



Universidad de Carabobo
Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología
Departamento de Biología



**DIVERSIDAD DE HORMIGAS (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE) ASOCIADA A UN GRADIENTE ALTITUDINAL
EN EL SECTOR CERRO EL TIGRE. PARQUE NACIONAL
YURUBÍ. ESTADO YARACUY. VENEZUELA.**

Edixon Gabriel Farfán López

Bárbula Mayo, 2014



Universidad de Carabobo
Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología
Departamento de Biología



**DIVERSIDAD DE HORMIGAS (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE) ASOCIADA A UN GRADIENTE ALTITUDINAL
EN EL SECTOR CERRO EL TIGRE. PARQUE NACIONAL
YURUBÍ. ESTADO YARACUY. VENEZUELA.**

Trabajo Especial de Grado presentado ante la Ilustre Universidad de Carabobo, como
requisito para optar al título de Licenciado en Biología

Autor:
Br. Edixon G. Farfán L
Tutores:
Dr. John Lattke
Licda. Carmen Andara

Bárbula Mayo, 2014.

*A mis padres.
Este es el resultado de su esfuerzo.*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a Dios y a mis padres por guiarme y ser los artífices de este logro, por su incondicional apoyo en todas las decisiones que tomaba, por creer en mí siempre y por tanto cariño que me dan. A mis hermanos y demás familiares por siempre estar ahí cuando los necesitaba y por siempre estar pendientes de mí y de mi desarrollo profesional.

A mis grandes amigos, compañeros de pasillos, de salidas de campo, de fiesta de cumpleaños, de noches de películas, de cenas navideñas, de ratos de estudio, sin ustedes no habría sido igual, han hecho que este camino recorrido haya sido más ameno. Especialmente a Trina Limonggi, Joeli León, Marian Cordero, Alexandra Martínez, Adrian Villarroel, Ana Obispo, Ana Ledezma, Jonathan Ostos, María Fernanda Gonzalez, Gabriel Graterol, Manuel Guerreiro, María Alejandra Correa, Adanis Mendoza, Rosmary Tovar y María Tovar.

A Joany Mariño, Jonathan Vivas, Carmen Contreras y Antonio Chiquito, por sus consejos y su ayuda cuando estaba complicado en algún asunto.

Mención especial para Trina Limonggi, por compartir toda esta experiencia conmigo, por ser más que una compañera de estudio, por ser una amiga incondicional, ayuda en muchas ocasiones, por soportarme todos los días, por siempre tener algo bueno que decir cuando hacía falta y por siempre creer en mí. Lo hicimos colega.

Debo agradecer de manera especial y sincera a la profesora Carmen Andara, por haber sido ese primer acercamiento a la entomología, por contagiarme de esa emoción por el estudio de los insectos, por aceptarme para realizar esta tesis bajo su dirección. Su apoyo y confianza en mi trabajo y su capacidad para guiar mis ideas ha sido un aporte invaluable, no solamente en el desarrollo de esta tesis, sino también en mi formación como profesional. Las ideas propias, siempre enmarcadas en su orientación y rigurosidad, han sido la clave del buen trabajo que hemos realizado juntos, el cual no se puede concebir sin su siempre oportuna participación. Le

agradezco también el haberme facilitado siempre los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta tesis.

Quiero expresar también mi más sincero agradecimiento al Prof. John Lattke por su importante aporte y participación activa en el desarrollo de esta tesis. Gracias por aceptar compartir responsabilidades como mi tutor con la profesora Carmen, por enseñarme muchas cosas sobre el trabajo de campo, por sus siempre acertados consejos, por siempre estar dispuesto a colaborar a pesar de la distancia y por facilitarme los medios para realizar todo el trabajo de campo respectivo a esta investigación.

A todos los profesores que fueron partícipes de mi formación como profesional y haber contribuido con mi desarrollo intelectual y como investigador. Agradecimientos especiales a los evaluadores de esta tesis. Prof. Mario Palacios y Prof. Jonathan Liria, por sus sabios comentarios y correcciones para que este trabajo resultara de la mejor manera.

A la Universidad de Carabobo, la Facultad de Ciencias y Tecnología y al departamento de biología, por brindarme mi primera preparación profesional y un segundo hogar.

Al personal técnico de laboratorio, Liliana Nieto, Anakarina Bello, Dilcia Artigas, Dayana Araujo y Franger Garcia, por estar siempre dispuesto a facilitarme las instalaciones y cualquier material necesario.

A Sr. Héctor Silva y Antonio Pérez, por estar siempre dispuestos a llevarnos hasta los lugares que parecen menos accesibles, su ayuda es vital para muchas de nuestras tesis.

Al personal de la biblioteca de la Facultad de Ciencias y Tecnología, por toda la ayuda prestada durante estos años de preparación académica.

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|---|----|
| RESUMEN | 9 |
| ABSTRACT | 10 |
| INTRODUCCION | 11 |
| Planteamiento del Problema..... | 12 |
| Justificación..... | 13 |
| MARCO TEORICO | 16 |
| Aspectos generales sobre las hormigas..... | 16 |
| Las hormigas como indicadores biológicos de la calidad ambiental..... | 20 |
| Factores que influyen en la diversidad de hormigas..... | 22 |
| El gradiente altitudinal y su relación con la diversidad de hormigas..... | 23 |
| ANTECEDENTES | 26 |
| OBJETIVOS | 33 |
| Objetivo General..... | 33 |
| Objetivos Específicos..... | 33 |
| MARCO METODOLOGICO | 34 |
| Área de estudio..... | 34 |
| Colecta de muestras..... | 35 |
| Análisis de datos..... | 38 |
| RESULTADOS | 42 |
| DISCUSIÓN | 58 |
| CONCLUSIONES | 71 |
| RECOMENDACIONES | 73 |
| ANEXOS | 74 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS | 94 |

INDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Ubicación relativa del área de estudio. Parque Nacional Yurubi, Yaracuy. Venezuela..... | 35 |
| Figura 2. Límites del Parque Nacional Yurubí (Yaracuy, Venezuela), localización del área de estudio. 1= Cerro El Tigre..... | 37 |
| Figura 3. Aporte de géneros por cada subfamilia colectada en la tres localidades muestreadas (N=24)..... | 43 |
| Figura 4. Curva de acumulación de especies (A) para las muestras colectadas en trampas de caída (TC) y (B) para las muestras colectadas en hojarasca (H) Usando el estimador Mao Tau..... | 46 |
| Figura 5. Acumulación de especies usando el estimador CHAO2 por localidad, (A) para las muestras colectadas mediante el uso de trampas de caída (TC) y (B) muestras colectadas en hojarasca (H)..... | 48 |
| Figura 6. Curva de proyección de diversidad de especies por cada localidad usando el estimador Jackknife de segundo orden (JCK2), (A) muestras de trampas de caída (TC) y (B) muestras de hojarasca (H)..... | 49 |
| Figura 7. Acumulación de especies usando el estimador Basado en la cobertura de incidencias (ICE). (A) muestras de trampas de caída (TC) y (B) muestras colectadas en hojarasca (H)..... | 52 |
| Figura 8. Biplot del análisis multivariante de correspondencia para evaluar la frecuencia de especies colectadas en los gradientes evaluados..... | 53 |
| Figura 9. Valores medios de la temperatura (°C) para cada localidad muestreada..... | 54 |
| Figura 10. Valores promedios obtenidos para la humedad relativa (%) de cada zona muestreada..... | 55 |

INDICE DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla I. Especies colectadas en cada localidad. Las altitudes expresadas en metros corresponden a cada una de las localidades muestreadas. H= muestras colectadas a partir de la hojarasca, TC= Muestras colectadas mediante el uso de trampas de caída. Los números enteros corresponden a la cantidad de veces que fue colectada la especie por unidad de muestro (cuadrícula o trampa de caída) y entre paréntesis están las frecuencias relativas (N/20) para cada especie en cada localidad..... | 44 |
| Tabla II. Especies colectadas y especies con incidencias única y duplicada en cada localidad muestreada. ¹ especies colectadas en cada localidad, ² especies colectadas únicamente en esa localidad, ³ especies con incidencia única (0.05) y su proporción del número total en esa localidad, ⁴ especies con incidencia doble (0.10) y su proporción del número total de especies en esa localidad. Riqueza de especies según los indicadores: ⁵ ICE, ⁶ CHAO 2, ⁷ Jackknife 2, ⁸ rango mínimo y máximo de la proporción de especies colectadas según los estimadores..... | 47 |
| Tabla III. Comparaciones entre localidades. ¹ Numero de especies compartidas entre las dos zonas, ² Valores del medidor de similitud Chao Jaccard, ³ y de su respectivo estimador, ⁴ Valores del medidor de disimilitud o complementariedad..... | 51 |
| Tabla IV. Medidas de la comunidad vegetal presente en las localidades de muestreo. ¹ perímetro a la altura del pecho , ² Altura promedio del árbol y ³ cobertura de la copa del árbol..... | 56 |
| Tabla V. Valores obtenidos del análisis de correlación lineal de Pearson para evaluar la relación entre las variables medidas y si estas cambiaban con el aumento en la altitud. 1 Perímetro a la altura del pecho, 2 altura promedio del árbol, 3 cobertura de la copa del árbol y 4 pisos altitudinales estudiados..... | 57 |

RESUMEN

Los patrones de diversidad de hormigas a lo largo de los gradientes altitudinales y latitudinales son consistentes. La interrogante es, por qué existen estos patrones de distribución y qué causa la disminución de las especies con el aumento en la altitud y la latitud. Las tendencias altitudinales observadas en la diversidad de especies varían entre grupos de organismos y de área a área. Sin embargo, la mayoría de los estudios de diversidad en gradientes altitudinales con varios taxa han resultado en dos patrones: una disminución de la riqueza de especies con el incremento de la altura, y picos máximos de riqueza a alturas medias. En el PN Yurubi no existen trabajos entomológicos relevantes, menos aun, aquellos relacionados con la mirmecofauna de la zona. Por otra parte, se ha propuesto que la diversidad de hormigas puede reflejar las condiciones del hábitat y posiblemente la variedad de otros invertebrados presentes. Por esto, se planteó estudiar la diversidad de hormigas asociadas a un gradiente altitudinal del sector Cerro el Tigre en el PN Yurubi, con la finalidad de conocer la composición de especies presentes en este lugar y como variaba esta en función del gradiente altitudinal. Esto se logro realizando muestreos en un gradiente altitudinal entre 1300 y 1700 msnm siguiendo la metodología planteada en el protocolo ALL y colecta manual. Lo colectado se identifico con ayuda de las claves pertinentes y con un experto en taxonomía de hormigas, los morfotipos no identificados se presentan como morfoespecies; se calcularon índices de riqueza, abundancia y equidad, así como, diversos estimadores de diversidad mediante el programa EstimateS 8.2. Finalmente se comparó el efecto del aumento en el gradiente altitudinal y de diversos parámetros ambientales sobre la diversidad de hormigas. Se encontró un total de 6 subfamilias, 24 géneros y 46 especies, siendo las más frecuentes, *Acromyrmex sp.*, *Pheidole sp5*, *Strumigenys sp1*, *Pachycondyla unidentata*, *Hypoponera parva*, *Labidus praedator*, *Cyphomyrmex cf rimosus* y *Rogeria belti*. Hubo una disminución en la diversidad conforme al aumento en la altitud, siendo esto más marcado en las muestras colectadas en trampas de caída. Este patrón de disminución de la diversidad podría ser constante a lo largo del gradiente altitudinal, por lo que sería necesario evaluar el resto del mismo.

ABSTRACT

The patterns of diversity of ants along altitudinal gradients and latitudinal are consistent. The question is, why there are these distribution patterns and that cause the decline of the species with the increase in altitude and latitude. Altitudinal trends observed in the diversity of species vary among groups of organism and area to area. However, the majority of the studies of diversity in altitudinal gradients with several taxa have resulted in two patterns: a decrease in species richness with the increase in height, and peaks of wealth at medium altitudes. In the Yurubi National Park entomological work there are not relevant, even less, those related to myrmecofauna of the area. On the other hand, it has been suggested that the diversity of ants may reflect habitat conditions and possibly the variety of other invertebrates. For this reason, it is raised studying the diversity of ants associated to an altitudinal gradient of the sector Cerro el Tigre in Yurubí National Park, with the purpose of knowing the composition of species present in this place and how varied is in function of the altitudinal gradient. This was achieved by performing sampling along an altitudinal gradient between 1300 and 1700 masl following the methodology ALL protocol (ants of the leaf litter) and manual collection. The samples collected were identified with the help of relevant keys for this and with expert in taxonomy of ants, morphotypes unidentified are presented as morphospecies; indices were calculated wealth, abundance and equity, as well as, various estimators of diversity through the program EstimateS 8.2. Finally, we compared the effect of rising in the altitudinal gradient and various environmental parameters on the diversity of ants in the area. It was found a total of 6 subfamilies, 24 genera and 46 species, being the most frequent, *Acromyrmex sp.*, *Pheidole sp5*, *Strumigenys sp1*, *Pachycondyla unidentata*, *Hypoponera parva*, *Labidus praedator*, *Cyphomyrmex rimosus cf* and *Rogeria Belti*. There was a decrease in diversity in accordance with the increase in altitude, this being more marked in the samples collected in pitfall. This pattern of decline in the diversity could be constant along the altitudinal gradient, so that it would be necessary to assess the rest of the altitudinal gradient in the area.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el significado e importancia de la biodiversidad ha tomado relevancia, lo que ha dado pie al desarrollo de una variedad de parámetros para estimarla como un indicador del estado de los sistemas ecológicos, con aplicaciones en las áreas de conservación, manejo y monitoreo ambiental (Spellerberg, 1991). Es por ello que su conocimiento, cuantificación y análisis es fundamental para entender el mundo natural y los cambios inducidos por la actividad humana (Álvarez *et al.*, 2006).

Partiendo de esto, sabemos que el número de especies es la medida usada con más frecuencia por varias razones; en primer lugar, porque la riqueza de especies refleja distintos aspectos de la biodiversidad; segundo, a pesar de que existen muchas aproximaciones para definir el concepto de especie, su significado es ampliamente entendido. Tercero, al menos para ciertos grupos, las especies son fácilmente detectables y cuantificables y por último; aunque el conocimiento taxonómico no es completo, existen muchos datos disponibles sobre números de especies (Mayr, 1992; Gastón, 1996; Aguilera & Silva, 1997).

Para el estudio de la biodiversidad generalmente se plantean dos tipos de métodos; en primer lugar se encuentran los directos, los cuales permiten obtener una medida del tamaño poblacional en relación a un área o un volumen determinado o conocido de la población, permitiendo obtener un parámetro real del estado de la población; en cambio, en los métodos indirectos, se llevan a cabo censos muestrales sobre proporciones que no están bien delimitadas en el área que se pretende censar (Moreno, 2001).

Los estudios sobre diversidad de formícidos y su uso como bioindicadores se han ido afianzando cada vez más, pudiendo demostrar el potencial de estos organismos como indicadores biológicos, como por ejemplo en la recuperación de bosques, luego de haber sido perturbados (Andersen *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2008; Ribas *et al.*,

2012a, Schmidt *et al.*, 2013). Es por esto que algunos autores han planteado una serie de parámetros a evaluar, por medio de los cuales se pretende determinar el uso de ciertos grupos de hormigas como buenos indicadores de la biodiversidad. Esto con la finalidad de aumentar y fortalecer la información mirmecológica, así como, tener bases para evaluar la utilidad de las hormigas como uno de los grupos con mayor potencial bioindicador para caracterizaciones de biodiversidad e identificación de áreas de interés para la conservación en ecosistemas naturales y ecosistemas transformados (Fernández, 2003a).

Planteamiento del Problema

El estudio de las comunidades de organismos, así como de sus poblaciones resulta de gran importancia al momento de generar la información necesaria que nos permita un manejo adecuado y la conservación de las especies presentes. En la actualidad varios factores aunados a la acción antrópica afectan gran parte de los ecosistemas (Duarte *et al.*, 2006). Tal es el caso de los bosques, los cuales se han visto altamente afectados por la acción del hombre, ocasionando la pérdida de biodiversidad, en gran medida por la perturbación y degradación del hábitat. Si bien en Venezuela, se ha implementado la creación de áreas protegidas y/o Parques Nacionales, con el fin de disminuir o evitar la pérdida de la diversidad biológica y la degradación de hábitats, ya que la intervención humana aún afecta estos lugares. Sin embargo uno de los problemas principales es el vacío de conocimientos acerca de la diversidad de especies que existen en dichos ecosistemas (Obando & Herrera, 2010) y la importancia de estos lugares como reservorios de la diversidad de especies del planeta.

Actualmente el uso intensivo de los recursos naturales y los impactos que estas actividades generan, han dado lugar a un llamado de atención para medir o monitorear el nivel de daño causado sobre los ecosistemas (Wilson, 2010). El uso de organismos bioindicadores, es un medio útil para medir dicho impacto, ya que los cambios en su dinámica poblacional o en ciertos parámetros de la comunidad, pueden

indicar el estado ambiental de forma más fácil, rápida y segura (Niemi & McDonald, 2004; Gardner, 2010). Las hormigas han sido usadas como una herramienta informativa en numerosos estudios ecológicos, ya que poseen un conjunto de características útiles para evidenciar y monitorear el impacto ambiental, tales como una amplia distribución, gran abundancia, desempeñan un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas, son fáciles de muestrear, y su taxonomía y ecología es bien conocida (Folgarait, 1998; Agosti & Alonso, 2000; Lach *et al.*, 2010).

Estas han sido consideradas uno de los grupos de mayor importancia ecológica y de mayor participación en los diferentes ecosistemas donde habitan, además, desempeñan un rol ecológico importante como removedoras y estructuradoras del suelo; considerándose ideales para monitorear cambios ambientales, debido a que muchas especies son poco tolerantes a perturbaciones del hábitat, respondiendo rápidamente a las alteraciones del mismo. (Alonso, 2000; Kaspari & Majer, 2000). Por lo tanto, estos insectos han sido usados para el monitoreo de muchos tipos de cambios ambientales como lo es la intensificación de la agricultura, el fuego, la deforestación, la tala, la minería y el urbanismo (Underwood & Fisher, 2006).

Con base en lo anteriormente expuesto, resulta conveniente estudiar la diversidad de hormigas en el P. N. Yurubi, ya que constituye un área protegida y por ende el nivel de perturbación de la zona debería ser bajo, por lo que la mirmecofauna presente debe estar representada por organismos típicos de áreas bien conservadas; esto con la finalidad de ayudar a establecer las medidas de conservación pertinentes, en caso de ser necesarias.

Justificación

En Venezuela los Parques Nacionales constituyen sitios de gran importancia, ya que son espacios donde se protege legalmente una gran diversidad biológica, además, resguardan nacientes y grandes extensiones de cuencas hidrográficas que satisfacen

las necesidades de agua de los principales centros urbanos del país, así como, del agua que es usada para muchas de las actividades agrícolas llevadas a cabo en las zonas aledañas a este parque (Bevilacqua *et al.*, 2006). De igual forma, proveen una gran cantidad de bienes y servicios (productos madereros y no madereros), la conservación de los suelos, la mitigación relativa del cambio climático, la conservación de la biodiversidad, las actividades turísticas y recreativas, entre otras. (FAO, 2003).

Específicamente, el Parque Nacional Yurubí, presenta un alto grado de biodiversidad y endemismo local (Alvarado, 2008; Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011). Entre las especies reportadas como endémicas en esta zona se incluye un anfibio *Dendropsophus yaracuyanus* (Mijares-Urrutía & Rivero 2000), un cecílido *Caecilia flavopunctata* (Roze & Solano 1963) y 10 especies de peces (Rodríguez-Olarte *et al.*, 2005), así como varias especies de plantas endémicas pertenecientes a las familias Rubiaceae y Piperaceae (Delascio, 1977). Esta información resulta relevante al considerar que gran parte de los ecosistemas asociados a este parque se encuentran vulnerables ante amenazas como incendios, cacería ilegal y asentamientos urbanos, tal como ocurre en el resto de la región norte de Venezuela (Huber & Alarcón, 1988). Partiendo de esto, se hace necesario realizar proyectos de monitoreo dentro del parque para garantizar la protección y la conservación de la diversidad, especialmente en aquellos sitios considerados prioritarios para la conservación.

En la actualidad, no existen estudios relevantes acerca de la entomofauna del Parque Nacional Yurubí, de esta realidad no escapa el grupo de las hormigas. Diversos autores han propuesto que la diversidad de hormigas puede reflejar las condiciones del hábitat y posiblemente la variedad de otros invertebrados presentes. (Andersen & Majer, 1991; Andersen, 1997). Por tanto, al estudiar la diversidad de este grupo es posible acercarse al estado de conservación del lugar, además, de generar conocimiento nuevo acerca de la diversidad mirmecológica del parque y del país.

De igual forma, al estudiar la diversidad de hormigas es posible cuantificar la eficiencia del lugar geográfico como sitio para la conservación de estos organismos en su hábitat natural (Álvarez *et al.*, 2006), así como, servir de bases para estudios posteriores que contribuyan a establecer planes de conservación de la zona de estudio. Dada la importancia del Parque Nacional Yurubí para la protección de algunos ecosistemas amenazados, principalmente aquellos localizados en áreas circundantes a zonas urbanas del norte de Venezuela y aunado a la poca información taxonómica y ecológica sobre la mirmecofauna de este lugar, existe la necesidad de conocer la diversidad de hormigas presentes en el Parque Nacional Yurubí ya que esto proporcionará información respecto a aspectos ecológicos importantes, así como, contribuir a generar las medidas de conservación necesarias.

MARCO TEÓRICO

Aspectos generales sobre las hormigas

Las hormigas son un grupo de insectos sociales que pertenecen a la familia Formicidae del orden Hymenoptera. Es posible encontrarlos en la mayoría de los hábitats terrestres desde la tundra subártica hasta el bosque tropical ecuatorial, desde los pantanos hasta los desiertos extremos, desde las costas marinas hasta regiones situadas a grandes altitudes y desde las profundidades del suelo hasta la punta de los árboles más altos. Son capaces de manipular y modificar su ambiente inmediato, de manera que este se adapte a sus necesidades (Bolton, 1994).

Dentro del orden Hymenoptera, las hormigas representan un grupo faunístico de especial interés para la conservación (Bustos, 2007). De acuerdo a algunos autores como Brown (1991), estos organismos reúnen la mayoría de los requisitos que debe tener un buen indicador ecológico y biogeográfico, como lo es la diversidad, la abundancia, el relativo conocimiento taxonómico y la diversidad de hábitos dentro del mismo grupo, entre otros. Estos organismos son componentes importantes de los ecosistemas terrestres en términos de biomasa y diversidad, pudiendo representar entre el 15-20% de toda la biomasa animal terrestre e incluso puede alcanzar hasta el 25% en algunos bosques tropicales (Fittkau & Klinge 1973).

Las hormigas pertenecen a una familia que es considerada hiperdiversa (12,959 especies descritas para la fecha) (Bolton, 2013), con estimaciones que alcanzan 14-20 mil especies, además de ser uno de los grupos dominantes en los ecosistemas, a pesar de su pequeño tamaño individual (0.75-52,00 mm de largo) (Hölldobler & Wilson, 1990). En comparación con otros organismos eusociales, se conocen más géneros y especies de hormigas que de todos los demás grupos juntos (Mackay & Mackay, 1989). Particularmente en zonas tropicales, las hormigas poseen una alta diversidad local, siendo reportada la existencia de cientos de especies en apenas pocos kilómetros cuadrados (Hölldobler & Wilson, 1990). En el neotrópico están presentes la mayoría de las subfamilias conocidas. De aproximadamente 350 géneros descritos

en el mundo, unos 150 se encuentran en el neotrópico, de estos, unos 65 son endémicos de esta región y los restantes o bien tienen una distribución mundial o son compartidos con el continente africano (Jaffé, 2004).

