

# Efectos de la estacionalidad climática en la estratificación vertical de la biodiversidad de hormigas, en la ecorregión del Chaco Seco (Argentina)

Andrea Fuster<sup>1,\*</sup> , Liliana Diodato<sup>1</sup> , Fabiana Cuezco<sup>2</sup> 

(1) INPROVE, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago Del Estero. Av. Belgrano 1912, Santiago del Estero, Argentina.  
(2) INSUE - Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán. T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Argentina.

Autora de correspondencia\*: Andrea Fuster [[fusterandrea9@gmail.com](mailto:fusterandrea9@gmail.com)]

> Recibido el 05 de junio de 2023 - Aceptado el 25 de junio de 2024

**Cómo citar:** Fuster, A., Diodato, L., Cuezco, F. 2024. Efectos de la estacionalidad climática en la estratificación vertical de la biodiversidad de hormigas, en la ecorregión del Chaco Seco (Argentina). *Ecosistemas* 33(1): 2574. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2574>

## Efectos de la estacionalidad climática en la estratificación vertical de la biodiversidad de hormigas, en la ecorregión del Chaco Seco (Argentina)

**Resumen:** Los bosques secos se caracterizan por una marcada estacionalidad climática, que origina una fluctuación de recursos que podría impactar sobre la biodiversidad. En estos bosques se pueden reconocer tres estratos verticales (suelo, sotobosque y dosel) que son habitados por formicidos. En este trabajo se propone estudiar cómo afecta la estacionalidad de los bosques secos en la estratificación vertical de la biodiversidad de hormigas en dos ambientes contrastantes (bosque nativo y área abierta) del Chaco seco argentino. En estas fisonomías se realizaron muestreos durante invierno y verano, aplicando técnicas de captura adecuadas al taxón bajo estudio y según las características de los estratos. Se determinó la estratificación y la influencia de la estacionalidad climática sobre Formicidae por diferencias en los valores de riqueza específica, densidad de actividad, dominancia, diversidad y similitud. En total se identificaron 43 especies pertenecientes a 21 géneros y 7 subfamilias. El bosque nativo sustenta la mayor biodiversidad de hormigas. Se observa una estratificación de la mirmecofauna, obteniéndose los mayores valores riqueza específica y de densidad de actividad a nivel del suelo. La estacionalidad climática de la región influyó en la estratificación de hormigas de ambas fisonomías de maneras diferentes, siendo más evidente en el área abierta donde se observó la ausencia de un estrato de vegetación en la estación invernal. Este trabajo constituye la primera contribución en cuanto a los efectos de la estacionalidad climática sobre biodiversidad y estratificación de hormigas de bosques secos del Chaco argentino y presenta el mayor número de especies encontrado en ambientes áridos de la Argentina.

**Palabras clave:** área abierta; bosque nativo; densidad de actividad; diversidad; dosel; estratificación

## Effects of climatic seasonality on the vertical stratification of ant biodiversity in the Dry Chaco ecoregion (Argentina)

**Abstract:** Dry forests are characterized by a marked climatic seasonality, which causes an annual fluctuation of resources and could have a strong impact on ant biodiversity. In these forests, three main vertical strata (ground, understory and canopy) can be differentiated, all of which are inhabited by formicids. This work aims to study how seasonality in dry forests affects the vertical stratification of ant biodiversity in two contrasting environments (native forest and open area) of the Argentine dry Chaco. In each of these physiognomies, the sampling was carried out during winter and summer, applying specific capture techniques for each taxon and according to the characteristics of each stratum. Stratification and the influence of climatic seasonality on Formicidae were determined by differences in the values of richness, activity density, dominance, diversity and similarity indexes. In total, 43 species belonging to 21 genera and 7 subfamilies were identified. The native forest supports the greatest ant biodiversity. A clear stratification of the myrmecofauna is observed, with the highest values at ground level. The climatic seasonality of the region influenced the stratification of ants of both physiognomies in different ways, being more evident in the open area where the disappearance of a stratum of vegetation in the winter season was observed. This work constitutes the first contribution about the effects of climatic seasonality on the biodiversity and stratification of ants in dry forests of Argentine Chaco, and the largest record of ant species number reported for this environment in Argentina.

**Keywords:** activity density; canopy; diversity; native forest; open area; stratification

## Introducción

Los bosques secos son ecosistemas caracterizados por una marcada estacionalidad en la distribución de las lluvias (Mooney et al. 1995). La temporalidad y duración de los períodos secos depende en gran medida de la ubicación latitudinal. A medida que aumenta la distancia al ecuador, el período seco se alarga y su incidencia es más marcada en el invierno (Aguado y Burt 2014). En el Chaco seco, la mayoría de los árboles son caducifolios, perdiendo sus hojas en el período de sequía (otoño-invierno), esto posibilita una mayor intensidad lumínica sobre el sotobosque, dando lugar al crecimiento y desarrollo de herbáceas durante esta

parte del año (Thomas y Baltzer 2002). En consecuencia, la estacionalidad de lluvias en los bosques secos se convierte en una fuerza ecológica dominante que determina, entre otras cosas, la apariencia y distribución de la vegetación (Murphy y Lugo 1986). Además, la configuración del paisaje de los bosques secos se ve modificada constantemente por los altos niveles de alteraciones antrópicas y frecuentes incendios forestales. Esto origina que la estructura de la vegetación alterne entre bosque nativo, arbustos y sabanas (Murphy y Lugo 1986; Miles et al. 2006).

Las especies de hormigas que habitan los bosques secos, ambientes que se encuentran en continua transformación, responden a estos cambios modificando la estructura de sus comunidades en términos de biodiversidad. Dicha estructura de las comunidades de hormigas está determinada por diversas variables ecológicas como la configuración del paisaje, estacionalidad climática, variación de temperatura y precipitación, diversidad de la vegetación y variación de la cobertura del dosel, lo que se encuentra profusamente documentado en la bibliografía científica (Bestelmeyer 2000; Kaspari y Weiser 2000; Lindsey y Skinner 2001; Kaspari 2003; Hann y Wheeler 2002; Ribas et al. 2003; Miranda et al. 2012; Neves et al. 2013; Montine et al. 2014; Silva et al. 2017).

Los bosques son hábitats tridimensionales donde los organismos se distribuyen a lo largo de un gradiente vertical entre el suelo y el dosel (Parker y Brown 2000; Basset et al. 2003). El número de estratos verticales de vegetación varía con la latitud, de manera que en un bosque húmedo tropical es posible encontrar más de cinco estratos (Basset et al. 2003), mientras que en un bosque seco subtropical se distinguen generalmente tres estratos: suelo, sotobosque y dosel (Terborgh 1985; Cabido et al. 2018). En los estratos habitan diferentes comunidades de hormigas, originando una estratificación vertical, tema ampliamente estudiado desde hace décadas en los bosques húmedos (e. g. Longino y Nadkarni 1990; Brühl et al. 1998; Yanoviak y Kaspari 2000; Basset et al. 2003; Hashimoto et al. 2006; Ryder-Wilkie et al. 2010, entre otros), pero escasamente documentado en bosques secos (e. g. Campos et al. 2008; Fontalvo y Martínez-Hernández 2010; Neves et al. 2013; Marques et al. 2017; Silva et al. 2017; Alves-Rodrigues et al. 2019).

Por lo expuesto, las características de la vegetación y la estacionalidad climática de los bosques secos estructurarían a las comunidades de hormigas. Hasta el momento existen pocos estudios sobre biodiversidad de Formicidae en ambientes áridos o semiáridos (Amatta et al. 2018; Pereyra et al. 2019). Entre ellos, escasean los estudios centrados en la distribución espacial vertical de hormigas en estos ambientes para Latinoamérica, y no existe ninguno sobre la zona estudiada. Es necesario entonces buscar patrones de respuesta de las especies que permitan hacer generalizaciones y comparaciones entre ambientes similares y que evidencien cómo estos factores ecológicos impactan en su distribución. Es por ello que el objetivo del presente trabajo fue estudiar cómo afecta la marcada estacionalidad de los bosques secos en la estratificación vertical de hormigas en dos fisonomías vegetales diferentes (bosque nativo y área abierta) de la ecorregión del Chaco seco argentino.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en la localidad de Santos Lugares (26°40'37"S - 63°35'31"W - 200 m.s.n.m), provincia de Santiago del Estero, Argentina, en la región fitogeográfica del Chaco semiárido según Cabrera (1976), actualmente clasificada como ecorregión del Chaco seco (Burkart et al. 1999; Brown y Pacheco 2006) que alberga uno de los bosques secos más grandes de América (Portillo-Quintero y Sanchez-Azofeifa 2010; Stan y Sanchez-Azofeifa 2019; FAO y PNUMA 2020).

