

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Composición de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en dos
microhábitats de un bosque pie-montano

Disertación previa a la obtención del título de
Licenciado en Ciencias Biológicas

GIOVANNI MARCELO RAMÓN CABRERA

QUITO, 2010

CERTIFICACIÓN**Con formato:** Fuente: 14 pto

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato, Giovanni Marcelo Ramón Cabrera ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M.Sc. Álvaro Barragán

Director de Disertación

Quito, ~~XXXX~~ Septiembre 2010

“No hay mejor predicador que la hormiga, que no habla.”

Benjamín Franklin

AGRADECIMIENTOS

Con formato: Fuente: 14 pto

Quiero agradecer a mis padres y hermanos que siempre me apoyaron incondicionalmente con su cariño y buen humor.

Quiero agradecer enormemente a David Donoso por permitirme colaborar en varios de sus proyectos a lo largo de estos años, incluyendo este estudio; por ayudarme a crecer intelectualmente, por haberme dado la oportunidad de visitar BCI, por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de este manuscrito, por ayudarme siempre ya sea identificando una hormiga, consiguiéndome artículos o contestando mis preguntas; por haberme embarcado en la aventura de descubrir el fascinante mundo de las hormigas y sobre todo por su amistad.

A Álvaro Barragán por sus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo y por permitirme ser parte de su laboratorio como voluntario, becario, tesista y sobre todo como amigo.

A la Fundación Otonga en la persona del Dr. Giovanni Onore por permitirme realizar este estudio en una de las reservas mas hermosas del Ecuador: Otongachi (Otonga).

A Paula Terán por su ayuda en el trabajo de campo y sus fotografías.

A Natalia Andrade por su ayuda en el campo.

A Olivier Dangles y Julio Sánchez por su ayuda con los análisis estadísticos y sus comentarios.

A Alejandro Janeta por ayudarme con las fotografías de las hormigas.

A Florencio Maza que, cual infatigable hormiga, cuida los insectos de nuestro museo.

A todos los que forman parte del museo QCAZ- Sección Invertebrados, y a todos los amigos y compañeros: Belén, Charlie Brown, Rafa, Fer; que de una u otra forma contribuyeron en la realización de este trabajo.

LISTA TABLA DE CONTENIDOS

Con formato: Fuente: 14 pto

Pág.

CERTIFICACIÓN.....	vii
iii	
AGRADECIMIENTOS.....	iv
LISTA DE CONTENIDOS.....	vii
vii	
LISTA DE FIGURAS.....	viii
viii	
LISTA DE TABLAS.....	ix
ix	
LISTA DE ANEXOS.....	xi
xi	
1. RESUMEN.....	12
12	
2. ABSTRACT.....	13
13	
3. INTRODUCCIÓN.....	14
14	
3.1 LA HIPÓTESIS DE LA HETEROGENEIDAD.....	14
14	
3.2 LAS HORMIGAS Y LOS BANCOS DE ARCILLA.....	15
15	
3.3 LOS GRUPOS FUNCIONALES DE HORMIGAS.....	16
16	

3.4 JUSTIFICACIÓN.....	
187	
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	
198	
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	
198	
4.2 DISEÑO DEL MUESTREO.....	
2019	
4.3 IDENTIFICACIÓN DE LOS ESPECÍMENES.....	
210	
4.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	
221	
4.4.1 ANÁLISIS DE DIVERSIDAD.....	
221	
4.4.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD.....	
232	
5. RESULTADOS.....	
276	
5.1 DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	
276	
5.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD.....	
276	
6. DISCUSIÓN.....	
3029	

6.1	LOS BANCOS DE ARCILLA COMO FUENTES DE HETEROGENEIDAD Y SUS ESPECIES REPRESENTATIVAS.....	<u>3029</u>
6.2	LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS.....	<u>3029</u>
6.3	LA HOJARASCA: UN HÁBITAT HETEROGÉNEO.....	<u>3234</u>
6.4	LAS DIFERENCIAS ENTRE LOS BANCOS Y LA HOJARASCA.....	<u>332</u>
6.5	LOS GRUPOS FUNCIONALES Y LA HETEROGENEIDAD.....	<u>376</u>
6.6	COLECTAS MANUALES.....	<u>398</u>
6.7	OTROS ORGANISMOS QUE HABITAN LOS BANCOS Y SU EFECTO SOBRE LAS HORMIGAS <u>OTROS ORGANISMOS QUE HABITAN LOS BANCOS Y SU POSIBLE EFECTO SOBRE LAS HORMIGAS.....</u>	<u>4039</u>
7.	CONCLUSIÓN.....	<u>424</u>
8.	LITERATURA CITADA.....	<u>432</u>
9.	FIGURAS.....	<u>6059</u>

10. TABLAS.....

72+

11. ANEXOS.....

776

LISTADO DE FIGURAS

Con formato: Fuente: 14 pto

Con formato: Centrado

Pág.

Figura 1. Mapa de la zona de estudio.....

610

Figura 2. Gráfico de la variación climática en Otongachi.....

62+

Figura 3. Esquema del exterior e interior de un extractor Winkler.....

632

Figura 4. Número de especímenes y especies de hormigas.....

643

Figura 5. Curvas de acumulación de especies Mao Tau.....

654

Figura 6. Frecuencia de muestreo en los dos hábitats.....	
665	
Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS).....	
676	
Figura 8. Distribución de las similitudes de las muestras.....	
687	
Figura 9. Especies indicadoras en los bancos y la hojarasca.....	
698	
Figura 10. Barplot de incidencia de los grupos funcionales en cada hábitat.....	
7069	
Figura 11. Fotografía de la entrada de un nido de <i>Stenamma</i> en un banco en Otongachi.....	
710	

LISTADO DE TABLAS

Con formato: Fuente: 14 pto

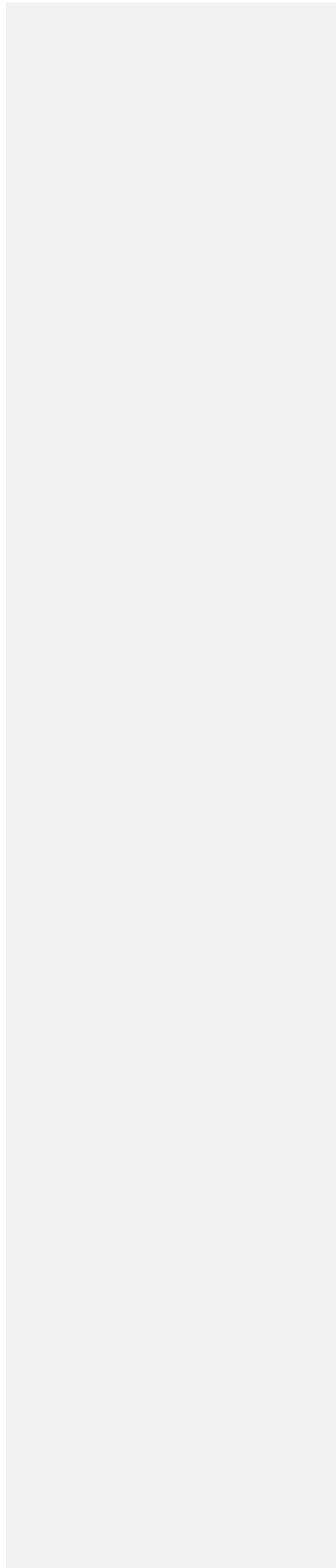
Tabla 1. Especies de hormigas que anidan en bancos de los bosques.....	
732	
Tabla 2. Sumario taxonómico del estudio por subfamilia y hábitat.....	
743	
Tabla 3. Resultado del análisis SIMPER.....	
754	
Tabla 4. Distribución de los géneros en grupos funcionales.....	
765	

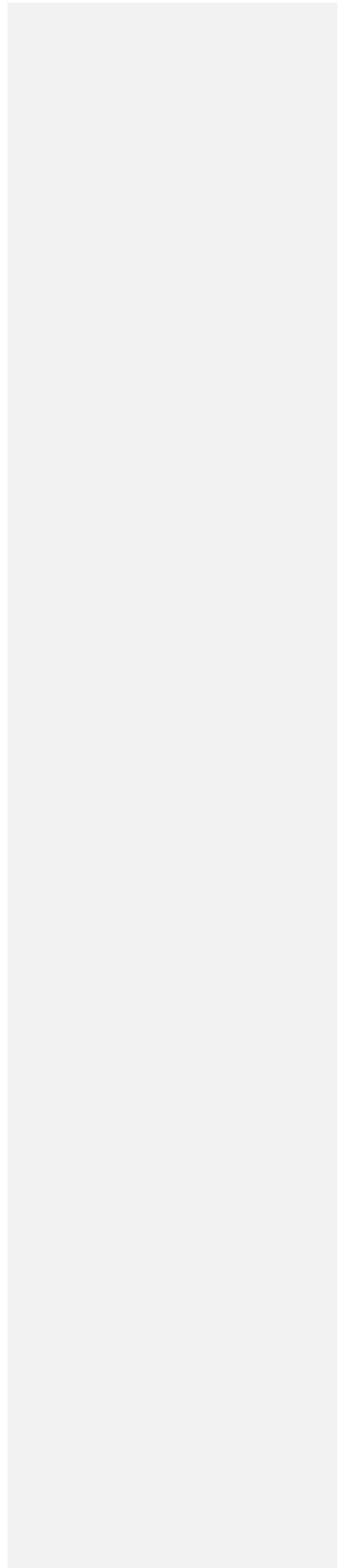
LISTADO DE ANEXOS

Pág.

Anexo 1. Lista de las especies de hormigas colectadas durante el estudio.....

| ~~787~~





1. RESUMEN

Con formato: Fuente: 14 pts

La hipótesis de la heterogeneidad establece que el número de especies en un área es proporcional al de hábitats presentes. El descubrimiento de hormigas que anidan preferentemente en bancos de arcilla de los bosques montanos neotropicales generó la pregunta: ¿existe un grupo de hormigas especializadas en este hábitat, diferentes a las de la hojarasca de los bosques? De ser así los bancos de arcilla, hábitats comunes en zonas montañosas, aumentarían la heterogeneidad del hábitat y permitirían la coexistencia de más especies. Usando extractores Winkler se muestreó la comunidad de hormigas de los bancos y la hojarasca circundante de un bosque pie-montano. Los bancos tuvieron una composición diferente, y no fueron un subconjunto de la hojarasca. Un análisis de especies indicadoras encontró dos especies especializadas en los bancos: *Octostruma* sp. 3 y *Crematogaster* sp. 1. No se encontraron especies especializadas en los bancos. Además, en colectas manuales se hallaron nidos de *Lenomyrmex foveolatus* y *Stenammas* sp. en los bancos, con una similar arquitectura externa. Para ver diferencias en la composición de estas dos sub-comunidades agrupamos a las hormigas en grupos funcionales, encontrando una composición típica de bosques tropicales con una capa de hojarasca desarrollada. La ausencia de algunos grupos (dolicoderinos, camponotinos y especialistas de altas temperaturas) pudo deberse a las bajas temperaturas nocturnas. Se discute la influencia de las características de los bancos sobre las hormigas y otros organismos que aquí habitan, y como éstos interactuarían con la fauna de hormigas.

Palabras clave: banco de arcilla, grupos funcionales, hábitat, heterogeneidad, hábitat,
banco de arcilla, hojarasca, grupos funcionales.

2. ABSTRACT

Con formato: Fuente: 14 pto

The heterogeneity hypothesis states that species richness is proportional to the number of habitats included in a given area. The recent discovery of ants that preferably nest on tropical forests clay banks gave birth to the following question: Is there a group of specialized ants that nest and forage at this habitat and is this group different from those that nest on leaf litter? If so, clay banks—a common habitat in mountain areas—may potentially increase habitat heterogeneity and allow the coexistence of more ant species. Using Winkler extractors we surveyed clay banks and nearby leaf litter of an Ecuadorian pre-montane forest. Clay banks supported a different ant community that did not represent a subset of leaf litter ants. An indicator species analysis found two species specialized on clay banks: *Octostruma* sp. 3 and *Crematogaster* sp. 1. No indicator species were found on clay banks. In active samplings I found *L. foveolatus* and *Stenammas* sp. nests on the clay banks, with similar external nest architecture. In order to elucidate different ecological patterns between habitats, ant genera were assigned to functional groups; finding a typical composition of tropical forests with a developed litter layer. The absence of some groups (dolichoderines, camponotines and hot climate specialists) could be due to low temperatures. The effects of clay banks characteristics over ant community and other organisms, and how these could interact with ants, are discussed.

Key Words: Clay banks, functional groups, habitat, hHeterogeneity, ~~habitat, clay banks, leaf litter, functional groups.~~

3. INTRODUCCIÓN

Con formato: Fuente: 14 pto

3.1 LA HIPÓTESIS DE LA HETEROGENEIDAD

La biodiversidad, la variedad de vida, está distribuida de forma desigual (Gaston, 2000). En los trópicos ésta alcanza su punto máximo para muchos taxa (Wilson & Peter, 1988; Gaston, 2000) y varias hipótesis se han planteado para explicar esta gran diversidad; i.e. la hipótesis de la especialización en el tamaño (Hendriks & Mulder, 2008) —que explica la diversidad en función del tamaño de los organismos—, la hipótesis de los radios en elementos limitantes (Mcglynn *et al.*, 2007; Kaspari *et al.*, 2008) —que dice que la diversidad está limitada por la disponibilidad de nutrientes clave en el ambiente—, la hipótesis de la abundancia por disponibilidad de energía (Kaspari *et al.*, 2000) —que explica la diversidad en función de la energía solar que recibe un hábitat—, etc.

Una de éstas es la hipótesis de la heterogeneidad del ambiente que establece que el número de especies en un área es proporcional al número de recursos limitantes (e.g. nutrientes, estratos, hábitats) que presenta (Macarthur & Macarthur, 1961; Pacini *et al.*, 2009). Para que haya un aumento en el número de especies se requieren que los organismos se especialicen en dichos recursos (Whittaker, 1972). Se espera entonces que ambientes heterogéneos sean más biodiversos que ambientes homogéneos (Mcarthur *et al.*, 1962; Bestelmeyer & Wiens, 2001; Valencia *et al.*, 2004; Cramer & Willig, 2005; John *et al.*, 2007; Pacini *et al.*, 2009). Desde el punto de vista de los insectos, la heterogeneidad del ambiente podría reflejarse en la diversidad de sitios de forrajeo y anidación en los cuales las especies pueden especializarse (Lack, 1971; Grant

& Grant, 2003; Hauzy *et al.*, 2010). En un estudio en plantaciones de cacao se encontró que la heterogeneidad— representada por variaciones en la cobertura del dosel y la cantidad de troncos caídos — en combinación con las interacciones entre especies, permite la co-existencia de un mosaico de especies, en este caso hormigas (Majer, 1976) que, en algunos casos, pueden alcanzar la misma complejidad que en bosques primarios adyacentes (Belshaw & Bolton, 1993; Majer *et al.*, 1997).

3.2 LAS HORMIGAS Y LOS BANCOS DE ARCILLA

Las hormigas son un grupo conspicuo en los trópicos (Bruhl, 2001) en términos de abundancia y biomasa (Holldobler & Wilson, 1990; Wilson, 1990; Tobin *et al.*, 1995), lo que las vuelve buenos sujetos en estudios de diversidad. Cumplen diferentes roles ecológicos como predación, reciclaje de nutrientes, dispersión de semillas y mantienen mutualismos con plantas y otros invertebrados (Holldobler & Wilson, 1990; Kaspari, 2000; Schultz & Andersen, 2000). Aproximadamente el 75% de especies de una comunidad están asociadas a un estrato al cual están adaptadas para forrajear y anidar (Bruhl *et al.*, 1998a). Entre estos estratos tenemos: bajo el suelo, en hojarasca, sotobosque, dosel, etc. (Wilson, 1959; Bruhl *et al.*, 1998b; Ryder *et al.*, 2007). La localización del nido es importante ya que aquí se realizan actividades fundamentales: cuidado de huevos y larvas y alimentación (trofaláxis), además del mantenimiento del mismo en sí (Holldobler & Wilson, 1990). Este debe mantener condiciones adecuadas de temperatura y humedad (Roces & Kleineidam, 2000; Walters & Mackay, 2003), proteger a las hormigas de predadores y permitir el acceso al alimento (Holldobler & Wilson, 1990).

