

## DIVERSIDAD DE HORMIGAS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE LA CORDILLERA DE LA COSTA, VENEZUELA (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Edith R. Rodríguez<sup>1</sup> & John E. Lattke<sup>2</sup>

Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Apartado 4579, Maracay 2101-A, Venezuela – <sup>1</sup>edithrodrigue4@hotmail.com – <sup>2</sup>john.lattke@miza-ucv.org.ve

**Resumen:** Se muestrearon las hormigas de la hojarasca en tres localidades (630m, 870m, 1100m) usando el protocolo ALL en la Cordillera de la Costa, Venezuela. Se identificaron 10 subfamilias, 47 géneros y 143 especies. Las siguientes especies son citadas por primera vez para Venezuela: *Typhlomyrmex pusillus* Emery 1894, *Discothyrea denticulata* Weber 1939, *Discothyrea horni* Menozzi 1927, *Discothyrea humilis* Weber 1939, *Nylanderia steinheili* (Forel 1893), *Megalomyrmex drifti* Kempf 1961, *Octostruma balzani* (Emery 1894), *Procrptocerus convergens* (Mayr 1887), *Procrptocerus coriarius* (Mayr 1870), *Rogeria foreli* Emery 1894 y *Thaumatomyrmex atrox* Weber 1939. Tanto la riqueza observada como la riqueza esperada fue mayor en la localidad de 870m, seguida por la de 630m y luego la de 1100m. La diversidad del género *Solenopsis* resultó mucho mayor a lo esperado en comparación con muestreos similares en otras localidades del norte de Sudamérica. Grupos funcionales como las depredadoras de colémbolos incrementaron su diversidad a la par con la altitud, pero las cultivadoras de hongos y depredadoras epigeicas disminuyeron en diversidad. Las depredadoras en hojarasca son más diversas en la altitud intermedia. Las estimaciones de cambio climático local podrían favorecer a las cultivadoras de hongos y cazadoras epigeicas pero perjudicar a las cazadoras de colémbolos.

**Palabras claves:** Hymenoptera, Formicidae, gradiente altitudinal, grupos funcionales, hojarasca, bosque tropical, Protocolo ALL, Venezuela.

### Ant diversity along an altitudinal gradient in the Cordillera de La Costa area, Venezuela (Hymenoptera: Formicidae)

**Abstract:** Ant diversity along an altitudinal gradient in the Cordillera de la Costa, Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). The leaf litter of three localities along an elevational gradient (630m, 870m, 1100m) was sampled for ants using the ALL at the Cordillera de la Costa, Venezuela. Ants from 10 subfamilies, 47 genera, and 143 species were collected and identified. The following species are recorded for the first time from Venezuela: *Typhlomyrmex pusillus* Emery 1894, *Discothyrea denticulata* Weber 1939, *Discothyrea horni* Menozzi 1927, *Discothyrea humilis* Weber 1939, *Nylanderia steinheili* (Forel 1893), *Megalomyrmex drifti* Kempf 1961, *Octostruma balzani* (Emery 1894), *Procrptocerus convergens* (Mayr 1887), *Procrptocerus coriarius* (Mayr 1870), *Rogeria foreli* Emery 1894 and *Thaumatomyrmex atrox* Weber 1939. Both the observed richness and the estimated richness were greatest at the 870m site, followed by the ones at 630m and 1100m. Diversity of *Solenopsis* is much higher than expected when compared with similar studies in northern South America. Functional groups such as collembola predators showed increased diversity with increasing altitude, whilst fungus growers and epigeaic predators showed the opposite trend. Leaf litter predators showed greatest diversity at the intermediate site. Estimated local climate change may favor fungus growers and epigeaic predators but prejudice collembola hunters.

**Key words:** Hymenoptera, Formicidae, altitudinal gradient, functional group, leaf litter, tropical forest, ALL Protocol, Venezuela.

## Introducción

Las hormigas son un grupo de insectos muy diversos que suelen ser ecológicamente dominantes especialmente en ecosistemas tropicales (Folgarait, 1998), sensitivas a cambios ambientales y fáciles de muestrear de manera cuantitativa. Estas bondades han propiciado una explosión de estudios acerca de sus patrones de diversidad, especialmente de hormigas en la hojarasca (Fisher, 1998; Estrada & Fernández, 1999; Campiolo *et al.*, 2002; Leponce *et al.*, 2004; Marinho *et al.*, 2002; Longino & Colwell, 2011). Además de estudios sobre su diversidad, la utilidad de las hormigas con fines de monitoreo biológico y bioindicación se afianza cada vez más (Silva & Brandão, 1999; Alonso, 2000; Kaspari & Majer, 2000; Arcila & Lozano-Zambrano, 2003; Philpott & Armbrrecht, 2006; Underwood & Fisher, 2006; Majer *et al.*, 2007; Ribas *et al.*, 2012). Las interacciones entre especies que aprovechan los mismos recursos o usan estrategias parecidas en ocupar nichos pueden usarse para clasificar hormigas en grupos funcionales o gremios (Silvestre *et al.*, 2003; Andersen, 1995, 2010) en un intento reducir la complejidad ecológica y realizar estudios comparativos más allá de solo la composición faunística.

Los gradientes altitudinales permiten estudios comparativos de la diversidad de una biota local ante diversas condiciones ambientales, no solo correlacionados a la geografía

sino también a cambios temporales, otorgándoles una importancia destacada ante el fenómeno de cambio climático (Longino & Colwell, 2011). Muchos de estos trabajos han documentado una relación inversamente proporcional entre altitud y diversidad (Brown, 1973; Fisher, 1996; Brühl *et al.*, 1999), sin embargo la diversidad de hormigas no decrece necesariamente de manera monótona en función del gradiente altitudinal, ya que varios estudios señalan un pico en la riqueza de especies entre los 500-900 m (Olson, 1994; Fisher, 1998; Ward, 2000; Longino & Colwell, 2011).

La Cordillera de la Costa de Venezuela ha sido señalada como un *hotspot* de diversidad biológica (Mittermeier *et al.*, 2004), con una elevada diversidad de avifauna (Lentino & Esclasans, 2005), una cantidad considerable de especies endémicas de plantas vasculares (Duno de Stefano *et al.*, 2009) e inclusive un grupo endémico de hormigas ponerinas del género *Leptogenys* (Lattke, 2011). Estudios cuantitativos sobre la diversidad de hormigas en la Cordillera de la Costa se han realizado en la misma zona del presente trabajo, hallando 13 especies de hormigas ecitoninas (O'Donnell *et al.*, 2007), y en selvas nubladas cercanas, hallando 66 especies entre las altitudes de 1 225 m y 1 450 m de la vertiente sur (Lattke & Riera, 2012). Esta cadena montañosa sin embargo está ubicada en una zona del país donde se concentra la mayor parte de

su población humana, implicando serios retos en la conservación de los diversos ecosistemas presentes. Sus selvas nubladas son fuente de numerosos cursos fluviales los cuales son vitales para las comunidades en ambas vertientes de la cordillera. Recientes modelos de cambio climático para Venezuela señalan un aumento de temperatura y disminución general de precipitación para su zona norte central (Ministerio del Ambiente, 2005).

Con el objetivo de obtener información de base sobre la riqueza y distribución de especies de hormigas en el Parque Nacional Henri Pittier y establecer un punto de referencia para muestreos en el futuro, se llevó a cabo un estudio donde se caracteriza la riqueza e incidencia de especies en tres sitios diferentes, cada uno con condiciones ambientales diferentes y ubicados a través de un gradiente altitudinal. También se caracteriza la tasa de reemplazo de especies entre los tres sitios y se definen cuatro grupos funcionales para estudiar cambios en su composición entre las localidades muestreadas. Es nuestro deseo que este estudio pueda aportar conocimientos que eventualmente apoyasen la conservación y toma de decisiones en el Parque Nacional Henri Pittier.

## Materiales y Métodos

Descripción de la zona: Este estudio se realizó a finales del mes de agosto y comienzos de septiembre del 2003, hacia el final de la parte más intensa de la época lluviosa. El área muestreada fue el Valle de Santa María, ubicado en la vertiente norte de la Cordillera de la Costa, Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela. Como campamento base para los trabajos de campo se usó la Finca Santa María, (10°21'37"N 67°49'18"W, 650m), ubicada 8,5 km S del pueblo de Cumboto. La mayor altura del valle tiene un cota cercana a 1800 m. El valle tiene una superficie aproximada de 140 ha, la cual estuvo parcialmente cubierta por café de sombra a principios del siglo pasado hasta que la creciente economía petrolera provocó su abandono, quedando casi inactiva para el año 1965. Actualmente pocas hectáreas se mantienen bajo explotación comercial. La vegetación del valle es una combinación de cafetales abandonados y vegetación nativa, originando un bosque secundario con cierta madurez.

