

Darío Daniel Larrea



En esta tesis se presenta un RESUMEN en castellano y un ABSTRACT en inglés que enmarca y sintetiza el trabajo realizado. En el CAPÍTULO 1 se brinda una introducción general sobre Hymenoptera (Insecta), haciendo hincapié en su importancia ecológica y la sistemática de Formicidae (Insecta: Hymenoptera) en la región Neotropical. Son presentados también en este Capítulo los objetivos fijados, las hipótesis y las predicciones planteadas en esta tesis.

En el CAPÍTULO 2 se detalla la metodología empleada, que comprende la caracterización del área de estudio, la clasificación de las selvas según su estado de conservación, la síntesis de las variables ambientales, el diseño experimental, métodos de recolección, identificación y preservación del material, confección de mapas y una síntesis de los análisis de datos desarrollados en la tesis. En el CAPÍTULO 3 se presenta un inventario de las especies de hormigas en el Chaco Húmedo. En el CAPÍTULO 4 se realiza un análisis de congruencia distribucional con las especies de hormigas registradas para el Chaco Húmedo. En los capítulos siguientes se evalúa el efecto del estado de conservación de las selvas en galería sobre los parámetros de diversidad tradicional (CAPÍTULO 5), funcional (CAPÍTULO 6) y taxonómico (CAPÍTULO 7). Por último, en el CAPÍTULO 8 se presentan las consideraciones finales del trabajo.

2022



FACULTAD DE CIENCIAS
EXACTAS Y NATURALES
Y AGRIMENSURA

TESIS DOCTORAL



Tesis Doctoral · Darío Daniel Larrea · 2022

INFLUENCIA DE LA INTERVENCIÓN ANTRÓPICA SOBRE LA DIVERSIDAD MORFOLÓGICA Y ESTRUCTURA ESPACIAL DE ENSAMBLES DE HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN SELVAS EN GALERÍA.

Darío Daniel Larrea
2022

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA
DOCTORADO DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE EN
BIOLOGÍA

INFLUENCIA DE LA INTERVENCIÓN ANTRÓPICA SOBRE LA DIVERSIDAD
MORFOLÓGICA Y ESTRUCTURA ESPACIAL DE ENSAMBLES DE HORMIGAS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN SELVAS EN GALERÍA

LARREA, DARÍO DANIEL

Dra. Cuezco, Fabiana del Carmen

Directora

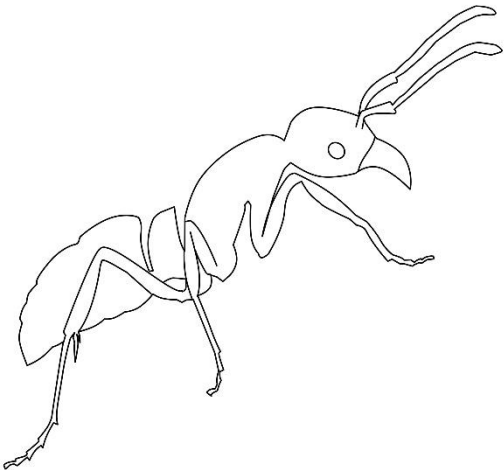
Dra. Damborsky, Miryam Pieri

Co-Directora

CORRIENTES, ARGENTINA, 2022

*Esta tesis está dedicada a mi abuela Petrona y a mi Madre
por todo el amor que siempre me han brindado.*

*A mi hermana Liliana por la paciencia y el cariño de siempre
y a mis hermanos Luis y Cristian por su apoyo incondicional.*



AGRADECIMIENTOS

A mi co-directora la Dra. Miryam Damborsky debo agradecerle muchas cosas, ha sido un pilar importante en mi formación como investigador científico. Su apoyo constante, cariño, paciencia y valiosos consejos resultaron indispensables en estos años para mi desarrollo profesional y humano. Sin su ayuda, el largo camino en la elaboración de esta tesis habría sido mucho más difícil. ¡De corazón gracias!

A mi directora Fabiana Cuezco por permitirme aprender a su lado y formarme como investigador científico.

También quiero agradecer a mi mentor el Lic. Manuel Osvaldo Arbino por su amistad y por trasmitirme la pasión por el fascinante mundo de las hormigas.

Al Dr. Juan Manuel Díaz Gómez por su indispensable asesoramiento en los análisis desarrollados en el Capítulo 4.

Al Dr. Enrique Laffont y Dr. Juan Coronel por su amistad e incondicional apoyo durante toda mi trayectoria académica.

Quiero agradecer también a mi amigo Gerardo Valle por su desinteresado apoyo durante todos los muestreos de la tesis. Gracias por los mates compartidos y las largas horas de colecta.

A Matías Dufek por su amistad y su valiosísimo apoyo en mi formación como investigador científico. ¡Gracias!

A mis colegas y amigos Gilberto Avalos y Mario Ibarra Polesel por el apoyo constante, el buen humor y predisposición en las actividades de laboratorio.

A mis colegas y amigas del Laboratorio de Biología de los Artrópodos (en orden de aparición): Cecilia Achitte Schmutzler y Florencia Nadal, por las charlas, colaboración, los mates y todo lo compartido.

A mis colegas y amigos del Laboratorio de Biología de los Invertebrados, por ser excelentes compañeros.

A mis amigos, tanto de FaCENA-UNNE como los extraacadémicos, por compartir charlas, salidas, viajes y estar presentes para darme un empujoncito siempre que lo necesité.

A mis amigas/os que desinteresadamente dedicaron tiempo y esfuerzo en la lectura crítica del manuscrito final (en orden alfabético): Adriana Nuñez, Diego Gomes Pamies, Fabián Rojas, Guillermo Avalos, Johanna Báez, José Sanchez, José Gauna y Lucas Rojas. ¡Gracias!

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, mi casa de estudios, por permitirme trabajar cómodamente y con total libertad.

A la Secretaría de Investigación y Posgrado de la FaCENA. En especial a Liz Barberán por su excelente trato y predisposición en todas las consultas administrativas requeridas.

A la Universidad Nacional del Nordeste y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por financiar esta investigación; y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la beca otorgada.

ÍNDICE

PREFACIO	I
RESUMEN	II
ABSTRACT	III
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	4
1.1. Taxonomía de Formicidae	6
1.2. Importancia y rol ecológico de Formicidae.....	10
1.3. Estado del conocimiento de Formicidae en el Neotrópico, con énfasis en la fauna argentina.....	13
1.4. Conocimiento de Formicidae en el Chaco Húmedo	14
1.5. Efecto de la actividad antrópica con énfasis en el Chaco Húmedo	15
1.6. Objetivo general	17
1.7. Objetivos particulares.....	17
1.8. Hipótesis y Predicciones.....	18
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS	19
2.1. Caracterización del área de estudio.....	21
2.2. Áreas de muestreo y clasificación de las selvas según estado de conservación	24
2.3. Variables Ambientales del área de estudio	42
2.4. Diseño experimental.....	43
2.5. Método de recolección.....	44
2.6. Identificación y preservación del material.....	45
2.7. Confección de mapas.....	46
2.8. Análisis de Datos.....	46
CAPÍTULO 3: INVENTARIO DE LAS ESPECIES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) Y CLAVE PARA LAS SUBFAMILIAS PRESENTES EN EL CHACO HÚMEDO	47
3.1. Introducción.....	49
3.1. Objetivos	52
3.2. Materiales y Métodos	52
3.3. Resultados	56
3.4. Discusión	73
CAPÍTULO 4: ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LAS ESPECIES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) PRESENTES EN EL CHACO HÚMEDO	75
4.1. Introducción.....	77
4.2. Objetivos	79

4.3. Materiales y Métodos	79
4.4. Resultados	82
4.5. Discusión	90
CAPÍTULO 5: ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLAJES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) Y EFECTO DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN SELVAS EN GALERÍA CON DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN EL CHACO HÚMEDO	94
5.1. Introducción.....	96
5.2. Objetivos	99
5.3. Materiales y Métodos	99
5.4. Resultados	103
5.5. Discusión	113
CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD FUNCIONAL EN ENSAMBLAJES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) EN SELVAS EN GALERÍA CON DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN EL CHACO HÚMEDO	117
6.1. Introducción.....	119
6.2. Objetivos	122
6.3. Materiales y Métodos	122
6.4. Resultados	128
6.5. Discusión	133
CAPÍTULO 7: DIVERSIDAD TAXONÓMICA EN ENSAMBLAJES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) EN SELVAS EN GALERÍA CON DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN EL CHACO HÚMEDO	136
7.1. Introducción.....	138
7.2. Objetivos	142
7.3. Materiales y Métodos	143
7.4. Resultados	144
7.5. Discusión	153
CAPÍTULO 8: CONSIDERACIONES FINALES	157
BIBLIOGRAFÍA	161
ANEXO	187

PREFACIO

Esta tesis, realizada para optar por el título de Doctor de la Universidad Nacional del Nordeste en Biología, resultó del estudio de artrópodos en el nordeste de Argentina. La misma está enmarcada en los proyectos de investigación: Caracterización de la comunidad de insectos en una escala espacial: Variación en áreas protegidas y en sistemas productivos del Chaco (Periodo: 2017-2020) subsidiado por la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). Sistemática, Diversidad y patrones de distribución de Artrópodos de la Argentina (G638/2. CN) (Período: 2018-2022) subsidiado por la Universidad Nacional de Tucumán (UNT).

En primer lugar, se presenta un RESUMEN en castellano y un ABSTRACT en inglés que enmarca y sintetiza el trabajo realizado. En el CAPÍTULO 1 se brinda una introducción general sobre Hymenoptera (Insecta), haciendo hincapié en su importancia ecológica y la sistemática de Formicidae (Insecta: Hymenoptera) en la región Neotropical. Son presentados también en este Capítulo los objetivos fijados, las hipótesis y las predicciones planteadas sobre esta tesis. En el CAPÍTULO 2 se detalla la metodología empleada, que comprende la caracterización del área de estudio, la clasificación de las selvas según su estado de conservación, la síntesis de las variables ambientales, el diseño experimental, métodos de recolección, identificación y preservación del material, confección de mapas y una síntesis de los análisis de datos desarrollados en la tesis. En el CAPÍTULO 3 se presenta un inventario de las especies de hormigas en el Chaco Húmedo. En el CAPÍTULO 4 se realiza un análisis de congruencia distribucional con las especies de hormigas registradas para el Chaco Húmedo. En los capítulos siguientes se evalúa el efecto del estado de conservación de las selvas en galería sobre los parámetros de diversidad tradicional (CAPÍTULO 5), funcional (CAPÍTULO 6) y taxonómico (CAPÍTULO 7). Por último, en el CAPÍTULO 8 se presentan las consideraciones finales del trabajo.



RESUMEN

Los himenópteros representan el tercer orden de insectos más diverso, representando uno de los grupos más beneficiosos para el hombre, incluidas especies polinizadoras, y parasitoides o predadores de otras especies consideradas como plagas. Por otro lado, muchos himenópteros representan especies plagas e invasoras dañinas. Formicidae (Insecta: Hymenoptera) es uno de los grupos de insectos más abundantes en los ecosistemas terrestres, con una amplia distribución biogeográfica. Estos insectos se distribuyen prácticamente en todos los ambientes desde desiertos hasta selvas ribereñas. Las hormigas ocupan una gran variedad de nichos, desempeñando roles claves en las redes que componen cada ecosistema que habitan. Esta familia cuenta con especies que actúan como modificadores del paisaje y de interés económico como potenciales plagas en forestales.

El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto de la actividad antrópica sobre la diversidad y la estructura espacial de los ensamblajes de Formicidae en selvas en galerías en el distrito biogeográfico del Chaco Húmedo. The forests were categorized according to conservation status through the measurement of the following variables: human footprint index, canopy cover, land use, among others. La diversidad se analizó desde tres enfoques tradicional (índices neutrales), taxonómico y funcional (índices no neutros).

Este estudio aporta un inventario actualizado de las especies de Formicidae registradas en el Chaco Oriental, que comprende 508 especies/morfoespecies, ocho de las cuales son registradas por primera vez en esta ecorregión. Se han logrado definir patrones biogeográficos que permiten recuperar áreas de interés para la conservación. El análisis de la diversidad desde los tres enfoques estudiados (tradicional, funcional y taxonómico) ha evidenciado la presencia de un gradiente que muestra una disminución en el valor de estos índices al aumentar el estado de degradación de la selva en las selvas del Chaco Húmedo.

Esta tesis proporciona una primera comprensión de aspectos biológicos, ecológicos, biogeográficos de los ensamblajes de Formicidae en el distrito del Chaco Húmedo, y permite obtener una clara descripción de su diversidad.

ABSTRACT

Hymenoptera (Insecta) represents the third most diverse order of Insecta and one of the most beneficial groups for humans, including species that are pollinators, parasitoids, and predators of other species considered as plagues. On the other hand, many hymenopterans represent harmful invasive and pest species. Among Hymenoptera, the Family Formicidae has special relevance due to is one of the most abundant group of insects in terrestrial ecosystems; with a wide biogeographical distribution these, they are represented into almost all environments, from deserts to riparian forests. Ants occupy a wide variety of niches and play key roles in terrestrial ecosystems. This family includes species considered as landscape modifiers and some of economic importance as potential pests in forestries.

The aim of the present thesis was to study the effect of anthropogenic activities on diversity and spatial structure of Formicidae assemblages in riparian forests of the Humid Chaco district. Diversity was assessed form three different aspects: traditional (neutral indices), taxonomic and functional (non-neutral indices).