La ecorregión se caracteriza por un clima cálido, predominantemente continental, de inviernos moderados y veranos calurosos. Las temperaturas medias mensuales del verano son de 27 °C y de 16.3 °C en invierno. Los extremos térmicos anuales oscilan entre 47 °C y -10.0 °C. Las precipitaciones medias anuales son estimadas en 500 mm. Se destaca la marcada estacionalidad de las lluvias, las cuales son moderadas durante la época estival (octubre-marzo) y mínimas a nulas en el período invernal (abril – septiembre) (Burkart et al. 1999; Boletta et al. 2006).

El bosque del Chaco seco está formado por especies arbóreas xerófitas y caducifolias que se alternan con pastizales, estepas halófitas y sabanas (Cabrera y Willink 1980; Burkart et al. 1999). En el sitio de estudio se distinguen dos tipos de fisonomías vegetales, las cuales se denominarán bosque nativo y área abierta. La vegetación del bosque nativo se caracteriza por ser un bosque primario xerófilo donde se observan tres estratos verticales de vegetación. El estrato inferior compuesto por herbáceas, bromelias y cactáceas. El estrato medio formado por arbustos, en su mayoría espinosos (e. g. *Celtis pallida* Torrey, *Acacia praecox* Griseb., *Capparis atamisquea* Kuntze y *C. twediana* Eichl.). Finalmente, el estrato superior dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht y *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. El área abierta es un remanente de bosque, donde se observan individuos arbóreos aislados de *Neltuma ruscifolia* (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis. y *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild., formando el estrato superior. No existe una clara división entre los estratos inferior y medio, ya que ambos están constituidos por herbáceas anuales de distintas alturas.

### Diseño de muestreo y métodos de captura

En el bosque nativo y en el área abierta se realizaron dos muestreos, uno durante la estación húmeda correspondiente al verano (marzo) y otro durante la estación seca en invierno (julio) del año 2004.

Los sitios se encuentran distanciados por 1000 m. En ellos se establecieron tres transectos de 100 m de largo, separados entre sí por 300 m aproximadamente. Cada técnica aplicada para la captura de hormigas fue específica para cada estrato de acuerdo con sus características estructurales y definidas previamente.

En el estrato inferior (EI) se utilizaron trampas de caída (*pit fall traps*). Sobre cada transecto se ubicaron diez puntos de muestreos separados por 10 m, en los cuales se dispusieron cuatro trampas de caída en las esquinas de un cuadrado de 1 x 1

m. Las trampas consistieron en vasos plásticos de 500 cc que contenían agua y jabón (Diodato 2005) y estuvieron activas durante 48 horas, tiempo recomendado para la captura eficiente de hormigas (Bestelmeyer et al. 2000; Sarmiento 2003). Las cuatro trampas de caída por punto de muestreo fueron unidas para ser consideradas como una sola muestra.

En el estrato medio (EM), tanto para el bosque nativo como para el área abierta, se consideró la franja de vegetación comprendida entre uno y dos metros sobre el nivel del suelo. En este estrato se capturaron las hormigas empleando una red entomológica. Cada muestra se conformó mediante diez golpes o pasaje de la red sobre los arbustos y herbáceas por punto separados por 10 m, sobre el transecto original, totalizando 10 puntos de muestreo (Diodato 2005).

El estrato superior (ES) correspondió al dosel, es decir, a partir de 4 m de altura en adelante. A lo largo de cada transecto, se seleccionaron aleatoriamente diez árboles separados aproximadamente por 10 m entre sí. En cada árbol se agitaron o golpearon las ramas del árbol seleccionado y capturando todo el material con una red entomológica modificada con mango telescópico para acceder a copas de los árboles. La unidad de muestreo consistió en diez golpes en cada rama ubicadas en las cuatro direcciones cardinales de la copa del árbol (Correa-Costa et al. 1993; Diodato 1999, 2005).

Se obtuvieron en total en el área de estudio y durante las estaciones estival e invernal 360 muestras, de las cuales 120 corresponden a trampas de caída, 120 a red de arrastre y 120 a red de copa.

Los especímenes recolectados fueron colocados en frascos con alcohol al 70% y correctamente etiquetados para su posterior identificación en laboratorio. Para la identificación se utilizaron distintas claves taxonómicas (e. g. Kusnezov 1978; Cuezco 2000; Fernández 2003; Longino 2003; Wilson 2003, entre otras) y se comparó con ejemplares de la colección del Museo del Instituto Fundación Miguel Lillo (IFML, Tucumán, Argentina). Los ejemplares identificados fueron depositados en el Instituto de Protección Vegetal de la Facultad de Ciencias Forestales perteneciente a la Universidad Nacional de Santiago del Estero (Argentina).

### Análisis de los datos

Para verificar la eficiencia de los muestreos se compararon los valores totales de acumulación de especies, con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden utilizando EstimateS 9.1.0. (Colwell 2013), con los valores obtenidos se graficaron las curvas de acumulación y de estimación con el error estándar correspondiente.

La densidad de actividad (DA) (Kaspary et al. 2022) y la riqueza específica (S) de hormigas, se determinó por conteo directo de individuos y especies, respectivamente, para cada sitio, estrato y estación climática. Se calcularon los índices de dominancia ( $D = \sum Pi$ ) y de Shannon-Wiener ( $H' = -\sum Pi \ln(Pi)$ ), donde Pi es la proporción entre el número de individuos de la especie "i", y "n" el número total de individuos de la muestra (Magurran 2004).

Las diferencias significativas entre sitios fueron testeadas mediante la prueba de Mann-Whitney y entre estratos con Kruskal-Wallis para  $p < 0.050$ , ya que no se pudo probar la normalidad de los datos mediante distintas transformaciones.

Para comparar la composición de los ensambles de especies de hormigas y determinar el grado de similitud entre estratos verticales previamente definidos, se utilizó el índice cualitativo de Jaccard ( $I_j = c / a + b - c$ , donde "a" es el número de especies en el sitio A, "b" es el número de especies en el sitio B y "c" es el número de especies presentes en ambos sitios), y el cuantitativo de Bray-Curtis ( $BC_{ij} = 1 - \frac{2C_{ij}}{S_i + S_j}$ , donde  $C_{ij}$  representa la suma de los menores valores obtenidos para aquellas especies en común entre ambos sitios y los valores de  $S_i$  y  $S_j$  constituyen el número total de especímenes contados en cada sitio). Estos índices varían entre 0 y 1, cuando los valores son próximos a 0, se infiere que las comunidades son disímiles y cuando los valores son cercanos a 1, son más similares entre sí (Magurran 2004).

Además, se realizó un análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS) para estudiar la existencia de diferencias entre los ensambles de Formicidae presentes en los estratos verticales de cada sitio durante las estaciones de verano e invierno. La existencia de diferencias fue testada mediante un análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA), con 10 000 permutaciones. Para ambos análisis se utilizaron matrices con los valores de densidad de actividad y la distancia de Bray-Curtis.

Todos los análisis mencionados fueron realizados con el uso del software Past v. 4.03 (Hammer et al. 2001), utilizando como unidad de muestreo el transecto.

## Resultados

Se identificaron 43 especies de hormigas pertenecientes a 21 géneros y 7 subfamilias. Myrmicinae y Formicinae fueron las subfamilias con mayor número de especies, 26 y 10 respectivamente. En toda el área de estudio se recolectaron 4903 hormigas, siendo *Linepithema micans* (Forel) la especie que presentó la mayor cantidad de individuos (Tabla 1).

