Distribución, riqueza y composición genérica de grupos funcionales de hormigas aplicado a varios hábitats en un gradiente altitudinal del bosque húmedo tropical.

Edy Marlon Mendoza Viteri[1]
blg2017047@uea.edu.ec

Mario Andrés Ávila Andrade [1]
mavila@uea.edu.ec

Universidad Estatal Amazónica, Facultad de Ciencias de la Vida, Carrera de Biología (1)

Resumen

Los gradientes de elevación muestran rápidos cambios en las condiciones ambientales. Esto da lugar a una especialización de las comunidades animales, lo que se traduce en cambios en la composición de las especies a través del espacio. En este trabajo se analiza la distribución, riqueza y composición de grupos funcionales de hormigas utilizando tres tipos de hábitats (bosque, cultivo de plátano y pasto) a través de un gradiente de altitud del bosque húmedo tropical del Sur de Ecuador. Se tomaron muestras de hormigas desde los 924 hasta los 1.636 msnm, utilizando trampas pitfall y colecta manual. Se identificaron 153 morfoespecies incluidas dentro de 41 géneros que se clasificaron en 11 grupos funcionales. Se utilizó un análisis de redundancia para comprobar la correlación del hábitat con la altura sobre la abundancia genérica, además, se realizó un análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) con los grupos funcionales de las comunidades en diferentes hábitats y alturas. Los resultados indican que existe correlación positiva entre rangos intermedios y bajos, de géneros como *Linepithema*, *Pheidole*, *Wasmania*, *Pachycondyla*, y *Odontomachus*. La composición de los grupos funcionales muestra que Mírmicas Generalizadas, Depredadoras Generalistas Hipogeas y Hormigas arborícolas que se alimentan de polen presentan mejor distribución en áreas de bosque y cultivo de plátano a 1.286 msnm. Esto se debe probablemente a la alta correlación entre el hábitat y la altitud; concluyendo que los cambios en la composición y distribución de las especies y grupos funcionales son probablemente impulsados por las condiciones en cada sitio de estudio.

Palabras Clave*:* especialización, hormigas, grupos funcionales, abundancia

Abstract

Elevation gradients show rapid shifts in environmental conditions. The latter gives rise to a specialization process on animal communities, which translates into changes in species composition across space. This work analyzes the distribution, richness, and composition of ant functional groups using three habitat types (forest, plantain, and grass) across an altitudinal gradient in Southern Ecuadorian tropical rainforests. Ants were sampled from 924 to 1.636 masl, using pitfall traps and manual collection. 153 morphospecies were identified, including 41 genera were identified and classified into 11 functional groups. A redundancy

analysis was used to test the correlation of habitat with altitude on generic abundance, in addition, a non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS) was performed with the functional groups of the communities in different habitats and altitudes. The results indicate that there is a positive correlation between intermediate and low ranges of genera such as *Linepithema, Pheidole, Wasmania, Pachycondyla*, and *Odontomachus*. The composition of the functional groups shows that Generalized Myrmidia, Generalist Hypogean Predators and Pollen-feeding Arboreal Ants have a better distribution in forest and banana cultivation areas at 1.286 masl. This is probably due to the high correlation between habitat and altitude; concluding that changes in the composition and distribution of species and functional groups are probably driven by conditions at each study site.

Keywords: specialization, ants, functional groups, abundance.

1. INTRODUCCIÓN

Desde su aparecieron en el cretácico temprano las hormigas son uno de los organismos eusociales más exitosos y extendidos en la Tierra (Ward *et al.,* 2005; Perrichot *et al.,* 2008), adoptan un nivel avanzado de estructura colonial caracterizado por la división del trabajo (Oster & Wilson, 1978) en el que individuos adultos pertenecientes a dos o más generaciones contribuyen al mantenimiento y cuidado de la colonia (Wilson & Hölldobler, 2005).

Dada su riqueza y alto grado de endemismo el Neotrópico parece haber sido cuna y museo, en él converge alrededor del 42 % de géneros a nivel mundial (Fernández *et al.,* 2019). En una revisión Salazar *et al.,* (2015) señalan que Ecuador registra alrededor de 679 especies distribuidas en 180 localidades, sin embargo, la mayor concentración de estudios se ha realizado en la región amazónica nororiental o en las islas Galápagos; en el resto del país apenas ha sido muestreado o siguen siendo desconocido (Lattke, *et al.,* 2016).

En los bosques tropicales, las hormigas pueden llegar a representar entre el 15% y el 20% de la biomasa animal (LaPolla *et al.,* 2013), es decir, una biomasa cuatro veces mayor que la de todos los vertebrados terrestres combinados (Wilson & Hölldobler, 2005). Como ingenieros del suelo desempeñan un papel crucial en la huella ecológica de la mayoría de las comunidades terrestres (Ward *et al.,* 2005; Perrichot *et al.,* 2008) particularmente en los trópicos (Lattke *et al.,* 2016) sin embargo, se ha verificado que en regiones a mayor altura demuestran una disminución de riqueza y abundancia (Glaser, 2006).

Los estudios vinculados a gradientes de elevación usando organismos como modelos de estudio se remontan a los primeros tiempos de la biogeografía (Bharti *et al.,* 2013). Willdenow, Von Humboldt, Darwin y Wallace realizaron observaciones detalladas a lo largo de la altitud, como resultado observaron que la estatura y la diversidad se comportaba de manera similar a la latitud (Regla de Rapoport) (Olson, 1994; Grytnes & McCainw, 2007).

Los complejos cambios en cuanto a las condiciones a lo largo de gradientes altitudinales tienen amplios efectos en las interacciones (Crist, 2009) por ello durante los últimos años las regiones montañosas han recibido una atención creciente (Wang *et al.,* 2007). Varios

estudios señalan que los formícidos presentan picos máximos de riqueza y abundancia en altitudes intermedias (Brehm *et al.,* 2007; Lattke, 2012) debido a que los rangos intermedios presentan condiciones favorables tanto para especies de bajas como de altas altitudes como consecuencia del efecto del ecotono, o por simple solapamiento entre dos ensambles o fronteras geográficas (Guerrero & Sarmiento, 2010).

Por ello, los cambios en la composición de comunidades suelen evaluarse mediante índices de diversidad, los mismos que miden la similitud o disimilitud entre lugares o hábitats. La respuesta de los componentes de la diversidad a los factores ambientales se ha explorado recientemente para las comunidades de hormigas (González *et al.,* 2018), sin embargo, son pocos los estudios que evalúen simultáneamente la influencia del hábitat con la altitud sobre la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de hormigas en el país.

Por lo tanto, la evaluación de comunidades biológicas ayuda a comprender cómo los cambios medioambientales afectan a la biodiversidad, las funciones de los ecosistemas o sus servicios (Santos *et al.,* 2021). Una forma prometedora de detectar posibles limitaciones es el enfoque funcional comúnmente utilizado en clasificar especies de una comunidad en grupos funcionales (GF), esta clasificación puede ser a priori basada en características morfológicos, afinidades taxonómicas o dimensiones de nicho como la dieta, la ubicación del nido, el comportamiento de forrajeo, la preferencia de hábitat o la tolerancia ambiental (Silvestre *et al.,* 2003; Brandão *et al.,* 2012; Claver *et al.,* 2018).

Ante lo mencionado, este estudio tiene como objetivo caracterizar la distribución, riqueza y composición genérica de grupos funcionales de hormigas de varios hábitats (bosque, pasto y cultivo de plátano) de tres zonas de estudio del bosque húmedo tropical, a lo largo de un gradiente altitudinal distinto a nivel local. A la vez esta investigación se constituye como línea base para el entendimiento de los patrones de distribución de hormigas fuera de áreas protegidas en el Sur del Ecuador.

2. MATERIALES Y MÉTODOS/METODOLOGÍA

2.1. Localización.

2.1.1. Área de Estudio:

El muestreo de hormigas se llevó a cabo en los meses de febrero (2020) y enero (2021) dentro de tres estaciones de muestreo con características de hábitats similares (Tabla 1) ubicadas en el cantón Centinela del Cóndor, provincia de Zamora Chinchipe.

Tabla 1: Información asociada a cada una de las estaciones de muestreo.

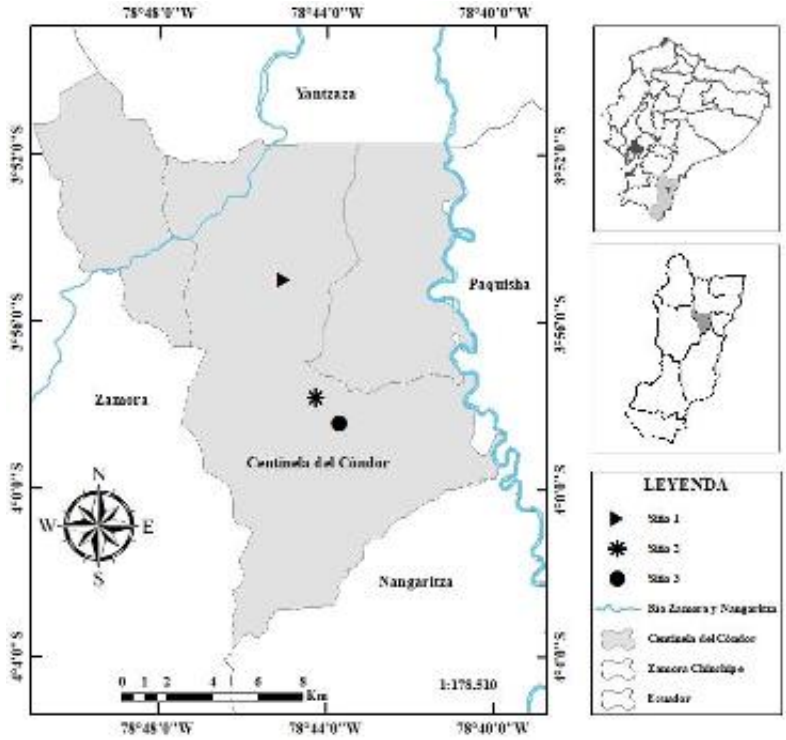
Nombre de la Estación	Fecha de Muestreo	Ubicación Geográfica	Características del sitio

1. Quinta Jaely (Sitio 1)	14, 15, 16 febrero 2020; 20 enero 2021	3°54'56,86" S, 78°45'4,25"W, 924 msnm.	Cultivo de plátano, área de pasto y Bosque siempreverde piemontano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes.
2. Tacuri (Sitio 2)	15, 17 febrero 2020; 16 enero 2021	3°57'46,81" S, 78°44'17" W, 1286 msnm.	Cultivo de plátano, área de pasto y Bosque siempreverde piemontano de las cordilleras del Cóndor-Kutukú.
3. La Guajira (Sitio 3)	19, 21 febrero 2020; 9 enero 2021	3°58'20,20"S, 78°43'45,73"W, 1636 msnm.	Cultivo de plátano, área de pasto y Bosque siempreverde piemontano de las cordilleras del Cóndor-Kutukú.