The present study also includes an updated inventory of the Formicidae in the Humid Chaco, comprising 508 species or morphospecies, nine of which are recorded for the first time in this ecoregion. Biogeographical patterns were also defined that determine areas of particular interest for conservation. The analysis of diversity from three different points of view has shown the presence of a gradient that shows a decrease in the value of these indices as the state of degradation of the forest increases in the forests of the Humid Chaco.

This thesis provides a first understanding of biological, ecological and biogeographical aspects of the Formicidae assemblages in the Humid Chaco and allows us to get a clear description of their diversity.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

¿Qué hay que sea más hermoso que una hormiga?

Sus líneas son curvas y depuradas, su aerodinamismo perfecto... Las antenas reciben selectivamente miles de informaciones para nosotros invisibles...

Bernard Werber

Capítulo 1: Introducción General

1.1. Taxonomía de Formicidae

Los himenópteros ocupan, en cuanto a su diversidad, el tercer lugar entre los 33 órdenes de la superclase Hexapoda, con aproximadamente 2.000 especies fósiles y más de 150.000 especies descritas actuales (Mason *et al.* 2006). El número actual, de acuerdo con otras estimaciones, puede elevarse a entre 600.000 y 1.200.000 de especies (Grimaldi y Engel 2005). Este orden, si bien incluye especies que afectan cultivos y forestaciones es uno de los grupos más beneficiosos para el hombre, muchas especies son polinizadoras, otras parasitoides e incluso depredadoras de otras especies consideradas plagas y de vectores (Sharkey y Fernández 2006).

La división tradicional del orden en dos subórdenes “Symphyta” y Aculeata actualmente no se encuentra soportada, debido a que “Symphyta” conformaría una agrupación parafilética al igual que la serie “Parasítica” en Aculeata (Fernández 2006). Por esta razón lo recomendable es reconocer únicamente las superfamilias, ya que son categorías taxonómicas más estables y reflejan verdaderas relaciones monofiléticas. Considerando este enfoque, el orden incluye 21 superfamilias y 88 familias (Nieves-Aldrey *et al.* 2006), de las cuales 20 superfamilias y 71 familias tienen representantes en el Neotrópico (Fernández y Sharkey 2006). Estudios moleculares recientes reestructuran las relaciones filogenéticas entre las superfamilias Formicoidea, Vespoidea, Apoidea, Chrysidoidea, Pompiloidea, Scolioida, Tiphioidea, Thynnoidea (Pilgrim *et al.* 2008; Boudinot *et al.* 2020).

Formicoidea, que incluye una sola familia, Formicidae, es el linaje dominante de insectos eusociales, cuyas especies exhiben una gran diversidad morfológica y ecológica e importantes interacciones con otros organismos. El consenso sobre la monofilia de esta superfamilia, se basa en diez sinapomorfías propuestas por Boudinot *et al.* (2020). El registro fósil incluye especies que datan del Cenozoico y más de 50 especies del Mesozoico (La-Polla *et al.* 2013). Se destacan los géneros *Camelosphecia* Boudinot, Perrichot y Chaul y *Camelomecia* Barden y Grimaldi los cuales conforman un clado que se considera grupo hermano de los actuales Formicidae. Estudios más detallados de este clado delimitan con mayor precisión a Formicoidea y contribuyen a la comprensión del patrón evolutivo de Formicidae (Boudinot *et al.* 2020).

Formicidae, la única familia incluida en Formicoidea, incluye cinco subfamilias fósiles y 17 subfamilias actuales con 337 géneros y 13.805 especies de distribución cosmopolita (Bolton 2020). Los formícidos son considerados un taxón monofilético, sustentado por las siguientes sinapomorfías (Fernández y Palacio 2003):

1) Presencia de la glándula metapleuraleal (secundariamente ausente en algunos grupos), con el orificio situado sobre la metacoxa y debajo del espiráculo propodeal, en los ángulos posterolaterales de los lados del mesosoma. Esta glándula, de secreción exocrina, produce sustancias antibióticas que evitan el desarrollo de hongos o bacterias dentro de la colonia. Este carácter se considera decisivo para explicar la diversidad de los formícidos, ya que les permitió colonizar ambientes extremos y expandirse en ellos, al suprimir enfermedades y eliminar microbios perjudiciales en las paredes del nido (Yek y Mueller 2011).

2) Primer segmento del metasoma reducido y con gran movilidad, denominado pecíolo, presentando una escama o nodo generalmente muy desarrollado (algunos grupos presentan pecíolo y pospecíolo).

3) Antena geniculada en obreras y hembras. Carácter compartido con la mayoría de los Hymenoptera actuales, y considerado plesiomórfico.

Brothers y Carpenter (1993) proponen a Formicidae como el grupo hermano del clado formado por Scoliidae+Vespidae. En conjunto estas tres familias constituirían un grupo monofilético, hermano de Bradynobaenidae. Hashimoto (1996) propone a Scoliidae como grupo hermano del clado Formicidae+Vespidae a partir de estudios de la estructura del primer tergo abdominal. Recientemente, un estudio filogenético empleando una matriz de genes, evidencia que Apoidea (avispaes efeciformes y abejas) y Formicidae conforman un clado que sería el grupo hermano de Scolioidea (Johnson *et al.* 2013). Otros estudios más recientes soportan estas relaciones filogenéticas y proponen elevar al clado de las hormigas al estatus de superfamilia, agrupándolas en Formicoidea (Fig. 1.1) (Peters *et al.* 2017; Boudinot *et al.* 2020).

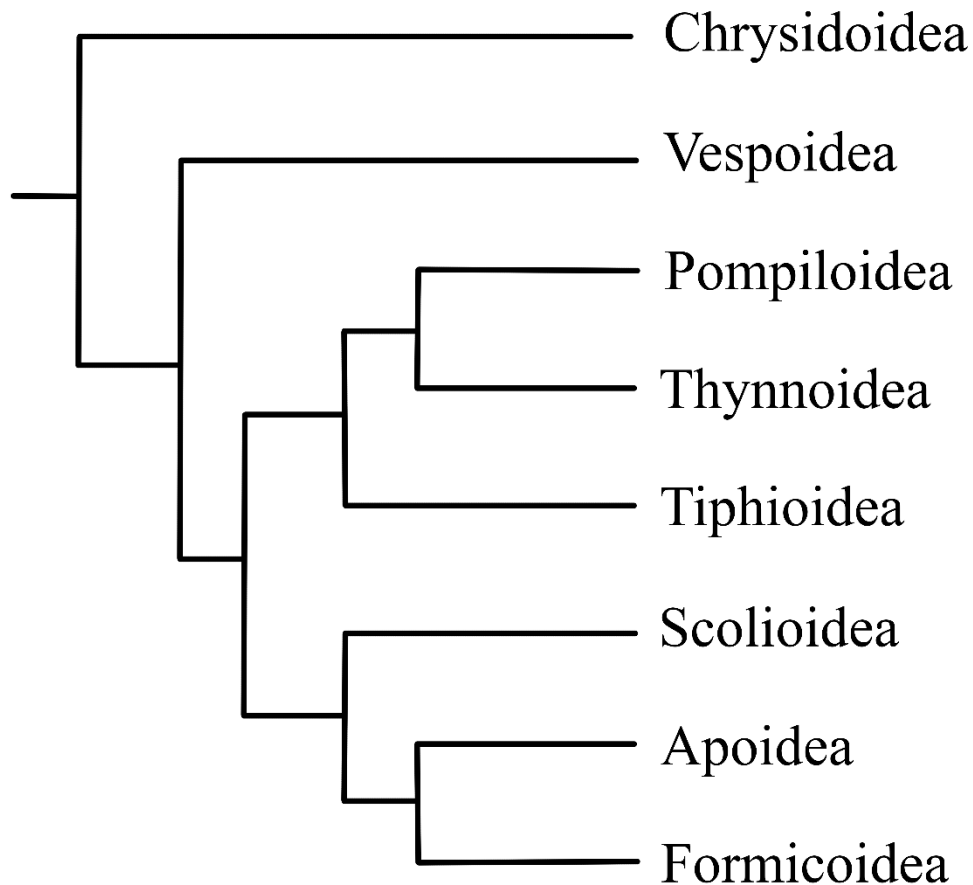


Fig. 1.1. Relaciones entre las superfamilias de Aculeata según los estudios recientes, síntesis construida empleando los trabajos de Peters *et al.* (2017) y Boudinot *et al.* (2020).

Las relaciones internas de la familia generaron variedad de propuestas y debates sobre las afinidades genealógicas supragenéricas. Fernández y Palacio (2003) resumen las propuestas filogenéticas de las relaciones entre las subfamilias en Formicidae hasta comienzos del siglo XXI. A continuación se sintetizan las relaciones filogenéticas basadas en Fernández y Palacio (2003) a partir de los estudios de Baroni Urbani *et al.* (1992) y se incorporan las hipótesis filogenéticas posteriores (Ward *et al.* 2005; Ward 2007; Brady *et al.* 2014).

Formicidae de acuerdo a Ward *et al.* (2005), Ward (2007), Ward y Fisher (2016) está integrada por cuatro grandes clados, Formicoide, Poneride, y dos clados más primitivos formados por las subfamilias Leptanillinae y Martialinae (Fig. 1.2). El clado Formicoide se recupera como monofilético de manera constante en casi todos los análisis filogenéticos publicados, con cambios reconocibles en los distintos estudios solo en las relaciones internas de las subfamilias que lo conforman (Brady *et al.* 2006; Ward 2007;

Ward y Fisher 2016). Este clado está formado por nueve subfamilias, mientras que la agrupación Poneride está formada por seis subfamilias (Fig. 1.2) (Brady *et al.* 2006; Ward 2007; Ward y Fisher 2016). Estudios moleculares recientes ubican a la subfamilia Martialinae como el clado más primitivo, representando el grupo hermano de todas las demás subfamilias de hormigas vivientes (Rabeling *et al.* 2008).

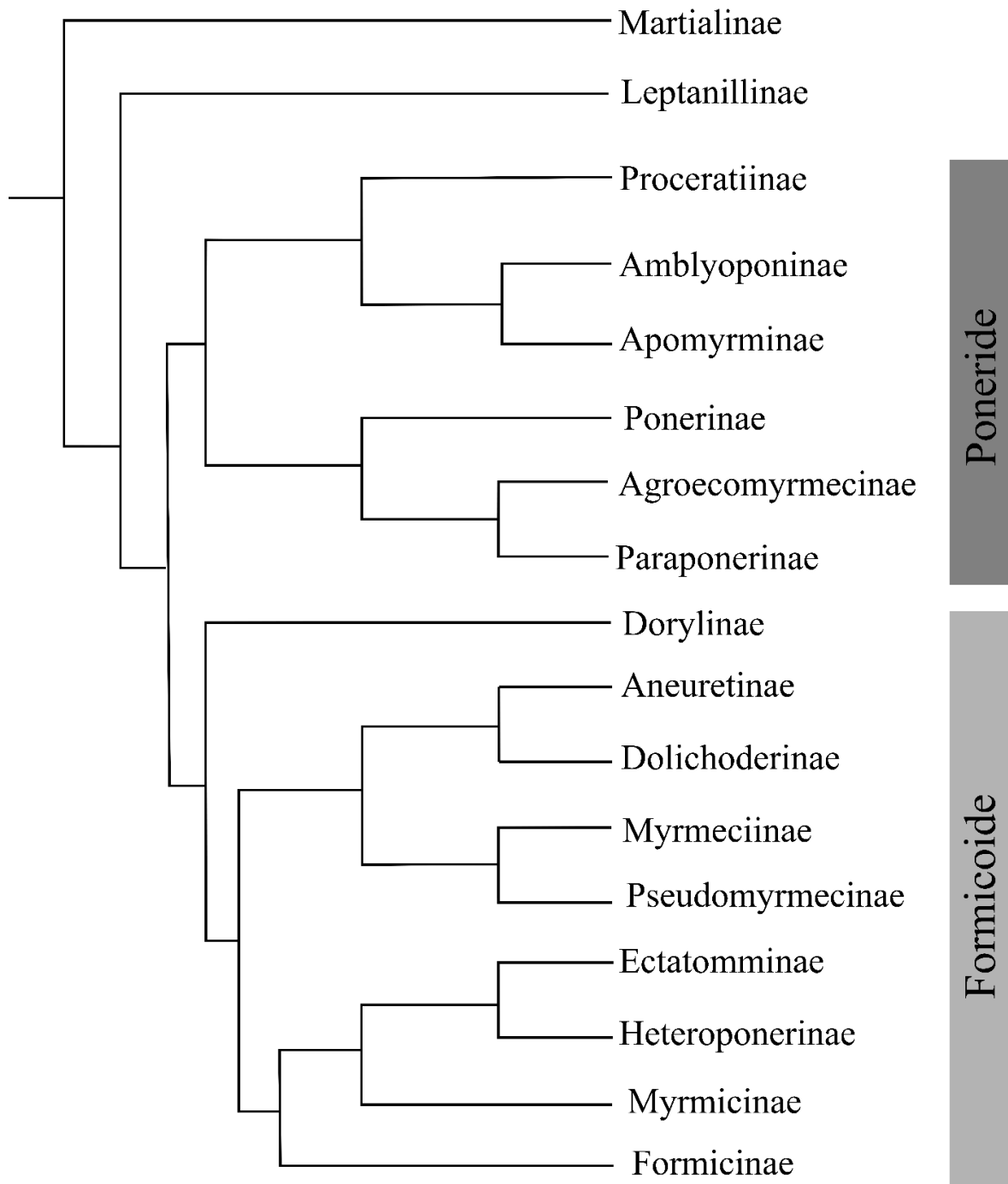


Fig. 1.2. Relaciones entre las subfamilias de hormigas según los estudios filogenéticos más recientes.

