de conservación es muy alto. Por tanto, se deberían destinar recursos a realizar planes de conservación específicos para esta especie vulnerable.

El poco anidamiento viene dado por especies que no comparten todos los microhábitats. Por ejemplo, la OA en la cual solo se presenció el uso por parte de *O. elatus*, al no estar presente otras especies puede deberse a que este microhábitat no cumplía con sus requerimientos microambientales, alimenticios, camuflaje, refugio y protección o no permitiría el desarrollo de una actividad superficial trascendente en su ciclo de vida como explotar su agilidad, o beneficiarse de su tamaño con respecto a las presas o depredadores. Además, es posible que este no sea un microhábitat de preferencia para especies como *Tityus (Archaeotityus) tayrona*, *Tityus (Atreus) festae* y *A. columbiana*; pero si en algún momento hacen uso de él, se necesitarían más estudios para aportar a esta hipótesis. Cabe destacar que el anidamiento se ha reconocido como minimizador de la competencia entre especies, permitiendo una mayor biodiversidad (Bastolla *et al.* 2009).

En este estudio las redes estudiadas no tenían compartimentos, sino que todos sus componentes pertenecieron a un mismo módulo; esto podría representar una desventaja para la red en caso de perturbaciones en la misma. Esta generación de módulos o compartimentos de interacciones dentro de la red global, refleja la presencia de la heterogeneidad del hábitat, especialización trófica, relaciones filogenéticas y alta estabilidad histórica, según lo mencionado por Prado & Lewinsohn (2004), Lewinsohn *et al.* (2006) y Olesen *et al.* (2007). La presencia de estos compartimentos puede tener como consecuencia el aislamiento de dinámicas poblacionales que podrían evitar las extinciones en cascada y el aumento de su persistencia a largo plazo (Melián & Bascompte 2002, Stouffer & Bascompte 2011). De otro modo, la modularidad podría ser la clave que explique la coevolución, en la que la selección



recíproca lleva a la convergencia de caracteres en especies no relacionadas (Olesen *et al.* 2007).

La temperatura superficial es uno de los factores con mayor transcendencia en la selección de un microhábitat, ya que determina la habilidad cazadora y agilidad de escape para evitar depredadores (Wise 1993, Schwerdt *et al.* 2016). Por lo tanto, la selección del recurso que provea las mejores condiciones determinaría la preferencia por un microhábitat específico, aunque no sería el único factor; ya que los patrones de actividad varían en función de la edad, sexo, temperatura, disponibilidad de presas, habilidad cazadora, actividad reproductiva y la ocurrencia de otros grupos de escorpiones (Lira *et al.* 2013). Sería necesario evaluar muchos de estos factores y otros que tal vez no se hayan tenido en cuenta, con el fin de aportar a una mejor idea de la especificidad en la selección de un microhábitat. Por otro lado, la época podría jugar un papel fundamental en el uso de un microhábitat, ya que diversos estudios han demostrado que los escorpiones generalmente comienzan a abandonar sus refugios o madrigueras y emergen durante el periodo cuando las temperaturas comienzan a subir (Warburg & Polis 1990, Ojanguren-Affilastro 2005, Yamaguti & Pinto da Rocha 2006, Nime *et al.* 2013). Sin embargo, en nuestro estudio no se presentaron grandes variaciones entre las épocas y cada especie presentó una respuesta diferente con respecto a cada microhábitat.

La información recopilada en esta investigación puede ser utilizada como estrategia para la creación de áreas prioritarias para la conservación en la zona; aunque no deben estar basadas en criterios aportados por uno o un reducido grupo de organismos (Lourenço 1994). No obstante, el conocimiento actual de la escorpiofauna neotropical hace de este grupo un elemento atractivo y práctico para formar parte preponderante en estudios encaminados a la preservación de la biodiversidad del neotrópico (Flórez 2000) y se emplean con una mayor frecuencia como bioindicadores del estado de conservación del hábitat (Schmidt *et al.* 2008, Kumarí *et al.* 2017) o incluso en la estructuración de redes hábitats-especies para el manejo de uso del suelo.



10. CONCLUSIONES

Este trabajo es de los primeros estudios en el cual se describen las estrategias de coexistencias exhibidas por cuatro especies de escorpiones en un fragmento de Bosque Seco Tropical, en donde brindamos información sobre el uso y preferencia de microhábitat para el Caribe Colombiano.

Tanto la riqueza como la abundancia de escorpiones fueron diferentes en los distintos tipos de microhábitat, así como también en el uso de recursos espaciales entre temporadas climáticas (sequía y lluvias).

La especie *O. elatus* fue la más abundante y la única que se encontró haciendo uso de todos los microhábitats descritos y la única presente en el microhábitat oquedad en árboles (OA).

El microhábitat corteza de árboles presentó el mayor número de individuos, debido al gran componente arbóreo de la zona y el aprovechamiento de dicho recurso. sin embargo, el microhábitat más diverso fue vegetación baja (VB), hecho atribuido a la mayor disponibilidad de recursos tróficos.

La especie *A. columbiana* tiene preferencia de microhábitats por la VB, *Tityus (Archaeotityus) tayrona* por VB y SD, *O. elatus* por CA y *Tityus (Atreus) aff. festae* por H y CA.

La temperatura del microhábitat y del escorpión siempre fueron similares o muy cercanas en su valor, se demuestra con ello la cualidad poiquiloterma de los escorpiones.

La red ecológica para el área de estudio está soportada por las especies *Tityus (Archaeotityus) tayrona* y *O. elatus* y por los microhábitats CA y VB.

Las especies *Tityus (Atreus) festae* y *O. elatus* constituyen un mismo nicho estructural.



