



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

Diversidad funcional de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca de dos especies de plantas que habitan en agregación espacial en un bosque dentro del Parque Nacional Yasuní.

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

Diego Alejandro Nieto Lucero

Quito, 2017

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Diego Alejandro Nieto Lucero ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Quito, 18 de septiembre del 2017

Rafael E. Cárdenas, PhD.

Director de la disertación

## **DEDICATORIA**

Este trabajo se lo dedico especialmente a mi familia y amigos que me apoyaron desde el principio hasta su fin, ya sea con sus consejos, ánimos y hasta con las respectivas bromas para aligerar la carga de lo que conlleva realizar una tesis.

“Un paso a la vez, un golpe a la vez, un asalto a la vez” (Creed, 2015)

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi familia: Yolanda, Juan Carlos, al otro Juan Carlos (ñaño) y Sofi que me dieron el soporte, ayuda y apoyo para manejar no solo esta etapa de la vida, sino también para manejar las situaciones de la vida como tal. Gracias a mis amigos, Santiago Arroyo, Victor Díaz, Christopher García, Henry Macías, Bianca Morejón, Andrés Núñez, Francisco Quelal y Ricardo Zambrano que supieron darme momentos de alegría para alejarnos un poco de lo serio y aburrido que puede ser la vida universitaria.

Este trabajo fue dirigido por Rafael Cárdenas, al cual quiero agradecer por sus correcciones y comentarios, al igual que mis lectores Verónica Crespo y Ma. Fernanda Checa por su debido tiempo para leer y corregir mi trabajo. Igualmente quiero agradecer a Ing, Julio César Sánchez–Otero por su ayuda en el ámbito bioestadístico. Y en especial debo agradecer a mi amiga y compañera de laboratorio Dolly Muñoz que cumplió más allá de lo que dicta el deber.

## TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN .....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUCCIÓN .....	3
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	7
4.1 SELECCIÓN DE ESPECIES DE PLANTAS.....	7
4.2 OBTENCIÓN DE ESPECÍMENES .....	8
4.3 MEDICIONES DE LOS ESPECÍMENES .....	8
4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	9
5. RESULTADOS .....	11
5.1 CLASIFICACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES .....	11
5.2 DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE HORMIGAS.....	12
5.2.1 NMDS, ANÁLISIS DE SIMILITUD (ANOSIM), ANÁLISIS DE POR- CENTAJE DE SIMILITUD (SIMPER), ANÁLISIS DE CORRESPONDEN- CIAS MÚLTIPLES (MCA) Y ANÁLISIS DE SØRENSEN-DICE.....	12
5.2.2 DIVERSIDAD FUNCIONAL (FUNCTIONAL DIVERGENCE: FD <sub>s</sub> ).....	12
6. DISCUSIÓN .....	13
6.1 DIVERSIDAD FUNCIONAL .....	13
6.2 REDUNDANCIA FUNCIONAL .....	16
6.3 PAPEL DE LOS FORMÍCIDOS EN LA ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE YASUNÍ .....	17
7. CONCLUSIÓN .....	19
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	20
9. FIGURAS .....	30
10. TABLAS .....	35
11. ANEXOS .....	38

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapas de ubicación para las especies agregadas de *Rinorea apiculata* (A) y *Rinorea viridifolia* (B).....30

**Figura 2. Vista lateral y frontal del género *Pachycondyla*.** Mediciones tomadas para el análisis morfométrico en hormigas. La medición lateral (tamaño del cuerpo) se muestra de color azul y la medición mandibular de color rojo.....31

**Figura 3. Análisis de conglomerados de formícidos asociados a dos especies de plantas *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*** dividido en 4 grupos usando herramientas de Ward y Gower (eje X). Donde A: Predador, B: Predador especialista, C: Omnívoro, saprófago, granívoro (tamaño de cuerpo muy pequeño), D: Omnívoro, saprófago, granívoro (tamaño de cuerpo pequeño).....32

**Figura 4.** Resultados del Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) de las comunidades de hormigas asociados a dos especies de plantas *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*.....33

**Figura 5. Gráfico estadístico (MCA).** El área marcada de rojo delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea apiculata*. El área marcada de color negro delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea viridifolia*.....34

## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1** Grupos funcionales de formícidos asociados a dos especies de plantas *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*.....35
- Tabla 2** Morfoespecies de formícidos y su redundancia en los sitios de especies de plantas (*R. apiculata* y *R. viridifolia*).....37

## 1. RESUMEN

Los invertebrados representan la mayor diversidad de vida eucariótica y más aún en los bosques tropicales como el Parque Nacional Yasuní. Dentro de los artrópodos, las hormigas son uno de los grupos más diversos a nivel funcional en bosques tropicales. La diversidad funcional es un componente de la biodiversidad que implica el entendimiento del funcionamiento de comunidades y ecosistemas basado en el comportamiento o roles que realizan los organismos que a ellos pertenecen. La presente investigación tiene por objeto mediante mediciones morfológicas determinar si a nivel funcional existen diferencias en la composición de comunidades de hormigas asociadas a nivel edáfico del género *Rinorea* (*apiculata* y *viridifolia*) que habitan en agregación espacial en dos microhábitats diferentes dentro de una parcela de 50 hectáreas dentro del Parque Nacional Yasuní, provincia de Orellana, Ecuador. Las hipótesis planteadas son: H0: no existen diferencias en cuanto a la riqueza y estructura de las comunidades de hormigas asociadas a las dos spp de *Rinorea* y H1: existen diferencias en cuanto a la riqueza y estructura de las comunidades de hormigas asociadas a las dos spp de *Rinorea* probablemente debido a las diferencias fenológicas y de hábitat entre los dos tratamientos estudiados. Los análisis de grupos funcionales de las hormigas se obtuvieron mediante mediciones morfológicas de las mismas. Además se realizaron análisis estadísticos para comparar la riqueza y diversidad funcional de las especies de formícidos para las plantas que habitan en agregación (análisis de conglomerados usando distancia de Gower y método Ward, NMDS, ANOSIM, SIMPER, MCA, índice de similitud de Sørensen–Dice y análisis de divergencia funcional (FD<sub>s</sub>)). Los resultados demuestran similitud respecto a la diversidad funcional de formícidos edáficos asociados a ambas especies de *Rinorea* corroborando los estudios previos en Yasuní que demuestran la similitud en términos de riqueza y composición de invertebrados en este estrato de bosque. Se sugiere que posiblemente la dispersión de semillas de *Rinorea* estaría asociada a la actividad de forrajeo de las hormigas, las cuales a su vez, se encuentran ampliamente distribuidas en el bosque.

**Palabras clave:** Diversidad funcional, divergencia funcional (FD<sub>s</sub>), formícidos, grupos funcionales, redundancia funcional.

## 2. ABSTRACT

Invertebrates represent the greatest diversity of eukaryotic life and even more in tropical forests such as the Yasuní National Park. Within the arthropods, ants are one of the most functionally diverse groups in tropical forests. Functional diversity is a component of biodiversity that involves the understanding of the functioning of communities and ecosystems based on the behavior or roles performed by the organisms that belong to them. This research aims to detect functional differences between ant communities from two plants of the same genus (*R. apiculata* and *R. viridifolia*) which live in spatial aggregation in two different microhabitats within a 50 hectares plot at the Yasuní National Park, Orellana province, Ecuador. The hypotheses are: H0: there are no differences in the richness and structure of ant communities associated with the two species of *Rinorea* and H1: there are differences in the richness and structure of ant communities associated with the two species of *Rinorea* probably due to phenological and habitat differences between the two treatments studied. The functional groups were obtained by morphological measurement; statistical analysis were performed to compare between the species of ants for the plants inhabiting in *Rinorea apiculata* aggregation and *Rinorea viridifolia* (cluster analysis using Gower distance and Ward method, NMDS, ANOSIM, SIMPER, MCA, Sørensen–Dice index and functional divergence analysis (FD<sub>s</sub>)). Results demonstrate similarity to functional diversity in ants for the *Rinorea* species living in aggregation, corroborating the previous studies in Yasuní which demonstrate the similarity in terms of richness and composition of litter transformer invertebrates in both species of plants. It is suggested that possibly the dispersion of seeds of *Rinorea* would be associated to the foraging activity of the ants, which in turn, are widely distributed in the forest.

**Key words:** Ants, functional diversity, functional divergence (FD<sub>s</sub>), functional groups, functional redundancy.

### 3. INTRODUCCIÓN

Ecuador se encuentra en una de las regiones de mayor importancia biológica debido a su inmensa biodiversidad y alto número de especies endémicas (Cuesta et al., 2017; Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Ridgely, 2006; Tirira, 2017). El país cuenta con una extensa área de bosque húmedo tropical amazónico al oriente de la Cordillera de los Andes, y dentro de él se encuentra el Parque Nacional Yasuní (PNY) con una extensión alrededor de 982 000 hectáreas con bosques de tierra firme, inundables y pantanosos (Valencia et al., 2004). Esta área representa una zona biogeográfica con una densidad muy elevada de especies vegetales y una alta diversidad de animales vertebrados e invertebrados (Bass et al., 2010; Valencia et al., 2004). Además, se estima que coexisten unas 3000–3500 especies de árboles, 500 especies de lianas y aproximadamente de 100 000 especies de insectos (Pérez et al., 2014; Muñoz et al., 2016; Triplehorn et al., 2005). La gran concentración de especies vegetales (670 especies vegetales/ha en promedio) (Duque et al., 2017) observadas en Parque Nacional Yasuní genera una compleja red de interacciones que sostiene otras especies (Kreft et al., 2004; Reyes y Ríos, 2015).