Localidad I. Denominada "Casa de Nicolás" situada a 630m y coordenadas 10°22'05"N 67°48'33"W. Es un bosque que sufrió moderada perturbación humana hace más de 20 años, ubicado sobre la cresta del cerro y expuesto a vientos que se movilizan en dirección N-S. Tiene vegetación típica de bosque decíduo como *Bursera simaruba* Sargent, 1890, *Triplaris caracasana* Chemisso, 1833, *Guazuma ulmifolia* Lamarck, 1789, *Tillandsia* sp., entre otras. El dosel tiene una altura aproximada de 8-10 m y presenta algunas discontinuidades. La zona sería considerada como bosque seco según los criterios de Beebe & Crane (1947) y Ewel & Madriz (1968). El muestreo se realizó el día 30.viii.2003, registrándose una temperatura a nivel del suelo de 24°C y la humedad relativa de 77%.

Localidad II. Denominada "La Esperanza" situada a 870m y coordenadas 10°22'8"N 67°49'29"W. Es un bosque con un dosel cerrado de altura de 10-20m y en plena ladera de montaña con aspecto de ser secundario de edad indeterminada. Aunque esta localidad por su altitud sería considerada como bosque nublado por Fernández (1997), no presenta especies vegetales típicas de bosque nublado, aunque sí algunas macollas de *Bactris setulosa* Karsten, 1856. Tampoco presenta especies típicas de bosque seco, como

*Bursera simaruba*. Su aspecto se ajusta más a selva semi-decídua (Beebe & Crane, 1947) considerándose como un bosque transicional entre bosque seco y bosque nublado. El muestreo se realizó el día 3.ix.2003, registrándose una temperatura a nivel del suelo de 21°C y la humedad relativa de 89%.

Localidad III. Denominado "El Platanal" situada a 1100m y coordenadas 10°21'26"N 67°49'32"W. Es un bosque nublado con muy poca o ninguna perturbación humana. El dosel es bastante continuo y tiene una altura de aproximadamente entre 20-30m, con la salvedad de árboles emergentes como *Gyneranthera caribensis* Pittier, 1921 cuya altura puede superar 50m. Otras especies de vegetación consideradas típicas de selva nublada, como *Socratea* sp., *Cyclanthus bipartitus* Poiteau ex A. Richard 1824, y *Bactris setulosa*, fueron observadas. Esta localidad es considerada como bosque nublado tanto por Beebe & Crane (1947) como por Hüber (1986), o bosque muy húmedo premontano por Ewel & Madriz (1968). El muestreo se efectuó el día 25.viii.2003, registrándose una temperatura a nivel del suelo de 20°C y la humedad relativa de 93%.

Actividades de campo: Se siguió el protocolo de Bestelmeyer *et al.* (2000) con la salvedad de excluir las trampas de caída. En cada localidad de muestreo trazamos un transecto lineal de 220 m donde se ubicaron 20 cuadrículas de 1m<sup>2</sup>, separadas 10m entre sí. De cada cuadrícula se recogió la hojarasca hasta su interfase con el suelo mineral, previamente golpeando la misma repetidas veces con un machete para perturbar hormigas anidando y provocar la salida de sus escondites. Se tamizó la hojarasca (Fisher, 1996) y se depositó el material en bolsas de tela para después ser colocado en un extractor mini-Winkler, una adaptación del extractor Winkler (Besuchet *et al.*, 1987) creado por Fisher (1996) la cual recoge 1m<sup>2</sup> de hojarasca. Usamos extractores adicionales en el caso de algunas muestras de hojarasca particularmente abundantes. Las muestras se procesaron durante 72 horas, después de lo cual fue sustraída la fauna atrapada para ser analizada en el laboratorio. Se midieron valores de temperatura y humedad relativa durante la recolección de muestras con un termómetro – higrómetro digital Taylor.

Actividades de laboratorio: Cada muestra fue vertida en placas petri con una cuadrícula en el fondo para facilitar la separación de los formícidos del resto de los artrópodos por medio de observación con una lupa estereoscópica. Las hormigas fueron separadas con dos pases de separación y montaje, separándose en morfoespecies una primera vez, montando representantes de cada morfoespecie aparente y después este material montado se comparaba con el material húmedo de nuevo para detectar morfoespecies que pudiesen pasar inadvertidas durante el primer pase. Para facilitar la separación de morfoespecies en los géneros más numerosos se elaboraron fichas de determinación con dibujos de los caracteres distintivos. Con diversas publicaciones taxonómicas y el uso de la colección de hormigas del Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) se intentó identificar la mayor cantidad de especies posible. Para el análisis se consideró solamente la casta obrera, ya que garantiza la presencia de una colonia en el sitio de muestreo, mientras que tanto reinas como machos no necesariamente implican una colonia establecida. Soldadas solitarias, es decir no asociadas con las obreras, no fueron consideradas con la finalidad de evitar abultamiento de la diversidad al contar dos veces castas diferentes de la misma especie. Ejemplares de comprobación

representando todas las especies y morfoespecies determinadas fueron depositadas en el MIZA, Universidad Central de Venezuela en Maracay, Venezuela.

Análisis: Los datos obtenidos fueron organizados (Tabla I) como presencia o ausencia (incidencia) de cada morfoespecie por cada cuadrícula por ser organismos que viven en colonias. Las curvas de acumulación de especies Mao Tau para las tres localidades se calcularon con el programa Estimates 8.0 (Colwell, 2009) con la finalidad de medir el rendimiento del muestreo. Para considerar la suficiencia o insuficiencia del muestreo en cada localidad respecto la riqueza de especies presentes se estimó la riqueza con los siguientes métodos calculados por Estimates 8.0 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. El estimador Chao 2 trabaja con datos de incidencia y usa la cantidad de especies presentes en una o dos de las unidades de muestreo (Colwell & Coddington, 1994). El estimador JK2 usa la cantidad de especies que se hallan tanto en una como en dos muestras.

Comparaciones de diversidad entre estaciones (beta) se efectuaron con 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. Ensayos señalan que este índice reduce de manera sustancial el sesgo negativo del índice Jaccard clásico cuando se trata de muestreos incompletos de comunidades con abundantes especies raras (Chao *et al.*, 2005). El grado de disimilitud de especies entre cada transecto se evaluó calculando la complementaridad  $Cab = Uab/Sab$ , donde  $a$  es el número de especies en la localidad A,  $b$  el número de especies en la localidad B y  $c$  es el número de especies compartidas entre A y B.  $Uab$  es el número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios,  $a+b-2c$ , y  $Sab$  es la riqueza total para ambos sitios,  $a+b-c$  (Colwell & Coddington, 1994). El valor de uno ocurre cuando todas las especies de hormigas de cada transecto son diferentes, y en el caso de ser idénticas sería igual a cero.

Los siguientes grupos funcionales fueron definidos en base a las preferencias alimenticias y el estrato de forrajeo: (1)

cazadoras de colémbolos, todas especies de los géneros *Pyramica* y *Strumigenys*; (2) cazadoras en la hojarasca, mayoritariamente especies pertenecientes a Amblyoponinae, Cerapachyinae, Ectatomminae, Ponerinae, y Proceratiinae con la salvedad de los géneros mirmicinos *Acanthognathus* y *Octostruma*. El solo ejemplar de *Heteroponera* registrado no se incluyó en este grupo porqué un estudio preliminar de muestras de suelo en esta zona hace pensar que se trata de una especie hipogea y no de la hojarasca. Sin duda hay especies depredadoras que habitan la hojarasca en otros taxones, como posiblemente *Pheidole*, pero no hay suficiente información sobre su historia natural para incluirlas con sustento; (3) cultivadoras de hongos, todas de la tribu Attini; y (4) cazadoras epigeas, compuesta por ectatomminas y ponerinas relativamente más grandes que las demás y observadas caminando sobre la hojarasca y suelo expuesto (Tabla I). Algunos grupos funcionales fácilmente definibles no fueron considerados por que el muestreo realizado no es idóneo, como sería el caso de hormigas depredadoras en grupo (Ecitoninae, Leptanilloidinae, y *Simopelta*), registrándose apenas tres especies mientras que por otros métodos de muestreo se recolectaron 13 especies en la misma zona (O'Donnell *et al.*, 2007).