Dentro de las subfamilias presentes en el neotrópico destaca, Dorylinae la cual se caracteriza por ser ciega y nómada, las obreras con ojos bastante reducidos o ausentes. Las reinas son muy fisiogástricas y mucho más grandes que las obreras, de igual forma los machos son mucho más grandes que las hembras, además, presentan ojos grandes y carecen de glándula metapleurale. Por su parte, las larvas son alargadas, delgadas y semicilíndricas, con cuello y curvadas ventralmente, la cabeza es grande y los vestigios de las patas son conspicuos. Otras subfamilias presentes en el neotrópico son Cerapachyinae y Ponerinae las cuales son de las subfamilias más primitivas, tanto en morfología como comportamiento. Las hormigas de estas subfamilias son principalmente depredadoras y con un aguijón funcional, con el que someten a sus presas. Las reinas se diferencian poco de las obreras, siendo un poco más grandes. Las larvas vistas lateralmente presentan el tórax y parte del abdomen alargado con un cuello doblado ventralmente, con el resto del perfil ventral recto y el dorsal convexo, redondeado caudalmente (Jaffé, 2004). Otra subfamilia recién conocida y que comparte varias características con las subfamilias comentadas anteriormente es Martilinae, de la cual solo se conoce un género reportado para Brasil, de igual forma, esta subfamilia se considera de las más primitivas presentes en el neotrópico (Rabeling *et al.*, 2006)

La subfamilia Pseudomyrmecinae presenta colonias de hormigas con obreras monomórficas y reinas fisiogástricas. Las larvas son delgadas con forma semicilíndrica y la cabeza ubicada localizada ventralmente cerca del ápice. Se caracterizan por presentar una especie de bolsillo bajo la cabeza, denominado trofotilax, donde guardan alimento sólido. Por su parte la subfamilia Dolichoderinae, está conformada por hormigas morfológicamente parecidas a las Formicinae, pero con una filogenia totalmente distinta. En su mayoría son monomórficas y sus larvas son cortas y robustas. Formicinae es una subfamilia presente en la región neotropical

caracterizada por segregar ácido fórmico como defensa, sus larvas tejen capullos y muestran comportamientos diversos. El género *Camponotus* perteneciente a esta familia es considerado uno de los más grandes del mundo, encontrándose en muchos tipos de hábitats. Por último la subfamilia Myrmicinae, es la más numerosa en especies (más de 1000 en el neotrópico) y posee especies con adaptaciones ecológicas de todo tipo. Por lo general las obreras son pequeñas, pero es la subfamilia con el mayor número de especies polimórficas (Jaffé, 2004).

Las colonias que forman las hormigas están compuestas por un número variable de individuos, de acuerdo a la edad de la colonia y a la especie. Comúnmente es posible encontrar colonias con miles de individuos; incluso se han reportado casos de colonias compuestas por varios nidos interconectados y que albergan a cientos de millones de hormigas, este es el caso de *Linepithema humile* en cuyo caso el nido se ha extendido por varios países europeos (aproximadamente 6.000 Km lineales) (Giraud *et al.*, 2002).

Adicionalmente, pueden ocupar una amplia variedad de nichos ecológicos y son capaces de explotar un gran número de recursos alimenticios, actuando como herbívoros directos o indirectos, depredadores y carroñeros. Un gran número de especies de esta familia son omnívoras generalistas pero existen algunas que se alimentan de manera especialista de algún recurso; como lo hacen, las hormigas granívoras del género *Pogonomyrmex* (Hölldobler & Wilson, 1990).

Este grupo de insectos forman parte de la alimentación de otros organismos como reptiles, mamíferos, arañas e incluso otros insectos, además son hospedadores de dípteros y de himenópteros parasitoides. Entre otras cosas, pueden establecer relaciones simbióticas con organismos como áfidos (Hemíptera: Sternorrhyncha: Aphididae) y otros homópteros proporcionándoles protección a cambio de alimento (Lach *et al.*, 2010). También, existen reportes de las relaciones establecidas con diversos insectos u otros artrópodos, que pasan parte de su ciclo de vida en los nidos

de las hormigas, refugiándose en ellos y en algunos casos alimentándose de lo colectado por la colonia (i.e. mirmecofilia) (Schultz & McGlynn, 2000).

En los diferentes ecosistemas, las hormigas se encuentran en casi todos los ambientes, desde el subsuelo hasta la copa de los árboles, aunque el lugar por excelencia que estos organismos habitan es el suelo, en el cual muchas especies construyen nidos subterráneos, hallándose también entre la hojarasca o en la madera en descomposición. Particularmente las hormigas son importantes removedoras del suelo, igualando a veces o incluso superando en esta labor a las lombrices de tierra (Castro *et al.*, 2008). Cuando las hormigas excavan sus galerías aumentan la aireación del suelo y por ende la retención del agua, transportan materia orgánica al nido y la mezclan con la tierra removida; favoreciendo de esta forma la concentración de nutrientes en el suelo y la calidad del mismo para las plantas (Quiroz-Robledo, 1999; Moldenke, 2000).

Una característica distintiva de las hormigas es el comportamiento social, sin conocerse hasta la actualidad especies solitarias (Quiroz-Robledo, 1999). Actualmente se considera a las hormigas organismos eusociales o verdaderamente sociales, presentando cuidado cooperativo de las descendencia, generaciones que se solapan y un sistema de castas altamente organizado (Wilson, 1971).

En las colonias maduras se pueden hallar varias castas, en primer lugar están las reinas, que son hembras fértiles por lo general más grandes que las obreras, son las fundadoras de la colonia y se encargan de la ovoposición; por otro lado, encontramos los machos, son individuos alados, siendo su única función fecundar a las reinas, estos mueren poco después de la cópula. Otra casta son las obreras, estas son hembras estériles, ápteras, encargadas de realizar todas las actividades de la colonia, como el mantenimiento de la colonia, el cuidado de las crías, la provisión de alimentos, construcción y conservación del nido y eventualmente la defensa; en algunas colonias existen sub-castas especializadas que se encargan de labores específicas, como los soldados que se ocupan de la defensa del nido (Kaspari, 2003).

Las hormigas como indicadores biológicos de la calidad ambiental

El aumento acelerado del impacto antrópico sobre las áreas naturales hace necesario que se generen métodos que permitan monitorear y diagnosticar el estado en el que se encuentran los ecosistemas. Es por esto que en los últimos años se ha tratado de usar especies o grupos taxonómicos claves para alcanzar tal fin (Ribas *et al.*, 2012).

Al referirnos a especies bioindicadoras, estamos hablando de aquellas que tienen rangos de amplitud estrechos con respecto a uno o más factores ambientales y su presencia indican una condición particular o un conjunto de condiciones ambientales (Allaby, 1992). Se ha propuesto el acercamiento mediante el uso de indicadores biológicos, ya que no es posible y/o práctico evaluar la respuesta individual de cada uno de los componentes de un sistema a las diferentes condiciones del ambiente. Por esto se debe asumir que las respuestas de los organismos indicadores reflejan las respuestas de muchos otros miembros del ensamblaje estudiado y que son parte importante de la integridad ecológica de los hábitats (Feinsinger, 2001).

Un buen indicador ambiental debe ser una especie o conjunto de especies que presenten rangos de tolerancia reducidos para las variables que se desea indicar. El sujeto de estudio adecuado debe ser aquel del que se posea un buen conocimiento biológico y ecológico, lo cual es especialmente deficiente para las hormigas del neotrópico (Agosti & Alonso, 2000).

Cuando se realiza un estudio del ecosistema, a simple vista se puede observar que resultará imposible un estudio pormenorizado de todas y cada una de las especies de animales y vegetales que lo caracterizan, principalmente por los costos asociados, el tiempo limitado y la dificultad logística de trabajar con varios grupos taxonómicos. Es por esto que ha sido propuesto por diversos autores el uso de las especies con un rango de tolerancia bajo a los cambios ambientales, como indicadores biológicos (Pearson & Cassola, 1992; McGeoch, 1998; Kaspari & Majer 2000). Siendo la presencia o no de estas especies una forma de caracterizar el tipo de condiciones de un ecosistema determinado. En los últimos tiempos se ha tratado de agrupar a estas

especies indicadoras dentro de tres grupos (Kaspari & Majer, 2000): los indicadores ambientales, los cuales presentan una respuesta más cuantificable a un cambio ambiental, el segundo grupo son los indicadores ecológicos, considerados especies más sensibles a impactos ecológicos, como la fragmentación de bosques, la presencia de polución, entre otros. Por último, los indicadores de biodiversidad considerados como las especies o los conjuntos de especies, que son capaces de reflejar la diversidad de otros grupos; uno de esos grupos bioindicadores es el de los insectos (McGeoch, 2007).

Para tomar en cuenta a un organismo como indicador de las condiciones de conservación, degradación o de recuperación ambiental, este debe contar con una serie de atributos, tales como; alta riqueza de especies local y global, facilidades para ser muestreadas de forma estándar, posibilidades de identificar las especies o de separarlas en morfoespecies, alta importancia ecológica y respuesta rápida al estrés ambiental. Dentro de los invertebrados terrestres las hormigas son destacadas por autores como Majer (1983), Andersen (1997), Silva & Brandão (1999) y Alonso (2000), por poseer mucho de estos atributos mencionados, así como, mantener su diversidad relacionada con muchos otros componentes bióticos; las hormigas son consideradas buenos indicadores del estado de conservación de los ecosistemas terrestres (Diehl *et al.*, 2005).

Dentro de la amplia diversidad de insectos que existen en las regiones tropicales en la actualidad, las hormigas constituyen un grupo que destaca, debido a que poseen gran riqueza de especies, así como, un papel en procesos ecológicos claves dentro del ecosistema donde habitan; estando estas funciones fuertemente ligadas con la alta diversidad y ubicuidad de las hormigas (Guerrero & Sarmiento, 2010). En base a lo anterior, se puede afirmar que las hormigas presentan un potencial como bioindicadores, ya que pueden tener rangos estrechos de tolerancia a uno o más factores ambientales y por ello su presencia puede indicar el cambio en las condiciones del hábitat.

Factores que influyen en la diversidad de hormigas

No obstante, esa alta diversidad y abundancia de hormigas que mencionan algunos autores se ve influenciada por diversos factores que hacen que esta no permanezca estable. La alta diversidad y ubicuidad de las hormigas está unida a procesos ecológicos claves como la herbivoría, depredación, carroñería, relaciones mutualistas con otros organismos y la recirculación de los nutrientes en el suelo (Hölldobler & Wilson, 1990, Chacón *et al.*, 1996, Schultz & McGlynn, 2000 y Ramírez *et al.* 2001). Por otra parte, la riqueza y abundancia de las hormigas, así como, los procesos ecológicos mencionados se ven influenciados por un diverso grupo de factores ambientales como: la humedad, la disponibilidad de energía, el estado de la vegetación, la temperatura, la precipitación y la perturbación humana entre otros (Estrada & Fernández, 1999, Floren & Linsenmair, 2001, Gibb & Hochuli, 2002 y Kaspari *et al.*, 2003.)

Es una realidad que los diferentes grupos de hormigas siguen el patrón latitudinal de diversidad común a la mayoría de los animales. Existe una mayor riqueza de especies cerca de los trópicos y en las zonas boscosas en particular, la cual disminuye a medida que se alejan de la región tropical. No menos importante es el patrón altitudinal, este es capaz de limitar la distribución espacial y temporal de muchos organismos ya que incluye variaciones climáticas que implican cambios en la productividad, competencia y depredación dentro de un sistema dado (Rahbek 1997, Lieberman *et al.* 1996, Lomolino 2001).

Es bien sabido que la riqueza de especies tiende a disminuir conforme aumenta la elevación del sitio de estudio. Se cree que la principal razón para esta disminución es el descenso de la temperatura. Presentándose en regiones más bajas un incremento en la diversidad de hormigas en espacios con alta cobertura vegetal y complejidad estructural de hábitats, pues la productividad es mayor y hay más microhábitats disponibles (Lattke, 2003).

Probablemente uno de los factores más influyentes en la riqueza y abundancia de este grupo es la incidencia solar; este factor es importante en zonas de mayor altitud. En zonas frías, en lugares con mayor sombra la incidencia del sol es menor, por lo que no es suficiente para que se mantengan activas y para asegurar el desarrollo de las larvas. La familia Formicidae presenta un rango de temperatura entre los 10 °C y los 40 °C fuera del cual su actividad se ve reducida; las altas temperaturas también constituyen un factor limitante para las poblaciones (Lattke, 2003). Además de la temperatura, la humedad resulta un factor abiótico importante que influye sobre el tamaño poblacional de estos organismos, un aumento en la humedad relativa del ambiente suele incrementar la tolerancia de las hormigas a las altas temperaturas, mientras que, en suelos que están anegados a causa de las lluvias el forrajeo se detiene, ya que estas no pueden desplazarse sobre el mismo (Hölldobler & Wilson, 1990).

No menos importantes resultan la disponibilidad de recursos y las interacciones con otros organismos, estos factores afectan los números poblacionales en los grupos de hormigas. En primer lugar la disponibilidad de recurso garantiza la disponibilidad de sitios para anidar y por supuesto la fuente de alimento. Caso parecido ocurre con las interacciones con otros organismos, efectos como el de la competencia interespecífica son evidentes cuando especies invasoras son introducidos en hábitats naturales y desplazan a las especies nativas; los depredadores y parásitos también juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones y por su acción perjudicial sobre ciertas especies pueden dar ventaja competitiva a otras especies (Kaspari, 2000)

El gradiente altitudinal y su relación con la diversidad de hormigas

Mediante el estudio de los gradientes altitudinales es posible hacer comparaciones de la diversidad biológica local ante diversas condiciones ambientales, no solo relacionados a la geografía sino también a cambios temporales, otorgándoles una

importancia destacada ante el fenómeno de cambio climático (Longino & Colwell, 2011).

Los gradientes de altitud siempre han sido vistos como análogos a los gradientes latitudinales, ya que muchos de los procesos que dan forma a los gradientes latitudinales también pueden operar a lo largo de los gradientes de altitud. Por ejemplo, la temperatura disminuye en relación a la distancia con respecto al Ecuador y puede disminuir de igual manera con la elevación (Lach *et al.*, 2010). La distribución de los organismos a lo largo de un gradiente altitudinal tiende a permanecer como uno de los más interesante tópicos biogeográficos, dado que las características físicas (temperatura, precipitación, presión atmosférica, entre otras) asociadas con la altitud, cambian drásticamente afectando a la diversidad y distribución de las especies, incluso en cortas distancias (Cortez-Fernández, 2006).

En general, los patrones de diversidad a lo largo de un gradiente de altitud, son determinados por los rangos de especies individuales. Por lo que, un monitoreo de las determinantes de la distribución de las especies, puede ayudar a la comprensión de los patrones de diversidad (Longino & Colwell, 2011). Las tendencias altitudinales observadas en la diversidad de especies varían entre grupos de organismos y de área a área. Sin embargo, la mayoría de los estudios de diversidad en gradientes altitudinales con varios taxa han resultado en dos patrones: una disminución de la riqueza de especies con el incremento de la altura, y picos máximos de riqueza a alturas medias (Castro *et al.*, 2008).

El primer patrón plantea que el clima varía fuertemente en altitudes elevadas y algunas especies pueden tolerar tales variaciones y así alcanzar un rango altitudinal mayor, mientras que las altitudes bajas concentran mayor cantidad de especies, debido sobre todo, a la estabilidad de las condiciones climáticas. (Folgarait *et al.* 2005, Almeida-Neto *et al.* 2006, Brehm *et al.* 2007) Mientras que, el segundo patrón se soporta en la idea que en altitudes intermedias se concentra la mayor cantidad de especies debido a las condiciones ecológicas presentes en estas alturas (Rahbek 1997)

y al efecto del área, ya que, la máxima concentración de especies en altitudes medias puede estar dada por condiciones favorables tanto para especies de altas como de bajas altitudes (Colwell & Lees, 2000).

La mayoría de los trabajos con insectos en rangos altitudinales, encuentran organismos montanos especialistas, por ejemplo, Fisher, (1998) para las hormigas y Pyrcz & Wojtusiak (2002) para las mariposas, existiendo un cambio casi total de las especies presentes, de acuerdo con la amplitud del rango altitudinal, estando más marcado este recambio de especies, en zonas con mayor altitud (Longino & Colwell, 2011). Estudios de diversidad de hormigas en gradientes altitudinales también han reportado disminución de la riqueza de especies con la altitud (Brürl *et al.*, 1999; Castro *et al.*, 2008; Guerrero & Sarmiento, 2010) y picos máximos de riqueza a altitudes medias (Olson, 1994; Samson *et al.*, 1997; Sanders, 2002). Aunque, se han encontrado casos particulares donde la riqueza de especies aumenta con la altitud (Sanders *et al.*, 2003; Botes *et al.* 2006).

Los patrones de diversidad de hormigas a lo largo de los gradientes altitudinales y latitudinales son consistentes. La interrogante es, por qué existen estos patrones de distribución y qué causa la disminución de las especies con el aumento en la altitud y la latitud. Recientemente, se han propuesto un conjunto de hipótesis para dar respuesta a estas interrogantes (Willig *et al.*, 2003), una de ellas relacionada con las diferencias en la extinción y la especiación entre regiones (Allen *et al.*, 2002), otra, relacionada directamente con las diferencias en las tasas de extinción entre las regiones (Srivastava & Lawton 1998), así como, el modelo de restricción geométrica (Colwell *et al.*, 2004) y los modelos de conservación de nichos (Wiens & Graham 2005).

ANTECEDENTES

En general el estudio de las comunidades de hormigas a diferentes niveles ha sido bastante amplio en el mundo. Numerosos trabajos han ofrecido aportes al conocimiento sobre este grupo de insectos, tales como, la publicación de Bolton (2013) quien da a conocer un catalogo sistemático de las hormigas del mundo; por su parte, Kempf (1972) publica un trabajo en el que ofrece el catalogo abreviado de las especies de hormigas de la región neotropical, el cual posteriormente es actualizado por Brandão (1991). Adicionalmente, Fernández (2003b) publicó un listado de las especies de hormigas de la región neotropical; estos trabajos han permitido sentar bases para el conocimiento taxonómico y sistemático de este grupo de insectos en la región neotropical y el mundo.

De igual forma, otros autores han aportado conocimiento sobre la taxonomía de las hormigas, mediante la publicación de claves taxonómicas para su identificación, tal es el caso de Hölldobler y Wilson (1990) quienes ofrecen claves para todos los géneros del mundo, al igual que Bolton (1994); mientras que, Baroni-Urbani (1984) y Lattke (1993), ofrecen claves taxonómicas para los géneros del neotrópico, al igual que, Palacio & Fernández (2003) quienes publican las claves más reciente para la identificación de subfamilias y géneros de hormigas del neotrópico. El estudio de las hormigas en los últimos tiempos ha estado en alza, gracias al esfuerzo de un buen número de investigadores, lo que ha generado un importante conocimiento sobre este grupo, tal es el caso de la obra publicada por Fernández (2003a), en la cual junto a un grupo importante de investigadores edita un libro sobre las hormigas neotropicales, en el cual, se tratan temas relacionados con la sistemática, taxonomía, filogenia, biología e importancia de estos organismos, entre otros temas.

El conocimiento actual sobre la diversidad de hormigas con la que cuenta la región neotropical ha estado relacionado con el aumento en el estudio de este grupo en dicha región, algunos autores como Lattke (1991); Bustos (1994); Rojas, (2001); Lattke (2002); Diehl *et al.*, (2005); Wild (2007); Schütte *et al.*, (2007), Vergara *et al.*,

(2007), Díaz *et al.*, (2009) y Lattke, (2011) por nombrar a algunos, han aportado al conocimiento sobre la fauna de hormigas presente en esta región del planeta. En el caso particular de Venezuela, los estudios sobre comunidades de hormigas que se han realizado son escasos, aunque se conoce un número importante de las especies presentes en el territorio nacional, aún existen zonas que no han sido objeto de estudios taxonómicos relevantes, ni de estudios ecológicos sobre estos insectos. Lattke (1985), publica en su trabajo “Hallazgo de hormigas nuevas para Venezuela” algunos géneros que hasta la fecha no se habían reportado para el país. Mientras que, Jaffé *et al.*, (1989) publican un trabajo en donde se hace un compendio de la biosfera presente en el Marahuaca y zonas adyacentes (Territorio Federal Amazonas), en el cual se publica un listado para Venezuela de las hormigas presentes en esta región del país.

Además, Lattke (1990a) realiza un revisión del genero *Gnamptogenys* (Mayr, 1992) para Venezuela, describiendo un total de 26 especies, de las cuales seis son nuevas. Así como, la publicación de un nuevo registro para Venezuela de un genero de hormiga perteneciente a la subfamilia Myrmicinae y una nueva especie del genero *Pogonomyrmex* asociada a un bosque de galería en el Orinoco (Lattke 1990b; 2006). También, Lattke & Goitia (1997) estudiaron el género *Strumigenys* (Hymenoptera: Formicidae) en Venezuela, registrando 27 especies del mismo para el país, de las cuales 16 son nuevos registros para la zona y 8 son especies nuevas para la ciencia. Un estudio zoogeográfico realizado por Jaffé *et al.*, (1993), en los Tepuyes del Macizo Guayanés indicó la presencia de 18 especies de hormigas perteneciente a 16 géneros de amplia distribución en el neotrópico, mostrando relación con las especies que se encuentran en este lugar, pero en sitios con menor altitud.

Por otro lado, Lattke *et al.* (2007) presentan un listado preliminar las hormigas ecitoninas de Venezuela, listando un total de 30 especies, de las cuales 18 se reportan por primera vez para el territorio nacional. Otro aporte al conocimiento de las hormigas del país, lo constituye el trabajo de Riera-Valera *et al.* (2009) quienes publicaron un listado de las especies de hormigas y termitas de la cuenca del río

Morón, Estado Carabobo, registrando 19 especies de hormigas asociadas a este ecosistema. Estos aportes han significado un avance en el conocimiento de la mirmecofauna del neotrópico y especialmente de nuestro país, proporcionando información importante sobre la diversidad con la que contamos.

Ahora bien, diversos estudios ecológicos realizados usando las hormigas como grupo focal, han dilucidado una serie de características relacionadas con la diversidad de este grupo de insectos, en relación a un conjunto de características físicas y ambientales. Bustos & Ulloa-Chacón (1997), estudiaron la fauna de hormigas en relación a la perturbación en un bosque nublado en Colombia, estos autores comentan en este trabajo que existen diferencias en cuanto a la riqueza y diversidad de especies de acuerdo al estado de perturbación, presentando una diversidad más baja, en las áreas con una mayor perturbación (área en regeneración). Por otra parte, Armbrrecht & Ulloa-Chacón (1999) hacen referencia en su trabajo a la rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosques secos colombianos, mencionando que el mayor número de especies raras es encontrado en los bosques y a medida que estos ecosistemas se hacen más ricos en hormigas, mayor es el número de especies exclusivas que preserva.

Lo que hace importante la conservación de estos bosques para el mantenimiento de la biodiversidad regional, la cual disminuye en relación al grado de perturbación. Tal como lo indica Rojas (2001), en su trabajo, describiendo que en los lugares con un mayor grado de perturbación existe una mayor abundancia y biomasa, pero en menor diversidad, estando estos lugares dominados por un pequeño grupo de especies.

Por su parte, Santos *et al.* (2006), describen cual es la riqueza de hormigas en fragmentos de bosque semidecuidos en Brasil, encontrando que el tamaño de los fragmentos de bosques no afecta en la riqueza de hormigas presentes en dicho hábitat, como también es reportado por Lozano-Zambrano *et al.*, (2009), en su estudio de las relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical.

En su estudio sobre el potencial indicador de la especie *Ectatomma ruidum* Fontalvo-Rodríguez & Domínguez-Haydar (2009) demostrando que esta especie puede ser usada potencialmente para el monitoreo del estado de conservación de bosque secos, con una estructura vegetal similar a la que se encontró en este estudio. Adicionalmente, se estableció una relación positiva y altamente significativa entre la riqueza y la abundancia de ponerinas con el porcentaje de cobertura vegetal y la estructura horizontal y vertical de la vegetación, validando la importancia de un hábitat heterogéneo para promover biodiversidad.