Dentro del Neotrópico esta gran diversidad puede ser explicada por varios factores como el clima, donde un cambio en la temperatura afecta en la distribución, tamaño, estructura, abundancia de las poblaciones en especies (Böhning-Gaese et al., 2008), los gradientes en la latitud donde cambia la riqueza de las especies por factores abióticos (Estabilidad ambiental y rarefacción abiótica) o factores bióticos (diversidad del hábitat o competencia) (Willing et al., 2003) y por interacciones interespecíficas como (i) la competencia por recursos limitados en organismos sésiles o la coexistencia entre especies, generando mayor diversidad debido a que las especies con tasas de dispersión suficientemente altas persisten en sitios no ocupados por competidores superiores (Tilman, 1994), (ii) los herbívoros generan un control de la riqueza de las especies vegetales mediante su ingesta (Olf y Ritchie, 1998), (iii) el aumento de presas genera una mayor explotación de este recurso generando mayor número de organismos predadores (Snyder et al., 2006) (Torti et al., 2001). Aunque los trópicos son reconocidos por su alta diversidad de especies por unidad de área, no siempre este patrón de diversidad es constante, y en algunos casos se puede observar la agregación espacial de algunas especies de plantas, reproduciendo a cierta escala espacial el fenómeno conocido como

“monodominancia” donde el 60% del área basal o el 50% del dosel de un bosque es dominado por sólo una especie de planta (Peh et al., 2011). Existen algunas especies de plantas en el Neotrópico pertenecientes a las familias como Fabaceae o Juglandaceae que presentan monodominancia, este patrón de distribución se puede explicar por: (i) tolerancia a las inundaciones, (ii) sucesión temporal de bosque, (iii) falta de alteraciones exógenas, (iv) tolerancia a la sombra, (v) tasa de descomposición lenta que conduce a una baja disponibilidad de nutrientes (vi) supervivencia de plántulas bajo el dosel (Peh et al., 2011).

Los invertebrados representan la mayor diversidad de vida eucariótica, poseen una gran diversidad en el Neotrópico y dentro de los artrópodos, las hormigas son uno de los grupos más diversos contando con alrededor de 21 847 especies a nivel mundial y 3100 especies en el Neotrópico (Silva y Brandão, 2010; Fernández, 2003; Ryder Wilkie, 2010). Las hormigas ocupan todos los estratos edáficos en ocasiones llegando a componer el 94% de la diversidad y casi el 86% de biomasa de artrópodos en colecciones en el campo (Davidson et al., 2003). Desempeñan una gran variedad de roles funcionales relacionados con la salud del suelo, el ciclo de nutrientes, flujo de energía, predación, herbivoría y dispersión de semillas (Davidson et al., 2003; Ribeiro et al., 2015). Todos estos roles funcionales están implicados en el normal funcionamiento de un ecosistema (Petchey y Gaston, 2006), y la variación morfológica, fisiológica y fenológica a nivel de especie con los procesos y patrones del ecosistema (Petchey et al., 2009).

Existe muy poca información respecto a la diversidad funcional de formícidos en el Ecuador (Salazar et al., 2015). Sin embargo, su diversidad en términos de riqueza, en el país ha sido bien documentada, reconociendo alrededor de 647–736 especies en un área específica de la Amazonía nor–occidental (Ryder Wilkie et al. 2010; Salazar et al., 2015). Esta gran diversidad se podría explicar por la gran variedad de nichos ecológicos que impulsan la especialización funcional de este grupo (Vasconcelos y Vilhena, 2006; Ryder Wilkie et al., 2010).

En Yasuní, se ha demostrado que los invertebrados detritívoros asociados a dos especies de plantas del género *Rinorea* (*R.apiculata* y *R. viridifolia*) que presentan

patrones de distribución agregados son significativamente similares en términos de composición y riqueza de especies (Muñoz-Upegui, 2016), esto, a pesar de que ambas especies de plantas habitan en diferentes microhábitats del bosque, laderas y valles respectivamente (Valencia et al., 2004).

La presente investigación tiene por objetivo determinar si existen diferencias funcionales en ensamblajes de hormigas asociadas a la hojarasca *R.apiculata* y *R. viridifolia* debido a que son dos especies hermanas que poseen metabolitos secundarios similares en sus hojas al senescer pero habitan en dos microhábitats distintos, por lo tanto las hipótesis que se presentan son las siguientes: H0: no existen diferencias en cuanto a la riqueza y estructura de las comunidades de hormigas asociadas a las dos spp de *Rinorea*, H1: existen diferencias en cuanto a la riqueza y estructura de las comunidades de hormigas asociadas a las dos spp de *Rinorea* probablemente debido a las diferencias fenológicas y de hábitat entre los dos tratamientos estudiados.

### **3.1 OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS.**

#### **3.1.1 OBJETIVO GENERAL**

Determinar la diversidad funcional de comunidades de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca de dos especies de plantas del género *Rinorea* (*R.apiculata* y *R. viridifolia*) que habitan en agregación espacial en dos microhábitats distintos dentro de una parcela de 50 hectáreas en el Parque Nacional Yasuní, provincia de Orellana, Ecuador.

#### **3.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- i. Realizar mediciones morfométricas de las hormigas (largo del cuerpo, número de omatidias, longitud de las mandíbulas) colectadas para su posterior asignación dentro de grupos funcionales.
- ii. Estimar la diversidad funcional de estos organismos en los microhábitats estudiados.

- iii. Discernir si existe o no diferencias en cuanto a la diversidad funcional de los formícidos asociados a las especies de plantas *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*.

#### **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

Los formícidos de este estudio se separaron en base a las colecciones de invertebrados de hojarasca realizadas en un trabajo previo de Muñoz–Upegui (2016), a las cuales se realizaron mediciones estructurales o morfológicas. Las mediciones constaban de medición de tamaño del cuerpo, conteo de número de omatidias y medición del tamaño de las mandíbulas. Según las mediciones y conteos correspondientes, se asignaron a las hormigas a un grupo funcional *a priori*, basado en los parámetros descritos por Silva y Brandão (2010).

#### 4.1 SELECCIÓN DE ESPECIES DE PLANTAS

La selección de especies de plantas se basó en el trabajo realizado por Muñoz–Upegui (2016) donde se calculó el grado de agregación espacial de algunos individuos de ciertas especies de plantas en la parcela de 50 hectáreas, utilizando la metodología de Detto y Muller–Ladau (2013). En esta prueba se identificaron seis especies de plantas comunes que viven en agregación espacial de las cuales se eligió a *Rinorea apiculata* (Violaceae) y *Rinorea viridifolia* (Violaceae) debido a que ambas especies viven en diferentes hábitats pero su riqueza y composición de especies de organismos posee similitudes, de tal forma que se desea usar a las hormigas y sus grupos funcionales para demostrar o analizar las hipótesis presentadas con anterioridad (véase el Anexo 1 donde se detalla brevemente el análisis que determina el grado de agregación espacial).

En el campo, se verificó que cada sitio seleccionado posea al menos dos árboles adultos de las especies focales, en este caso *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*, y que el suelo posea hojarasca (no menos del 20% de cobertura del campo de visión, Dolly Muñoz y Rafael Cárdenas, *observación personal*). Cuando el sitio elegido no cumplía estas características mínimas, se eligió otro sitio en su lugar. Luego, se marcaron los sitios con tubos de plástico y cinta de campo para reconocerlos fácilmente dentro de la parcela.

#### 4.2 OBTENCIÓN DE ESPECÍMENES

Los invertebrados, incluyendo las hormigas, se colectaron usando trampas Pitfall y Winkler, de acuerdo al manual de biología tropical de suelos (Moreira et al., 2008) para

captura de macrofauna y mesofauna y a la metodología conocida como ALL (Ants of Leaf Litter descrita por Agosti y Alonso, 2000). Esta última ha sido utilizada para coleccionar invertebrados de hojarasca y ha sido ampliamente utilizada en estudios de diversidad mirmecológica a pequeña, mediana y gran escala (Donoso y Ramón, 2009; Hopp et al., 2011; Parr y Chown, 2001). Para esto se tomaron 2 muestras de hojarasca de 1 m<sup>2</sup> cada una en 5 sitios de alta densidad (basado en un análisis 2D de Kernel–Density) en colina y valle respectivamente, para ambas especies de *Rinorea* (Figura 1), en total 20 muestras de hojarasca.