## Resultados

Riqueza y abundancia: Se determinó un total de 143 especies distribuidas en 46 géneros y 11 subfamilias (Tabla I). La subfamilia Myrmicinae presentó la mayor riqueza, con 90 especies y 21 géneros, seguida por Ponerinae (19 especies y siete géneros), Formicinae (9 y 4), Ectatomminae (7 y 3), Proceratiinae (4 y 2) y las demás con 3 o menos especies. *Solenopsis* fue el género más rico en especies (28), seguido por *Pheidole* (22), *Strumigenys* (7), *Hypoponera* (7) y *Gnamptogenys* (5). La diversidad de *Pheidole* y *Solenopsis* sobresale en comparación con los demás géneros, constituyendo estos dos grupos 16% y 20% respectivamente de la diversidad total y 40% entre las dos de toda la diversidad. La mayor diversidad de especies en *Solenopsis* está en la localidad intermedia, con 16 especies, lo que representa 55% de la diversidad total del género. Solo dos especies de *Solenopsis* se detectaron en todas las localidades y solo tres especies de *Solenopsis* se detectaron como compartidas entre dos localidades contiguas cualesquiera. Para *Pheidole* igualmente la mayor diversidad está en la localidad intermedia, con 11 especies las cuales representan 50% de la diversidad total para dicho género.

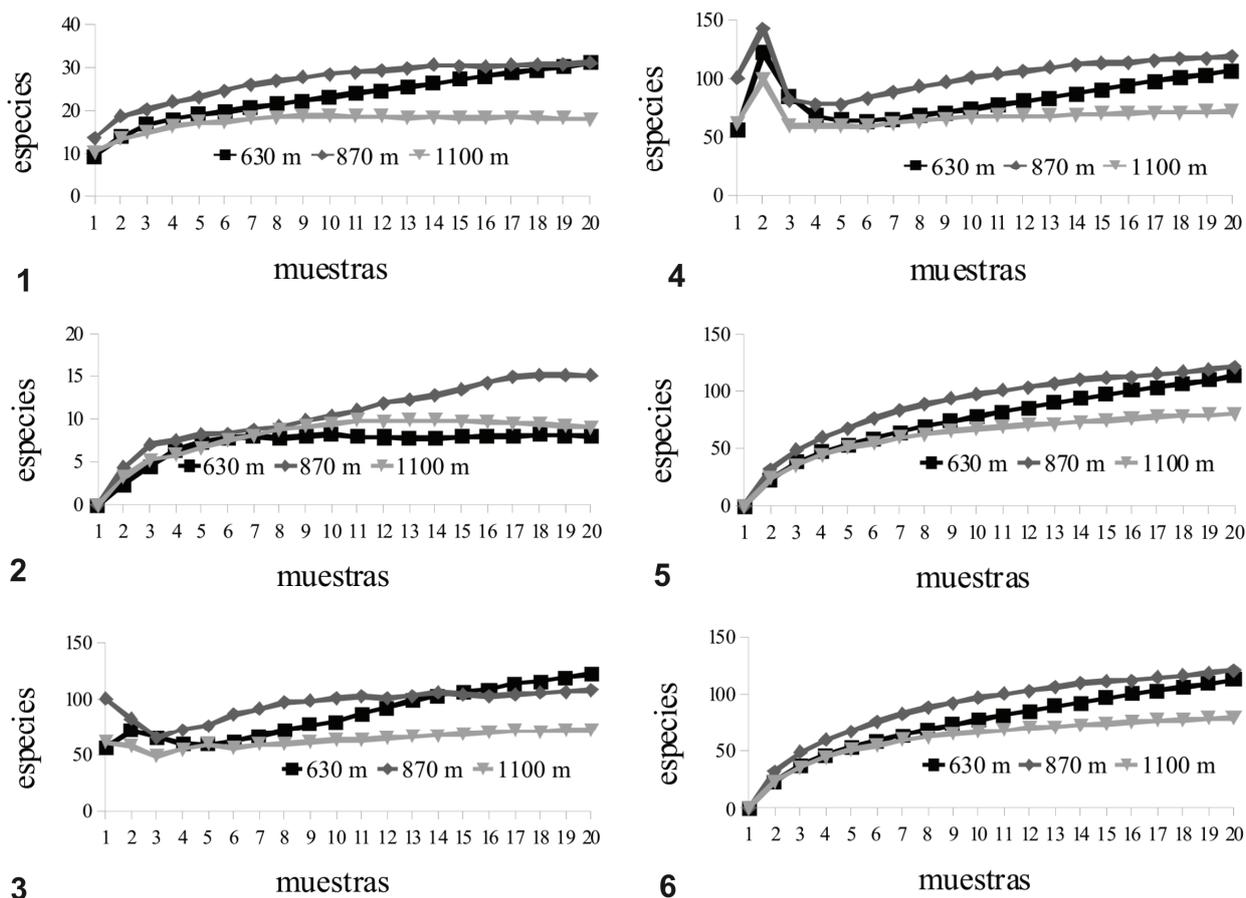
**Tabla I. Especies colectadas en cada localidad.** Los grupos funcionales están abreviados: Caz Hoj = cazadora en hojarasca, Caz Col = cazadora de colémbolos, Caz Epi = cazadora epigea, Cult Hong = cultivadora de hongos. Donde este renglón está en blanco no se asignó dicha especie a ningún grupo. N = número total de cuadrículas donde fue recolectada cada especie. Las altitudes expresadas en metros representan cada localidad, donde los números enteros son la cantidad de cuadrículas donde está presente cada especie y entre paréntesis figuran las frecuencias relativas (N/20) para cada especie en cada localidad.

**Table I. Species collected at each locality.** Functional groups are abbreviated accordingly: Caz Hoj = hunters in leaf litter, Caz Col = Collembola hunters, Caz Epi = epigeic hunters, Cult Hong = fungus growers. N = total number of plots in which the species is present. The altitudes in metres represent each locality, the whole numbers being equal to the amount of plots where each species was recorded at that site and between parenthesis is the relative frequency (N/20) of the species at each site.

| Taxones                                     | Grupo Funcional | N  | 630 m    | 870 m     | 1100 m   |
|---|-----------------|----|----------|-----------|----------|
| <b>AMBLYOPONINAE</b>                        |                 |    |          |           |          |
| <i>Prionopelta marthae</i> Forel 1909       | Caz Hoj         | 13 | –        | 13 (0,65) | –        |
| <i>Prionopelta modesta</i> Forel 1909       | Caz Hoj         | 2  | –        | 2 (0,10)  | –        |
| <b>CERAPACHYINAE</b>                        |                 |    |          |           |          |
| <i>Cerapachys</i> grupo <i>augustae</i>     | Caz Hoj         | 1  | –        | 1 (0,05)  | –        |
| <i>Cerapachys</i> grupo <i>splendens</i>    | Caz Hoj         | 2  | –        | 1 (0,05)  | 1 (0,05) |
| <b>DOLICHODERINAE</b>                       |                 |    |          |           |          |
| <i>Dolichoderus lutosus</i> (F. Smith 1858) | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –        |