Abadía *et al.* (2010), analizaron la riqueza, composición y especies indicadoras de hormigas en un paisaje subandino en Colombia, con lo cual determinaron al igual que otros autores, que la riqueza de especies presenta un patrón de disminución de acuerdo al grado de perturbación que presenta el hábitat, así como, diferencias en la composición de especies, afectado también por el nivel de disturbio del hábitat; un resultado similar fue obtenido por Matienzo-Brito *et al.*, (2010) los cuales demostraron que en los hábitats con una mayor diversidad florística y una menor intensidad de manejo agrícola, la abundancia de hormigas es mayor. De igual forma, Sanabria-Blandón & Ulloa-Chacón (2011) estudiaron a un grupo de hormigas en sistemas productivos del piedemonte amazónico colombiano, indicando que el grado de uso de los suelos es un determinante crucial en la diversidad de especies de hormigas, observándose como los sitios que ofrecen una mayor variedad de sustratos para anidar (suelo, hojarasca y troncos caídos) mantienen un microclima más constante y ofrecen una mayor cantidad de recursos alimentarios, poseen niveles de diversidad elevados, en comparación con lugares donde el nivel de intervención agrícola es mayor. Mamani-Mamani *et al.*, (2012), en un estudio de diversidad de hormigas en tres tipos de hábitats (bosque, borde de bosque y áreas cultivadas) en tres localidades del Departamento de La Paz en Bolivia, pudieron determinar, al igual que otros autores, que la mayor riqueza y abundancia se presentan en lugares con un menor grado de intervención, como es el caso de los bosques.

Para nuestro país, los estudios realizados demuestran patrones similares de diversidad, relacionados principalmente al grado de perturbación del hábitat, entre otros factores. Un estudio particular sobre la ecología de las hormigas asociadas a plantaciones de cacao, llevado a cabo por Jaffé *et al.* (1986), identifican a *Azteca foreli* como la especie de hormiga más común en este tipo de hábitats, además, comenta que algunas especies carnívoras dependientes de buena sombra, desplazan a especies de insectos plaga, de importancia agrícola en este tipo de plantación.

Goitia (2005) estudio los factores de la variación de la composición poblacional de hormigas dominantes del cacaotal, estableciendo una relación entre el manejo agronómico del hábitat y las condiciones macro y microclimática con la composición poblacional de las hormigas en dicha localidad. Así mismo, Pérez-Sánchez *et al.*, (2012a) comparan la composición y estructura de las hormigas en tres formaciones de vegetación semiáridas de la Península de Paraguaná, Venezuela, demostrando que cambios en la complejidad de la vegetación implica variaciones en la riqueza y estructura de los ensamblajes de hormigas a nivel local. Como se muestra en estos trabajos, existe una relación importante entre las características del hábitat y el tipo de manejo que se le dé a este, con la diversidad de hormigas asociadas al lugar; reportándose variaciones en la diversidad de formícidos relacionados al nivel de perturbación de la zona.

Entres estos factores, uno que ha ocasionado gran interés por parte de los mirmecologos, es la disminución de la diversidad de hormigas relacionada con el aumento en la altitud del hábitat, estando entre los principales tópicos de investigación sobre hormigas en la actualidad.

Toro & Ortega (2006), estudiaron la composición y diversidad de las hormigas en áreas protegidas demostrando que uno de los factores que afecta la diversidad de hormigas es la altitud. Adicionalmente, Castro *et al.*, (2008) estudiaron la distribución de la riqueza y la composición taxonómica en un gradiente altitudinal, proponiendo que variables como la temperatura y la humedad relativa, las cuales fluctúan con la

altitud, afectan directamente la diversidad de hormigas. De igual forma, Fontalvo-Rodríguez & Solís-Medina (2009) lograron documentar que la temperatura, la humedad relativa, la altitud y la cobertura vegetal afectan la riqueza y abundancia de las hormigas; siendo también demostrado previamente por Valenzuela-González *et al.* (2008) en su estudio sobre la diversidad de hormigas en los agroecosistemas cafetaleros.

Guerrero & Sarmiento (2010) demostraron como era la distribución altitudinal de hormigas en la Sierra Nevada de Santa Marta Colombia, evidenciando una vez más, que a medida que la altitud aumenta disminuye la diversidad de hormigas, particularmente la de hábitos epigeos. En la publicación de Longino & Colwell (2011) se comenta como es la distribución de la riqueza de hormigas, la composición de especies y la compensación de la densidad en un gradiente altitudinal, identificando al factor temperatura como el principal determinante en la disminución de la diversidad, además, estos autores aseveran que si la temperatura y la productividad del hábitat están influenciando la disminución de la diversidad, esto debe ser indirectamente a través de los procesos de especiación y extinción.

Recientemente Lattke & Riera-Valera (2012), indagaron sobre la diversidad de formícidos en la hojarasca y el suelo de selvas nubladas en la Cordillera de la Costa, describiendo una disminución en la riqueza de especies la cual parece estar afectada por la altitud, aunque también puede variar en función del hábitat y sustrato. Los autores mencionaron que en localidades de mayor altitud existen un mayor número de especies raras y especializadas. En este sentido, expusieron que ignorar las hormigas de hábitos hipogeos puede conllevar a subestimar la diversidad particularmente en zonas montañosas.

Adicionalmente, Rodríguez & Lattke (2012) en su trabajo sobre la diversidad de hormigas a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de la Costa, en Venezuela, encontraron que a medida que se disminuía en la altitud se evidenciaba la mayor diversidad de especies. En este estudio el género *Solenopsis* fue el más rico en

especies (29 especies), seguido de *Pheidole*, *Strumigenys*, *Hypoconer* y *Gnamptogenys* con 22, 7, 6 y 5 especies respectivamente.

Un patrón diferente de variación en la diversidad parece ocurrir en ecosistemas, con condiciones ambientales más adversas, tal es el caso de los ecosistemas áridos. Un estudio realizado por Sanders *et al.*, (2003) sobre los patrones de riqueza de especies de hormigas en un gradiente altitudinal en un ecosistema árido muestra un patrón contrario al observado en los ecosistemas boscosos, por lo que sugieren que existe un aumento en la riqueza de especies de algunas taxas a medida que la altura aumenta, en donde la disminución de la temperatura y el aumento en las precipitaciones, pueden soportar altos niveles de producción primaria y reducir los niveles de estrés fisiológico en los organismos.

Resultados similares obtuvieron, Pérez-Sánchez *et al.*, (2012b), en un trabajo realizado en un gradiente de aridez, en la Península de Araya en el Estado Sucre, demostrando que existe una relación directa entre la disminución de la diversidad de hormigas y el aumento de las condiciones adversas, en un gradiente de aridez. En líneas generales, se ha mostrado como los factores, temperatura, humedad, cobertura vegetal, altitud entre otros, pueden influir sobre la composición de la diversidad de hormigas en algunos ecosistemas, por lo que resultaría interesante poder definir cuál de estos factores es el que define mejor la diversidad de estos organismos.

En los últimos años se ha realizado un gran número de trabajos en nuestro país, relacionados con las hormigas, pasando desde el área de la morfología de especies, revisiones taxonómicas, estudios ecológicos, de comportamiento y diversidad de especies, entre otros. Sin embargo, resulta escaso el conocimiento que se tiene sobre las comunidades de hormigas en determinadas regiones de nuestro país, por ende, el desarrollo de investigaciones que permitan conocer la composición y diversidad de estos insectos sin duda, permitirá aumentar el conocimiento de las hormigas, sus funciones en los ecosistemas y el impacto ocasionado por su pérdida, basándonos en el alto índice de degradación de hábitats que existe en la actualidad.

OBJETIVOS

Objetivo general:

- Determinar la diversidad de hormigas presentes en un gradiente altitudinal en el sector Cerro el Tigre, Parque Nacional Yurubí. Estado Yaracuy, Venezuela.

Objetivos específicos:

- Estimar la abundancia de las especies de hormigas presentes en el Cerro el Tigre, P. N. Yurubí, mediante el uso de distintos estimadores no paramétricos.
- Estimar la riqueza de especies de hormigas presentes en el sector Cerro el Tigre. P. N. Yurubí, mediante el uso de distintos estimadores no paramétricos.
- Estimar la equidad de especies de hormigas presentes en el área de estudio.
- Relacionar la diversidad de hormigas con la altitud presente en el Cerro el Tigre, P. N. Yurubí.

MARCO METODOLÓGICO

Área de Estudio

El Parque Nacional Yurubí se encuentra ubicado en la Sierra de Aroa (Estado Yaracuy), situada en el sector Centro Occidental de la Cordillera de La Costa (Fig. 1), al este de la Región Centro Occidental, entre los municipios San Felipe, Bolívar, Independencia y Cocorote, del estado Yaracuy. Posee una superficie de 23.670 hectáreas (16.8% del área circunscrita al estado Yaracuy) entre las coordenadas 10°20'00" N y 10°32'05" N, y 68°39'10" O y 68°49'11" O (Bevilacqua *et al.*, 2006). Comparándola con la Cordillera de la Costa presenta una constitución geológica, faunística y botánica similar a esta, pero con altos niveles de endemismo (Alvarado, 2008).

Los principales ecosistemas que se presentan en la Sierra de Aroa, corresponden con bosques húmedos premontanos, bosques húmedos montanos bajos, bosques secos tropicales y selvas nubladas (Delascio, 1977), teniendo un gradiente altitudinal que abarca desde los 100 hasta 1950 m. La flora regional corresponde a la provincia fitogeográfica del Caribe meridional (Huber & Alarcón, 1988). El clima es del tipo macrotérmico estacional, con una precipitación anual que supera los 1.000 mm al año y la temperatura media anual que pueden oscilar entre 10 – 26.5 °C (Rodríguez, 2000).

Para los muestreos relacionados con este estudio, se tomaron en consideración tres localidades las cuales fueron debidamente georeferenciadas; ubicadas en un rango altitudinal comprendido entre 1300-1700 msnm, en el sector cerro "El Tigre" (Fig. 2), específicamente a 1300, 1500 y 1700 msnm. Este lugar está caracterizado por una vegetación típica de selva nublada con un nivel moderado de afectación a lo largo de su periferia; presenta un estrato arbustivo y arbóreo desarrollado, con árboles que alcanzan los 30m de altura, en donde son muy abundantes las bromelias, gesneriáceas, helechos, orquídeas, así como, las familias Lauraceae, Clusiaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae, Lecythidaceae, Marantaceae, Moraceae, Podocarpaceae,

Asteraceae, Cyatheaceae, Bombacaceae y Arecaceae (Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011).

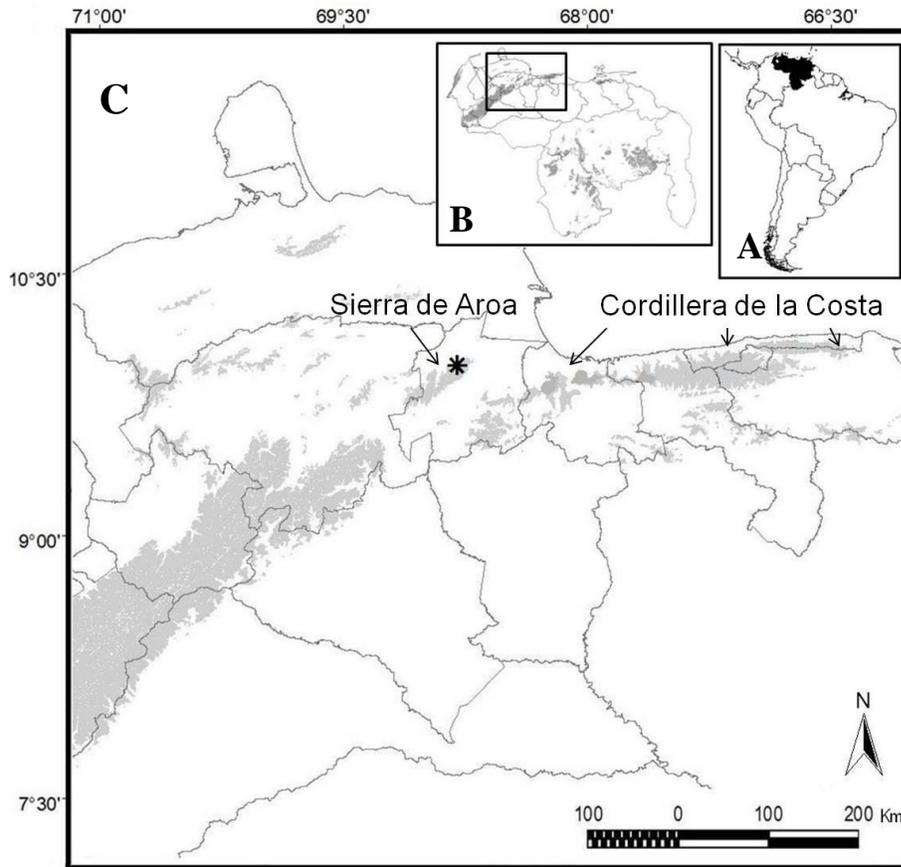


Figura 1. Ubicación relativa del área de estudio, (*) Parque Nacional Yurubí. Estado Yaracuy, Venezuela. Las letras muestran la ubicación a distintas escalas A= Regional, B= Nacional y C= Local. La zona gris indica las alturas superiores a los 1000 m. (Tomado de: Garcia *et al.*, 2013)

Colecta de Muestras

La colecta de las muestras mirmecológicas se realizó ajustándose al protocolo ALL (*Ants of the Leaf Litter Protocol*) propuesto por Agosti & Alonso (2000). Se tomaron para este trabajo tres lugares de muestreo en el sector Cerro el Tigre a 1300 (10°25'45.9'' N – 68°49'02.9'' E), 1500 (10°24'55.0'' N – 68°49'80.2'' E) y 1700 msnm (10°24'55.2'' N - 68°48'58.2'' E). Para esto se trazaron por sitio de muestreo

dos transectas lineales de 100 metros cada una, con una distancia de separación entre ellas de 20 metros.

Cada transecta estuvo conformada por 10 estaciones, separadas 10 metros una de la otra, en cada estación se colocó una trampa de caída la cual permaneció en el campo por un tiempo de 48 horas. Las trampas de caída consistían en envases plásticos de 250 mL de capacidad, enterrados al ras del suelo. Estos envases se llenaron hasta la mitad de su capacidad con una mezcla de agua y una solución jabonosa, ambas en igual proporción, evitando que los insectos colectados escaparan. Los ejemplares hallados en las trampas fueron retirados con ayuda de coladores de plástico, pinzas entomológicas o usando un pincel como brocha para barrer los ejemplares. Posteriormente se depositaron en viales con etanol al 90% y fueron trasladados al laboratorio de docencia VIII ubicado en el Departamento de Biología de la Universidad de Carabobo.

En el laboratorio las muestras colectadas se separaron en morfotipos para luego hacer un montaje en seco de cada morfotipo encontrado, para su identificación taxonómica hasta el nivel taxonómico más bajo posible con ayuda de una lupa estereoscópica binocular (LABOMED-C2M26) y de las claves apropiadas para esto, así como comparándolos con los ejemplares depositados en la colección de hormigas del Museo del Instituto de Zoología Agrícola “Francisco Fernández Yépez” (MIZA). Cada envase con la muestra colectada, se identificó con el lugar de la colecta, fecha, técnica de captura, transecta o trampa (número) y el colector.

Además, se tomaron en cada lugar de muestreo 20 muestras de hojarasca con una cuadrata de 1m², tomadas con una separación de 10 metros entre colecta y colecta; estas se tomaron del lado contrario a donde fueron colocadas las trampas de caída, sobre la misma línea de transecta marcada. En cada punto de muestreo se colectó la hojarasca, golpeando previamente la zona demarcada para perturbar a las hormigas que se encontraban anidando y provocar su salida de los escondites. La hojarasca colectada se tamizó y se guardó en bolsas de tela para después ser procesadas en un

extractor mini-Winkler (Fisher, 1996), una adaptación del extractor Winkler (Besuchet *et al.*, 1987), durante 48 horas. La fauna atrapada fue llevada al laboratorio para su posterior identificación. Las muestras se almacenaron e identificaron, tal como se mencionó anteriormente.

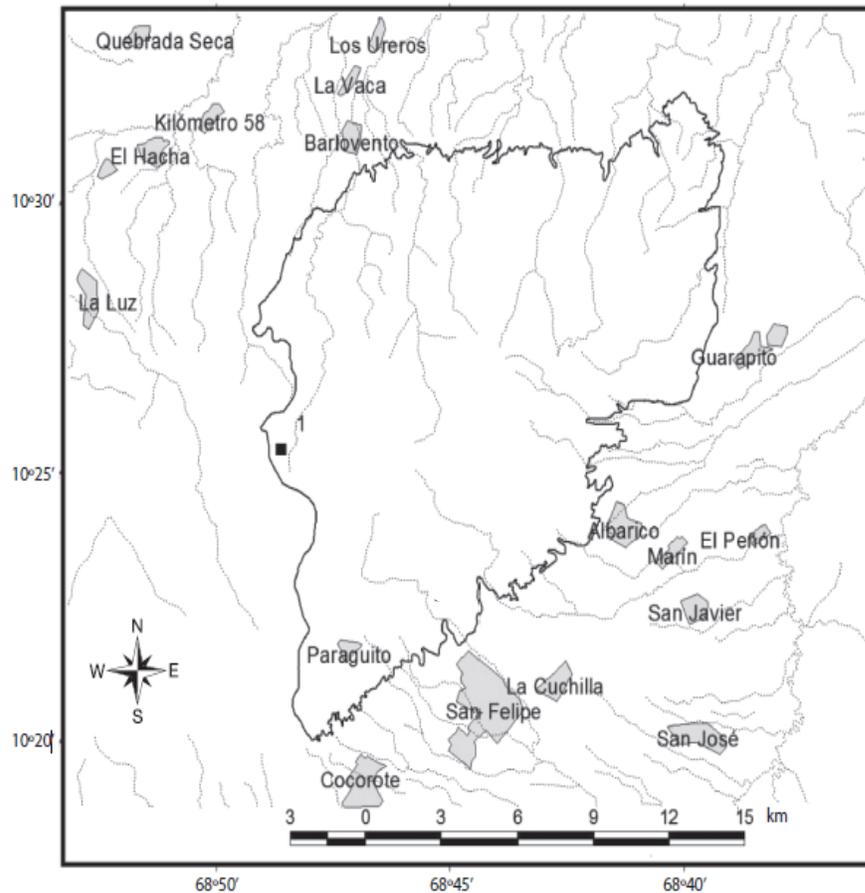


Figura 2. Límites del Parque Nacional Yurubí (Yaracuy, Venezuela), localización del área de estudio. 1= Cerro El Tigre (10°24'16" N y 68°48'2" E). En gris se muestran los centros poblados aledaños. (Tomado de: Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011).

Por último se llevó a cabo una colecta manual en la zona del muestreo durante una hora al día, por cada día de muestreo, con ayuda de pinzas entomológicas, hisopos humedecidos con alcohol y pinceles, permitiendo llegar a un mayor número de lugares y así capturar individuos que con los otros métodos no se podrían atrapar. Los individuos colectados se procesaron tal y como se hizo para los métodos previamente descritos. Una vez identificados, los ejemplares se depositaron en el Museo de

Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC) y en el Museo del Instituto de Zoología Agrícola “Francisco Fernández Yépez” (MIZA).

Adicionalmente se tomaron medias ambientales, tales como la temperatura y la humedad, mediante el uso de un termohigrómetro digital (Fisher-Scientific®); estas medidas fueron tomadas durante los tres días que duro el muestreo en cada localidad. Por otra parte se tomaron medidas relacionadas con la comunidad vegetal presente en el bosque, como altura, diámetro a la altura del pecho (DAP) y porcentaje de cobertura. Estas medidas se tomaron en una parcela de 30x3 metros en cada localidad de muestreo, tanto la altura como el porcentaje de cobertura fueron estimados por el colector en cada localidad.

Análisis de los datos

Al ser las hormigas organismos coloniales los análisis se fundamentaron en la incidencia (presencia o ausencia) de especies por unidad de muestreo (Romero & Jaffé, 1989; Fisher 1996 y Longino 2000) y fueron excluidos del análisis a las reinas y machos puesto que su presencia no necesariamente indica que exista un nido establecido.

La frecuencia de aparición de cada especie fue señalada gráficamente mediante estadísticas descriptivas. Por cada localidad de muestreo se calculo la riqueza específica (expresada en número de especies de hormigas por sitio de muestreo) usando el índice de Margalef (D_{Mg}) el cual permite relacionar el número de especies de acuerdo a la frecuencia total de aparición de las especies (Fernández, 2003a). Para calcular la riqueza específica este índice hace uso de la siguiente fórmula:

$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$$

Donde:

S = Número de especies colectadas

N= Frecuencia total de aparición de las especies capturadas.

En el caso de existir una sola especie no se utiliza como numerador $S - 1$ sino S porque esto daría como resultado un D_{Mg} igual a cero (Álvarez *et al.*, 2006).

Adicionalmente, para considerar la suficiencia o insuficiencia del muestreo en cada sitio respecto la riqueza de especies presentes se estimó la riqueza con los métodos calculados por EstimateS 8.2 después de 100 aleatorizaciones de las muestras: ICE, Chao 2, y Jackknife de Segundo Orden (JK2). El estimador basado en la cobertura de incidencia (ICE) se basa en la cantidad de especies que ocurren en 10 o menos unidades de muestreo (Chazdon *et al.*, 1998) y es poco sensitivo a los efectos de baja densidad de muestreo y una distribución no aleatoria de especies. Por su parte, El estimador Chao 2 trabaja con datos de incidencia y se vale de la cantidad de especies que están presentes en una o dos de las unidades de muestreo (Colwell & Coddington, 1994) y el estimador JK2 usa la cantidad de especies que se hallan tanto en una como en dos muestras.

Para medir la abundancia de especies en primer lugar se tomó la Serie de Hill para estimar las especies que se encuentren mejor representadas, este índice no es más que una medida del número de especies cuando cada una es ponderada por su abundancia relativa; a medida que aumenta el número de especies, las más raras se vuelven menos importantes. La siguiente fórmula es usada para calcular los números de la serie de Hill:

$$N_k = (\sum(p_i^k))^{1/(1-k)}$$

Donde la derivación de esta ecuación genera diferentes órdenes denominados k ($k=0$ ó 1 ó 2), en particular.

Si $k=0$, entonces $N_0=S$ (número total de especies).

$$N_1 = e^{H'} = \exp(\sum p_i (-\log p_i))$$

$$N_2 = 1/\lambda = 1/\sum p_i^2$$

Dónde:

p_i = abundancia proporcional de la especie i , (número de individuos de la especie i entre la frecuencia total de aparición de las especies).

N_1 = Número de especies abundantes

N_2 = Número de especies muy abundantes.

Finalmente, se tomó en cuenta la abundancia de cada especie y que tan uniformemente se distribuye esta; acá, usamos el índice de equidad de Shannon-Wiener. Este método básicamente asume que todas las especies están representadas en las muestras y evalúa que tan uniforme es la abundancia de las especies. El índice calcula la equidad de especies usando la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad \gamma \quad \sum p_i = 1$$

Dónde:

P_i = Abundancia proporcional de especies i (Número de especies entre la frecuencia total de aparición de las especies).

Este índice puede adquirir valores entre 0 y LogS cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos. Se ve influenciado por las especies más abundantes (Álvarez *et al.*, 2006).

Para abordar el problema de la imposibilidad de registrar la totalidad de especies presentes, acentuado en grupos hiperdiversos como las hormigas, se valoró la suficiencia del inventario realizado mediante una curva de acumulación de especies; de manera que se observara de forma gráfica como las especies van apareciendo en las unidades de muestreo o de acuerdo con el incremento en el número de individuos. Este gráfico tiene definido como eje Y el número de especies acumuladas y el eje X es el número de unidades de muestreo. Para esto se usó el programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009), que aleatoriza toda la información y realiza los cálculos del número

de especies observadas y esperadas utilizando una serie de estimadores y considerando las desviaciones estándar proveniente del proceso de aleatorizaciones (Álvarez *et al.*, 2006).