### 4.3 MEDICIONES DE LOS ESPECÍMENES

Las mediciones morfológicas se realizaron en base al estudio publicado por Silva y Brandão (2010). Se midieron 10 individuos para cada morfoespecie de hormiga asociada a ambas especies de *Rinorea*. No se tomaron en cuenta individuos de la casta “soldados” debido a sus características morfológicas propias para la defensa de la colonia. Las características que se tomaron en cuenta para las mediciones fueron las siguientes: (a) Tamaño del cuerpo: el cual, es una clave para muchos rasgos de la historia de vida como el uso de recursos. Ésta característica se mide en posición lateral desde la cabeza hacia el gaster, donde se considera tamaño de cuerpo ‘muy pequeño’ (<2 mm), ‘pequeño’ (2–5 mm), ‘mediano’ (5–10 mm) y ‘grande’ (>10 mm). (b) Tipos de ojos (números de omatidias): es una característica importante en la búsqueda de alimentos, especialmente para las especies depredadoras que tienen ojos de medianos a grandes. Según el número de omatidias se los considera ojos ‘reducidos’ (0–1), ‘pequeños’ (2–5), ‘medianos’ (5–10) y ‘grandes’ (>10). (c) Tamaño de mandíbulas (mm): Dependiendo de su tamaño permite a la hormiga la depredación de presas más grandes. Se mide la distancia desde el punto de articulación de la mandíbula hasta la punta. En la Figura 2 se encuentran los parámetros seguidos para la medición de cuerpo y mandíbulas de las hormigas. De cada característica se obtuvo un valor promedio para asignar una categoría a cada una de todas las especies del ensamblaje de hormigas en ambas especies de *Rinorea*.

### 4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Con los datos obtenidos se asignó a cada especie un grupo funcional *a priori* en base al estudio propuesto por Silva y Brandão (2010). Posteriormente se aplicó un análisis

de conglomerados (*Cluster Analysis*) con el fin de verificar si los grupos funcionales asignados *a priori* en base a las mediciones morfológicas son compatibles o no con los grupos del análisis de conglomerados.

Para este análisis se consideró la distancia de Gower (vecino más cercano) y el método de Ward (varianza mínima). La distancia de Gower permite incluir tipos de datos de escala mixta (cuantitativos, de intervalo, nominales u ordinales y / o valores faltantes) y ha demostrado proporcionar consistentemente los resultados más fiables y minimizar la disimilitud de los árboles (Pla et al., 2012). El método de Ward fue elegido ya que se ha demostrado que produce conglomerados más definidos que el promedio de vinculación (Pla et al., 2012). Además se realizaron análisis no paramétricos: (1) Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) junto con la medida de distancia de Bray–Curtis para determinar si existen diferencias en cuanto a la estructura de las comunidades de formícidos con respecto a las dos especies de plantas usando los datos cuantitativos que se consideraron para el análisis morfológico (Tamaño de cuerpo, número de omatidias y tamaño de mandíbula) (2) Análisis de Similitud (ANOSIM por sus siglas en inglés) para evidenciar si existen o no diferencias significativas entre los grupos de hormigas asociados a las dos especies de *Rinorea*, (3) Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER por sus siglas en inglés) con medida de distancia Bray–Curtis para evidenciar diferencias en la estructura de los ensamblajes estudiados usando los mismos datos cuantitativos para el NMDS, (4) Análisis de correspondencias múltiples (MCA por sus siglas en inglés) para realizar un estudio y observar si existe similitudes en cuanto a la estructura de la comunidad de hormigas analizando tanto las variables cuantitativas y cualitativas adquiriéndoles un valor categórico, (5) Análisis de similitud de Sørensen–Dice (análisis que toma relevancia en las especies compartidas en diferentes hábitats) para comparar similitud entre colina y valle (*R. apiculata* y *R. viridifolia*). Por último se utilizó un análisis de divergencia funcional (FD<sub>s</sub>) en el programa de software libre “R” V.3.4.0 usando los sitios de estudios junto a las tres características morfológicas medidas. Este análisis se basó en la metodología descrita por Schleuter et al. (2010) para estimar si el espacio funcional de los nichos en estudio (especies de *Rinorea*) es bajo o alto, como lo definen Schleuter et al. (2011) y Mouchet et al. (2010). Los valores de FD<sub>s</sub> bajos indican que los individuos de la comunidad ocupan un espacio funcional muy confinado y valores altos sugieren que el espacio funcional está más densamente ocupado, en una escala de

(0–1) donde valores menores a 0,5 son considerados como datos bajos y mayores a 0,5 como datos altos (Schleuter et al., 2011).

## **5. RESULTADOS**

### **5.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y CLASIFICACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES**

En la investigación, las morfoespecies de hormigas encontradas en la especie *R. apiculata* fueron de 16 individuos y para la especie *R. viridifolia* fueron 22 individuos (Tabla 1). Sin embargo, existen morfoespecies de formícidos redundantes que comparten ambas especies de plantas. *R. apiculata* y *R. viridifolia* comparten 14 morfoespecies en común y difieren en 10 morfoespecies (Tabla 2).

El análisis de conglomerados (Figura 3) diferenció 4 grupos funcionales. El primer grupo está compuesto por hormigas del género *Pachycondila* (msp 1 y 2) que son clasificadas generalmente como depredadoras generalistas. El segundo grupo pertenece únicamente a la morfoespecie *Odontomachus* msp1 clasificada como predadora especialista. El tercer grupo está compuesto por omnívoros, saprófagos y granívoros representados por los siguientes géneros: *Pheidole* (msp 4, 8, 2, 3 y 9), *Strumigenys* msp 1, *Wasmania* msp 1, *Nylanderia* msp 2 y *Crematogaster* (msp 1 y 2). Todos estos géneros a excepción de *Nylanderia* (Formicinae) pertenecen a la subfamilia Myrmicinae. La subfamilia Myrmicinae está catalogada en la literatura dentro del grupo de omnívoros. El cuarto y último conglomerado está compuesto por una segunda agrupación de omnívoros, saprófagos y granívoros. La diferencia existente con el tercer grupo radica en el tamaño del cuerpo. Todos los formícidos dentro de este grupo están en su mayoría (10 morfoespecies) dentro de la categoría “pequeña” y una morfoespecie dentro de la categoría “muy pequeña” (<2 mm y 2–5 mm respectivamente).

## 5.2. DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE HORMIGAS

### 5.2.1 NMDS, ANÁLISIS DE SIMILITUD (ANOSIM), ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE SIMILITUD (SIMPER), ANÁLISIS DE DE CORRESPONDENCIAS MÚLTIPLES (MCA) Y ANÁLISIS DE SØRENSEN–DICE

La Figura 4 muestra los resultados del NMDS, donde se evidencia un solapamiento de las áreas que representan la estructura de las dos comunidades de hormigas asociadas a la hojarasca de *R. apiculata* y *R. viridifolia*, demostrando que ambos microhábitats son similares en cuanto a su composición. El ANOSIM muestra un valor de  $p= 0,928$  y  $R= -0,043$  y el índice de Sørensen–Dice (índice de

similaridad) nos da un valor de 0,74 entre ambos grupos, lo que corrobora lo mostrado en el análisis NMDS, presentando un valor no significativo. Se encontró que la característica que contribuyó mejor a la diferenciación entre las comunidades de formícidos fue el tamaño de cuerpo con un porcentaje de contribución del 89,74%, seguido por el tamaño de la mandíbula, que contribuyó con un 10,26%, mientras que la característica del número de omatidias no influyó generando un valor de 0%. La figura 5 (MCA), muestra solapamiento de las áreas cuando se analiza las diferentes características (tamaño de cuerpo, número de omatidias, tamaño de mandíbula y forma de mandíbula), de tal forma que le da soporte a la existencia de similaridad mediante este análisis usando características cualitativas y cuantitativas.

### **5.2.2 DIVERSIDAD FUNCIONAL (FUNCTIONAL DIVERGENCE: FD<sub>s</sub>) Y REDUNDANCIA FUNCIONAL**

El valor obtenido de la diversidad funcional de hormigas asociadas a *Rinorea apiculata* fue de 0,0741, mientras que para *Rinorea viridifolia* fue de 0,1201. Los datos obtenidos muestran valores bajos (es decir  $< 0,5$ ) sugiriendo un espacio funcional muy confinado. En los resultados obtenidos en la Tabla 1, se muestra que además de poseer poca variación en las morfoespecies de formícidos para las dos especies de plantas, muestran también una redundancia en los grupos funcionales siendo el grupo omnívoro – saprófago – granívoro el mayoritario para ambas especies de plantas.

## **6. DISCUSIÓN**

### **6.1 DIVERSIDAD FUNCIONAL**

Los resultados obtenidos mediante los análisis estadísticos y las medidas de diversidad funcional evidencian similitudes en los grupos de formícidos y sus respectivos grupos funcionales asociados a las especies de *Rinorea*. Características como el tamaño del cuerpo, el tamaño de la mandíbula y número de omatidias fueron factores determinantes para la designación cualitativa de los grupos funcionales según la asignación provista por Silva y Brandão (2010) ya que la variación de cada una de estas características influye en el comportamiento y diversificación de estos organismos; sin embargo, el análisis SIMPER demostró que el número de omatidias no contribuye en una diferenciación.