1.2. Importancia y rol ecológico de Formicidae

Formicidae tiene una distribución cosmopolita encontrándose en todas las regiones del mundo, con excepción de los polos y algunas islas de la Polinesia. La región Neotropical presenta los valores más altos de diversidad y endemismos de hormigas con 13 subfamilias, 142 géneros y aproximadamente 3.000 especies descritas (Fernández y Sendoya 2004; Baccaro *et al.* 2015). A nivel continental se aprecian varios taxones endémicos, es decir con distribución restringida, como las hormigas cortadoras (*Acromyrmex*, *Amoimyrmex* y *Atta*) grupo endémico de América o el género *Eciton* exclusivo de Australia (Janicki *et al.* 2016). Lattke (2003) realiza una excelente síntesis sobre los aspectos biogeográficos conocidos de la mirmecofauna neotropical, mostrando resumidamente los patrones de endemismo a una escala espacial regional, y concluye que aún faltan estudios profundos para generar y explicar escenarios biogeográficos detallados y confiables. Por esta razón resulta indispensable conocer, estudiar y definir áreas endemismos de hormigas en escalas regionales y/o locales, debido a que estas áreas son consideradas como las principales unidades de análisis en los actuales estudios biogeográficos (Hausdorf 2002; Ebach y Morrone 2005; Deo y DeSalle 2006). Navarro *et al.* (2009) utiliza hormigas y otros insectos para caracterizar áreas de endemismo en las Yungas (Argentina), es importante destacar que, en esa escala las áreas resultantes del análisis constituyen *patrones regionales de concordancia distributiva* soportadas por conjuntos de especies que no definen áreas de endemismo en sentido estricto (Sandoval y Barquez 2013). Estos patrones de congruencia distribucional a escala regionales son herramientas muy útiles para establecer áreas decisivas para el desarrollo de políticas de conservación, el mantenimiento de la biodiversidad y el manejo de los ambientes (Fitzpatrick *et al.* 2006).

En los ambientes las hormigas ocupan una gran variedad de nichos, desempeñando importantes roles en los ecosistemas terrestres (Hölldobler y Wilson 1990; Kaspari 2003). El nicho que ocupa una especie de hormiga es complejo y está definido por la interacción de tres ejes: la nidificación, la alimentación y la temperatura (Kaspari 2003). Los nidos de las hormigas presentan una gran variedad en su arquitectura, complejidad y sustrato de nidificación. La gran mayoría de las hormigas nidifican en el suelo y realizan un forrajeo activo en el área cercana al nido. Algunos géneros que nidifican en el subsuelo son *Neivamyrmex* Borgmeier y *Acropyga* Roger, estas hormigas tienen hábitos principalmente hipogeos sin emerger a la superficie (Kaspari 2003). Las que habitan

praderas/pastizales, como *Camponotus rufipes* (Fabricius) construyen nidos con montículos a los que agregan, además del suelo, vegetación (Ronque *et al.* 2016). En los bosques las hormigas aprovechan todos los estratos posibles, nidificando en el suelo, la hojarasca, troncos caídos y ramas huecas (Hölldobler y Wilson 1990; Kaspari 2003). Algunas especies de *Crematogaster* Lund, *Dolichoderus* Lund, *Pheidole* Westwood, *Tapinoma* Forster, entre otras construyen “nidos de cartón” a partir de materia vegetal mezclada con secreción de las glándulas salivales (Kaspari 2003). Los nidos de hormigas pueden estar contruidos por simples galerías conectadas a un reducido número de cámaras o por una red de galerías y cámaras que se extienden a varios metros de profundidad (Diehl-Fleig y Diehl 2007; Klingenberg *et al.* 2007; Bollazzi *et al.* 2008). En los nidos se genera un microambiente que permite resistir los cambios ambientales (Kaspari 2003). La termorregulación en los nidos ha sido intensamente estudiada, desde la década del 70 (Gallé 1973; Hölldobler y Wilson 1990; Bollazzi y Roces 2010). Solamente las hormigas de la subfamilia Dorylinae no construyen nidos, por lo que son consideradas nómades o legionarias.

Los recursos usados por las hormigas como parte de su dieta son tan variados como sus estrategias de nidificación. La gran mayoría de especies son oportunistas, otras están especializadas en la depredación, y otras en el consumo de exudados de plantas o de otros insectos como por ejemplo de los áfidos (Kaspari 2003). Muchas hormigas Attini son fungívoras, estas especies forrajean sobre materia vegetal o insectos muertos, para cultivar el hongo del cual se alimentan (Diehl-Fleig y Diehl 2007; Klingenberg *et al.* 2007; Bollazzi *et al.* 2008). Las hormigas legionarias (Dorylinae) son importantes depredadores (Brady *et al.* 2014). Esta gran diversidad en los ítems de forrajeo evidencian la enorme capacidad adaptativa del grupo, permitiendo aprovechar una gran variedad de microhábitats en los ecosistemas.

Los rangos térmicos de actividad de forrajeo de las hormigas son muy heterogéneos, algunas especies tienen actividad diurna, crepuscular y/o nocturna. Esto podría deberse a la tolerancia fisiológica particular de cada especie a distintos rangos de temperatura, y también a interacciones competitivas para eludir el riesgo de depredación (Kaspari 2003). En la subfamilia Ecitoninae se ha reportado que, en comparación con las especies sobre el suelo, las especies subterráneas eran más termosensibles y tenían valores de CTmax (temperatura máxima crítica) más bajos (Baudier *et al.* 2015). Este patrón también se ha reportado para especies del género *Atta* (Bouchebti *et al.* 2015). La temperatura

claramente influye en casi todos los aspectos de la biología de las hormigas, afectando el metabolismo, el rendimiento y la diversidad (Perez y Aron 2020; Parr y Bishop 2022). Además, las poblaciones y ensambles de hormigas responden rápida y fuertemente a los gradientes térmicos, lo que tiene implicaciones claras en la respuesta de las hormigas al cambio climático (Parr y Bishop 2022).

Los formícidos brindan diversos servicios ecosistémicos, en relación a servicios identificados como de aprovisionamiento proporcionan productos farmacéuticos y medicinales y son fuente de alimento para el hombre. Entre los servicios de regulación se destacan su intervención en procesos de polinización (mirmecogamia) y dispersión de semillas (mirmecocoria) de un gran número de plantas y en el control biológico. Entre los servicios de soporte, que son los requeridos para mantener las otras formas de servicios ecosistémicos, es relevante su función en el ciclo y descomposición de nutrientes. Además, son importantes ítems alimenticios para muchas especies de vertebrados e invertebrados y debido al movimiento del suelo por la construcción de sus nidos, aumenta la capacidad de retención de agua. Brindan también servicios culturales, resultan útiles indicadores biológicos para la evaluación de la restauración del hábitat y prácticas de manejo de la tierra. Un aspecto interesante es el uso de este grupo en expresiones culturales como las producciones cinematográficas, producción literaria y rituales de la cultura tradicional de un gran número de civilizaciones (Del Toro *et al.* 2012; Elizalde *et al.* 2020).

Otra característica para resaltar es su importancia económica, en especial para el Neotrópico ya que numerosas especies son plagas para los cultivos, como el complejo de hormigas cortadoras (*Acromyrmex* Mayr, *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso y Sandoval, y *Atta* Fabricius), otras son plagas domésticas, en la región se destacan la hormiga argentina (*Linepithema humile* (Mayr)); la pequeña hormiga de fuego (*Wasmannia auropunctata* (Roger)), la hormiga loca (*Nylanderia fulva* (Mayr)), y especies de *Camponotus* Mayr y *Solenopsis* Westwood (Della 2003). Las plagas urbanas son responsables de la transmisión de patógenos, consumo y contaminación de alimentos y destrucción de muebles o columnas de maderas (Chacón de Ulloa 2003; Della 2003; Josens *et al.* 2017).

Las hormigas cortadoras son las principales especies defoliadoras del Neotrópico, estos insectos remueven cerca del 15% de la producción de hojas en los bosques tropicales

(Fernández *et al.* 2015). Estas hormigas atacan a más de 50 especies de plantas cultivadas, algunos de los principales cultivos afectados son cítricos, maíz, pinos y eucaliptos (Grürzmacher *et al.* 2002; Nickele *et al.* 2012; Diaz Napal *et al.* 2015; Fernández *et al.* 2015). Estudios en la Patagonia argentina registran la preferencia de *Acromyrmex lobicornis* (Emery) por dos especies forestales (*Pinus ponderosa*, *Pinus contorta*), contabilizando valores de defoliación de hasta el 59% (Perez 2009).

Esta variedad de funciones dentro de los ecosistemas, los numerosos nichos que ocupan, su alta diversidad y abundancia, son algunos de los atributos por los cuales las hormigas se consideran bioindicadores de diversidad y ciertos gremios tróficos son útiles como indicadores ecológicos (Bestelmeyer y Wiens 1996; Agosti *et al.* 2000; Bestelmeyer 2000; Arcila y Lozano-Zambrano 2003; Calcaterra *et al.* 2010a; Santoandré *et al.* 2019). La organización de diferentes géneros en conjuntos llamados gremios fue propuesta por Andersen (1995). Este autor fue uno de los primeros en abordar los aspectos funcionales de las hormigas, desarrollando y proponiendo modelos de grupos funcionales. Estos grupos se entienden como conjuntos especies de hormigas que superponen un gran número de variables dentro del nicho multidimensional (Silvestre *et al.* 2003) y por consecuencia brindan servicios ecosistémicos similares.

1.3. Estado del conocimiento de Formicidae en el Neotrópico, con énfasis en la fauna argentina

Los primeros aportes al conocimiento de las hormigas en la región del Neotrópico se remontan al siglo XVIII, basados en las observaciones realizadas por el sacerdote José Celestino Mutis en su expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada, que actualmente comprende Colombia, Venezuela y Ecuador. Mutis realizó detalladas descripciones de especies y fue el primero en mencionar el comportamiento nómada y la voracidad de las hormigas legionarias (Hernández de Alba 1983a; b; Fernandez y Wilson 2008).

Durante el siglo XIX las contribuciones al conocimiento de la fauna neotropical las realizan principalmente especialistas extranjeros como Carlo Emery y Auguste-Henri Forel, quienes describen especies nuevas, aportan notas sobre su biología e ilustraciones precisas (Emery 1890, 1894, 1896, 1906).

En la primera mitad del siglo XX, Ángel Gallardo y Carlos Bruch inician estudios de la mirmecofauna en Argentina. Gallardo incluye en su Tratado de Hormigas de la República Argentina claves taxonómicas (Bruch 1934). Bruch desarrolla estudios sobre

una gran variedad de organismos mirmecófilos, y proporciona el primer catálogo de hormigas de Argentina (Lizer y Trelles 1924; Cuezco 1998). Gallardo y Bruch además de las descripciones de especies nuevas y notas sobre aspectos de su biología, legan sus importantes colecciones que cuentan con una gran variedad de tipos y paratipos (Cuezco 1998).

A partir de 1947 Nicolás Kusnezov recorre Argentina y países vecinos reportando un gran número de especies e inicia el desarrollo de una de las colecciones de hormigas más diversas del sur de Sudamérica (Willink 1999). Este entomólogo aporta importantes revisiones de las especies de hormigas sudamericanas con énfasis en la fauna argentina (Cuezco 1998; Willink 1999). Sus estudios, y sobre todo muchas de sus ideas sobre la evolución del grupo aún hoy se mantienen válidas y aceptadas internacionalmente.

En los últimos años se han realizado varios aportes al conocimiento de la fauna de hormigas de Argentina, centrados en el estudio de comunidades (Bestelmeyer y Wiens 1996; Fuentes *et al.* 1998; Fergnani *et al.* 2008; Calcaterra *et al.* 2010a, b; Hanisch *et al.* 2015, 2018; Larrea *et al.* 2022a, b), la taxonomía (Cuezco 2000; Wild y Cuezco 2006; Cuezco y Claver 2009; Cuezco *et al.* 2015; Cuezco y Fernández 2015) y aspectos ecológicos de especies de interés económico (Folgarait y Gorosito 2001; Goffre y Folgarait 2019; Sánchez-Restrepo *et al.* 2020). El catálogo más actualizado sobre la mirmecofauna de Argentina registra 669 especies, distribuidas en 77 géneros y 10 subfamilias (Cuezco y Larrea 2019).

1.4. Conocimiento de Formicidae en el Chaco Húmedo

Entre las investigaciones más recientes sobre diversidad de hormigas en el Chaco Oriental se destacan el relevamiento realizado en bosques y pastizales por Arbino y Godoy (2001), Calcaterra *et al.* (2010a; b) y Larrea *et al.* (2022b) en la Reserva Iberá (provincia de Corrientes) y el estudio efectuado por Larrea *et al.* (2022a) en monocultivos de *Citrus sinensis* en la provincia de Corrientes. Gomez Lutz y Godoy (2010) evaluaron la diversidad de hormigas en un fragmento de bosque nativo de la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez en la provincia del Chaco. Leponce *et al.* (2004) y Theunis *et al.* (2005) analizaron la distribución y estructura espacial de hormigas de hojarasca que habitan en un bosque seco subtropical en el Parque Nacional Río Pilcomayo, Formosa. Teniendo en consideración los trabajos mencionados, en esta área se verifica la presencia de todas las subfamilias, 76 géneros (76/77) y del 75% de las especies registradas para

Argentina (504/669). Sin embargo, no existen estudios previos que consideren aspectos sistemáticos, biogeográficos y ecológicos de manera simultánea y de forma integradora para estudiar los ensambles de formícidos en ambientes en la región del Chaco Húmedo. Además, es importante destacar que no existen estudios que evalúen la diversidad de hormigas en la Argentina empleando en conjunto los índices de diversidad clásicos, funcionales y taxonómicos.