Fuente: Adaptado del Ministerio del Ambiente del Ecuador, (2013).

El cantón tiene una extensión aproximada de 26.165 has con rangos altitudinales que van desde 820 msnm hasta 2215 msnm, presenta una precipitación anual promedio de 2090 mm, su temperatura media anual de 23,7 °C, y humedad ambiental entre el 84,8 % y 91,3 % (GAD-CDC, 2019). La información presentada se complementa con el reconocimiento de las tres estaciones de estudio establecidas en un mapa de ubicación (Figura 1).

Figura 1: Mapa del área de estudio en el que se ubican las tres estaciones de muestreo.



Fuente: IGM, (2012).

2.2. Método de Investigación.

2.2.1. Colecta de Insectos:

Para la caracterización de los géneros de hormigas presentes en las tres estaciones de estudio se realizó un diseño combinado de trampas de Pitfall y colecta manual aplicado a

cada tipo de hábitat. Para la fase de campo se establecieron 108 trampas de pitfall ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal de estas 18 se colocaron en cada sitio de muestreo en cada período anual durante tres días (72 horas), además, en cada hábitat se efectuaron tres colectas manuales de hormigas durante un lapso de 50 minutos para un esfuerzo total de muestreo de 15 horas.

2.2.2. Trampas Pitfall:

La trampa consistió en un recipiente de plástico de 12 cm de diámetro por 6 cm de profundidad, la misma estuvo cebada con agua, sal y detergente para romper la tensión superficial y evitar la fuga de los insectos. Se instalaron 6 trampas de caída por hábitat separadas cada 5 m durante un lapso de tres días (72 horas), las trampas fueron colocadas al ras de suelo y protegidas para evitar saturación por lluvia. Posterior a ello, el material biológico se filtró y preservó en tubos Eppendorf con alcohol al 70% para su posterior traslado.

2.2.3. Colecta Manual:

Fernández, (2003) señala que la captura directa o manual es un método indicado que permite establecer un cubrimiento taxonómico de la riqueza de hormigas, además, brinda una aproximación a los hábitos de distintas especies presentes a cada área de muestreo. En base a ello en cada sitio de muestreo se realizaron colectas manuales de especies de hormigas ubicadas en el suelo, troncos en descomposición, tallos, ramas, piedras por debajo de 1,5 m de altura, en un transecto de 30 m x 1 m de ancho durante 50 minutos. El resultado final consistió en 2,5 horas de muestreo por cada sitio para un esfuerzo total de 15 horas en las tres unidades durante los dos períodos.

2.2.4. Procesamiento de las Muestras:

Las muestras se procesaron en el Laboratorio de Ecología Tropical Natural y Aplicada (LETNA), de la Facultad de Ciencias de la Vida en la Universidad Estatal Amazónica. Km 2 1/2 Vía Tena (Paso Lateral), Puyo, Ecuador. La extracción del contenido biológico se realizó de forma manual y directa utilizando recipientes de plástico, pinzas entomológicas y un tamiz cernidor fino. Inicialmente el material biológico se clasificó, etiquetó en órdenes y morfoespecies preservados en alcohol al 90%. Posteriormente, se analizaron las hormigas colectadas.

2.2.5. Identificación de Especímenes:

Para la identificación del material biológico se utilizó un estereomicroscopio NikonSMZ745 y mediante claves taxonómicas de Fernández (2003), Baccaro *et al.*, (2015), Fernández *et al.*, (2019) y las plataformas web AntCat (https://antcat.org) y AntWeb (https://www.antweb.org) se identificaran subfamilias y géneros de cada muestra colectada.

2.2.6. Identificación de Grupos Funcionales:

Para establecer los grupos funcionales se utilizó la información disponible en la literatura

siguiendo los criterios de clasificación sugeridos por Silvestre *et al.,* (2003), Brandão *et al.,* (2012), Claver *et al.,* (2013) y González *et al.,* (2018) estableciendo 11 grupos funcionales en base al material colectado (Tabla 2).

Tabla 2: Criterios de clasificación de grupos funcionales de hormigas para la región neotropical.

Grupos Funcionales	**Características**
Hormigas Arborícolas Dominantes asociadas a carbohidratos o Domatia	Recogen recursos alimenticios líquidos (néctar, exudados ricos en carbohidratos que chupan los hemípteros o larvas de lepidópteros)
Depredación en masa y/o nómada	Grupo especializado con comportamiento de caza elaborado en masa de obreras de *Pachycondyla marginata* o en algunos casos con comportamiento nómada, como *Leptogenys* y *Simopelta*.
Cortadoras, Cultivadoras de hojas	Las hormigas de la tribu Attini (cultivadoras de hongos) forman una categoría trófica peculiar.
Hormigas Legionarias	La subfamilia Dorylinae depredadoras de grupo, son nómadas se consideran las cazadoras sociales dominantes de invertebrados.
Formicinos generalizados, dolichoderinos y algunos mirmicinos	Comprenden especies caracterizadas morfológicamente por su tamaño corporal medio (0,30 cm). Incluyen especies de géneros como *Brachymyrmex*, *Linepithema* y algunas especies de *Pheidole* son omnívoras adaptadas a la alimentación líquida.
Mírmicas generalizadas	Las especies de este grupo son omnívoras generalistas incluye especies de Myrmicinae con mandíbulas triangulares cortas, ojos desarrollados y separados de los géneros *Pheidole* y *Wasmannia*.
Forrajeadores generalistas hipogeos de pequeño tamaño	Incluye especies depredadoras de pequeño tamaño (0,15 cm), con escapos y mandíbulas cortas y ojos vestigiales; destacan especies de tamaño corporal reducido de *Carebara* y *Solenopsis*.
Depredadores generalistas epigeas	Especies que forrajean en la superficie del suelo muestran un tamaño corporal grande (1 cm o más), mandíbula larga, lineal o triangular, ojos grandes, incluyen especies de *Dinoponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Anochetus* y *Odontomachus*.
Depredadores generalistas hipogeas	Especies que forrajean en la hojarasca presentan un tamaño corporal medio (de 0,5 a 1 cm) este grupo incluye especies pequeñas de *Gnamptogenys*, *Hypoponera* y *Pachycondyla*.
Hormigas depredadoras arbóreas	Incluye la especie *Paraponera clavata* y la mayoría de las especies de *Pseudomyrmex*, que exploran activamente la vegetación, depredando una amplia diversidad de artrópodos.
Hormigas arborícolas que se alimentan de polen	Componentes de la tribu neotropical Cephalotini que eliminan el polen anemófilo depositado en la superficie de la vegetación.

Fuente: Adaptado de Silvestre *et al.,* (2003), Brandão *et al.,* (2012), Claver *et al.,* (2013) y González *et al.,* (2018).

2.2.7. Análisis de datos:

La información obtenida fue tabulada en tablas de Excel. Posteriormente en base a la riqueza y abundancia de géneros se construyeron curvas de acumulación junto con la eficacia de muestreo a través del programa Estimates 8.2. (Colwell, 2006). Para obtener distribuciones aleatorias los datos se combinaron 500 veces con el fin de eliminar el efecto de orden de ingreso y suavizar la curva. La riqueza esperada se calculó a través de los estimadores no paramétricos ICE, Chao2, Jackknife1 y Bootstrap.

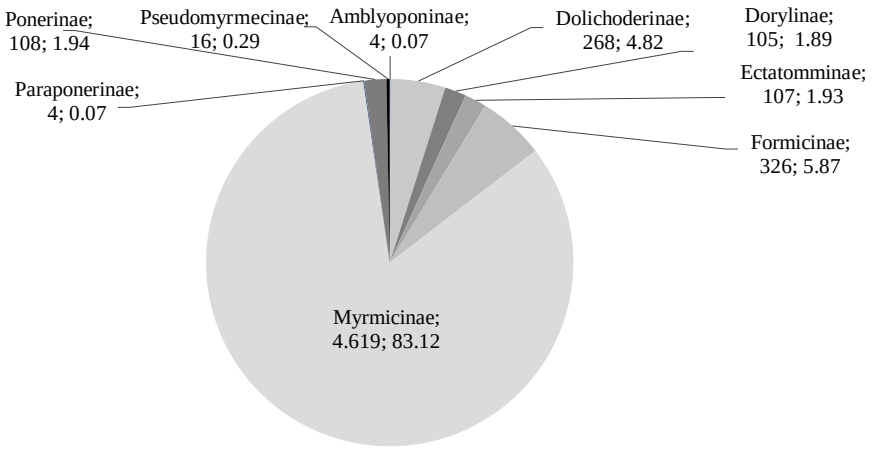
Para determinar la distribución y la correspondiente correlación entre géneros de hormigas con la altitud y el tipo de hábitat se establecieron análisis de redundancia canónica a través del programa estadístico Canoco 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998).