Para realizar las respectivas comparaciones entre los sitios de muestreos (diversidad beta) se hizo uso de el índice Jaccard de Chao (Chao *et al.*, 2005), el cual se basa en la probabilidad que de una incidencia escogida al azar (detección de especie) de cada una de dos ensamblajes, ambas van a representar especies compartidas, aunque no necesariamente las mismas especies compartidas. También se calculó el estimador de este valor, el cual toma en cuenta el efecto de especies raras compartidas no observadas. Finalmente, el grado de disimilitud de especies entre cada transecto se evaluó calculando la complementariedad $C_{ab} = U_{ab}/S_{ab}$, donde U_{ab} es el número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios, $a+b-2c$, y S_{ab} es la riqueza total para ambos sitios, $a+b-c$ (Colwell & Coddington 1994). Un valor de 1 ocurre cuando todas las especies de hormigas de cada transecta son diferentes, y en el caso de ser idénticas sería cero.

De igual manera se compararon las estaciones de muestreo mediante un análisis de correspondencia no paramétrico, en base a la frecuencia de aparición de las especies colectadas. Este se llevo a cabo haciendo uso del programa Past® 3.0. Este análisis construye un diagrama cartesiano basado en la asociación entre las variables analizadas. En dicho grafico, se representan conjuntamente las distintas modalidades de la tabla de contingencia, de forma que la proximidad entre los puntos representados está relacionada con el nivel de asociación entre dichas modalidades. Por último, se realizó un análisis de correlación lineal de Pearson con el programa Past® 3.0, que nos permitió comparar las estaciones de muestreo en base a los parámetros ambientales que fueron evaluados (temperatura, humedad relativa y comunidad vegetal). Este análisis emplea métodos para medir la significación del grado o intensidad de asociación entre dos o más variables.

RESULTADOS

Composición taxonómica

El estudio se desarrolló a través de 3 muestreos, desde el mes de mayo hasta julio de 2013, por lo que el muestreo se llevó a cabo entrada la época de lluvias. Se registró un total de 6 subfamilias, 24 géneros y 46 especies para todo el muestreo. Los individuos que no se logro identificar hasta el nivel de especie, se muestran como morfoespecies (Tabla I).

Se encontraron 33 especies y 18 géneros en las muestras de hojarasca, mientras que en las trampas de caída se logró coleccionar 25 especies pertenecientes a 20 géneros. Las subfamilias que presentaron mayor número de géneros fueron Myrmicinae (11), Ponerinae (4), Formicinae y Dorylinae con 3 géneros cada una (Fig. 3).

Los géneros con mayor número de especies fueron *Pheidole sp.* (10), *Solenopsis sp.* (5) y *Gnamptogenys sp.* (4). La diversidad de *Pheidole* y *Solenopsis* destaca en comparación al resto de los géneros, constituyendo estos dos grupos el 22% y 11% respectivamente de la diversidad total y el 33% entre las dos de toda la diversidad. La mayor diversidad de especies en *Pheidole* se encontró en la localidad de mayor altitud (1700 msnm) con 4 especies coleccionadas, lo cual representa el 40% de la diversidad total del género. Solo una especie de este género se encontró en todas las estaciones muestreadas.

En cuanto a *Solenopsis* tanto en la estación intermedia (1500 msnm) como en la estación de menor altitud (1300 msnm) la diversidad fue similar con 2 especies coleccionadas en cada sitio. Constituyendo esto el 40% de la diversidad total del género en las estaciones muestreadas. Ninguna de las especies de este género fue hallada en más de una estación.

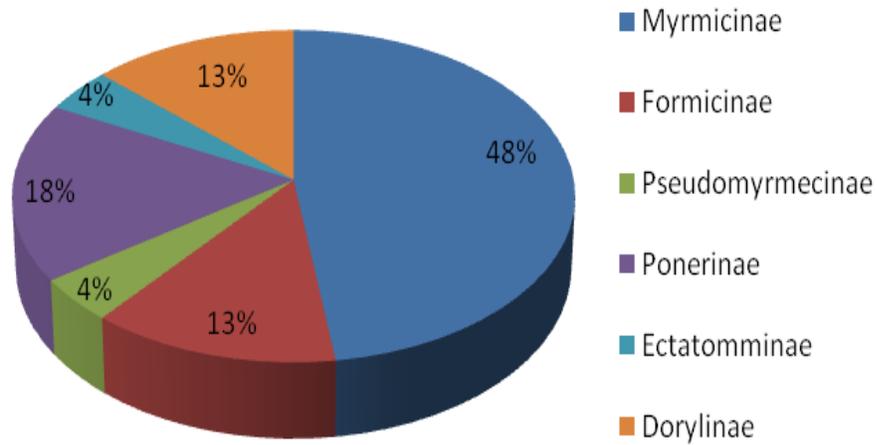


Figura 3. Aporte de géneros por cada subfamilia colectada en la tres estaciones muestreadas (N= 24).

De todas las especies colectadas, ocho aparecieron en todas las estaciones de muestreo, *Acromyrmex sp.*, *Pheidole sp5*, *Strumigenys sp1*, *Pachycondyla unidentata*, *Hypoponera parva*, *Labidus praedator*, *Cyphomyrmex cf rimosus* y *Rogeria belti*. La estación de 1300 msnm obtuvo la mayor cantidad de especies colectadas seguidas de 1500 msnm y por último 1700 msnm mientras que, el número de especies exclusivas de cada localidad es del 50% del total de cada localidad excepto en la localidad de mayor altitud donde sobrepasa el 60% del total.

La estación media (1500 msnm) presentó el mayor número de especies con incidencia única 54% del total de las especies colectadas en esa zona, seguida de la estación superior (1700 msnm) con un 44% especies de incidencia única y la estación inferior (1300 msnm) con un 24% de total de especies de incidencia única. Las cifras de especies colectadas y especies con incidencia única y duplicada se resumen en la tabla II.

Tabla I. Especies colectadas en cada estación. Las altitudes expresadas en metros corresponden a cada una de las localidades muestreadas. H= muestras colectadas a partir de la hojarasca, TC= Muestras colectadas mediante el uso de trampas de caída. Los números enteros corresponden a la cantidad de veces que fue colectada la especie por unidad de muestro (cuadrícula o trampa de caída) y entre paréntesis está la frecuencia relativa (N/20) para cada especie en cada estación.

| Taxones | H 1700 m | H 1500 m | H 1300 m | TC 1700 m | TC 1500 m | TC 1300 m |
|-------------------------------|----------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|
| MYRMICINAE | | | | | | |
| <i>Pheidole sp1</i> | | 1(0,05) | | | | |
| <i>Pheidole sp2</i> | 2(0,10) | | | | | |
| <i>Pheidole sp3</i> | 1(0,05) | | | 1(0,05) | | |
| <i>Pheidole sp4</i> | | 1(0,05) | | | | |
| <i>Pheidole sp5</i> | 7(0,35) | 18(0,9) | 11(0,55) | 15(0,75) | 17(0,85) | 15(0,75) |
| <i>Pheidole sp6</i> | | | 3(0,15) | | | 2(0,15) |
| <i>Pheidole sp7</i> | | | | | | 3(0,15) |
| <i>Pheidole sp8</i> | | | 1(0,05) | | | |
| <i>Pheidole sp 9</i> | | 1(0,05) | | | | |
| <i>Pheidole sp10</i> | 1(0,05) | | | | | |
| <i>Solenopsis sp1</i> | | | | | | 1(0,05) |
| <i>Solenopsis sp2</i> | | 4(0,20) | | | | |
| <i>Solenopsis sp3</i> | | 1(0,05) | | | | |
| <i>Solenopsis sp4</i> | | | 4(0,20) | | | |
| <i>Solenopsis sp5</i> | 1(0,05) | | | | | |
| <i>Acromyrmex sp1</i> | | 1(0,05) | | 2(0,10) | | 2(0,10) |
| <i>Hylomyrma sp1</i> | | | 2(0,10) | | | |
| <i>Cyphomyrmex cf rimosus</i> | 18(0,90) | 9(0,45) | 10(0,50) | | | 4(0,20) |
| <i>Megalomyrmex leoninus</i> | | | | | | 1(0,05) |
| <i>Megalomyrmex sp2</i> | | 1(0,05) | 4(0,20) | | | |
| <i>Rogeria belti</i> | 2(0,10) | | 1(0,05) | | 1(0,05) | |
| <i>Crematogaster sp1</i> | | 1(0,05) | | | | |
| <i>Crematogaster sp2</i> | 1(0,05) | | | | | |
| <i>Crematogaster sp3</i> | | | | | 1(0,05) | |
| <i>Octostruma rugifera</i> | | | | 1(0,05) | | |
| <i>Trachymyrmex sp</i> | | | | | | 3(0,15) |
| <i>Strumigenys sp.</i> | 3(0,15) | 10(0,50) | 8(0,40) | 1(0,05) | | 1(0,05) |

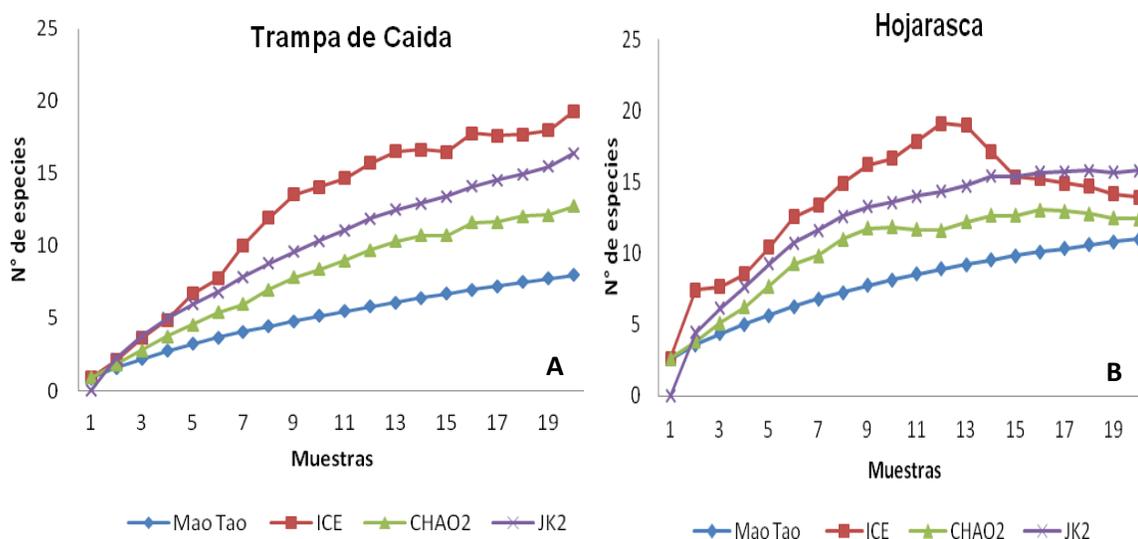
Tabla I. Continuación...

| Taxones | H 1700 m | H 1500 m | H 1300 m | TC 1700 m | TC 1500 m | TC 1300 m |
|---------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|
| FORMICINAE | | | | | | |
| <i>Camponotus sp1</i> | | 2(0,10) | | | | |
| <i>Camponotus sp2</i> | 2(0,10) | | | | | |
| <i>Nylanderia sp1</i> | 1(0,05) | | | | | |
| <i>Nylanderia sp2</i> | | | | | | 2(0,10) |
| <i>Myrmelachista reclusi</i> | | | | | 2(0,10) | |
| PSEUDOMYRMICINAE | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex gracilis</i> | | | | | | 2(0,10) |
| PONERINAE | | | | | | |
| <i>Anochetus simoni</i> | | 4(0,20) | 6(0,30) | | | 1(0,05) |
| <i>Pachychondyla unidentata</i> | | 1(0,05) | | 3(0,15) | 2(0,10) | 2(0,10) |
| <i>Pachychondyla impressa</i> | | | | | 1(0,05) | 2(0,10) |
| <i>Leptogenys unistimulosa</i> | | | | | 2(0,10) | |
| <i>Leptogenys tiobill</i> | | | | 1(0,05) | | |
| <i>Hypoponera parva</i> | 3(0,15) | 1(0,05) | 14(0,70) | | | 3(0,15) |
| ECTATOMMINAE | | | | | | |
| <i>Gnamptogenys continua</i> | | | | | | 3(0,15) |
| <i>Gnamptogenys striatula</i> | | 7(0,35) | | | 5(0,25) | 2(0,10) |
| <i>Gnamptogenys fieldi</i> | | | 1(0,05) | | | |
| <i>Gnamptogenys sp1</i> | | | 1(0,05) | | | |
| DORYLINAE | | | | | | |
| <i>Labidus praedator</i> | | | 3(0,15) | 1(0,05) | 1(0,05) | 2(0,10) |
| <i>Nomamyrmex esenbeckii</i> | | 4(0,20) | | | | 1(0,05) |
| <i>Eciton burchelli</i> | | 1(0,05) | | | | |

En la estación 1700 msnm se colectaron 17 especies, siendo 10 especies únicas de este lugar. A nivel de subfamilias Myrmicinae presento mayor riqueza (8 géneros y 11 especies) seguida por Ponerinae y Formicinae (2 géneros y 2 especies) respectivamente, la mayor riqueza de especies vino dada por *Pheidole sp.* (4 especies), mientras que el resto de los géneros solo aportó 1 especie cada uno. Las cifras de especies recolectadas con incidencias muy bajas se resumen en la tabla II. Las curvas de acumulación de especies tanto para hojarasca como para trampas de caída no se aproximaron a una asíntota (Fig. 4A y 4B). Se observa como las curvas muestran comportamientos diferentes en ambos casos (trampas de caída y hojarasca)

en el caso de las curvas de acumulación de especie para las trampas de caída, estas muestran un crecimiento constante de la curva a medida que el numero de muestras aumenta, mientras que en las de hojarasca el comportamiento de la curva tiene hacia una estabilización de la misma cuando el numero de muestras colectadas es mayor.

Figura 4. Curvas de acumulación de especies para la estación de muestreo 1700 msnm. (A) Muestras colectadas en trampas de caída (TC) en cada localidad, (B) muestras colectadas en hojarasca (H). Usando los estimadores Mao Tau, CHAO2, Jackknife 2 e ICE.



En cuanto a las curvas obtenidas para los estimadores CHAO2 y Jackknife2 de las muestras colectadas (Fig. 4A) mediante trampas de caída, presentan un crecimiento similar, sin mostrar indicio de estabilización. De igual forma se comporta la curva del estimador basado en la cobertura de incidencia ICE. Por su parte los valores de estos estimadores para hojarasca (Fig. 4B) muestran cómo va ocurriendo una estabilización en el crecimiento de la curva a medida que el numero de muestra aumenta (CHAO2 y Jackknife2), mientras que en el estimador ICE la curva comienza a mostrar una pendiente negativa a partir de las 12 muestras por ende disminuyendo su crecimiento. Este comportamiento presentado por las curvas fue evaluado estadísticamente mediante una prueba de Kolmogórov-Smirnov $P(D \ll 0.05)$ mediante la cual se pudo evidenciar que existían diferencias estadísticamente significativas por lo que las

variables independientes tienen diferente distribución. Apoyando lo que se había comentado con anterioridad acerca de la diferencia en cuanto al número de especies colectadas basados en la técnica de muestreo usada y en la efectividad de la misma.

Tabla II. Especies colectadas y especies con incidencias única y duplicada en cada localidad muestreada. ¹ especies colectadas en cada localidad, ² especies colectadas únicamente en esa localidad, ³ especies con incidencia única (0.05) y su proporción del número total en esa localidad, ⁴ especies con incidencia doble (0.10) y su proporción del número total de especies en esa localidad. Riqueza de especies según los indicadores: ⁵ ICE, ⁶ CHAO 2, ⁷ Jackknife 2, ⁸ rango mínimo y máximo de la proporción de especies colectadas según los estimadores.

| Localidad | Colectadas ¹ | Exclusivas ² | Únicas ³ | Duplicadas ⁴ | ICE ⁵ | Chao 2 ⁶ | JK2 ⁷ | % Rango ⁸ |
|-----------|-------------------------|-------------------------|---------------------|-------------------------|------------------|---------------------|------------------|----------------------|
| 1700 msnm | 17 | 10 | 7(44%) | 5(31%) | 21 | 18 | 23 | 70-89% |
| 1500 msnm | 24 | 12 | 13(54%) | 3(13%) | 48 | 39 | 43 | 50-62% |
| 1300 msnm | 26 | 13 | 7(27%) | 7(27%) | 32 | 28 | 32 | 81-93% |

En la segunda estación de muestreo (1500 msnm) fueron colectadas 24 especies correspondientes a 17 géneros, siendo exclusivas de este lugar 12 especies (Tabla II). De forma similar a la localidad anterior Myrmicinae fue la subfamilia que presentó mayor riqueza (13 especies y 7 géneros) seguida por Ponerinae (4 especies y 3 géneros) y por último Dorylinae con (3 especies y 3 géneros), nuevamente fue *Pheidole* el género que aportó más especies a la localidad con un total de 4 especies presentes en esta zona, seguido por los géneros *Pachycondyla*, *Solenopsis* y *Crematogaster* con 2 especies cada uno. En esta estación de muestreo las curvas de acumulación de especie Mao Tao tanto para hojarasca como para trampas de caída (Fig. 5A y 5B) no se aproximaron a una asíntota, ambas curvas muestran un crecimiento relacionado al aumento del número de muestras colectadas.

Por su parte las curvas para los estimadores CHAO2, Jackknife2 e ICE (Fig. 5A) de las muestras de trampas de caída presentan una detención en el crecimiento de su pendiente luego de pasadas las 14 muestras, haciéndose luego de este punto negativa la pendiente de las curvas, lo cual es más notorio el estimador ICE en comparación con los estimadores CHAO2 y Jackknife2. Caso contrario ocurre en las curvas obtenidas para estos mismos estimadores pero con las muestras colectadas en hojarasca (Fig. 5B), donde existe un crecimiento en las pendientes a medida que el

tamaño del número de muestras aumenta (CHAO2 y JK2); en la curva del estimador ICE se muestra como existe un crecimiento acelerado con las primeras muestras colectadas para luego hacerse más lento dicho crecimiento a partir de la muestra 2.

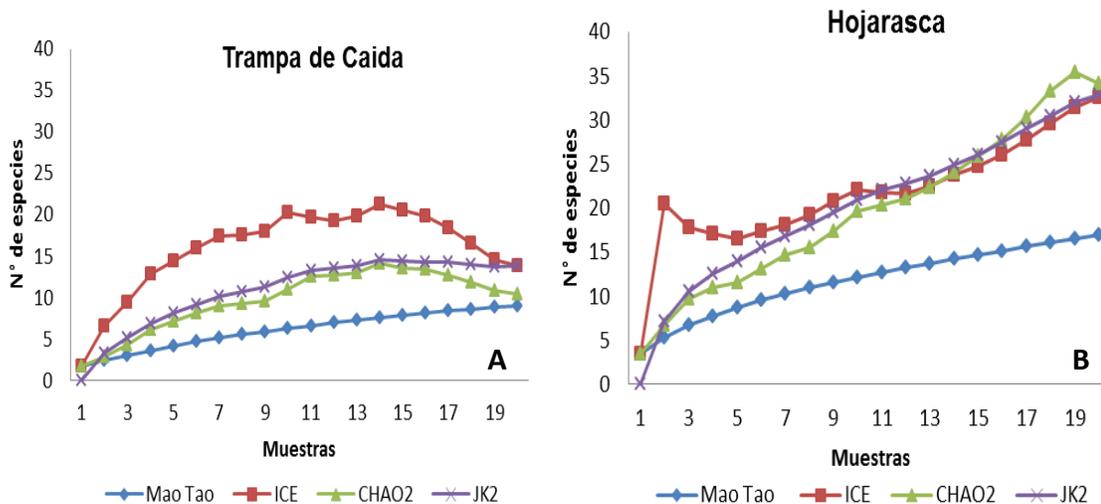


Figura 5. Acumulación de especies colectadas para la estación de muestreo 1500 msnm, (A) para las muestras colectadas mediante el uso de trampas de caída (TC) y (B) para las muestras colectadas en la hojarasca (H). Usando los estimadores Mao Tau, CHAO2, Jackknife 2 e ICE.

De igual forma los resultados mostrados en estas graficas fueron comparados estadísticamente mediante una prueba de Kolmogórov-Smirnov P ($D < 0.05$) lo cual nos reafirmo que existían diferencias significativas entre las técnicas de muestreo aplicadas en la zona de estudio y por ende en la manera en que se comportaban las curvas de acumulación de especie generadas para la zona en cuestión.

Finalmente en la última estación de muestreo (1300 msnm) se recolectaron 26 especies pertenecientes a 17 géneros, de las cuales 7 especies eran exclusivas para esta zona (tabla II). En cuanto a las subfamilias nuevamente Myrmicinae fue la que apporto la mayor riqueza para la zona en cuestión (13 especies y 9 géneros) seguida por la subfamilia Ponerinae (4 especies y 3 géneros) y por último la subfamilia Dorylinae (2 especies y 2 géneros). En esta localidad *Pheidole* y *Gnamptogenys* fueron los géneros que más aportaron a la riqueza de especies con 4 especies cada

uno, seguidos por los géneros *Solenopsis*, *Megalomyrmex* y *Pachycondyla* con 2 especies cada uno.

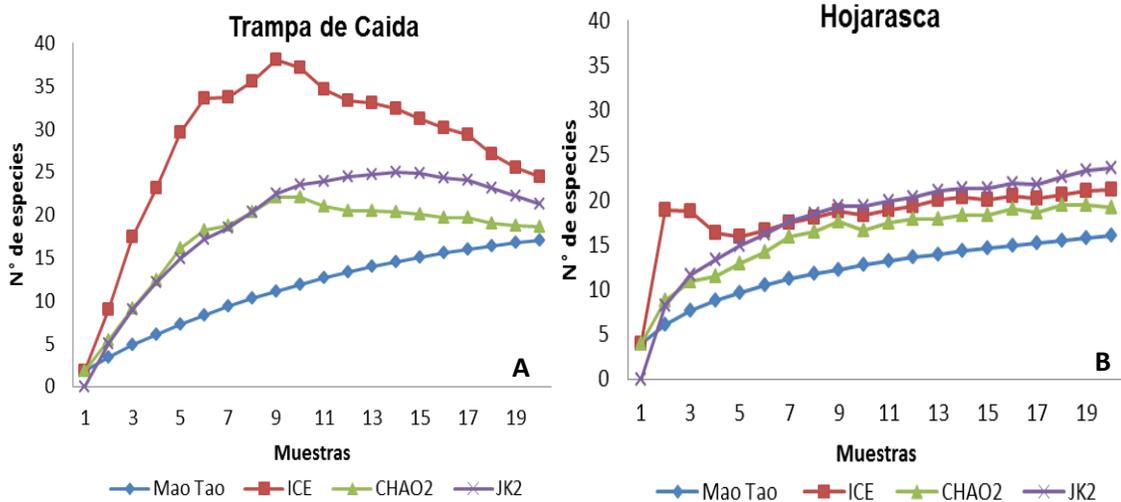


Figura 6. Curva de proyección de diversidad de especies para la estación de muestreo 1300 msnm, (A) muestras de trampas de caída (TC) y (B) para las especies colectadas en hojarasca (H). Usando los estimadores Mao Tau, CHAO2, Jackknife 2 e ICE.