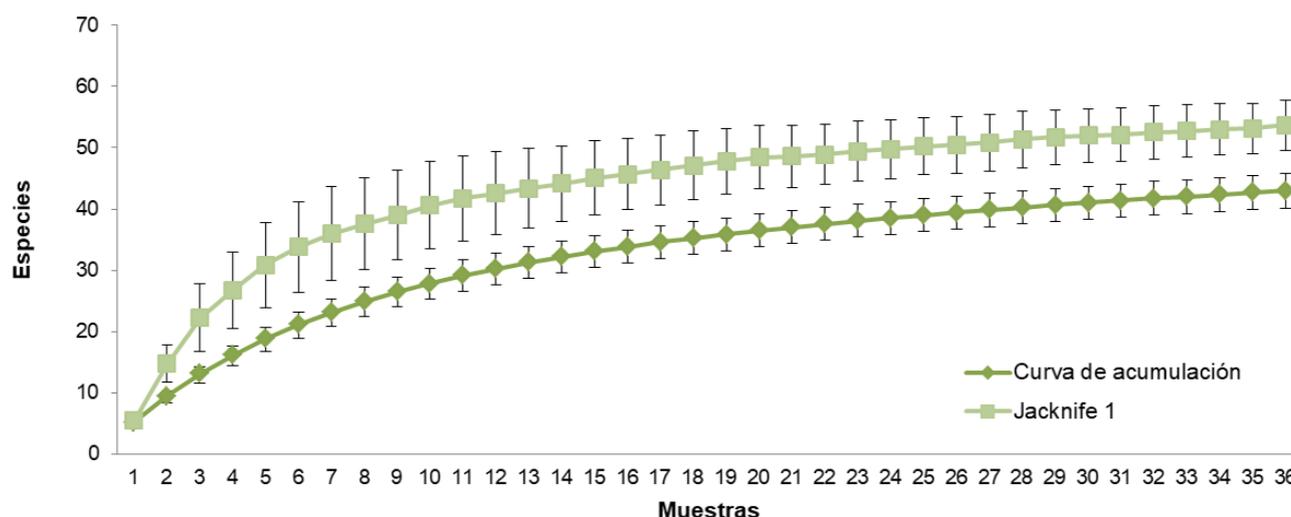
El valor del estimador no paramétrico Jackknife fue igual a 53.690 (Fig. 1). Es decir que según el estimador faltarían aproximadamente 11 especies de hormigas adicionales para completar la capacidad de carga del área de estudio. Esto indica que los muestreos permitieron recolectar el 80.089 % de las especies presentes.

El bosque nativo presentó una mayor diversidad que el área abierta ( $H' = 2.214$ ), con una riqueza elevada ( $S = 39$ ), menor densidad de actividad ( $DA = 1486$ ) y dominancia ( $D = 0.183$ ). En el área abierta el valor del índice de diversidad fue bajo ( $H' = 0.514$ ), por la consecuente disminución en el valor de riqueza específica ( $S = 29$ ) y aumento en valores de densidad de actividad ( $DA = 3417$ ) y dominancia ( $D = 0.829$ ) respecto al bosque nativo. De acuerdo con la prueba de Mann-Whitney no se observaron diferencias significativas en los valores de densidad de actividad ( $p = 0.240$ ), riqueza específica ( $p = 0.365$ ), dominancia ( $p = 0.699$ ) y diversidad ( $p = 0.240$ ) obtenidos entre las fisonomías vegetales estudiadas.

**Tabla 1.** Hormigas presentes en el bosque nativo y área abierta por estrato y estación climática en el Chaco Seco Argentino. EI = estrato inferior; EM = Estrato medio; ES = Estrato superior.

**Table 1.** Ants present in the native forest and open area by stratum and climatic season in the Argentine Dry Chaco. EI = lower stratum; EM = Middle stratum; ES = Upper stratum.

Especies de hormigas	Bosque Nativo						Área Abierta					
	Verano			Invierno			Verano			Invierno		
	EI	EM	ES	EI	EM	ES	EI	EM	ES	EI	EM	ES
<b>Dolichoderinae</b>												
<i>Dorymyrmex bituber</i> Sanstchi	-	-	-	-	-	-	17	-	-	10	-	-
<i>Dorymyrmex exsanguis</i> Forel	31	-	-	1	-	-	3	2	-	-	-	-
<i>Dorymyrmex thoracicus</i> Gallardo	22	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-
<i>Forelius brasiliensis</i> (Forel)	3	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
<i>Forelius nigriventris</i> Forel	11	-	-	7	-	-	8	-	-	-	-	-
<i>Linepithema micans</i> (Forel)	2	-	-	-	-	-	3003	-	-	87	-	20
<b>Dorylinae</b>												
<i>Neivamyrmex bolhsi</i> (Emery)	3	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
<b>Ectatomminae</b>												
<i>Ectatomma brunneum</i> Smith F.	374	-	-	25	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gnamptogenys regularis</i> (Mayr)	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Formicinae</b>												
<i>Brachymyrmex patagonicus</i> Mayr	37	105	10	2	23	7	-	4	12	1	-	-
<i>Brachymyrmex giardii</i> Emery	44	11	14	-	-	2	-	1	-	-	-	-
<i>Brachymyrmex</i> sp.	8	44	-	-	1	11	-	-	-	-	-	1
<i>Camponotus blandus</i> (Smith F.)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Camponotus crassus</i> Mayr	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus mus</i> Roger	4	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Camponotus punctulatus</i> Mayr	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius)	3	3	1	6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camponotus substitutus</i> Emery	3	-	-	-	-	-	38	-	-	8	-	-
<b>Myrmicinae</b>												
<i>Acromyrmex hispidus</i> Santschi	31	-	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-
<i>Acromyrmex lundii</i> (Guérin-Meneville)	2	-	-	-	-	-	50	-	-	3	-	-
<i>Atta</i> sp.	35	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalotes eduarduli</i> (Forel)	-	1	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
<i>Crematogaster crinosa</i> Mayr	2	-	-	-	1	4	-	3	-	-	-	1
<i>Crematogaster quadriformis</i> Roger	-	2	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-
<i>Crematogaster rochai</i> Forel	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crematogaster</i> sp.	18	-	-	-	-	-	5	1	-	-	-	-
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola)	4	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Kalathomyrmex emeryi</i> (Forel)	-	1	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-
<i>Pheidole bergi</i> Mayr	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pheidole fallax</i> Mayr	36	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pheidole jelskii</i> Mayr	414	-	-	25	-	1	5	1	-	-	-	-
<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr	-	1	-	6	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pheidole triconstricta</i> Forel	38	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pogonomyrmex bruchi</i> Forel	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Pogonomyrmex cunicularius</i> Mayr	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solenopsis clytemnestra</i> Emery	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solenopsis saevissima</i> (Smith F.)	1	-	-	-	-	-	79	-	-	11	-	-
<i>Trachymyrmex pruinosus</i> Emery	11	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Ponerinae</b>												
<i>Neoponera marginata</i> (Roger)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<b>Pseudomyrmecinae</b>												
<i>Pseudomyrmex acanthobius</i> Emery	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Pseudomyrmex denticollis</i> Emery	5	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-



**Figura 1.** Curvas de acumulación y estimación de especies, y error estándar para el área de estudio (Santiago del Estero, Argentina).

**Figure 1.** Species accumulation and estimation curves, and standard error for the study area (Santiago del Estero, Argentina).

### Efectos de la estacionalidad climática en la estratificación vertical de hormigas en el bosque nativo

En la estación estival se recolectaron 1486 individuos y 39 especies de hormigas en el bosque nativo. Las siete subfamilias de hormigas identificadas en total en el área de estudio estuvieron presentes en el estrato inferior, mientras que en los estratos medio y superior solo se recolectaron ejemplares de Myrmicinae y Formicinae (Tabla 1). Las especies con mayor número de individuos fueron *Pheidole jelskii* Mayr y *Ectatomma brunneum* F. Smith, presentes exclusivamente en el estrato inferior. Los estratos medio y superior estuvieron dominados numéricamente por *Brachymyrmex* Mayr.