1.5. Efecto de la actividad antrópica con énfasis en el Chaco Húmedo

Los fenómenos de fragmentación y degradación de las áreas naturales asociados al avance de las actividades humanas han aumentado considerablemente. En las últimas décadas la superficie de bosques naturales a nivel mundial ha disminuido más de 120 millones hectáreas (FAO 2016). Las regiones tropicales entre 1990 y 2015 fueron las mayores áreas con pérdida de bosques nativos asociado a la conversión de la tierra para otros usos (FAO 2016). La deforestación conlleva a una inevitable pérdida de la biodiversidad y a la fragmentación de ambientes naturales. Este último fenómeno influye en la dinámica de las poblaciones al reducir el potencial de dispersión y colonización de las poblaciones que quedan aisladas, con un mayor número de extinciones en los parches pequeños (Granados-Sánchez et al. 1999; Fahrig 2003). Esta pérdida de especies, de manera simplificada, sigue la siguiente secuencia de eventos (Fahrig 2003; Santos y Tellería 2006): 1) reducción progresiva de la densidad poblacional en cada uno de los fragmentos; y 2) una pérdida definitiva de poblaciones en los fragmentos (extinciones locales). Estos procesos afectan de forma significativa a las poblaciones reduciendo la variabilidad genética y demográfica (Hedrick 2001).

La disminución de la diversidad en insectos es un fenómeno que preocupa debido a que puede desencadenar en la pérdida de funciones importantes de los ecosistemas. Estos organismos desempeñan significativos roles en los ambientes como la depredación, polinización, herbivoría (Diniz-Filho *et al.* 2010; Eggleton 2020; Montgomery *et al.* 2020). En las últimas décadas se ha reportado una drástica disminución en la abundancia, biomasa y el rango de distribución de insectos en todo el mundo (Lister y Garcia 2018; Montgomery *et al.* 2020). Esta disminución, atribuida a la expansión en la frontera agrícola y al cambio climático (Lister y Garcia 2018; Eggleton 2020), ha estimulado los estudios para comprender los patrones de diversidad de los insectos y el efecto de la fragmentación de los ambientes sobre sus poblaciones (Montgomery *et al.* 2020).

Argentina es uno de los diez países del mundo con mayor pérdida de extensiones de bosques (FAO 2016), siendo el Gran Chaco, una de las regiones más deforestadas en las últimas tres décadas (Zak *et al.* 2008; Hoyos *et al.* 2012). El Chaco Oriental o Chaco Húmedo es un extenso distrito caracterizado por un paisaje heterogéneo que alberga una notable diversidad florística y faunística. Los ecosistemas de este distrito están amenazados por procesos de conversión provocados por actividades antrópicas (Dinerstein *et al.* 1995; Volante y Seghezzo 2018), que reducen la capacidad de recuperación de los ambientes y generan efectos irreversibles sobre la biodiversidad de la flora y la fauna, afectando la provisión de bienes y servicios ecosistémicos (Sanderson *et al.* 2002; Pavlacky *et al.* 2012; Correa Ayram *et al.* 2017). En el Chaco Húmedo las principales amenazas para los ecosistemas naturales producto de la actividad antrópica son: la transformación de hábitats naturales para actividades agrícolas, incendios intencionales de pastizales, deforestación de áreas para la instalación de monocultivos, la extracción de madera, el drenaje y la canalización de humedales para el cultivo de arroz (Dinerstein *et al.* 1995; Ginzburg & Adámoli 2006). El nivel de impacto de estas actividades en los ambientes se puede medir a través del índice de huella humana global (IHH) (Sanderson *et al.* 2002; WCS y CIESIN 2005), el cual se construye a partir de datos de densidad de población, uso del suelo, infraestructura, edificaciones, entre otros. La pérdida de cobertura de dosel en la región refleja el avance de la frontera agrícola y es un parámetro de interés para evaluar el nivel de impacto antrópico del ambiente (Ginzburg & Adámoli 2006). En cuanto a la perturbación sobre los componentes faunísticos en la región, se reporta una importante reducción en la diversidad de mamíferos (Huck *et al.* 2017), anfibios y reptiles (Cano y Leynaud 2010) y artrópodos (Rubio *et al.* 2008; Dufek *et al.* 2019, 2020) y el incremento de las especies exóticas que desplazan a las especies nativas (Dufek *et al.* 2020; Gervazoni *et al.* 2020). Por la complejidad de las interacciones bióticas, los ensambles de Formicidae no están exentos de los efectos nocivos que provoca la acción antrópica, afectando la estructura de sus poblaciones y la producción de servicios ecosistémicos (Bestelmeyer y Wiens 1996; Santoandré *et al.* 2019).

En Argentina este distrito se corresponde en gran parte con la ecorregión Chaco Húmedo, de acuerdo a la clasificación propuesta por Burkart *et al.* (1999), si bien no es el de mayor superficie, el 28% de su extensión ha sido transformada (Ginzburg y Adámoli 2006). Cuenta con sólo cuatro Parques Nacionales (Río Pilcomayo, Parque Nacional Chaco, Reserva Colonia Benítez y Parque Nacional Mburucuyá), Parques Provinciales y

unas pocas propiedades privadas preservadas como reservas. En total la superficie protegida cubre tan sólo el 0.4% de esta ecorregión (Ginzburg y Adámoli 2006; Morello 2012) siendo una cifra muy poco representativa del Chaco Húmedo.

En este contexto, teniendo en cuenta las escasas condiciones de preservación de las comunidades características del Chaco Oriental Húmedo y considerando la importancia de las hormigas como indicadores de cambios ambientales y teniendo en cuenta la ausencia de estudios de endemismos y la ausencia de evaluaciones integrales de la diversidad (clásica, funcional y taxonómica) para las selvas en galería de la región, se plantean los siguientes objetivos:

1.6. Objetivo general

Conocer la fauna de hormigas epigeas asociadas a unidades ambientales del Chaco Húmedo, abarcando aspectos sistemáticos, biogeográficos y ecológicos.

1.7. Objetivos particulares

- A) Determinar la composición taxonómica y actualizar el inventario de formícidos epigeos del Chaco Húmedo.
- B) Identificar las posibles áreas de congruencia distribucional basadas en patrones de distribución de las especies de hormigas epigeas del Chaco Húmedo.
- C) Analizar la estructura de los ensamblajes de formícidos epigeos en las selvas en galería del Chaco Húmedo mediante índices de diversidad convencionales y basados en la relación taxonómica.
- D) Conocer la diversidad funcional y caracterizar la estructura de los gremios funcionales de los ensamblajes de hormigas en las selvas en galería del Chaco Húmedo.
- E) Explorar las variables ambientales (temperatura, humedad, cobertura del dosel, entre otras) que determinan los patrones de diversidad en los ensamblajes de formícidos de las selvas en galería.

1.8. Hipótesis y Predicciones

1) *Hipótesis I:*

Debido a la sensibilidad de la fauna de hormigas epigeas a cambios antrópicos la delimitación de áreas de congruencia distribucional contribuye a identificar áreas de conservación necesarias para la preservación de la mirmecofauna.

Predicción

- Las áreas de congruencia distribucional identificadas estarán localizadas en áreas menos perturbadas y reforzarán la necesidad de conservación de esas unidades.

2) *Hipótesis II:*

La vegetación constituye un recurso fundamental para las hormigas epigeas y su degradación por diferentes procesos de antropización afecta negativamente a la estructura y composición de sus ensamblajes.

Predicciones

- La diversidad de la mirmecofauna encontrada en las selvas será inversamente proporcional al grado de intervención antrópica.
- El aumento en el nivel de actividad antrópica de las selvas influirá tanto en la disminución de la cantidad de especies que pueden coexistir, como en la diversidad de gremios.
- Los índices de diversidad taxonómica presentaran valores más bajos en las selvas con niveles de actividad antrópica más elevados.

CAPÍTULO 2

MATERIALES Y MÉTODOS

**Me interesé por las hormigas y lo único que deseaba era
poder vivir de ellas**

Edward Osborne Wilson

Capítulo 2: Materiales y Métodos

2.1. Caracterización del área de estudio

La provincia biogeográfica del Chaco ubicada en el dominio Chaqueño, subregión Chaqueña, región Neotropical, se extiende desde el sur de Bolivia, oeste de Paraguay, sur de Brasil hacia el centro norte de Argentina (Morrone 2014). El Chaco Oriental o Chaco Oriental Húmedo es uno de los tres distritos en los que se divide la provincia biogeográfica Chaco (Fig. 2.1, 2.2).

En Argentina, el distrito se extiende entre los paralelos -21° y -31° y los meridianos -63° y -57° , ocupando la mitad oriental de las provincias de Formosa y Chaco, noroeste de Corrientes y norte de Santa Fe (Arana *et al.* 2017) y abarca una superficie de 120.000 km² (Ginzburg y Adámoli 2006). La unidad de vegetación es un mosaico conformado por seis comunidades denominadas bosque de mesófitas, bosque semiabierto de xerófitas, bosque ribereño pluriespecífico de higrófitas (“selvas de ribera”), sabana-palmar de *Copernicia alba*, pastizal alto de higrófitas y formaciones de herbáceas palustres (Oyarzabal *et al.* 2018).

Morrone (2014) caracteriza la provincia biogeográfica Chaqueña por contar con aproximadamente 300 taxones endémicos, valores intermedios si comparamos con otras regiones como la provincia Paranaense (con más de 3000 especies endémicas) o la Pampeana (con menos de 100 especies endémicas). Particularmente en los grupos faunísticos, en la provincia Chaqueña, se identifican más de 100 taxones endémicos, entre ellos 40 especies de Vertebrata y 61 especies de Arthropoda. Ginzburg y Adámoli (2006) destacan que la mayor abundancia de especies en el Chaco Húmedo corresponde a insectos y entre ellos las hormigas. Sin embargo, los estudios biogeográficos más actualizados no mencionan ninguna especie de hormiga como taxón endémico de esta región (Arana *et al.* 2021).

Los bosques o selvas de galería o ribereños son una de las unidades de vegetación que más se destacan en el Chaco Húmedo, por sus características comunidades vegetales higrófilas (Fontana *et al.* 2018). Son características del NE de Argentina y se extienden como franjas adyacentes a los cursos de agua, se distinguen en estas formaciones boscosas tres estratos bien definidos. El estrato arbóreo puede subdividirse en dos en estas selvas de galería: un estrato arbóreo alto de 20 a 25 metros de altura con predominancia de especies caducifolias como *Albizia inundata*, *Ruprechtia brachysepala* y *Geoffroea*

spinosa y un estrato arbóreo bajo de 12 a 15 metros de altura se caracteriza por las siguientes especies: *Ocotea diospyrifolia*, *Pouteria gardneriana*, *Campomanesia guaviroba*, entre otras, además en áreas con mayor luminosidad, como en las orillas de madrejones crecen *Zygia latifolia* var. *communis*, *Coccoloba paraguariensis* y *Cratevatapia* (Nicora Chequin y Colunga 2018). El segundo estrato es el arbustivo conformado especialmente por renovales de especies arbóreas, trepadoras, epífitas y una densa capa de hojarasca en el suelo (Neiff 2004; Nicora Chequin y Colunga 2018). Otras especies comunes en estos bosques pluriespecíficos (donde se pueden identificar entre 10 y 30 especies arbóreas por kilómetro cuadrado) son el lapacho (*Handroanthus* spp.), ivirá-pitá (*Peltophorum dubium*), espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum*). En las áreas sometidas a inundaciones frecuentes se pueden observar ejemplares más tolerantes al exceso hídrico como el sauce criollo (*Salix humboldtiana*), ceibo (*Erythrina crista-galli*), ingá (*Inga uraguensis*) y/o curupí (*Sapium haematospermum*) (Nicora Chequin y Colunga 2018).

Esta heterogeneidad de las selvas proporciona múltiples hábitats que son colonizados por una notable diversidad florística y faunística, entre la que se incluyen los ensambles de Formicidae y sus plantas hospedadoras. Sin embargo, estos ecosistemas están amenazados por procesos de conversión provocados por actividades antrópicas, como la producción ganadera, la agricultura intensiva, incendios intencionales, sobreexplotación del recurso forestal, el crecimiento de la población y la consecuente urbanización, el drenaje y la canalización de humedales para el cultivo de arroz (Dinerstein *et al.* 1995; Volante y Seghezzi 2018). La capacidad de recuperación de los ambientes se reduce, generando efectos irreversibles sobre la biodiversidad que afectan la provisión de bienes y servicios ecosistémicos (Sanderson *et al.* 2002; Pavlacky *et al.* 2012; Correa Ayram *et al.* 2017). Sin embargo, aún en la actualidad se desconoce cómo impactan estos procesos de degradación sobre los ensamblajes de hormigas en selvas en galería del Chaco Húmedo.