| Taxones                                      | Grupo Funcional | N  | 630 m    | 870 m     | 1100 m    |
|--|-----------------|----|----------|-----------|-----------|
| <i>Linepithema neotropicum</i> Wild 2007     | –               | 3  | –        | –         | 3 (0,15)  |
| <i>Linepithema piliferum</i> (Mayr 1870)     | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Tapinoma</i> sp. 1                        | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <b>ECITONINAE</b>                            |                 |    |          |           |           |
| <i>Labidus coecus</i> (Latreille 1802)       | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Neivamyrmex iridescens</i> Borgmeier 1950 | –               | 2  | 1 (0,05) | 1 (0,05)  | –         |
| <b>ECTATOMMINAE</b>                          |                 |    |          |           |           |
| <i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier 1792) | Caz Epi         | 2  | 2 (0,10) | –         | –         |
| <i>Gnamptogenys continua</i> (Mayr 1887)     | Caz Hoj         | 2  | –        | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Gnamptogenys ericae</i> (Forel 1912)      | Caz Epi         | 3  | 1 (0,10) | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Gnamptogenys horni</i> (Santschi 1929)    | Caz Hoj         | 4  | –        | 2 (0,10)  | 2 (0,10)  |
| <i>Gnamptogenys minuta</i> (Emery 1896)      | Caz Hoj         | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr 1884      | Caz Epi         | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Typhlomyrmex pusillus</i> Emery 1894      | Caz Hoj         | 1  | –        | –         | 1 (0,05)  |
| <b>FORMICINAE</b>                            |                 |    |          |           |           |
| <i>Acropyga smithii</i> Forel 1893           | –               | 3  | 1 (0,05) | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Brachymyrmex</i> sp. 1                    | –               | 10 | 5 (0,25) | 3 (0,15)  | 2 (0,10)  |
| <i>Brachymyrmex</i> sp. 2                    | –               | 4  | –        | –         | 4 (0,20)  |
| <i>Brachymyrmex</i> sp. 3                    | –               | 3  | –        | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Camponotus atriceps</i> (F. Smith 1858)   | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Camponotus</i> sp. 1                      | –               | 2  | 1 (0,05) | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Camponotus</i> sp. 2                      | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Nylanderia</i> sp. 1                      | –               | 5  | –        | –         | 5 (0,25)  |
| <i>Nylanderia steinheili</i> (Forel 1893)    | –               | 21 | 7 (0,35) | 12 (0,60) | 2 (0,10)  |
| <b>HETEROPONERINAE</b>                       |                 |    |          |           |           |
| <i>Heteroponera</i> cf. <i>microps</i>       | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <b>MYRMICINAE</b>                            |                 |    |          |           |           |
| <i>Acanthognathus ocellatus</i> Mayr 1887    | Caz Hoj         | 9  | –        | 2 (0,10)  | 7 (0,35)  |
| <i>Apterostigma</i> cf. <i>pilosus</i> sp. 1 | Cult Hon        | 3  | 3 (0,15) | –         | –         |
| <i>Apterostigma</i> cf. <i>pilosus</i> sp. 2 | Cult Hon        | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Apterostigma</i> cf. <i>pilosus</i> sp. 3 | Cult Hon        | 4  | –        | 4 (0,20)  | –         |
| <i>Carebara</i> sp. 1                        | –               | 7  | 1 (0,05) | 6 (0,30)  | –         |
| <i>Carebara urichi</i> (Wheeler 1922)        | –               | 6  | –        | 2 (0,10)  | 4 (0,20)  |
| <i>Carebara brevopilosa</i> Fernandez 2004   | –               | 2  | 2 (0,10) | –         | –         |
| <i>Carebarella bicolor</i> Emery 1906        | –               | 6  | 1 (0,05) | 5 (0,25)  | –         |
| <i>Crematogaster</i> sp. 1                   | –               | 4  | 2 (0,10) | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Crematogaster limata</i> F. Smith 1858    | –               | 8  | 3 (0,15) | 2 (0,10)  | 3 (0,15)  |
| <i>Cyphomyrmex</i> cf. <i>rimosus</i> sp. 1  | Cult Hon        | 36 | 7 (0,35) | 11 (0,55) | 18 (0,90) |
| <i>Cyphomyrmex</i> cf. <i>rimosus</i> sp. 2  | Cult Hon        | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Cyphomyrmex</i> cf. <i>rimosus</i> sp. 3  | Cult Hon        | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Hylomyrma reitteri</i> (Mayr 1887)        | –               | 5  | 5 (0,25) | –         | –         |
| <i>Lachnomyrmex pilosus</i> Weber 1950       | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Megalomyrmex drifti</i> Kempf 1961        | –               | 4  | –        | 4 (0,20)  | –         |
| <i>Megalomyrmex</i> gp. <i>pusillus</i>      | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Megalomyrmex leoninus</i> Forel 1885      | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Megalomyrmex incisus</i> M. Smith 1947    | –               | 1  | –        | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Mycocarpus smithii</i> (Forel 1893)       | Cult Hon        | 3  | –        | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Myrmicocrypta</i> sp. 1                   | Cult Hon        | 2  | –        | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Octostruma balzani</i> (Emery 1894)       | Caz Hoj         | 34 | 7 (0,35) | 14 (0,70) | 13 (0,65) |
| <i>Octostruma iheringi</i> (Emery 1888)      | Caz Hoj         | 4  | –        | 3 (0,15)  | 1 (0,05)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 01                       | –               | 3  | –        | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 02                       | –               | 8  | 8 (0,40) | –         | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 03                       | –               | 25 | –        | 11 (0,55) | 14 (0,70) |
| <i>Pheidole</i> sp. 04                       | –               | 11 | –        | –         | 11 (0,55) |
| <i>Pheidole</i> sp. 05                       | –               | 3  | 3 (0,15) | –         | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 06                       | –               | 2  | 2 (0,10) | –         | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 07                       | –               | 3  | –        | 2 (0,10)  | 1 (0,05)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 08                       | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 09                       | –               | 4  | –        | 4 (0,20)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 10                       | –               | 3  | –        | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 11                       | –               | 18 | 8 (0,40) | 10 (0,50) | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 12                       | –               | 6  | 4 (0,20) | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 13                       | –               | 4  | –        | –         | 4 (0,20)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 14                       | –               | 3  | –        | –         | 3 (0,15)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 15                       | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 16                       | –               | 2  | –        | –         | 2 (0,10)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 17                       | –               | 1  | 1 (0,05) | –         | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 18                       | –               | 2  | 1 (0,05) | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 19                       | –               | 2  | –        | –         | 2 (0,10)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 20                       | –               | 4  | –        | –         | 4 (0,20)  |
| <i>Pheidole</i> sp. 21                       | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Pheidole</i> sp. 22                       | –               | 3  | 3 (0,15) | –         | –         |
| <i>Procryptocerus convergens</i> (Mayr 1887) | –               | 3  | –        | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Procryptocerus coriarius</i> (Mayr 1870)  | –               | 1  | –        | 1 (0,05)  | –         |

| Taxones  | Grupo Funcional | N          | 630 m     | 870 m     | 1100 m    |
|--|-----------------|------------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Pyramica gundlachi</i> Roger 1862                 | Caz Col         | 17         | –         | 17 (0,85) | –         |
| <i>Pyramica subedentata</i> (Mayr 1887)              | Caz Col         | 3          | 3 (0,15)  | –         | –         |
| <i>Rogeria belti</i> Wheeler & Wheeler 1989          | –               | 9          | –         | –         | 9 (0,45)  |
| <i>Rogeria foreli</i> Emery 1894                     | –               | 10         | 1 (0,05)  | –         | 9 (0,45)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 01                             | –               | 11         | 9 (0,45)  | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 03                             | –               | 8          | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  | 6 (0,30)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 04                             | –               | 19         | 8 (0,40)  | 1 (0,05)  | 10 (0,50) |
| <i>Solenopsis</i> sp. 05                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 06                             | –               | 3          | –         | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 07                             | –               | 12         | –         | 12 (0,60) | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 08                             | –               | 11         | –         | 1 (0,05)  | 10 (0,50) |
| <i>Solenopsis</i> sp. 09                             | –               | 8          | 1 (0,05)  | 7 (0,35)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 10                             | –               | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 11                             | –               | 1          | –         | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 12                             | –               | 3          | –         | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 13                             | –               | 4          | –         | –         | 4 (0,20)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 14                             | –               | 14         | 7 (0,35)  | 7 (0,35)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 15                             | –               | 2          | –         | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 16                             | –               | 9          | –         | 6 (0,30)  | 3 (0,15)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 17                             | –               | 2          | 2 (0,10)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 18                             | –               | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 19                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 20                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 21                             | –               | 2          | –         | –         | 2 (0,10)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 22                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 23                             | –               | 2          | 2 (0,10)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 24                             | –               | 2          | 1 (0,05)  | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 25                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 26                             | –               | 2          | –         | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  |
| <i>Solenopsis</i> sp. 27                             | –               | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 28                             | –               | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Solenopsis</i> sp. 29                             | –               | 1          | –         | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Strumigenys infidelis</i> Santschi 1919           | Caz Col         | 3          | –         | –         | 3 (0,15)  |
| <i>Strumigenys interfectiva</i> Lattke & Goitia 1997 | Caz Col         | 2          | –         | –         | 2 (0,10)  |
| <i>Strumigenys lanuginosa</i> Wheeler 1905           | Caz Col         | 1          | –         | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Strumigenys perparva</i> Brown 1858               | Caz Col         | 8          | –         | 8 (0,40)  | –         |
| <i>Strumigenys</i> sp. 1                             | Caz Col         | 1          | –         | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Strumigenys</i> sp. 2                             | Caz Col         | 1          | –         | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Strumigenys spathula</i> Lattke & Goitia 1997     | Caz Col         | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Temnothorax</i> sp. 1                             | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Trachymyrmex cornetzi</i> (Forel 1912)            | Cult Hon        | 2          | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger 1863)           | –               | 12         | 11 (0,55) | 1 (0,05)  | –         |
| <b>PONERINAE</b>                                     |                 |            |           |           |           |
| <i>Anochetus diegensis</i> Forel 1912                | Caz Hoj         | 8          | 8 (0,40)  | –         | –         |
| <i>Anochetus simoni</i> Emery 1890                   | Caz Hoj         | 9          | –         | –         | 9 (0,45)  |
| <i>Hypoponera distinguenda</i> (Emery 1890)          | Caz Hoj         | 11         | 7 (0,35)  | 2 (0,10)  | 2 (0,10)  |
| <i>Hypoponera foreli</i> (Mayr 1887)                 | Caz Hoj         | 3          | –         | 3 (0,15)  | –         |
| <i>Hypoponera</i> cf. <i>opaciceps</i>               | Caz Hoj         | 8          | 4 (0,20)  | 1 (0,05)  | 3 (0,15)  |
| <i>Hypoponera parva</i> (Forel 1909)                 | Caz Hoj         | 14         | –         | 8 (0,40)  | 6 (0,30)  |
| <i>Hypoponera</i> sp. 4                              | Caz Hoj         | 3          | 2 (0,10)  | –         | 1 (0,05)  |
| <i>Hypoponera</i> sp. 6                              | Caz Hoj         | 10         | 4 (0,20)  | 2 (0,10)  | 4 (0,20)  |
| <i>Hypoponera</i> sp. 7                              | Caz Hoj         | 1          | –         | –         | (0,05)    |
| <i>Leptogenys erugata</i> Lattke 2011                | Caz Epi         | 2          | –         | 1 (0,05)  | 1 (0,05)  |
| <i>Odontomachus bauri</i> (Emery 1892)               | Caz Epi         | 4          | 4 (0,20)  | –         | –         |
| <i>Odontomachus chelifer</i> Latreille 1802          | Caz Epi         | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Odontomachus meinerti</i> Forel 1905              | Caz Epi         | 2          | 2 (0,10)  | –         | –         |
| <i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius 1804)          | Caz Epi         | 16         | 7 (0,35)  | 9 (0,45)  | –         |
| <i>Pachycondyla impressa</i> (Roger 1861)            | –               | 23         | 5 (0,25)  | 10 (0,50) | 8 (0,40)  |
| <i>Pachycondyla succedanea</i> (Roger 1863)          | Caz Hoj         | 4          | –         | –         | 4 (0,20)  |
| <i>Simopelta pergandei</i> (Forel 1909)              | –               | 1          | –         | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Thaumatomyrmex atrox</i> Weber 1939               | Caz Hoj         | 2          | –         | 2 (0,10)  | –         |
| <i>Thaumatomyrmex zeteki</i> M.R. Smith 1944         | Caz Hoj         | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <b>PROCERATIINAE</b>                                 |                 |            |           |           |           |
| <i>Discothyrea denticulata</i> Weber 1939            | Caz Hoj         | 10         | 1 (0,05)  | 6 (0,30)  | 3 (0,15)  |
| <i>Discothyrea horni</i> Menozzi 1927                | Caz Hoj         | 5          | 4 (0,20)  | 1 (0,05)  | –         |
| <i>Discothyrea humilis</i> Weber 1939                | Caz Hoj         | 7          | –         | 1 (0,05)  | 6 (0,30)  |
| <i>Probolomyrmex petiolata</i> Weber 1940            | Caz Hoj         | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <b>PSEUDOMYRMECINAE</b>                              |                 |            |           |           |           |
| <i>Pseudomyrmex boopis</i> Roger 1863                | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Pseudomyrmex</i> sp. 2                            | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <i>Pseudomyrmex</i> sp. 3                            | –               | 1          | 1 (0,05)  | –         | –         |
| <b>Especies Totales</b>                              | <b>–</b>        | <b>143</b> | <b>68</b> | <b>79</b> | <b>54</b> |