Recientemente se han descubierto hormigas que anidan en bancos naturales de tipo arcilloso —sustratos naturales comunes en zonas montañosas— de bosques neotropicales (Longino, 2005). Ésta preferencia ha aparecido independientemente en varios géneros, la mayoría de ellos en la subfamilia Myrmicinae. Existen tres hipótesis acerca del origen de ésta (Longino, 2005): (a) el anidar en sitios elevados reduciría la acumulación de olores, de las hormigas que lo ocupan, en el nido que atraerían la atención indeseable de hormigas depredadoras (Ecitoninae); (b) ayudaría a evitar inundaciones en el nido durante lluvias fuertes y (c) la entrada del nido podría funcionar como una pista visual para ayudar a los machos a encontrar pareja. Una revisión bibliográfica revela que al menos 11 especies anidan en este hábitat en bosques tropicales (Tabla 1).

3.3 LOS GRUPOS FUNCIONALES DE HORMIGAS

Una comunidad ecológica se define como el conjunto de especies que coexisten en un hábitat (Morin, 1999; Kaspari, 2000). Ésta puede ser descrita en 3 dimensiones: forma, diversidad y función. La forma describe el tamaño y la masa de la comunidad; la diversidad describe la composición, el número y las relaciones taxonómicas de las especies en y entre comunidades y la función describe lo que las especies le hacen al ecosistema: de qué se alimentan, cómo modifican el ambiente abiótico y cuál es su impacto sobre otras poblaciones (Kaspari, 2000).

En base a su función, los ecólogos suelen clasificar los taxa en grupos funcionales en base a sus características ecológicas, más que en criterios taxonómicos (Simberloff & Dayan, 1991). Estos permiten comparar áreas con faunas distintas y reducir la aparente complejidad de las comunidades (Andersen, 1997). Debido a la gran diversidad que

pueden alcanzar en áreas pequeñas, las hormigas son un grupo ideal en estudios de diversidad funcional para revelar patrones de ensamblaje de las comunidades (Silva & Brandao, 2010). La clasificación de hormigas en grupos funcionales usualmente se basa en la tolerancia al estrés y la disturbación, y todos los géneros pueden encasillarse en uno de nueve grupos funcionales (Andersen, 1995;1997). Este sistema se ideó para ver cambios en la composición funcional de las comunidades después de disturbaciones (Hoffmann & Andersen, 2003; Debuse *et al.*, 2007; Andersen & Majer, 2008) y fragmentación del hábitat (ver revisión en Crist, 2008) en escalas biogeográficas (Andersen, 1995); aunque su uso a escala local, para identificar patrones ecológicos, ha aumentado (Vanderwoude *et al.*, 1997; King *et al.*, 1998; Bisevac & Majer, 2002; Ryder *et al.*, 2009; Silva & Brandao, 2010).

La validez de los grupos funcionales ha sido probada en Norteamérica (Andersen, 1997) y en los trópicos en general (King *et al.*, 1998; Andersen, 2000; Silvestre *et al.*, 2003). Incluso existe un estudio con grupos funcionales de Ryder y otros (2007) en la Amazonía ecuatoriana en el que se usó el acercamiento de Hoffman y Andersen (2003) para examinar las diferencias en la composición de las comunidades entre un bosque primario y uno secundario.

3.4 JUSTIFICACIÓN

El descubrimiento de hormigas (*Stenamma* sp. y *Lenomyrmex foveolatus*) que anidan muy probablemente de forma exclusiva en bancos de bosques ecuatorianos suscitó las siguientes preguntas: ¿Contribuyen los bancos a aumentar la heterogeneidad del ambiente, permitiendo la coexistencia de más especies? ¿Son éstas las únicas especies adaptadas a este hábitat o existe toda una comunidad habitándola? ¿Hay diferencias entre los grupos funcionales de los bancos y la hojarasca, determinadas por la características de los bancos (altura, temperatura, humedad, textura, etc.)? Este estudio prueba la hipótesis de que existe una comunidad adaptada a la vida en los bancos y es diferente a la de la hojarasca. De ser así, los bancos de los bosques de las zonas andinas, uno de los hot-spots mundiales (Myers *et al.*, 2000), serían responsables en parte de esta gran diversidad.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Con formato: Fuente: 14 pto

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Unión del Toachi, provincia de Pichincha. Ésta localidad se encuentra en la vía Aloag-Santo Domingo entre las localidades de Tandapi y Alluriquín, cerca de la unión de los ríos Toachi y Pilatón (Figura 1). Específicamente, se realizó los muestreos del 6 al 13 de Agosto del 2009, en el bosque de Otongachi ($0^{\circ}18'59.82''$ S; $78^{\circ}57'15.32''$ W, 830 msnm) que es parte de una reserva privada más grande, la Reserva del Bosque Integral Otonga (www.otonga.org). Otongachi comprende un bosque pie-montano secundario con un área total de 20 ha. Debido a su ubicación ecuatorial las colinas y pies de monte del Ecuador experimentan vientos cruzados durante todo el año que mantienen niveles altos de humedad (Killeen *et al.*, 2007). La temperatura promedio es de 21° C, con una máxima de 27° y una mínima de 16° C, y la precipitación media es de 1500 mm al año, siendo los meses más lluviosos de diciembre a mayo (Hijmans *et al.*, 2005) (Figura 2). Debido a que éste se pensó como un estudio piloto no se tomaron datos ambientales.

Otongachi se encuentra interconectada a otras áreas naturales, por lo que mantiene una alta biodiversidad (Myers *et al.*, 2000; Donoso & Ramón, 2009) y endemismo (Borchsenius, 1997). Es una reserva importante ya que los bosques de las estribaciones occidentales del Ecuador se encuentran seriamente amenazados por la deforestación (Parker & Carr, 1992; Valencia *et al.*, 2000; Wunder, 2000; Kvist *et al.*, 2004) .

4.2 DISEÑO DEL MUESTREO

Se definió la comunidad como el conjunto de especies que anidan en un área determinada. Debido a que las hormigas tienen áreas de forrajeo amplias con respecto a la localización de su nido (Holldobler & Wilson, 1990), las especies que no anidan, pero que forrajean en un sitio de muestreo, también se consideraron parte de la comunidad.

Se muestrearon dos hábitats, el de los bancos de arcilla (“bancos”, de ahora en adelante) y el del suelo del bosque. En este estudio se define bancos como superficies con una inclinación mayor a 50° con respecto a la horizontal y el suelo, esto en contraste con el resto de superficies del bosque (menores a 50 grados, usualmente cubiertas de hojarasca). Se intentó localizar bancos “naturales” (usualmente superficies que forman quebradas y acantilados) pero debido a su difícil localización o dificultad en el acceso usamos bancos creados antropogénicamente a lo largo de senderos. Éstos usualmente estaban cubiertos por musgos, briofitas, helechos y plántulas; por lo que se deduce que se encontraban en un estado de sucesión avanzada (Longino, 2005) y, por conversaciones con el cuidador del sitio, que tenían al menos 15 años desde su formación. Se tomaron 20 muestras de un metro cuadrado de la superficie de los bancos, separadas por al menos 20 metros entre sí. Vale notar que todas las paredes tenían una orientación sur-sur oeste por lo que todas experimentarían casi el mismo régimen de viento.

El suelo, cubierto de hojarasca, se muestreó usando un protocolo ALL simplificado (sin pitfalls) (Agosti & Alonso, 2000), en las cercanías de los bancos. El protocolo ALL fue creado para realizar estudios de biodiversidad de hormigas del suelo, aunque a veces

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

hormigas subterráneas o arborícolas pueden estar representadas; como se trata de un protocolo estándar permite realizar comparaciones entre distintas localidades (Agosti & Alonso, 2000). En ambos hábitats se realizó el mismo esfuerzo de muestreo con igual número de muestras.

Para separar los invertebrados de la hojarasca, todas las muestras de ambos hábitats se colocaron en un extractor Winkler (Olson, 1991; Fisher, 1998) (Figura 3) durante 72 horas, ya que hemos notado que este es el tiempo necesario para que la hojarasca, que es muy húmeda en este bosque, se seque. Como solo se contaba con 20 extractores se colocaron primero las muestras de la hojarasca y el día que éstas fueron removidas de los extractores, después de las 72 horas, se recolectaron las muestras de los bancos y se las colocó en las Winkler.

4.3 IDENTIFICACIÓN DE LOS ESPECÍMENES

Se extrajeron todas las hormigas de las muestras, registrando su abundancia y montando especímenes de referencia de cada especie. La identificación a nivel de género se hizo con la clave de Fernández (2003), y a nivel de especie con claves taxonómicas estándar (Brown Jr., 1960 [*Prionopelta*]; Brandao, 1990 [*Megalomyrmex*]; Lattke, 1991 [*Amblyopone*]; Kugler, 1994 [*Rogeria*]; Fernández & Palacio, 1999 [*Lenomyrmex*]; Donoso *et al.*, 2006 [*Leptanilloides*]; Lattke, 2007 [*Gnamptogenys*]; Arias-Penna & Fernández, 2008 [*Acanthoponera*], LaPolla *et al.*, 2010 [*Paratrechina*]) o mediante comparación con especímenes del museo QCAZ, donde también fueron depositadas todas las muestras.

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Fuente: Cursiva

4.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS

4.4.1 ANÁLISIS DE DIVERSIDAD

Para determinar qué tan completos fueron los muestreos en cada hábitat, se usaron curvas de acumulación de especies basadas en las especies observadas (Mao Tau) (Colwell & Coddington, 1994; Colwell *et al.*, 2004).

Una vez determinado que el muestreo fue representativo en cada hábitat, para determinar las diferencias en el número de especies y en la abundancia entre los hábitats usé pruebas de “t” (Sokal & Rohlf, 1995), usando el software R (R Development Core Team, 2008).

Para calcular la posible riqueza total de cada hábitat (y así aproximar el número de especies que no fueron colectadas en cada hábitat) usamos un estimador de la cobertura basado en la abundancia (ACE) (Chao & Lee, 1992). Este estimador usa las especies más raras, es decir las que fueron muestreadas de menos de 10 especímenes, para construir un modelo asintótico que extrapolaría la riqueza real de cada hábitat (Chao & Lee, 1992).

Se usó el índice de similaridad Chao-Jaccard para ver qué porcentaje de especies eran comunes a ambos hábitats (Chao *et al.*, 2004). Este usa datos de abundancia para calcular la probabilidad de que dos especies cualquiera muestreadas en un hábitat sean

colectadas en ambos (Chao *et al.*, 2004). Éstos análisis se hicieron en el software Estimates v8.0 (Colwell, 2006).

4.4.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD

Se hizo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) sobre datos de abundancia, para determinar diferencias en la composición faunística de los hábitats. Esta técnica representa las muestras en un espacio bidimensional de manera que se mantienen sus distancias relativas en función de la disimilaridad de las especies que contienen (Van Der Gucht *et al.*, 2005). Para establecer la disimilaridad entre las muestras se usó el índice de Bray-Curtis (Field *et al.*, 1982), éste provee la medida de disimilaridad más consistente en análisis ecológicos (Faith *et al.*, 1987; Clarke, 1993). La bondad de ajuste se estimó como una función de estrés (E) que varía de 0, indicando buen ajuste, a 1. Este análisis se hizo sólo con especies muestreadas de más de 10 individuos ya que las especies raras podrían haber distorsionado la matriz de disimilaridad (Pielou, 1984).

Junto al NMDS se hizo un análisis de similitudes (ANOSIM) sobre datos de abundancia. Este permite probar si hay diferencias entre dos o más grupos de muestras. Esta función trabaja sobre una matriz de disimilaridad, en este caso también se usó el índice de Bray-Curtis para construirla (Field *et al.*, 1982). Si dos grupos son diferentes en su composición de especies, entonces la disimilaridad entre grupos será mayor que la disimilaridad dentro de grupos (Oliver & Beattie, 1996; Chapman & Underwood, 1999). La prueba genera un estadístico “R” que indica la separación entre grupos, y va de 0 a 1 indicando 0 una mayor separación (Van Der Gucht *et al.*, 2005). La

significación de “R” se obtiene mediante permutaciones ($n=1000$, en este caso) de las especies dentro de los grupos, para obtener la distribución empírica de “R” bajo un modelo nulo (Clarke, 1993).

Para determinar qué especies contribuyeron a diferenciar entre hábitats se utilizó un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) sobre datos de abundancia de todas las hormigas recolectadas. Éste análisis se hizo en PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Para explorar las relaciones de similitud entre las muestras, y relacionarlos con los resultados del NMDS, se calculó la similitud de cada una de las muestras con respecto al total de las muestras. Esto se hizo usando el índice de similitud de Chao-Jaccard (Chao *et al.*, 2004). Este análisis nos ayudó a comprender mejor los resultados del NMDS ya que vimos que la separación de los grupos en el gráfico no era completa y junto con el ANOSIM a comprobar que tan diferente era la composición de la comunidad.

¿Son las hormigas de los bancos un subconjunto de las de la hojarasca? Para contestar ésta pregunta se usó un análisis de anidamiento (Armbrecht *et al.*, 2001; Basset *et al.*, 2008; Ulrich *et al.*, 2009). Este análisis se hizo sobre una matriz de presencia/ausencia con cada fila representando una especie y cada columna un hábitat (hojarasca o banco). Organicé la matriz en orden descendente, con respecto a los totales marginales, de manera que las especies más comunes aparecieran en las filas superiores y el hábitat más diverso en la columna de la izquierda (Ulrich *et al.*, 2009). Para evaluar el anidamiento usamos la medida basada en el solapamiento y orden decreciente (NODF) (Almeida-Neto *et al.*, 2008); esta varía de 0 (no anidado) a 100 (máximo

anidamiento). Para evaluar la significación de la medida comparé la matriz ordenada con un modelo nulo. Usamos un modelo basado en la probabilidad que la presencia de una especie en una celda cualquiera sea igual a la suma de las presencias promedio en esa fila y en esa columna para dos (modelo Ce en ANINHADO) (Guimaraes & Guimaraes, 2006). Se generaron 1000 iteraciones. Escogimos este modelo por que es el que menos tendencia tiene a producir errores tipo 1 (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2006). Este análisis se hizo en el software ANINHADO (Guimaraes & Guimaraes, 2006).

La hipótesis de la heterogeneidad requiere que las especies se especializen a una parte de los recursos. Por esto, se determinaron las especies indicadoras (como proxy de especies especialistas) de cada hábitat (Pitman *et al.*, 1999) usando valores indicadores (IndVals) (Dufrene & Legendre, 1997). Un IndVal alto indica una alta especificidad y fidelidad de una especie hacia un hábitat (Dufrene & Legendre, 1997). La probabilidad estadística de encontrar un IndVal dado para cada especie al azar fue calculada usando 1000 randomizaciones. En este análisis se incluyeron únicamente las 10 especies más abundantes, ya que la mayoría de especies fueron recolectadas de pocos individuos. De haber incluido todas las especies presentes solo en una o dos muestras (raras), éstas recibirían el mismo IndVal que especies ocupando la mayoría de las muestras de un hábitat dado. Por definición las especies raras no pueden ser consideradas indicadoras, aunque contribuyan a la especificidad del hábitat, ya que su presencia en un hábitat no puede ser anticipada en todos los sitios del mismo. Por el contrario una verdadera especie indicadora, además de que contribuye a la especificidad del hábitat, está presente en todos los sitios del mismo (Dufrene & Legendre, 1997).

En todos los análisis sobre datos de abundancia se hizo una transformación logarítmica ($\log(X+1)$), debido a la naturaleza colonial de las hormigas que ocasionalmente pueden presentar abundancias exageradamente altas (Longino, 2003b; Donoso & Ramón, 2009). Los análisis de composición de comunidades, excepto por el de anidamiento y SIMPER, fueron hechos en R (R Development Core Team, 2008).

Para determinar si había diferencias en la composición funcional de ambos microhábitats se clasificó a los géneros en 9 grupos funcionales (Dolicoderinos dominantes, camponotinos subordinados, myrmecinos generalistas, especies crípticas, oportunistas, especialistas de climas fríos, especialistas de altas temperaturas, especialistas de climas tropicales y predadores especialistas) (Andersen, 1995;2000; Brown Jr, 2000). En el caso de *Lenomyrmex*, que no tenía clasificación previa, se lo consideró, en base a sus características ecológicas (Fernández, 2001;2002), y a observaciones personales, como un especialista de clima frío.