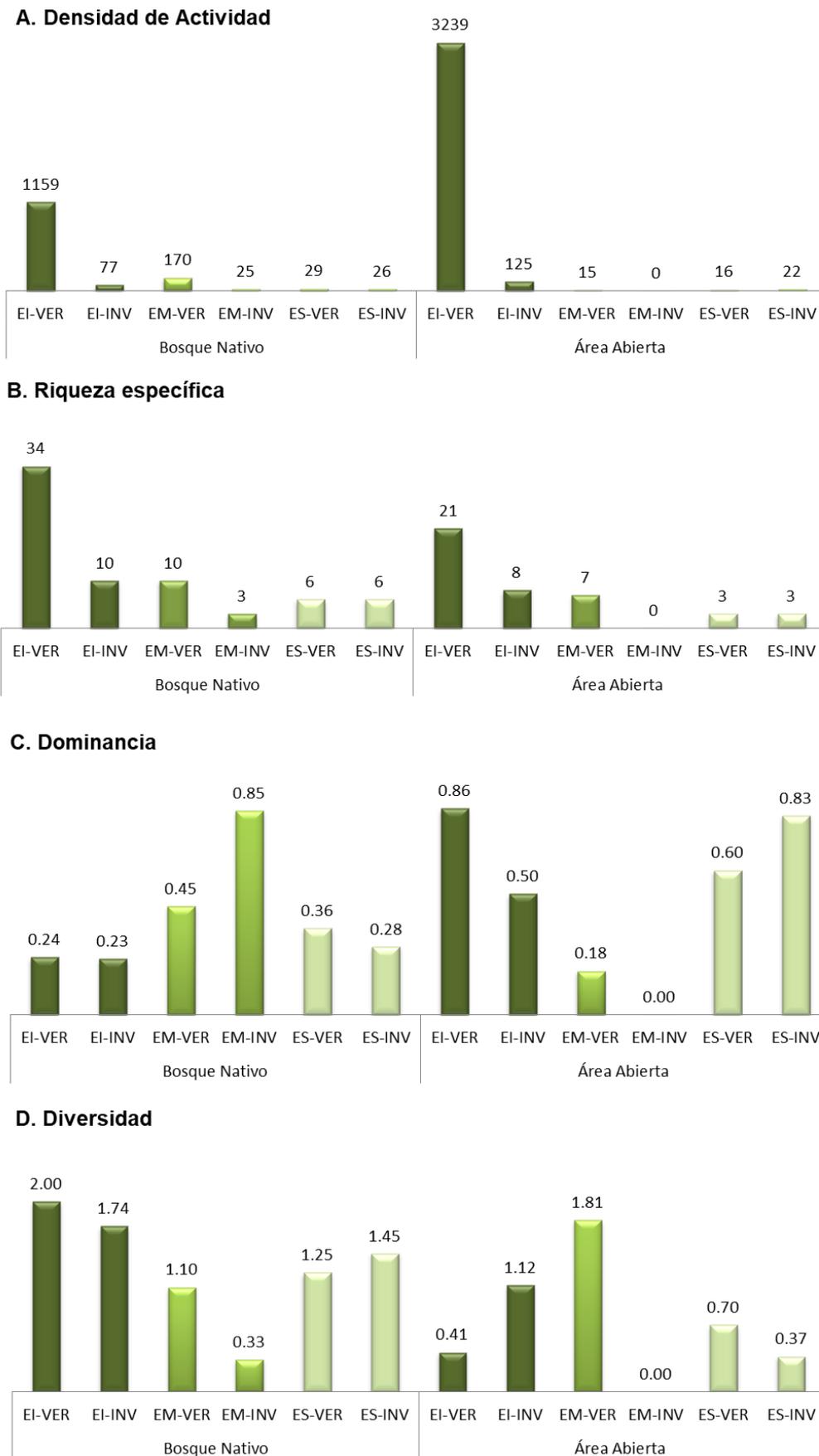
En el invierno se recolectaron 128 ejemplares pertenecientes a 13 especies incluidas en cuatro subfamilias (Myrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae y Ectatomminae). Todas estas especies estuvieron presentes en el estrato inferior, mientras que en los estratos medio y superior solo se recolectaron Myrmicinae y Formicinae. Con menor número de individuos recolectados en la estación invernal las especies *P. jelskii* y *E. brunneum* continuaron siendo las más frecuentes en el suelo, y *Brachymyrmex* en los restantes estratos (Tabla 1).

Los mayores valores de densidad de actividad, riqueza específica y diversidad durante la época estival fueron observados en el estrato inferior (Fig. 2A, 2B y 2C). En el estrato medio se obtuvo el mayor valor de dominancia (Fig. 2C), que se explica por la presencia numéricamente dominante de *Brachymyrmex patagonicus* Mayr (Tabla 1). Según la prueba de Kruskal-Wallis los valores de densidad de actividad, riqueza específica entre los estratos fueron diferentes significativamente ( $H = 7.20$  y  $p = 0.036$ , respectivamente). Así también el valor de dominancia mostró diferencias significativas ( $H = 5.60$  y  $p = 0.050$ ), mientras que los valores de diversidad no presentaron diferencias.

En el muestreo invernal se observó una disminución de la densidad de actividad y riqueza específica en el estrato inferior de 93.356% y 29.412% respectivamente (Fig. 2A y 2B). Aun así, este estrato sigue presentando el valor de diversidad más alto (Fig. 2C). Los valores de densidad de actividad del estrato medio disminuyeron un 85.294%, pero aún conservan el mayor valor de dominancia (Fig. 2D). Al igual que en el verano, en el estrato medio se encontraron pocas especies (Tabla 1), de las cuales, *B. patagonicus* fue la dominante en términos de número de individuos. Valores similares de densidad de actividad, riqueza específica, dominancia y diversidad (Figs. 2A, 2B, 2C y 2D) para el estrato superior se obtuvieron en ambos muestreos. Los índices calculados entre los estratos para el invierno no son diferentes significativamente según la prueba de Kruskal-Wallis.

Durante el verano, el bajo número de especies compartidas (Tabla 2) y consecuentemente los bajos valores de índices de similitud indican que los ensamblajes de hormigas presentes en los tres estratos son diferentes. Entre ellos, los estratos medio y superior arrojaron valores mayores de similitud, con menos cantidad de especies recolectadas, y compartidas en su mayoría por ambos estratos. En el invierno los estratos inferior y medio comparten una única especie, *B. patagonicus*, lo que originó los menores valores de los índices de similitud. Estos valores fueron mayores en los restantes estratos, que comparten más especies.

El PERMANOVA realizado ( $F = 3.488$ ;  $p < 0.001$ ) indica que existen diferencias entre las distancias de las agrupaciones formadas en el análisis NMDS (Fig. 3). Este análisis muestra un claro distanciamiento entre los estratos durante una misma estación climática, lo que infiere una clara estratificación de las hormigas en el bosque nativo. De igual manera se observan distanciamientos entre los mismos estratos, pero en estaciones diferentes, es decir que la estacionalidad impacta en la composición de los estratos. Lo que confirma que la composición de los ensamblajes de hormigas presentes en los estratos dentro de una misma estación y entre estaciones son diferentes.



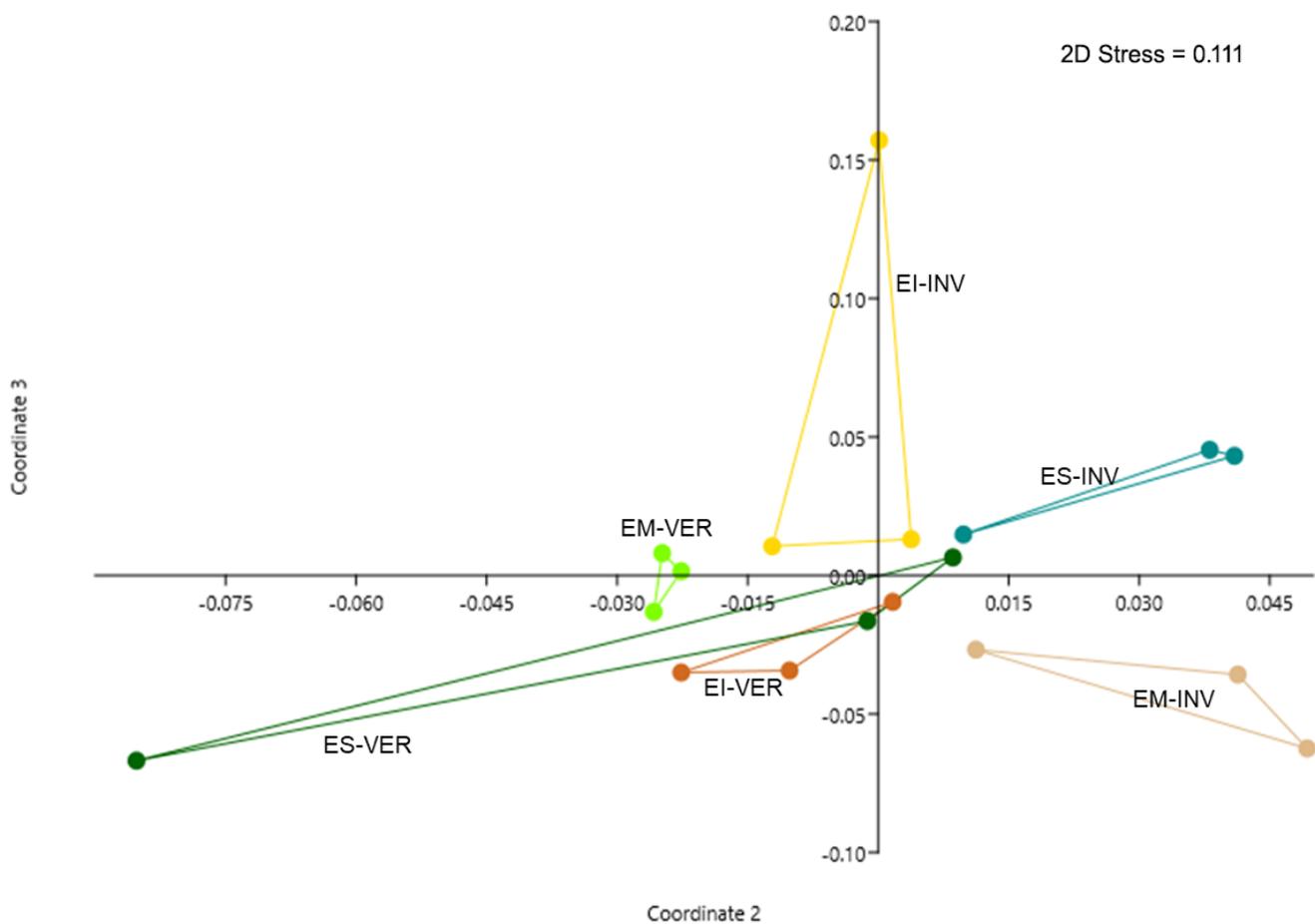
**Figura 2.** Valores de densidad de actividad (A), riqueza específica (B), dominancia (C) y diversidad (D) de hormigas registradas en el bosque nativo y área abierta por estación climática y estrato (EI = Estrato Inferior; EM = Estrato Medio; ES = Estrato Superior) en el Chaco Seco Argentino.