El tamaño del cuerpo es clave para estos insectos ya que les permite diversificar el uso de recursos e influye en procesos de fecundidad y reproducción (Honěk, 1993). La forma por la cual una especie busca y captura el alimento depende principalmente de la cantidad de alimento disponible, su distribución espacial y temporal, su resistencia a ser capturada y sobre todo la capacidad de acarreamiento de carga y morfología de cada obrera forrajera (Fernández, 2003; Farji–Brener et al., 2004). El tamaño de cuerpo incide mucho en el comportamiento de forrajeo entre hormigas de mayor tamaño (Ej. *Pachycondyla*) y menor tamaño (Ej. *Pheidole*). En una investigación realizada por Kaspari (1993) explica que las especies pequeñas de hormigas tienden a forrajear en microclimas húmedos y las especies grandes no poseen una especificidad por los microclimas para el forrajeo. Por otro lado, menciona que las especies de hormigas pequeñas compiten con toda la gama de tamaños de hormigas, mientras que las hormigas grandes forrajean cuando las hormigas pequeñas estén inactivas, es decir, cuando las hormigas pequeñas no realicen actividades como búsqueda de alimento o forrajeo.

Finalmente las mandíbulas, dependiendo de su tamaño, permiten a la hormiga la captura de diversos tipos de presas, por medio de una mayor o menor apertura de la misma (Fernández, 2003; Silva y Brandão, 2010). Existen varios ejemplos de sus usos y la importancia de las mismas. Estas cualidades serán analizadas con morfoespecies representativas a su grupo funcional que se obtuvieron en la investigación: (1) En el género *Pachycondyla* sus mandíbulas les permiten cazar especies más grandes que ellas como ciempiés y otros tipos de escolopendromorfos (Dejean y Lachaud, 2011), en nuestra investigación las morfoespecies 1 y 2 de *Pachycondyla* podrían manipular este tipo de presas aun siendo de mayor tamaño gracias a sus mandíbulas. Esta cualidad favorece a

que el grupo funcional obtenido como Predador sea el adecuado para esta morfoespecie, (2) El género *Odontomachus* posee mandíbulas trampa que se accionan muy rápido, lo cual, permite la captura de presas más pequeñas y rápidas como termitas (Isoptera), mosca de la fruta (Diptera: Terphritidae o Drosophilidae) y larvas de Tenebrionidae (Coleoptera), este tipo de presas hace que el género se catalogue como predadores especialistas (De la Mora et al., 2008). Se encontró que *Odontomachus* msp 1 fue asignado a un grupo funcional de tipo predador especialista, lo cual puede indicar el tipo de presas o alimentación que posee esta morfoespecie dentro del estudio, (3) El género *Strumigenys* posee mandíbulas similares a *Odontomachus* msp1 donde su respuesta al cierre es rápida. Esta cualidad posee *Strumigenys* msp1 lo que le permitiría una captura más fácil de varias presas o alimentos a su disposición y no necesariamente restringe solo a un tipo de alimentación o de presas debido a que *Strumigenys* posee mandíbulas más cortas y no tan especializadas como *Odontomachus* (Fernández, 2003; Gronenberg, 1996), (4) El género *Pheidole*, dependiendo de su especie, cumplen varias funciones desde cortadoras de hojas hasta recolectoras de semillas y saprófagas, por lo tanto poseen mandíbulas de mayor o menor tamaño, dentadas o no dentadas dependiendo de su función (Wilson, 2003). Las morfoespecies de *Pheidole* se agruparon en el grupo funcional omnívoro – saprófago – granívoro, dejando en claro que la agrupación es la adecuada ya que este género abarca varias funciones dependiendo de su especie.

La baja divergencia funcional (FD<sub>s</sub>) (0.0741 y 0.1201) de los ensamblajes de hormigas asociadas a hojarasca de *R. apiculata* y *R. viridifolia* respectivamente sugiere que el espacio funcional en la comunidad de hormigas asociadas a ambas especies de plantas en agregación es muy confinado. Esto se debe a la incidencia de especies que ocupan el mismo espacio o nicho a explotar y aparentemente cumplen la misma función (Burkle et al., 2013, Bihn et al., 2010).

Los análisis realizados en este estudio corroboran lo propuesto por el estudio de Muñoz–Upegui (2016) en el cual se demuestra que las mismas especies de invertebrados correspondientes al grupo “transformadores de hojarasca” en *R. apiculata* y *R. viridifolia* son similares debido a que a las especies de *Rinorea*, que albergan la mayor abundancia de fauna del suelo dentro de sus sitios de distribución (es decir, el 33,9% de la colección total), presentan valores bajos de contenido tanino de hojas.. Esta característica particular puede explicar sus similitudes en términos de composición de especies, ya que es

conocido que la fauna del suelo evita la materia en descomposición rica en polifenoles, y particularmente los complejos de tanino–proteína (Cárdenas et al., 2015; Montiel, 1991). Los datos aquí presentados al ser comparados con los de Muñoz-Upegui (2016) poseen una redundancia a nivel de formícidos del 43,03 % para ambas especies de plantas.

Las especies de *Rinorea* estudiadas ocupan diferentes hábitats y esto se debe a que cada especie reconoce los límites del medio en el que habita, identifica las características que favorecen su existencia y reacciona al medio ambiente en una escala específica (Johnson, 2001). Los efectos de la diferenciación de microhábitats se puede observar en estudios hechos con la subfamilia de lepidópteros Ithomiinae donde la altura y la topografía, a través de sus efectos sobre las variables del microclima, como la temperatura y la humedad, afectan a dos aspectos importantes de la ecología de este grupo de mariposas: la elección de la planta huésped y los sitios de localización de los machos (Willmott et al., 2017). Sin embargo, este estudio demuestra que en el caso de las hormigas asociadas a *Rinorea* de colina y valle, no existe una diferenciación a nivel funcional ya que se presume que la fauna del suelo en composición de especies está distribuida de forma homogénea en el bosque de Yasuní y otros ecosistemas tropicales debido a que se observa que no existe un efecto significativo de la distancia geográfica sobre la similitud de la composición de especies de seis grupos funcionales (Cárdenas et al., 2017; Donoso et al., 2010).

## **6.2 REDUNDANCIA FUNCIONAL**

Las similitudes encontradas entre las dos comunidades de hormigas asociadas a dos especies de *Rinorea* pueden explicarse mediante la Tabla 2 donde se puede observar que existe redundancia funcional tanto en los sitios de las especies de plantas como en los grupos funcionales asignados a los formícidos. El set de datos muestra que diferentes especies desempeñan el mismo papel funcional en los microhábitats analizados, de modo que los cambios en la diversidad de especies no afectarían el funcionamiento del

ecosistema (Loreau, 2004), lo que conlleva importantes implicaciones para la conservación de la biodiversidad y las funciones de los ecosistemas en los bosques tropicales (ej. los efectos potenciales de la pérdida de especies en las funciones y servicios del ecosistema) (Bihn et al., 2010).

Esta redundancia a nivel funcional y la posibilidad de heterogeneidad del ambiente en las especies de *Rinorea*, podría explicarse mediante el estudio realizado por Jonsen y Fahrig (1997) con grupos de cicadélidos y curculiónidos, donde explican que al existir un aumento en la heterogeneidad del paisaje, el número de diferentes tipos de hábitat aumenta y las proporciones de los tipos de hábitat presentes por regla se vuelvan menos similares, presentando un aumento potencial en el hábitat disponible para uso de las poblaciones de insectos generalistas, ya que estos pueden optimizar el uso de recursos utilizando más de un tipo de hábitat. Cuando aumenta el número de tipos de hábitat en un paisaje que puede ser utilizado por una especie generalista, el aislamiento para estas especies disminuye y la conectividad espacial se hace mayor. Esto conduce a un aumento en la riqueza local de especies y en la abundancia de insectos generalistas a nivel de ambiente (Jonsen y Fahrig, 1997).

### **6.3 PAPEL DE LOS FORMÍCIDOS EN LA ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE YASUNÍ**

La importancia de la redundancia funcional radica en algunas especies que desempeñan funciones similares en las comunidades y ecosistemas, lo cual, dichas especies pueden ser sustituibles con poco impacto en los procesos de los ecosistemas (Loreau, 2004; Rosenfeld et al., 2002). Los efectos de la pérdida de especies y su rol en el funcionamiento ecológico son de importancia a nivel científico, debido a que el efecto potencial de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas depende

en gran medida de la pérdida asociada a la diversidad funcional de las asociaciones que pueden tener los organismos (Bihn et al., 2010; Rosenfeld et al., 2002).

En nuestra investigación existe una redundancia en el grupo omnívoro – saprófago – granívoro. Los formícidos dentro de este grupo funcional, debido a su tipo de alimentación variada, podrían ser beneficiosas para la planta. Por ejemplo, toxinas y microorganismos perjudiciales para el sistema radicular de las plantas como hongos o bacterias que pueden generar enfermedades, pueden ser tratables mediante la ingesta de las mismas por parte de los formícidos. Una investigación por Eckert et al., 2006 observó que algunos artrópodos (entre ellos las hormigas) son capaces de ingerir toxinas perjudiciales encontradas en polen, material vegetal en descomposición, hongos y la ingesta de insectos venenosos en plantas de maíz y en otras plantas de ambientes tropicales (Rubiaceae, Malvaceae) donde los formícidos son biocontroladores de especies de hemípteros que pueden ser dañinas y a la vez ser vectores de enfermedades perjudiciales para la planta (Morris et al., 2015; Philpott y Armbrrecht, 2006; Way y Khoo, 1992).