11. RECOMENDACIONES

Es necesario realizar investigaciones que permita evaluar los efectos de la fragmentación del BST sobre la diversidad y uso de microhábitats de escorpiones en la región Caribe y en otras regiones geográficas del país, y a su vez realizar jornadas científico-educativas con las comunidades en las cuales aún permanecen parches boscosos pero que están amenazados por la cercanía con los humanos. De esa manera se pueden poner en marcha temas de conservación, reforestación y protección de áreas, de manera que se conserve en el tiempo la flora y fauna de dichos lugares.

Se debe promover la investigación con escorpiones en la región y a nivel nacional que permitan profundizar en la ecología de este grupo para tener una mayor comprensión de sus interacciones con el ambiente, debido a que muchos hábitats naturales están siendo alterados.

Desarrollar estudios poblacionales de especies como *O. elatus*, que permitan conocer el estado demográfico y de esta manera re-validar la categoría de Casi Amenazada dentro de las listas de especies amenazadas a nivel mundial.

Para comprender los efectos del uso y preferencia de microhábitats es importante realizar estudios principalmente de las variables ambientales (temperatura, humedad relativa), y de variables del microhábitat (cobertura herbácea, cobertura de hojarasca, exposición, cavidades, etc), con el fin de determinar los cambios en el microclima y el uso y preferencia de microhábitat por parte de los escorpiones.

Se debe iniciar la investigación de la composición de los venenos de las especies de escorpiones de la región Caribe, por ejemplo, en los Montes de María donde son muy comunes los casos de accidentes con picaduras de escorpiones. De tal manera que se aporte un factor importante a diferentes áreas como medicina, biotecnología, cancerología, etc. Y se solucionen problemas de la comunidad como la obtención de sueros antiescorpiónicos.



12. REFERENCIAS

- AGUDELO, C. M. 2004. Estudio preliminar de los escorpiones (Arachnida: Scorpiones) del Caquetá. Trabajo de Grado. Programa de Biología con énfasis en Biorecursos. Universidad de la Amazonía, Florencia, Caquetá. 70 p.
- AGUILERA, M. 2013. Montes de María: una subregión de economía campesina y empresarial. Documentos de trabajo sobre economía regional. *Banco de la República. Centro de estudios económicos regionales (CEER)-Cartagena*. ISSN 1692 – 3715.
- ÁLVAREZ, D., A. J. MARTÍNEZ, P. H. MENDOZA & P. S. RUIZ. 2013. Uso de microhábitat por escorpiones en un relicto de bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Revista Colombiana de Entomología*, vol 39 (2): pp. 301-304.
- BASCOMPTE, J., JORDANO P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol 38, pp. 567-93.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. J. MELIÁN, J. M. OLESEN 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol 100, pp. 9383-9387.
- BASTOS, A. & A. HARADA. 2011. Leaf-litter amount as a factor in the structure of a ponerine ants community (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) in an Eastern Amazonian rain forest, Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* Vol, 55, pp. 589-596.
- BASTOLLA, U., FORTUNA, M.A., PASCUAL-GARCIA, A., FERRERA, A., LUQUE, B. AND BASCOMPTE, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* vol 458, pp. 1018-1020.
- BEATLEY, J. C. 1975. Climates and vegetation pattern across the Mojave/Great Basin Desert transition of southern Nevada. *American Midland Naturalist*, vol 93, pp. 53–70.
- BEDOYA-ROQUEME, E. & J. A. QUIRÓS-RODRÍGUEZ. 2020. On current status of the scorpion fauna (Chelicerata: Scorpiones) from Cordoba, Colombian Caribbean: A Checklist. *Species*, vol 21(67), pp. 73-83.
- BLANCO, A. 2009. Repartición de microhábitats y recursos tróficos entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con Bosque Seco Tropical de la Región Caribe-Colombia. Trabajo de Grado de Maestría. Universidad Nacional Sede Bogotá. 113 p.



- BRAVO, E. & I. RODIÑO. 2013. Escorpiofauna (Arachnida: Scorpionida) en Algunos Relictos de Bosque Seco en el Departamento de Córdoba-Colombia. Trabajo de Grado. Programa de Biología. Universidad de Córdoba. 105 p.
- BOTERO-TRUJILLO, R. & G. FAGUA. 2007. Additions to the knowledge of the geographical distribution of some Colombian Scorpions (Buthidae: *Ananteris*, *Rhopalurus*, *Tityus*). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. 14, pp. 129-134.
- BOTERO-TRUJILLO, R. 2006. Anuran predators of scorpions: *Bufo marinus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Bufonidae), first known natural enemy of *Tityus nematochirus* Mello-Leitão, 1940 (Scorpiones: Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología*. SSN: 1576 - 9518. Vol. 13.
- BOTERO-TRUJILLO, R. & E. FLÓREZ. 2014. A new species of *Tityus* (Scorpiones, Buthidae) from El Edén Cave, Colombia. *Zootaxa*, vol 3796 (1), pp. 108–120.
- BOTERO-TRUJILLO, R., OCHOA, J. A., TOVAR, O. A. & J. SOUZA, J. 2012. A new species in the scorpion genus *Troglotayosicus* from forest leaf litter in southwestern Colombia (Scorpiones, Troglotayosicidae). *Zootaxa*, vol, 3506, pp. 63–76.
- BOTERO-TRUJILLO, R., J. C. GONZÁLEZ-GÓMEZ, J. C. VALENZUELA-ROJAS & L. F. GARCÍA. 2017. A new species in the troglomorphic scorpion genus *Troglotayosicus* from Colombia, representing the northernmost known record for the genus (Scorpiones, Troglotayosicidae). *Zootaxa* 4244 (4), pp. 568–582.
- BLANCO, A. 2009. Repartición de microhábitats y recursos tróficos entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con Bosque Seco Tropical de la Región Caribe-Colombia. Trabajo de Grado de Maestría. Universidad Nacional Sede Bogotá. 113 p.
- BRADLEY, R. 1988. The behavioural ecology of Scorpion a review, in Australian Aracnology. Australian Entomological Society Micellaneous Publication 5, A.D Austin and N.W. Heater, eds, Watson, Ferguson and Co., Brisbane, pp. 23-36.
- BRAVO, E. & I. RODIÑO. 2013. Escorpiofauna (Arachnida: Scorpionida) en Algunos Relictos de Bosque Seco en el Departamento de Córdoba-Colombia. Trabajo de Grado. Programa de Biología. Universidad de Córdoba. 105 p.
- BROWNELL, P. & G. POLIS. 2001. Scorpion Biology and Research. Oxford Univ. Press 431 pp.
- BROWN, C. A. & D.J. O'Connell. 2000. Plant climbing behavior in the scorpion *Centruroides vittatus*. *American Midland Naturalist*, vol. 144, pp. 406–418.
- BURNHAM, R. J. 1997. Stand characteristics and leaf litter composition of a dry forest hectare in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotrópica*, vol 29, pp. 387-395.