En este punto de muestreo las curvas de acumulación de especie Mao Tao tanto para hojarasca como trampas de caída (Fig. 6A y 6B) muestran un crecimiento en su pendiente a medida que el tamaño muestral aumenta, cabe destacar, que en ninguna de las curvas se presentó una tendencia a la formación de una asíntota. De igual forma las curvas de los estimadores (CHAO2, JK2 e ICE) para las muestras de trampas de caída muestra una tendencia al decrecimiento de su pendiente cuando el tamaño muestral se hace mayor, caso contrario ocurre con las muestras obtenidas en hojarasca (Fig. 6B) donde los estimadores muestran un crecimiento de la pendiente relacionado con el aumento en el número de muestras colectadas. La curva para el estimador basado en la cobertura de incidencia (ICE) señala como en las primeras muestras colectadas aparece un gran número de especies para la zona, por lo que existe en la curva un crecimiento precipitado de la pendiente que luego decae y permanece estable con el aumento en el número de muestras colectadas. La prueba estadística no paramétrica de Kolmogórov-Smirnov nos indica que existen diferencias significativas $P(D \ll 0.05)$ entre cada método de muestreo utilizado, tal como ocurrió

en los casos anteriores; ratificando lo que a simple vista se muestra y es que existe una diferencia en los comportamientos de las curvas graficadas, relacionado al tipo de método de muestreo que se uso para coleccionar las especies.

Fueron comparados las diferencias entre los pisos altitudinales y los métodos de colecta usado en cada estación de muestreo mediante una prueba de bondad de ajuste de X^2 con lo cual se pudo constatar ($P \gg 0.01$) que no existe relación entre el método de muestreo empleado y la cantidad de especies coleccionadas en un piso altitudinal u otro, pudiéndose decir que existe una independencia entre las variables analizadas.

Si nos fijamos en estas curvas podemos ver como el número de especies coleccionadas que muestran los estimadores (valores esperados) siempre está por encima de los valores graficados para las especies coleccionadas Mao Tau (valores observados), lo cual se espera que ocurra así, ya que estos estimadores hacen una proyección del número de especies (riqueza de especies) que debería haber en las zonas muestreadas en base a lo que se colecto. Haciéndonos notar que hace falta un mayor esfuerzo de muestreo para coleccionar todas las especies de dicha zona, esto podemos ratificarlo al ver los gráficos, los cuales no muestran en ningún momento la formación de asíntotas que nos indicaría que el número total de especies del sitio ha sido coleccionado.

Diversidad Beta

El número de especies coleccionadas aumentó a medida que el gradiente altitudinal disminuía reportándose para la estación 1700 msnm un total de 16 especies coleccionadas, mientras que, para la estación 1300 msnm las especies coleccionadas fueron 26 (Tabla II). Los valores mostrados por los estimadores de similitud Chao Jaccard señalan a las estaciones 1500 msnm y 1300 msnm como las más similares, seguidos por las estaciones 1700 msnm y 1500 msnm y finalmente las que menos similares son 1700 msnm y 1300 msnm. La estimación del valor del estimador Chao Jaccard mostró patrones similares a los anteriormente descritos, pero los valores “verdaderos” están ubicados entre el 20-30%, por encima del valor de Chao Jaccard tradicional.

Por su parte los valores de complementariedad reflejan los del medidor de similitud, donde la fauna que se parece menos entre sí, es la de la zona alta (1700 msnm) y la zona baja (1300 msnm), mientras que, las zonas más parecidas en cuanto a la mirmecofauna que presentan son la zona media (1500 msnm) y la zona baja (1300 msnm) reflejado igualmente por los estimadores de similitud calculados (Tabla III).

Tabla III. Comparaciones entre estaciones de muestreo. ¹ Numero de especies compartidas entre las dos zonas, ² Valores del medidor de similitud Chao Jaccard, ³ y de su respectivo estimador, ⁴ Valores del medidor de disimilitud o complementariedad.

| Zona 1 | Zona 2 | Spp Compartidas ¹ | Chao Jaccard ² | Chao Jaccard Est ³ | Complementariedad ⁴ |
|--------|--------|------------------------------|---------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| 1700 m | 1500 m | 8 | 0.281 | 0.492 | 0.751 |
| 1700 m | 1300 m | 8 | 0.202 | 0.414 | 0.764 |
| 1500 m | 1300 m | 12 | 0.371 | 0.547 | 0.541 |

Estos resultados fueron comprobados mediante un análisis de correspondencia (Fig. 7), donde se evidencia que efectivamente las zonas de 1500 msnm y 1300 msnm están asociadas a las mayores frecuencias de especies colectadas, comparadas con las capturadas en 1700 msnm que mostraron menor frecuencia. Vemos como las zonas de 1300 msnm y 1500 msnm están asociadas al primer eje del grafico el cual retiene un 56% de la varianza del sistema, mientras que, el resto de la varianza es retenida por el eje 2 (44%) al cual se encuentra asociada la estación de mayor altitud 1700 msnm. Además podemos ver en este grafico como se forman tres grupos separados, en los cuales se encuentran un gran número de especies agrupadas, estas son las especies que solo aparecieron en esa zona de muestreo y presentaban incidencias muy bajas, especies como *G. continua*, *E. burchelli* o *L. tiobill*, que solo aparecieron en una estación de muestreo y en baja proporción, se encuentran dentro de estos grupos. En la figura se ve claramente la tendencia de las especies a ubicarse hacia uno u otro lugar en el grafico de acuerdo a su frecuencia de captura, vemos como *A. simoni*, *P. impresa* y *Megalomyrmex sp2* se encuentran entre 1500 msnm y 1300 msnm direccionadas hacia esta última zona de muestreo donde aparecieron con mayor frecuencia.

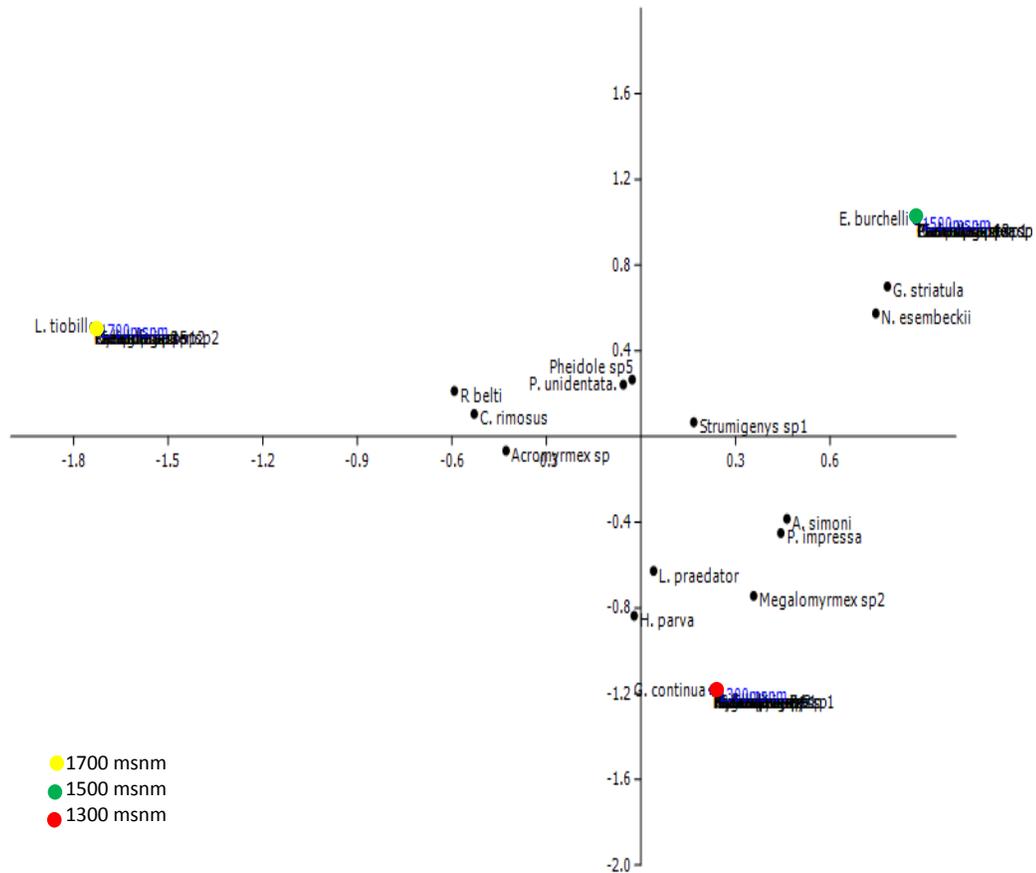


Figura 7. Biplot del análisis multivariante de correspondencia para evaluar la frecuencia de especies colectadas en los gradientes evaluados.

Por otra parte, vemos que cercano al cruce de los ejes se encuentran ubicadas un grupo de especies, estas son esas especies que presentaron altas frecuencias de captura y que fueron colectadas en los tres pisos altitudinales muestreados, en primer lugar vemos un grupo de especies que parecen estar direccionadas hacia el punto de la estación 1700 msnm (*Pheidole sp5*, *P. unidentata*, *C. rimosus*, *Acromyrmex sp1* y *R. belti*) en donde tuvieron mayor incidencia de colecta y otro grupo formado por *L. praedator*, *H. parva* y *Strumigenys sp1* cuyas frecuencias de colectas las asocian más a las estaciones media e inferior (1500 y 1300 msnm respectivamente) donde aparecieron con mayor frecuencia.

Índices de diversidad

Al calcular los índices de diversidad para cada estación muestreada (Fig. 8) vemos como existe una tendencia al aumento del valor de cada uno de estos índice en relación con la disminución de la altitud de la zona muestreada; como es notable, la localidad 1300 msnm fue la que presento el mayor valor de riqueza de especies, calculado mediante el índice de Margalef, mientras que, los valores para este índice en la estación de mayor altitud (1700 msnm) fue el más bajo reportado.

Los números obtenidos para las especies abundantes (N_1) y muy abundantes (N_2) en todas las estaciones de colecta estuvieron ubicados en un intervalo entre 1 y 16 especies, siendo, la localidad 1300 msnm la que presentó el mayor número de especies abundantes (15.78) y a su vez el menor número de especies muy abundantes (1.10), en este caso, la estación 1700m es la que presenta el mayor número de especies muy abundantes ($N_2 = 1.56$), estando estas zonas representadas por un alto número de especies raras o especies con baja frecuencia de colecta.

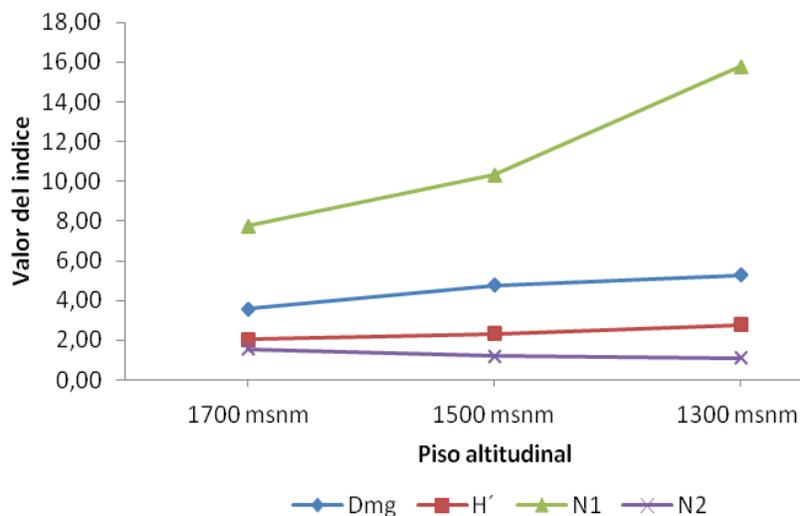


Figura 8. Índices de diversidad calculados para cada estación de muestreo. D_{mg} : Índice de Margalef, H' índice de Shannon-Wiener, N_1 : número de especies abundantes y N_2 : número de especies muy abundantes (números de la serie de Hill).

Por último, los resultados obtenidos para el índice de Shannon-Wiener basado en el concepto de equidad muestran que el valor más alto obtenido corresponde a la

estación 1300 msnm, existiendo en esta una mayor equitabilidad en la abundancia de las especies que aquí se encuentran; este índice mostró una disminución en su valor al aumentar la altitud del sitio donde se muestreo, por lo que siguiendo a 1300 msnm se encuentra la estación 1500 msnm y presentando el valor más bajo de este índice se encontró la estación alta 1700 msnm, las abundancias relativas fueron menos equitativas, vinculado al alto número de especies raras que aparecieron en esta zona de muestreo.

Parámetros ambientales

En cuanto a los valores ambientales, estos no mostraron diferencias considerables entre las estaciones de muestreo, las temperaturas medias oscilaban entre 19°C y 33°C en las zonas muestreadas, reportándose la menor temperatura para el lugar de menor altitud (1300 msnm) mientras que la mayor temperatura fue reportada para la zona media 1500 msnm, justamente en este punto es que se muestran los valores más altos tanto para el mínimo como el máximo de la temperatura, siendo estos 23°C y 33°C respectivamente, en comparación con los otros dos puntos en donde estos valores tienen una ligera diferencia.

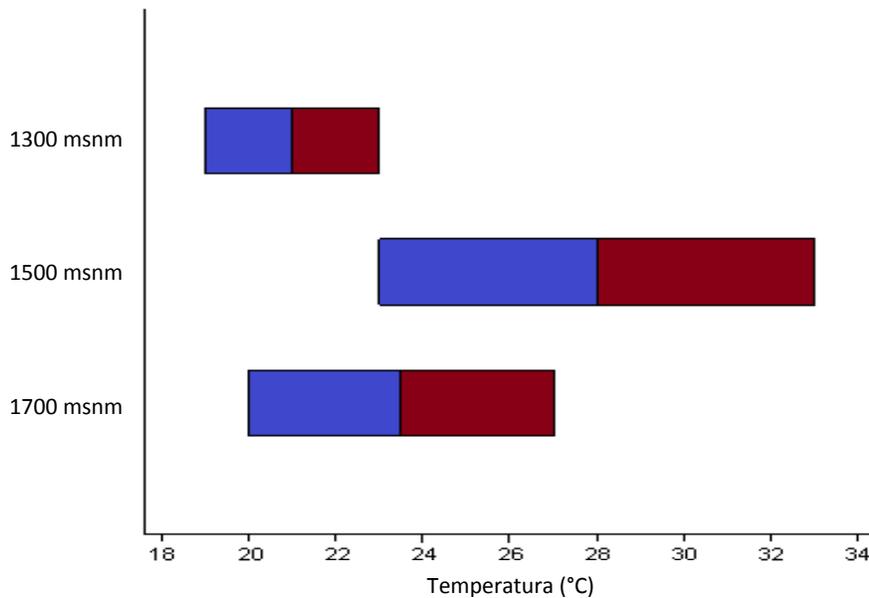


Figura 9. Valores de la temperatura (°C) para cada estación muestreada. Rojo= máxima, Azul= mínima.

De igual forma, al comprobar estas diferencias mediante una prueba de Kruskal-Wallis $P(>>0.05)$ nos arrojo que no existían diferencias entre ninguno de los tres puntos de muestreo, en cuanto a los valores de temperatura obtenidos. (Fig. 9).

Por otra parte la humedad relativa se mostro de manera similar entre los tres sitios de muestreos, oscilando entre 52% y 97% de humedad relativa. En este caso la estación media (1500 msnm) fue en la que se reporto el porcentaje de humedad relativa más bajo 52%, mientras que, la zona inferior (1300 msnm) mostro el valor de humedad relativa más alto, siendo este de 97%. Se compararon los datos obtenidos en las tres estaciones de muestreo mediante una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se obtuvo que no existían diferencias estadísticas entre los valores obtenido para cada estación muestreada, por lo que las tres estaciones muestran valores de humedad relativa similares, tal como se ve en el grafico que se muestre a continuación (Fig. 10).

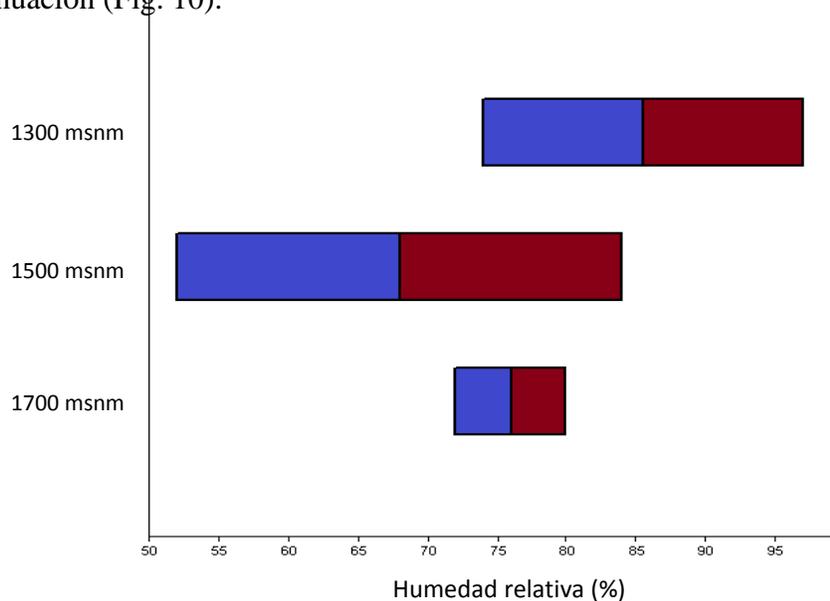


Figura 10. Valores obtenidos para la humedad relativa (%) de cada zona muestreada. Rojo= máxima, Azul= mínima.

Vemos como existe un ascenso en el valor de la humedad relativa máxima a medida que el gradiente altitudinal disminuye, caso contrario ocurre con la humedad relativa mínima, en donde se ve como los valores de la humedad relativa no llevan un patrón

de ascenso relacionado con la disminución en la altitud, sino que se ve un descenso rápido en la estación 1500m, y vuelve a aumentar este valor en la estación 1300m, no siendo significativas estas variaciones, como pudimos corroborar mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Es importante destacar que en los primeros muestreos, donde se colectó en las estaciones 1700 msnm y 1500 msnm no se presentaron precipitaciones en la zona del muestreos, en cambio, cuando se realizo el último muestreo correspondiente a la estación 1300 msnm se presentaron precipitaciones en la zona, lo cual puede estar afectando los valores de temperatura y humedad que aquí se reportan.

En cuanto a los valores tomados de la vegetación de la zona, vemos como en la estación 1500 msnm se encuentran los árboles más grandes y con mayor cobertura, le sigue la zona de 1700 msnm y por último la zona de 1300 msnm, en estas zonas además de los árboles también se cuantificó el numero de arbustos, helechos y palmas (cuyas alturas eran menores a 1.50 m), destacando así la presencia de muchos arbustos, helechos y palmas en la localidad de 1300 msnm, así como, muchos árboles caídos dejando claros en el bosque, mientras que, en las otras estaciones predominaban los árboles de gran porte, existiendo una mayor cobertura por el dosel del bosque y la presencia de plantas con alturas menores a 1.50 m era poca. Como podemos ver en los valores de la desviación estándar para cada parámetro medido, existe una alta variabilidad en la comunidad vegetal, estando conformado este bosque por una comunidad vegetal bastante heterogénea, sin embargo, cabe destacar que no se estudio la composición del bosque en la zona de muestreo.

Tabla IV. Medidas de la comunidad vegetal presente en las estaciones de muestreo. ¹ Perímetro a la altura del pecho, ² Altura promedio del árbol y ³ cobertura de la copa del árbol.

| | PAP (m) ¹ | | Altura (m) ² | | Cobertura (%) ³ | |
|-----------|----------------------|-------|-------------------------|-------|----------------------------|--------|
| | X | Σ | X | Σ | X | σ |
| 1700 msnm | 0.233 | 0.15 | 6.698 | 7.043 | 30.798 | 18.748 |
| 1500 msnm | 0.321 | 0.293 | 7.891 | 5.7 | 31.202 | 22.595 |
| 1300 msnm | 0.292 | 0.327 | 5.772 | 4.588 | 20.3 | 16.44 |

Estas variables tomadas en cuenta de la comunidad vegetal de la zona de muestreo no mostraron diferencias entre una estación de muestreo y otra, lo cual se pudo comprobar mediante una prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis ($P \gg 0.05$) demostrándonos que no existen diferencias en la comunidad vegetal entre una estación de muestreo y otra. Ahora bien, para comprobar el nivel de relación entre las variables de la comunidad vegetal que fueron medidos y las estaciones de muestreo, se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson, en el cual, se compararon todas las variables medidas en cada estación muestreada. Como podemos observar (Tabla V) los resultados obtenidos muestran correlación positiva entre las variables perímetro a la altura del pecho (PAP) y la altura y cobertura, es decir, que estas tres variables son dependientes una de otra. Ahora bien en el caso del PAP y el piso altitudinal (msnm) estos presenta una correlación pero negativa, existiendo lo que se conoce como una relación inversa, cuando una de ellas aumenta, la otra disminuye, de igual forma ocurre con la cobertura, la cual muestra una correlación negativa con el piso altitudinal, pero positiva con el resto de las variables tomadas en cuenta para el análisis. Por último, la altura presenta una relación positiva con todas las variables usadas en el análisis, incluso con el piso altitudinal, con estos resultados podemos ver que estas variables están estrechamente relacionadas y varían unas dependiendo de otras.

Tabla V. Valores obtenidos del análisis de correlación lineal de Pearson para evaluar la relación entre las variables medidas y si estas cambiaban con el aumento en la altitud. ¹ Perímetro a la altura del pecho, ² altura promedio del árbol, ³ cobertura de la copa del árbol y ⁴ pisos altitudinales estudiados.

| | PAP ¹ | Altura ² | Cobertura ³ | msnm ⁴ |
|-----------|------------------|---------------------|------------------------|-------------------|
| PAP | - | 0.663 | 0.507 | -0.306 |
| Altura | 0.663 | - | 0.497 | 0.005 |
| Cobertura | 0.507 | 0.497 | - | -0.012 |
| msnm | -0.306 | 0.005 | -0.012 | - |

DISCUSIÓN

En este trabajo se logró colectar el 40% de las subfamilias de hormigas presentes en el neotrópico (Ver anexos), destacándose Myrmicinae como la subfamilia con el mayor número de géneros y especies colectados para cada altitud. Esta alta riqueza en Myrmicinae concuerda con lo registrado en otros estudios (Ward 2000, Robertson 2002, Guerrero & Sarmiento 2010, Rodríguez & Lattke 2012). Otras subfamilias que presentaron una alta riqueza fueron Ponerinae y Formicinae debido a la alta riqueza de géneros como *Pachycondyla*, *Camponotus*, *Hypoponera*, entre otros. Solo 8 de las 46 especies colectadas, (*Acromyrmex* sp. *Pheidole* sp5, *Strumigenys* sp1. *Pachycondyla unidentata*, *Hypoponera parva*, *Labidus praedator*, *Cyphomyrmex cf rimosus* y *Rogeria belti*) fueron capturadas en las 3 altitudes muestreadas. Este rango altitudinal en el cual se muestreó va acompañado de una alta a moderada frecuencia de captura de estas especies, lo cual las hace taxones dominantes, sin embargo, la dominancia de estos grupos a lo largo del gradiente puede estar mediada por el hábitat que ocupen (la hojarasca) o el estrato de forrajeo (hormigas epigeas). Otros factores asociados a esta dominancia pueden estar relacionados con comportamientos específicos de la especie, tales como, el nomadismo, lo que implica especies que abarcan grandes áreas de forrajeo. De igual forma el comportamiento generalista de algunas especies del género *Pheidole* les permite estar presentes en distintos tipos de hábitats, aunado a su amplio rango de distribución, lo que hace que esta pueda ser capturada con diversos tipos de métodos, pudiéndose hallar entonces sobre el suelo o forrajeando en la hojarasca (Guerrero & Sarmiento, 2010).