**Fig. 1.** Curvas de acumulación de especies para cada localidad usando el estimador Mao Tau. **Fig. 2.** Curvas de acumulación de especies halladas solamente en una cuadrícula para cada localidad. **Fig. 3.** Curvas de acumulación de especies halladas solamente en dos cuadrículas para cada localidad. **Fig. 4.** Curvas de proyección de diversidad de especies por cada localidad usando el estimador Chao 2. **Fig. 5.** Curvas de proyección de diversidad de especies por cada localidad usando el estimador ICE. **Fig. 6.** Curvas de proyección de diversidad de especies por cada localidad usando el estimador Jackknife de segundo orden.

**Fig. 1.** Species accumulation curve for each site using the Mao Tau estimator. **Fig. 2.** Accumulation curve for singleton species from each locality. **Fig. 3.** Species accumulation curve for doubletons from each locality. **Fig. 4.** Projected species diversity for each locality using the Chao 2 estimator. **Fig. 5.** Projected species diversity for each locality using the ICE estimator. **Fig. 6.** Projected species diversity for each locality using the Second Jackknife estimator.

**Tabla II. Número de especies en cada grupo funcional para cada localidad. / Table II. Number of species in each functional group for each locality.**

| Grupo Funcional         | 600 m | 870 m | 1100 m |
|-------------------------|-------|-------|--------|
| Cazadoras de colémbolos | 1     | 3     | 5      |
| Cazadoras epigeas       | 8     | 4     | 2      |
| Cazadoras en hojarasca  | 10    | 20    | 16     |
| Cultivadoras de hongos  | 6     | 5     | 1      |

Solo una especie de *Pheidole* se detectó en todas las localidades y solo dos especies de *Pheidole* se detectaron como compartidas entre dos localidades contiguas cualesquiera. La localidad de 870m obtuvo el mayor número de especies, seguida por la de 630 m y por último la de 1100 m, mientras que el número de especies exclusivas a cada localidad se aproxima al 50% del total de cada sitio (Tabla III).

Todas las curvas de acumulación Mao Tau ascienden, en especial la de Casa Nicolás (Fig. 1) y esta tendencia se repite con la curva de acumulación de especies con incidencia única (Fig. 2) pero con especies de incidencia doble, es la localidad intermedia (Fig. 3) que aún asciende mientras que las demás están estables. Los tres estimadores de riqueza (Figs. 4-6) coinciden en señalar que el muestreo fue incompleto, y en particular para Casa Nicolás y La Esperanza,

mientras que para la selva nublada, El Platanal, la colecta no fue tan incompleta en comparación (Tabla III). Las siguientes especies son citadas por primera vez para Venezuela: *Typhlomyrmex pusillus* Emery, 1894, *Discothyrea denticulata* Weber, 1939, *Discothyrea horni* Menozzi, 1927, *Discothyrea humilis* Weber, 1939, *Nylanderia steinheili* (Forel, 1893), *Megalomyrmex drifti* Kempf, 1961, *Octostruma balzani* (Emery, 1894), *Procryptocerus convergens* (Mayr, 1887), *Procryptocerus coriarius* (Mayr, 1870), *Rogeria foreli* Emery, 1894 y *Thaumatomyrmex atrox* Weber, 1939. *Acanthognathus ocellatus* Mayr, 1887 se conoce por primera vez para la Cordillera de la Costa Central, ya que solo se había encontrado en la Sierra de San Luís, Edo. Falcón.

Veintidós especies del total de 143 se hallaron en 10 ó más de las muestras, y de estas especies nueve se encuentran en todas las localidades, nueve en solo dos localidades, y cuatro en una sola localidad. Las cinco especies con mayor frecuencia son *Cyphomyrmex* sp. 1, *Octostruma balzani*, *Pheidole* sp. 3, *Pachycondyla impressa* (Roger, 1861), y *Nylanderia steinheili* (Tabla I), todas hallándose en las tres localidades con la salvedad de *Pheidole* sp. 3, la cual está ausente del bosque seco. Trece especies (9% del total) se registraron en todas las localidades y 46 especies (32% del

**Tabla III. Aspectos de diversidad alfa para las localidades muestreadas:** 1 – especies recolectadas en cada transecto, 2 - especies recolectadas solamente en dicho transecto, 3 - especies con incidencia única (0.05) y su proporción del número total del transecto, 4 - especies con incidencia doble (0.10) y su proporción del número total del transecto. Riqueza de especies según los estimadores: 5 - ICE, 6 - Chao 2, 7 - Jackknife 2; 8 - el rango mínimo y máximo de la proporción de especies recolectadas según los estimadores.

**Table III. Alpha diversity aspects for the sampled sites:** 1 – species collected in each transect, 2 - species collected only in that transect, 3 - species collected in only one quadrat (0.05) and their proportion relative the total number of species for the transect, 4 - species collected in two quadrats (0.10) and their proportion relative the total number of species for the transect. Species richness according to the following estimators: 5 - ICE, 6 - Chao 2, 7 - Jackknife 2; 8 - minimum and maximum values of the proportion of observed species according to the estimators.

| Muestras | Colectadas <sup>1</sup> | Exclusivas <sup>2</sup> | Únicas <sup>3</sup> | Duplicadas <sup>4</sup> | ICE <sup>5</sup> | Chao 2 <sup>6</sup> | JK2 <sup>7</sup> | % rango <sup>8</sup> |
|----------|-------------------------|-------------------------|---------------------|-------------------------|------------------|---------------------|------------------|----------------------|
| 630 m    | 68                      | 36 (53%)                | 35 (52%)            | 8 (12%)                 | 107              | 122                 | 113              | 56-64%               |
| 870 m    | 79                      | 39 (50%)                | 33 (42%)            | 15 (19%)                | 118              | 108                 | 121              | 64-72%               |
| 1100 m   | 54                      | 24 (44%)                | 17 (32%)            | 8 (15%)                 | 72               | 72                  | 80               | 66-75%               |

**Tabla IV. Comparaciones entre localidades.** 1 - Número de especies compartidas entre las dos muestras, 2 - valores del medidor de similitud Chao Jaccard, 3 - y de su respectivo estimador, 4 - valores del medidor de disimilitud o Complementariedad.