Se ha reportado que el género de hormigas *Pheidole*, presentes en la investigación y pertenecientes al grupo funcional omnívoro – saprófago – granívoro, colaboran con la cosecha y dispersión de semillas. Dichas hormigas colocan las semillas intactas en las pilas de basura de semillas digeridas; gracias a esto, el 24 a 38% de las colonias (dependiendo de las especies de hormigas) contienen semillas ocultas y 25–32% produce el desarrollo de nuevas plántulas (Levey y Byrne, 1993).

También se sabe que existe una relación entre la familia botánica Violaceae y los formícidos, donde esta depende en algunos casos de la intervención de hormigas para la propagación de sus semillas, quienes cumplen el papel de transportarlas y depositarlas en sitios óptimos para la germinación de las plántulas (Ohkawara y Higashi, 1994; Gorb y Gorb, 1995; Beattie y Lyons, 1975; Armbrrecht et al., 2001). Por lo tanto, las hormigas podrían jugar un factor predominante en procesos de dispersión y el mantenimiento estable de las poblaciones de plantas pertenecientes a la familia Violaceae, factor que podría explicar la abundancia y distribución espacial de *R. apiculata* y *R. viridifolia* en el presente estudio. Estudios futuros deberán analizar si efectivamente la dispersión de semillas de *Rinorea* spp. es dependiente o no de la actividad de hormigas.

## 7. CONCLUSIÓN

Los resultados de este estudio demuestran similitud respecto a la diversidad funcional en formícidos para las especies de plantas del género *Rinorea* que viven en agregación, acogiéndose a la H0 de la investigación. La similitud de especies de hormigas y sus grupos funcionales en los sitios de estudio podría ser una parte de un proceso ecosistémico como la dispersión de semillas y dicha similitud se podría explicar mediante el proceso de la redundancia funcional donde impera en ambas especies de plantas a pesar de la diferenciación en microhábitats. De esta manera se concluye que aunque existe

similitud respecto a la riqueza, composición y funcionalidad de especies de hormigas en las áreas de agregación de *Rinorea* la presencia de formícidos podría ser debido a la similitud de los hábitats por aumento en la heterogeneidad del paisaje presentando un aumento potencial en el hábitat disponible para las poblaciones de insectos generalistas o parte del proceso de subsistencia de las especies de *Rinorea* en un ecosistema tan competitivo como Yasuní.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agosti, D., Alonso, L.E., 2000. The ALL protocol – a standard protocol for the collection of ground-dwelling ants. In: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E., Schultz, T.R. (Eds.), *Ants – Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, Biological Diversity Handbook Series. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 204–206.

- Armbrrecht, I., Jiménez, E., Alvarez, G., Ulloa–Chacon, P., & Armbrrecht, H. 2001. An Ant Mosaic in the Colombian Rain Forest of Chocó (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* , 491–509.
- Bass, M. S., Finer, M., Jenkins, C. N., Kreft, H., Cisneros–Heredia, D. F., McCracken, S., Pitman, N., English, P., Swing, K., Villa, G., Di Fiore, A., Voight, C. & Kunz, T. (2010). Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PloS one*, 5(1), e8767.
- Beattie, A., & Lyons, N. 1975. Seed dispersal in Viola (Violaceae): Adaptations and strategies. *American Journal of Botany* , 714–722.
- Bihn, J., Gebauer, G., & Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forest. *Ecological Society of America* , 782–792.
- Böhning-Gaese, K., Jetz, W., & Schaefer, H.-C. 2008, Impact of climate change on migratory birds: community reassembly versus. *Global Ecology and Biogeography*, 38-49.
- Burkle, L., Marlin, J., & Knight, T. 2013. Plant–pollinator interactions over 120 years: loss of species, co–occurrence and function. *Biology Faculty Publications & Presentations* , 1–7.
- Cárdenas, R.E. 2013. Plant and fauna functional trait diversity affecting leaf herbivory and decomposability in a Neotropical rainforest (Yasuní National Park – Ecuador). PhD thesis, Pierre and Marie Curie University (Paris 6), France.
- Cárdenas R. E., Donoso D. A., Argoti A. & Dangles O. 2017. Functional consequences of realistic extinction scenarios in Amazonian soil food webs. *Ecosphere*.

- Cárdenas, R. E., Valencia, R., Kraft, N. J. B., Argoti, A. & Dangles, O. 2014. Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest tree community. *Journal of Ecology*, 102, 939–952.
- Cárdenas, R. E., Hättenschwiler, S., Valencia, R., Argoti, A., and Dangles, O. 2015. Plant herbivory responses through changes in leaf quality have no effect on subsequent leaf-litter decomposition in a neotropical rain forest tree community. *New Phytologist* 207:817–829.
- Cuesta, F., Peralvo, M., Merino–Viteri, A., Bustamante, M., Baquero, F., Freile, J., y otros. 2017. Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 93–106.
- Davidson, D. Cook, S. Snelling, R. Chua, T. 2003. Explaining the Abundance of Ants in Lowland Tropical Rain Forest Canopies. *Science*: 300: 969–972.
- De la Mora, A., Pérez–Lachaud, G., & Lachaud, J. 2008. Mandible strike: The lethal weapon of *Odontomachus opaciventris* against small prey. *Elsevier*, 64–75.
- Dejean, A., & Lachaud, J. 2011. The hunting behavior of the African ponerine ant *Pachycondyla pachyderma*. *Elsevier*, 169–173.
- Detto, M. and Muller–Landau, H. C. 2013. Fitting ecological process models to spatial patterns using scalewise variances and moment equations. *The American Naturalist* 181: E68–E82.

- Dewar, R.E. and Wallis, J.R. 1999. Geographical patterning in intra annual rainfall variability in the tropics and near tropics: an L-moments approach. *Journal of Climate* 12: 3457–3466.
- Donoso, D., Johnston, M., & Kaspari, M. 2010. Trees as templates for tropical litter arthropod diversity. *Oecología: Community Ecology* , 1–11.
- Donoso, D.A., Kay A.D and Kaspari M.E. 2010. Revealing litter ant community assembly rules at different scales through ecological trait and phylogenetic test. IUSSI, Denmark.
- Donoso, A., & Ramón, G. 2009. Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest . *International Journal of Entomology* , 487–499.
- Duque, A., Muller-Landau, H. C., Valencia, R., Cardenas, D., Davies, S., de Oliveira, A., Pérez, A., Romero-Saltos, H. & Vicentini, A. 2017. Insights into regional patterns of Amazonian forest structure, diversity, and dominance from three large terra-firme forest dynamics plots. *Biodiversity and Conservation*, 26(3), 669–686.
- Eckert, J., Schuphan, I., Hothorn, L., & Gathmann, A. 2006. Arthropods on Maize Ears for Detecting Impacts of Bt Maize on Nontarget Organisms. *Entomological Society of America* , 554–560.
- Farji-Brener, A., Barrantes, A., & Ruggiero, A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* , 165–171.
- Fernández, F. 2003. Introducción a las hormigas de la región neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá- Colombia.

- Gallery, R. 2014. Ecology of Tropical Rain Forests. *Ecology and the Environment* , 1–22.
- Gorb, S., & Gorb, E. 1995. Removal Rates of Seeds of Five Myrmecochorous Plants by the Ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oikos* , 367–374.
- Gronenberg, W. 1996. The Trap–Jaw Mechanism In The Dacetine Ants *Daceton armigerum* and *Strumigenys* sp. *The Journal of Experimental Biology* , 2021–2033.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* , 483–492.
- Hopp, P.W., Caron, E., Ottermanns, R., and Roß–Nickoll, M. 2011. Evaluating leaf litter beetle data sampled by Winkler extraction from Atlantic forest sites in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(2): 253–266.
- Jenkins, C., Sanders, N., Andersen, A., Arnan, X., Bruhl, C., Cerda, X., y otros. 2011. Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions* , 652–662.
- Johnson, G. 2001. Landscapes and their ecological components. En G. Johnson, *The Living World* . Mc Graw Hill.
- Josen, I., & Fahrig, L. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* , 185–197.
- Jørgensen, P.M. & S. León–Yáñez (eds.). 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 75: i–viii, 1–1182.

- Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ant. *Oecología* , 500–507.
- Kreft, H., Koster, N., Kuper, W., Nieder, J., & Barthlott, W. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* , 1463–1476.
- Levey, D., & Byrne, M. 1993. Complex ant–plant interactions: Rain forest ants as secondary dispersers and post–dispersal seed predators. *Ecological Society fo America* , 1802–1812.
- Loreau, M. 2004. Does functional redundancy exist?. *Oikos*, 104: 606–611.
- Montiel, M. 1991. Introducción a la flora de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* , 867–876.
- Moreira, F., Huising, J.E., and Bignell, D. 2008. A Handbook of Tropical Soil Biology: Sampling & Characterization of Below–ground Biodiversity. Earthscan, London, pp. 33–70.
- Morris, J. R., Vandermeer, J., & Perfecto, I. 2015. A keystone ant species provides robust biological control of the coffee berry borer under varying pest densities. *PloS one*, 10(11), e0142850.