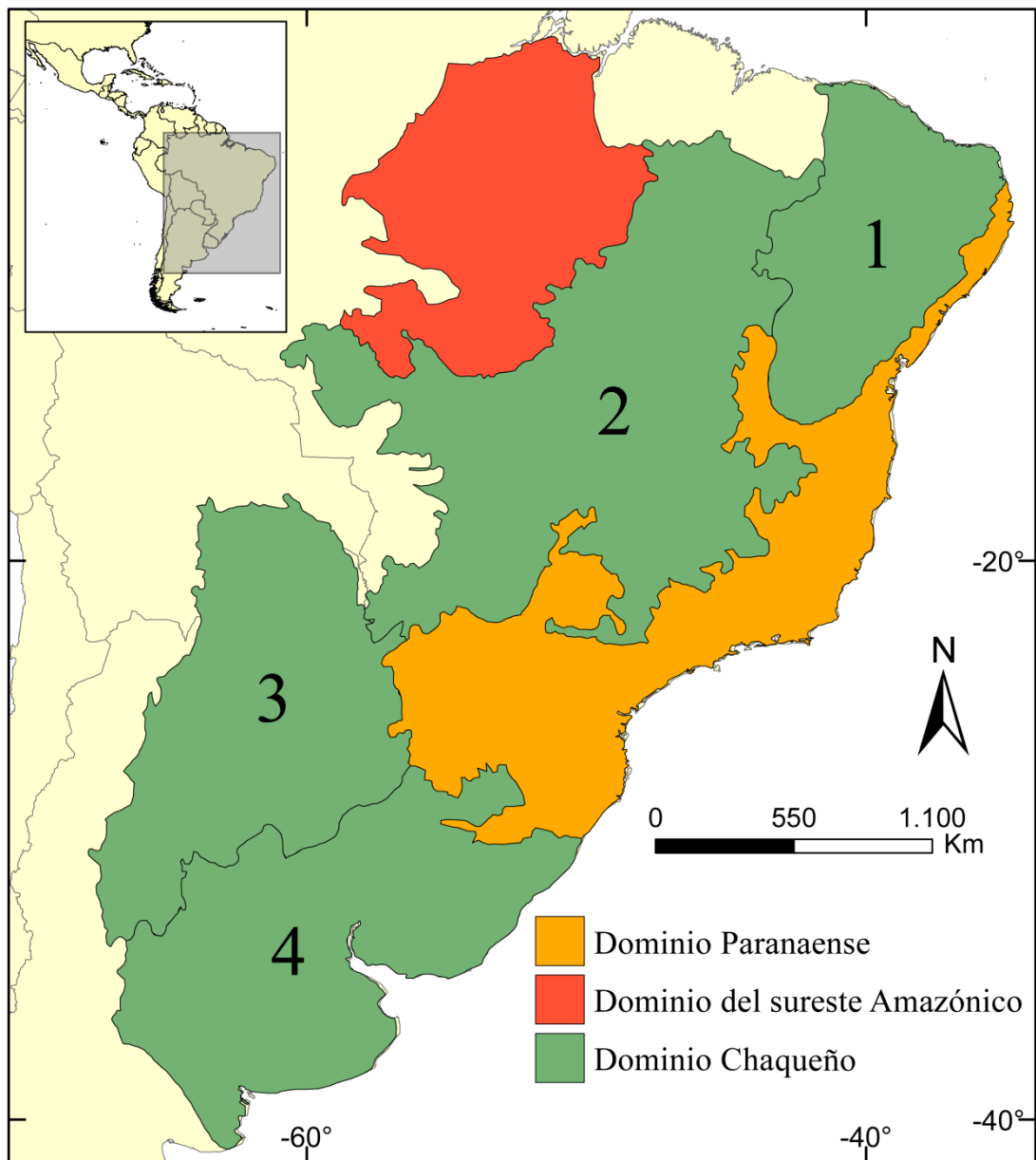


Fig. 2.1. Dominios biogeográficos de la Subregión Chaqueña. Provincias biogeográficas del dominio Chaqueño: 1) Caatinga; 2) Cerrado; 3) Chaco; 4) Pampeana.

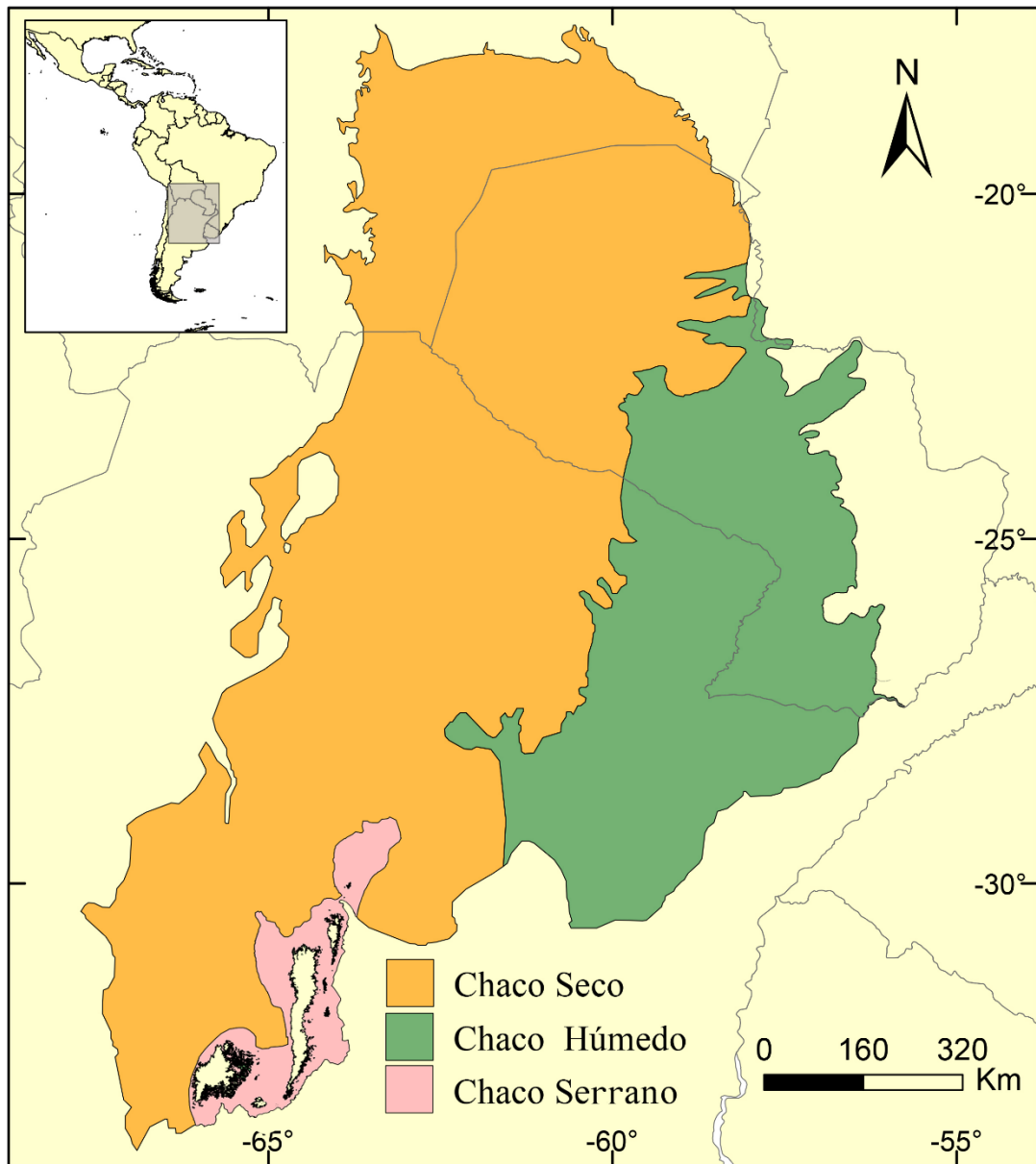


Fig. 2.2. Provincia biogeográfica del Chaco y sus tres distritos.

2.2. Áreas de muestreo y clasificación de las selvas según estado de conservación

Los muestreos se realizaron en nueve selvas en galería (Fig. 2.3) ubicadas en los departamentos Primero de Mayo (Antequera, Los Chaguares), Bermejo (El Bagual, San Carlos, Vedia), General San Martín (Parque Pampa del Indio) y Sargento Cabral (Quintana, Parque Chaco 1 y 2) de la provincia del Chaco (Ver Anexo Fig. A.1; Fig. A. 4). Estas selvas fueron seleccionadas por razones de logística vinculadas a los permisos necesarios para el acceso a las áreas estudiadas. La distancia promedio entre las selvas es de 41.47 km (SD = 45.83 km), con una distancia mínima de 1.5 km (entre las selvas 1 y

2 del Parque Nacional Chaco) y una máxima de 168.78 km (entre la selva de Puerto Antequera y la selva de Parque Pampa del Indio).

Las selvas se clasificaron según el estado de conservación empleando las categorías propuestas por Roig et al. (2015), con modificaciones considerando seis indicadores (Tabla 2.1). Estos autores definen las siguientes categorías: estado de conservación bueno (ECB), intermedio (ECI) y desfavorable (ECD).

Tabla 2.1. Descripción de los Indicadores utilizados para la clasificación de los estados de conservación de las selvas en galería (*adaptado de Roig et al. 2015*).

Indicadores	Descriptorios	Valor asignado
1. Porcentaje de cobertura arbórea.	>70%	3
	50 a 70%	2
	< 50%	1
2. N° de árboles con DAP > 30 cm.	>30 árboles	3
	20 a 30 árboles	2
	< 20 árboles	1
3. N° de árboles semilleros.	Más de 20 árboles	3
	10 a 20 árboles	2
	Menos de 10 árboles	1
4. Distribución de las clases diamétricas.	Ausencia de árboles en < de 2 clases diamétricas	3
	Ausencia de árboles en 2 a 3 clases diamétricas	2
	Ausencia de árboles en más de 3 clases diamétricas	1
5. Uso del suelo (presencia de ganado, cultivos, basurales, estado legal de protección del área)	Área protegida. Sin actividad antrópica.	3
	Área protegida. Con baja actividad antrópica (ej. ingreso circunstancial de ganado).	2
	Área no protegida. Con ingreso de ganado, con acumulación de basura, cultivos.	1
6. Índice de Huella Humana	0-20%	3
	20-40%	2
	40-60%	1

DAP= diámetro a la altura del pecho.

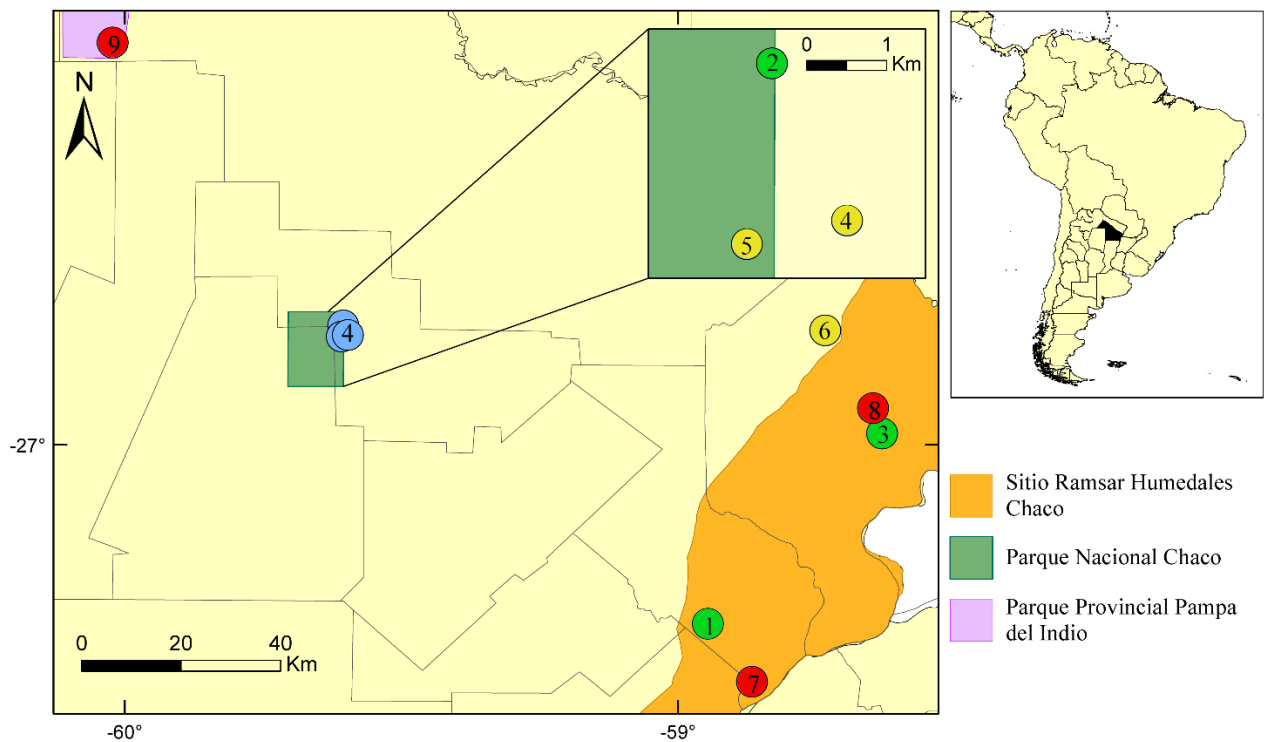


Fig. 2.3. Ubicación de área de estudio en la provincia del Chaco, Argentina, periodo 2017-2018. Los números indican las distintas selvas muestreadas: 1) Reserva los Chaguares; 2) Parque Nacional Chaco II; 3) San Carlos; 4) Quintana; 5) Parque Nacional Chaco I; 6) Bagual; 7) Antequera; 8) Vedia; 9) Parque Provincial Pampa del Indio. Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●).