- BUSTOS-ZAGAL, M., J. MANJARREZ & R. CASTRO-FRANCO. 2013. Uso de microhábitat y termorregulación en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegman 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*, vol 29 (1), pp. 153-163.
- CAGNOLO, L., G. VALLADARES, A. SALVO, M. CABIDO & M. ZAK. 2009. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conserv Biol* vol 23, pp. 1167–1175.
- CALA-RIQUELME, F. & M. COLOMBO. 2011. Ecology of the scorpion, *Microtityus jaumei* in Sierra de Canasta, Cuba. *Journal of Insect Science* available on line: insectscience.org/11.86. Revisado 2020-06-12.
- CALLE, Z. 1994. Diversidad biológica y diálogo de saberes, memorias del curso de campo sobre biodiversidad y recursos genéticos indígenas y campesinos. 1ª ed. Cali: Maestría en desarrollo sostenible de sistemas agrarios. 142 p.
- CASTAÑO, C. 1999. Sierras y Serranías de Colombia. Cali, Colombia: Banco de Occidente. 125p.
- CATAÑO, E. 2009. Resumen de claves para familias, géneros y especies de escorpiones presentes en Colombia 19 p.
- CECCON, E., P. HUANTE & E. RINCÓN. 2006. Abiotic Factors Influencing Tropical Dry Forests Regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, vol 49 (2), pp. 305-312.
- CLERICI, N., D. ARMENTERAS, P. KAREIVA, R. BOTERO, J. P. RAMÍREZ-DELGADO, G. FORERO-MEDINA, J. OCHOA, C. PEDRAZA, L. SCHNEIDER, C. LORA, C. GÓMEZ, M. LI NARES, C. HIRASHIKI & D. BIGGS. 2020. Deforestation in colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific Reports* 10:4971.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1960. Notes on Arachnida, 35 - A scorpion eaten by a beetle. *Entomologist's Monthly Magazine*, vol 95, pp. 223-259.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1977. Adaptational biology of Solifugae (Solpugida). *Bull Br Arachnol Society*, vol 4, pp. 61–71.
- CRAWFORD, C. S. & R. C. KREHOFF. 1975. Diel activity in sympatric populations of the scorpions *Centruroides sculpturatus* (Buthidae) and *Diplocentrus spitzeri* (Diplocentridae). *Journal of Arachnology*, vol 2, pp. 195-204.
- DÍAZ, J. 2006. Bosque seco tropical en Colombia. Banco de Occidente. Cali, Colombia. 86 p.



- DÍAZ, A. C., C. E. BARBOSA, J. DE LA OSSA. 1986. Aspectos ecológicos y etológicos de primates con énfasis en *Alouatta Seniculus* (Cebidae), de la región de Colosó, Serranía de San Jacinto (Sucre), Costa Norte de Colombia. *Caldasia*, vol. 14, pp. 709–741.
- DEHGHANI, R., H. KASSIRI & N. MOHAMMADZADEH. 2019. Comparison of Various Methods of Collecting Scorpions (Arachnida, Scorpiones) in Khuzestan Province, Southwestern Iran. *Archives of Clinical Infectious Diseases*. In Press(In Press):e84452.
- DE ARAUJO, A. F. & A. MADEIROS DE SOUZA. 2014. Microhabitat use by scorpion species (Arachnida: Scorpiones) in the montane Atlantic Rain Forest, Brazil. *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. 24, pp. 107-108.
- DI RIENZO, J., F. CASANOVES, M. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C.W. ROBLEDO. 2013. InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DORMANN, C. F., J. FRÜND, N. BLÜTHGEN, B. GRUBER. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, vol 2, pp. 7-24.
- DUNLOP, J. A., E. O. TETLIE & L. PRENDINI. 2008. Reinterpretation of the Silurian scorpion *Proscorpius osborni* (Withfield). Integrating date from Paleozoic and recent scorpions. *Paleontology*, vol 51(2): pp. 303-320.
- EL HIDAN, M., O. TOULOUN & A. BOUMEZZOUGH. 2017. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, vol 5(3), pp. 674-678.
- FERNÁNDEZ-OLALLA, M., & SAN MIGUEL-AYANZ, A. 2011. La selección de dieta en los fitófagos: conceptos, métodos e índices. *Pastos*, vol 37 (1), pp. 5-47.
- FERREIRA-OJEDA, L., E. FLÓREZ & A. SABOGAL-GONZÁLEZ 2009. Arañas orbitelares de un bosque húmedo subtropical de la Sierra Nevada de Santa Marta (Magdalena, Colombia). *Caldasia*, vol. 31(2), pp. 381-391.
- FLÓREZ, E. 2000. Biología y sistemática de los escorpiones de Colombia. En: I Congreso Colombiano de Zoología Santa Fe de Bogotá; 9-12 de mayo de 2000. Santa Fe de Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. p. 30.
- FLÓREZ, E. 2001. Sinopsis de los escorpiones de la familia Buthidae en Colombia. Tesis de Grado Programa de Magíster en Biología Línea Sistemática Animal. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias Departamento de Biología. Bogotá. 103 p.
- FLÓREZ, E. 2007. Scorpionida escorpiones y alacranes. pp. 71-83. En: Amat-García, G.; Andrade-C, G.; Amat-García, E. (Eds.). Libro rojo de los invertebrados terrestres de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales- Universidad Nacional de Colombia, Conservación