Para determinar si hay mayor incidencia de algún grupo funcional en cualquiera de los dos hábitats (hojarasca o banco) utilicé pruebas de “t” usando R (R Development Core Team, 2008).

5. RESULTADOS

Con formato: Fuente: 14 pto

5.1 DIVERSIDAD DE ESPECIES

Se recolectaron 1666 individuos pertenecientes a 74 especies, 38 géneros y 11 subfamilias (Tabla 2). *Pheidole* (s=8), *Solenopsis*, (s=6), *Hypoponera*, (s=5) y *Gnamptogenys* y *Megalomyrmex* (s=4) fueron los géneros más diversos (37% del total) (Figura 4a). *Solenopsis* contribuyó con la mayoría de individuos (52% del total) (Figura 4b), esta gran dominancia se debió principalmente a *Solenopsis* sp. 1 que por si solo representó el 25% del total de individuos muestreados. No se encontraron diferencias en cuanto al número de géneros entre ambos hábitats ($t=-1,5$; $p=0,18$).

Las curvas de acumulación de especies mostraron una tendencia a estabilizarse, indicando que ambos hábitats fueron relativamente bien muestreados (Figura 5). La hojarasca tuvo más especies (2 veces más; $t=-5,2$, $p<0,01$) e individuos (2,5 veces más; $t=-3,8$; $p < 0,01$) (Fig. 6) que los bancos. Un total de 39 especies fueron colectadas en los bancos y 61 en la hojarasca; aproximadamente el 58% eran comunes a ambos hábitats (Índice de Chao-Jaccard=0,58). El ACE predijo 46 especies para los bancos y 73 para la hojarasca, así que en el muestreo no se habrían recolectado 7 y 12 especies, aproximadamente el 26% para ambos hábitats.

5.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD

El NMDS reveló dos cosas: primero, que no hay una separación total entre las muestras de ambos hábitats y segundo, que las muestras de la hojarasca forman un cluster compacto mientras que las de los bancos están mucho más dispersas (Fig. 7). El estrés de esta prueba (NMDS, E=0,24) indicó un buen ajuste de los datos. El ANOSIM si encontró diferencias en la composición entre ambos hábitats, tanto para la riqueza (R=0,158; p=0,001) como para la abundancia (R=0,126; p=0,004).

Se encontró que habían al menos 12 muestras del total que eran muy diferentes en su composición de especies con respecto al resto de muestras, aunque la mayoría tuvo al menos un 23% de similitud entre sí (Fig. 8).

El SIMPER encontró 11 especies que explicaban el 51% de las diferencias entre los hábitats (Tabla 3). De éstas 8 fueron más abundantes en la hojarasca: *Solenopsis* sp. 8, *Octostruma* sp. 3, *Strumigenys* sp. 1, *Cyphomyrmex* sp. 2, *Solenopsis* sp. 3, *Gnamptogenys* sp. 1, *Crematogaster* sp. 1, *Octostruma* sp. 1; 2 en los bancos: *Pheidole* sp. 1, *Solenopsis* sp. 9 y una especie tuvo igual abundancia en ambos hábitats: *Hypoponera* sp. 1.

El análisis de anidamiento mostró que las hormigas de los bancos no son un subconjunto de las de la hojarasca (NODF=49,9; p=0,96). Lo que sugeriría que existe una comunidad de hormigas en los bancos, independiente de la de la hojarasca.

Se encontraron dos especies indicadoras para la hojarasca *Octostruma* sp. 3 (IndVal=0,078; frecuencia relativa=0,85; abundancia relativa=0,73; p=0,001) (Fig. 9A) y *Crematogaster* sp. 1 (IndVal=0,5; frecuencia relativa=0,5; abundancia relativa= 1;

$p=0,002$) (Fig. 9B). Ambas tienen una alta fidelidad y especificidad hacia su hábitat. No se encontró ninguna especie indicadora para los bancos.

Encontré seis grupos funcionales (Tabla 4) en ambos hábitats. En todo el muestreo no se encontraron dolícoderos dominantes, camponotinos subordinados ni especialistas de altas temperaturas. Hubo más especies crípticas (1,7 más; $t=-2,3$, $p=0,04$), myrmecinos generalistas (2,2 más; $t=-21$, $p=0,03$) y especialistas de clima tropical (2,7 más; $t=-3$; $p=0,01$) en la hojarasca; no se detectaron diferencias para el resto de grupos funcionales (Figura 10).

6. DISCUSIÓN

Con formato: Fuente: 14 pto

6.1 LOS BANCOS DE ARCILLA COMO FUENTES DE HETEROGENEIDAD Y SUS ESPECIES REPRESENTATIVAS

Este estudio encontró que la mirmecofauna de los bancos de arcilla es diferente a la de la hojarasca. Esto resalta la importancia de la heterogeneidad en mantener niveles altos de diversidad (Svenning, 1999; Armbrrecht *et al.*, 2004). Los resultados sugieren que los bancos de arcilla podrían actuar como un hábitat generador de heterogeneidad, permitiendo que haya hormigas especializadas en anidar y/o forrajear en ellos, y aumentando la biodiversidad en los bosques andinos. Aunque se debe tener en cuenta que no hallamos bancos naturales por lo que se recomienda que futuros estudios localizarlos y además estimar la frecuencia de estos hábitats dentro del bosque. Sumando las especies halladas en este estudio a las del de Donoso & Ramón (2009), la riqueza de Otongachi asciende a 114 especies en 11 subfamilias, uno de los bosques de media altura más diversos (ver Donoso & Ramón, 2009). Sin embargo no podemos estimar que porcentaje de estas especies que se suman a la diversidad de Otongachi corresponden a especies únicas de los bancos ya que no sabemos si los bancos que muestreamos tienen realmente una composición que emula la de los bancos naturales.

6.2 LA COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS

Se encontró en Otongachi una comunidad con géneros típicamente tropicales (i.e. *Pheidole*, *Solenopsis*, *Hypoconera*) (Brown Jr, 2000; Ward, 2000; Lapolla *et al.*, 2007) que predominaron en ambos hábitats.

La dominancia de *Solenopsis* se debió a *Solenopsis* sp.1 que tuvo una gran abundancia en ambos hábitats; una mayor caracterización taxonómica es indispensable para entender el rol que estaría jugando en las comunidades de hormigas de los bosque pre-montanos. Es posible que se trate de un complejo de especies crípticas, ya que este género permanece sin una revisión taxonómica moderna y la mayoría de especies son difíciles de diagnosticar. Un género en la misma situación es *Hypoconera* (Ward, 2000). Esto pone de manifiesto la necesidad de más trabajos taxonómicos en hormigas neotropicales.

Ambos hábitats fueron bien muestreados. En un estudio anterior por Donoso & Ramón (2009) en el mismo sitio se muestreó con más detalle la hojarasca, mediante dos ALL's, estimando la riqueza total en 109 especies. En comparación a las 73 que se predicen en este estudio usando el mismo estimador. Hay que tener en cuenta que en este estudio se tomaron menos puntos de muestreo y que no se usaron trampas pitfall, que muestrean una mirmecofauna distinta a las Winkler, con hábitos epigeos (Olson, 1991; Parr & Chown, 2001; Donoso & Ramón, 2009).

Aunque el esfuerzo de muestreo fue suficiente para caracterizar la fauna de los bancos; doce especies raras de hormigas no habrían sido detectadas en los bancos. El uso de otras metodologías o más puntos de muestreo podría revelar qué especies están anidando en los bancos, cuáles los usan para forrajear y cuáles son visitantes casuales

(Delabie *et al.*, 2000b) que provienen de otros hábitats como el dosel (*Acanthoponera mucronata*, *Crematogaster* sp. 2), el suelo (*Atta cephalotes*, *Acromyrmex* sp. 1), el subsuelo (*Acropyga* sp. 1, *Leptanilloides nubecula*, *Octostruma* sp. 2, *Carebara* sp. 1), etc.

6.3 LA HOJARASCA: UN HÁBITAT HETEROGÉNEO

El haber encontrado más especies e individuos en la hojarasca era previsible debido a que la hojarasca es más heterogénea que los bancos estructural, química y microclimáticamente (Hansen, 2000; Dominy *et al.*, 2003; Wilson & Holldobler, 2005). Está compuesta de hojas, ramas, frutos, etc., que forman un ambiente complejo en el que las hormigas, por su tamaño, pueden dividir los recursos (Kaspari & Weiser, 1999; Kaspari, 2000) llegando a densidades de hasta 30 especies por metro cuadrado (Silva & Brandao, 2010). Al aumentar experimentalmente la cobertura de hojarasca aumenta el número de especies (Hofer *et al.*, 1996). Más aún este hábitat es considerado el cuartel evolutivo de las hormigas, desde el cual se diversificaron (Wilson & Holldobler, 2005).

Crematogaster sp. 1 fue una de las especies indicadoras de la hojarasca. Éste género es diverso en el neotrópico (Holldobler & Wilson, 1990; Longino, 2003a). Habitan principalmente en el dosel y algunas especies tienen simbiosis con plantas (Schultz & Andersen, 2000), aunque en ocasiones suelen bajar a forrajear en la hojarasca, sobre todo en época seca (Delabie *et al.*, 2000a). Aunque son agresivas y territoriales, pueden ser parabióticas (compartir un mismo nido) con algunas especies en el dosel (Schultz & Andersen, 2000). Son generalistas y pueden atender homópteros (Schultz & Andersen, 2000). Algunas especies anidan en la hojarasca (Longino, 2003a) y, al igual que otros géneros diversos (Ward, 2000; Wilson, 2003), su taxonomía permanece confusa y pocos han sido los esfuerzos por solucionarla; los más notables han sido los de Buren (1968)

para Norteamérica y la revisión de Longino (2003a) para Costa Rica. El efecto de esta especie sobre la comunidad de la hojarasca puede ser importante, ya que las hormigas de este género suelen ser territoriales (Longino, 2003a).

Otra de las especies indicadoras fue *Octostruma* sp. 3. *Octostruma* es un género de hormigas crípticas de distribución neotropical que anidan en la hojarasca, aunque se las ha encontrado en epifitas (Palacio, 1997). Tienen vellosidades especializadas que les permiten atrapar partículas de suelo para camuflarse; utilizan la tanatosis (fingir la muerte para evitar predación) (Pasteur, 1982) al sentirse amenazadas (Holldobler & Wilson, 1986;1990). Poco se sabe sobre sus conductas de anidación salvo que hacen colonias pequeñas de 8 a 50 obreras y, por su morfología, que son predadoras especialistas de pequeños artrópodos (Palacio, 1997). El haberlas encontrado en este hábitat era de esperarse por sus características morfológicas que les ayudan a mimetizarse entre la hojarasca (Holldobler & Wilson, 1986; Longino & Nadkarni, 1990).

6.4 LAS DIFERENCIAS ENTRE LOS BANCOS Y LA HOJARASCA

La mayoría de especies en los bancos fueron recolectadas en pocas muestras (Fig. 6) mientras que las hormigas de la hojarasca tuvieron una distribución más normal en este respecto, lo que indicaría que las hormigas de la hojarasca están distribuidas más continuamente en el espacio, como se ha visto en muchos bosques tropicales (Wilson, 1958), mientras que las de los bancos tienden a agregarse en sitios específicos, y por eso la mayoría aparecen poco en las muestras (Longino, 2003b).

El ANOSIM mostró diferencias entre las comunidades. Esto a pesar de que aproximadamente el 60% de las especies fueron comunes a ambos hábitats. Esto pudo deberse a que si bien la mayoría de especies estuvieron en la mayoría de las muestras hubo un grupo de 11 que fueron más abundantes en uno de los dos hábitats: la hojarasca, como lo reveló el análisis SIMPER (Tabla 3).

Muchas muestras fueron muy diferentes en su composición a la mayoría. La distribución de las similaridades de las muestras (Fig. 8) no fue normal. Si bien la mayoría de muestras tuvieron una relativa alta similaridad, hubo una moda en la frecuencia de muestras diferentes al resto. Esto pudo deberse a que hay un grupo de bancos (8 en total) diferentes al resto. Podría existir alguna covariable (e.g. temperatura, humedad, cobertura vegetal, etc.) que no fue tomada en cuenta en este estudio y que podría causar la diferencia de este grupo de bancos.

Una de éstas sería la textura de la superficie. Mientras que en superficies planas las hormigas anidan en la hojarasca, el suelo o el subsuelo (Ryder *et al.*, 2007) en los bancos las hormigas anidan en superficies arcillosas. El contenido de arcilla y arena son importantes para la construcción del nido ya que dan la textura y rigidez necesaria para que la estructura no colapse (Davis-Carter & Sheppard, 1993). La superficie en la que anidan las hormigas de los bancos es similar, en cuanto su textura, al de las hormigas en el suelo y en el subsuelo (Johnson, 1992), sin embargo los nidos de las colonias en los bancos no se adentran mucho en el suelo y no hay una densidad tan alta de nidos como en la hojarasca por lo que se reduciría la competencia (Andersen, 1995). Además, el contenido de arcilla y arena pueden tener efectos indirectos en la composición de las comunidades debido a cambios en la cobertura vegetal y el drenaje (Greenslade & Greenslade, 1977).

La inclinación de los bancos de arcilla impide que se acumule una capa de hojarasca y, debido a la falta de nutrientes que son lavados por la lluvia, el crecimiento de vegetación frondosa se ve imposibilitado (Morgan, 1995). Esto tiene implicaciones hacia la fauna de hormigas que aquí podrían encontrarse. Al no haber hojarasca no existe un “buffer” frente a los cambios térmicos (Fetcher *et al.*, 1985; Arpin *et al.*, 1995) lo que explicaría la presencia de especialistas de clima frío (i.e. *Stenamamma* sp., *L. foveolatus*) en este hábitat. Sus adaptaciones les permitirían soportar las bajas temperaturas de las horas más frías y ya que anidan principalmente en lugares con sombra (Mueller & Wcislo, 1998; Longino, 2005) no experimentarían un estrés debido a temperaturas demasiado elevadas (Andersen, 1995). Aunque éstas son solo especulaciones ya que no se tomaron datos de microclima.

La ausencia de hojarasca, aumentaría la evapotranspiración en los bancos. Debido a la falta de ésta los bancos están expuestos a la brisa, la radiación solar y a altos déficits en la presión de vapor (una medida del poder desecador del aire), que resecan la superficie (Kaspari, 1993; Kaspari & Weiser, 2000; Laurance, 2004). Esto sumado a que los bancos tienden a formarse en bordes de arroyos y gaps (Foggo *et al.*, 2001), donde el microclima es más caliente y seco que al interior del bosque (Camargo & Kapos, 2009) indicaría que las hormigas de este hábitat probablemente correrían el riesgo de perder humedad en las horas de mayor temperatura. La humedad regula la actividad de las hormigas regulando el riesgo de desecación (Kaspari, 1993; Kaspari & Weiser, 2000) y el acceso a nutrientes (Levings & Windsor, 1996); al tener una gran superficie en relación a su masa, las hormigas ceden fácilmente su humedad al ambiente- (Hood & Tschinkel, 1990; Kaspari & Weiser, 2000)- por lo que las hormigas de la hojarasca

disminuyen su actividad cuando el ambiente es muy seco (Levings & Windsor, 1996; Kaspari & Weiser, 2000).

Para evitar la desecación las hormigas de este hábitat podrían presentar adaptaciones fisiológicas y etológicas. Entre las primeras constan: un exoesqueleto grueso, una cutícula lipídica, regulación de la actividad espiracular (Hood & Tschinkel, 1990), colores claros (Morton & Davidson, 1988); además del tamaño corporal que juega un rol fundamental (Kaspari & Weiser, 2000). Por otro lado, las hormigas pueden usar túneles subterráneos para forrajear (Tennant & Porter, 1991), construir nidos profundos (Holldobler & Wilson, 1990; Hood & Tschinkel, 1990) o forrajear durante horas del día cuando la temperatura baja (Kaspari, 2000). Sin embargo observaciones previas, y las de este estudio, sugieren que el principal medio por el que las hormigas de este hábitat evitarían la desecación es el anidar en lugares sombreados con poca incidencia de luz; (Longino, 2005) y/o cerca de riachuelos; i.e. *Cyphomyrmex* (Mueller & Weislo, 1998), donde el ambiente tiene alta humedad (Pohlman *et al.*, 2007).