Ahora bien, el uso de los métodos de muestreo planteados por Agosti & Alonso (2000) arrojaron diferencias en cuanto a las especies capturadas, en las trampas de caída colocadas se lograron colectar un total de 26 especies para el total de las zonas muestreadas. Si comparamos estos resultados con otros trabajos como el de Castro *et al* (2008) vemos que son bastante similares. Sin embargo, ellos con un mayor esfuerzo de muestreo tuvieron solo 8 especies más que este trabajo, incluso en un

gradiente altitudinal más amplio que el muestreado en esta investigación, indicándonos que existe una alta riqueza dentro de este Parque Nacional y en específico de la selva nublada del sector Cerro el Tigre. No obstante, la mayoría de los trabajos realizados con diversidad de hormigas en relación a estratos altitudinales han obtenido una diversidad mayor a la obtenida en este trabajo, lo que podría indicar que existe una baja diversidad de estos insectos en la zona. Esto no es del todo cierto, ya que muchos de estos trabajos han llevado a cabo sus muestreos en localidades de menor altitud, por lo que, podría atribuirse esta diferencia a lo que otros autores han reportado como un descenso en la diversidad relacionado con la altitud del lugar (Kharkwal *et al.*, 2005).

En cuanto a la hojarasca, en esta se obtuvieron un total de 33 especies; mas especies en comparación con las obtenidas mediante las trampas de caída. Esto ya ha sido reportado por otros autores, quienes comentan que el método más eficiente para la captura de especies es mediante la colecta de hojarasca (Ward 2000, Fisher 2005 y Robertson 2002). En trabajos similares se ha reportado un mayor número de especies colectadas mediante esta técnica Lattke & Riera-Valera (2012) 55 especies en altitudes de 1225 y 1450 msnm, igualmente, La Polla *et al.*, (2006) usaron 20 cuadrículas de hojarasca de 1 m² en dos localidades 1134 msnm y 1300 msnm colectando 40 y 43 especies respectivamente, aunque en nuestro trabajo se colectó un número de especies menor por este método, esto podría estar relacionado con alguno de los patrones de disminución de la diversidad de hormigas que han sido propuestos, o simplemente por el esfuerzo de muestreo asociado a este trabajo, lo cual pudo estar influyendo en la cantidad de especies colectadas en cada sitio muestreado.

El aumento de la altitud ha sido asociado muchas veces como uno de los factores que influye directamente sobre las comunidades y su diversidad, particularmente relacionado a cambios de parámetros ambientales, como la temperatura, humedad relativa, la radiación, entre otros (Pavón *et al.*, 2000). Diferentes trabajos sobre la diversidad de especies a lo largo de un gradiente altitudinal en bosques tropicales han relacionado esta disminución en la diversidad de hormigas con la disminución de la

temperatura y otras variables ambientales que van cambiando con el aumento de la altura de la zona. Sin embargo, también plantean que existen lugares donde a ciertas altitudes se generan picos máximos de diversidad, lo cual asocian, a zonas que reúnen condiciones óptimas para que muchas especies puedan desarrollarse. Estos picos de mayor diversidad han sido reportados para alturas medias en los trópicos, de igual forma en regiones áridas con climas templados este mismo patrón aparece, difiriendo del resto de las zonas de clima templado donde la tendencia es al aumento de la diversidad con el aumento de la altura (Ward, 2000). Algunos autores han descrito tres patrones principales de cambios en la diversidad de la mirmecofauna, el primero en el cual ocurre una disminución de la diversidad con el aumento de la altitud (Ipser *et al.*, 2006), el segundo patrón es el de picos de riqueza de especies en alturas intermedias (Fisher, 2002 y Sanders, 2002) y por último alturas con un efecto no medible sobre la riqueza de especies (Fisher 2004, Maeto & Sato 2004, Ríos-Casanova *et al.*, 2006).

Como se expresó anteriormente los resultados presentados muestran una disminución en la diversidad mirmecológica al aumentar la altitud del lugar, corroborando lo que otros autores ha dicho en trabajos similares (Lattke & Riera 2012, Guerrero & Sarmiento, 2010 y Ward, 2000) destacando el efecto de la altitud sobre la diversidad de hormigas de un lugar dado. Sin embargo, este descenso en la riqueza de especies no es uniforme, ya que la tasa fue bastante mayor en trampas de caída, en comparación con las muestras de hojarasca. Esto sugiere que la tasa de disminución no puede aplicarse de manera uniforme a todas las hormigas de un piso altitudinal dado, ya que esto puede variar según el hábitat o el sustrato, así como, con la biología de las especies colectadas, sus patrones de actividad, entre otros. Incluso esto podría estar relacionado con la técnica de muestreo utilizada y su efectividad de captura.

En algunos trabajos han reportado patrones de disminución de la diversidad mirmecológica relacionando tanto el sustrato muestreado como la altitud del sitio (Malsch *et al.*, 2008). En nuestro caso para la estación de 1700 msnm se colectaron

más especies en hojarasca que en las trampas de caída, lo cual cambio totalmente en la estación de 1300 msnm donde el mayor número de especies se presentó en las trampas de caída, apoyando lo que se dijo anteriormente sobre la uniformidad del patrón de disminución de la diversidad, sin embargo, esto no está relacionado con el tipo de método de muestreo usado para la colecta de individuos. Otro trabajo sobre diversidad de especies en gradientes altitudinales de ecosistemas templados, muestra cómo no solo es la altitud la que actúa sobre la diversidad para hacer que disminuya, sino que el efecto de la latitud también influye sobre estos patrones (Rahbek 1995 y Ward 2000).

La tendencia de disminución de las hormigas que habitan en la hojarasca no se ajusta al patrón generalizado de disminución de la riqueza de especies con la altitud. En este ensamblaje de hormigas se observa un incremento de especies desde el primer estrato altitudinal hacia el estrato altitudinal siguiente (1300 msnm a 1500 msnm), en donde se registra la mayor concentración de especies, posteriormente la riqueza disminuye en el último estrato altitudinal. Esta máxima riqueza de especies que se muestra en el centro del gradiente altitudinal estudiado, puede ser explicada mediante un término propuesto por Colwell & Less (2000) y Colwell *et al.*, (2004), denominado efecto del “dominio medio” el cual postula que las altitudes intermedias de un gradiente, tal como la estación 1500 msnm pueden presentar condiciones favorables tanto para hormigas de altitudes bajas como las de altitudes elevadas; en líneas generales, las hormigas de la estación de 1500 msnm podrían estar influenciadas por un efecto de ecotono, es decir, por la confluencia de condiciones ecológicas favorables tanto para especies de altas altitudes, como para las de bajas altitudes (Colwell & Hurt 1994 y Lomolino 2001).

Por su parte, la abundancia relativa de las especies, medida como la frecuencia de captura de cada especie y estimada para las hormigas colectadas en cada tipo de trampa usada, no mostró ningún tipo de patrón de disminución de la riqueza con relación al gradiente altitudinal, es decir, la abundancia relativa de las especies colectadas, fluctuó irregularmente independientemente del incremento de la altura. La

frecuencia de captura promedio fue mayor para la estación 1500 msnm, mientras que, para las otras estaciones esta frecuencia fue menor, este valor se encuentra directamente relacionado con la cantidad de especies raras colectadas en cada lugar. Esta carencia de una tendencia definida es contraria a lo que se ha reportado en distintos trabajos realizado en bosques tropicales de latitudes diferentes (Fisher 1996, 1999), donde la abundancia general de especies decrece a medida que el gradiente altitudinal aumenta. Fisher (1999) plantea que a partir de los 1300 msnm se presentan incrementos en la frecuencia de captura de algunos pocos taxones que pueden llegar a dominar numéricamente dentro de la estructura de la comunidad de un sitio, esto concuerda con los resultados aquí mostrados, ya que como se presento en la tabla I existen muchas especies con baja frecuencia de captura en todas las zonas muestreadas. De manera general, tanto para las hormigas que forrajean en el suelo como las que habitan en la hojarasca, la variación en la frecuencia de captura de las especies con baja y alta abundancia, puede estar relacionado con la disponibilidad de nutrientes y/o fluctuaciones de las condiciones ambientales (Frith & Frith 1990 y Olson 1994) dentro y entre estratos.

Tal como ocurre con el número de especies, los valores para la riqueza, abundancia y equidad de las estaciones muestreadas disminuyen con el incremento de la altitud. Este comportamiento negativo es similar al encontrado por Fagua (1999) para hormigas andinas de Colombia, esta variación en los valores de los índices de diversidad y equidad puede deberse a la presencia de especies abundantes desde la estación 1300 msnm hasta 1700 msnm, las cuales pueden influir notablemente en la repartición y el aprovechamiento de los recursos presentes en la zona. A pesar de lo mencionado la riqueza de géneros no brinda información acerca de la abundancia relativa de las especies, de forma que se hace necesario el uso de índices de diversidad que van más allá del número de especies (Magurran, 1988).

Ahora bien, al calcular los valores de la serie de Hill se obtiene una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa, además tiene la ventaja de que dependen únicamente de los numero de diversidad

calculados, es decir, son independientes del tamaño del muestreo (Hill, 1973). De esta forma los primeros números de la serie de Hill indican una abundancia entre 1 y 16 géneros, puesto que N_2 es más sensible a la alta dominancia de algunas especies, mientras que N_1 lo es a las especies raras.

Por otra parte, la riqueza y abundancia muestran diferencias entre las estaciones usadas en el muestreo, observándose que la estación 1300 msnm resultó ser la más rica en especies y la de mayor abundancia, vemos como estos valores van disminuyendo con la altura del sitio. Este patrón de disminución de la riqueza y abundancia de especies con la altitud, ha sido explicado por otros autores en trabajos similares, tal es el caso de Brühl *et al.* (1999) quienes estudiaron la comunidad de hormigas de la hojarasca en un gradiente altitudinal en Malasia, con rangos altitudinales que iban desde los 560 a los 2600 msnm, encontrando que los mayores valores de riqueza están asociados a las altitudes más bajas y disminuye exponencialmente con el incremento en la altitud, sin embargo, Samson *et al.* (1997) encontraron que tanto la riqueza de especies como la abundancia se maximizaron en altitudes medias (en un rango altitudinal de 400 a 800 msnm) y declinaron abruptamente con el incremento de la altura. De forma similar, Fisher (1998 & 1999), estableció que la riqueza y la abundancia se maximizaron en un rango altitudinal de 400 a 800 msnm, rangos altitudinales medios en sus estudios. Olson (1994) plantea el mismo patrón para los invertebrados de la hojarasca, destacando la familia Formicidae cuyo número de especies se maximizó entre los 750 y 800 msnm. Estos picos máximos de especies han sido relacionados principalmente a factores climáticos como la temperatura y la humedad (Grytnes & McCain, 2007).

En estos estudios previos, parece haber una tendencia de disminución de la diversidad de forma lineal con el aumento de la altura o un pico máximo de diversidad a altura medias. Rahbek (1995, 2005) después de una revisión de diferentes estudios sobre diversidad de taxa en gradientes altitudinales, encontró que el patrón más común es aquel que muestra picos máximos de riqueza en altitudes medias. Este mismo autor resalta, que la distribución de los diferentes tipos de

patrones varía con la longitud de los gradientes estudiados. De esta forma demostró la importancia de la escala; al comprobar que, al incluir todo el gradiente los patrones se hacen más marcados. El gradiente altitudinal comprendido en este estudio no incluyó un amplio rango de alturas, por lo que estudios futuros que consideren todo el gradiente, es decir, puntos desde los 0 msnm hasta los 1950 msnm podrían demostrar si existe un pico máximo de riqueza de especies a alturas medias o efectivamente, una monótona disminución de estas con el aumento de la altura.

Ciertos autores han comentado que los resultados elevados en términos de diversidad, equidad y dominancia son indicios de niveles bajos de perturbación de dichos ecosistemas, a pesar de que en el presente trabajo no se hicieron comparaciones entre zonas con diferentes tipos de bosques, esto podría ser un indicador importante de la calidad del hábitat que se fuera a evaluar (Agosti & Alonso, 2000). Por lo tanto resulta importante realizar este tipo de estimaciones de diversidad, para la determinación del estado de conservación de algún hábitat que pueda considerarse en peligro.

Tanto la temperatura, como la humedad relativa y el efecto combinado entre estos factores podrían explicar fluctuaciones de la riqueza de especies tanto a nivel local como a nivel regional (Castro *et al.*, 2008). Se ha reportado que estos valores al igual que muchos otros factores climáticos varían con el aumento de la altitud, sin embargo, para este trabajo no se cumplió este hecho, ya que se muestran valores de temperatura y humedad que no presentan un patrón de disminución a medida que el gradiente altitudinal aumenta, incluso al compararlo estadísticamente este no arrojó diferencias en las temperaturas y humedades relativas entre un piso altitudinal y otro. Estos valores pudieron estar afectados por algunas lluvias presentes en los días que se llevo a cabo el muestreo. La humedad y su efecto en conjunto con las bajas temperaturas podrían limitar la presencia de especies de hormigas, y en general, de ciertos insectos. Otros estudios también han encontrado asociación entre la temperatura, la humedad y la riqueza de especies de hormigas. Brühl *et al.* (1999), mencionan que existe una relación entre la riqueza de hormigas, la temperatura y la

humedad. Igualmente, Sanders *et al.* (2007) en una investigación sobre los factores que manejan la diversidad en gradientes altitudinales determinaron que la temperatura limita la diversidad de hormigas a lo largo del gradiente altitudinal. Estableciendo que en los sitios con temperaturas más elevadas hay más especies que en los sitios donde las temperaturas son bajas.

Las hormigas son organismos termófilos, aunque vivan en lugares con bajas temperaturas, son más frecuentes ante la luz del sol. En general, en zonas donde la mayor parte del tiempo el clima es cálido, las hormigas son una parte conspicua del paisaje. Más aún, a excepción de algunas especies tolerantes a las bajas temperaturas, las hormigas soportan difícilmente temperaturas inferiores a los 20°C (Kaspari, 2003). Otros factores que influyen son la cantidad de hojarasca, la composición florística y la estructura del bosque que hacen que se formen nuevos microhábitats donde las hormigas pueden vivir (Levings, 1983). Un efecto similar al reportado para la temperatura y humedad relativa, es el de la composición de la vegetación en la zona de muestreo, en este caso, este factor esta relacionando de forma directa con la radiación y el efecto que tienen el dosel del bosque sobre esto, ya que, en zonas donde existe una homogeneidad en la vegetación, la entrada de luz a los estratos más bajos puede llegar a ser nula, propiciando que pueda existir una disminución en la diversidad de hormigas, debido a la disminución en la temperatura y a los cambios de la humedad relativa de la zona (Bustos & Ulloa-Chacón, 1997).

Se ha reportado que la heterogeneidad del hábitat ejerce su efecto sobre la diversidad de algunos grupos de insectos como las hormigas, se ha visto que en lugares con una composición vegetal mas heterogénea existe una mayor equitabilidad de especies. En este trabajo, las longitudes de los arboles presentes en el sitio del muestreo son relativamente similares, así como los PAP, los cuales, se mantienen en un intervalo de valores cercanos, mostrando un mayor número de organismos con alturas menores, siendo poco representativos los organismos que alcanzaban tallas de altura superiores a los 20 metros. Esto puede explicarse, como un hábitat con una complejidad estructural baja, por lo que existen bajas posibilidades de que se creen

más sitios de anidación y forrajeo, ya que al ser este de mayor complejidad estaría garantizando que exista un mayor número de sitios de anidación y forrajeo o que se desplacen hacia la zona del dosel del bosque, lo que influiría en la diversidad del hábitat, debido a que estaría ocasionando que otros grupos funcionales de hormigas usen este lugar como sitio de vivienda (Greenslade & Greenslade, 1997). Es importante mencionar que los valores aquí obtenidos para estos parámetros de la comunidad vegetal no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre una zona y otra en cuanto, existiendo una alta similaridad entre una estación y otra en cuanto a parámetros como la temperatura y la humedad e incluso a la vegetación. Por lo tanto, es poco conveniente hacer conclusiones apresuradas sobre el efecto de estos parámetros sobre la diversidad de hormigas de la zona, ya que no parece existir un patrón de cambio de estos parámetros en relación con la altitud en el lugar por lo que las hipótesis planteadas por otros autores sobre los efectos de la altitud sobre diversos parámetros climáticos, como temperatura y humedad, así como, sobre la comunidad vegetal y el efecto que ocurre con el cambio de estos últimos sobre la diversidad de hormigas no toma relevancia en este trabajo.

La curva de acumulación de especies expresa la incorporación de nuevas especies al inventario, en relación al número de muestras tomadas en las localidades de muestreo, se observó que la curvas siempre mantuvieron una pendiente positiva al ir aumentado el número de muestras que se colectaron, por lo tanto, estas no alcanzaron su saturación, es decir una pendiente igual a cero (Fig. 4 y 5). Para ambos tipos de muestreo, se formo una curva que iba ascendiendo en relación al aumento del número de muestras que se colectaron. Ni en la hojarasca, ni en las trampas de caída la curva muestra la formación de una asíntota, que indicaría que se ha alcanzado la mayor riqueza de especies posible para dichas localidades. Por otra parte, la pendiente pronunciada en la curva de acumulación de especies observada al comienzo de la curva (número menor de trampas y/o muestras) señala un proceso coincidente con lo propuesto por Jiménez-Valverde & Hortal (2003), en el que se capturan las especies más comunes de forma más rápida, produciendo su rápida adición. Posteriormente

está pendiente descendiende, debido a que las adiciones sucesivas corresponden a especies raras, así como a los individuos provenientes de otros lugares. Además estos autores señalan que la tasa de entrada de nuevas especies en el inventario, de acuerdo a la unidad de esfuerzo, es determinada por el valor de la pendiente de la curva en cada punto.

Ahora bien, es importante mencionar que el esfuerzo de muestreo necesario para encontrar más especies se eleva a medida que la curva se acerca a la asíntota, lo que nos obliga a llegar a un compromiso entre el esfuerzo que se puede invertir en el trabajo de inventariado y la proporción de la fauna encontrada. Las especies que pueden faltar aun por encontrarse serán probablemente especies raras, o de individuos errantes en fase de dispersión, procedentes de poblaciones externas a la unidad estudiada del territorio (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003 y Moreno & Halfpeter, 2000). Conviene mencionar que el tamaño y composición de un inventario de especies en un lugar determinado varía con el tiempo debido a una característica básica de la distribución espacial de las especies, ya que sus rangos de distribución no son estables a lo largo del tiempo. Una especie puede ampliar o reducir su distribución en función de cambios en el ambiente. Además, determinadas especies pueden variar su fenología, en función de por ejemplo, las condiciones de un año determinado, pudiendo llegar a no emerger o ser detectadas todos los años (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

Es necesario entender que un inventario real no llega a completarse nunca, por lo que la estimación final del número de especies depende de la resolución temporal y espacial que empleemos en el muestreo, es por esto que tales estimaciones de riqueza se realizan en un área y periodo temporal específico (Moreno & Halfpeter, 2000).

Si bien la cantidad de especies observadas resultó menor que las estimadas, esta situación se hace notoria de forma aun más fuerte en las muestras de la estación 1500 msnm. Esto sugiere una presencia proporcionalmente mayor de especies raras en la estación media, comparada con las otras dos zonas. Esta diferencia faunística entre

las estaciones muestreadas concuerda con lo reportado por Longino & Colwell (2011) quienes hallaron rangos de distribución altitudinal más restringidos a partir de altitudes de 1070msnm. Por su parte los valores más relacionados, tanto para los esperados como los observados se encuentran reportado para los bordes del gradiente (1300 y 1700 msnm). Del total de especies colectadas nada más el 40 % corresponde a especies con incidencia única, resultados que coinciden con otros trabajos realizados con hormigas neotropicales, resultando en valores de especies con incidencia única parecidos (Olson, 1991 y Samson *et al.*, 1997).

Por su parte, los resultados obtenidos al comparar los pisos altitudinales muestreados mediante el cálculo del índice de complementariedad, arrojaron como más parecidas a las localidades contiguas, sin embargo, los valores resultantes muestran que las localidades se asemejan poco entre ellas, siendo valores con tendencias media-alta (> 0.5) lo cual podría considerarse como baja similaridad, estos resultados pueden estar influenciados por el efecto de las especies raras colectadas en cada localidad, aunque los puntos de muestreo en el gradiente altitudinal solo difieren por 200 msnm cada uno, pueden existir diferencias ambientales entre localidades que no pudieron ser determinadas en este trabajo, que pueden estar afectando la presencia de ciertas especies en una u otra zona.

Esto no es una sorpresa, ya que varios autores han corroborado que las hormigas tienen cierta sensibilidad ante los cambios ambientales y presentan una mayor estratificación vertical de las especies en altitudes mayores (Longino & Colwell, 2011). Asimismo, al comparar las tres zonas muestreadas en base a las frecuencias de aparición de las especies colectadas mediante un análisis de correspondencia, se constato la similitud entre las zonas media e inferior del gradiente, 1500 y 1300 msnm (zonas contiguas) estando relacionadas en bases a la frecuencia de captura de las especies, por otra parte, se ve como las especies con baja incidencia o especies “raras” influyen sobre la formación de los distintos grupos en el análisis, separando así a las zonas en tres grupos alejados, por otra parte, existe un grupo de especies que aparecieron en todas las localidades muestreadas, presentando algunas de estas,

frecuencias de aparición relativamente alta, lo cual puede estar relacionado a aspectos tan diversos como el hábito de la especie (las estrategias de búsqueda y recolección del alimento, utilización de pistas o la densidad de la población) e incluso a factores relacionados con el ambiente donde se están desarrollando (Luque & Reyes, 2001).

Otros factores que se suman a los comentados anteriormente, son comportamientos más específicos como en el caso del nomadismo presentado por el género *Labidus* (Palacio, 1999) cuyas colonias abarcan una gran área de forrajeo, así como, el comportamiento generalista presentes en especies del género *Pheidole*, que además de tener amplio rango de distribución a lo largo del gradiente fue capturada por ambos métodos, lo cual indica, su presencia dentro de cualquier estrato de forrajeo, tanto epígeo como en la hojarasca.

Los estimadores de riqueza calculados en este trabajo muestran una variedad de comportamientos al graficar la curva de los valores de estos estimadores, no mostrándose una asíntota estable. Luego de una región con alta fluctuación o de regiones donde la riqueza declina, al comenzar a coleccionar las muestras, estos valores parecen incrementar de forma separada con la riqueza de especies observadas, así como, con el incremento en el número de muestras coleccionadas. Ha sido planteado por algunos autores que alguno de estos estimadores muestran intervalos de estabilidad temporal, convergiendo en algún punto con la riqueza de las especies observada luego de que el número de muestras es alto. Longino *et al.* (2002) plantea que, lo que sea que cause estas regiones de estabilidad temporal en los estimadores de riqueza, es desconocido y solo podrá ser aclarado con la realización de más estudios.

Lo reportado por diversos autores, indica que la estabilización de algunos de estos estimadores puede estar asociado a el tipo de datos con los que se esté trabajando, presentando estabilización en algunos casos, pero en otros no. En muchos de estos estudios, los estimadores como ICE se han estabilizado con el aumento en el número de muestras coleccionadas. Chazdon *et al.*, (1998) evalúan un número de estimadores no paramétricos, consiguiendo que ICE es uno de los mejores a la hora

de estimar riqueza de una localidad determinada, sin embargo, este no resulta consistente, ya que, en algunos casos este se estabiliza y en otros no. Estos estimadores son un aporte valioso para el libro de herramientas de muchos ecólogos, viéndose como en los últimos años ha existido un aumento en el uso de estos estimadores no paramétricos (Feener & Schupp, 1998; Syre *et al.* 2000). Ya que los estimadores no mantienen un patrón de estabilidad y no son proporcionales al tamaño muestral, los valores de la riqueza de especies que ellos predicen puede ser visto con escepticismo. Longino *et al.* (2002) propone que el uso de estos estimadores debe ser fuertemente evaluado basado en su ajuste a la data y al número de especies raras presentes en el conjunto de datos.

CONCLUSIONES

La riqueza de hormigas asociada al gradiente altitudinal muestreado fue de 46 especies distribuidas en 24 géneros y 6 subfamilias. Cinco de las especies colectadas estuvieron presentes en todas las localidades, resaltado su gran abundancia dentro de la zona; estas fueron, *Acromyrmex sp1*, *Pheidole sp5*, *Strumigenys sp1*, *Pachycondyla unidentata*, *Hypoponera parva*, *Cyphomyrmex cf rimosus* y *Labidus praedator*.