De la misma manera, para determinar el cambio en la composición de grupos funcionales con el tipo de hábitat y rango altitudinal teniendo en cuenta cada sitio de muestreo, primero se realizó un análisis de normalidad y distribución de los datos a través de la Prueba Kolmogorov-Smirnov, a continuación se realizó un análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la disimilitud de Bray - Curtis del paquete Vegan del programa estadístico R versión 4.1.2 (R Development CoreTeam, 2021).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se registraron un total de 5.557 individuos de hormigas pertenecientes a 153 morfoespecies las cuales fueron incluidos dentro de 41 géneros pertenecientes a 9 subfamilias en las tres estaciones de estudio (Figura 2). La subfamilia Myrmicinae fue la más representativa (4.619; 83,12%), seguida de Formicinae (326; 5,87%), Dolichoderinae (268; 4,82%), Ponerinae (108; 1,94%), Ectatomminae (107; 1,93%), Dorylinae (105; 1,89%), Pseudomyrmecinae (16; 0,29%), Amblyoponinae (4; 0,07%) y Paraponerinae (4; 0,07%).

Figura 2: Patrón de abundancias de las subfamilias de hormigas encontradas en este estudio.



Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

Comparando la diversidad, las subfamilias prevalentes Myrmicinae, Formicinae, Ponerinae y Dolichoderinae, son también las más ricas en géneros y morfoespecies, como ocurre comúnmente en los inventarios de hormigas de toda la Región Neotropical (Fernández, 2003; Baccaro *et al.*, 2015; Fernández *et al.*, 2019).

Como en la mayoría de los muestreos de todo el Neotrópico, Myrmicinae fue la subfamilia que presentó el mayor número de especies, los taxones de esta subfamilia presentan una gran variedad de adaptaciones conductuales, morfológicas y ecológicas que permiten a sus representantes explorar más eficientemente cualquier tipo de recursos (Koch *et al.*, 2019).

La subfamilia Formicinae presenta una alta diversidad en sus hábitos de anidación y alimentación (Brandão *et al.*, 2012), pero es especialmente interesante en el sur del país ya que se convierte en la segunda subfamilia más importante en hábitats degradados o antropizados.

En cuanto a géneros, ocho presentaron mayor riqueza de morfoespecies; *Pheidole* (29), *Camponotus* (18), *Gnamptogenys* (11), *Solenopsis* (8), *Neoponera* (7), *Crematogaster* (6), *Odontomachus* (5), *Linepithema* (5) representan más del 58,17% del material biológico colectado mientras que *Strumigenys*, *Anochetus*, *Adelomyrmex*, *Cheliomyrmex*, *Platythyrea*, *Atta*, *Tapinoma*, *Acromyrmex*, *Rogeria*, *Paraponera*, *Ochetomyrmex*, *Carebara*, *Acropyga*, *Nesomyrmex*, y *Mayaponera* apenas se registró un morfotipo en las tres estaciones de estudio (Figura 3 y Anexo 2).

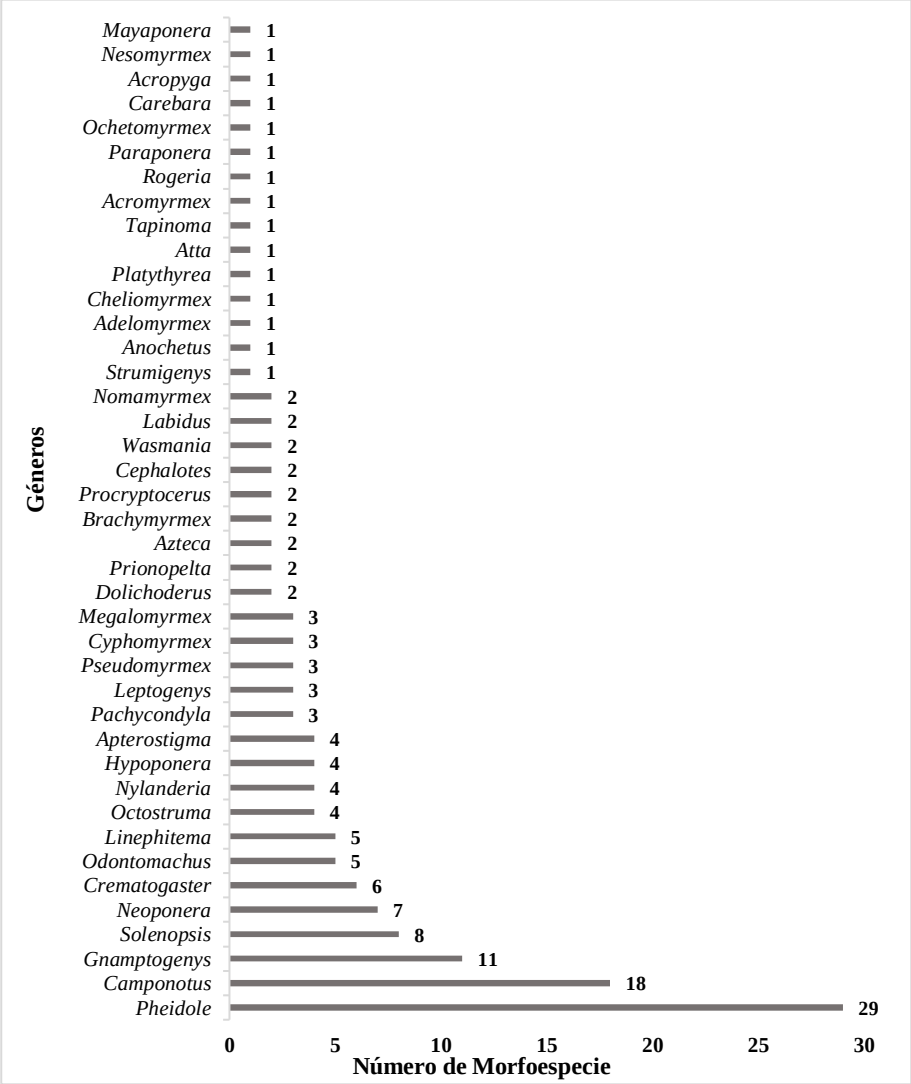
La prevalencia de algunos géneros, como *Pheidole*, *Camponotus*, *Solenopsis*, *Neoponera*, *Crematogaster*, y *Odontomachus* presentan siempre mayor abundancia local, diversidad, variedad de adaptaciones y mayor distribución geográfica en el Neotrópico (Longino, 2009; Baccaro *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2017).

En contraste, nuestros resultados coinciden con los trabajos realizados por Ryder Wilkie *et al.*, (2010), y Reyes & Ríos, (2015) en la Amazonía Nororiental y con el estudio realizado en bosque, pastizal y guadual del departamente del Quíndío, Colombia (Escobar , 2018) donde *Pheidole*, *Camponotus*, *Solenopsis*, y *Crematogaster* fueron los géneros de mayor riqueza.

Rogeria, *Platythyrea*, *Adelomyrmex* fueron registrados, cada uno una vez en una sola localidad. Todos ellos son hormigas criptobióticas, raramente recolectadas (Fernández 2003; Santos *et al.*, 2017) estos géneros consisten en organismos que habitan en diferentes estratos del suelo y de la hojarasca (Baccaro *et al.*, 2015). Las características criptobióticas y los lugares de anidación de la mayoría de estas hormigas explican su rareza en el estudio, lo que dificulta su recolección incluso con trampas Pitfall o Winkler.

Salazar *et al.*, (2015) indican que los géneros *Rogeria*, *Platythyrea*, *Mayaponera*, *Adelomyrmex*, *Cheliomyrmex*, y *Carebara* no se registran en la provincia de Zamora Chinchipe dado que se conoce poco sobre la biología por lo cual este trabajo los reporta por primera vez para el sur del país.

Figura 3: Morfoespecies de los principales géneros de hormigas del Bosque Húmedo Tropical.



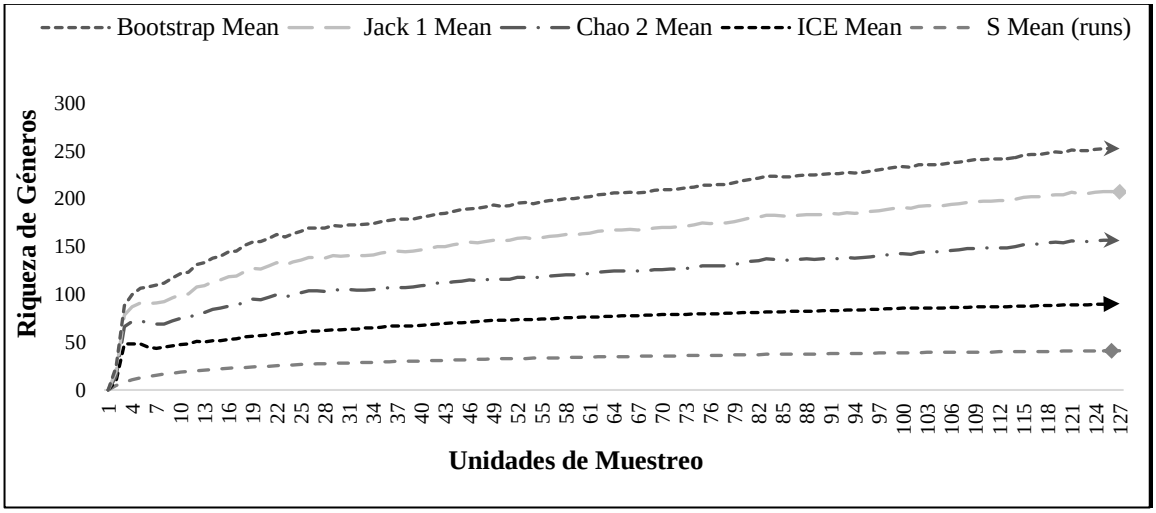
Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

Curvas de Acumulación de especies. Los resultados de evaluación entre la relación del esfuerzo de muestreo (trampas Pitfall con colecta manual) y la cantidad de géneros registrados, indican que no se alcanzó la asíntota para las tres estaciones de estudio (Figura 4). Los estimadores no paramétricos; ICE, Chao2, Jackknife1 y Bootstrap sugieren que la diversidad real de hormigas oscila entre 49 y 66 géneros lo cual coincide con lo propuesto por Delsinne *et al.*, (2011) donde establecen que existen alrededor de 60 géneros para esta región, por ende, la aparente ausencia de especies refuerza la necesidad de conservar y proteger los ecosistemas del Sur (Donoso & Ramón, 2013).