**Figure 2.** Activity density (A), species richness (B), dominance (C) and diversity (D) values of ants recorded in the native forest and open area by climatic season and stratum (EI = Lower Stratum; EM = Middle Stratum; ES = Upper Stratum) in the Argentine Dry Chaco.

**Tabla 2.** Número de hormigas observadas (Sp. Obs.) en cada estrato (EI = Estrato Inferior; EM = Estrato medio; ES = Estrato Superior) del bosque nativo y del área abierta por estación climática en el Chaco Seco Argentino; especies compartidas (Sp. comp.) y valores de los índices de Jaccard y Bray-Curtis.

**Table 2.** Number of ants observed (Sp. Obs.) in each stratum (EI = Lower Stratum; EM = Middle Stratum; ES = Upper Stratum) of the native forest and the open area by climatic season in the Argentine Dry Chaco; shared species (Sp. comp.) and values of the Jaccard and Bray-Curtis indices.

Sitios	Estación	Estratos	Spp. obs.	Spp. comp.	Jaccard Clásico	Bray-Curtis
Nativo Bosque	Verano	EI-EM	34-10	6	0.158	0.091
		EI-ES	34-6	5	0.143	0.033
		EM-ES	10-6	4	0.333	0.214
	Invierno	EI-EM	10-3	1	0.083	0.039
		EI-ES	10-6	3	0.231	0.077
		EM-ES	3-6	3	0.500	0.352
Área abierta	Verano	EI-EM	21-7	3	0.120	0.002
		EI-ES	21-3	0	0	0
		EM-ES	7-3	1	0.111	0.258
	Invierno	EI-EM	8-0	0	0	0
		EI-ES	8-3	1	0.100	0.272
		EM-ES	0-3	0	0	0



**Figura 3.** Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS), realizado con la matriz densidad de actividad de hormigas encontradas en el bosque nativo durante el verano (VER) e invierno (INV), en los estratos inferior (EI), medio (EM) y superior (ES), en el Chaco Seco Argentino.

**Figure 3.** Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis (NMDS), carried out on the matrix of activity density of ants collected in the native forest during summer (VER) and winter (INV), and in the lower (EI), middle (EM) strata. and higher (ES), in the Argentine Dry Chaco.

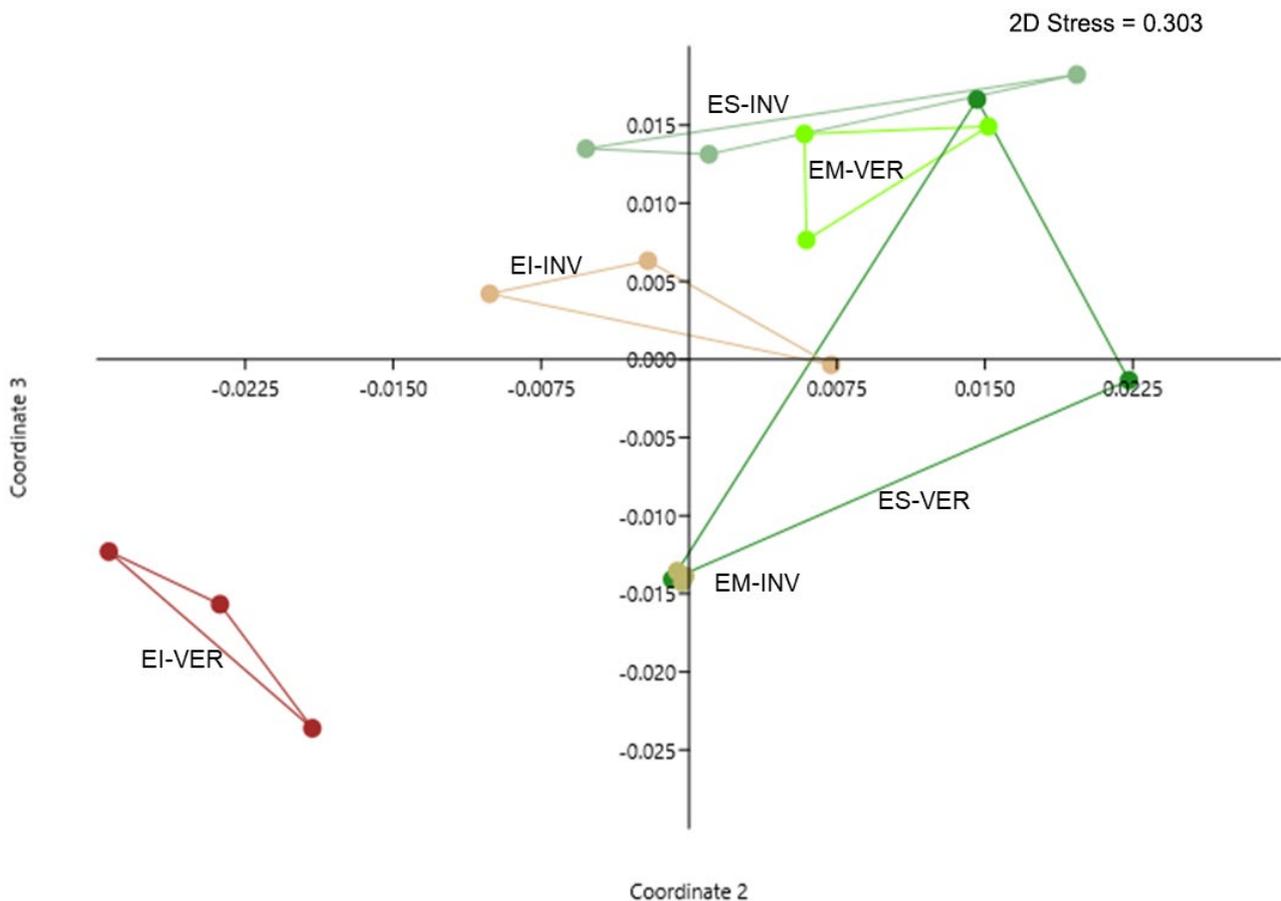
### Efectos de la estacionalidad climática en la estratificación vertical de hormigas en el Área abierta

En el área abierta durante la estación estival se recolectaron 3270 individuos y 27 especies de hormigas. Las siete subfamilias identificadas en toda el área de estudio fueron recolectadas en el estrato inferior del área abierta. En el estrato medio se identificaron especies de Myrmicinae y Formicinae y en el estrato superior se sumó a las anteriores una especie de Pseudomyrmecinae. En invierno se recolectaron 147 individuos correspondientes a solo diez especies de hormigas de cuatro subfamilias (Tabla 1). En el estrato medio no se recolectaron especies. En el estrato superior se identificaron individuos de Myrmicinae, Formicinae y Dolichoderinae. La especie con mayor cantidad de individuos recolectados fue *L. micans* en el estrato inferior durante ambas estaciones, y en el invierno también fue abundante en el estrato superior.

Durante el verano el 99.05% de los individuos se capturaron en el suelo (Fig. 2A). La riqueza específica siguió el mismo patrón que en el bosque nativo, observándose que sus valores disminuyeron a medida que ascendían los estratos verticales (Fig. 2B). La dominancia fue marcadamente superior en el suelo debido a los altos valores de densidad de actividad de *L. micans*, lo que originó valores bajos de diversidad en este estrato (Fig. 2C y 2D). Según el análisis de Kruskal-Wallis solo el índice de riqueza específica mostró diferencias significativas entre los estratos ( $H = 6.200$ ,  $p = 0.014$ ).