- Muñoz Upegui, D. A. 2016. Diversity of soil invertebrates associated to six spatially aggregated plant species in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador (Master's thesis, PUCE).
- Muñoz, G, Garwood, N, Bass, M, Navarrete, H. 2016. Árboles comunes de Yasuní. ELEN GRAPHICS. Findig Species Inc, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Darwin Initiative, Museo de Historia Natural de Londres. Quito–Ecuador
- Ohkawara, K., & Higashi, S. 1994. Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae) . *Oecologia* , 135–140.
- Olf, H., & Ritchie, M. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* , 261–265.
- Parr, C.L., and Chown, S. 2001. Inventory and bioindicator sampling: Testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, 5: 27–36.
- Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. 2012. *Quantifying Functional Biodiversity*. New York: Springer.
- Peh, K., Lewis, S., & Lloyd, J. 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree–dominated systems. *Journal of Ecology* , 891–898.
- Pérez, A.J., C. Hernández, H. Romero–Saltos & R. Valencia. 2014. Árboles emblemáticos de Yasuní, Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA. Escuela de

Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito–Ecuador.

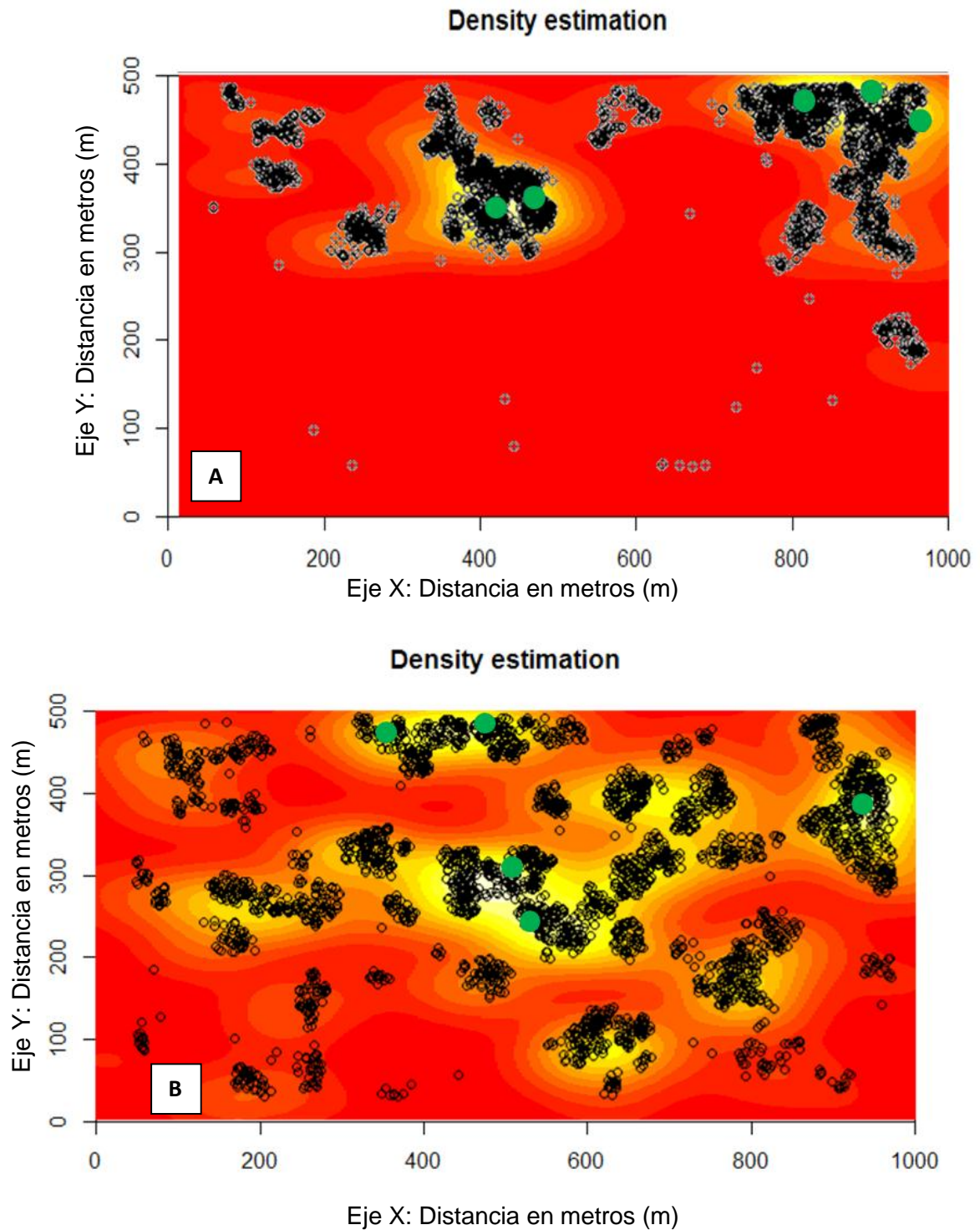
- Petchey, O.L. Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411
- Petchey, O.L. Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Petchey, O.L. O’Gorman, E. Flynn, D. 2009. A functional guide to functional diversity measures. En: *Biodiversity, Ecosystem, Functioning, & Human Wellbeing an ecological and economic perspective. Part1: Chapter 4* pp. 49–59. Oxford University Press.
- Philpott, S., & Armbrecht, I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function . *Ecological Entomology* , 369–377.
- Reyes–Puig, C. Ríos–Alvear, G. 2015. Diversidad en formícidos y plantas vasculares en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Boletín Técnico* 12, Serie Zoológica 10–11: 27–43.
- Ribeiro, R y otros. 2015. Biodiversity consequences of land–use change and forest disturbance in the Amazon: A multi–scale assessment using ant communities. *Biological Conservation* 197 (2016) 98–107.
- Ridgely, R. 2006. *Aves del Ecuador: guía de campo*. Philadelphia: Fundación de Conservación Jocotoco.

- Rosenfeld, J. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* , 156–162.
- Ryder Wilkie K. T., Mertl A. L. & Traniello J. F. A. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PLoS ONE* 5:e13146.
- Salazar, F. Reyes–Burneo, F. Sanmartin, D & Donoso, D. 2015. Mapping continental Ecuadorian ant species. *Sociobiology* 62(2): 132–162.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. 2011. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* , 469–484.
- Silva, R. Brandão, C. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf–litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80(1), pp. 107–124.
- Snyder, W., Snyder, G., Finke, D., & Straub, C. 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters* , 789–796.
- Strauß, A., Reeve, E., Randrianiaina, D., Vences, M., & Glos, J. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream–dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology* 2010, 10:12. Recuperado de: <http://www.biomedcentral.com/1472–6785/10/12>
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* , 2–16.
- Tirira, D. 2017. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Quito: Murciélago Blanco .

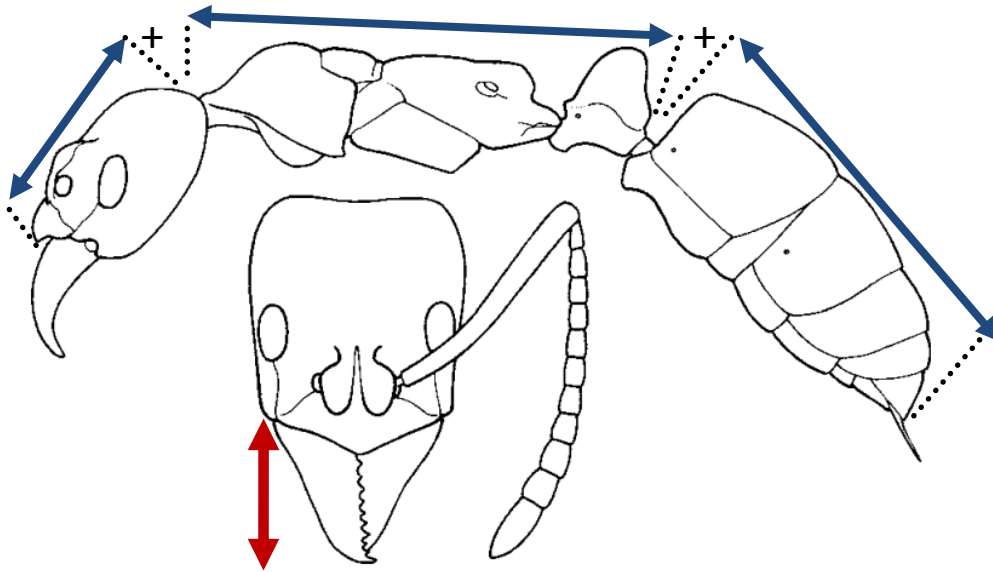
- Torti, S., Coley, P., & Kursar, T. 2001. Causes and Consequences of Monodominance in Tropical Lowland Forests. *The American Naturalist* , 141–153.
- Triplehorn, C. A. J., Borror, N. F., Triplehorn, D. J. C. A., & Johnson, N. F. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects* (No. QL463 B69 2005).
- Valencia, R., Condit, R., Foster, R. B., Romoleroux, K., Villa Munoz, G., Svenning, J. C & Balslev, H. 2004. Yasuni forest dynamics plot, Ecuador. *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network*, 609–620.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernandez, C & Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92(2), 214–229.
- Vasconcelos H. L., Vilhena J. M. S. 2006. Species turnover and vertical partitioning 1359 of ant assemblages in the Brazilian Amazon: a comparison of forests and savannas. *Biotropica* 38:100–106.
- Vossbrinck, C. R., Coleman, D. C. and Woolley, T. A. 1979. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland. *Ecology*.
- Way, M., & Khoo, K. 1992. Role of ants in pest management. *Annual reviews entomology* , 479–503.
- Willmott, K., Robinson, J., Elias, M., & Jiggins, C. 2017. Maintaining mimicry diversity: optimal warning colour patterns differ among microhabitats in Amazonian clearwing butterflies. *The Royal Society* , 1–9.