**Table IV. Between site comparisons.** 1 - number of species shared by 2 sites, 2 - Chao Jaccard similarity values, 3 - Chao Jaccard estimator values, 4 - dissimilarity or complementarity values.

| Muestra 1 | Muestra 2 | Spp Compart <sup>1</sup> | Chao Jaccard <sup>2</sup> | Chao Jacc Est <sup>3</sup> | Complement <sup>4</sup> |
|-----------|-----------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------|
| 630 m     | 870 m     | 28                       | 0,349                     | 0,496                      | 0,763                   |
| 630 m     | 1100 m    | 14                       | 0,209                     | 0,261                      | 0,870                   |
| 870 m     | 1100 m    | 26                       | 0,343                     | 0,396                      | 0,696                   |

total) se registraron solamente en una cuadrícula en todo el muestreo y 13 especies (9% del total) se registraron en solo dos cuadrículas en todo el muestreo. A 630m la especie que apareció en la mayor cantidad de cuadrículas fue *Wasmannia auropunctata* Roger, a 870 m la más frecuente fue *Pyramica gundlachi* Roger 1862 y a 1100 m la especie más frecuente fue *Cyphomyrmex* sp1.

Grupos Funcionales: Las depredadoras de colémbolos presentaron una especie en 630 m, seguida por tres especies en 870 m y cinco en 1100 m, donde cada una de las especies se halló solamente en una localidad, evidenciándose una relación de diversidad directamente proporcional con el incremento en la altura. (Tabla II). Un patrón contrario se obtuvo para la diversidad de cultivadoras de hongos, donde la mayor diversidad es inversamente proporcional a la altitud, con la salvedad de *Cyphomyrmex* sp. 1, la cual está presente en todas las localidades y con una mayor incidencia en el bosque nublado (Tabla I). Las depredadoras epigeas cayeron en diversidad con mayor altura. Todas las especies de este grupo, salvo *Leptogenys erugata* Lattke, 2011, se hallaron en la localidad de 630m, y solamente dos especies se registraron a los 1100 m. De las nueve especies de este grupo, cuatro se detectaron en más de una localidad y *Pachycondyla impressa* fue la única especie de este grupo presente en todas las localidades. Las depredadoras en hojarasca tuvieron la menor diversidad en la menor altura, y la mayor en la altura intermedia. De las 26 especies incluidas en esta agrupación, la mitad se registraron en más de una localidad, pero sólo cinco se recolectaron en todas las localidades (Tabla I).

Diversidad Beta: Los valores del estimador de similitud Chao Jaccard señalan a las localidades Casa Nicolás (630 m) y La Esperanza (870 m) como los más similares, seguidos por La Esperanza y El Platanal (1100 m). La estimación del verdadero valor del estimador Chao Jaccard dió patrones similares, pero los valores "verdaderos" son entre 23-30% mayores que el Chao Jaccard tradicional. Los valores de complementariedad reflejan los del medidor de similitud, donde las faunas más dispares entre sí son las de bosque seco (630 m) y bosque nublado (1100 m), y las menos disimilares entre sí son bosque de transición (870 m) y bosque nublado (1100 m). Ver Tabla IV.

## Discusión

Riqueza y abundancia: Nuestros resultados arrojan un pico de diversidad en la localidad media y no una disminución uniforme de diversidad con mayor altitud, un resultado coincidente con algunos estudios pero no con otros (Dunn *et al.*, 2010). Longino & Colwell (2011) señalan que esta discrepancia es en parte atribuible a artefactos de muestreo ya que la mayoría de estos estudios no se realizaron en todo el rango de altitudes posibles de los respectivos gradientes. Ellos efectuaron un muestreo desde 50 m hasta 2000m en las laderas del Volcán Barvas en Costa Rica y detectaron una riqueza relativamente constante, con poco incremento, para hormigas de tierras bajas hasta los 500m, después de la cual sí hay un fuerte caída. Ellos plantean que este límite altitudinal podría reunir condiciones óptimas ancestrales para las comunidades de hormigas que estuvieron restringidas a altitudes cercanas al mar durante los repetidos máximos de glaciación del Cuaternario (Longino & Colwell, 2011). A pesar que nuestro muestreo no abarcó toda la extensión del gradiente altitudinal, los datos evidenciaron un pico de diversidad intermedio cerca a 870 m. Si asumimos que una localidad tendrá una temperatura promedio anual mayor a medida que disminuye la latitud, entonces se esperaría que esta supuesta zona óptima ancestral se ubique en un estrato altitudinal superior más alto a medida que más se acerca al Ecuador. El Valle de Santa María esta aproximadamente 14° de latitud más al Sur que el Volcán Barvas. La aparente mayor altitud para este pico en Venezuela cuadra con la suposición anterior, pero 14 Grados no necesariamente es una diferencia significativa ni tampoco este punto de inflexión se ubique a 500m en las laderas del Volcán Barvas ya que el siguiente punto de muestreo de Longino y Colwell es a 1070 m. Esta idea se puede poner a prueba realizando muestreos similares a diferentes latitudes para detectar alguna correlación entre este punto intermedio y la latitud, pero sin menospreciar otros factores como la topografía o patrones climatológicos locales, lo que hace dudar que se trate de una simple correlación lineal.

Algunas situaciones adicionales se pueden invocar para explicar la elevada diversidad en La Esperanza respecto Casa Nicolás. Casa Nicolás esta sobre una cresta expuesta a los

vientos, implicando una rápida desecación, y además fue objeto de perturbación hace unos 20 años, inclusive presenta las ruinas de una casa en la cercanía. La localidad está muy cerca de un camino real, aún usado por los lugareños para transitar, por lo tanto resultando de accesibilidad muy fácil. Esta historia reciente de perturbación tal vez se ve reflejada en la elevada presencia (55%) de *Wasmannia auropunctata* Roger, 1863 (Tabla I), especie asociada a perturbación y a baja diversidad de hormigas en bosques secos en Colombia (Armbrecht & Ulloa-Chacón, 2003). Sin embargo Casa Nicolás tiene una cantidad de especies mayor a las localidades colombianas con una incidencia de *Wasmannia* similar. Los estimadores ICE y JK2 tienen una fuerte pendiente para 630m en comparación con los demás sitios, implicando que hay muchas más especies por descubrir a pesar de *Wasmannia*. La mayor diversidad de La Esperanza podría deberse a su ambiente intermedio, donde no hace falta ser especialista en ambientes secos, ni ambientes de elevada humedad y de menor temperatura promedio como un bosque nublado. Apenas se halló *Wasmannia* en una sola muestra proveniente de La Esperanza, un indicio que esta especie no ha desplazado otras hormigas de esta localidad. La cantidad de especies halladas en la selva nublada es mayor pero aún comparable a los resultados de otros estudios similares en América Tropical. A 15,5 km en dirección ESE, al otro lado de la cresta de las montañas en la vertiente sur, se hallaron 55 especies a 1225 m (Lattke & Riera, 2012). Guerrero y Sarmiento (2010) encontraron 44 y 40 especies respectivamente en bosques de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia a 1198 m y 1395 m (LaPolla *et al.*, 2006) hallaron 40 y 43 especies respectivamente en bosques a 1134 m y 1300 m en Guyana.