En el invierno se observó una fuerte disminución de la densidad de actividad y la riqueza específica (95.50% y 62.96% respectivamente) en el estrato inferior (Fig. 2A y 2B). El mayor valor de dominancia de hormigas corresponde al dosel (Fig. 2C) y el mayor valor de diversidad al suelo (Fig. 2D). Todos los valores de los índices calculados presentan diferencias significativas (riqueza específica:  $H = 7.200$ ,  $p = 0.003$ ; densidad de actividad  $H = 7.200$ ,  $p = 0.003$ ; dominancia:  $H = 6.49$ ,  $p = 0.007$ ; diversidad:  $H = 6.20$ ,  $p = 0.014$ ).

En el área abierta y en ambas estaciones climáticas se observan muy pocas especies compartidas entre estratos, consecuentemente los valores de los índices de similitud son muy bajos (Tabla 2). Las distancias observadas entre los distintos agrupamientos realizados por el análisis NMDS fueron diferentes según los valores arrojados por el PERMANOVA ( $F = 5.175$ ;  $p < 0.001$ ). En el NMDS se observa un claro distanciamiento entre estratos para una misma estación climática, es decir que se observa una estratificación de los formicidos en el área abierta. Así mismo se aprecia el impacto de la estacionalidad en los distanciamientos entre los mismos estratos, pero en diferentes estaciones climáticas (Fig. 4).



**Figura 4.** Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS), realizado con la matriz de densidad de actividad de hormigas encontradas en el área abierta durante el verano (VER) e invierno (INV), en los estratos inferior (EI), medio (EM) y superior (ES), en el Chaco Seco Argentino.

**Figure 4.** Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis (NMDS), carried out on the matrix activity density of ants collected in the open area during summer (VER) and winter (INV), and in the lower (EI), middle (EM) strata, and higher (ES), in the Argentine Dry Chaco.

## Discusión

Este trabajo constituye la primera contribución en cuanto a los efectos de la estacionalidad climática sobre biodiversidad y la estratificación de hormigas de bosques secos del Chaco argentino, región en que la mirmecofauna ha recibido muy poca atención. Los resultados obtenidos son comparables, en líneas generales, con los obtenidos en regiones áridas y semiáridas similares (Andersen y Yen 1992; Campos et al. 2008; Fontalvo y Martínez-Hernández 2010; Pereyra et al. 2019). Se brinda, información básica y necesaria para emprender futuros estudios de la fauna de hormigas y se aporta de manera indirecta al conocimiento de la distribución de Formicidae en la Argentina.

A escala local, la biodiversidad de hormigas está asociada positivamente con la heterogeneidad y complejidad de los hábitats que albergan mayor disponibilidad de recursos (Hölldobler y Wilson 1990; Bestelmeyer y Wiens 1996; Armbrrecht et al. 2004; Pacheco y Vasconcelos 2012). Los datos obtenidos en el presente trabajo muestran que en el bosque nativo descrito se recolectaron más especies y posee un mayor valor de diversidad. Al contrario, en el área abierta se identificaron un menor número de especies y los valores de dominancia y densidad de actividad fueron altos, por la gran cantidad de individuos de *L. micans*. Las especies del género *Linepithema* son nativas de una variedad de bosques, pastizales y hábitats montanos en América Central y del Sur (Wild 2007). Entre ellas, es tal vez la más conocida *L. humile* Mayr (hormiga argentina), por su comportamiento altamente competitivo e invasor, en especial en sitios perturbados (Tsutsui y Case 2001; Gordon y Heller 2014). *Linepithema micans* forma parte del núcleo parafilético del complejo *humile*, donde comparten muchas características comportamentales (Wild 2009) y puede ser considerada una especie invasora como *L. humile* (Martins et al. 2012), lo que explicaría su densidad de actividad en el área abierta.

En bosques húmedos tropicales se ha observado que las hormigas ocupan equitativamente todos los estratos superiores de vegetación (Dejean et al. 2000; Armbrrecht et al. 2001; Yanoviak et al. 2007), a diferencia de los resultados obtenidos en este trabajo, donde las hormigas sí estuvieron presentes en los tres estratos de ambos sitios, al menos durante el verano, pero los mayores valores de riqueza específica, densidad de actividad y dominancia se registraron a nivel del suelo. Si bien los resultados obtenidos podrían estar sesgados por la selección de los métodos de muestreo empleados en cada estrato, lo observado es consistente con otros estudios de zonas áridas y semiáridas subtropicales, donde se demuestra que estos ambientes se caracterizan por altos porcentajes de especies de hormigas epigeas (Andersen y Yen 1992; Campos et al. 2008; Fontalvo y Martínez-Hernández 2010). Estos resultados permitirían inferir que el suelo de los bosques secos brinda condiciones ambientales más favorables para anidación y mayor disponibilidad de recursos alimenticios para las hormigas (Kaspari 2003; Jaffé et al. 2007; Campos et al. 2008). En el dosel se encontró una situación contrastante a la del suelo en términos de biodiversidad de hormigas. Las copas de los árboles, que en el Chaco seco no forman una matriz continua, sufren grandes fluctuaciones estacionales de humedad, velocidad del viento, temperatura del aire, cantidad de luz y evapotranspiración, lo que podría provocar cambios en las características de la vegetación y consecuentemente en los sitios de nidificación y la disponibilidad de recursos para las hormigas como sucede en los bosques secos (Brühi et al. 1998; Basset et al. 2003).

Uno de los factores que limitaría la existencia de una mayor biodiversidad de hormigas en los estratos superiores del bosque seco es la humedad. Las hormigas requieren altos valores de humedad debido a su pequeño tamaño, lo que las hace susceptible a una rápida desecación (Kaspari y Weiser 2000; Kaspari 2003). De igual forma sucedería con los ensambles de hormigas presentes en el estrato medio, donde los claros en el dosel producidos por la caducidad de las hojas de los árboles originarían que el sotobosque quede expuesto a los vientos y a una mayor insolación modificando la temperatura y la humedad (Widodo et al. 2001). Al comparar la biodiversidad de hormigas presentes en los estratos medio y superior de las dos fisonomías vegetales estudiadas, se observó que, en la vegetación continua del bosque nativo, la densidad de actividad y diversidad de hormigas es mayor que en las copas de los árboles aislados del área abierta y en la vegetación anual del sotobosque. Por otra parte, las pocas especies que se registraron en el dosel del área abierta demuestran que las hormigas también pueden encontrar y utilizar recursos para el desarrollo de sus colonias en árboles aislados, evidenciando el alto valor de conservación de estos en regiones semiáridas (Dunn 2000; Reyes-López et al. 2003; Schonberg et al. 2004; Lőrincz et al. 2024).

Las dos fisonomías vegetales estudiadas a través del verano e invierno se caracterizaron por una mayor riqueza específica de Myrmicinae y Formicinae en todos los estratos en los que las hormigas estuvieron presentes. Resultados similares fueron obtenidos por otros autores en estudios realizados en bosques secos (Lozano-Zambrano et al. 2009; Fontalvo y Martínez-Hernández 2010). En el dosel del área abierta también se observaron individuos de Pseudomyrmecinae durante el verano y Doclichoderinae en el invierno. Las especies de Pseudomyrmecinae son hormigas que anidan en ramas muertas o en espinas (Ward 2003) utilizando los recursos del dosel frecuentemente. Por ello se esperaría una mayor representatividad de estas hormigas en los estratos superiores muestreados, sin embargo, esto no se observó. Este resultado es consistente con otros trabajos realizados en bosques húmedos tropicales (Chacon de Ulloa et al. 2014) y en bosques secos (Fontalvo y Martínez-Hernández 2010), donde la presencia de especies de Pseudomyrmecinae es baja. Dolochoderinae estuvo representada por *L. micans* en el dosel invernal del área abierta, esta especie es epigea y generalista (Wild 2007), probablemente en invierno fue obligada a forrajear en el estrato superior por falta de recursos en el suelo y sotobosque.

Se resalta la presencia de *Brachymyrmex* en los todos los estratos de ambas fisonomías y durante ambas estaciones climáticas. Su versatilidad para encontrar sitios de anidamiento, como así también por su alimentación generalista (LaPolla y Longino 2006; MacGown et al. 2007) podrían explicar el comportamiento de este género en los ambientes estudiados.

Se observa una clara diferencia en la densidad de actividad y composición de especies del estrato inferior de cada fisonomía estudiada. En el bosque nativo en ambas estaciones, fueron más abundantes *P. jelskii* y *E. brunneum*, especies de hábitos alimenticios generalistas similares (Jaffé 1993; Arias-Penna 2007). En el área abierta se observa que la densidad de actividad

de *L. micans* es muy alta y en menor escala *Solenopsis saevissima* (Smith), especie que también posee comportamiento invasor en áreas perturbadas y con capacidad de formar supercolonias (Martin et al. 2011).