Para caracterizar la vegetación en cada una de las nueve selvas en galería, a lo largo de una transecta de 500 m, se definieron 10 puntos cada 50 metros (fig. 2.19). Para caracterizar la estructura de la vegetación, se registró:

- 1- Cobertura del dosel, en cada punto de muestreo se tomaron dos fotografías del dosel, en total se procesaron 180 fotos (2 fotos x 10 puntos x 9 selvas), con una cámara digital Panasonic Lumix FZ47, direccionada hacia arriba sujeta a 180 cm sobre el suelo. Las imágenes obtenidas se convirtieron a blanco y negro, esta conversión se estandarizó con el umbral de conversión del software SideLook (Nobis y Hunziker 2005). Posteriormente con el mismo software la imagen se dividió en franjas y se calculó la densidad de píxeles negros de cada franja expresado en porcentaje. Una vez obtenidos todos los porcentajes de píxeles de cada franja de la fotografía se calculó el promedio de cobertura de la imagen.

Luego de obtener los valores de cobertura de las 20 imágenes de cada selva se estimó el porcentaje de cobertura promedio de la selva (Fig. 2.4).

Además, en cada punto se seleccionaron 10 árboles separados por al menos 5 m de distancia, se midió en cada uno el diámetro a la altura del pecho (DAP), en total se seleccionaron en cada selva 100 árboles (10 puntos x 10 árboles) y se contabilizó:

- 2- Número de árboles en pie con DAP mayor 30 cm en cada selva.
- 3- Número de árboles con DAP mayor a 30 cm que presentaban flores o frutos (árboles semilleros).
- 4- Número de clases diametrales presentes en relación con el DAP. Se confeccionaron gráficas para comparar con un modelo de distribución adaptado de Plenter (Fig. 2.5), que tiene en cuenta el número de individuos (árboles) en cada clase diametral. Este modelo gráficamente presenta una pendiente descendente, con un mayor número de árboles en las clases diamétricas de menor diámetro y la presencia de al menos dos árboles en cada una de las 10 clases diametrales, esta distribución expresa una situación ideal, estable y constante de una unidad boscosa con alto nivel de producción, es decir, que el bosque resulta sustentable a largo plazo permitiendo una moderada extracción de madera (Roig *et al.* 2015). Las clases diametrales que incluían menos de dos árboles se consideran ausentes.

Por último, para completar la categorización de conservación de cada selva se describieron otros dos indicadores relacionados con actividades antrópicas y con condiciones del hábitat.

- 5- Estado de protección del área. Se consideró si está o no incluida en la red de Parques Nacionales, Provinciales o reserva de categoría privada. Se procedió a una inspección visual para registrar la presencia de ganado, cultivos, basurales y evidencia de extracción de madera.
- 6- Nivel de actividad antrópica. Se evaluó el nivel de impacto humano de cada área de estudio a través del valor promedio del Índice de huella humana global (GHFI) (Sanderson *et al.* 2002; WCS y CIESIN 2005), que registra densidad de población, uso del suelo, infraestructura, edificaciones, entre otros datos. El índice de huella humana reportado para Sudamérica y el Chaco Húmedo para el

período comprendido 1995–2004 proporcionado por la Wildlife Conservation Society (WCS) se visualiza en la Figura 2.6.

En cada punto de muestreo también se registró el espesor de la hojarasca, para medir este parámetro se introdujo una varilla de madera de 23 cm con marcas cada 1 cm. Además, se registró la erosión como la presencia-ausencia de suelo desnudo, es decir, con parches sin cobertura de hojarasca en el suelo.

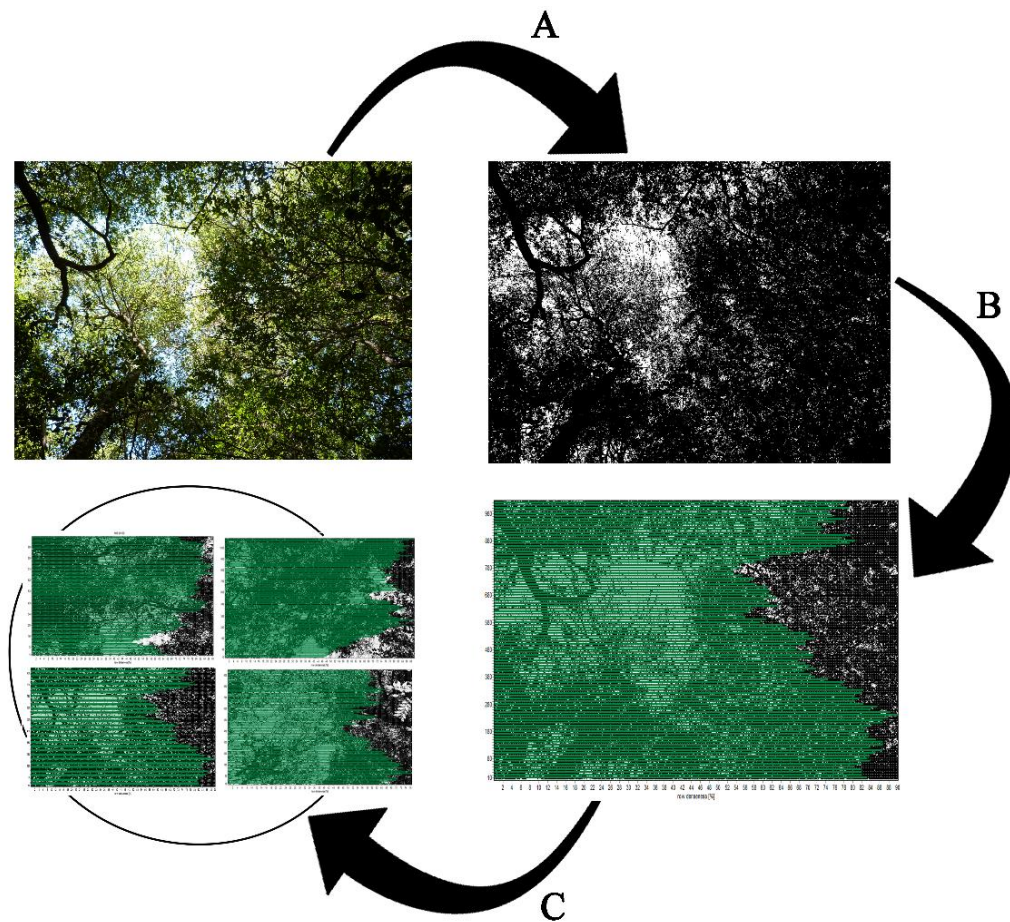


Fig. 2.4. Obtención del porcentaje de cobertura del dosel con SideLook. **A.** Conversión de las fotografías a blanco y negro. **B.** Obtención de densidad de píxeles por imagen expresado en porcentaje. **C.** Valor promedio del porcentaje de cobertura de dosel.

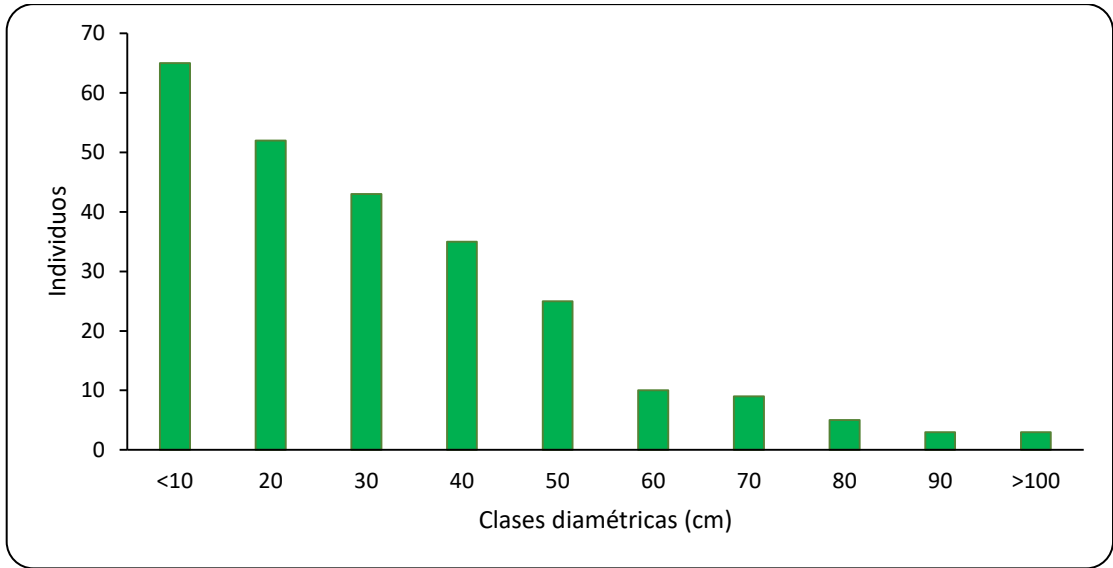


Fig. 2.5. Distribución ideal de clases diametrales de los árboles, según el modelo de Plenter. adaptado de Roig et al. 2015.

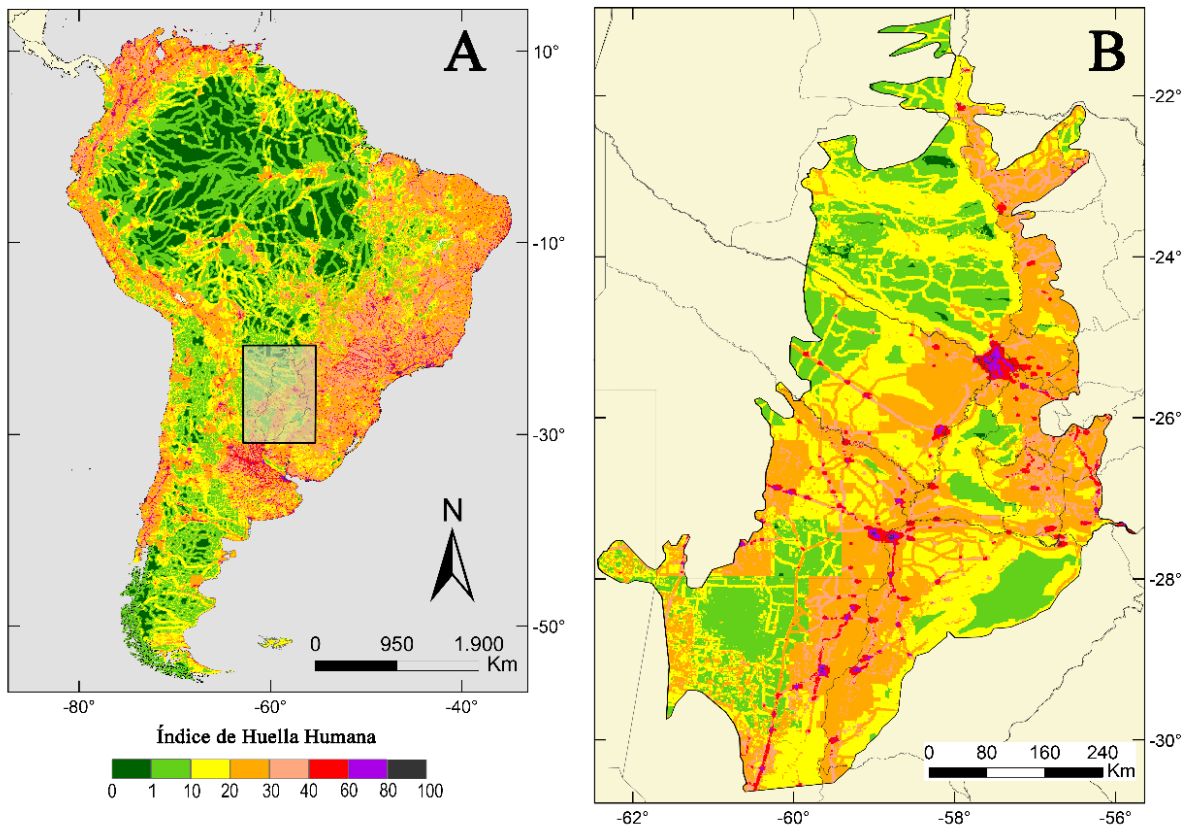


Fig. 2.6. Índice De Huella Humana Global en: **A.** Sudamérica. **B.** Chaco Húmedo. Valores cercanos a cero indican bajo impacto y valores cercanos a cien indican alto impacto.

Se asignó a los descriptores de cada indicador un valor (Tabla 2.1) y se categorizó a cada una de las selvas, sumando los valores de cada descriptor, en las siguientes categorías

Estado de Conservación Bueno (ECB) = 15-18

Estado de Conservación Intermedio (ECI)= 12-14

Estado de Conservación Degradado (ECD)= 6-11

Reserva Natural Los Chaguares (RCH)

La selva en galería de la Reserva ocupa una extensión de 400 m a lo largo de la ribera del río Tragadero. Ésta es un área protegida bajo el régimen de reservas privadas en la que no se registran actividades agropecuarias en los últimos 50 años. El suelo no presenta erosión, el estrato de hojarasca alcanza un espesor de 8 cm. Se registraron 31 árboles vivos con diámetro mayor a 30 cm a la altura del pecho (DAP), de los cuales 24 árboles eran semilleros. No se identificaron ejemplares arbóreos en una clase diamétrica (DAP 90 cm) (Fig. 2.7; Fig. 2.8 A).