La subfamilia Myrmicinae representó la mayor parte de especies y géneros colectados, seguida por Ponerinae y Formicinae, un patrón ya conocido para otras zonas tropicales (Wilson & Hölldobler, 2005). La subfamilia Formicinae esta comprendida mayormente por especies arbóreas y no de la hojarasca. La subfamilia Pseudomyrmecinae, mayoritariamente arbórea, estuvo representada sólo por tres especies. El género *Solenopsis* presentó la mayor riqueza de especies seguido por *Pheidole*, resultados similares a los obtenidos en bosques primarios y secundarios de Bahía, Brasil por Campiolo & Delabie (2000) y en selvas neotropicales por Ward (2000). La gran brecha entre la cantidad de especies en estos dos géneros y los demás es llamativo, en particular la destacada diversidad de *Solenopsis*, donde las 28 especies halladas constituirían el 20% de los epítetos para el género en el neotrópico según Bolton (2012), o hasta el 35% según Pacheco (2007, en tesis). Los muestreos de Guerrero & Sarmiento (2010) registraron 21 especies de *Pheidole*, pero apenas nueve de *Solenopsis*. Es posible que errores en la determinación de morfoespecies en *Solenopsis* expliquen al menos parte de esta elevada cifra, sin embargo la mayoría de las morfoespecies presentaron suficientes caracteres para distinguirlos con "comodidad", y a lo sumo cuatro a cinco especies pudiesen ser errores de separación por presentar diferencias entre ellas menos aparentes que en la mayoría de las demás morfoespecies. La zona central de la Cordillera de la Costa podría representar un sitio de excepcional diversidad para *Solenopsis*, y por ende de importancia para estudios sobre este género.

Fisher (1999) observó que para la mitad de sus muestras (25) en 14 localidades de Madagascar, estas representaban más del 90% de las especies colectadas y duplicando el esfuerzo de muestreo resultaba un aumento en cuanto a riqueza de especies de solamente un 13 por ciento. La mitad de mues-

tras muestras (10) lograron recolectar entre 63% a 77% de la riqueza real y 56% a 75% de la riqueza estimada (Tabla III). Si bien parece que estos muestreos han logrado recuperar las especies más comunes y dominantes de cada comunidad, es evidente que aún quedan muchas por descubrir, inclusive en la selva nublada donde la recolección de especies de incidencia única y doble ya empieza a menguar (Fig. 2-3). Treinta y dos por ciento de las especies colectadas están representadas por un único registro, resultados que coinciden con otros estudios de hormigas neotropicales (Olson, 1991; Samson *et al.*, 1997).

Similitud entre localidades: Los resultados ligan la mayor similitud entre localidades contiguas. Considerando las grandes diferencias ambientales entre las localidades de 630 m y de 1100 m, esto no es una sorpresa, corroborando la sensibilidad de la hormigas ante los cambios ambientales y la mayor estratificación vertical de las especies en altitudes mayores (Longino & Colwell, 2011). La Esperanza, la localidad intermedia, ofrece condiciones ni tan secas ni tan húmedas, las cuales facilitarían la presencia de por lo menos algunas especies más afines a la humedad y otras más afines a la humedad.

Grupos Funcionales: Cazadoras de colémbolos: La mayor diversidad de las depredadoras de colémbolos en la selva nublada podría deberse a que la humedad es un factor determinante para los colémbolos (Arbea & Blasco-Zumeta, 2001; Poinot, 1976, 1984). La bien definida estratificación vertical exhibida por cada especie de este grupo funcional sugiere que muchas necesitan condiciones ambientales muy específicas. Estas particularidades, además de su diversidad, amplía distribución en zonas boscosas, especialmente tropicales, y la relativa facilidad de identificarlas (Bolton, 2000) otorgan estas hormigas un gran potencial de bioindicación general, además de servir como un indicador indirecto de la riqueza de colémbolos, organismos que intervienen de manera decisiva en procesos de descomposición de hojarasca y formación de la microestructura edáfica (Rusek, 1998). La caída en diversidad de las cazadoras epigeas con el aumento de altura es bien evidente en este grupo, hallándose solamente *Pachycondyla impressa* en el bosque nublado. Aunque la biología de las especies componentes no se conoce detalladamente, sí se sabe que muchas son depredadoras generalistas, de manera que esta disminución probablemente no se relaciona con la desaparición de algún grupo de presa en particular. Hace falta estudiar más detalladamente la historia natural de estas hormigas para determinar qué factores podrían influenciar la escasa presencia de depredadoras epigeas en el bosque nublado además de factores ambientales como disminución de la temperatura y aumento de la humedad. El patrón de diversidad de las cazadoras en hojarasca no guarda una clara relación lineal ascendiente ni descendiente sino un aumento de diversidad con altitud pero con un pico intermedio. Si se estudian los patrones en subgrupos se puede inferir situaciones como la preferencia de humedad para *Gnamptogenys* y *Acanthognathus*, o la bien definida separación de hábitat entre las dos especies de *Anochetus*: *A. diegensis* Forel, 1912 de bosque seco y *A. simoni* Emery, 1890 de bosque nublado. *Discothyrea horni* y *Probolomyrmex* evidencian afinidad hacia bosque seco, mientras que *Discothyrea denticulata* y *D. humilis* son más afines a la humedad (Tabla II). Posiblemente la falta de una tendencia clara para este grupo estriba en la definición misma del grupo, ya que la historia natural de las especies aquí consideradas puede ser tan diferente que no se justifica encasillarlas en el mismo grupo funcional. Para las

cultivadoras de hongos las localidades con mayor diversidad son 630 m y 870 m, correspondientes a las de menor humedad, y en el caso de la localidad más baja, con mayor perturbación y abundancia de especies invasoras como *Wasmannia auropunctata*. Este patrón indica que perturbación y la presencia de *Wasmannia* no es un factor tan importante para algunas Attini. Típicamente se asocia mayor humedad con mayor cantidad de hongos, sin embargo dado que el jardín de estas hormigas esta bajo condiciones controladas, posiblemente localidades con menor humedad podrían contener poblaciones menores de otros hongos competidores o parásitos. Este tipo de muestreo no resultó en la recolección de algunas especies de Attini con actividad nocturna o actividad de forrajeo muy localizada, como podría ser *Atta cephalotes* Linnaeus, 1758, especie presente en el Valle de Santa María.

Si cambio climático en esta región implica una mayor temperatura promedio y menor precipitación general (Ministerio del Ambiente, 2005), podríamos esperar una expansión del bosque seco y una disminución de los bosques mesófilos, en particular de la selva nublada. Este escenario también afectaría a la fauna, como las hormigas, las cuales se desplazarían, según sus posibilidades, para seguir un ambiente favorable (Longino & Colwell, 2011). Para *Strumigenys* y su presa este desplazamiento podría verse obstaculizado en sitios donde las mayores altitudes no ofrecerán condiciones necesarias para cumplir con sus ciclos de vida. Lo mismo también podría ocurrir con la mayoría de las especies cazadoras en hojarasca, pero al contrario la mayoría de las Attini o cazadoras epigeas podrían expandirse bajo estos cambios ambientales.

## Conclusiones

Este estudio corrobora la elevada biodiversidad señalada para la Cordillera de la Costa, y resalta la falta de conocimiento de la fauna de hormigas de Venezuela dado el número de registros nuevos para el país. Se corroboran patrones conocidos en cuanto la diversidad de ciertos taxones en bosques tropicales y gradientes altitudinales, y se ilustra la necesidad de asociar tanto datos ambientales como bióticos e inclusive históricos para explicar por lo menos algunos de estos patrones. El género *Solenopsis* se destaca por su inusual diversidad de especies. La aparente restricción vertical de algunas especies y grupos funcionales las hace útiles como bioindicadores de cambio ambiental. Este tipo de muestreo podría repetirse periódicamente para detectar cambios en la composición de las comunidades de hormigas, las cuales podrían ser indicios y advertencias de cambios mayores en estos ecosistemas. Las acciones implícitas van desde la planificación de actividades humanas para gestionar los cambios en la disponibilidad de agua dulce, rediseñar el ordenamiento y régimen de uso de las tierras en el parque nacional 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. Invitamos a las autoridades gubernamentales venezolanas relacionadas con el área ambiental tomar en cuenta las hormigas y otros invertebrados para ser usados en estudios de impacto ambiental.

## Agradecimientos

Instituto Nacional de Parques (Inparques), Estación Biológica Alberto Fernández Yépez, Sr. Cata y demás moradores de la Finca Santa María, Alejandro Grotto, Carlos Laucho, Ronald Lujan, Oona Del-

gado, Lenín Reyes, Daniel Kronauer, Miguel Riera y demás amigos que nos ayudaron. Este estudio se benefició del Proyecto 7244-02 otorgado por la National Geographic Society a Mike Kaspari (University of Oklahoma). Este trabajo fue realizado por ERR como parte de los requisitos para optar al título de Ingeniero Agrónomo de la Universidad Central de Venezuela.