Se comprueba que las variaciones de los factores climáticos entre las estaciones del año no solo influyen en la distribución, desarrollo y actividad de las hormigas como sugieren muchos autores (e.g. Kaspari y Weiser 2000; Hahn y Wheeler 2002; Jaffé et al. 2007), sino que también modifican la distribución de la biodiversidad entre los estratos verticales del bosque seco de la región estudiada. Durante la estación invernal en el bosque nativo, se produjo una disminución de los valores de diversidad en el suelo y contrariamente a lo esperado, un aumento en los estratos medio y superior. Esto originó que no se observaran diferencias significativas y que no se aprecie la estratificación de la diversidad de hormigas. Probablemente, durante el invierno la disminución de los recursos en el suelo, como ocurre en los bosques secos (Rico-Gray y Oliveira 2007), obligaría a las hormigas epigeas a forrajear en el sotobosque y dosel. La distribución vertical de la diversidad de hormigas del área abierta fue profundamente más afectada por las variaciones estacionales. Durante la estación seca, el estrato medio formado por herbáceas anuales desapareció, reduciéndose la estratificación a suelo y dosel, y disminuyeron marcadamente los valores de riqueza específica, densidad de actividad y diversidad.

Campos et al. (2008) aseguran que la estratificación vertical de hormigas en ambientes áridos y semiáridos no existe, ya que todas las especies que se encuentran en la vegetación representan un subconjunto de las especies pertenecientes a los ensamblajes de hormigas que anidan en el suelo. En este estudio, los bajos valores de similitud entre estratos demuestran que la composición de hormigas es diferente. Sin embargo, se observó que la mayoría de las especies capturadas en el sotobosque y el dosel también están presentes en el suelo, coincidiendo con las observaciones de los autores mencionados. Probablemente las especies encontradas en todos los estratos se trasladen verticalmente a través de la vegetación en busca de alimento (Longino y Nadkarni 1990; Andersen y Yen 1992; Ribas et al. 2003; Ryder-Wilkie et al. 2010).

## Conclusión

En el bosque nativo estudiado se obtuvieron los mayores valores riqueza específica y diversidad de hormigas y en el área abierta los mayores valores de densidad de actividad y dominancia, diferencias que no pudieron ser probadas por la prueba estadística, pero que muestran una clara disparidad. Se observa una clara estratificación de la mirmecofauna en las fisonomías vegetales estudiadas donde los mayores valores de densidad de actividad, riqueza específica y diversidad se registraron a nivel del suelo. Los cambios de las condiciones climáticas en las estaciones estival e invernal influyen en la biodiversidad de formicidos de los estratos verticales de vegetación. Estos resultados coinciden con los datos publicados por numerosos autores, los cuales afirman que el suelo de los bosques secos proporciona las mejores condiciones de hábitat para las hormigas, así también que los recursos alimenticios y condiciones de nidificación se modifican como consecuencia de la estacionalidad climática de los bosques secos; lo cual impacta directamente en la mirmecofauna. Finalmente, cabe destacar que este estudio contribuye al mejor conocimiento de la fauna de hormigas de bosques en ambientes áridos, que constituyen cerca del 75% de los ambientes encontrados en la Argentina (Cabrera y Willink 1980).

## Contribución de los autores

Fuster, A.: análisis formal, conceptualización, curaduría de datos, investigación, metodología, redacción del borrador original, revisión y edición. Diodato, L.: administración del proyecto, adquisición de fondos y recursos, conceptualización, investigación, metodología, revisión y edición, supervisión. Cuzzo, F.: conceptualización, revisión y edición, supervisión.

## Acceso a datos originales

Los datos originales de este trabajo se encuentran depositados en el repositorio Zenodo.org y pueden ser accedidos a través del siguiente enlace: [<https://doi.org/10.5281/zenodo.12668303>]

## Agradecimientos

Este trabajo fue subvencionado con fondos del proyecto: Biodiversidad, conservación y uso sustentable del recurso fauna (insectos) en el Chaco Semiárido. CICYT-UNSE 23/B086, y por la beca otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET - Argentina) a la primera autora. Agradecemos profundamente a los revisores de la revista por sus valiosas correcciones, las cuales han enriquecido significativamente la calidad del trabajo.

## Referencias

- Aguado, E., Burt, J.E. 2014. *Understanding Weather and Climate*. 7ª ed. Pearson Education. Boston. USA. 608 p.
- Alves-Rodrigues, C., Silva-Araújo, M., Rocha, E.C., Alves-Silva, D., Martinelli, N.M., Delabie, J.H.C. 2019. Vertical stratification of ant assemblage in Brazilian Savanna phytophysognomies. *Revista Bosque* 40(3): 379 - 385.
- Amatta, E. del V., Calcaterra, L.A., Giannoni, S.M. 2018. Ant species (Hymenoptera: Formicidae) in the three forests of the ischigualasto provincial park, a protected area of the monte desert, Argentina. *Society for Indonesian Biodiversity* 19 (3): 831 – 839.
- Andersen, A.N., Yen, A.L. 1992. Canopy ant communities in the semi-arid mallee region of north-western Victoria. *Australian Journal of Zoology* 40: 205 - 14.

- Arias-Penna, T.M. 2007. Subfamilia Ectatomminae. En: Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M., Lozano-Zambrano, F. H. (Eds.). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, pp. 53-107. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Armbrrecht, I., Jiménez, E.; Álvarez, G., Ulloa-Chacon, P., Armbrrecht, H. 2001. An ant mosaic in the colombian rain forest of Chocó (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiología* 37: 491 – 509.
- Armbrrecht, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science* 304(5668):284-6.
- Basset, Y., Hammond, P.M., Barrios, H., Holloway, J.D., Miller, S.E. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. En: Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E., Kitching, R.L. (eds). *Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, pp. 17-27. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bestelmeyer, B.T. 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Arid Environments* 69 (6): 998 - 1009.
- Bestelmeyer, B.T., Wiens, J. 1996. The effects of land use on the structure of ground- foraging ant communities in the Argentinean Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225 - 1240.
- Bestelmeyer, B., Agosti, D., Alonso, L., Brandao, C., Marrón, W., Delabie, J., Silvestre, R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants. En: Agosti, D., Majer, J., Alonso, L., Schultz, T. (Eds.), *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, pp.122-144, Smithsonian. Washington. USA.
- Boletta, P.E., Ravelo, A.C., Planchuelo, A.M., Grilli, M. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228: 108 - 114.
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O. Gómez D. A. 1999. *Ecorregiones de la Argentina*, Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires. Argentina.
- Brown, A.D., Pacheco S. 2006. Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. En: Brown A. D., Martínez Ortíz U., Acerbi M, Corcuera J. (eds), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, pp 28-31. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Brühl, C.A., Gunsalam, G., Linsenmair, K.E. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14: 285 - 297.
- Cabido, M., Zeballos, S., Zak, M., Carranza, M., Giorgis, M., Cantero, J., Acosta, A. 2018. Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Applied Vegetation Science*. 21. <https://doi.org/10.1111/avsc.12369>
- Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler, W.F. (Ed.), *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, pp. 1-85, Tomo 2. 2a edición. Acme. Buenos Aires. Argentina.
- Cabrera, A., Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2ª edición. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington DC. EEUU.
- Campos, R.I., Lopes, C.T, Magalhães, W.C.S., Vasconcelos, H.L. 2008. Estratificação vertical de formigasem Cerrado strictu sensu no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás, Brasil. *Iheringia. Série zoológica* 98 (3) :311-316.
- Chacón de Ulloa, P., Valdés-Rodríguez, S., Hurtado-Giraldo, A., Pimienta, M.C. 2014. Hormigas arbóreas del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico de Colombia). *Revista de Biología Tropical* 62(1): 277 - 287.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. [Accedido 20 diciembre 2018]. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Correa-Costa, E., Link, C., Diodato, L. 1993. Índice de diversidad para entomofauna da bracatinga (*Mimosa scabrella* Ben.). *Ciencias Florestas* 3 (1): 65-75.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género Forelius (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35 (2A):197 - 277.
- Dejean, A., Mckey, D., Gibernau, M., Belin-Depoux, M. 2000. The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest. *Sociobiología* 35: 403 - 423.
- Diodato, L. 1999. Estudio de las comunidades de coleópteros fitófagos (Curculionoidea) en áreas naturales y repobladas de la región central de España. Tesis Doctorado. Escuela Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. España.
- Diodato, L. 2005. Conservación de la biodiversidad de artrópodos (Insecta) en ambientes naturales del Chaco semiárido. En Giannuzzo, A., Ludueña, M, (Eds.), *Cambios y problemas ambientales- Perspectivas para la acción*, pp. 205-224. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina.
- Dunn, R.R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields *Biological Conservation*, 95: 317-321
- FAO y PNUMA 2020. *El estado de los bosques del mundo 2020. Los bosques, la biodiversidad y las personas*. Roma. [usado 8 diciembre 2022]. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>
- Fernández, F. (Ed.) 2003. *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Fontalvo, R., Martínez-Hernández, N. 2010. Nueva técnica de captura para evaluar la estratificación vertical de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 46: 311-318.
- Gordon, D.M., Heller, N.E. 2014. The invasive Argentine ant *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) in Northern California reserves: from foraging behavior to local spread. *Myrmecological News* 19: 103-110.
- Hahn, D.A., Wheeler, D.E. 2002. Seasonal foraging activity and bait preference of ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotrópica* 34: 348 - 356.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1 - 9.
- Hashimoto, Y., Morimoto, Y., Widodo, E., Mohamed, M. 2006. Vertical Distribution Pattern of Ants in a Bornean Tropical Rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 47. 697-710.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Jaffé, K. 1993. *El mundo de las hormigas*. Editorial Equinoccio. Ediciones de la Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.
- Jaffé, K., Horchler, P., Verhaagh, M., Gómez, C., Sievert, R., Jaffe, R., Morawetz, W. 2007. Comparing the ant fauna in a tropical and a temperate forest canopy. *Ecotrópicos* 20 (2): 74 - 81.
- Kaspari, M. 2003. Introducción a la ecología de las hormigas. En: Fernández, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp. 97-112. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Kaspari, M., Weiser, M. 2000. Ant activity along moisture gradients in a Neotropical Forest. *Biotrópica* 32: 703 - 711.