El anidamiento puede encontrarse cuando comunidades menos diversas tienden a tener una composición de especies que representa un subconjunto de una comunidad más grande (Atmar & Patterson, 1993; Ulrich *et al.*, 2009). El no haber encontrado anidamiento de la comunidad de los bancos con respecto a la de la hojarasca demuestra que los bancos albergan una comunidad distinta. Sin embargo, esto no significa que no hayan especies generalistas, como *Solenopsis* sp. 1, que estén usando este hábitat para forrajear ya sea que provengan de la hojarasca u otros hábitats.

El no haber encontrado especies especializadas en los bancos pudo deberse a que se usó pocas réplicas en cada hábitat. Además es recomendable medir más variables

ambientales relacionadas a cada uno de los hábitats para cuantificar mejor la heterogeneidad (i.e., temperatura, humedad, cobertura vegetal, etc.). Ya que este se trataba de un estudio piloto únicamente se realizó un muestreo; sin embargo hay que reconocer que Otongachi presenta variaciones climáticas anuales, sobre todo en las precipitaciones (Hijmans *et al.*, 2005), que podrían afectar la composición de las comunidades de hormigas (Kaspari, 2000; Kaspari & Weiser, 2000; Hahn & Wheeler, 2002; Wittman *et al.*, 2010).

6.5 LOS GRUPOS FUNCIONALES Y LA HETEROGENEIDAD

El haber encontrado mayor incidencia de especies crípticas, especialistas de clima tropical y myrmicinos generalistas en el suelo se debe a que la hojarasca es un hábitat más heterogéneo que los bancos. En el suelo se acumula materia vegetal que cae de los árboles (Coley & Barone, 1996) permitiendo que haya más recursos disponibles para las hormigas, aumentando el número de especies (Levings & Windsor, 1996; Armbrecht *et al.*, 2004). La abundancia de especies crípticas pudo deberse además a la tendencia de las trampas Winkler de muestrear especies de tamaño pequeño que no pueden escapar con rapidez al recolectar la hojarasca (Olson, 1991; Kaspari & Weiser, 1999; Parr & Chown, 2001; Donoso & Ramón, 2009). Por otro lado, en los bancos no se puede acumular hojarasca debido a la inclinación de la superficie y a la ausencia de una cobertura vegetal rica como en el suelo, reduciendo la heterogeneidad de este hábitat.

La composición de grupos funcionales de hormigas en Otongachi corresponde a una típica de bosques húmedos tropicales con especies crípticas, myrmicinos generalistas, especialistas de clima tropical (incluyendo hormigas cortadoras), predadores y unas pocas especies oportunistas (Andersen, 2000). A medida que ascendemos en altitud, la

diversidad y abundancia de myrmicinos generalistas, especies crípticas, predadores y oportunistas tiende a disminuir, y los especialistas de clima tropical tienden a ser reemplazados por especialistas de clima frío (Andersen, 2000), como los hallados en este estudio.

Varias han sido las propuestas para establecer grupos funcionales de hormigas; algunos en base a hábitos de forrajeo y anidación (Delabie *et al.*, 2000a), otros, como en el caso de las hormigas del Cerrado, en base a muchas variables distintas (Silvestre *et al.*, 2003) y otros como el de Andersen (2000) basados en la tolerancia al estrés y la perturbación, que se usó en este estudio. Sin embargo, éstos esquemas se enfocan en un nivel taxonómico y geográfico general que hace que los grupos funcionales tiendan a colapsar y ser menos reconocibles (Prado & Lewinsohn, 2004); por lo que se necesitaría información biológica para trabajar a nivel de especies y entender como se estructuran las comunidades a un nivel más fino. En este sentido, la metodología propuesta por Silva & Brandao (2010) resulta interesante ya que se define a los grupos en base a caracteres morfológicos clave y no en base a criterios taxonómicos o etológicos, que muchas veces resultan difíciles de comparar. Ésta metodología permitiría realizar comparaciones detalladas entre diferentes sitios.

La ausencia de algunos grupos pudo deberse a las bajas temperaturas dentro del bosque, —sobre todo en horas de la noche y madrugada— (King *et al.*, 1998) por la cobertura vegetal, por que no existieron áreas abiertas o debido a que los muestreos fueron realizados durante el día, muchas hormigas nocturnas (como en el caso de los camponotinos subordinados) pudieron no haber sido muestreadas (Andersen, 2000). Resultados similares fueron encontrados por King y otros (1998) en un estudio en zonas

húmedas de Australia. Así mismo, Longino (1990) en un bosque montano en Costa Rica tampoco encontró dolícoderinos debido a la baja temperatura ya que se trataba de un bosque montano. Además se trata de grupos con especies epigeas de cuerpos grandes que son capturadas con otro tipo de metodologías como trampas pitfall, cebos, muestreo de cuadrantes, colectas manuales (Bestelmeyer *et al.*, 2000) o fumigaciones de dosel (Dejean *et al.*, 2003).

Es interesante haber encontrado especialistas de clima tropical y clima frío en un mismo lugar ya que por lo general las especies de clima frío reemplazan a las de clima tropical a medida que aumenta la altitud (Majer *et al.*, 2004). Esto se debe a que este bosque mantiene una composición de transición entre hormigas neotropicales y hormigas de bosques andinos (Donoso & Ramón, 2009). Mientras que las especies de clima tropical aprovechan hábitats más abiertos y con temperaturas más altas, en los que no existen dolícoderinos dominantes, los especialistas de clima frío habitarían partes del bosque con mayor cobertura vegetal y temperaturas más bajas.

Las especies predatoras especialistas en este estudio fueron principalmente especies de tamaño pequeño (i.e. *Acanthognathus*, *Anochetus*, *Thaumatomyrmex*), a excepción de *Pachycondyla*. Se trata de especies con colonias poco numerosas, activas, que forrajean solitariamente y tienen dietas especializadas en otros artrópodos (Andersen, 2000). Por su parte las especies oportunistas (i.e. *Paratrechina*, *Odontomachus*) son de hábitos generalistas y se encuentran en hábitats donde no existen especies dominantes (Andersen, 2000; Lassau & Hochuli, 2004).

6.6 COLECTAS MANUALES

El género *Stenammas*, cuyo hallazgo en bancos nos motivó a realizar este estudio, comprende hormigas tolerantes al frío que habitan en la hojarasca húmeda, sobre todo de zonas templadas (Ward, 2000). En el neotrópico se encuentran principalmente en mesoamérica (Branstetter, 2009). Dentro de este género, *S. alas* y *S. expositum* son de las pocas especies cuya conducta de anidación ha sido descrita por Longino (2005). Aunque no se pudo coleccionar ningún espécimen con el protocolo de colección, en colectas manuales realizadas hallé 5 nidos de este género en los bancos; con su clásica arquitectura (Figura 11).

Durante dichas colectas también recolectamos 2 nidos de *L. foveolatus* en los bancos. Al principio se los confundió con nidos de *Stenammas* debido a la arquitectura externa del nido muy similar, aunque en éstos no se observó la piedrita que caracteriza los nidos de *Stenammas* (Longino, 2005). Poco se conoce de los hábitos de esta especie (Fernández & Palacio, 1999). A partir de nuestros datos se puede presumir que es una especie con hábitos de anidación similares a los de *Stenammas*, que podría estar forrajeando también en la hojarasca ya que en este hábitat sólo se encontraron obreras.

~~6.7 OTROS ORGANISMOS QUE HABITAN LOS BANCOS Y SU EFECTO SOBRE LAS HORMIGAS~~ OTROS ORGANISMOS QUE HABITAN LOS BANCOS Y SU POSIBLE EFECTO SOBRE LAS HORMIGAS

En la naturaleza podemos observar algunos ejemplos de especies que habitan en sitios inclinados. En aves se ha visto que las especies que anidan en superficies inclinadas tienen mayor éxito reproductivo que aquellas con nidos expuestos (Skutch, 1985) ya que pueden escapar de predadores terrestres más fácilmente (Hansell, 2000). Muchas aves costaneras construyen sus nidos en barrancos a orillas del mar para evitar que sus

pichones o ellos mismos sean devorados por predadores terrestres; la competencia por estos nidos de anidación suele ser muy fuerte. Además, las especies que hacen sus nidos en cavidades en bancos de arcilla pueden mantener un microclima estable para criar a sus pichones (Hansell, 2000). En el Ecuador uno de los mejores ejemplos es el del gallito de la peña *Rupicola peruviana sanguinolenta*, que construye sus nidos cerca de caídas de agua en paredes rocosas, en lugares oscuros y crípticos (Snow, 1981; Nicolalde, 1993).

Al igual que ésta, muchas aves que anidan en este hábitat se encuentran en bosques piemontanos como el de este estudio (Dobbs & Greeney, 2006; Greeney *et al.*, 2006), por lo que podrían ejercer una selección como predadores de las hormigas que anidan en bancos. Existen otros organismos como iguanas (Hallinan, 1920), hormigas legionarias (Kaspari & O'donnell, 2003), hormigas que actúan como cleptoparásitos de hormigas attinas de los bancos (Adams *et al.*, 2000a; Adams *et al.*, 2000b), carábidos (Freitag, 1999) y arañas (D'amour *et al.*, 1936) que han sido reportados en este hábitat (ya sea anidando o forrajeando) y que podrían tener un efecto como depredadores sobre las hormigas que aquí habitan, como se ha reportado para otros hábitats (Mackay, 1982; Holldobler & Wilson, 1990).

7. CONCLUSIÓN

Con formato: Fuente: 14 pto

El presente estudio encontró que existe una comunidad de hormigas en los bancos de arcilla, diferente a la que habita en la hojarasca. Si bien no se pudo encontrar ninguna especie especializada en este hábitat, estudios con mayor esfuerzo de muestreo y en diferentes épocas del año podrían empezar a revelar mejor como se compone la comunidad y si realmente hay especies que aniden exclusivamente aquí. Así mismo es recomendable en el futuro medir variables ambientales que ayuden a definir cuáles son las características únicas de este hábitat que ayudan a aumentar la heterogeneidad global de los bosques tropicales.

La visión que tenemos de los bancos revela una comunidad de hormigas habituadas a bajas temperaturas, que aprovecharían los bancos que se ubican en lugares húmedos como un sitio de anidamiento y que se verían obligadas a forrajear en otros hábitats, como la hojarasca, debido al poco material vegetal que se acumula. Más observaciones ayudarían a entender mejor cuáles son las ventajas que tienen las hormigas en este hábitat.

Se necesitan estudios más detallados sobre las conductas de las especies que habitarían este hábitat. Sobre todo en el caso de *Lenomyrmex* del cual poco es lo que se conoce de su biología. También se necesitan más observaciones sobre las interacciones de las especies que aquí anidan; con otras hormigas, artrópodos y vertebrados.

8. LITERATURA CITADA

Adams, R.M., Mueller, U.G., Holloway, A.K., Green, A.M., Narozniak, J. 2000a. Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants. *Naturwissenschaften* 87(11): 491-493.

Adams, R.M., Mueller, U.G., Schultz, T.R., Norden, B. 2000b. Agro-predation: usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. *Naturwissenschaften* 87(12): 549-554.

Agosti, D., Alonso, L. 2000. The ALL Protocol: A Standard Protocol for the Collection of Ground-Dwelling Ants. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P., Loyola, R., Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117(8): 1227-1239.

Andersen, A. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22(1): 15-29.

Andersen, A. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24(4): 433-460.

Con formato: Fuente: 14 pto

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Con formato: Fuente: Cursiva

Andersen, A. 2000. A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Andersen, A., Majer, J. 2008. Ants show the way Down Under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(6): 291-298.

Arias-Penna, T., Fernández, F. 2008. Capítulo 4: Subfamilia Heteroponerinae. En: Jiménez, E., Fernández, F., Arias-Penna, T., Lozano-Zambrano, F.H. (Eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Armbrecht, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science* 304(5668): 284.

Armbrecht, I., Tischer, I., Chacon, P. 2001. Nested subsets and partition patterns in ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) of Colombian dry forest fragments. *Pan-Pacific Entomologist* 77(3): 196-209.

Arpin, P., Ponge, J., Vannier, G. 1995. Experimental modifications of litter supplies in a forest mull and reaction of the nematode fauna. *Fundamental and Applied Nematology* 18: 371-389.

Atmar, W., Patterson, B. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96(3): 373-382.

Basset, Y., Missa, O., Alonso, A., Miller, S., Curletti, G., De Meyer, M., Eardley, C., Lewis, O., Mansell, M., Novotny, V. 2008. Choice of metrics for studying arthropod responses to habitat disturbance: one example from Gabon. *Insect Conservation and Diversity* 1(1): 55-66.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Belshaw, R., Bolton, B. 1993. The effect of forest disturbance on the leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 2(6): 656-666.

Bestelmeyer, B., Agosti, D., Alonso, L., Brandao, C., Brown, W., Delabie, J., Silvestre, R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Bestelmeyer, B., Wiens, J. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11(4): 1123-1140.

Bisevac, L., Majer, J. 2002. Comparative study of ant communities of rehabilitated mineral sand mines and heathland, Western Australia. *Restoration Ecology* 7(2): 117-126.

Borchsenius, F. 1997. Patterns of plant species endemism in Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 6(3): 379-399.

Branstetter, M. 2009. The ant genus *Stenammina* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) redefined, with a description of a new genus *Propodilobus*. *Zootaxa* 2221: 41-57.

Brandao, C. 1990. Systematic revision of the Neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of thirteen new species. *Arquivos de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo*. 31(5): 411-481.

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Brown Jr, W. 2000. Diversity of Ants. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Bruhl, C. 2001. Leaf litter ant communities in tropical lowland rain forests in Sabah, Malaysia: effects of forest disturbance and fragmentation. Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Würzburg.

Bruhl, C., Gunsalam, G., Linsenmair, K. 1998a. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14(3): 285-297.

~~Bruhl, C., Gunsalam, G., Linsenmair, K. 1998b. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14(03): 285-297.~~

Camargo, J., Kapos, V. 2009. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11(02): 205-221.

Chao, A., Chazdon, R., Colwell, R., Shen, T. 2004. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.

Chao, A., Lee, S. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87(417): 210-217.

Chapman, M., Underwood, A. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series* 180: 257-265.

Clarke, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18(1): 117-143.

- Coley, P., Barone, J. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27(1): 305-335.
- Colwell, R. 2006. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. User's Persistent URL: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R., Coddington, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345(1311): 101-118.
- Colwell, R., Mao, C., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10): 2717-2727.
- Cramer, M., Willig, M. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 108(2): 209-218.
- Crosland, M. 1995. Nest and colony structure in the primitive ant, *Harpegnathos venator* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomologist* 71(1): 18-23.
- D'Amour, F., Becker, F., van Riper, W. 1936. The black widow spider. *Quarterly Review of Biology* 11(2): 123-160.
- Davis-Carter, J., Sheppard, D. 1993. Redistribution of metals and nutrients by fire ants in a flue dust contaminated pasture. *Soil Biology and Biochemistry* 25(6): 747-750.
- Debuse, V., King, J., House, A. 2007. Effect of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. *Landscape Ecology* 22(5): 731-745.
- Dejean, A., Corbara, B., Fernández, F., Delabie, J. 2003. Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales. En: Fernández, F. (Ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Delabie, J., Agosti, D., do Nascimento, I. 2000a. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. En: Agosti, D., Majer, J., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) Sampling ground-dwelling ants: case studies from the world's rain forests. Curtin University School of Environmental Biology, Perth, Australia.

Delabie, J., Fisher, B., Majer, J., Wright, I. 2000b. Sampling effort and choice of methods. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. . Smithsonian Institution Press, Washington & London, pp. 145-154.

Dobbs, R., Greeney, H. 2006. Nesting and foraging ecology of the Rufous-breasted Flycatcher (*Leptopogon rufipectus*). Ornitología Neotropical 17: 173-181.

Con formato: Fuente: Cursiva

Dominy, N., Lucas, P., Wright, S. 2003. Mechanics and chemistry of rain forest leaves: canopy and understorey compared. Journal of Experimental Botany 54(390): 2007-2014.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Donoso, D., Vieira, J., Wild, A. 2006. Three new species of *Leptanilloides* Mann from Andean Ecuador (Formicidae: Leptanilloidinae). Zootaxa 1201: 47-62.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Donoso, D., Ramón, G. 2009. Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest. Annales de la Societe Entomologique de France 45(4): 487-499.

Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67(3): 345-366.

Faith, D., Minchin, P., Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. Plant Ecology 69(1): 57-68.

Fernández, F. 2001. Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex* (Formicidae: Myrmicinae). Revista Colombiana de Entomología 27(3-4): 201-204.

Con formato: Fuente: Cursiva

~~Fernández, F. 2002. Lenomyrmex, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). Systematic Entomology 24(1): 7-16.~~

Fernández, F., Palacio, E. 1999. Lenomyrmex, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). Systematic Entomology 24(1): 7-16.

Fetcher, N., Oberbauer, S., Strain, B. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. International Journal of Biometeorology 29(2): 145-155.

Field, J., Clarke, K., Warwick, R. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series 8(1): 37-52.

Fisher, B. 1998. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Speciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. Fieldiana: Zoology (ns) 90: 39-67.

Foggo, A., Ozanne, C., Speight, M., Hambler, C. 2001. Edge effects and tropical forest canopy invertebrates. Plant Ecology 153(1): 347-359.

Freitag, R. 1999. Catalogue of the tiger beetles of Canada and the united States. NRC Research Press, Ottawa, Onatario, Canadá.

Gaston, K. 2000. Global patterns in biodiversity. Nature 405(6783): 220-227.

Grant, B., Grant, P. 2003. What Darwin's finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. Bioscience 53(10): 965-975.

Greeney, H., Dobbs, R., Diaz, G., Kerr, S., Hayhurst, J. 2006. Breeding biology of the Green-fronted Lancebill (*Doryfera ludovicae*) in eastern Ecuador. Ornitologia Neotropical 17: 321-331.

Con formato: Fuente: Cursiva

Greenslade, P., Greenslade, P. 1977. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24(2): 163-182.

Guimaraes, P., Guimaraes, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21(10): 1512-1513.

Hahn, D., Wheeler, D. 2002. Seasonal Foraging Activity and Bait Preferences of Ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 34(3): 348-356.

Hallinan, T. 1920. Notes on lizards of the Canal Zone, Isthmus of Panama. *Copeia* 83: 45-49.

Hammer, O., Harper, D., Ryan, P. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.

Hansell, M. 2000. *Bird Nests and Construction Behaviour*. Cambridge University Press.

Hansen, R. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81(4): 1120-1132.

Hauzy, C., Tully, T., Spataro, T., Paul, G., Arditi, R. 2010. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. *Oecologia*: 1-12.

Hendriks, A., Mulder, C. 2008. Scaling of offspring number and mass to plant and animal size: model and meta-analysis. *Oecologia* 155(4): 705-716.

Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978.

Hofer, H., Martius, C., Beck, L. 1996. Decomposition in an Amazonian rain forest after experimental litter addition in small plots. *Pedobiologia* 40(6): 570-576.

Hoffmann, B., Andersen, A. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology* 28(4): 444-464.

Holldobler, B., Wilson, E. 1986. Soil-binding pilosity and camouflage in ants of the tribes Basicerotini and Stegomyrmecini (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology* 106(1): 12-20.

Holldobler, B., Wilson, E. 1990. *The Ants*. Belknap Press.

Hood, W., Tschinkel, W. 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15(1): 23-35.

John, R., Dalling, J., Harms, K., Yavitt, J., Stallard, R., Mirabello, M., Hubbell, S., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(3): 864-869.

Johnson, R. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89(1): 118-124.

Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96(4): 500-507.

Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Kaspari, M., O'Donnell, S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research* 5(6): 933-939.

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Fuente: Cursiva

- Kaspari, M., O'Donnell, S., Kercher, J.R. 2000. Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *American Naturalist* 155(2): 280-293.
- Kaspari, M., Weiser, M. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13(4): 530-538.
- Kaspari, M., Weiser, M. 2000. Ant Activity along Moisture Gradients in a Neotropical Forest. *Biotropica* 32(4a): 703-711.
- Kaspari, M., Yanoviak, S.P., Dudley, R. 2008. On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(46): 17848-17851.
- Killeen, T., Douglas, M., Consiglio, T., Jorgensen, P., Mejia, J. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34(8): 1357-1373.
- King, J., Andersen, A., Cutter, A. 1998. Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity and Conservation* 7(12): 1627-1638.
- Kugler, C. 1994. Revision of the ant genus *Rogeria* (Hymenoptera: Formicidae) with descriptions of the sting apparatus. *Journal of Hymenoptera Research* 3: 17-89.
- Kvist, L., Skog, L., Clark, J., Dunn, R. 2004. The family Gesneriaceae as example for the Biological extinction in Western Ecuador. *Lyonia* 6(2): 127-151.
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell Scientific.
- LaPolla, J., Suman, T., Sosa-Calvo, J., Schultz, T. 2007. Leaf litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 16(2): 491-510.

LaPolla, J., Brady, S., Shattuck, S. 2010. Phylogeny and taxonomy of the *Prenolepis* genus-group of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 35(1): 118-131.

Lassau, S., Hochuli, D. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27(2): 157-164.

Lattke, J. 1991. Studies of Neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 428: 1-7.

Lattke, J., Fernández, F., Arias-Penna, T., Palacio, E., Mackay, W.P., Mackay, E. 2007. Género *Gnamptogenys* Roger. En: Jiménez, E., Fernández, F., Arias-Penna, T., Lozano-Zambrano, F.H. (Eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Laurance, W. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443): 345.

Levings, S., Windsor, D. 1996. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. En: Leigh Jr., E., Rand, A., Windsor, D. (Eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Longino, J. 2003a. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151:: 1-150.

Longino, J. 2005. Complex nesting behavior by two neotropical species of the ant genus *Stenammina* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 37(4): 670-675.

Longino, J.T. 2009. Additions to the taxonomy of New World *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 2181: 1-90.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

- Longino, J., Nadkarni, N. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97(1): 81-94.
- Longino, J.T. 2003b. What to do with the data? En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- MacArthur, R., MacArthur, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.
- MacKay, W. 1982. The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* 53(3): 406-411.
- Majer, J. 1976. The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13: 123-144.
- Majer, J., Delabie, J., McKenzie, N. 1997. Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 44(3): 255-266.
- Majer, J., Shattuck, S., Andersen, A., Beattie, A. 2004. Australian ant research: fabulous fauna, functional groups, pharmaceuticals, and the Fatherhood. *Australian Journal of Entomology* 43(3): 235-247.
- McArthur, R., McArthur, J., Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96: 167-174.
- McGlynn, T., Salinas, D., Dunn, R., Wood, T., Lawrence, D., Clark, D. 2007. Phosphorus limits tropical rain forest litter fauna. *Biotropica* 39(1): 50-53.
- Morgan, R. 1995. *Soil erosion and conservation*. Second Edition. Longmans, Harlow.
- Morin, P. 1999. *Community ecology*. Wiley-Blackwell.

Morton, S., Davidson, D. 1988. Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58(1): 19-38.

Mueller, U., Wcislo, W. 1998. Nesting biology of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex longiscapus* Weber (Attini, Formicidae). *Insectes Sociaux* 45(2): 181-189.

Con formato: Fuente: Cursiva

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.

Nicolalde, M. 1993. Acerca del cortejo, la anidación y la dieta del gallo de la peña, *Rupicola peruviana sanguinolenta*, en el bosque nublado de Mindo, Ecuador. Tesis de Licenciatura Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito-Ecuador.

Con formato: Fuente: Cursiva

Oliver, I., Beattie, A. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10(1): 99-109.

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Olson, D. 1991. A comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera, Formicidae) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 23(2): 166-172.

Pacini, A., Mazzoleni, S., Battisti, C., Ricotta, C. 2009. More rich means more diverse: Extending the environmental heterogeneity hypothesis to taxonomic diversity. *Ecological Indicators* 9(6): 1271-1274.

Palacio, E. 1997. Hormigas de Colombia VI. Dos nuevas especies de *Octostruma* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Caldasia* 19(3): 409-418.

Con formato: Fuente: Cursiva

Parker, T., Carr, J. 1992. Status of forest remnants in the Cordillera de la Costa and adjacent areas of southwestern Ecuador. Conservation International, Washington, DC.

Parr, C., Chown, S. 2001. Inventory and bioindicator sampling: Testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* 5(1): 27-36.

Pasteur, G. 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13(1): 169-199.

Pielou, E. 1984. *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. Wiley-Interscience.

Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M., Nuñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80(8): 2651-2661.

Pohlman, C., Turton, S., Goosem, M. 2007. Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica* 39(1): 62-71.

Prado, P., Lewinsohn, T. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73(6): 1168-1178.

Roces, F., Kleineidam, C. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes Sociaux* 47(4): 348-350.

Con formato: Fuente: Cursiva

Rodríguez-Gironés, M., Santamaría, L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33(5): 924-935.

Ryder, K., Mertl, A., Traniello, J. 2007. Biodiversity below ground: probing the subterranean ant fauna of Amazonia. *Naturwissenschaften* 94(9): 725-731.

Ryder, K., Mertl, A., Traniello, J. 2009. Diversity of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in primary and secondary forests in Amazonian Ecuador. *Myrmecological News* 12: 139-147.

Schultz, T., Andersen, A. 2000. The interactions of ants with other organisms. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Schultz, T., Solomon, S., Mueller, U., Villesen, P., Boomsma, J., Adams, R., Norden, B. 2002. Cryptic speciation in the fungus-growing ants *Cyphomyrmex longiscapus* Weber and *Cyphomyrmex muelleri* Schultz and Solomon, new species (Formicidae, Attini). *Insectes Sociaux* 49(4): 331-343.

Silva, R., Brandao, C. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80(1): 107-124.

Silvestre, R., Brandao, C., Silva, R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En: Fernández, F. (Ed.) *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, p. XXVI + 398 p.

Simberloff, D., Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.

Skutch, A. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*: 575-594.

Snow, D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13(1): 1-14.

Sokal, R., Rohlf, F. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. McGraw-Hill, Madrid, España.

Svenning, J. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87(1): 55-65.

← Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Tennant, L., Porter, S. 1991. Comparison of diets of two fire ant species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26: 450-465.

Tobin, J., Lowman, M., Nadkarni, N. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants (Academic Press), pp. 129-147.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118(1): 3-17.

Valencia, R., Foster, R., Villa, G., Condit, R., Svenning, J., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magards, E., Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.

Valencia, R., Pitman, N., León-Yáñez, S., Joergensen, P. 2000. Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Van der Gucht, K., Vandekerckhove, T., Vloemans, N., Cousin, S., Muylaert, K., Sabbe, K., Gillis, M., Declerk, S., De Meester, L., Vyverman, W. 2005. Characterization of bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure. *FEMS Microbiology Ecology* 53(2): 205-220.

Vanderwoude, C., Andersen, A., House, A. 1997. Ant communities as bio-indicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* Hook.) forests in south-east Queensland. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2): 671-675.

Walters, A., Mackay, D. 2003. An experimental study of the relative humidity preference and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera,

Con formato: Fuente: Cursiva

Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

Con formato: Fuente: Cursiva

Formicidae): comparisons with a native *Iridomyrmex* species in South Australia. *Insectes Sociaux* 50(4): 355-360.

Ward, P.S. 2000. Broad scale patterns of diversity in leaf-litter ants communities. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington & London.

Whittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2): 213-251.

Wilson, E. 1958. Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forests. *Psyche* 65(1): 26-38.

Wilson, E. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40(3): 437-447.

Wilson, E. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute.

Wilson, E. 2003. *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press.

Con formato: Fuente: Cursiva

Wilson, E.O., Holldobler, B. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(21): 7411-7414.

Wilson, E.O., Peter, F.M. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.

Wittman, S., Sanders, N., Ellison, A., Jules, E., Ratchford, J., Gotelli, N. 2010. Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos* 119(3): 551-559.

Wunder, S. 2000. The economics of deforestation: the example of Ecuador. St. Martin's Press, New York.

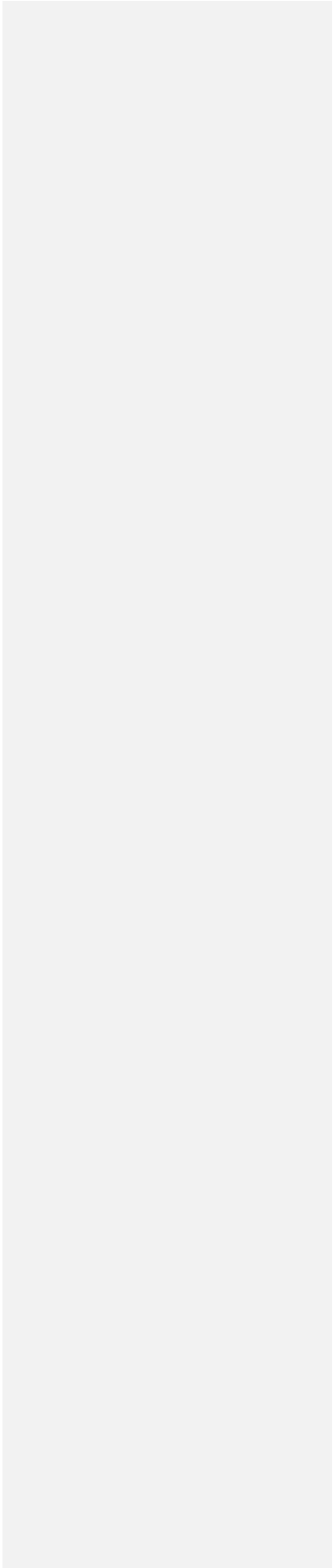
Con formato: Borde: Inferior: (Sin borde)

9. FIGURAS

Con formato: Justificado

Con formato: Fuente: 14 pto

|



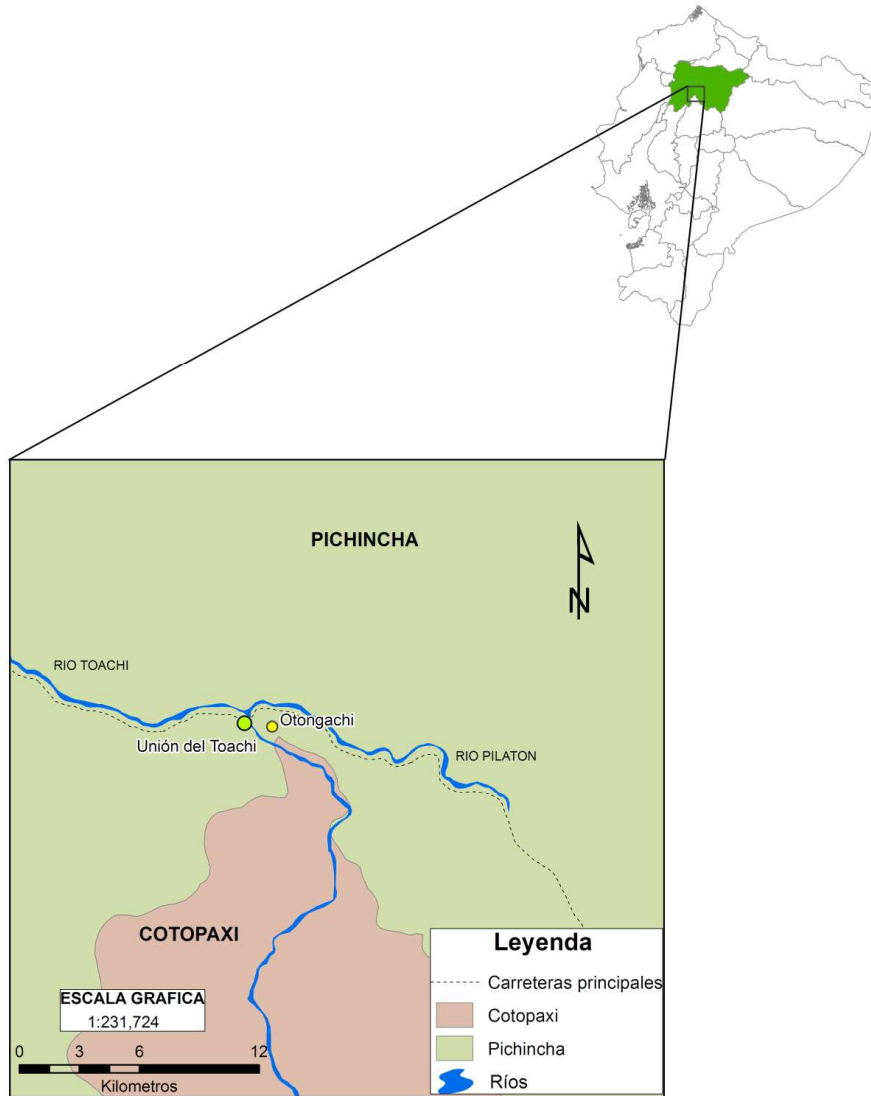


Figura 1. Mapa de la zona de estudio. Otongachi se encuentra en la provincia de Pichincha, Ecuador cerca de la Unión del Toachi por la vía Aloag - Sto. Domingo.