- Internacional Colombia, Instituto Alexander von Humboldt, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia. 216 p.
- FLÓREZ, E. 2013. Revisión taxonómica, análisis filogenético y distribucional del género Nor-Andino *Chactas* Gervais, 1844 (Scorpiones, Chactidae) con énfasis en las especies colombianas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 189 p. [no publicada].
- FLÓREZ, E. 2014. Confirmación de la presencia del género *Chactopsis* Kraepelin, 1912 (Scorpiones, Chactidae) en Colombia. *Revista Ibérica de Aracnología*, vol 24, pp. 113-114.
- FLÓREZ, E. & A. BLANCO. 2010. Registros de escorpiones incluidos en la dieta de anuros en la costa Atlántica Colombiana. *Revista Ibérica de Aracnología*, vol 18, pp.105-106.
- FORTUNA, M.A. & J. BASCOMPTE. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecological Letters* vol 9, pp. 281-286.
- FRANCO, T. K. 2017. Diversidad y distribución de escorpiones a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. 54p.
- FRANCKE, O. 2007. Alacranes de frontera Corozal, en la selva Lacandona, Chiapas, México, con descripción de una nueva especie de *Diplocentrus*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. (78): 69-77.
- FROST, L. M., D. R. BUTLER, B. O'DELL & V. FET. 2001. A coumarin as a fluorescent compound in scorpion cuticle. *Scorpions 2001. In Memoriam Gary A. Polis*, V. Fet y P. A. Selden (eds.), pp. 365-368.
- GARCÍA-NARANJO, M. A. 2006. Escorpiones (Scorpionida) urbanos del municipio de armenia (Colombia). Tesis de grado. Facultad de educación, programa, Licenciatura en Biología y Educación Ambiental. Universidad de Quindío, Armenia. 88p.
- GAUSE, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GEANGE, S. W., S. PLEDGER, K. C. BURNS & J. S. SHIMA. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, vol 2, pp. 175-184.
- GÓMEZ, J. & R. OTERO. 2007. Ecoepidemiología de los escorpiones de importancia médica en Colombia. *Revista facultad nacional de salud pública*, vol 25 (1), pp. 50-60.
- GÓMEZ, A. D., A. J. MARTINEZ, P. H. MENDOZA, G. D. ALVAREZ. & P. S. RUIZ. 2013. Registro de Escorpiones (Chelicerata: Scorpiones) para el Departamento de Sucre, Colombia. *Revista Colombiana Ciencia Animal*, vol 5 (1), pp. 150-153.



- GONZÁLEZ-SANTILLÁN, E. 2004. Diversidad, taxonomía y hábitat de alacranes. pp. 25-35. En: García, A.; Ayala, R. (Eds.). Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 227 p.
- GONZÁLEZ-SPONGA M.A. 1984. Escorpiones de Venezuela. Cuadernos Lagoven, Caracas, 128 p.
- GONZÁLEZ-SPONGA M.A. 1996. Guía para Identificar Escorpiones de Venezuela. Cuadernos Lagoven, Caracas, 205 p.
- GONZÁLEZ-SPONGA, M. A.1998. Guía para Identificar Escorpiones de Venezuela. Ed. Dto. de asuntos públicos de Lagoven S.A. ISBN 980-259-6140. 204 p.
- GOTELLI, N. J. & G.L. ENTSMINGER. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>, consultado el 11 de junio de 2016.
- GUERRERO, E. L., R. F. LUCERO, F. AGNOLIN, S. O. LUCERO & N. R. CHIMENTO. 2017. Notas sobre la depredación de opiliones y escorpiones por *athene cunicularia* (Aves, strigidae). 8p.
- GUERRERO-VARGAS, J., J RODRÍGUEZ, S. AYERBE, E. FLÓREZ & J. BELTRÁN. 2014. P. Gopalakrishnakone *et al.* (eds.). Scorpion Venoms, *Toxinology*. Pp. 245-272.
- GUIMARÃES, P. & P. GUIMARÃES. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, vol 21, pp. 1512-1513.
- HÄTTENSCHWILER. S., A. TIUNOV & S. SCHEU. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol 36, pp. 191-218.
- HAYDEN, B. & D. GREENE. 2009. Tropical Dry Forest Structure, Distribution and Dynamics. *Tropical Biology and Conservation Management – Vol. V.* EOLSS Publishers/UNESCO. ISBN 978-1-84826-726-8.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life Zone Ecology, Photographic supplement prepared by J.A. Tosi Jr., rev. ed. San José, Costa Rica: *Tropical Science Center*. 125p.
- HERNÁNDEZ-CAMACHO, J. 1992. Vulnerabilidad y estrategias para la conservación de algunos biomas de Colombia. Páginas 191-202 en G. Halffter, editor. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana*. Volumen especial. México, D.F., México. 11p.
- HERAZO, F., J. MERCADO & H. MENDOZA. 2017. Estructura y Composición Florística del Bosque Seco Tropical en los Montes de María (Sucre - Colombia). *Ciencia en Desarrollo*, Vol. 8 (1) ISSN 0121-7488, pp. 71-82.