## Bibliografía

- ALONSO, L.E. 2000. Ants as indicators of diversity. En: AGOSTI, D., J.D. MAJER, L.E. ALONSO & T.R. SCHULTZ (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EE.UU.
- ANDERSEN, A.N. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**: 15-29.
- ANDERSEN, A.N. 2010. Box 8.2 Functional groups in ant community ecology. En: L. LACH, C.L. PARR, K. ABBOTT (Eds.). *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- ARBEA, I.J. & J. BLASCO-ZUMETA 2001. Ecología de los Colémbolos (Hexapoda, Collembola) en Los Monegros (Zaragoza, España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **28**: 35-48.
- ARCILA, A.M. & F.H. LOZANO-ZAMBRANO. 2003. Hormigas como herramienta para la bioindicación y monitoreo. En: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Santafé de Bogotá, Colombia.
- ARMBRECHT, I. & P. ULLOA-CHACÓN 2003. Tropical Dry Forest Fragments of Colombia. *Environmental Entomology*, **32**: 542-547.
- BEEBE, W. & J. CRANE. 1947. Ecology of Rancho Grande, a subtropical cloud forest in Northern Venezuela. *Zoologica*, **32**(5): 43-60.
- BESTELMEYER, B.T., D. AGOSTI, L.E. ALONSO, C.R.F. BRANDÃO, W.L. BROWN JR., J.H.C. DELABIE & R. SILVESTRE 2000. Field Techniques for the Study of Ground-Dwelling Ants: An Overview, Description and Evaluation. En: AGOSTI, D., J.D. MAJER, L.E. ALONSO & T.R. SCHULTZ (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU.
- BESUCHET, C.D., H. BURCKHARDT, I. LÖBL 1987. The "Winkler/Moczarski" elector as an efficient extractor for fungus and litter coleoptera. *The Coleopterist's Bulletin*, **41**: 392-394.
- BOLTON, B. 2000. The ant tribe Dacetini. With a revision of the *Strumigenys* species of the Malgasy Region by Brian L. Fisher, and a revision of the Austral epopostrumiform genera by Steven O. Shattuck. *Memoirs of the American Entomological Institute*, **65**: 1-1028.
- BOLTON, B. 2012. *Bolton's Catalogue and Synopsis*. Global Ant Project. [Publicación en línea] Disponible desde internet en: <http://gap.entclub.org> [Con acceso el: 19-3-2012]
- BROWN, W.L., JR. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. En: MEGGERS, B.J., E.S. AYENSU & W.D. DUCKWORTH (Eds.) *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.E.U.U.
- BRÜHL, C.A., M. MARYATI & 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**: 265-277.
- CAMPIOLO, S. & J.H.C. DELABIE. 2000. Caractérisation de la myrmécofaune de la Litière de la forêt atlantique du sud de Bahia – Brésil. *Actes Colloquim Insectes Sociaux*, **13**: 65-70.
- CHAO, A., R. CHAZDON, R. COLWELL & T. SHEN 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**: 148-159
- CHAZDON, R.L., R.K. COLWELL, J.S. DENSLOW, & M.R. GUARIGUATA 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. En: DALLMEIER, F. & J.A. COMISKEY (Eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing, Paris.
- COLWELL, R. & J. CODDINGTON 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, Biological Sciences*, **345**: 101-118.

- COLWELL, R. 2009. *Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.2. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, EEUU. [Programa informático en línea]. Disponible desde internet en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> [Con acceso el: 1-9-2011]
- DUNO DE STEFANO, R., F. STAUFFER, R. RIINA, O. HÜBER, G. AYMARD, O. HOCKCHE, P. BERRY & W. MEIER 2009. Assessment of vascular plant diversity on Venezuela. *Candollea*, **64**: 203-212
- DUNN, R. R., B. GUENARD, M.D. WEISER & N.J. SANDERS 2010. Chapter 3. Geographic gradients. En: L. LACH, C.L. PARR & K. ABBOTT (Eds.). *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido
- ESTRADA, C. & F. FERNÁNDEZ 1999. Diversidad de Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del Bosque Nublado (Nariño, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, **47**: 189-201.
- EWEL, J. & A. MADRIZ 1968. *Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela
- FERNÁNDEZ BADILLO, A. 1997. Zonas de vida del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*, **23**: 249-270.
- 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-Sud and on the Western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, **90**: 39-67.
- FISHER, B.L. 1999. Improving inventory efficiency: a case study of leaf litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, **9**: 714-731.
- FOLGARAIT, P. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 1221-1244.
- GUERRERO, R.J. & 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.
- HÜBER O. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. En: HÜBER, O. (Ed.). *La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela.
- KASPARI, M. & J.D. MAJER 2000. Using ants to monitor environmental change. En: AGOSTI, D., J.D. MAJER, L.E. ALONSO & T.R. SCHULTZ (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- LAPOLLA, J.S., T. SUMAN, J. SOSA-CALVO & T.R. SCHULTZ 2006. Leaf Litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and Conservation*, **16**: 491-510.
- LATTKE, J. 2011. Revision of the ant genus *Leptogenys* in the New World (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, **69**: 127-264.
- LATTKE, J.E. & M. RIERA 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**: 20-34.
- LENTINO, M. & D. ESCLASANS 2005. Áreas importantes para la conservación de aves en Venezuela. En: BOYLA, K. & A. ESTRADA (Eds.). *Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en los Andes Tropicales: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Birdlife International y Conservation International. Quito, Ecuador
- LEPONCE, M, L. THEUNIS, J.H.C. DELABIE & Y. ROISIN 2004. Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. *Ecography*, **27**: 253-267.
- LONGINO, J. & R. COLWELL 2011. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, **2**(3): 1-20 [Publicación en línea] Disponible desde Internet en: <http://www.esajournals.org/doi/pdf/10.1890/ES10-00200.1> [con acceso el 3-5-2012]
- MAJER, J., G. ORABI & L. BESIVAC. 2007. Ants pass the bioindicator scorecard. *Myrmecological News*, **10**: 69-76.
- MARINHO, C.G.S., R. ZANETTI, J.H.C. DELABIE, M.N.E. SCHLINDWEIN, & L. RAMOS 2002. Diversidade de Formigas (Hymenoptera: Formicidae) da Serapilheira em Eucaliptais (Myrtaceae) e Área de Cerrado de Minas Gerais. *Neotropical Entomology*, **31**: 187-195.
- MINISTERIO DEL AMBIENTE Y DE LOS RECURSOS NATURALES 2005. *Primera Comunicación Nacional en Cambio Climático en Venezuela*. Caracas, Venezuela. 140 pp.
- MITTERMEIER, R.A., P. ROBLES GIL, M. HOFFMAN, J. PILGRIM, T. BROOKS, C. GOETTSCHE, J. LAMOREUX & G. DA FONSECA 2004. *Hotspots. Biodiversidad Amenazada II*. Cemex, México, D.F., México.
- O'DONNELL, S., J. LATTKE, S. POWELL & M. KASPARI 2007. Army ants in four forests: Geographic variation in raid rates and species composition. *Journal of Animal Ecology*, **76**: 580-589.
- 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.
- PACHECO, J.A. 2007. *The New World thief ants of the genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae)* (January 1, 2007). *ETD Collection for University of Texas, El Paso*. Paper AAI3284663. [documento en línea] Disponible desde Internet en: <http://digitalcommons.utep.edu/dissertations/AAI3284663>. [con acceso el 3-5-2012]
- PHILPOTT, S. & I. ARMBRECHT. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, **31**: 369-377.
- POINSOT-BALAGUER, N. 1976. Dynamique des communautés de Collemboles en milieu xérique méditerranéen. *Pedobiologia*, **16**: 1-17.
- POINSOT-BALAGUER, N. 1984. Comportement des microarthropodes du sol en climat méditerranéen française. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **131**: 307-318.
- RIBAS, C.R., R.B.F. CAMPOS, F.A. SCHMIDT & R.R.C. SOLAR 2012. Ants as indicators in Brazil: a review with suggestions to improve the use of ants in environmental monitoring programs. *Psyche*, 2012: 1-23. [Publicación en línea] Disponible desde internet en: <http://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/636749/> [Con acceso el 4-5-2012]
- RUSEK, J. 2009. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 1207-1219.
- SAMSON, D.A, E.A. RICKART & P.A. GONZALES 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica*, **29**: 349-363.
- SILVA, R.R. & C.R.F. BRANDÃO 1999. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores da qualidade ambiental e da biodiversidade de outros invertebrados terrestres. *Biotemas*, **12**: 55-73.
- SILVESTRE, R, C.R.F. BRANDÃO & R. ROSA DA SILVA 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del cerrado. En: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Santafé de Bogotá, Colombia.
- UNDERWOOD, E. & B.L. FISHER 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, **132**: 166-182.
- WARD, P.S. 2000. *Broad Scale Patterns of Diversity in Leaf Litter Ant Communities*. En: AGOSTI, D., J.D. MAJER, L.E. ALONSO & T.R. SCHULTZ (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU.
- WILSON, E.O. & B. HÖLLDOBLER 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 7411-7414.