Por otro lado, se observó que la eficiencia de muestreo fue menor de acuerdo con el índice Chao2 (65,8 %) similar a lo realizado por Ryder Wilkie *et al.*, (2010) mientras que, para los

índices ICE, Jackknife1 y Bootstrap de nuestro esfuerzo de muestreo resultó altamente efectivo (80,5 % y 90,8 %) comparado con lo inventariado por Ryder Wilkie *et al.*, (2010) (66 % y 76 %) no obstante, los estimadores junto con las curva de acumulación indican que se requieren muestreos adicionales para inventariar la riqueza total de géneros a pesar que sólo utilizamos trampas Pitfall y colecta directa en las tres estaciones de estudio.

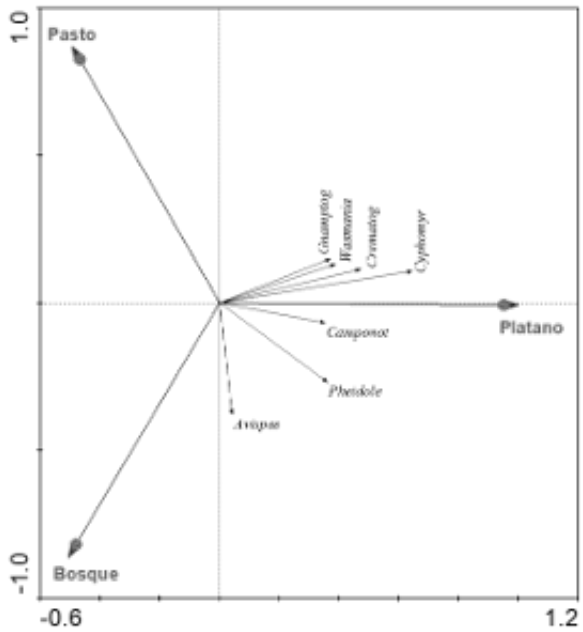
Figura 4: Curva de acumulación de géneros de hormigas.



Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

Análisis de redundancia entre altura, el hábitat y la composición de la comunidad de hormigas. El biplot RDA de la Figura 5a muestra que el tipo hábitat sí es un factor diferenciador en la relación géneros-hábitat con diferencias altamente significativas ($F = 7.4$, $p<0.001$), además el análisis indica que el 12,3 % de los géneros son responsables del 100% de la variación de todos datos obtenidos en los dos primeros ejes. Seis géneros representan más del 100% de su variabilidad con el tipo de hábitat entre estas destacan *Gnamptogenys*, *Wasmania*, *Crematogaster*, *Cyphomyrmex*, y *Camponotus* que se correlacionan y distribuyen positivamente con el cultivo de plátano, mientras, que el género *Pheidole* parece evitar negativamente las áreas de pasto.

Figura 5a: Biplot del análisis de redundancia (RDA) que muestra la correlación entre la variable hábitat con los géneros de hormigas.

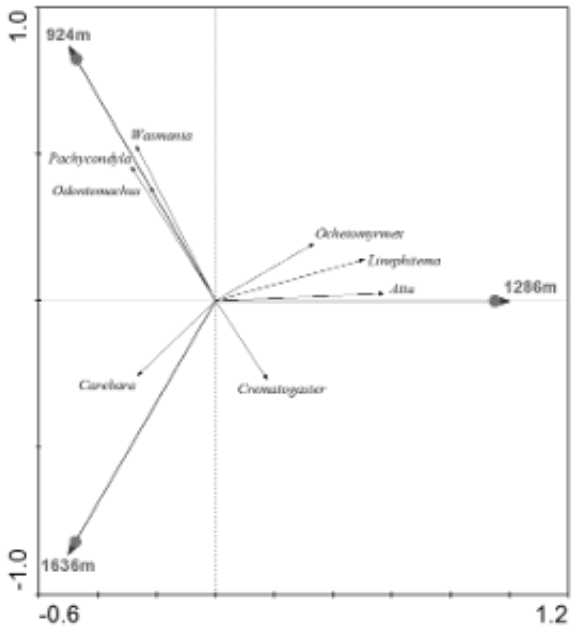


Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

Santos *et al.*, (2017) indican que *Wasmania* y *Camponotus* ocupan muchos hábitats, especialmente se encuentran bien adaptados a cambios importantes en su entorno. En el departamento de Madre Dios, Perú, *Camponotus* mostró mayor relación hacia cultivos de plátano debido a que actúa como controlador de algunas especies (Santiago, 2021). Así mismo Grangier *et al.*, (2007) señalan que existe interacciones entre colonias de *Cyphomyrmex* y *Wasmania* hacia los mismos hábitats lo cual coincide con este trabajo.

El biplot del RDA de la Figura 5b muestra que el 17 % de los géneros son responsables del 100 % de la variación existente en la relación géneros-altura de toda el área de estudio ($F = 11$, $p<0.001$) en los dos primeros ejes; además, establece que ocho géneros contribuyeron significativamente a la varianza explicada en los conjuntos de hormigas. *Odontomachus, Wasmania*, *Pachycondyla* muestran correlación positiva hacia rangos bajos (924 msnm), *Ochetomyrmex*, *Linepithema* y *Atta* muestran correlación significativa hacia rangos medios (1.286 msnm) mientras, que *Crematogaster* muestra una relación negativa en rangos bajos.

Figura 5b: Biplot del análisis de redundancia (RDA) que muestra la correlación entre la variable altura con los géneros de hormigas.



Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

La distribución altitudinal del género *Wasmania* coincide con el trabajo realizado por Guerrero & Sarmiento (2010) en cuatro sitios del Macizo Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia debido a su comportamiento oportunista y agresivo se encuentra presente en rangos de 900 a 1.100 msnm. Lattke (2012) señala que las especies de los géneros *Odontomachus* y *Pachycondyla* de tres localidades del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela presentan mayor presencia en áreas entre 630 y 870 msnm.

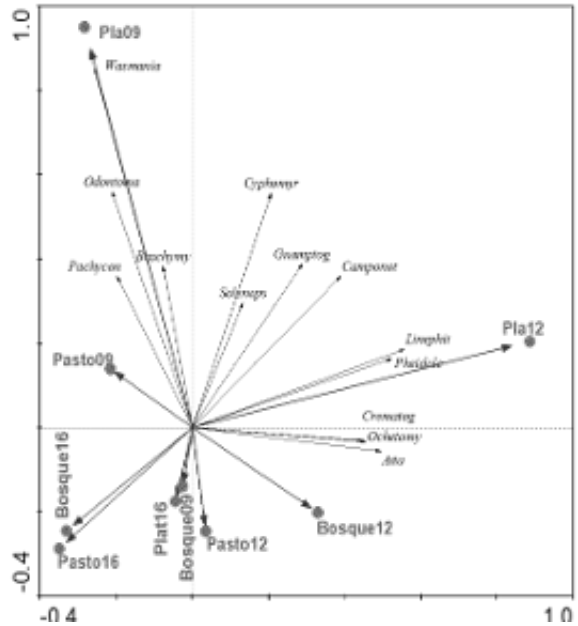
Además, Lattke (2012) menciona que el género *Atta* pueden estar interactuando con factores tanto abióticos como bióticos que limitan el asentamiento de sus colonias en algunos sitios de elevación; no obstante, en este trabajo muestra mayor dominancia en rangos medios. Nuestros resultados establecen que las densidades de hormigas disminuyeron drásticamente entre los 1.286 y 1.636 m de altitud, como efectivamente se encontró en los trabajos reportados por Samson *et al.,* (1997), Toro & Ortega, (2006). La diferencia altitudinal, permite un recambio en las especies, con algunas de ellas muy estenotípicas, es decir adaptadas a condiciones específicas.

Sin embargo, en regiones templadas las hormigas suelen ser comunes en elevaciones superiores a los 2.000 m por lo tanto, las temperaturas frías no pueden explicar por sí solas este fenómeno, por el contrario, los bosques de altura en las montañas de los trópicos húmedos suelen ser fríos y húmedos casi continuamente, incluso durante las estaciones secas esta situación produce un descenso precipitado tanto en diversidad como en abundancia como lo propone Samson *et al.,* (1997).

Los resultados del RDA en la interacción hábitat-altura-géneros de la Figura 5c muestran que existe una relación significativa ($F = 8$, $p<0.001$). El 28,5 % de los géneros en los dos primeros ejes RDA explican el 72,9 % de la variación existente. *Linepithema* y *Pheidole*

parecen mostrar una correlación positiva en el Plátano a 1.298 msnm. *Wasmania*, *Brachymyrmex*, *Pachycondyla*, y *Odontomachus* muestran afinidad hacia el cultivo de plátano a 924 msnm mientras, que *Cyphomyrmex*, *Solenopsis*, *Gnamptogenys* y *Camponotus* parecen evitar negativamente las áreas de bosque, pasto y el cultivo de plátano a 1.636 msnm.

Figura 5c: Biplot del análisis de redundancia (RDA) que muestra la correlación entre la variable altura con el hábitat y los géneros de hormigas.



Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

Se ha reportado que algunas especies de *Odontomachus* y *Pheidole* presentan tolerancia a una amplia gama de propiedades del uso de la tierra, además son importantes depredadores en cultivos banano de varios lugares, incluyendo Costa Rica (Matlock & Cruz, 2003; Venuste *et al.,* 2018). Abera Kalibata *et al.,* (2007) observaron que *Pheidole* y *Odontomachus troglodytes* son importantes controladores del picudo del plátano (*Cosmopolites sordidus*) de cuatro sitios de producción de plátano a 900 y 1300 msnm en Uganda.