- HEYER, W. R. RAND, S. DA CRUZ, G.A. & PEIXOTO. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1283p.
- HJELLE, J. T. 1990. Anatomy and Morphology, Chapter 2. In: The Biology Of the Scorpions. Stanford University Press, 587 p.
- HOFFMANN, A. 1993. El maravilloso mundo de los Arácnidos. La Ciencia Desde México, Fondo de la Cultura Económica. 41 p.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life Zone Ecology, Photographic supplement prepared by J.A. Tosi Jr., rev. ed. San José, Costa Rica: *Tropical Science Center*. 125p.
- HURTADO-DÍAZ, M., J. GUZMÁN-ONTIVEROS, L. ARIAS-MEDELLÍN, L. HERNÁNDEZ-CADENA, G. MORENO-BANDA, S. RODRIGUEZ-DOZAL, J. TEXCALAC-SANGRADOR, P. ZUÑIGA-BELLOA & H. RIOJAS-RODRÍGUEZ. Influence of increasing temperature on the scorpion sting incidence by climatic regions. *Inst. J. Climatol.* Vol 3, pp. 278-292.
- JANZEN, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol 75 (1), pp. 105-116.
- KALASCKA M, SÁNCHEZ-AZOFEIFA GA, CALVO-ALVARADO JC, QUESADA M, RIVARD D & JANZEN DH. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, vol 200, pp. 227-247.
- KALTSAS, D., I. STATHI & M. MYLONAS. 2009. Intraspecific differentiation of social behavior and selection in *Mesobuthus gibbosus* (Brulé, 1832) (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Ethology*, vol 27, pp. 467-473.
- KLOCK, C. T., A. KUBLI & R. REYNOLDS R. 2010. Ultraviolet light detection: a function of scorpion fluorescence. *Journal of Arachnology* vol. 38(3), pp. 441-445.
- LAMORAL, B.H., 1978. The Scorpions of South West Africa. Ph.D. Tesis, Universidad de Natal, Pietermaritzburg 53 p.
- LEWINSON TM, PRADO PI, JORDANO P, BASCOMPTE J, OLESEN JM. 2006. Structure in plant –animal interaction assemblages. *Oikos*, vol. 113, pp. 174-184.
- LIEBIG, J. V. 1845. Ley del mínimo. 2ª. ed. [s.l.]: [s.n.], 1845. [200] p. ISBN 0521524733.



- LIRA, A. F. A., A. M. SOUZA, A. A. C. SILVA FILHO & C. M. R. ALBUQUERQUE. 2013. Spatio-temporal microhabitat use by two co-occurring species of scorpions in Atlantic rainforest in Brazil. *Zoology*, **116**(3): 182-185.
- LIRA, A. F. & A. M. SOUZA. 2014. Microhabitat use by scorpion species (Arachnida: Scorpiones) in the montane Atlantic Rain Forest, Brazil. *Revista Ibérica de Aracnología*, vol 24, pp. 107–108.
- LIRA, A. F., V. L. ARAÚJO & C. M. R. ALBUQUERQUE. 2016. Predation of a scorpion (Scorpiones: Buthidae) by an assassin bug (Heteroptera: Reduviidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology*, 40, 294–296.
- LIRA, A. F. A.; PORDEUS, L. M.; SALOMÃO, R. P.; BADILLO-MONTAÑO, R.; ALBUQUERQUE, C. M. R. 2019. Effects of anthropogenic land-use on scorpions (Arachnida: Scorpiones) in Neotropical forests. *International Journal of Tropical Insect Science*, vol 39 (3), pp. 211-218.
- LITVAITIS, J. A., K. TITTUS. & E. M. ANDERSON. 1994. Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats. Bookhout, Th.A. ed. *Bethesda*, Maryland. Pp. 254-274.
- LOMOLINO, M.V., B.R. RIDDLE, R.J. WHIYAKER, & J.A. BROWN. 2010. Biogeography (4th ed.). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- LOURENÇO, W. R. 1990. Modèles de stratégie reproductrice chez les scorpions; corrélation avec des centres d'endémisme dans la région néotropicale. En: *C.R. XIIeme. Coll. Europ. Arachnol.*, pp. 229-234.
- LOURENÇO, W. R. 1992 Biogéographie évolutive, écologie et les strategies biodemographiques chez les scorpions neotropicaux. *C. R. Soc. Biogeogr.*, vol 67 (4), pp. 171-190.
- LOURENÇO, W. R. 1994. Biogeographic patterns of tropical South American Scorpions Studies on Neotropical Fauna and Environment. vol 29(4), pp. 219-231.
- LOURENÇO, W. R. 1997. Synopsis de la faune de scorpions de Colombie, avec des considérations sur la systématique et la biogéographie des espèces. *Revue Suisse de Zoologie*, vol 104 (1), pp. 61-94.
- LOURENÇO, W. 2002. Scorpions. Joachim Adis (ed). *Amazonian Arachnida and Myriapoda*, pp. 399-438.
- LOURENÇO, W.R., 2015. Comments on the ananterinae Pocock, 1900 (scorpiones: buthidae) and description of a new remarkable species of *Ananteris* from Peru. *C. R. Biol.* 338, 134–139.