Con formato: Interlineado: sencillo

30

500

Figura 2. Gráfico de la variación climática en Otongachi. Las líneas representan las temperaturas máximas y mínimas, y las barras la precipitación.

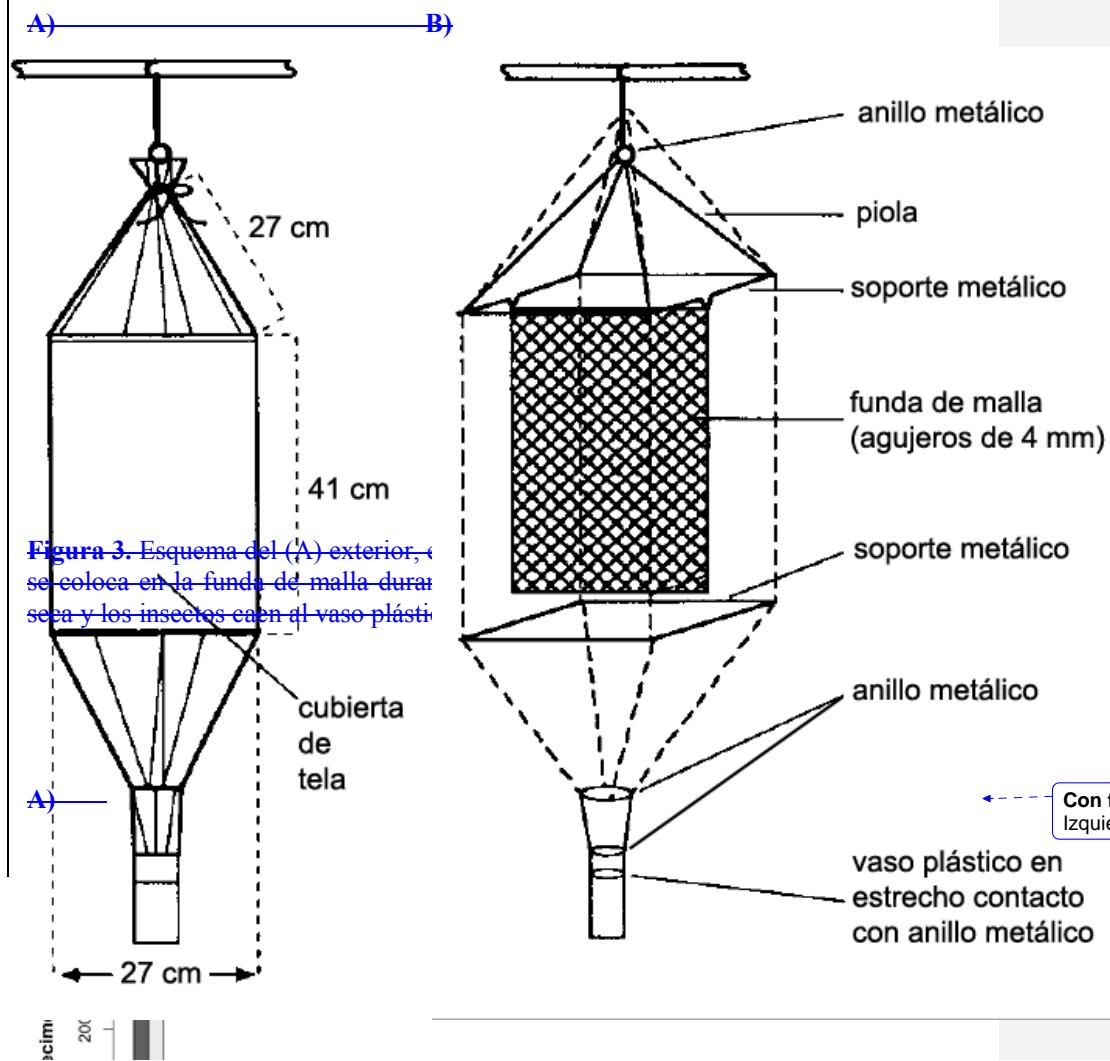


Figura 3. Esquema del (A) exterior, se coloca en la funda de malla dura para secar y los insectos caen al vaso plástico.

B)

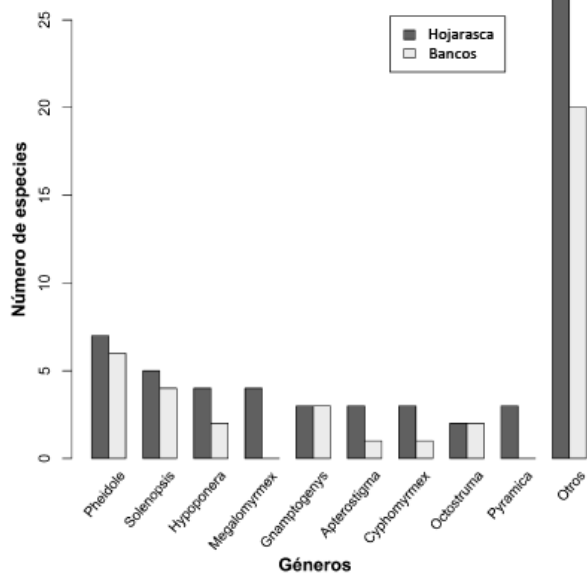


Figura 4. (A) Número de especímenes, y (B) especies de los principales géneros de hormigas en los dos hábitats. Nótese la gran abundancia de *Solenopsis* y diversidad de *Pheidole* en ambos hábitats.

Con formato: Interlineado: sencillo

Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm

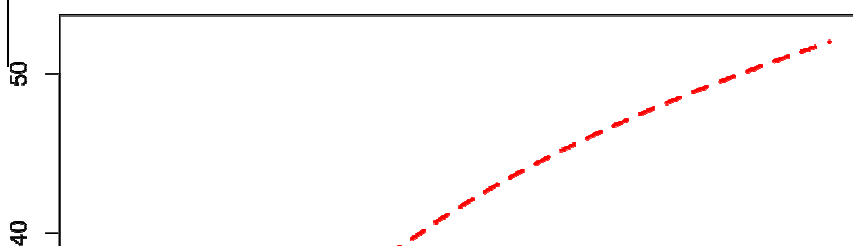
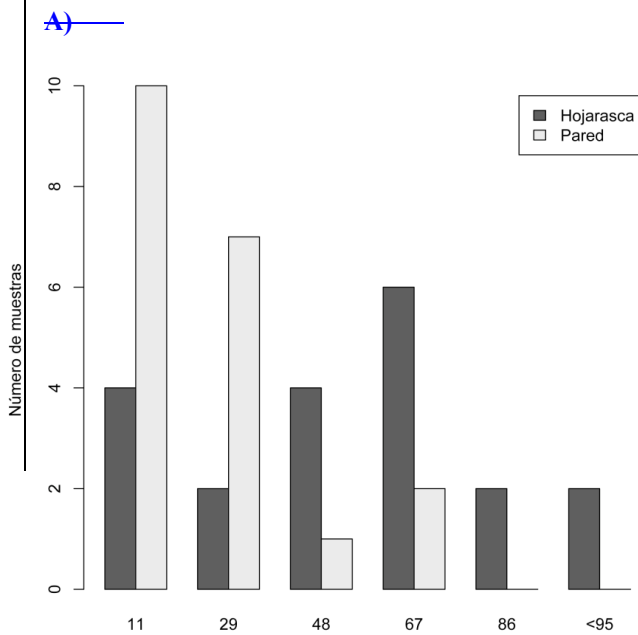


Figura 5. Curvas de acumulación de especies basada en las muestras (Mao Tau) para las hormigas de la hojarasca (H) y los bancos (P). Ambas tienen tendencia a estabilizarse, lo que indicaría que ambos hábitats fueron bien muestreados.



Con formato: Interlineado: sencillo

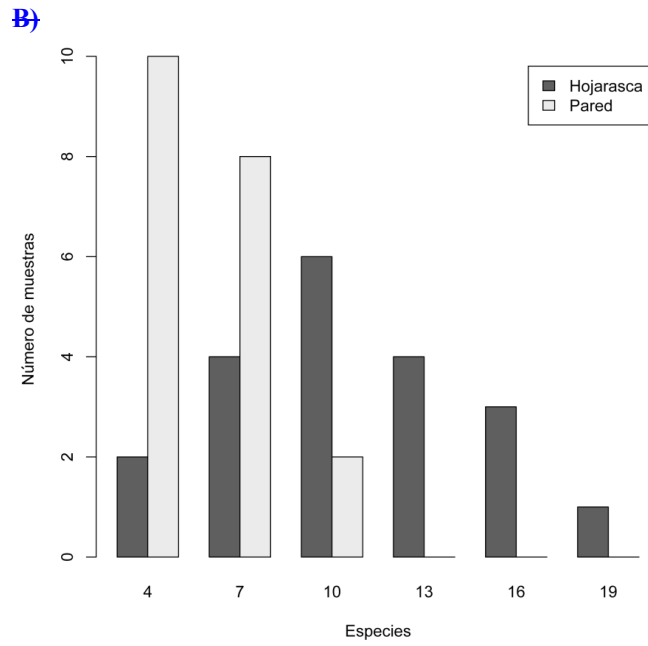


Figura 6. Frecuencia de muestreo en los dos hábitats: (A) Número de especímenes y (B) Número de especies por muestra. La hojarasca tuvo más individuos (253% más, t test, $p < 0,01$) y especies (205% más, t test, $p < 0,01$).

Con formato: Interlineado: sencillo

Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm

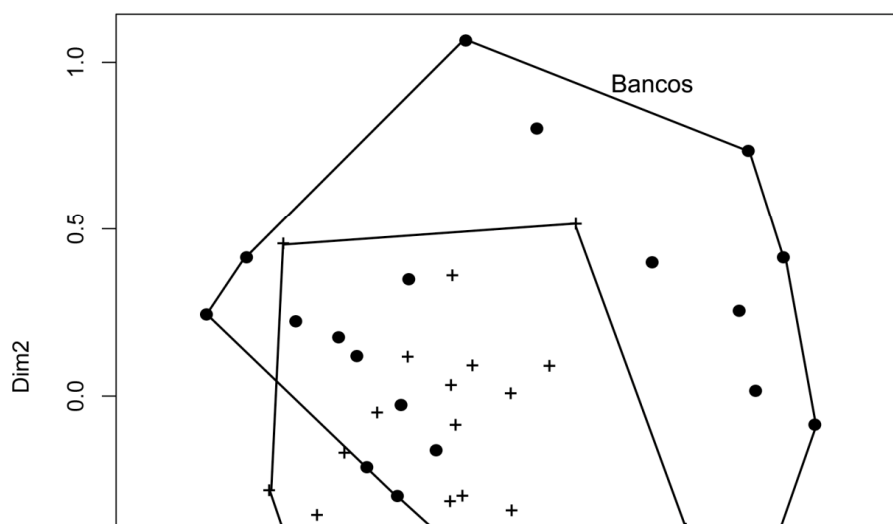


Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), incluyendo las celdas convexas, de los dos diferentes hábitats (Círculos=Banco, Cruces=Hojarasca) ($E=0.24$). Mientras que las muestras de la hojarasca forman un cluster compacto, las de los bancos están más dispersas.

Con formato: Interlineado: sencillo

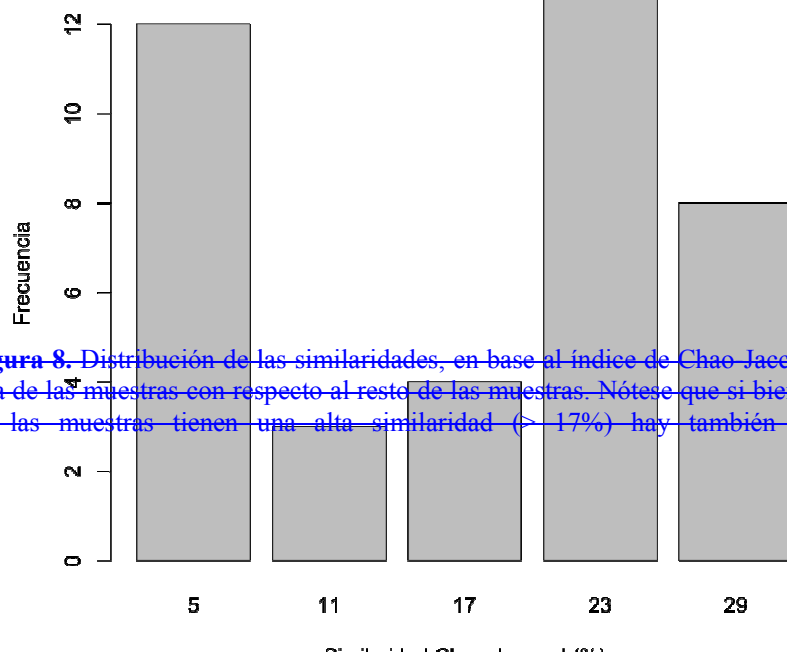


Figura 8. Distribución de las similitudes, en base al índice de Chao Jaccard, de cada una de las muestras con respecto al resto de las muestras. Nótese que si bien la mayoría de las muestras tienen una alta similitud ($> 17\%$) hay también un número

Con formato: Interlineado: sencillo

significativo de muestras que son muy poco parecidas en cuanto a su composición de especies con respecto a la mayoría (<17%).