Se sabe que la diversidad de hormigas disminuye con el nivel de perturbación, sin embargo, una ligera perturbación, permite que las especies ya presentes permanezcan (aunque su densidad disminuya) en estas nuevas áreas (Delabie *et al.,* 2009). Ese fue el caso de este estudio, donde las plantaciones se caracterizan por la presencia de *Linepithema*, *Pachycondyla*, *Odontomachus*, mientras que *Gnamptogenys*, *Solenopsis* y *Camponotus* se alejan negativamente de las tres unidades de bosque similar a lo reportado Delabie *et al.,* (2009) en plantaciones de yuca en la Guayana Francesa donde *Gnamptogenys* y *Solenopsis* se distribuyen mejor hacia áreas antropizadas de la cuenca amazónica.

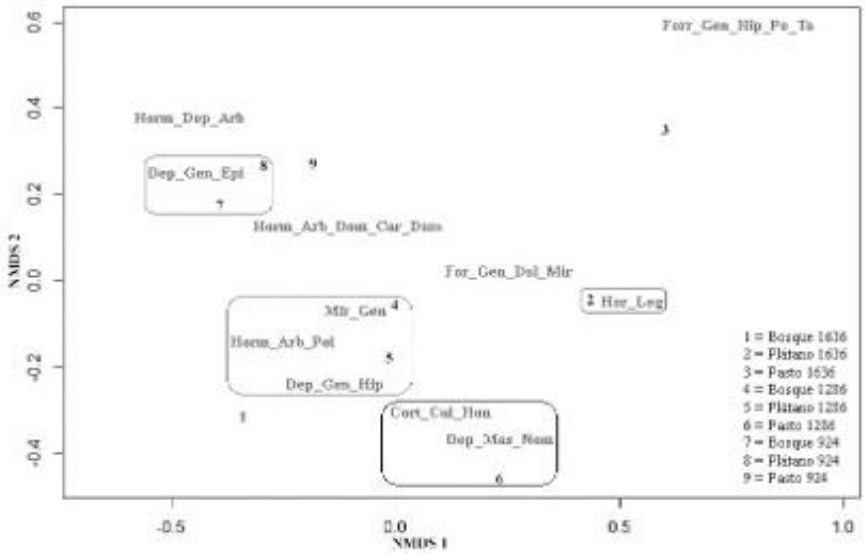
Nuestros resultados ponen de manifiesto posibles asociación de especies de hormigas (*Pheidole* y *Linepithema*) con bajos niveles en el cultivo de plátano lo cual puede ser considerado positivo para el bienestar de sus colonias. Souza da Conceiçã *et al.,* (2018)

observaron asociaciones en la selva tropical en especies de *Brachymyrmex* y *Linepithema* como controladores biológicos de cultivos de Brasil.

Algunos autores (Delabie *et al.*, 2009; Lozano *et al.*, 2009) señalan que *Pachycondyla* parece estar vinculada a hábitats no perturbadas, sin embargo, nuestros resultados difieren de aquello ya que muestran que este género aparentemente se relaciona positivamente con el cultivo de plátano a 924 msnm.

Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de grupos funcionales: El gráfico de ordenación NMDS sugirió una posible diferencia en la estructura de grupos funcionales de hormigas de acuerdo con el hábitat y el rango altitudinal (Figura 6). Con un valor de Stress de 0.0974 sugiere una representación suficiente en dos dimensiones.

Figura 6: Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de gremios de hormigas con el hábitat y la elevación.



Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).

La variación en la composición de hormigas Depredadoras Generalistas Epigeas (Dep_Gen_Epi) muestra más afinidad hacia el bosque y el cultivo de plátano de 924 m de altitud. Nuestro análisis indica que probablemente la incidencia del sol en el pasto provoca mayor temperatura, menor humedad y complementariedad de recursos, en comparación con el bosque interior o el cultivo de plátano, lo que puede tener profundas implicaciones en la composición de las comunidades de hormigas como lo indican Melo *et al.*, (2021).

Por ejemplo, los bordes de los parches de bosque pueden favorecer una mayor proporción de hormigas con comportamientos agresivos y generalistas como *Neoponera*, *Odontomachus*, *Pachycondyla* y las especies de *Anochetus* registradas en este gremio. Esta situación apoya los resultados de Lozano *et al.*, (2009) quienes proponen que las especies generalistas sean menos afectadas en ambientes con cobertura vegetal.

Los gremios funcionales de Mírmicas Generalizadas (Mir_Gen), Depredadoras Generalistas Hipogeas (Dep_Gen_Hip) y Hormigas arborícolas que se alimentan de polen (Horm_Arb_Pol) presentan mejor distribución en áreas de bosque y plátano a 1286 msnm. El comportamiento negativo del gremio de Mírmicas Generalizadas (*Pheidole*, *Wasmannia* y *Solenopsis*) hacia áreas de pasto confirma lo reportado por Guerrero & Sarmiento (2010) en la Sierra de Santa Marta, Colombia; ademas, establece un aumento de la diversidad de gremios en picos intermedios similar a lo propuesto en este trabajo.

De la misma manera, el grupo de Depredadoras Generalistas Hipogeas (*Gnamptogenys, Hypoponera*) muestran mayor predilección hacia ambientes medios excluidos los pastizales, similar a lo observado por Lattke (2012) en su estudio dentro del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela donde encontró que este gremio muestra preferencias hacia áreas húmedas de rangos intermedios.

Aunque las especies de Hormigas arborícolas que se alimentan de polen como *Cephalotes*, *Procryptocerus* mostraron predilección hacia áreas de bosque y plátano medio, nuestro trabajo reveló una tendencia distinta con la reportada por Guerrero & Sarmiento (2010) para otros bosques tropicales, de cada estrato altitudinal. Además, para Lozano *et al.,* (2009) este grupo presenta un mayor número de especializaciones tróficas.

Al comparar la distribución y preferencia del grupo funcional de Hormigas Legionarias (Horm_Leg) (*Labidus*, *Neivamyrmex*, *Cheliomyrmex* y *Nomamyrmex*) con relación hacia el mayor rango altitudinal (plátano 1636 msnm) podemos determinar que los resultados concuerdan con los trabajos de Obando *et al.,* (2008), Guerrero & Sarmiento (2010).

Para el caso de hormigas Cortadoras, Cultivadoras de hojas (Cort_Cul_Hon) parecen estar más relacionadas hacia el Pasto a 1286 msnm. Si bien las hormigas cortadoras de hojas (*Atta* y *Acromyrmex*) son responsables de importantes procesos ecológicos (excavación del suelo o herbivoría) (Brandão *et al.,* 2012), varias especies como *Apterostigma*, *Cyphomyrmex* recogen una gran variedad de sustratos para sus hongos, como hojas, semillas, heces, cadáveres de artrópodos entre otros (Lozano *et al.,* 2009), lo cual sugiere que este grupo recoge los escrementos del ganados para la crianza de sus hongos.

Curiosamente, el gremio funcional de hormigas de Depredación en masa y/o nómada (Dep_Mas_Nom) parece beneficiarse de las mismas condiciones que el grupo anterior. Sin embargo, Brandão *et al.,* (2012) indican que las especies de *Leptogenys* son depredadores especilista de isópodos y tijeretas comunes de bosques por lo cual, está situación podría estar indicando alteración de procesos y servicios del ecosistema como lo propone Klein (1989).

4. CONCLUSIONES

La elevada composición de morfoespecies junto con la riqueza genérica de hormigas son probablemente el resultado de un conjunto de factores ambientales y estructurales de los diferentes sitios muestreados, sin embargo, los índices no paramétricos, así como la curva de acumulación sugieren realizar muestreos adicionales para determinar la riqueza total de

hormigas del Sur del país.

El comportamiento agresivo y oportunista de *Wasmannia*, una especie neotropical presente en bosques sudamericanos parece explotar eficientemente las áreas cultivadas, por lo cual su presencia suele indicar perturbaciones relacionadas con el hombre.

A nivel local se puede reflejar que existe correlación negativa entre la abundancia y el rango de elevación hacia la zona alta, lo cual podría indicar en la disminución de especies de hormigas adaptadas a este tipo de hábitat.

La adaptación de las especies *Linepithema* y *Pheidole* puede indicar que existe tolerancia de sus colonias al mismo tipo de hábitat. Esta suposición se ve apoyada por la gran proporción de especies que aparecieron en los mismos sitios, lo cual puede reflejar asociaciones de especies; sin embargo, esta aseveración necesitaría más evidencia.

La respuesta positiva de gremios de hormigas Mírmicas Generalizadas, Depredadoras Generalistas Hipogeas y Hormigas arborícolas que se alimentan de polen hacia sitios intermedios puede deberse al comportamiento oportunistas en relación con el hábitat y/o generalistas en la dieta, viéndose así menos afectadas por la conversión del hábitat.

Por último, el papel funcional de las hormigas tiene importantes consecuencias sobre la estructura de la fauna y la vegetación en los bosques tropicales; en consecuencia, la desaparición de las hormigas puede provocar efectos ecosistémicos en el corto y mediano plazo.

REFERENCIAS

Abera Kalibata, A. M., Gold, C. S., Van Driesche, R. G., & Ragama, P. E. (2007). Composition, distribution, and relative abundance of ants in banana farming systems in Uganda. Biological Control, 40, 168–178.

Aguiar, A. P., Deans, A. R., Engel, M. S., Forshage, M., Huber, J. T., Jennings, J. T., . . . Sick, D. (2013). Order Hymenoptera. Zootaxa , 3703 (1), 51–62.

Alfonso Simonetti, J., & Matienzo Brito, Y. (2012). Las hormigas: ¿plagas o enemigos naturales de plagas? LEISA - Revista de Agroecología, 28(1).