- Wilson, E. 2003. *Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus*. Massachusetts: Harvard University Press .
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 273-309.
- Yang, X., & Chen, J. 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology & Biochemistry* , 910–918.
- Yanoviak, S., & Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* , 259–266.
- Zambrano, F., Chacón, P., & Armbrrecht, I. 2009. Hormigas: Relaciones Especies–Área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical. *Neotropical Entomology* , 44–54.

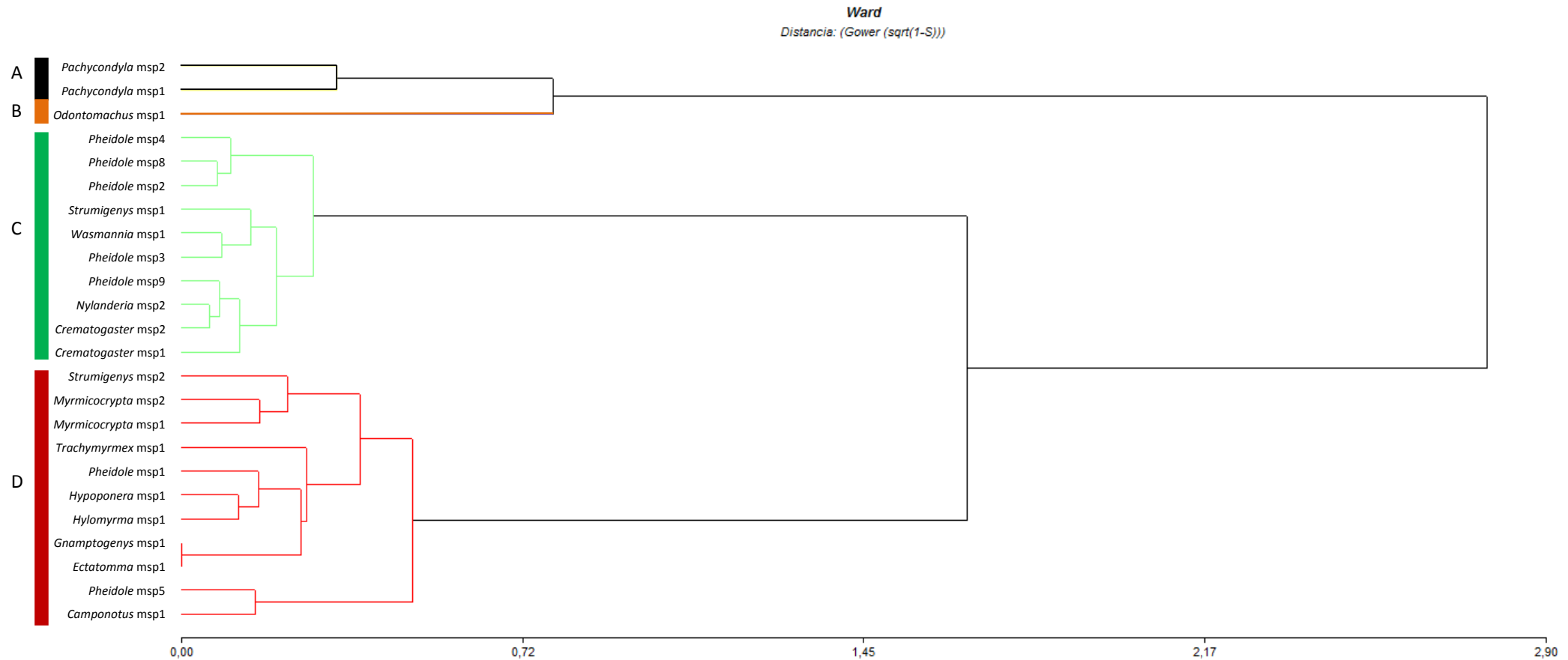
## 9. FIGURAS



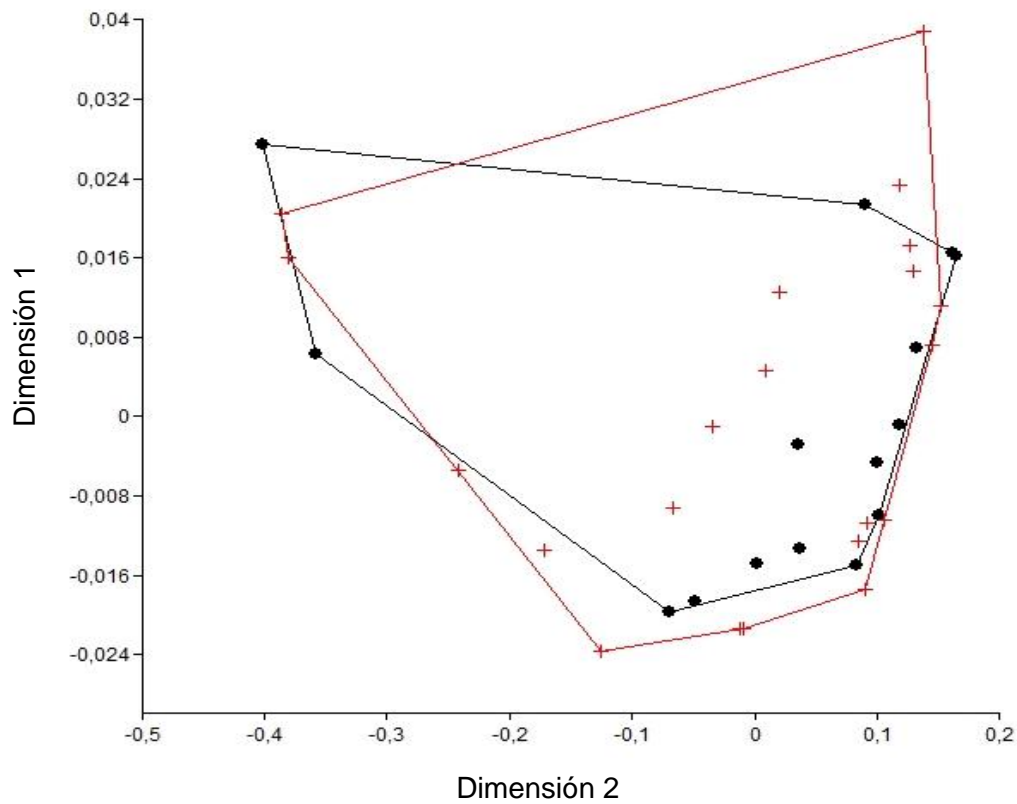
**Figura 1.** Mapas de ubicación para las especies agregadas de *Rinorea apiculata* (A) y *Rinorea viridifolia* (B). Los puntos en verde marcan los cinco sitios de colecta (es decir cinco repeticiones para cada tratamiento) para los invertebrados usados en la investigación de Muñoz–Upegui (2016).



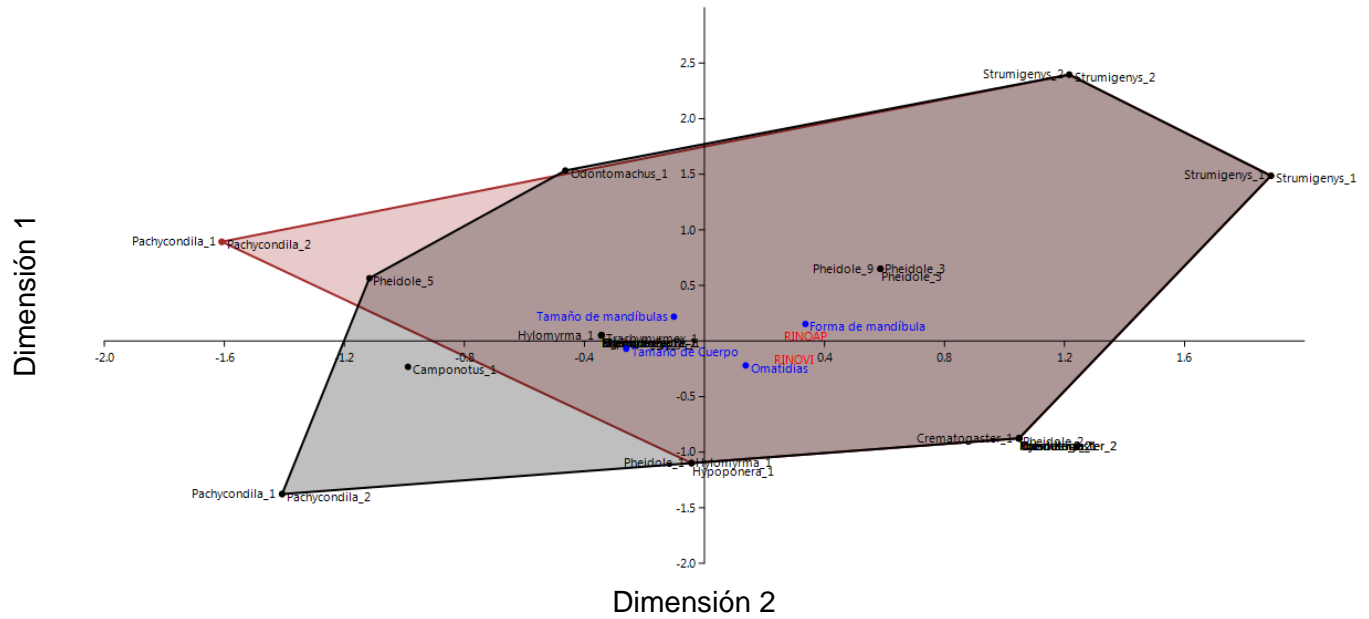
**Figura 2. Vista lateral y frontal del género *Pachycondyla*.** En esta figura se puede visualizar algunas de las mediciones tomadas para el análisis morfométrico realizadas a las hormigas. Medición lateral (tamaño del cuerpo) se muestra de color azul y medición mandibular de color rojo (tamaño de la mandíbula), los signos (+) significan adición, es decir, para la medición completa se toma en cuenta la medición de la cabeza más el tórax y el abdomen. Imagen modificada de Fernández, (2003).