- Kaspari, M., Weiser, M.D., Marshall, K.E., Miller, M., Siler, C., De Beurs, K. 2022. Activity density at a continental scale: What drives invertebrate biomass moving across the soil surface? *Ecology* 103 (1): e03542. <https://doi.org/10.1002/ecy.3542>
- Kusnezov, N. 1978. *Hormigas argentinas: clave para su identificación*. Edición preparada por R. Golbach, Fundación Miguel Lillo, Miscelánea 61. San Miguel de Tucumán. Argentina, 146 pp.
- LaPolla, J.S., Longino, J.T. 2006. Un nuevo e inusual *Brachymyrmex* Mayr de Costa Rica, con implicaciones para la filogenia del grupo tribu lasiine. *Actas de la Sociedad Entomológica de Washington* 108: 297-305.
- Lindsey, P.A., Skinner, J.D. 2001. Ant composition and activity patterns as determined by pitfall trapping and other methods in three habitats in the semiarid Karoo. *Journal of Arid Environments* 48: 551 - 568.
- Longino, J.T. 2003. The Crematogaster of Costa Rica. *Zootaxa* 151: 1 - 150.
- Longino, J., Nadkarni, N. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psique* 97: 81 - 93.
- Lórinicz, Á., Hábcenczyus, A.A., Kelemen, A., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lórinicz, G., Bátori, Z., et al. 2024. Wood-Pastures Promote Environmental and Ecological Heterogeneity on a Small Spatial Scale. *Science of The Total Environment* 906, 167510.
- Lozano-Zambrano, F., Ulloa-Chacón, P., Armbrrecht, I. 2009. Hormigas: Relaciones Especies-Área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical. *Neotropical Entomology* 38(1): 44-45.
- MacGown, J.E., Hill, J.G., Deyrup, M. 2007. *Brachymyrmex patagonicus* (Hymenoptera: Formicidae), an emerging pest species in the Southeastern United States. *Florida Entomologist* 90: 457-464.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. London, UK.
- Martin, J.-M., Roux, O., Groc, S., Dejean, A., 2011. A type of unicoloniality within the 735 native range of the fire ant *Solenopsis saevissima*. *Revista de Biología Tropical* 334: 307 - 310.
- Martins, C., Nondillo, A., Martins, V., Botton, M. Bueno, O. 2012. Occurrence of Three Haplotypes of *Linepithema micans* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) in Southern Brazil. *Neotropical entomology* 41. 57-61.
- Marques, T., Espírito-Santo, M., Neves, F., Schoederer, J. 2017. Ant Assemblage Structure in a Secondary Tropical Dry Forest: The Role of Ecological Succession and Seasonality. *Sociobiology* 64.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., et al. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 491-505.
- Miranda-Calle, A., Naoki, K., Limachi, M. L. 2012. Ensemble de hormigas en relación a cobertura vegetal en una zona periurbana de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia*. 47: 119-133.
- Montine, P.S.M., Viana, N.F., Almeida, F.S., Dáttilo, W., Santana, A.S., Martins, L., Vargas, A.B. 2014. Seasonality of epigeic ant communities in a Brazilian Atlantic Rainforest. *Sociobiology* 61(2): 178-183
- Mooney, H.A., Bullock, S.H., Medina, E. 1995. Introduction. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney, E. Medina (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*, pp. 1-8. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17:67-88.
- Neves, F.S., Queiroz-Dantas, K.S., Da Rocha, W.D., et al. 2013. Ants of Three Adjacent Habitats of a Transition Region Between the Cerrado and Caatinga Biomes: The Effects of Heterogeneity and Variation in Canopy Cover. *Neotropical Entomology* 42, 258-268.
- Parker, G.G, Brown, M. J. 2000. Forest canopy stratification- is it useful? *American Naturalist* 155: 473-484.
- Pacheco, R., Vasconcelos, H.L. 2012. Habitat diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodiversity and Conservation* 21:797-809.
- Pereyra, M., Pol, R.G., Galetto, L. 2019. Ant community patterns in highly fragmented Chaco forests of central Argentina. *Austral Ecology* 44 (4): 668-679.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Reyes-López, J.L., Ruiz, N., Fernandez Haeger, J. 2003. Community structure of ground-ants: The role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica*. 24. 195-202.
- Ribas, C.R., Schoederer, J.H., Pic, M., Soares, S.M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305 - 314
- Rico-Gray, V., Oliveira, P.S. 2007. *The Ecology and Evolution of Ant-Plant*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 331 pp.
- Ryder-Wilkie, K.T., Merl, A.L., Traniello, J.F.A. 2010. Species Diversity and Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. *PLoS One* 5 (10): e13146.
- Sarmiento, C.E. 2003. Metodologías de captura y estudio de las hormigas. En: Fernández, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp 201-210. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Silva, L., Souza, R. Solar, R. Neves, F. 2017. Ant diversity in Brazilian tropical dry forests across multiple vegetation domains. *Environmental Research Letters* 12. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5f2a>
- Schönberg, L., Longino, J.T. Nadkarni, N.M., Yanoviak, S.P. Gering, J.C. 2004. Arboreal ant species richness in primary forest, secondary forest, and pasture habitats of a tropical montane landscape. *Biotrópica* 36: 402-409.
- Stan, K., Sanchez-Azofeifa, G.A. 2019. Tropical Dry Forest Diversity, Climatic Response, and Resilience in a Changing Climate. *Forests*. 10. 443. <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Thomas, S.C., Baltzer, J.L. 2002. Tropical forests. En: Wiley, J., Sons (eds.). *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group.
- Terborgh, J. 1985. The Vertical Component of Plant Species Diversity in Temperate and Tropical Forests. *American Naturalist* 126: 760 - 776.
- Tsutsui, N.D., Case, T.J. 2001. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution* 55(5): 976-985.
- Ward, P.S. 2003. Subfamilia Pseudomyrmecinae. En: Fernández, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp. 331-333. Instituto de Investigación de recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Widodo, E.S., Mohamed, M. Hashimoto, Y. 2001. Canopy ant diversity assessment in the fragmented rainforest of sabah, east Malaysia. *Nature and Human Activities* 6: 13 - 23.
- Wild, A.L. 2007. Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). University of California Press, Los Angeles, 162pp.

- Wild, A.L. 2009. Evolution of the neotropical ant genus *Linepithema*. *Systematic Entomology* 34(1):49–62
- Wilson, E.O. 2003. *The genus Pheidole in the New World: A dominant hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Cambridge, 794pp.
- Yanoviak, S.P. Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89: 259 - 266.
- Yanoviak, S.P., Fisher, B.L. Alonso, A. 2007. Arboreal ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in a central African forest. *Revista Africana de Ecología* 46: 60 - 66.