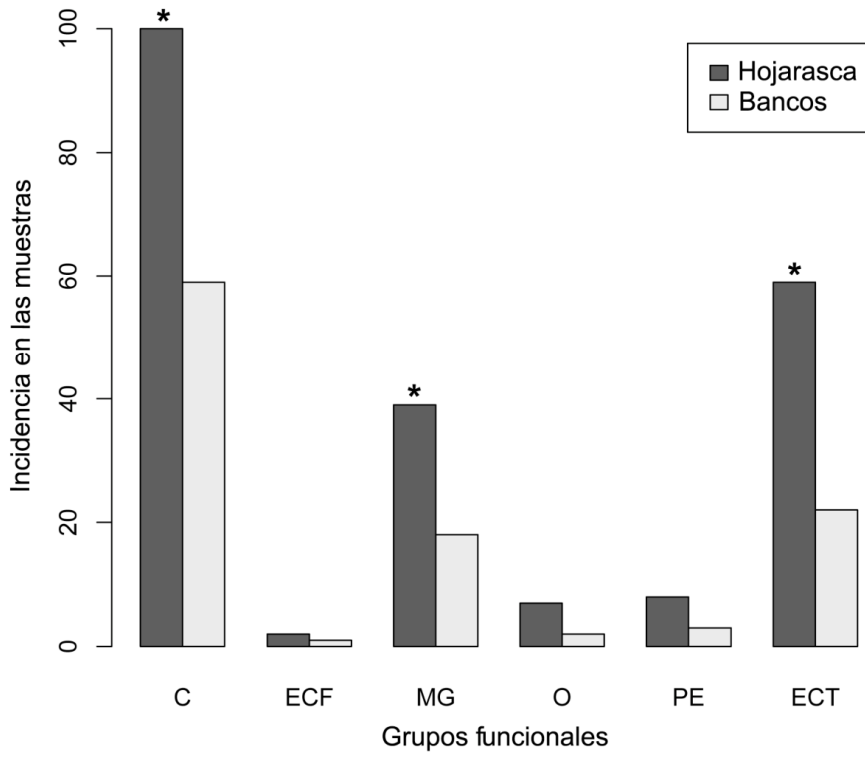
A)



B)



Figura 9. Especies indicadoras en la hojarasca, (A) *Octostruma* sp. 3 (IndVal=0,078; $p=0,001$), y (B) *Crematogaster* sp. 1 (IndVal=0,5; $p=0,002$). Barras de escala= 0.5 mm. Foto *O.* sp. 3: A. Janeta.



ya y
les:
itas,

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

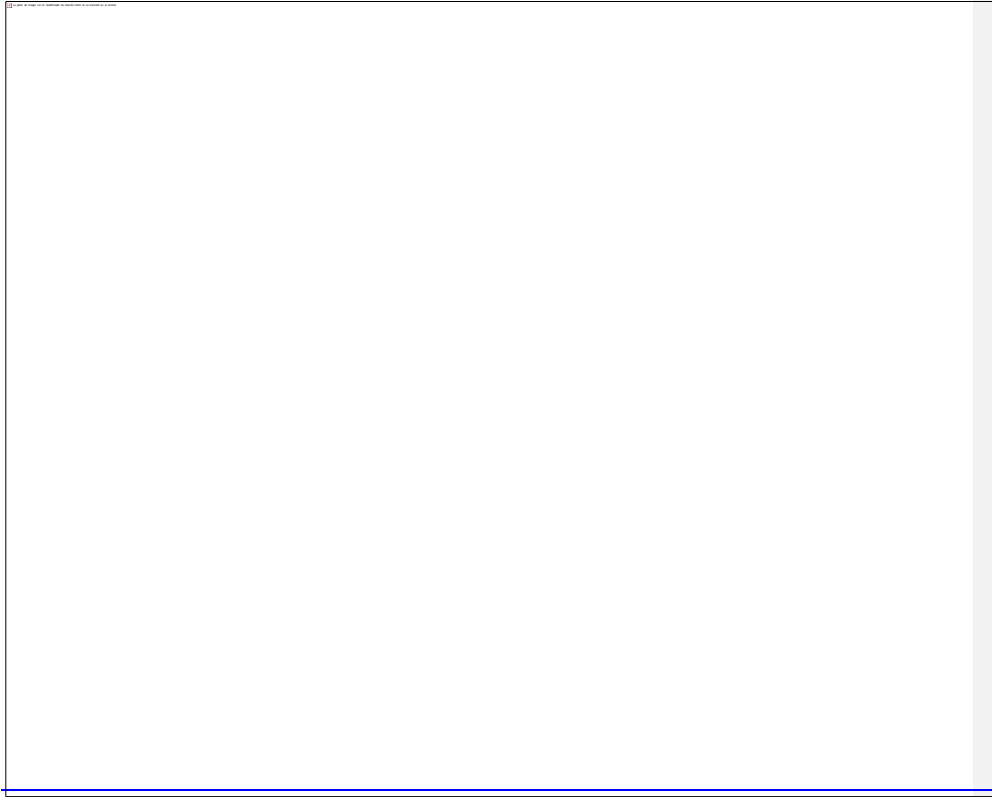


Figura 11. Fotografía de la entrada de un nido de *Stenamma* en un banco en Otongachi. Nótese la arquitectura externa con un disco en la entrada y una pequeña piedra (flecha) que sirve para bloquearla. Foto: P. Terán.

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm, Interlineado:
sencillo

10. TABLAS

Con formato: Fuente: 14 pto

Con formato: Normal, Justificado

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Tabla 1. Especies de hormigas que anidan en bancos de los bosques tropicales. La mayoría de especies pertenecen a la subfamilia myrmicinae.

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm, Interlineado:
sencillo

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Región	Tipo de bosque	Subfamilia	Especie	Referencia
Centroamérica	Montano	Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex longiscapus</i>	Mueller & Weislo, 1998
Centro y Sudamérica	Montano	Myrmicinae	<i>C. muelleri</i>	Schultz et al., 2002
Centroamérica	Lluvioso	Myrmicinae	<i>Trachymyrmex cf. zeteki</i>	Mueller & Weislo, 1998
Centroamérica	Lluvioso	Myrmicinae	<i>Pheidole bigote</i>	Longino, 2009
Centroamérica	Lluvioso	Myrmicinae	<i>P. cowilsoni</i>	Longino, 2009
Centro y Sudamérica	Montano	Myrmicinae	<i>Stenammas alas</i>	Longino, 2005

Centroamérica	Montano	Myrmicinae	<i>S. explitum</i>	Longino, 2005
México	Lluvioso	Myrmicinae	<i>S. diversum</i>	Branstetter com. pers.
Ecuador	Pie-montano	Myrmicinae	<i>Lenomyrmex foveolatus</i>	Este estudio
Ecuador	Pie-montano	Myrmicinae	<i>Octostruma</i> sp. 3	Este estudio
China	Lluvioso	Ponerinae	<i>Harpegnathos venator</i>	Crosland, 1995

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Fuente: Sin Cursiva

Con formato: Justificado

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Tabla 2. Sumario taxonómico del estudio por subfamilia y hábitat.

	Bancos			Hojarasa		
	Géneros	Especies	Abundancia	Géneros	Especies	Abundancia
Agroecomyrmecinae	1	1	4	1	1	2
Amblyoponinae	2	2	24	2	2	20
Cerapachyinae	1	1	1	-	-	-
Dolichoderinae	0	0	0	1	1	1
Ectatomminae	1	3	16	1	3	45
Formicinae	3	3	8	4	5	163
Heteroponerinae	-	-	-	1	1	2
Leptanilloidinae	1	1	3	-	-	-

Con formato: Normal

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Myrmicinae	12	24	396	17	45	900
Ponerinae	3	4	20	4	7	59
Proceratiinae	-	-	-	1	1	1
Total	24	39	472	31	65	1193

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Tabla 3. Resultado del análisis SIMPER con las 11 especies que contribuyen mayormente (50,9%) a diferenciar entre los dos hábitats. La segunda columna representa la contribución de cada especie a la disimilaridad promedio entre ambos hábitats. La mayoría de especies fueron más abundantes en la hojarasca (*).

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm, Interlineado:
sencillo

Taxón	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)	Abundancia media en Bancos	Abundancia media en Hojarasca
<i>Solenopsis</i> sp. 8	7,93	9,52	0,545	0,84*
<i>Octostruma</i> sp. 3	5,986	16,71	0,226	0,595*
<i>Strumigenys</i> sp. 1	3,902	21,39	0,133	0,347*
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 2	3,64	25,76	0,175	0,312*
<i>Solenopsis</i> sp. 1	3,451	29,9	0,221	0,225*

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	3,287	33,85	0,137	0,262*
<i>Pheidole</i> sp. 1	2,999	37,45	0,218	0,204
<i>Crematogaster</i> sp. 1	2,93	40,97	0	0,307*
<i>Solenopsis</i> sp. 6	2,827	44,36	0,175	0,0831
<i>Octostruma</i> sp. 1	2,806	47,73	0	0,261*
<i>Hypoponera</i> sp. 1	2,64	50,9	0,152	0,152

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Tabla 4. Distribución de los géneros en grupos funcionales para los dos hábitats. Los números indican incidencia.

Grupo Funcional	Género	Banco	Hojarasca	Total
Especies eripticas	<i>Aeropyga</i>	1	2	3
	<i>Amblyopone</i>	1	1	2
	<i>Brachymyrmex</i>	2	7	9
	<i>Carebara</i>	3	2	5
	<i>Cerapachys</i>	1	0	1
	<i>Hypoponera</i>	7	10	17
	<i>Leptanilloides</i>	1	0	1
	<i>Octostruma</i>	8	25	33
	<i>Prionopelta</i>	1	3	4
	<i>Proceratium</i>	0	1	1
	<i>Protalaridris</i>	1	1	2
	<i>Pyramica</i>	0	4	4
	<i>Solenopsis</i>	23	29	52
<i>Strumigenys</i>	8	13	21	

Con formato: Justificado

Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm, Interlineado:
sencilloCon formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

	<i>Tatuidris</i>	2	2	4
Total		59	100	159
Especialistas de clima frío	<i>Lenomyrmex</i>	1	2	3
Total		1	2	3
Myrmecinos generalistas	<i>Crematogaster</i>	0	11	11
	<i>Pheidole</i>	18	28	46
Total		18	39	57
Oportunistas	<i>Nylanderia</i>	1	2	3
	<i>Odontomachus</i>	1	0	1
	<i>Paratrechina</i>	0	4	4
	<i>Tapinoma</i>	0	1	1
Total		2	7	9
Predadores especialistas	<i>Acanthognathus</i>	1	5	6
	<i>Anochetus</i>	0	1	1
	<i>Pachycondyla</i>	2	1	3
	<i>Thaumatomyrmex</i>	0	1	1
Total		3	8	11
Especialistas de clima tropical	<i>Acanthoponera</i>	0	2	2
	<i>Aeromyrmex</i>	0	1	1
	<i>Apterostigma</i>	3	9	12
	<i>Atta</i>	1	0	1
	<i>Cyphomyrmex</i>	7	17	24
	<i>Gnamptogenys</i>	7	13	20
	<i>Hylomyrma</i>	3	7	10
	<i>Lachnomyrmex</i>	1	0	1
	<i>Megalomyrmex</i>	0	8	8
	<i>Rogeria</i>	0	1	1
	<i>Wasmannia</i>	0	1	1
Total		22	59	81

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm

11. ANEXOS

Con formato: Fuente: 14 pto

Con formato: Normal, Justificado

Con formato: Normal

Anexo 1. Lista de las especies de hormigas colectadas durante el estudio. Para cada especie se incluye el número total de individuos y porcentaje total de ocurrencia en cada hábitat. Un asterisco (*) significa que se trata de un singleton (una especie colectada de un solo individuo en todo el estudio) y dos (**) de un doubleton.

Especies	Banco		Hojarasca		Ocurrancia	
	Banco	Hojarasca	Banco	Hojarasca	Banco	Hojarasca
AGROECOMYRMECINAE						
<i>Tatuidris tatusia</i> Brown & Kempf, 1968	4	2	10	10	10	10
AMBLYOPONINAE						
<i>Amblyopone lurilabes</i> Lattke, 1991	3	2	5	5	5	5
<i>Prionopelta amabilis</i> Borgmeier, 1949	21	0	5	0	5	0
<i>Prionopelta modesta</i> Forel, 1909	0	18	0	15	0	15
CERAPACHYINAE						
<i>Cerapachys</i> sp.1*	1	0	5	0	5	0
DOLICHODERINAE						
<i>Tapinoma</i> sp.1*	0	1	0	5	0	5

Con formato: Normal, Interlineado: sencillo

Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm, Interlineado: sencillo

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

Con formato: Justificado

ECTATOMMINAE

<i>Gnamptogenys bisulca</i> Kempf & Brown, 1968 *	1	0	5	← 0
<i>Gnamptogenys continua</i> Mayr, 1887	0	10	0	← 20
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	14	33	25	← 40
<i>Gnamptogenys</i> sp. 2	1	2	5	← 5

FORMICINAE

<i>Aeropyga</i> sp. 1	2	4	5	← 10
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	4	44	10	← 20
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	0	8	0	← 15
<i>Nylanderia</i> sp. 1	2	6	5	← 10
<i>Paratrechina longicornis</i> Latreille 1802	0	101	0	← 20

HETEROPONERINAE

<i>Acanthoponera mucronata</i> (Roger 1860) **	0	2	0	← 10
--	---	---	---	------

LEPTANILLOIDINAE

<i>Leptanilloides nubecula</i> Donoso, Vieira & Wild 2006	3	0	5	← 0
---	---	---	---	-----

MYRMICINAE

<i>Acanthognathus teledectus</i> Brown & Kempf 1969	2	16	5	← 25
<i>Aeromyrmex</i> sp. 1	0	3	0	← 5
<i>Apterostigma</i> sp. 1	7	25	15	← 25
<i>Apterostigma</i> sp. 2	0	7	0	← 10
<i>Apterostigma</i> sp. 3	0	6	0	← 10
<i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus 1758)	5	0	5	← 0
<i>Carebara</i> sp. 1	5	9	15	← 10
<i>Crematogaster</i> sp. 1	0	44	0	← 50
<i>Crematogaster</i> sp. 2 *	0	1	0	← 5
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1	0	3	0	← 15
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 2	22	64	35	← 45
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 3	0	55	0	← 25
<i>Hylomyrma</i> sp. 1	3	11	10	← 30
<i>Hylomyrma</i> sp. 2 **	1	1	5	← 5
<i>Lachnomyrmex</i> sp. 1 *	1	0	5	← 0
<i>Lenomyrmex foveolatus</i> Fernández & Palacio 1999 **	0	2	0	← 10
<i>Lenomyrmex</i> sp. 1 *	1	0	5	← 0
<i>Megalomyrmex bidentatus</i> Fernández & Baena 1997 *	0	1	0	← 5
<i>Megalomyrmex incisus</i> Smith R. 1947 **	0	2	0	← 5
<i>Megalomyrmex</i> sp. 1	0	4	0	← 20
<i>Megalomyrmex</i> sp. 2	0	19	0	← 10
<i>Octostruma</i> sp. 1	0	37	0	← 40
<i>Octostruma</i> sp. 2	3	0	10	← 0
<i>Octostruma</i> sp. 3	37	99	30	← 85
<i>Pheidole</i> sp. 1	22	25	40	← 35
<i>Pheidole</i> sp. 2	3	5	10	← 10
<i>Pheidole</i> sp. 3	9	0	10	← 0
<i>Pheidole</i> sp. 4	2	1	5	← 5
<i>Pheidole</i> sp. 5	0	25	0	← 20

81

Con formato	... [1]
Con formato	... [2]
Con formato	... [3]
Con formato	... [4]
Con formato	... [5]
Con formato	... [6]
Con formato	... [7]
Con formato	... [8]
Con formato	... [9]
Con formato	... [10]
Con formato	... [11]
Con formato	... [12]
Con formato	... [13]
Con formato	... [14]
Con formato	... [15]
Con formato	... [16]
Con formato	... [17]
Con formato	... [18]
Con formato	... [19]
Con formato	... [20]
Con formato	... [21]
Con formato	... [22]
Con formato	... [23]
Con formato	... [24]
Con formato	... [25]
Con formato	... [26]
Con formato	... [27]
Con formato	... [28]
Con formato	... [29]
Con formato	... [30]
Con formato	... [31]
Con formato	... [32]
Con formato	... [33]
Con formato	... [34]
Con formato	... [35]
Con formato	... [36]
Con formato	... [37]
Con formato	... [38]
Con formato	... [39]
Con formato	... [40]
Con formato	... [41]
Con formato	... [42]
Con formato	... [43]
Con formato	... [44]
Con formato	... [45]
Con formato	... [46]
Con formato	... [47]
Con formato	... [48]
Con formato	... [49]
Con formato	... [50]

<i>Pheidole</i> sp.6	4	16	20	← 60	Con formato: Justificado
<i>Pheidole</i> sp.7**	1	1	5	← 5	Con formato: Justificado
<i>Pheidole</i> sp.8*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Protalaridris armata</i> Brown 1980	2	3	5	← 5	Con formato: Justificado
<i>Pyramica</i> sp.1**	0	2	0	← 10	Con formato: Justificado
<i>Pyramica</i> sp.2*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Pyramica</i> sp.3*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Rogeria belti</i> Mann 1922**	0	2	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.1	47	27	30	← 40	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.2	0	7	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.3	9	0	5	← 0	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.4	0	31	0	← 15	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.5	161	261	50	← 75	Con formato: Justificado
<i>Solenopsis</i> sp.6	36	23	30	← 10	Con formato: Justificado
<i>Strumigenys</i> sp.1	12	39	35	← 55	Con formato: Justificado
<i>Strumigenys</i> sp.2	1	7	5	← 10	Con formato: Justificado
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger 1863)	0	13	0	← 5	Con formato: Justificado
PONERINAE					Con formato: Justificado
<i>Anochetus</i> sp.1	0	5	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Hypoponera</i> cf. <i>trigona</i> (Mayr 1887)*	1	0	5	← 0	Con formato: Justificado
<i>Hypoponera distinguenda</i> (Emery 1890)	0	30	0	← 15	Con formato: Justificado
<i>Hypoponera</i> sp.1	14	19	30	← 25	Con formato: Justificado
<i>Hypoponera</i> sp.2*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Hypoponera</i> sp.3**	0	2	0	← 5	Con formato: Justificado
<i>Odontomachus bauri</i> Emery 1892	3	0	5	← 0	Con formato: Justificado
<i>Pachychondyla harpax</i> (Fabricius 1894)	2	1	10	← 5	Con formato: Justificado
<i>Thaumatomyrmex atrox</i> Weber 1939*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
PROCERATHINAE					Con formato: Justificado
<i>Proceratium</i> sp.1*	0	1	0	← 5	Con formato: Justificado
					Con formato: Justificado
					Con formato: Justificado
					Con formato: Justificado
					Con formato: Justificado
					Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm, Interlineado: sencillo
					Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm
					Con formato: Normal, Sangría: Izquierda: 0 cm

Adams, R.M., Mueller, U.G., Holloway, A.K., Green, A.M., Narozniak, J. 2000a. Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants. *Naturwissenschaften* 87(11): 491-493.