Myrmicinae fue la subfamilia con más especies colectadas en cada una de las localidades muestreadas. Siendo *Pheidole* el género que mas especies aportó al presente estudio.

Hubo una disminución de la riqueza de especies en función del aumento de la altitud en la zona estudiada, resultando la localidad inferior (1300 msnm) la de mayor riqueza, con 26 especies.

Los valores calculados para los índices de diversidad muestran una disminución de la riqueza, abundancia y equidad de especies en relación al aumento en la altitud del lugar.

Las curvas de acumulación de especies graficadas muestran un comportamiento ascendente en función del aumento en el número de muestras, no alcanzándose la saturación de la misma para ninguna de las dos técnicas de muestreo usadas.

Los valores de N1 y N2 de la serie de Hill, señalaron 16 especies abundantes y 2 especies muy abundantes, indicando un incremento en la dominancia de las especies más abundantes en la comunidad a lo largo del muestreo.

La especie más abundante durante todo el estudio fue *Pheidole sp5*, la cual presentó las mayores frecuencias de captura en cada estación muestreada. Siguen en orden decreciente *Cyphomyrmex cf rimosus*, *Strumigenys sp1* e *Hypoponera parva*.

Por el contrario las especies menos abundantes fueron, *Pheidole* sp1, *Solenopsis* sp5, *Solenopsis* sp1, *Megalomyrmex leoninus*, *Pheidole* sp4, *Crematogaster* sp1, *Crematogaster* sp2, *Gnamptogenys* sp1, *Octostruma rugifera*, *Nylanderia* sp1, *Pheidole* sp8, *Gnamptogenys fieldi*, *Crematogaster* sp3, *Solenopsis* sp3, *Leptogenys tiobill* y *Eciton burchelli* las cuales fueron colectadas solo una vez.

La comparación entre las distintas zonas mostró cierta similaridad entre las zonas contiguas media e inferior (1500 msnm y 1300 msnm), resultando la zona más alta (1700m) la que menos se parecía al resto.

Los estimadores calculados sugieren mayor riqueza en todas las zonas muestreadas, esto se hace más notorio en la zona media, donde los estimadores plantean que un poco menos de la mitad de las especies faltan aún por coleccionar.

RECOMENDACIONES

Para detectar cambios en la composición de las comunidades de hormigas, los cuales podrían ser indicios y advertencia de cambios mayores en estos ecosistemas, es necesario que este tipo de muestreo se repita periódicamente, incluyendo una gradiente altitudinal más amplio y tomando en cuenta características relacionadas con el hábitat de la comunidad. Ya que sin duda esto podría aclarar mucho de los procesos que pudieran estar afectado la mirmecofauna de este Parque Nacional. Se debe destacar la necesidad de realizar estudios que contemplen tomar en cuenta parámetros del hábitat donde se está muestreando (composición del bosque, radiación solar, entre otros), ya que, puede que en estas variables este ocurriendo algo que afecte de una u otra forma la diversidad de hormigas en ciertas zonas.

De igual forma es necesario se planteen medidas que impliquen acciones para la planificación de actividades humanas dentro de los Parques Nacionales, los cuales podrían ir desde gestionar los cambios en la disponibilidad de agua dulce, rediseñar el ordenamiento y régimen de uso de las tierras dentro del parque hasta simplemente intensificar los trabajos de campo para recolectar y documentar las diferentes formas de vida ante la desaparición, restricción o modificación de algunos ecosistemas importantes como las selvas nubladas.

Finalmente recomendarles a las autoridades gubernamentales del país en materia ambiental, tomar en cuenta a los invertebrados en especial a las hormigas como organismos indicadores del estado ambiental, para ser usados en estudios de impacto ambiental, así como, intensificar el trabajo en materia de protección ambiental sobre todo en las áreas bajo régimen de administración especial, las cuales parece han sido olvidadas, incluso conociendo la gran importancia que poseen estas áreas como sitio de protección de la biodiversidad y como fuente de muchos beneficios para la sociedad.

ANEXOS



Figura 11. *Acromyrmex* sp. Vista Lateral (1), Frontal (2) y Dorsal (3)



Figura 12. *Labidus praedator*. Vista Lateral (1), Frontal (2) y Dorsal (3)



Figura 13. *Pachycondyla unidentata*. Vista lateral (1), frontal (2) y dorsal (3).



Figura 14. *Octostruma rugifera*. Vista lateral (1), frontal (2) y Dorsal (3).



Figura 15. *Crematogaster sp2*. Vista lateral (1) y dorsal (2)



Figura 16. *Crematogaster sp 1*. Vista lateral (1) y dorsal (2).



Figura 17. *Cyphomyrmex cf. rimosus*. Vista lateral (1), frontal (2) y dorsal (3)

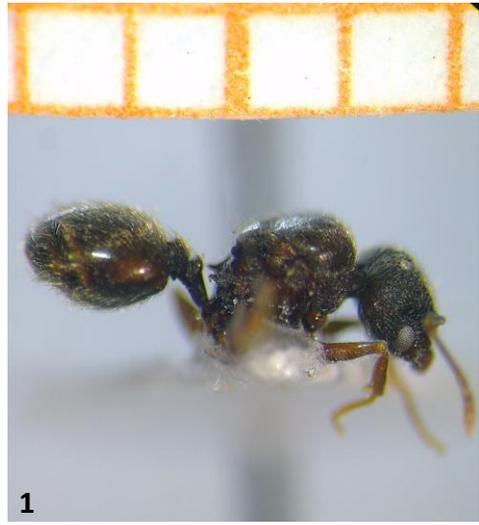


Figura 18. *Camponotus sp. 2*. Vista lateral (1), frontal (2) y dorsal (3).

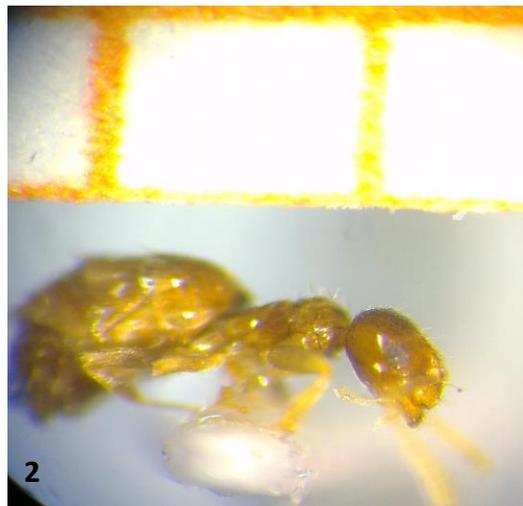


Figura 19. *Nylanderia* sp1. Vista frontal (1), lateral (2) y dorsal (3)



Figura 20. *Hypoponera parva*. Vista dorsal (1) y lateral (2).

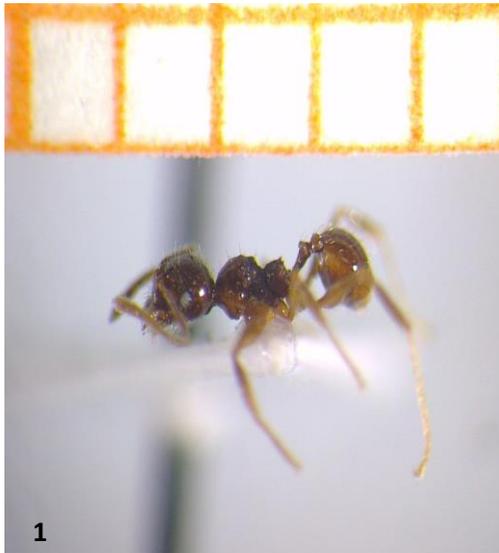


Figura 21. *Pheidole* sp6. Vista lateral (1), dorsal (2) y frontal (3)



Figura 22. *Leptogenys tiobill*. Vista lateral (1) y dorsal (2). Endémica de la cordillera de la costa



Figura 23. *Pheidole* sp7. Vista frontal (1), dorsal (2) y lateral (3)



Figura 24. *Pheidole* sp5. Vista lateral (1), frontal (2) y dorsal (3)

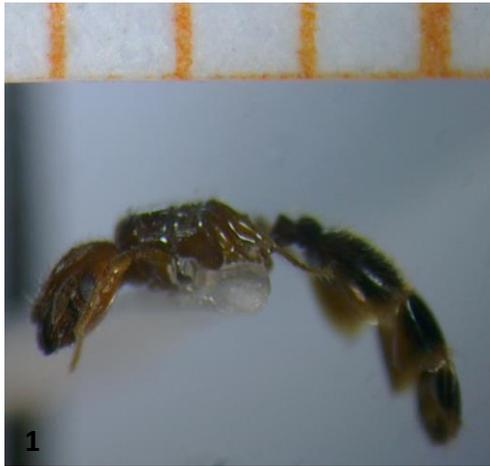


Figura 25. *Pheidole* sp5 (Reina).
Vista lateral.

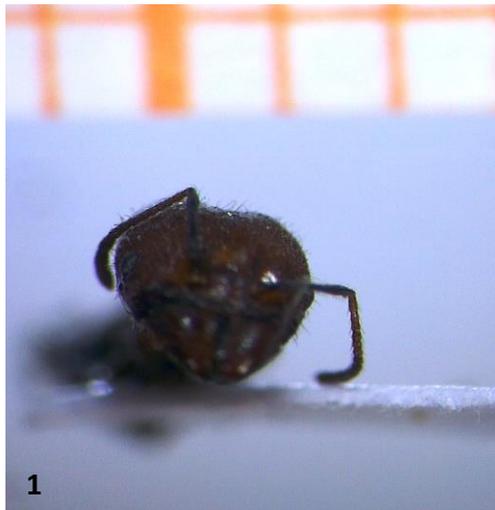


Figura 26. *Pheidole* sp9. (1) Frontal
y (2) dorsal.



Figura 27. *Pheidole* sp4. Vista frontal
(1), dorsal (2), Lateral (3).



Figura 28. *Pheidole* sp2. Vista Lateral (1) y dorsal (2).

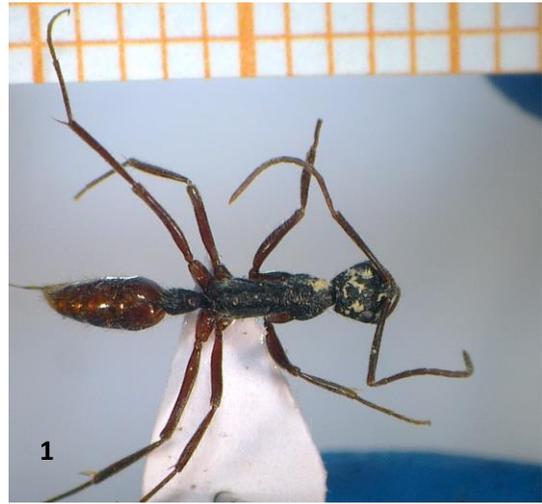


Figura 29. *Leptogenys unistimulosa*. Vista dorsal (1), Lateral (2) y frontal (3).

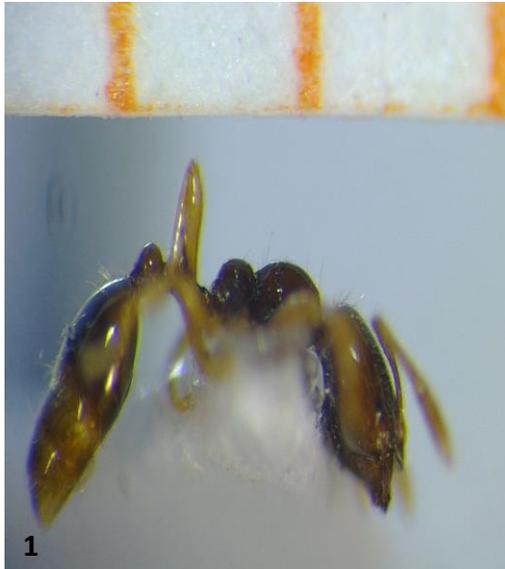


Figura 30. *Solenopsis sp2*. Vista lateral (1) y dorsal (2)

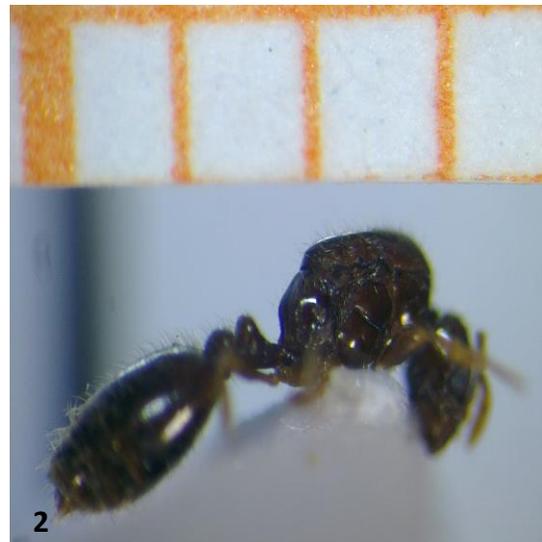


Figura 31. *Solenopsis sp4*. Vista dorsal (1) y lateral (2).

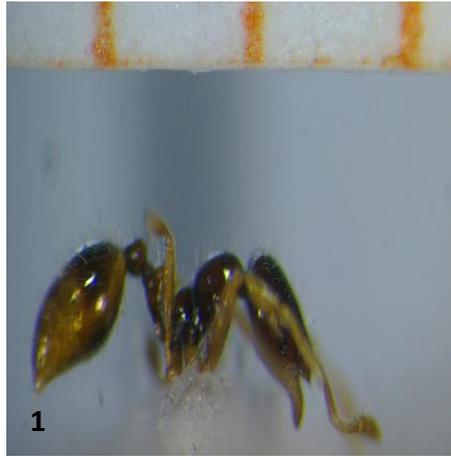


Figura 32. *Solenopsis sp1*. Vista lateral (1) dorsal (2) y frontal (3).

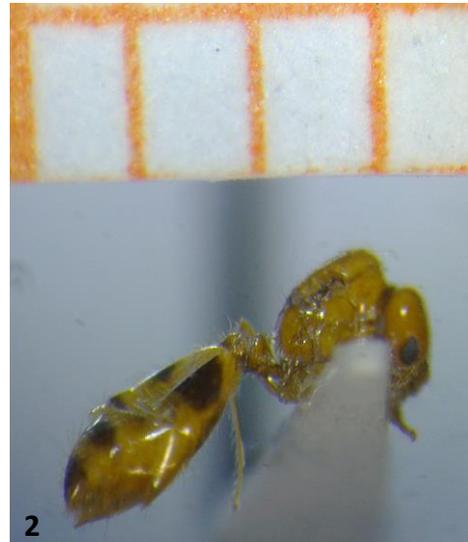


Figura 33. *Solenopsis sp3*. Vista dorsal (1) y lateral (2).

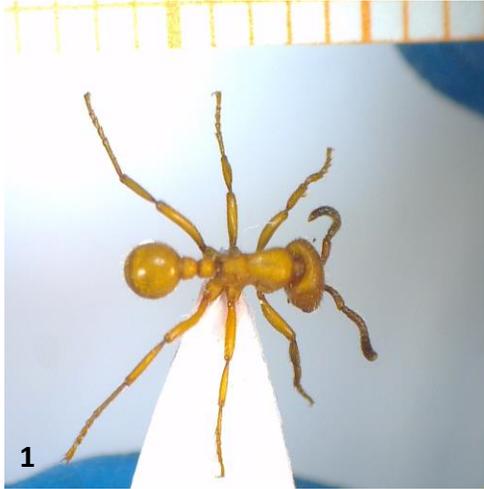


Figura 34. *Nomamyrmex esenbeckii*.
Vista dorsal (1), lateral (2) y frontal (3).

Figura 35. *Gnamptogenys striatula*.
Vista dorsal (1), lateral (2) y frontal (3).



Figura 36. *Eciton burchelli*. Vista frontal (1), dorsal (2) y lateral.

Figura 37. *Eciton burchelli* (Soldado). Vista lateral (1), frontal (2) y dorsal (3)

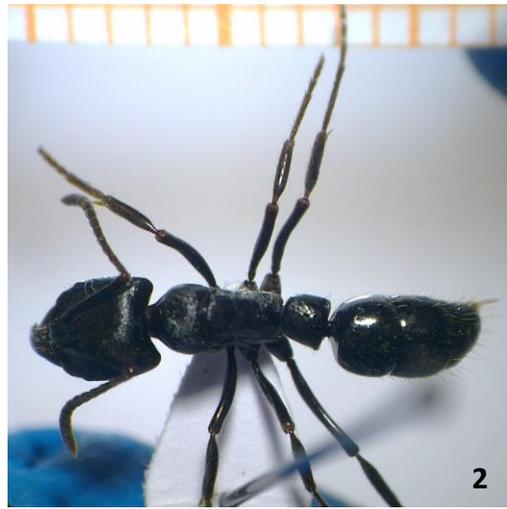


Figura 38. *Megalomyrmex leoninus*. Vista Frontal (1), dorsal (2) y lateral (3)

Figura 39. *Pachycondyla impressa*. Vista lateral (1), dorsal (2) y frontal (3).



Figura 40. *Camponotus* sp1. Vista frontal (1), dorsal (2) y lateral (3).



Figura 41. *Crematogaster* sp3. Vista Lateral (1), dorsal (2) y frontal (3)



Figura 42. *Trachymyrmex* sp. Vista dorsal (1) y lateral (2.)



Figura 43. *Strumigenys* sp. Vista dorsal (1) y lateral (2).



Figura 44. *Myrmelachista reclusi*. Vista dorsal (1)

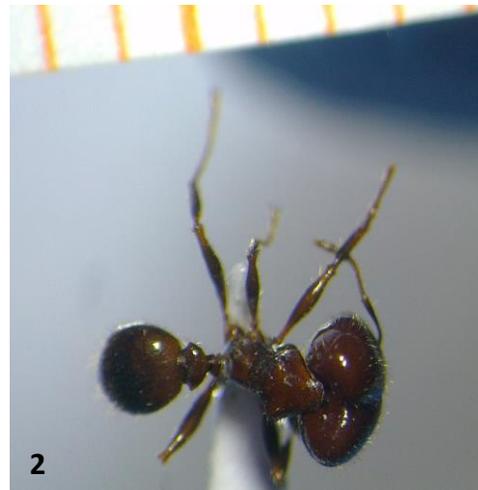


Figura 45. *Gnamptogenys fieldi*. Vista dorsal (1) y frontal (2)

Figura 46. *Pheidole* sp8. Vista lateral (1), dorsal (2) y frontal (3).

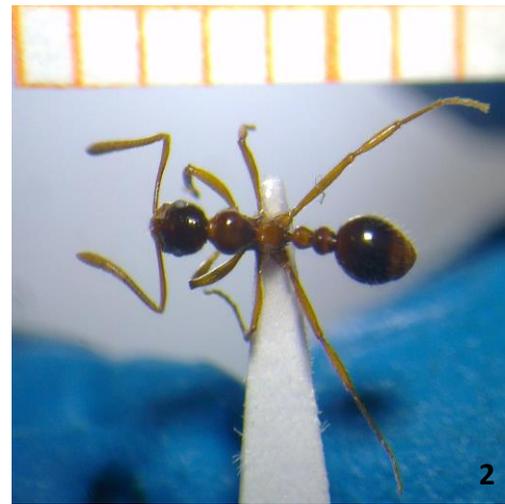


Figura 47. *Anochetus simoni*. Vista dorsal (1) lateral (2) y frontal (3)

Figura 48. *Megalomyrmex sp1*. Vista lateral (1), dorsal (2) y frontal (3)

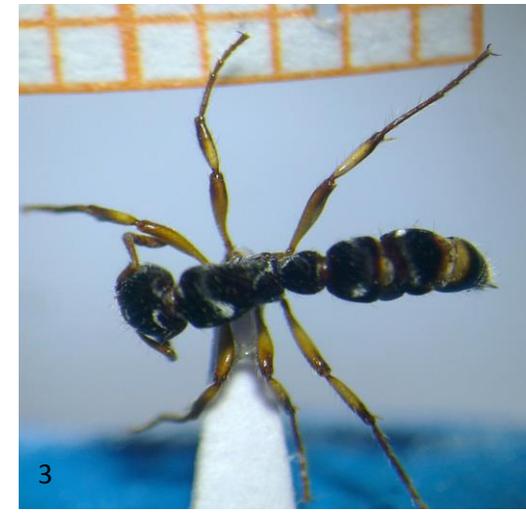
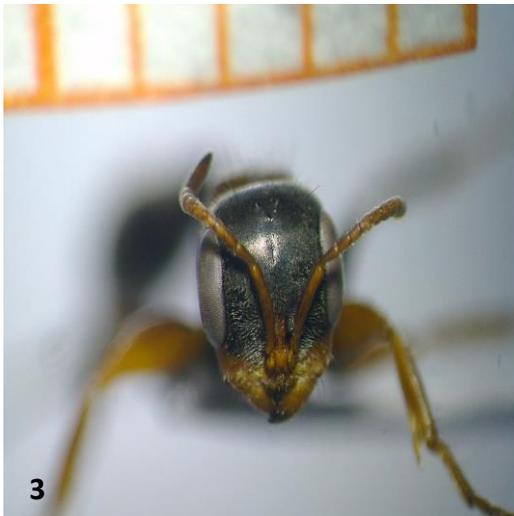


Figura 49. *Pseudomyrmex gracilis*. Vista dorsal (1). Lateral (2) y frontal (3).

Figura 50. *Gnamptogenys* sp1. Vista frontal (1), lateral (2) y dorsal (3) 92



Figura 51. *Gnamptogenys continua*. Vista frontal (1), dorsal (2) y lateral (3).



Figura 52. *Hylomyrma* sp1. Vista lateral (1).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abadía, J.C., C. Bermúdez, F. H. Lozano-Zambrano & P. Chacón. (2010). Hormigas cazadoras en un paisaje subandino de Colombia: riqueza, composición y especies indicadoras. *Revista Colombiana de Entomología* 36(1): 127-134.

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

Aguilera, M., & Silva, F. (1997). Especies y biodiversidad. *Interciencia* 22: 299-306.

Allaby, M. (1992). *The Concise Oxford dictionary of Zoology*. Oxford University Press, Oxford. UK. 704 p.

Allen, A.P., J.H. Brown. & J.F. Gillooly. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic equivalence rule. *Science* 297: 1545–8.

Almeida-Neto, M., G. Machado, R. Pinto-da-Rocha & A. A. Giaretta. (2006). Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*. 33: 361–375.

Alonso, L. E. (2000). Ants as indicators of diversity. In: D., Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz (Eds.). *Ants Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, (pp. 80–88). Smithsonian Institution Press, Washington, USA.

Alvarado, H. (2008). Aspectos estructurales y florísticos de cuatro bosques ribereños de la cuenca del río Aroa, estado Yaracuy, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 31:273-290.

Álvarez, S., M. Villarreal, M. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina & A. M. Umaña. (2006). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Segunda edición. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 253 p.

Andersen, A. N., & J. D. Majer. (1991). The structure and biogeography of rainforest ant communities in the Kimberley region of northwestern Australia. In: N. L. McKenzie, R. B. Johnston, & P. G. Kendrick (Eds.), *Kimberley rainforests*. (pp. 333-346). Suerrey Beatty & Sons Pty Limited, Chipping Norton. UK.

Andersen, A. N. (1997). Using ants as bioindicators: Multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology* 1(1): 8 p.

Andersen, A. N., A. Fisher, B. D. Hoffman, J. L. Read & R. Richards. (2004). Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. *Austral Ecology* 29: 87-92.

Armbrecht, I. & P., Ulloa-Chacón. (1999). Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 31(4): 646-653.

Baroni-Urbani, C. (1984). Clave para la determinación de los géneros de hormigas neotropicales. *Graellsia* 39:73-82.

Bevilacqua, M., L. Cárdenas & D. Medina. (2006). *Las Áreas protegidas en Venezuela: Diagnóstico de su condición 1993/2004*. Fundación Polar, ACOANA, IUCN, Caracas, Venezuela. 163 pp.