- LOURENÇO, W. R., O. CUÉLLAR & F. MÉNDEZ. 1996. Variation of reproductive effort between parthenogenetic and sexual populations of the scorpion *Tityus columbianus*. *J Biogeogr* 1996; 23:681-86.
- LOURENÇO, W. R. & A. ROSSI. 2016. Confirmation of a new species of *Scorpio* Linnaeus, 1758 in the Tassili N'Ajjer Mountains, South Algeria (Scorpiones: Scorpionidae). *Onychium*, vol, 12, pp. 11-18.
- LOURENÇO, W., L. WILMÉ & P. WAEBER. 2017. The genus *Opisthacanthus* Peters, 1861 (Scorpiones: Hormuridae), a remarkable Gondwanian group of scorpions, *Comptes Rendus Biologies. Elsevier*, vol, 341(2), pp. 131-143.
- LUCAS, M. & J. MEIER. 1995. Biology and distribution of scorpions of medical importance. En: Meier J, White J, editors. *Clinical toxicology of animal venoms and Poisons*. Boca Ratón: CRC Press; 1995. pp, 205- 219.
- MACFADDEN, S. W. & D. E. CAPEN. 2002. Avian habitats relationships at multiple scale in a New England forest. *Forest Science*, 48, pp. 243-253.
- MACIP-RÍOS, R., S. LÓPEZ & A. MUÑOZ. 2013. Abundancia, uso de hábitat, microhábitat y hora de actividad de *Ameiva undulata* (Squamata: Teiidae) en un paisaje fragmentado del Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol 84 pp. 622-629.
- MCCORMICK, S. J. & G. A. POLIS. 1990. Prey, predators, and parasites. Pp. 294–320 in G. A. Polis (ed.). *The Biology of Scorpions*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- MCREYNOLDS, C. N. 2008. Microhabitat preferences for the errant scorpion, *Centruroides vittatus* (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Arachnology*, vol 36 (3), pp. 557-564.
- MANLY, B., L. MCDONALD & D. THOMAS. 1993. *Resource selection by Animals - Statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall, London- Glasgow- New York- Tokyo- Melbourne- Madras, 177 pp., 17 figs., 44 tab.
- MARTÍN-GONZÁLEZ, A.M., B. DALSGAARD & J. M. OLESEN. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological complexity* vol 7, 36-43 pp.
- MELIÁN, C.J. & BASCOMPTE, J. (2002). Complex networks: two ways to be robust? *Ecological Letters* 5: 705–708.
- MELIC, A. 2000. El género *Latrodectus* Walckenaer, 1805 en la península Ibérica (Araneae: Theridiidae). *Review Ibéroamerican Aracnology*, vol 1, pp. 13–30.



- MEMMOTT, J., WASER, N. M. AND PRICE, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B* vol 271, pp. 2605–2611.
- MILES, L., A. C. NEWTON, R. S. DEFRIES, C. RAVILIOUS, I. MAY, S. BLYTH, V. KAPOS & J. E. GORDON. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, vol, 33, pp. 491-505.
- Melián, C.J. & Bascompte, J. (2002). Complex networks: two ways to be robust? *Ecological Letters*, vol 5, pp 705–708.
- MOONEY, H. A., S. H., BULLOCK & E. MEDINA. 1995. Introductions. Pag. 1-8 en S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina, editors. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 135p
- MONTENEGRO, J. & A. ACOSTA. 2008. Programa innovador para evaluar uso y preferencia de hábitat. *Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana*. Bogotá, Colombia. 130 p.
- MORALES, J. & L. SARMIENTO. 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo venezolano. *Ecotrópicos*, vol 15, pp. 99-110.
- MORENO- GONZÁLEZ, J. 2013. Revisión taxonómica de *Tityus (Archaeotityus)* (Scorpiones: Buthidae) de Colombia. Trabajo de grado. Universidad del Valle. Cali, Colombia. 189 pp. [no publicada].
- MORENO-GONZÁLEZ, J. 2019. Taxonomic revision of the Colombian *Tityus (Archaeotityus)* (Scorpiones, Buthidae) species: a morphological and morphometric approach, with a description of a new species. *Zootaxa* vol 4660 (1), pp. 001-094. ISSN 1175-5334.
- MORENO-GONZÁLEZ, J. A. & N. A. HAZZI. 2012. Intraguild predation case: *Tityus forcípula* Gervais, 1843 (Scorpiones, Buthidae) feeding on *Chactas vanbenedeni* Gervais, 1843 (Scorpiones, Chactidae) in Colombia. *Revista Ibéroamericana de Aracnología*, vol 20, pp. 117–120.
- MURPHY, P. & A. LUGO. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol, 17, pp. 67-68.
- NIME, M. F., F. CASANOVES, D. E. VRECH & C. I. MATTONI. 2013. Relationship between environmental variables and surface activity of scorpions in the Arid Chaco ecoregion of Argentina. *Invertebrate Biology*, vol 132 (2), pp. 145-55.



- NIME, M. F., F. CASANOVES & C.I. MATTONI. 2014. Scorpion diversity in two different habitats in the Arid Chaco, Argentina. *Journal of Insect Conservation*. 18:373-384.
- NIME, M. F., F. CASANOVES & C. I. MATTONI. 2016. Microhabitat use and behavior differ across sex-age classes in the scorpion *Brachistosternus ferrugineus* (Scorpiones: Bothriuridae). *Journal of Arachnology*, vol 44(2), pp. 235-244.
- OCHOA, J. A., BOTERO-TRUJILLO R. & PRENDINI L. 2010. On the Troglomorphic Scorpion *Troglotayosicus humiculum* (Scorpiones, Troglotayosicidae), with First Description of the Adults. The american museum of natural history central park west at 79 th street, New York, NY 10024. Number 3691, 19 pp.
- OLESEN JM, BASCOMPTE J, DUPONT YL, JORDANO P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104:19891–19896
- OTERO, R., E. NAVÍO & F. A. CÉSPEDES. 2004. Scorpion envenoming in two regions of Colombia. Clinical, epidemiological and therapeutic aspects. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, vol. 98, pp. 742-50.
- PADILLA, F. & A. CUESTA. 2003. *Zoología Aplicada*, Editorial: Ediciones Díaz de Santos s.a., ISBN 13: 9788479785888.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* vol 4, pp. 53-74.
- PIANKA, E.R., R. B. HUEY & L. R. LAWLOR. 1979. Niche segregation in desert lizards. In: Horn, D.J.; Stairs, G.R. & Mitchell, R.D. (Eds.). *Analysis of ecological systems*. Columbus, Ohio, Ohio State University Press. pp. 67-115.
- PINEDA, D. & E. FLÓREZ. 2002, Picadura de Escorpiones. En: *Accidentes por Animales Peligrosos*. Editor Pineda D., Hernández C. 2002 Instituto Nacional de Salud. Bogota, D.C Colombia. 42p.
- PIZANO, C. & H. GARCÍA. (Editores). 2014. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológico Alexander von Humboldt. Bogota, D. C., Colombia. 354 p.
- PONCE-SAAVEDRA, J., O. F. FRANCKE & H. SUZÁN. 2006. Actividad superficial y utilización del hábitat por *Centruroides balsasensis* Ponce y Francke (Scorpiones: Buthidae). *Biológicas*, vol 8, pp. 130-137.