Adams, R.M., Mueller, U.G., Schultz, T.R., Norden, B. 2000b. Agro-predation: usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. *Naturwissenschaften* 87(12): 549-554.

Agosti, D., Alonso, L. 2000. The ALL Protocol: A Standard Protocol for the Collection of Ground-Dwelling Ants. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P., Loyola, R., Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117(8): 1227-1239.

Andersen, A. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22(1): 15-29.

Andersen, A. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24(4): 433-460.

Andersen, A. 2000. A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.,

Con formato: Normal

- Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Andersen, A., Majer, J. 2008. Ants show the way Down Under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(6): 291-299.
- Ambrecht, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science* 304(5668): 284.
- Ambrecht, I., Tischer, I., Chacon, P. 2001. Nested subsets and partition patterns in ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) of Colombian dry forest fragments. *Pan-Pacific Entomologist* 77(3): 196-209.
- Arpin, P., Ponge, J., Vannier, G. 1995. Experimental modifications of litter supplies in a forest mull and reaction of the nematode fauna. *Fundamental and Applied Nematology* 18: 371-389.
- Atmar, W., Patterson, B. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96(3): 373-382.
- Basset, Y., Missa, O., Alonso, A., Miller, S., Curletti, G., De Meyer, M., Eardley, C., Lewis, O., Mansell, M., Novotny, V. 2008. Choice of metrics for studying arthropod responses to habitat disturbance: one example from Gabon. *Insect Conservation and Diversity* 1(1): 55-66.
- Belshaw, R., Bolton, B. 1993. The effect of forest disturbance on the leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 2(6): 656-666.
- Bestelmeyer, B., Agosti, D., Alonso, L., Brandao, C., Brown, W., Delabie, J., Silvestre, R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Bestelmeyer, B., Wiens, J. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11(4): 1123-1140.
- Bisevac, L., Majer, J. 2002. Comparative study of ant communities of rehabilitated mineral sand mines and heathland, Western Australia. *Restoration Ecology* 7(2): 117-126.
- Borchsenius, F. 1997. Patterns of plant species endemism in Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 6(3): 379-399.
- Branstetter, M. 2009. The ant genus *Stenammina* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) redefined, with a description of a new genus *Propodilobus*. *Zootaxa* 2221: 41-57.

Brown Jr, W. 2000. Diversity of Ants. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Bruhl, C. 2001. Leaf litter ant communities in tropical lowland rain forests in Sabah, Malaysia: effects of forest disturbance and fragmentation. *Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Würzburg*.

Bruhl, C., Gunsalam, G., Linsenmair, K. 1998a. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14(3): 285-297.

Bruhl, C., Gunsalam, G., Linsenmair, K. 1998b. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14(03): 285-297.

Camargo, J., Kapos, V. 2009. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11(02): 205-221.

Chao, A., Chazdon, R., Colwell, R., Shen, T. 2004. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.

Chao, A., Lee, S. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87(417): 210-217.

Chapman, M., Underwood, A. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series* 180: 257-265.

Clarke, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18(1): 117-143.

Coley, P., Barone, J. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27(1): 305-335.

Colwell, R. 2006. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. User's Persistent URL: <http://purl.oclc.org/estimates>.

Con formato: Inglés (Estados Unidos)

Colwell, R., Coddington, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345(1311): 101-118.

Colwell, R., Mao, C., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10): 2717-2727.

Cramer, M., Willig, M. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 108(2): 209-218.

- D'Amour, F., Becker, F., van Riper, W. 1936. The black widow spider. *Quarterly Review of Biology* 11(2): 123-160.
- Davis-Carter, J., Sheppard, D. 1993. Redistribution of metals and nutrients by fire ants in a flue dust contaminated pasture. *Soil Biology and Biochemistry* 25(6): 747-750.
- Debuse, V., King, J., House, A. 2007. Effect of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. *Landscape Ecology* 22(5): 731-745.
- Dejean, A., Corbara, B., Fernández, F., Delabie, J. 2003. Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales. En: Fernández, F. (Ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Delabie, J., Agosti, D., de Nascimento, I. 2000a. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. En: Agosti, D., Majer, J., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Sampling ground-dwelling ants: case studies from the world's rain forests*. Curtin University School of Environmental Biology, Perth, Australia.
- Delabie, J., Fisher, B., Majer, J., Wright, I. 2000b. Sampling effort and choice of methods. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London, pp. 145-154.
- Dobbs, R., Greeney, H. 2006. Nesting and foraging ecology of the Rufous-breasted Flycatcher (*Leptopogon rufipectus*). *Ornitología Neotropical* 17: 173-181.
- Dominy, N., Lucas, P., Wright, S. 2003. Mechanics and chemistry of rain forest leaves: canopy and understorey compared. *Journal of Experimental Botany* 54(390): 2007-2014.
- Donoso, D., Ramón, G. 2009. Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest. *Annales de la Societe Entomologique de France* 45(4): 487-499.
- Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- Faith, D., Minchin, P., Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Plant Ecology* 69(1): 57-68.
- Fernández, F. 2001. Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex* (Formicidae: Myrmicinae). *Revista Colombiana de Entomología* 27(3-4): 201-204.
- Fernández, F. 2002. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24(1): 7-16.

- Fernández, F., Palacio, E. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24(1): 7-16.
- Fetcher, N., Oberbauer, S., Strain, B. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29(2): 145-155.
- Field, J., Clarke, K., Warwick, R. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8(1): 37-52.
- Fisher, B. 1998. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Speciale d'Anjanaharibe Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana: Zoology (ns)* 90: 39-67.
- Foggo, A., Ozanne, C., Speight, M., Hamblen, C. 2001. Edge effects and tropical forest canopy invertebrates. *Plant Ecology* 153(1): 347-359.
- Freitag, R. 1999. *Catalogue of the tiger beetles of Canada and the United States*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Gaston, K. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405(6783): 220-227.
- Grant, B., Grant, P. 2003. What Darwin's finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. *Bioscience* 53(10): 965-975.
- Greeney, H., Dobbs, R., Diaz, G., Kerr, S., Hayhurst, J. 2006. Breeding biology of the Green-fronted Lancebill (*Doryfera ludovicae*) in eastern Ecuador. *Ornitologia Neotropical* 17: 321-331.
- Greenslade, P., Greenslade, P. 1977. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24(2): 163-182.
- Guimaraes, P., Guimaraes, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21(10): 1512-1513.
- Hahn, D., Wheeler, D. 2002. Seasonal Foraging Activity and Bait Preferences of Ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 34(3): 348-356.
- Hallinan, T. 1920. Notes on lizards of the Canal Zone, Isthmus of Panama. *Copeia* 83: 45-49.
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hansell, M. 2000. *Bird Nests and Construction Behaviour*. Cambridge University Press.

- Hansen, R. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81(4): 1120-1132.
- Hauzy, C., Tully, T., Spataro, T., Paul, G., Arditi, R. 2010. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. *Oecologia*: 1-12.
- Hendriks, A., Mulder, C. 2008. Scaling of offspring number and mass to plant and animal size: model and meta-analysis. *Oecologia* 155(4): 705-716.
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978.
- Hofer, H., Martius, C., Beck, L. 1996. Decomposition in an Amazonian rain forest after experimental litter addition in small plots. *Pedobiologia* 40(6): 570-576.
- Hoffmann, B., Andersen, A. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology* 28(4): 444-464.
- Holldobler, B., Wilson, E. 1986. Soil binding pilosity and camouflage in ants of the tribes *Basicerotini* and *Stegomyrmecini* (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology* 106(1): 12-20.
- Holldobler, B., Wilson, E. 1990. *The ants*. Belknap Press.
- Hood, W., Tschinkel, W. 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15(1): 23-35.
- John, R., Dalling, J., Harms, K., Yavitt, J., Stallard, R., Mirabello, M., Hubbell, S., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(3): 864-869.
- Johnson, R. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89(1): 118-124.
- Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96(4): 500-507.
- Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research* 5(6): 933-939.

- Kaspari, M., O'Donnell, S., Kercher, J.R. 2000. Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *American Naturalist* 155(2): 280-293.
- Kaspari, M., Weiser, M. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13(4): 530-538.
- Kaspari, M., Weiser, M. 2000. Ant Activity along Moisture Gradients in a Neotropical Forest. *Biotropica* 32(4a): 703-711.
- Kaspari, M., Yanoviak, S.P., Dudley, R. 2008. On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(46): 17848-17851.
- Killeen, T., Douglas, M., Consiglio, T., Jorgensen, P., Mejia, J. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34(8): 1357-1373.
- King, J., Andersen, A., Cutter, A. 1998. Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity and Conservation* 7(12): 1627-1638.
- Kvist, L., Skog, L., Clark, J., Dunn, R. 2004. The family Gesneriaceae as example for the Biological extinction in Western Ecuador. *Lyonia* 6(2): 127-151.
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell Scientific.
- LaPolla, J., Suman, T., Sosa-Calvo, J., Schultz, T. 2007. Leaf litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 16(2): 491-510.
- Lassau, S., Hochuli, D. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27(2): 157-164.
- Laurance, W. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443): 345.
- Levings, S., Windsor, D. 1996. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. En: Leigh Jr., E., Rand, A., Windsor, D. (Eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Longino, J. 2003a. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151: 1-150.
- Longino, J. 2005. Complex nesting behavior by two neotropical species of the ant genus *Stenammina* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 37(4): 670-675.
- Longino, J., Nadkarni, N. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97(1): 81-94.

- Longino, J.T. 2003b. What to do with the data? En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- MacArthur, R., MacArthur, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.
- Mackay, W. 1982. The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* 53(3): 406-411.
- Majer, J. 1976. The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13: 123-144.
- Majer, J., Delabie, J., McKenzie, N. 1997. Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 44(3): 255-266.
- Majer, J., Shattuck, S., Andersen, A., Beattie, A. 2004. Australian ant research: fabulous fauna, functional groups, pharmaceuticals, and the Fatherhood. *Australian Journal of Entomology* 43(3): 235-247.
- McArthur, R., McArthur, J., Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96: 167-174.
- McGlynn, T., Salinas, D., Dunn, R., Wood, T., Lawrence, D., Clark, D. 2007. Phosphorus limits tropical rain forest litter fauna. *Biotropica* 39(1): 50-53.
- Morgan, R. 1995. *Soil erosion and conservation*. Second Edition. Longmans, Harlow.
- Morin, P. 1999. *Community ecology*. Wiley-Blackwell.
- Morton, S., Davidson, D. 1988. Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58(1): 19-38.
- Mueller, U., Weislo, W. 1998. Nesting biology of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex longiscapus* Weber (Attini, Formicidae). *Insectes Sociaux* 45(2): 181-189.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Nicolalde, M. 1993. Acerca del cortejo, la anidación y la dieta del gallo de la peña, *Rupicola peruviana sanguinolenta*, en el bosque nublado de Mindo, Ecuador. Tesis de Licenciatura Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito-Ecuador.
- Oliver, I., Beattie, A. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10(1): 99-109.

- Olson, D. 1991. A comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera, Formicidae) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 23(2): 166-172.
- Pacini, A., Mazzoleni, S., Battisti, C., Ricotta, C. 2009. More rich means more diverse: Extending the environmental heterogeneity hypothesis to taxonomic diversity. *Ecological Indicators* 9(6): 1271-1274.
- Palacio, E. 1997. Hormigas de Colombia VI. Dos nuevas especies de *Octostruma* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Caldasia* 19(3): 409-418.
- Parker, T., Carr, J. 1992. Status of forest remnants in the Cordillera de la Costa and adjacent areas of southwestern Ecuador. Conservation International, Washington, DC.
- Parr, C., Chown, S. 2001. Inventory and bioindicator sampling: Testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* 5(1): 27-36.
- Pasteur, G. 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13(1): 169-199.
- Pielou, E. 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. Wiley-Interscience.
- Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M., Nuñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80(8): 2651-2661.
- Pohlman, C., Turton, S., Goosem, M. 2007. Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica* 39(1): 62-71.
- Prado, P., Lewinsohn, T. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73(6): 1168-1178.
- Roces, F., Kleineidam, C. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes Sociaux* 47(4): 348-350.
- Rodríguez-Gironés, M., Santamaría, L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33(5): 924-935.
- Ryder, K., Mertl, A., Traniello, J. 2007. Biodiversity below ground: probing the subterranean ant fauna of Amazonia. *Naturwissenschaften* 94(9): 725-731.
- Ryder, K., Mertl, A., Traniello, J. 2009. Diversity of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in primary and secondary forests in Amazonian Ecuador. *Myrmecological News* 12: 139-147.

- Schultz, T., Andersen, A. 2000. The interactions of ants with other organisms. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Silva, R., Brandao, C. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80(1): 107-124.
- Silvestre, R., Brandao, C., Silva, R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En: Fernández, F. (Ed.) *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, p. XXVI + 398 p.
- Simberloff, D., Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- Skutch, A. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*: 575-594.
- Snow, D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13(1): 1-14.
- Sokal, R., Rohlf, F. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. McGraw-Hill, Madrid, España.
- Svenning, J. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87(1): 55-65.
- Tennant, L., Porter, S. 1991. Comparison of diets of two fire ant species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26: 450-465.
- Tobin, J., Lowman, M., Nadkarni, N. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants (Academic Press), pp. 129-147.
- Ulrich, W., Almeida Neto, M., Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118(1): 3-17.
- Valencia, R., Foster, R., Villa, G., Condit, R., Svenning, J., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magards, E., Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Valencia, R., Pitman, N., León-Yáñez, S., Joergensen, P. 2000. *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador*. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Van der Gucht, K., Vandekerckhove, T., Vloemans, N., Cousin, S., Muylaert, K., Sabbe, K., Gillis, M., Declerck, S., De Meester, L., Vyverman, W. 2005. Characterization of

bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure. *FEMS Microbiology Ecology* 53(2): 205-220.

Vanderwoude, C., Andersen, A., House, A. 1997. Ant communities as bio-indicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* Hook.) forests in south-east Queensland. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2): 671-675.

Walters, A., Mackay, D. 2003. An experimental study of the relative humidity preference and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera, Formicidae): comparisons with a native *Iridomyrmex* species in South Australia. *Insectes Sociaux* 50(4): 355-360.

Ward, P.S. 2000. Broad scale patterns of diversity in leaf-litter ants communities. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L., Schultz, T.R. (Eds.) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington & London.

Whittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2): 213-251.

Wilson, E. 1958. Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forests. *Psyche* 65(1): 26-38.

Wilson, E. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40(3): 437-447.

Wilson, E. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute.

Wilson, E. 2003. *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press.

Wilson, E.O., Holldobler, B. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(21): 7411-7414.

Wilson, E.O., Peter, F.M. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.

Wittman, S., Sanders, N., Ellison, A., Jules, E., Ratchford, J., Gotelli, N. 2010. Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos* 119(3): 551-559.

Wunder, S. 2000. *The economics of deforestation: the example of Ecuador*. St. Martin's Press, New York.

← Con formato: Normal, Sangría:
Primera línea: 0 cm

← Con formato: Normal, Sangría:
Izquierda: 0 cm

Página 81: [1] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [2] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [3] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [4] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [5] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [6] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [7] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [8] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [9] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [10] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [11] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [12] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [13] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [14] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [15] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [16] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [17] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [18] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [19] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		

Página 81: [20] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [21] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [22] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [23] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [24] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [25] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [26] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [27] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [28] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [29] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [30] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [31] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [32] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [33] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [34] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [35] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [36] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [37] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [38] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		

Página 81: [39] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [40] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [41] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [42] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [43] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [44] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [45] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [46] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [47] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [48] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [49] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		
Página 81: [50] Con formato	amigo	17/11/2011 17:34:00
Justificado		