Alonso, L. E., & Davis, L. (2011). Evaluación Ecológica Rápida de la Biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador: Hormigas de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor. Conservación Internacional, 49-50.

Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernández, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., P. de Souza, J. L., & Solar, R. (2015). Guia para os Géneros de Formigas do Brasil. Manaus, Brasil: INPA.

Bharti , H., Sharma, Y. P., Bharti, M., & Pfeiffer, M. (2013). Ant species richness, endemicity and functional groups, along an elevational gradient in the Himalayas. Asian

Myrmecology, V, 79–101.

Brandão, C., Silva, R. R., & Delabie, J. H. (2012). Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups. En A. R. Panizzi, & J. R. Parra, Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management (Primera ed., págs. 213-236). CRC Press.

Brehm, G., Colwell, R. K., & Kluge, J. (2007). The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. Global Ecology and Biogeography, 16, 205–219. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00281.x

Cardona Pascual, L. (2014). Investigación y Ciencia. Recuperado el 13 de Junio de 2021, de Grupos funcionales, la importancia de la historia natural para su definición: https://www.investigacionyciencia.es/blogs/medicina-y-biologia/16/posts/grupos-funcionales-la-importancia-de-la-historia-natural-para-su-definicin-12769

Claver, S., Silnik, S. L., & Campón, F. F. (2013). Response of ants to grazing disturbance at the central Monte Desert of Argentina: community descriptors and functional group scheme. Journal of Arid Land, 6, 117–127. doi:10.1007/s40333-013-0190-y

Colwell, R. K. (2006). EstimateS Statistical stimation of species richness and shared species from simples. Versión 8.2. Recuperado el 29 de Julio de 2021, de http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

Crist, T. (2009). Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes. Myrmecological News, 3-13.

Delabie, J. H., Gibernau, M., & Groc, S. (2009). Ants as biological indicators of Wayana Amerindian land use in French Guiana. C. R. Biologies, 332 , 673–684.

Delsinne, T., Arias-Penna, T., Jacquemin, J., Laurent, Y., Bachy, I., & Leponce, M. (2011). Subfamilias y géneros de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) presentes en el Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. MUSEUM, 1-2.

Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J. M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. Annu Rev Entomol, 52, 81-106.

Donoso, D. A., & Ramón, G. (2013). Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest. Annales de la Société Entomologique de France, 45(4), 487- 499.

Escobar , A. (2018). Relación entre gremios de hormigas y tipo de hábitat en dos fincas del Quindío [Tesis de Grado, Pontificia Universidad Javeriana]. Repositorio Institucional, Bogotá.

Fernández, F. (2003). Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Bogotá, Colombia.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Fernández, F., Guerrero, R. J., & Delsinne, T. D. (2019). Hormigas de Colombia:Filogenia y sistemática de las las hormigas neotropicales (Primera ed.). Bogotá:

Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales.

Filipovic-Moskovljevic, V. (1972). Social minimum required for particular functions of worker bees. Acta Vet Beogr, 22, 167-176.

GAD-CDC. (2019). Actualización del Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial cantonal de Centinela del Cóndor. Zumbi, Ecuador: Gobierno Autonómo Descentralizado Centinela del Cóndor.

Glaser, F. (2006). Biogeography, diversity, and vertical distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Vorarlberg. Myrmecologische Nachrichten, 8, 263-270.

González, E., Buffa, L., Defago, M. T., Molina, S. I., Salvo, A., & Valladares, G. (2018). Something is lost and something is gained: loss and replacement of species and functional groups in ant communities at fragmented forests. Landscape Ecology, 33, 2089–2102.

Grytnes, J.-A., & McCainw, C. M. (2007). Elevational trends in biodiversity. Encyclopedia of Biodiversity, 1-7.

Guerrero , R. J., & Sarmiento, C. E. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Acta Zoológica Mexicana, 26(2), 279-302.

Huber, J. T. (2017). Biodiversity of Hymenoptera. En Insect Biodiversity (Second ed., págs. 433-440). South Carolina, USA: John Wiley & Sons, Inc.

IGM. (2012). Recuperado el 30 de Julio de 2021, de Descarga de Información Técnica: http://www.geoportaligm.gob.ec/portal/

Klein, B. C. (1989). Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. Ecological Society of America, 70(6), 1715-1725.

Koch, E. B., Maia dos Santos, J. R., Nascimiento, I. C., & Delabie, J. H. (2019). Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. Turkish Journal of Zoology, 43, 437-456.

LaPolla, J. S., Dlussky, G. M., & Perrichot, V. (2013). Ants and the Fossil Record. Annual Review of Entomology, 58, 609-630. doi:10.1146/annurev-ento-120710-100600

Lattke, J. (2012). Diversidad de hormigas en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)(50), 295–304.

Lattke, J. E., Vélez, M., & Aguirre, N. (2016). Survey of Ants in Dry Forests of Southwestern Ecuador (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 63(3), 909-918.

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

Longino, J. T. (2009). Additions to the taxonomy of New World Pheidole (Hymenoptera:

Formicidae). Zootaxa(2181), 1–90.

Lozano, F. H., Ulloa, P., & Ambrecht, I. (2009). Ecology, Behavior and Bionomics: Hormigas: Relaciones Especies-Área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical. Neotropical Entomology, 38(1), 44-54.

Lozano, P. (2002). Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora- Chinchipe. En Z. Aguirre, Z. Aguirre, E. Madsen, E. Cotton, & H. Balsl (Edits.), Botánica AustroEcuatoriana (págs. 29-50). Quito: Abya Yala.

Matlock, R. B., & Cruz, R. (2003). Ants as Indicators of Pesticide Impacts in Banana. Environmental Entomology, 32(4), 816-829.

Melo, T. S., Moreira, E. F., Lopes, M. A., Andrade, A. R., Brescovit, A. D., Peres, M. C., & Delabie, J. H. (2021). Influence of Urban Landscape on Ants and Spiders Richness and Composition in Forests. Neotropical Entomology , 50, 32–45.

Mertl, A. L., Ryder Wilkie, K. T., & A Traniello, J. F. (2009). Impact of Flooding on the Species Richness, Density and Composition of Amazonian Litter-Nesting Ants. Biotropica, 41(5), 633–641.

Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Quito: Subsecretaría de Patrimonio Natural.

Obando Calderón, G., & Chaves Campos, J. (2008). Hormigas arrieras: Cómo encontrarlas y aumentar la observación de aves “hormigueras”. Zeledonia, 12, 1-13.

Olson, D. M. (1994). The Distribution of Leaf Litter Invertebrates Along a Neotropical Altitudinal Gradient. Journal of Tropical Ecology, 10, 129-150.

Oster , G. F., & Wilson, E. O. (1978). Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton University Press.

Perrichot, V., Nel , A., Néraudeau, D., Lacau, S., & Guyot, T. (2008). New fossil ants in French Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae). Naturwissenschaften, 95, 91–97.

R Development CoreTeam. (2021). The R Project for Statistical Computing. Recuperado el 21 de Diciembre de 2021, de https://www.r-project.org/

Ramos, C. S. (2018). Interacciones biológicas y patrones espaciales de diversidad: plantas, artrópodos herbívoros y herbivoría en gradientes altitudinales. [Tesis Doctoral]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Rasplus, J. Y., Villemant, C., Paiva, M. R., Delvare, G., & Roques, A. (2010). Hymenoptera. Chapter 12. BioRisk, 4 (2), 669–776.

Reyes Puig, C., & Ríos Alvear, G. (2015). Diversidad en formícidos y plantas vasculares en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. Biodiversidad Aplicada, 12, 27-43.

Ryder Wilkie, K. T., Mertl , A. L., & Traniello, J. F. (2010). Species Diversity and

Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. PLoS ONE , 5(10), 1-9.

Salazar, F., Reyes-Bueno, F., & Donoso, D. (2015). Mapping continental Ecuadorian ant species. Sociobiology, 132-135.

Salcido, A., Vásquez, M., & Quiroz, G. (2012). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Cerro de la Culebra, Arandas, Jalisco, México. Dugesiana, 19(2), 151-155.

Samson, D. A., Rickart, E. A., & Gonzales, P. C. (1997). Ant Diversity and Abundance along an Elevational Gradient in the Philippines. Biotropica, 29(3), 349-363.

Santiago, K. V. (2021). Insectos asociados al cultivo del plátano var. seda (Musa sp), en las localidades de Salvación y Mansilla, de la Región Madre de Dios–Perú [Tesis de Grado, Universidad Nacional San Antonio Abad del Cusco]. Repositorio Institucional, Cusco, Perú.

Santos, R. J., Dodonov, P., & Delabie, J. H. (2021). Effects of Habitat Conversion on Ant Functional Groups: A Global Review. Sociobiology, 68(2), 1-15.

Santos, R., Azevedo Koch, E., & Charles Delabie, J. (2017). An assessment of leaf-litter and epigaeic ants (Hymenoptera: Formicidae) living in different landscapes of the Atlantic Forest Biome in the State of Bahia, Brazil. Journal of Insect Biodiversity, 5(19), 1-19.

Silvestre, R., Brandão, C. R., & Da Silva, R. R. (2003). Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. En F. Fernández, Introducción a las hormigas de la región Neotropical (págs. 113-148). Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Souza da Conceiçã, E., Costa Neto, A. D., Charles Delabie, J. H., & Castro Della Lucia, T. M. (2018). Avaliação Controle Biológico por Formigas (Hymenoptera: Formicidae) numa Cronossequência de Cacauais do Sudeste da Bahia. Agrotrópica , 30(3), 215 - 226.

Ter Braak, C. J., & Smilauer, P. (1998). Reference Manual and Users Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Ithaca, USA.

Tiede, Y., Schlautmanna, J., & Donoso, D. A. (2017). Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. Ecological Indicators, 83, 527- 537.