**Figura 3. Análisis de conglomerados de formícidos asociados a dos especies de plantas *Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia* dividido en 4 grupos usando herramientas de Ward y Gower (eje X). Donde A: Predador, B: Predadora especialista, C: Omnívoro, saprófago, granívoro (tamaño de cuerpo muy pequeño), D: Omnívoro, saprófago, granívoro (tamaño de cuerpo pequeño).**



**Figura 4. Gráfico análisis estadístico (NMDS).** El área marcada de rojo y sus puntos (+) delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea apiculata*. El área marcada de color negro con sus puntos negros (•) delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea viridifolia*. Cada uno de los puntos (+) y (•) expresan las hormigas asociadas las especies de *Rinorea* respectivamente.



**Figura 5. Gráfico estadístico (MCA).** El área marcada de rojo delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea apiculata*. El área marcada de color negro delimita el espacio ocupado para los formícidos asociados a la especie *Rinorea viridifolia*. Las letras en azul son las características morfológicas (datos cualitativos y cuantitativos), las letras en rojo son las especies de plantas (Rinovi: *Rinorea viridifolia*, Rinoap: *Rinorea apiculata*).

## 10. TABLAS

**Tabla 1 Grupos funcionales de formícidos asociados a dos especies de plantas**  
*Rinorea apiculata* y *Rinorea viridifolia*

<i>Rinorea apiculata</i>	Grupo Funcional
Pachycondyla msp1	Predador
Pachycondyla msp2	Predador
Ectatomma msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp5	Omnívoro, saprófago, granívoro
Hypoponera msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Myrmicocrypta msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Gnamptogenys msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Hylomyrma msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Nylanderia msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Crematogaster msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Wasmannia msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp8	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp3	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp4	Omnívoro, saprófago, granívoro
<b><i>Rinorea viridifolia</i></b>	
Pachycondyla msp1	Predador
Pachycondyla msp2	Predador
Pheidole msp5	Omnívoro, saprófago, granívoro
Hypoconera msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Myrmicocrypta msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Myrmicocrypta msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Hylomyrma msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Nylanderia msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Crematogaster msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Wasmannia msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp8	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp3	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp4	Omnívoro, saprófago, granívoro
Camponotus msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Odontomachus msp1	Predador especialista
Trachymyrmex msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro

Pheidole msp9	Omnívoro, saprófago, granívoro
Crematogaster msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp1	Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp2	Omnívoro, saprófago, granívoro

---

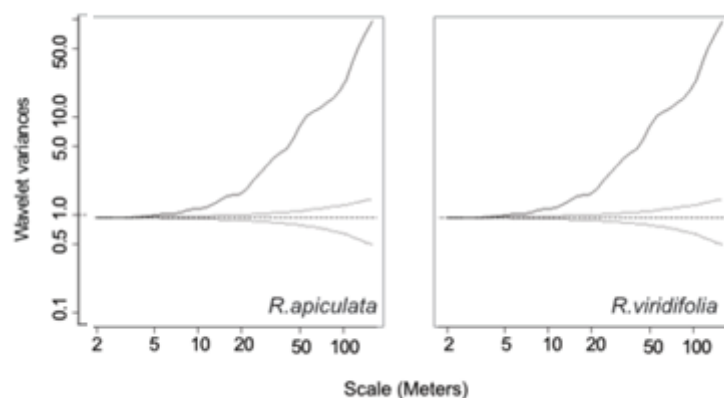
**Tabla 2 Morfoespecies de formícidos y su redundancia en los sitios de especies de plantas (*R. apiculata* y *R. viridifolia*)**

Morfoespecies	Presencia y ausencia		Grupo funcional
	<i>R. apiculata</i>	<i>R. viridifolia</i>	
Pachycondila msp1			Predador
Pachycondila msp2			Predador
Ectatomma msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp5			Omnívoro, saprófago, granívoro
Hypoponera msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Myrmicocrypta msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Gnamptogenys msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Hylomyrma msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp2			Omnívoro, saprófago, granívoro
Nylanderia msp2			Omnívoro, saprófago, granívoro
Crematogaster msp2			Omnívoro, saprófago, granívoro
Strumigenys msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Wasmannia msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp8			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp3			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp4			Omnívoro, saprófago, granívoro
Myrmicocrypta msp2			Omnívoro, saprófago, granívoro
Camponotus msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Odontomachus msp1			Predador especialista
Trachymyrmex msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp9			Omnívoro, saprófago, granívoro
Crematogaster msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp1			Omnívoro, saprófago, granívoro
Pheidole msp2			Omnívoro, saprófago, granívoro

Los cuadros en color gris indican presencia, los cuadros sin color indican ausencia

## 11.ANEXOS

**Anexo 1.** Análisis de agregación espacial de dos especies de árboles tropicales del género *Rinorea* (Violaceae) en la parcela de 50 ha en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. Las especies se considera que tienen agregación espacial a una escala espacial dada cuando la línea continua se separa de la línea punteada superior.



**Figura 1.** La agregación espacial se definió usando varianzas escalonadas y ecuaciones de momentos basados en la metodología de Detto y Muller–Landau (2013).

**Referencia:** Detto, M. and Muller–Landau, H. C. 2013. Fitting ecological process models to spatial patterns using scalewise variances and moment equations. *The American Naturalist* 181: E68–E82.

**Anexo 2.** Tabla diferencial en tamaños asociados a tres características morfológicas (Cuerpo, número de omatidias y mandíbulas).

<b>RINOAP</b>	<b>Clasificación de tamaño de cuerpo</b>	<b>Clasificación N° de omatidias</b>	<b>Clasificación de tamaño de mandíbulas</b>
Pachycondyla msp1	GRANDE	GRANDE	GRANDE
Pachycondyla msp2	GRANDE	GRANDE	GRANDE
Ectatomma msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Pheidole msp5	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Hypoconera msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Myrmicocrypta msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Gnamptogenys msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Hylomyrma msp1	PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Strumigenys msp2	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	PEQUEÑO
Nylanderia msp2	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Crematogaster msp2	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Strumigenys msp1	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	MUY PEQUEÑO
Wasmannia msp1	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp8	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp3	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp4	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
<b>RINOVI</b>			
Pachycondyla msp1	GRANDE	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pachycondyla msp2	GRANDE	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp5	PEQUEÑO	GRANDE	MEDIANO
Hypoconera msp1	PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Myrmicocrypta msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Myrmicocrypta msp2	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Hylomyrma msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Strumigenys msp2	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	PEQUEÑO
Nylanderia msp2	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO

Crematogaster msp2	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Strumigenys msp1	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	MUY PEQUEÑO
Wasmannia msp1	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp8	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp3	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp4	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Camponotus msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Odontomachus msp1	PEQUEÑO	GRANDE	GRANDE
Trachymyrmex msp1	PEQUEÑO	GRANDE	PEQUEÑO
Pheidole msp9	MUY PEQUEÑO	MEDIANO	MUY PEQUEÑO
Crematogaster msp1	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp1	PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO
Pheidole msp2	MUY PEQUEÑO	GRANDE	MUY PEQUEÑO

---

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Diego Alejandro Nieto Lucero, CI. 1717742504 autor del trabajo de graduación intitulado: “Diversidad funcional de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca de dos especies de plantas que habitan en agregación espacial en un bosque dentro del Parque Nacional Yasuní.”, previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.– Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea entregado al Sistema Nacional de Información de La Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.– Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca d la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 18 de septiembre del 2017

Diego Alejandro Nieto Lucero.

1717742504