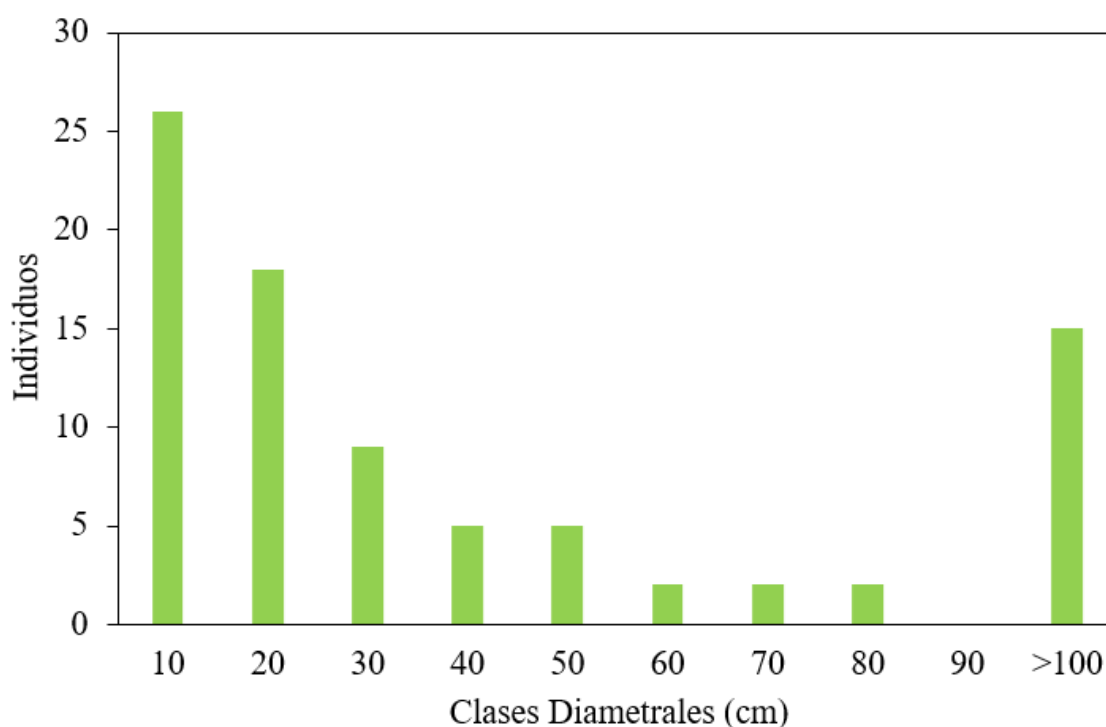


Fig. 2.7. Distribución de las clases diametrales del estrato arbóreo de la selva en galería de la Reserva los Chaguares, Chaco, Argentina.

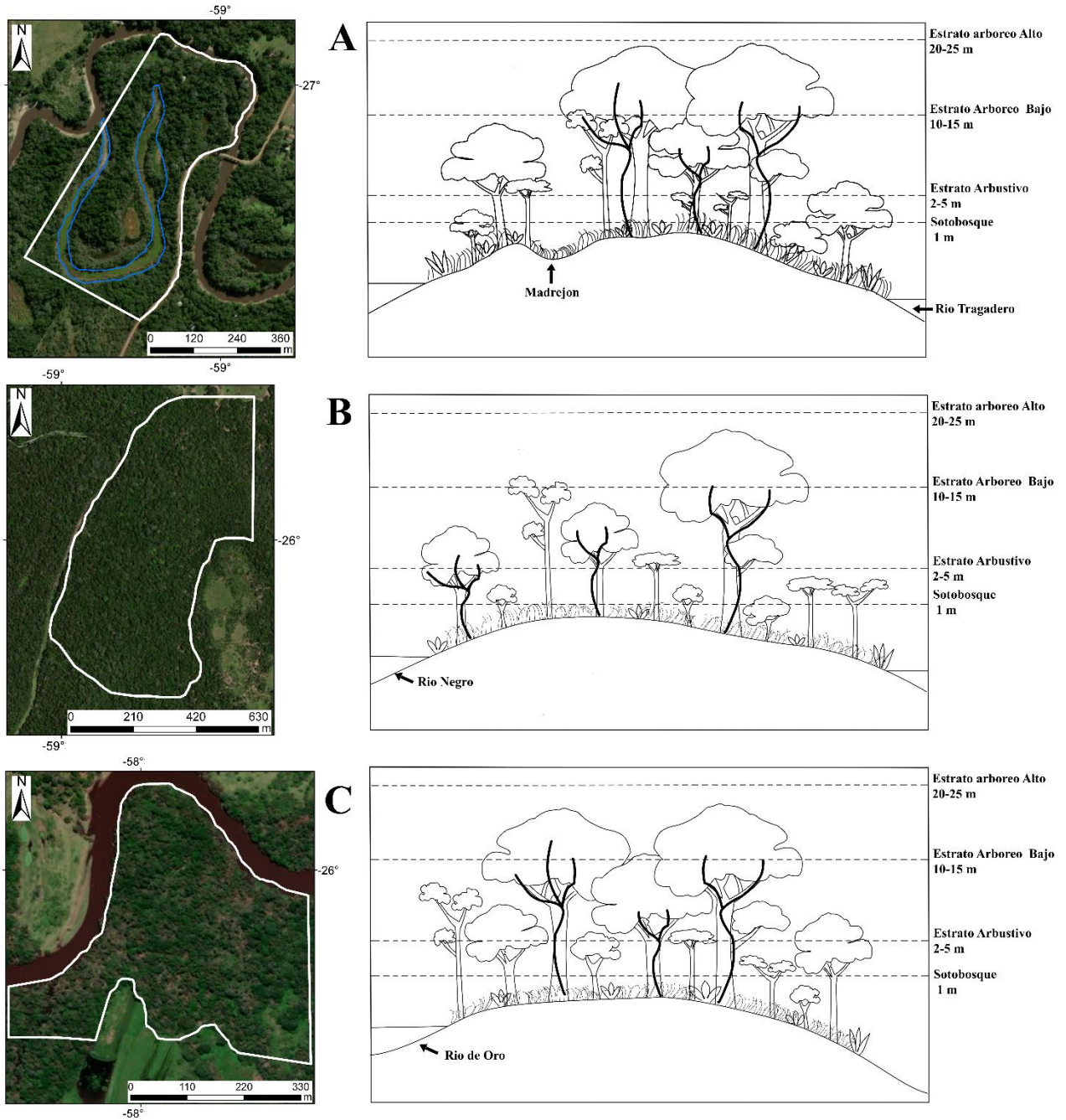


Fig. 2.8. Vista satelital y perfiles de las selvas en galería con buen estado de conservación en la provincia del Chaco, Argentina. **A.** Reserva los Chaguares. **B.** Parque Nacional Chaco (Selva II). **C.** Área conservada de San Carlos. Línea blanca: delimitación del área de la selva. Líneas negras en los perfiles indican la presencia de enredaderas en el área.

San Carlos (ESC)

El área muestreada se extiende 1 km sobre la ribera del Río de Oro, si bien no se encuentra incluida en un régimen legal de protección presenta una baja actividad antrópica, sin rastros visibles de entrada de ganado, extracción de madera ni deposición de basura (Fig. 2.8.C). El estrato de hojarasca tiene un espesor de 5 cm, en el estrato arbóreo se contabilizaron 56 árboles con diámetro mayor a 30 cm, de los cuales 36 eran semilleros. En todas las clases diametrales se registraron al menos dos ejemplares (Fig. 2.9).

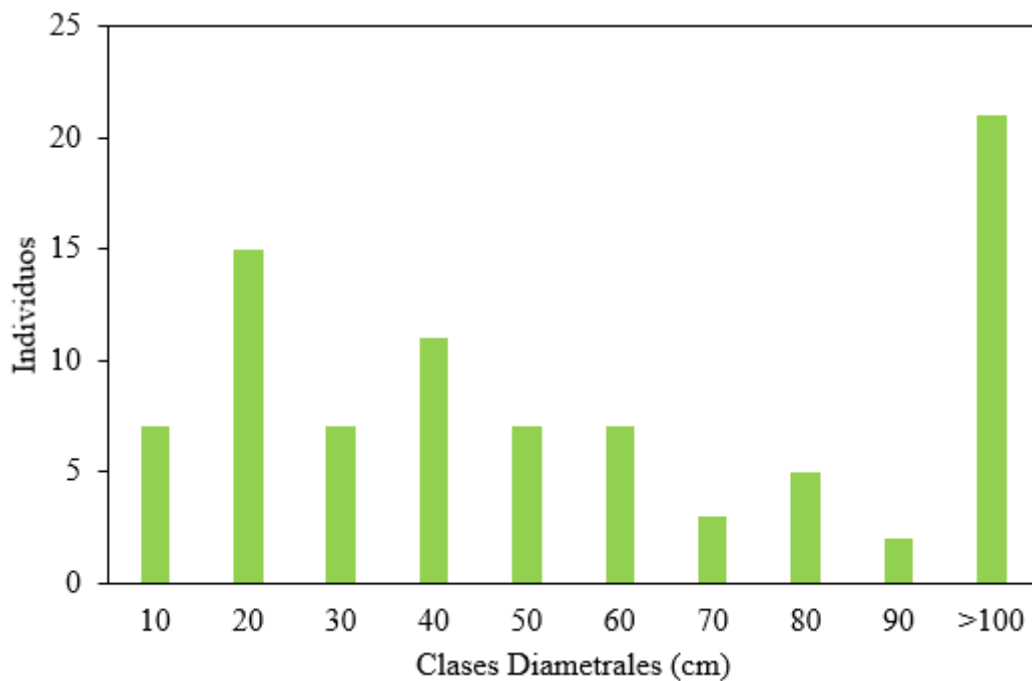


Fig. 2.9. Distribución de las clases diametrales presentes en el estrato arbóreo de la selva en galería de San Carlos, Chaco, Argentina.

Parque Nacional Chaco, Selva II (PC2)

Esta selva en galería se extiende sobre la ribera del Río Negro, dentro del Parque Nacional Chaco. El suelo, con un estrato de hojarasca con 4 cm de profundidad, no presenta erosión (Fig. 2.8.B). Se registraron 33 árboles con diámetro mayor a 30 cm, de los cuales 22 árboles eran semilleros. No se registraron ejemplares dentro de una clase diamétrica, la que corresponde a individuos de 90 cm (Fig. 2.10).

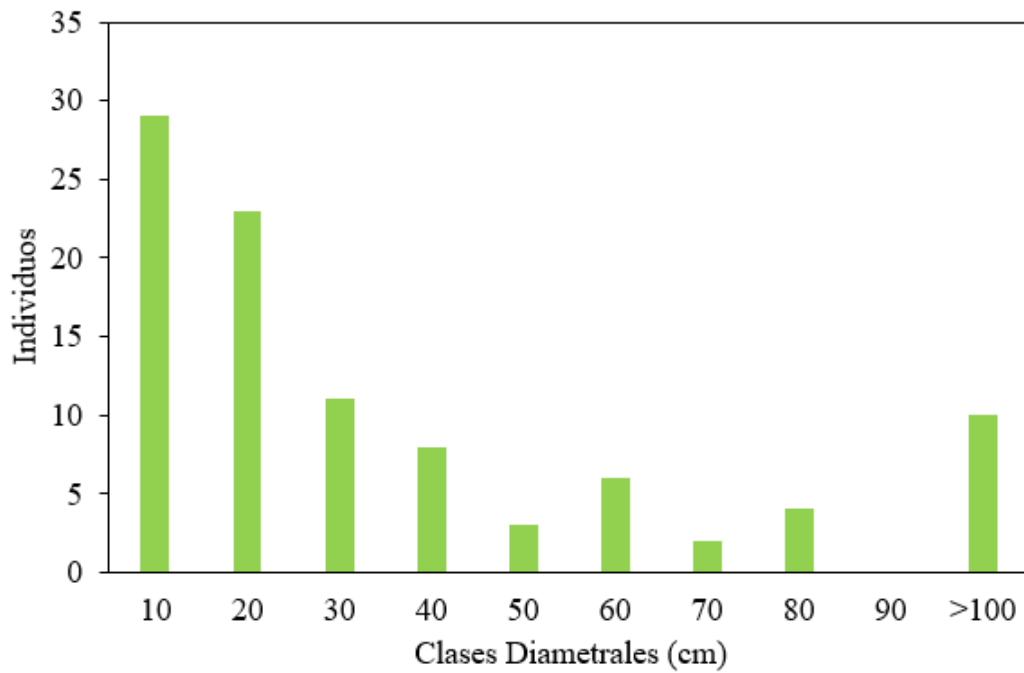


Figura 2.10. Distribución de las clases diametrales presentes en el estrato arbóreo de la selva en galería del Parque Nacional Chaco II, Chaco, Argentina.

Parque Nacional Chaco, Selva I (PC1)

El albardón sobre el que se desarrolla la selva se encuentra rodeado por un pronunciado meandro, sobre la ribera del Río Negro (Fig. 2.11.A). El suelo no presenta erosión, el estrato de hojarasca tiene 7 cm de profundidad. En las transectas se registraron 25 árboles con diámetro a la altura del pecho mayor a 30 cm (DAP), de los cuales 13 árboles eran semilleros. No se registraron ejemplares en una clase diamétrica (clase diamétrica de 90 cm), y en la clase diamétrica de 80 cm se contabilizó sólo un árbol (Fig. 2.12).