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

Tuza Tuza, M. F. (2015). Patrones de Diversidad de Hormigas en los Ecosistemas de Parque Nacional Podocarpus. [Tesis de Ingeniería]. Universidad Nacional de Loja, Loja.

Venuste, N., Beth, K. A., Frédéric, F., & Wouter, D. (2018). Use of Soil and Litter Ants (Hymenoptera: Formicidae) as Biological Indicators of Soil Quality Under Different Land Uses in Southern Rwanda. Environmental Entomology, 47(6), 1394–1401.

Wang, Z., Tang, Z., & Fang, J. (2007). Altitudinal patterns of seed plant richness in the

Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. Diversity and Distributions, 13, 845–854.

Ward, P. S., Brady, S. G., Fisher, B. L., & Schultz, T. R. (2005). Assembling the ant "Tree of Life" (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecologische Nachrichten, VII, 87 - 90.

Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). Eusociality: Origin and consequences. Proceedings of the National Academy of Sciences , 102(38), 13367-13371.

ANEXOS

Anexo 1.

1. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA

1.1. Generalidades

1.1.1. Orden Hymenoptera

El orden Hymenoptera que incluye hormigas, avispas y abejas, fue acuñado en 1748 por Carl Linnaeus, se deriva del griego hymen "membrana" y pteron "ala" (Fernández *et al.,* 2019). Es un grupo monofilético definido; como insectos holometábolos es decir presentan metamorfosis completa, un mecanismo de determinación del sexo haplodiploide, por el cual producen huevos fertilizados diploides que dan lugar a hembras, y huevos haploides no fecundados los cuales dan lugar a machos (Fernández, 2003).

Hymenoptera es uno de los cuatro grandes órdenes de insectos (Coleoptera, Lepidóptera y Diptera) hexapodianos considerados “hiperdiversos” con alrededor de 150.000 a 160.000 especies descritas (Aguiar *et al.,* 2013; Huber, 2017). Aunque algunos autores estiman que podrían existir más especies dentro de este grupo taxonómico debido a que la mayoría de las regiones megadiversas no han sido estudiadas ni inventariadas exhaustivamente (Rasplus *et al.,* 2010).

1.1.2. Insectos Eusociales

Desde el punto de vista estructural, las especies que integran este orden han alcanzado un grado de especialización avanzado que sólo es superado por los dípteros. Algunas especies han adquirido el hábito de vivir juntos en grandes sociedades, como en el caso de las hormigas, avispas de la familia Vespidae y las abejas de la familia Apidae (Ryder Wilkie *et al.,* 2010).

Sin duda alguna la sociabilidad representa un elevado nivel de desarrollo debido que la sociedad facilita la lucha por la supervivencia, la búsqueda de alimento, la cooperación frente a depredadores, cuidado de la descendencia o la competencia por los mismos recursos con otros organismos (Baccaro *et al.,* 2015).

Por definición los insectos eusociales viven en colonias que se caracterizan por la división del trabajo reproductivo entre las hembras y los machos, el solapamiento de generaciones o el cuidado cooperativo de las crías (Oster & Wilson, 1978), con algunas excepciones (por ejemplo, las hormigas Ponerinas) (Samson *et al.,* 2006), las reinas suelen monopolizar la reproducción mientras que las obreras realizan todas las demás tareas necesarias para mantener la colonia (Desneux *et al.,* 2007).

1.1.3. Formicidae

Con más de 13.000 especies, las hormigas son insectos que presentan distribución cosmopolita excepto en los polos o en regiones de páramo cubiertos de nieve, incluyen a 17

subfamilias y más de 334 géneros agrupadas en una sola familia denominada Formicidae (Guerrero & Fernández, 2013; Fernández *et al.*, 2019). Son uno de los taxones monofiléticos más exitoso del planeta (Fernández, 2003), además forman parte de la superfamilia Vespoidea que aparecieron entre el Cretácico Temprano o Superior (Ward *et al.*, 2005; Perrichot *et al.*, 2008); Fernández *et al.*, 2019).

Como insectos altamente cooperativos las hormigas mantienen sus colonias con castas de obreras desinteresadas. Cada colonia está formada por una reina (hembra fértil) y un grupo variable de obreras (hembras infértiles) las cuales trabajan en la construcción y el mantenimiento del nido, así como en el cuidado de las crías y la reina (Fernández *et al.*, 2019).

Sin embargo, algunas especies presentan un cuadro comportamental complicado, enigmático y variado. Un ejemplo de esta complejidad es la presencia de machos dimórficos, nidos con varias reinas (poliginia), existencia de colonias sin reina (puede haber obrera fértil), castas con especialización, matricidio, parasitismo, fusión de nidos, partenogénesis y reproducción clonal (Fernández *et al.*, 2019).

1.2. Patrones de Distribución Formicidae

1.2.1. Diversidad de hormigas en el Neotrópico

Por otra parte dada su riqueza y alto grado de endemismo el Neotrópico parece haber sido cuna y museo, en él convergen alrededor de 129 géneros y más de 3.400 especies los cuales son incluidos dentro de 12 subfamilias: Agroecomyrmecinae, Amblyoponinae, Dolichoderinae, Dorylinae, Ectatomminae, Formicinae, Myrmicinae, Paraponerinae, Ponerinae, Proceratiinae, Pseudomyrmecinae y la recientemente descrita Martialinae descubierta en la Amazonía Brasileña (Guerrero & Fernández, 2013; Fernández *et al.*, 2019).

1.2.2. Diversidad de hormigas en el Ecuador

Ecuador alberga 11 de las 12 subfamilias presentes en el Neotrópico, solamente la subfamilia Martialinae descrita en 2008 en la Amazonia de Brasil no se registra por el momento. En una revisión Salazar *et al.*, (2015) señala que el país registra alrededor de 679 especies distribuidas en 180 localidades de estas 68 especies actualmente se presentan como endémicas.

1.2.3. Diversidad de hormigas en Zamora Chinchipe

Desde 2009 se viene realizando inventarios de formícidos en el Sur del país los cuales han sido realizados en su mayoría dentro de áreas protegidas como el Parque Nacional Podocarpus y las Reservas Privadas Copalinga, Fundación Ecológica Arcoíris, El Madrigal y la Reserva Biológica San Francisco, otro estudio fue realizado en el cantón Nangaritza en dos Tepuyes de la comunidad San Miguel de las Orquídeas, en la cuenca alta del Rio Nangaritza, Cordillera del Cóndor (Alonso & Davis, 2011) y otro en un área de pasto activo (Tiede *et al.*, 2017).

Delsinne *et al.,* (2011) en un estudio realizado dentro de Parque Nacional Podocarpus establece que existen 60 géneros para esta región. Alonso & Davis (2011), en una evaluación ecológica rápida de dos tepuys determinaron una riqueza de 32 géneros y 51 especies de hormigas. Tuza (2015), en un estudio mediante la combinación de métodos de colecta (Sacos Mini-Winkler, trampas de caída, y cuadrantes para hojarasca), capturo 142 especies pertenecen a 11 subfamilias registradas para el Neotrópico, entre estas Myrmicinae, Ponerinae, Formicinae se presentaron como las más representativas con el 48%, 18% y 17%.

1.3. Importancia de las Hormigas en los Ecosistemas

Las esferas y volúmenes de influencia que generan los ingenieros del suelo denominados comúnmente como drilosfera, termitosfera y mirmecosfera, respectivamente para lombrices de tierra, termitas y hormigas (Crist, 2009) debido a sus características estos organismos generan una fuerte huella ecológica en la mayoría de las comunidades terrestres, ya que interactúan de manera directa e indirecta con el medio físico y químico, (Salcido *et al.*, 2012).

Por otro lado, en los bosques tropicales, las hormigas pueden llegar a representar entre el 15% y el 20% de la biomasa animal cuatro veces mayor que la de todos los vertebrados terrestres combinados (Wilson & Hölldobler, 2005; LaPolla *et al.*, 2013). Esto genera efectos positivos en la descompactación, el enriquecimiento en nutrientes, formación de poros, infiltración de agua, humificación y mineralización estableciendo relaciones que resultan fundamentales en la naturaleza (Toro & Ortega , 2006) especialmente en ecosistemas tropicales (Lattke *et al.,* 2016).

Cabe señalar que, en algunos lugares con densidades poblacionales elevadas, las hormigas pueden mover la misma cantidad de suelo que las lombrices tierra (Crist, 2009). Sin embargo, un aspecto que debe considerarse al hacer estimaciones del efecto de las hormigas en las propiedades del suelo es la dificultad para definir los límites del nido de una determinada especie (Alfonso & Matienzo, 2012).

1.4. Riqueza y abundancia de hormigas en gradientes altitudinales

Los bosques tropicales presentan cambios en la flora y fauna a lo largo de los gradientes altitudinales, debido a que los organismos tropicales muestran rangos altitudinales relativamente estrechos (Olson, 1994), esta característica junto con los factores ecológicos y evolutivos ofrecen la posibilidad de encontrar gradientes donde las diferentes variables no estén correlacionadas (Ramos, 2018).

Si bien existe una relación proporcional entre diversidad y altitud, en formícidos la diversidad no decrece necesariamente de manera monótona en función de la altitud ya que varios estudios señalan picos máximos de riqueza y abundancia en altitudes medias entre rangos de 500 – 900 msnm (Lattke, 2012) ello como producto que las alturas intermedias presentan condiciones favorables tanto para especies de bajas como de altas altitudes como consecuencia del efecto de ecotono o por simple solapamiento entre dos ensambles fronteras geográficas (Guerrero & Sarmiento, 2010).

1.5. Bosques húmedos tropicales y su gradiente altitudinal

1.5.1. Bosque húmedo montano bajo (BhMB)

Con rango altitudinal 1.300 a 1.800 msnm. La formación vegetal en este piso se caracteriza por ser bastante densa a la vez ocupa laderas con topografía accidentada, ya que una gran parte de los bosques en este ecosistema se encuentran altamente amenazados (Lozano, 2002).