- PONCE-SAAVEDRA, J. & O. F. FRANCKE. 2013. Clave para la identificación de especies de alacranes del género *Centruroides* Marx 1890 (Scorpiones: Buthidae) en el Centro Occidente de México. *Biológicas*, vol. 15 (1), pp. 52-62.
- PONCE-SAAVEDRA, J. & O. F. FRANCKE. 2013a. Actualización taxonómica sobre alacranes del Centro Occidente de México. *Dugesiana* vol. 20(2), pp. 73-79.
- POLIS, G.A. 1990. The biology of scorpions. Standford University Press, 587 pp.
- POLIS, G.A. & W. SISSOM. 1990. "Life history", in the biology of scorpions, Standford University Press (Ed. G. Polis), pp. 161-223.
- POLIS, G. A., C. N. MCREYNOLDS & R. GLENN FORD. 1985. Home range geometry of the desert scorpion *Paruroctonus mesaensis*. *Oecologia*, vol 67, pp. 273-277.
- PERETTI, A. V. & L. E. ACOSTA. 1999. Sexual cannibalism in scorpions: fact o fiction. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol 68, pp. 485-496.
- PRADO, P. I. & LEWINSOHN, T. M. 2004. Compartments in insect/plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, vol. 74, pp. 1168-1178.
- PRENDINI, L. 2001. Substratum specialization and speciation in southern African scorpions: The Effect Hypothesis revised. p. 113-138. In: Fet, V & P. A. Selden (Eds.). *Scorpions 2001 In Memoriam Gary A. Polis*. British Arachnological Society, London. 404 p.
- PRENDINI, L. 2005. Scorpion diversity and distribution in southern Africa: pattern and process. In: African biodiversity: molecules, organisms, ecosystems. Proceedings of the 5th International Symposium on Tropical Biology, Museum Alexander Koenig, Bonn, Huber BA, Sinclair BJ, Lampe KH, (ED. Springer Verlag: New York). pp. 25-68.
- PROMONTES. 2003. Programa de Desarrollo y Paz de los Montes de María -Promontes, Corporación Territorios, Universidad de Cartagena. Cartagena. 162 p.
- PUNZO, F. 1998. The Biology of Camel Spiders (Arachnida, Solifugae). Boston, MA, USA: Kluwer Academic Publisher. 12 p.
- QUESADA, M. & K. E. STONER. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. In: Frankie GW, Mata A, Vinson SB, editors. Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in a seasonal dry forest. Berkeley (CA, U. S. A.): University of California Press. pp. 266-280.
- RAMÍREZ-ARCE, D. 2015. Uso del hábitat y actividad superficial del escorpión *Centruroides margaritatus* en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. Universidad Nacional Autónoma, Heredia, Costa Rica, vol. 7(2), pp. 279-286.



- RANGEL-CH J.O., J. CARVAJAL-COGOLLO. 2012. Clima de la región Caribe colombiana. In: Rangel-Ch JO, editor. Colombia Diversidad Biótica XII Región Caribe Colombiano. Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia. p.1018.
- REIN, J. 2020. The scorpion files. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. Disponible en: <http://www.ntnu.no/ub/scorpion-files/>. [Fecha revisión: 25 septiembre 2020].
- RUPPER, E. & BARNES R.1995. Zoología de los Invertebrados, Mc Graw-Hill internacional, México, pp. 628- 632.
- SAAVERA, S., D. STOUFFER, B. UZZI & J. BASCOMPTE. Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature* 478:233-235.
- SALAZAR, E. A., J. D. PASTOR & P. CLARO. 2011. La Historia del Carmen de Bolívar. Tesis de Grado. Programa de Lic. en Ciencias Sociales, Facultad de Educación, Universidad del Atlántico [No publicada]. 125p.
- SALDARRIAGA, M. & R. OTERO. 2000. Los escorpiones: aspectos ecológicos, biológicos y toxicológicos. *Medunab*, vol 3(7), pp. 17- 23.
- SAMPEDRO, A., H. GÓMEZ, & G. BALLUT. 2014. Estado de la vegetación en localidades abandonadas por “desplazamiento”, en Los Montes De María Sucre, Colombia, *Rev. Colombiana cienc. Anim.*, vol. 6 (1), pp. 184-193.
- SÁNCHEZ-PÁEZ, H. & R. ÁLVAREZ-LEÓN. 1997. Diagnóstico y zonificación preliminar de los manglares del Caribe de Colombia. OIMT/ MAVDT. Bogotá, Colombia. 29 p.
- SANTIBÁÑEZ-LÓPEZ C. E., R. KRIEBEL & P. SHARMA. 2017. *Eadem figura manet*: Measuring morphological convergence in diplocentrid scorpions (Arachnida: Scorpiones: Diplocentridae) under a multilocus phylogenetic framework. *Invertebrate Systematics*, vol 31, pp. 233–248.
- SARÁ-CASTILLO, E., FLÓREZ E. & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ N. 2017. Diversidad de escorpiones (Chelicerata) en el Departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, vol 21 (2), pp. 231-244. ISSN: 0123-3068 (Impreso).
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, vol 185(4145), pp. 27–39.
- SCHOWALTER, T. D. 2006. Insect ecology: An Ecosystem Approach. California: Academic Press.
- SEMANA, 2016. El Sí de los Montes de María. Printer Colombiana S.A. Fundación Semana. 240 p.