Besuchet, C.D., H. Burckhardt. & I. Löbl 1987. The "Winkler/ Moczarski" eclector as an efficient extractor for fungus and litter coleoptera. *The Coleopterist's Bulletin*, 41: 392-394

Bolton, B. (1994). *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 222 p.

Bolton, B. (1995). *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Massachusetts, USA. 504 p.

Bolton, B. (Ed) (2013). AntCat. An Online Catalogue of the Ants of the World. [https:// www.antcat.org](https://www.antcat.org). Visitado: 12/02/2013.

Botes, A., M. A., McGeotch, H. G., Robertson, A., Van Niekerk, H. P., Davis, & S. L. Chown. (2006). Ants, altitude and change in the northern Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography* 33:71-90

Brandão, C. (1991). Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomología* 35: 319-412.

Brehm, G., R.K Colwell & J. Kluge. (2007). The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography* 205–219.

Brürl C.A., M., Mohamed. & K.E. Linsenmair. (1999). Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forest on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 265-267.

Bustos, J. (1994) Contribución al conocimiento de la fauna de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del occidente del departamento de Nariño (Colombia). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 2: 19-301.

Bustos, J & P.C., Ulloa. (1997). Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3): 259-266.

Bustos, X. (2007). Estudio preliminar de las Hormigas de la Serranía de los Churumbelos. *Conservación Colombiana* 3: 77-78.

Castro, S.C., C.V. Cobian & C.A. Ugarte. (2008). Distribución de la riqueza, composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre Laquipampa, Lambayeque-Perú. *Ecología Aplicada* 7(1, 2): 80-103.

Chao AR, R., Chazdon & T.S. Colwell (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148–159.

Chacón, P., M. J. Baena, R. Bustos, Aldano, J. Aldano & M. Gamboa. (1996). Fauna de hormigas del departamento del Valle del Cauca (Colombia). In: M. G. Andrade, G. Amat, G. y F. Fernández (Eds.). *Insectos de Colombia*. (Pp.413–451). Estudios Escogidos. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 10. Colombia.

Chazdon R., R., Colwell. J., Denslow, & M., Guariguata. (1998). Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. In: Dallmeier F, Comiskey JA, (Eds). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. (pp. 285- 309).Parthenon Publishing, Paris, Francia.

Colwell, R. & J. Coddington (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 345: 101-118.

Colwell, R.K., & G.C. Hurtt. (1994). Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144: 570-595.

Colwell, R.K., & D.C. Lees. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:70–76.

Colwell, R. K., Rahbek. & N. J., Gotelli. (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163, E1–E23.

Colwell, R. K. (2009). “*EstimateS*”: *Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Versión 8.2 Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Visitado: 12/02/2013.

Cortez-Fernández, C. (2006). Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia* 41(1): 46-64.

Delascio, F. (1977). Notas sobre la flora del Yurubi, Estado Yaracuy, Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 108: 266-282

Delgado-Jaramillo, M., M. Machado, F. García & J. Ochoa. (2011). Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Revista de Biología Tropical* 59 (4): 1757- 1776.

Díaz J.A., C.E., Molano, & J.C., Gaviria. (2009). Diversidad genérica de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en ambientes de bosque seco de los montes de María. *Revista Colombiana Ciencia Animal*. 1(2): 279-285.

Diehl, E., F., Sacchett & E. Z. de Albuquerque. (2005). Riqueza de formigas de solo na praia da Pedreira, Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Entomología* 49(4): 552-556.

Duarte, C., S. Alonso, G. Benito, J. Dachs, C. Montes, M. Pardo, A. F. Ríos, R. Simó & F. Valladares. (2006). *Cambio global Impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra*. Consejo superior de investigaciones científicas. Madrid, España. 171 pp.

Estrada, C. & F. Fernández. (1999). Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 47(1): 189–201.

Fagua, G. (1999). Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la cordillera oriental (Colombia). In: M. G. Andrade, G. Amat y F. Fernández (Eds.) *Insectos de Colombia II. Estudios Escogidos* (pp: 319-355). Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. Bogotá, Colombia.

FAO. (2003). *Situación de los bosques del mundo*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. FAO. Roma. 126 p.

Feinsinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press. USA. 217 pp.

Fernández, F. (Ed.). (2003a). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 424 p.

Fernández, F. (2003b). Listado de las especies de hormigas de la región neotropical. In F. Fernández (Ed.). *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (pp. 379-411). Instituto Alexander von Humboldt- Bogotá, Colombia.

Feener, D. J. & E. W. Schupp. (1998). Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of Neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116: 191-201.

Fisher, B.L. (1996). Ant Diversity Patterns Along an Elevational Gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, 85: 93-108.

Fisher B.L. (1998). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sudand on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana: Zoology*, 90: 39-67.

- Fisher, B.L. (1999). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the réserve naturelle intégrale d'andohahela, Madagascar. *Fieldiana Zoology* 94: 129-147
- Fisher, B.L. (2002). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. *Boissiera*, 59: 311-328.
- Fisher, B.L. (2004). Diversity patterns of ants (Hymenoptera: Formicidae) along an elevational gradient on Monts Doudou in southwestern Gabon. En *Monts Doudou, Gabon: A Floral and Faunal Inventory with reference to elevational variation*, pp 269-286. California Academy of Sciences, Memoirs 28. California Academy of Sciences, San Francisco, California.
- Fisher, B.L. (2005). A Model for a Global Inventory of Ants: A Case Study in Madagascar. En *Biodiversity: A Symposium Held on the Occasion of the 150th Anniversary of the California Academy of Sciences June 17-18, 2003* (ed. N.G. Jablonski), *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 78-89.
- Fittkau, E. J. & H. Klinge. (1973). On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- Floren, A. & K. Linsenmair. (2001). The Influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities. *Plant Ecology* 3: 153–167.
- Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- Folgarait, P. J., O. Bruzzone, S. D. Porter, M. A. Pesquero & L. E. Gilbert. (2005). Biogeography and macroecology of phorid flies that attack fire ants in south–eastern Brazil and Argentina. *Journal of Biogeography* 32(2): 353–367.
- Fontalvo-Rodriguez & L. Solis-Medina. (2009). Ensamblaje de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en fragmentos de bosque seco en el complejo carbonífero el cerrejón (La Guajira, Colombia). *Intropica* 4: 5-15.

Frith, D. & C. Frith. (1990). Seasonality of litter invertebrate populations in an Australian upland tropical rainforest. *Biotropica* 22:181-190.

Gardner, T. (2010). *Monitoring Forest Biodiversity: Improving conservation through ecologically responsible management*. Erathscan, Washington. 360 p.

García, F., M. Delgado-Jaramillo, M. Machado, L. Aular & Y. Mujica. (2013). Pequeños mamíferos no voladores de un bosque nublado del Parque Nacional Yurubi, Venezuela: abundancias relativas y estructura poblacional. *Interciencia* 38(10): 719-725

Gaston, K. (1996). Species richness: measure and measurement. (pp. 230-252). In: K. J. Gaston (Ed.) *Biodiversity, biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Cambridge. UK.

Gibb, H. & G. Hochuli. (2002). Habitat fragmentation in an urban environment: Large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* 106: 91–100.

Giraud, T., S. Pedersen & L. Keller. (2002). Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Science* 99 (9): 6075-6079

Goitia, W. (2005). Factores de variación de la composición poblacional de hormigas dominantes del cacaotal: manejo agronómico y clima. Resúmenes del XIX Congreso Venezolano de Entomología. San Felipe. Venezuela. *Entomotropica* 20(2): 127-204.

Graham, J. H., A. J. Krzysik, D. A. Kovacic, J. J. Duda, D. C. Freeman, J. M., Emlen, J. C. Zak, W. Russell Long, M. P. Wallace, C. Chamberlin Graham, J. N. Nutter & H. E. Balbach. (2008). Ant community composition across a gradient of disturbed military landscapes at Fort Benning, Georgia. *Southeastern Naturalist* 7: 429–448.

Greenslade, P. J. & P. Greenslade. (1977). Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insect Socioux* 24: 163-182.

Grytnes, J. A. & C. M. McCain. (2007). Elevational patterns in species richness. In: S. Levin (Ed). *Encyclopedia of Biodiversity* (pp 1-8). Elsevier. New Jersey, USA.

Guerrero, R. & C. Sarmiento. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana* 26: 279-302.

Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427- 432.

Hölldobler, B & E. O. Wilson. (1990). *The Ants*. Harvard University Press. Cambridge, USA. 732 p.

Huber, O. & C. Alarcón. (1988). *Mapa de vegetación de Venezuela*. MARN-BIOMA, Caracas, Venezuela.

Ipsier, R. M., M. A. Brinkman, W. A. Gardner & H. B. Peeler. (2004). A survey of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Georgia. *Florida Entomologist* 87: 253–260.

Jaffé, K., P. Tablante & P. Sánchez. (1986). Ecología de Formicidae en plantaciones de cacao en Barlovento, Venezuela. *Revista Theobroma* 16 (4): 189-197.

Jaffé, K., H. Romero & J.E. Lattke. (1989). Biosfera del Marahuaca y zonas adyacentes (Territorio Federal Amazonas) Venezuela. *Acta Terramaris* 1: 33-37.

Jaffé, K. J., Lattke & R. Perez-Hernandez. (1993). Hormigas de los Tepuyes del Macizo Guayanés: Un Estudio Zoogeográfico. *Ecotropicos* 6(1): 22-29.

Jaffe, K. (2004). *El Mundo de las Hormigas*. Equinoccio. Caracas, Venezuela. 183 p.

Jimenez-Valverde, A & J. Hortal. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Iberoamericana de Aracnologia* 8: 151-161.

Kaspari, M. (2000). A primer on ant ecology. In: D. Agosti J. D. Majer, L. E. Alonso, & T. R. Schultz (Eds.). *Ants, Standard methods for measuring y monitoring biodiversity*. (pp. 9-24) Smithsonian Institution Press. Washington. USA.

Kaspari, M & J. Majer. (2000). Using ants to monitor environmental change. In: D., Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz (Eds.). *Ants Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. (pp. 89-98). Smithsonian Institution Press. Washington. USA.

Kaspari, M. 2003. Capítulo 6. Introducción a la ecología de hormigas. En: Fernández F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. (pp. 97-112). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 398 p.

Kaspari, M., M. Yuan & L. Alonso. (2003). Spatial grain and the causes of regional diversity gradients. *American Naturalist* 161(3): 459–77.

Kempf, W.W. (1972). Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomológica* 15: 3-344.

Kharkwal G. P. Mehrotra, Y. Rawat & Y. Pangtey. (2005). Phytodiversity and growth form in relation to altitudinal gradient in the Central Himalayan (Kumaun) region of india. *Current Science* 89(5): 873-878.

La Polla, J. S., T. Suman, J. Sosa-Calvo & T. R. Schultz. (2006). Leaf Litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and conservation* 16: 491-510.

Lach, L., C. Parr & K. Abbott. (2010). *Ant Ecology*. Oxford University Press. New York. USA. 402 p.

- Lattke, J. (1985). Hallazgos de hormigas nuevas para Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Boletín de Entomología de Venezuela* 4(10): 82-84.
- Lattke, J. E. (1990a). Revisión del genero *Gnamptogenys* Mayr para Venezuela. *Acta Terramaris* 2:1-47.
- Lattke, J. E. (1990b). A new genus of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae) for Venezuela. *Entomologica Scandinavica* 21(2): 173-178.
- Lattke, J. E. (1991). Studies of Neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 428:1-7.
- Lattke, J. (1993). Claves para la determinación de las subfamilias y géneros de hormigas neotropicales. In: Jaffé, K. J., Lattke & E., Pérez. (Eds.) *El mundo de las hormigas*. Equinoccio Ediciones. Universidad Simón Bolívar, Venezuela. 196 pp.
- Lattke, J.E. (2002). Nuevas especies de *Gnamptogenys* (Roger, 1863) de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Entomotropica* 17(2): 135-144.
- Lattke, J.E. (2003). Biogeografía de las hormigas neotropicales. En F. Fernández (Ed.). *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (pp. 75-85). Instituto Alexander von Humboldt- Bogotá, Colombia.
- Lattke, J.E. (2006). A new species of *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from gallery forests of the Orinoco Watershed, Venezuela. *Myrmecologische Nachrichten* 8: 53- 57.
- Lattke, J.E (2011). Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 69 (3) 127 – 264
- Lattke, J. E. & W., Goitia. (1997). El género *Strumigenys* (Hymenoptera: Formicidae) en Venezuela. *Caldasia* 19(3): 367-396.

Lattke, J. E., M. Kaspari, S. O. Donnell & Powell, S. (2007). Las hormigas ecitoninas de Venezuela (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae): elenco preliminar. *Entomotropica* 22(3): 153-170.

Lattke, J. & M. Riera-Valera. (2012). Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la hojarasca y suelo de selvas nubladas de la Cordillera de la Costa, Venezuela. *Métodos en Ecología y Sistemática* 7(1):20-34.

Levings, S.C. (1983). Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs* 53(4): 435-455.

Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta & G., S. Hartshorn. (1996). Tropical forest structure on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 84(2): 137-152.

Lomolino, M.V. (2001). Elevation gradients of species-density historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.

Longino J. T. (2000). What to do with the data. In: Agosti D, Majer J, Alonso L, Schultz T, (Eds.). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. (pp.186-269) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, U.S.A.

Longino, J. T., J. Coddington & R. Colwell. (2002). The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(3): 689-702.

Longino, J. T. & R. K. Colwell. (2011). Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere* 2(3): art29. doi:10.1890/ES10-00200.1.

Lozano-Zambrano, F. H., P. Ulloa-Chacón & I. Armbrrecht. (2009). Hormigas: Relaciones Especies-Área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical. *Neotropical Entomology* 38(1):44-54.

- Luque, G. & J. Reyes, (2001). Muestreos de hormigas con trampas de caída. Tasa de captura diferencial según las especies. *Boletín Sociedad Española de Entomología* 25(1-2): 43-51.
- Mackay, W. & E. Mackay. (1989). Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). En: Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales. Oaxtepec, Mor. México: SME- CIEAMAC.
- Maeto, K. & S. Sato. (2004). Impacts of forestry on ant species richness and composition in warmtemperate forests of Japan. *Forest Ecology and Management* 187: 213-223.
- Magurran, A. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princenton University Press. New Jersey. 179p.
- Malsch, K.F., F. B. Annette, U. Maschwitz, M. Mohamed, J. Nais nad & E. Linsenmair (2008). An analysis of declining ant species richness with increasing elevation at Mount Kinabalu, Sabah, Borneo. *Asian Myrmecology* 2: 33-49.
- Mamani-Mamani, B., M. Loza-Murguia, H. Smeltekop, J. C. Almanza & M. Limachi. (2012). Diversidad genérica de hormigas (Himenópteros: Formicidae) en ambientes de bosque, borde de bosque y áreas cultivadas tres Comunidades del Municipio de Coripata, Nor Yungas Departamento de La Paz, Bolivia. *Journal of the Selva Andina Research Society* 1(1):26-43.
- Matienzo-Brito, Y., J. Alfonso-Simonetti, & L. Vázquez-Moreno. (2010). Caracterización de la mirmecofauna y su relación con las prácticas adoptadas en un sistema de producción agrícola urbano. *Fitosanidad* 14(4): 219-228.
- Majer, J. D. (1983). Ants: Bio-indicators of minesite rehabilitation, land- use, and land conservation. *Environmental Management* 7: 375– 383.
- Mayr, E. (1992). A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany* 79: 222-238.

McGeoch, M. A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181–201.

McGeoch, M. A. (2007). Insects and bioindication: Theory and practice. In: A.J. Stewart, T.R. New & O.T. Lewis (Eds.), *Insect conservation biology*, (pp. 144–174) CABI, Wallingford. UK.

Mijares-Urrutía, A. & R. Rivero. (2000). A new treefrog from the Sierra de Aroa, Northern Venezuela. *Journal of Herpetology* 34: 80-84.

Moldenke, A. R. 2000. Arthropods. Chapter 7 In: Tugel, A.J., A.M. Lewandowski, and D. Happe-vonArb, (Ed). *Soil Biology Primer*. Soil and Water Conservation Society. Ankeny Iowa. USA. 50 p.

Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T – Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza, España. 84 p.

Moreno, C. E. & G. Halffter. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149- 158

Niemi, G. & M. McDonald. (2004). Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 89-111.

Obando V. & A. Herrera. (2010). *Conocimiento y Conservación de la Biodiversidad en Centroamérica*. Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 88 p.

Olson, D.M. (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: 166-172.

Olson D. M. (1994). The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129 – 150.

Palacio, E. (1999). Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia In: M. G. Andrade, G. Amat & F. Fernández (Eds.). *Insectos de Colombia II. Estudios Escogidos* (pp.117-189). Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. Bogotá, Colombia.

Palacio, E. E., & F. Fernández. (2003). Claves para las subfamilias y géneros. In: F. Fernández, (Ed.). *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*, (pp. 233–260). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Pavon N. P., H. Hernandez-Trejo & V. Rico-Gray. (2000). Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlan, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 11: 39-42

Pearson D. & F. Cassola. (1992). World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* 6:376-39.

Pérez-Sánchez A. J., J. E. Lattke & A. L. Vilorio. (2012a). Composición y estructura de la fauna de hormigas en tres formaciones de vegetación semiárida de la península de Paraguaná, Venezuela. *Interciencia* 37 (7):506–514.

Pérez-Sánchez A. J., J. E. Lattke & A. L. Vilorio. (2012b). Patterns of ant (Hymenoptera: Formicidae) richness and relative Abundance along an aridity gradient in western Venezuela. *Neotropical Entomology* 41(6)

Pyrcz T. W. & J. Wojtusiak. (2002). The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymph., Sat.) along a elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology and Biogeography* 11: 211-221.

- Quiroz-Robledo, L. N. (1999). *Hymenoptera: Formicidae. Catalogo de insectos y ácaros Plaga de los cultivos agrícolas de México*. Xalapa, Veracruz, México: Sociedad Mexicana de Entomología. 176 p.
- Rabeling, C., J. Brown & M. Verhaagh. (2008). Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Science* 105 (39) 14913-14917.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 19: 200–205.
- Rahbek, C. (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875–902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale in the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239.
- Ramírez, M., P. Chacón, I. Armbrrecht & Z. Calle. (2001). Contribución al conocimiento de las Interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en Bosques Secos de Colombia. *Caldasia*, 23(2): 523–536.
- Ribas, C. R., F. A. Schimidt, R. R. Solar, R.B. Campos, C.L. Valentim, & J.H. Schoereder. (2012a). Ants as indicators of the success of rehabilitation efforts in deposits of gold mining tailings. *Restoration Ecology* 20(6): 712-720.
- Ribas, C. R., R.B. Campos, F. A. Schmidt & R. R. Solar. (2012b). Ants as indicators in Brazil: a review with suggestions to improve the use of ants in environmental monitoring programs. *Psyche*, 2012: 1-23.
- Riera-Valera, M. A., A. J. Pérez-Sánchez, & J. Perozo. (2009). Ants (Hymenoptera : Formicidae) and termites (Termitidae : Isóptera), Morón River basin, Carabobo, Venezuela : Preliminary data. *Checklist* 5(4): 855-859.

Ríos-Casanova L., A. Valiente-Banuet & V. Rico-Gray (2006) Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecology* 29: 316-323.

Robertson, H. (2002). Comparison of Leaf Litter communities in woodlands, lowland forest and mangrove forest of North-Eastern Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 11: 1637-1652.

Rodríguez, M. (2000). *Parques Nacionales, Monumentos Naturales y Parques de Recreación del Estado Yaracuy*. Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales. Instituto Nacional de Parques. Disponible en: www.parkwatch.org. Visitado: 12/03/2013

Rodríguez E. & J. Lattke. (2012). Diversidad de hormigas en un gradiente altitudinal de la Cordillera de la Costa, Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 50: 295-304.

Rodríguez-Olarte, D., A. Amaro, J. Coronel & D. Taphorn. (2005). Los peces del río Aroa, cuenca del Caribe, Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 164: 101-127.

Rojas, P. (2001). Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera; Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* 1: 189-238.

Romero, H. & K. Jaffé. (1989). A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21: 348-352.

Roth, D. S., I. Perfecto & B. Rathcke. (1994). The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecology Applied* 4: 423-436.

Roze, J. & H. Solano. (1963). Resumen de la familia Caeciliidae (Amphibia: Gymnophiona) de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 3: 287-300.

Samson D. A., E. A. Rickart & P. C. Gonzales. (1997). Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29: 349-363.

Sanders NJ, Moss J, Wagner D (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecological Biogeography* 12: 93–102.

Sanders, N. J., J.-P. Lessard, M. C. Fitzpatrick, & R. R. Dunn. (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography* 16: 640–649.

Sanabria-Blandón, M. & P. Ulloa-Chacón. (2011). Hormigas cazadoras en sistemas productivos del piedemonte amazónico colombiano: diversidad y especies indicadoras. *Acta Amazónica* 41(4): 503-512.

Sanders N. J. (2002). Elevational gradients in ant distributions: area, species richness, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25-32.

Santos, M. S., J. Louzada, N. Días, N. J. Delabie, & I. Nascimento. (2006). Riqueza de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serapilheira em fragmentos de floresta semidecídua da Mata Atlântica na região do Alto do Rio Grande, MG Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 96(1): 95-101.

Schmidt, F., C. Ribas & J. H. Schoereder. (2013). How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications for their use as bioindicators. *Ecological Indicators* (24): 158-166.

Schultz, T. R. & T. P. McGlynn. (2000). The interactions of ants with others organism. In: Agosti, D., J. Majer, L. Alonso y T. Schultz. (Eds.). *Ants Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. (pp.35–44). Smithsonian Institution Press. USA

Schütte M., J. M. Queiroz, A. J. Mayhé-Nunes & M. P. Pereira. (2007). Inventário estruturado de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em floresta ombrófila de encosta na ilha da Marambaia, RJ. *Iheringia. Série Zoologia* 7(1):103-110.

Silva, R. R. & C. R. Brandão. (1999). Formigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadoras da qualidade ambiental e da biodiversidade de outros invertebrados terrestres. *Biotemas* 12: 55–73.

Spellerberg, I. (1991). *Monitoring Ecological Change*. Cambridge University Press, UK. 410 p.

Srivastava, D. S. & J. H. Lawton. (1998) Why more productive sites have more species: experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152: 510–29.

Sayre, R., E. Roca, G. Sedaghatkish, B. Young, S. Keel, R. Roca, & S. Sheppard, (Eds). (2000). *Nature in focus: rapid ecological assessment*. Island Press, Washington, USA.

Toro, E & O. Ortega. (2006). Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera : Formicidae) en algunas áreas protegidas del Valle de Aburrá. *Revista Colombiana de Entomología* 32(2): 214-220.

Underwood, E. C. & B. L. Fischer. (2006). The role of ants in conservation monitoring: if, when, and how. *Biology Conservation* 132: 166–182.

Valenzuela-Gonzales, J., D. Quiroz-Robledo. & D. Martínez-Tlapa. (2008). Hormigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). In: Manson, R. Hernandez.Ortiz, V. Gallina, S. Mehlreter, K (Eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, Manejo y Conservación*. (pp.107-121). Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMAR- NAT), México.

Vergara E. V., H. Echavaria, & F. Serna. (2007). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas al arboretum de la Universidad Nacional de Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 40:497-505.

Ward, P. S. (2000). Broad scale patterns of diversity in Leaf Litter ants communities. En: Agosti, D. J., D. Majer, L. E. Alonso & T. R. Schultz (Eds). *Ants: Standards methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.

Wilson E O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Belknap Press. 548 pp.

Wilson, E. O. (2010). Editorial: “On the future of conservation biology”. *Conservation Biology*, vol. 14(1) 1–3.

Wild, A. L. (2007). A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*. 1622:1-55.

Wiens, J. J., & C. H. Graham. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36:519–39.

Willig, M. R., D. M. Kaufman, & R. D. Stevens. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 273–309.

"Una vez que una especie se extingue ninguna ley puede hacerla regresar: se ha marchado para siempre"

Allen M. Solomon.