1.5.2. Bosque muy húmedo montano bajo (BmhMB)

Como otros sistemas corresponde bosque siempre verde pie montano, bosque húmedo premontano, bosque muy húmedo premontano con rangos altitudinales entre 800 y 1.300 msnm, en laderas de colinas (Lozano, 2002).

1.5.3. Bosque siempreverde piemontano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes (BsPn04)

Con rangos altitudinales entre 400 y 1.650 msnm estos ecosistemas presentan características multiestratificadas con poca abundancia de lianas y estratos de dosel, los cuales pueden alcanzar entre 25 y 35 m altura, además presenta suelos ferralíticos, cuestas de areniscas de la formación Mera (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013).

1.5.4. Bosque siempreverde piemontano de las Cordilleras del Cóndor-Kutukú (BsPa02)

Como otros ecosistemas comprende a bosques de fenología siempreverde en pisos altitudinales de 350 a 1.400 msnm, con un dosel cerrado de 20 m de altura y en árboles emergentes que sobrepasan los 30 m. Este ecosistema es similar al bosque piemontano de las estribaciones orientales de la Cordillera Real u Oriental de los Andes (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013).

1.6. Gremios o Grupos Funcionales

Los grupos funcionales pueden ser entendidos como el papel ecológico de un conjunto de especies en los ecosistemas (Silvestre *et al.,* 2003). La búsqueda de gremios o grupos funcionales se ha venido popularizando de la mano de la modelización de nichos ecológicos con enfoques centrados en la conservación de servicios ecosistémicos (Cardona Pascual, 2014) a efecto de los hábitos de cada grupo de organismos (Tabla 1).

Para Koch *et al.,* (2019) el seguimiento de la biodiversidad considerando sus aspectos funcionales permite complementar los indicadores tradicionales de diversidad, como la riqueza de especies, los índices de diversidad y la abundancia ya que permite a los investigadores evaluar el efecto real de las especies en el funcionamiento del ecosistema independientemente de las determinaciones taxonómicas.

Tabla 1. Características de selección de grupos funcionales de géneros de hormigas.

Grupos Funcionales	**Características de Identificación**	**Géneros**
1. Depredadoras grandes epigeas	Depredadoras, colonias pequeñas, y agresivas, solitarias.	*Dinoponera, Pachycondyla, Ectatomma, Odontomachus*.
2.Pseudomyrmecinas ágiles	Diurnas, solitarias, depredadoras de suelo o visitante de nectarios.	*Pseudomyrmex, Gigantiops*.
3. Especies nómadas	Reclutamiento del tipo legionario, agresivas.	*Neivamyrmex, Leptogenys, Eciton*.
4. Especies cortadoras	Polimórficas, con diferentes castas. Cultivan hongos.	*Atta, Acromyrmex*.
5. Atinas crípticas, cultivadoras de hongos	Pequeñas, abundantes en los bosques se las encuentra en el suelo.	*Mycocepurus, Sericomyrmex, Apterostigma, Myrmicocrypta, Cyphomyrmex, Blepharidatta*.
6. Dominantes omnívoras del suelo	Nidos subterráneos, colonias grandes, agresivas en interacciones interespecíficas.	*Pheidole, Solenopsis, Megalomyrmex*
7. Oportunistas	Dominan ambientes muy estresados o perturbados.	*Brachymyrmex, Paratrechina*
8. Camponotinas patrulleras generalistas	Omnívoras tamaño medio a grande, nidifican en troncos, patrulleras.	*Camponotus*.
9. Arbóreas pequeñas	Nidifican en la vegetación; químicos repelentes en las interacciones.	*Azteca, Crematogaster, Linepithema, Wasmannia*.
10. Colectoras de exudados	Poseen el tegumento con espinas, nidifican en la vegetación.	*Dolichoderus, Procryptocerus*.

Fuente: Adaptado de Silvestre *et al.*, (2003).

Anexo 2.

Con el objetivo de brindar más información a continuación se presenta el listado completo de subfamilias, géneros y morfoespecies (M.s.x) colectadas en las tres estaciones de estudio dentro del bosque húmedo tropical. La ordenación de morfoespecies se presenta de acuerdo con el listado recopilado del Laboratorio de Ecología Tropical Natural y Aplicada (LETNA). (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de subfamilias, géneros y morfoespecies de hormigas del bosque húmedo tropical.

		(%)				**(%)**
Amblyoponinae				M.s.4	2	
Prionopelta	**2**	**1,31**		*Nesomyrmex*	**1**	**0,65**
M.s.2	3			M.s.1	1	
M.s.3	1			*Octostruma*	**4**	**2,61**
Dolichoderinae				M.s.2	2	
Azteca	**2**	**1,31**		M.s.3	3	
M.s.1	29			M.s.4	1	
M.s.2	1			M.s.5	1	
Dolichoderus	**2**	**1,31**		*Ochetomyrmex*	**1**	**0,65**
M.s.11	12			M.s.1	294	
M.s.12	3			*Pheidole*	**29**	**18,95**
Linepithema	**5**	**3,27**		M.s.1	1114	
M.s.1	156			M.s.2	113	
M.s.2	56			M.s.3	74	
M.s.3	4			M.s.4	2	
M.s.4	3			M.s.5	204	
M.s.5	2			M.s.6	6	
Tapinoma	**1**	**0,65**		M.s.7	30	
M.s.1	2			M.s.10	155	
Dorylinae				M.s.11	6	
Cheliomyrmex	**1**	**0,65**		M.s.12	1	
M.s.2	3			M.s.16	1	
Labidus	**2**	**1,31**		M.s.17	5	

	M.s.2	16			M.s.21	10	
	M.s.3	83			M.s.22	2	
	Nomamyrmex	**2**	**1,31**		M.s.23	2	
	M.s.1	1			M.s.24	5	
	M.s.2	2			M.s.25	11	
Ectatomminae					M.s.26	6	
	Gnamptogenys	**11**	**7,19**		M.s.27	1	
	M.s.1	2			M.s.28	4	
	M.s.2	66			M.s.29	107	
	M.s.3	6			M.s.30	4	
	M.s.5	4			M.s.31	3	
	M.s.6	9			M.s.32	1	
	M.s.7	1			M.s.33	4	
	M.s.8	5			M.s.34	2	
	M.s.9	8			M.s.35	1	
	M.s.10	1			M.s.36	22	
	M.s.11	2			M.s.37	3	
	M.s.12	3			*Procryptocerus*	**2**	**1,31**
Formicinae					M.s.1	4	
	Acropyga	**1**	**0,65**		M.s.2	1	
	M.s.2	1			*Rogeria*	**1**	**0,65**
	Brachymyrmex	**2**	**1,31**		M.s.2	1	
	M.s.2	1			*Solenopsis*	**8**	**5,23**
	M.s.3	13			M.s.1	33	
	Camponotus	**18**	**11,76**		M.s.3	81	
	M.s.1	4			M.s.4	46	
	M.s.2	17			M.s.5	7	
	M.s.4	46			M.s.6	2	
	M.s.5	2			M.s.7	9	
	M.s.7	2			M.s.9	1	
	M.s.8	2			M.s.10	29	
	M.s.9	3			*Strumigenys*	**1**	**0,65**
	M.s.15	14			M.s.7	1	
	M.s.16	1			*Wasmania*	**2**	**1,31**
	M.s.17	2			M.s.1	358	
	M.s.18	2			M.s.2	85	
	M.s.19	4		**Paraponerinae**			
	M.s.20	1			*Paraponera*	**1**	**0,65**
	M.s.21	1			M.s.1	4	
	M.s.22	13		**Ponerinae**			
	M.s.23	1			*Anochetus*	**1**	**0,65**
	M.s.24	1			M.s.1	1	
	M.s.25	1			*Hypoponera*	**4**	**2,61**
	Nylanderia	**4**	**2,61**		M.s.2	4	
	M.s.1	4			M.s.5	2	

	M.s.2	174		M.s.6	2	
	M.s.5	11		M.s.7	2	
	M.s.8	5		*Leptogenys*	**3**	**1,96**
Myrmicinae				M.s.2	3	
	Acromyrmex	**1**	**0,65**	M.s.4	3	
	M.s.2	16		M.s.5	8	
	Adelomyrmex	**1**	**0,65**	*Mayaponera*	**1**	**0,65**
	M.s.1	1		M.s.2	1	
	Apterostigma	**4**	**2,61**	*Neoponera*	**7**	**4,58**
	M.s.2	4		M.s.1	3	
	M.s.3	4		M.s.6	2	
	M.s.5	8		M.s.8	1	
	M.s.6	1		M.s.9	1	
	Atta	**1**	**0,65**	M.s.10	2	
	M.s.1	1270		M.s.11	1	
	Carebara	**1**	**0,65**	M.s.12	2	
	M.s.2	30		*Odontomachus*	**5**	**3,27**
	Cephalotes	**2**	**1,31**	M.s.1	2	
	M.s.2	1		M.s.2	29	
	M.s.4	8		M.s.3	1	
	Crematogaster	**6**	**3,92**	M.s.4	2	
	M.s.1	57		M.s.5	3	
	M.s.2	75		*Pachycondyla*	**3**	**1,96**
	M.s.7	1		M.s.2	7	
	M.s.11	55		M.s.3	24	
	M.s.12	17		M.s.5	1	
	M.s.13	1		*Platythyrea*	**1**	**0,65**
	Cyphomyrmex	**3**	**1,96**	M.S.1	1	
	M.s.1	9		**Pseudomyrmecinae**		
	M.s.4	192		*Pseudomyrmex*	**3**	**1,96**
	M.s.7	1		M.s.1	10	
	Megalomyrmex	**3**	**1,96**	M.s.5	3	
	M.s.2	1		M.s.6	3	
	M.s.3	6				
Total: 9 subfamilias, 41 géneros, 153 morfoespecies y 5.557 individuos.						

Fuente: Mendoza & Ávila, (2022).