- SHEHAB, A., Z. AMR & J. LINDSELL. 2011. Ecology and biology of scorpions in Palmyra, Syria. *Turk J Zool* 2011; 35(3) 333-341.
- SISSOM, W. D. Systematics, biogeography, and paleontology in *The Biology of Scorpions* (ed. Polis, G. A.) 64–160 (Stanford University Press, 1990).
- STAHNKE, J., S. STOCKWELL & D. VAN VRANKEN. 1972. The fluorescence of scorpions and cataractogenesis. *Chemistry & Biology*, vol. (1), pp. 522-540.
- STEVENSON, D. J. & K. M. STOHLGREN. 2015. Predation on the scorpion *Centruroides hentzi* (Banks) (Scorpiones: Buthidae) by the assassin bug *Microtomus purcis* (Drury) (Insecta: Hemiptera: Reduviidae). *Southeast Nature*, vol 14, pp. 1–4.
- SU, C., B. FU, CH. HE & Y. LÜ. 2012. Variation of ecosystem services and human activities: A case study in the Yanhe Watershed of China. *Acta Oecologica*, vol 44, pp. 46–57.
- SUAZO-ORTUÑO, I., J. ALVARADO-DÍAZ, E. MENDOZA, L. LÓPEZ-TOLEDO, N. LARA-URIBE, C. MÁRQUEZ-CAMARGO, J. RANGEL-OROZCO. 2015. High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, vol 8(2), pp. 396-423.
- STEVENSON, D. J., G. GREER & M. J. ELLIOTT. 2012. The Distribution and Habitat of *Centruroides hentzi* (Banks) (Scorpiones, Buthidae) in Georgia. *Southeastern Naturalist*, vol 11 (4), pp. 589-598.
- STOUFFER, D. B., & J. BASCOMPTE. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 108:3648-52.
- TERUEL, R. & C. RONCALLO. 2008. Rare or poorly known scorpions from Colombia. III. On the taxonomy and distribution of *Rhopalurus laticauda* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae), with description of a new species of the genus. *Euscorpius — Occasional Publications in Scorpology*. Vol 68, pp. 345-250.
- TERUEL, R. & L. MONTAN. 2005. Los Escorpiones (Arachnida: Scorpiones) del Parque Nacional “Desembarco Del Granma”, Cuba, pp. 219-228.
- TERUEL, R. & A. MELIC. 2015. Orden Scorpiones. *Revista IDE@ - SEA*, n° 18 (30-06-2015): 1-17.
- TORO, J.L. 2004. El bosque seco tropical en Colombia. Corporación Autónoma Regional de Centro de Antioquia CORANTIOQUIA. Medellín. 87 p.



- UNDERWOOD, A. J., M. G. CHAPMAN & T. P. CROWE. 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* vol 300, pp. 161-187.
- VÍQUEZ, C. 1999. *Escorpiones de Costa Rica*. Heredia: INBio. 23 p.
- WARBURG, M. R. 2000. Intra and interspecific cohabitation of scorpions in the field and effect of density, food, and shelter on their interactions. *Journal of Ethology*, vol 18, pp. 59-63.
- WILLIAMS, S. 1966. Burrowing habitat of the scorpion *Anuroctonus phaeodactylus* (Wood) (Scorpionida: Vaejovidae). *Proc. Calif. Acad. Science*, vol 34, pp. 419-428.
- WILLIAMS, S. 1987. Scorpion bionomics. *Annual Review of Entomology* 32: 275-295.
- WENDRUFF, A., L. BABCOCK, C. WIRKNER, J. KLUESSENDORF & D. MIKULIC. 2020. A Silurian ancestral scorpion with fossilised internal anatomy illustrating a pathway to arachnid Terrestrialisation. *Scientific Reports*, pp. 10-14.
- VAZIRIANZADEH, B., A. JALALI, M. CHROM, A. MOHAMMADY, H. VATANDOOST & F. PANAHI. 2017. A Comparative Study of Nesting Sites and Burrowing Habits of Two Iranian Burrowing Scorpions. *J Arthropod-Borne Dis*, vol. 11(1), pp. 78-85
- VITT, L. J., T. C. ÁVILA-PIRES, M. C. ESPOSITO, S. S. SARTORIUS, & P. A. ZANI. 2007. Ecology of *Alopoglossus angulatus* and *A. atriventris* (Squamata, Gymnophthalmidae) in western Amazonia. *Phyllomedusa*, vol 6 (1), pp. 11-21.
- YAMAGUTI, H.Y. & R. PINTO-DA-ROCHA. 2006. The ecology of *Thestylus aurantiurus* of the parque estadual da Serra da Cantareira, São Paulo, Brazil (Scorpiones, Bothriuridae). *The Journal of Arachnology*, vol 34, pp. 214-220.



13. ANEXOS

Anexo 1. Distribución de las especies halladas en este estudio para la región Caribe





Anexo 2. Créditos al área de estudio. Al señor Senes Arias Martínez y Edilber Alfonso Salazar Pasos