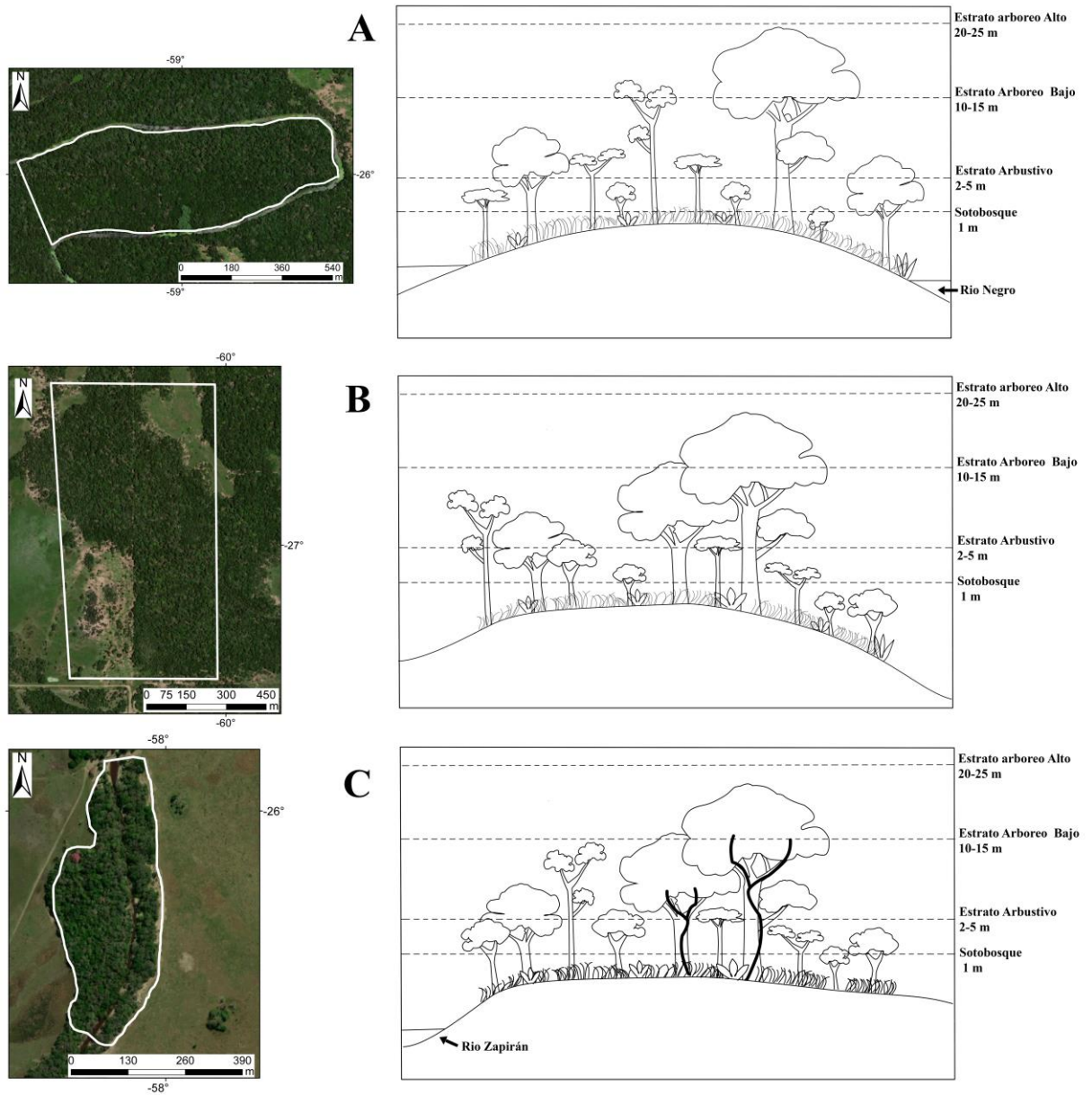


Fig. 2.11. Vista satelital y perfiles de las selvas en galería con un estado intermedio de conservación en la provincia del Chaco, Argentina. **A.** Parque Nacional Chaco (Selva I). **B.** Estancia Quintana. **C.** Estancia el Bagual. Línea blanca: delimitación de la superficie de las selvas en galería. Líneas negras en los perfiles indican la presencia de enredaderas en el área.

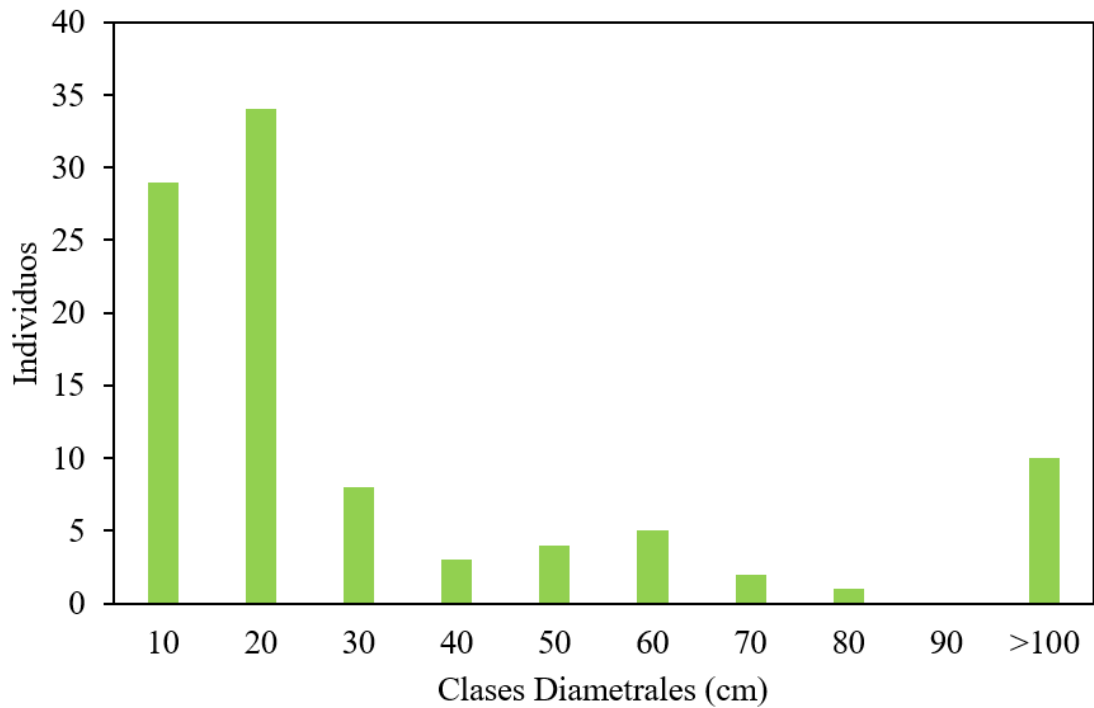


Fig. 2.12. Distribución de las clases diametrales presentes en el estrato arbóreo de la selva en galería de la Selva I del Parque Nacional Chaco, Chaco, Argentina.

Quintana (EQU)

El área está intensamente intervenida y se registra extracción de madera, presencia de equinos y vacunos (Fig. 2.10.B). El suelo presenta baja erosión, con un estrato de hojarasca de 3 cm de profundidad. En las transectas se registraron 30 árboles con diámetro mayor a 30 cm, de los cuales 12 árboles eran semilleros. Se diferenciaron árboles correspondientes a todas las clases diamétricas, sin embargo, solo uno con DAP de 60 cm (Fig. 2.13).

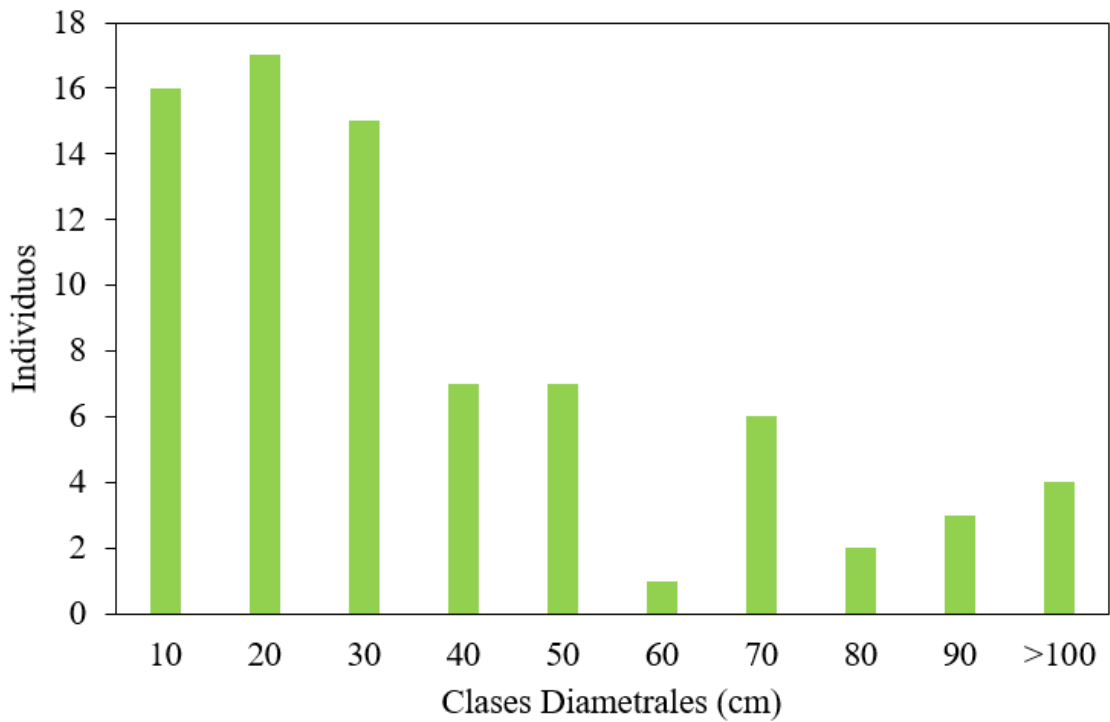


Fig. 2.13. Distribución de las clases diametrales presente en el estrato arbóreo de la selva en galería de la Estancia Quintana, Chaco, Argentina.

El Bagual (EBA)

El bosque de ribera estudiado se extiende sobre el margen del río Zapirán. El ganado vacuno ingresa frecuentemente (Fig. 2.11.C). El suelo presenta un estrato de hojarasca de 7 cm de profundidad. Se registraron 51 árboles con DAP mayor a 30 cm (DAP), de los cuales 14 eran semilleros. En todas las clases diametrales se registraron más de dos ejemplares arbóreos (Fig. 2.14).

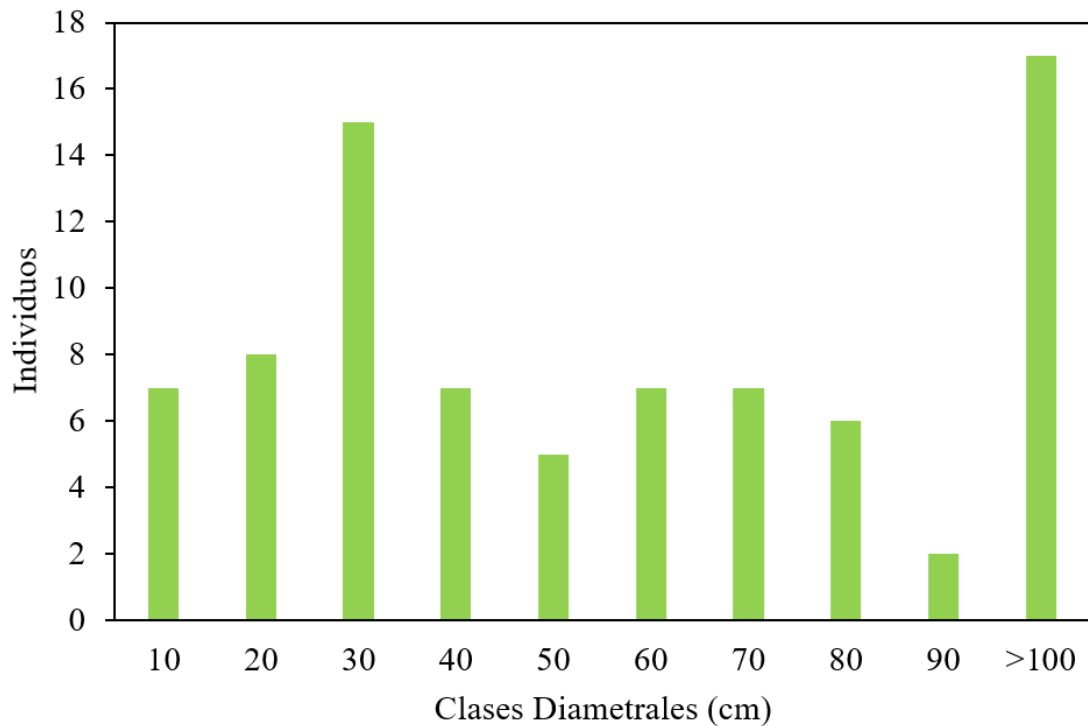


Fig. 2.14. Distribución de las clases diametrales presente en el estrato arbóreo de la selva en galería de la Estancia El Bagual, Chaco, Argentina.

Antequera (PAN)

La selva muestreada en Antequera se extiende a lo largo de 800 m sobre la ribera del río Tragadero. Se observa una intensa actividad antrópica, presencia de equinos, extracción de madera y acumulación de basura (Fig. 2.15.A). El suelo del área no presenta erosión, el estrato de hojarasca tiene un espesor de 5 cm. Se registraron 19 árboles vivos con diámetro mayor a 30 cm, de los cuales siete árboles eran semilleros. No se observaron ejemplares en dos clases diamétricas y en la clase de 50 cm solo se identificó un ejemplar (Fig. 2.16).

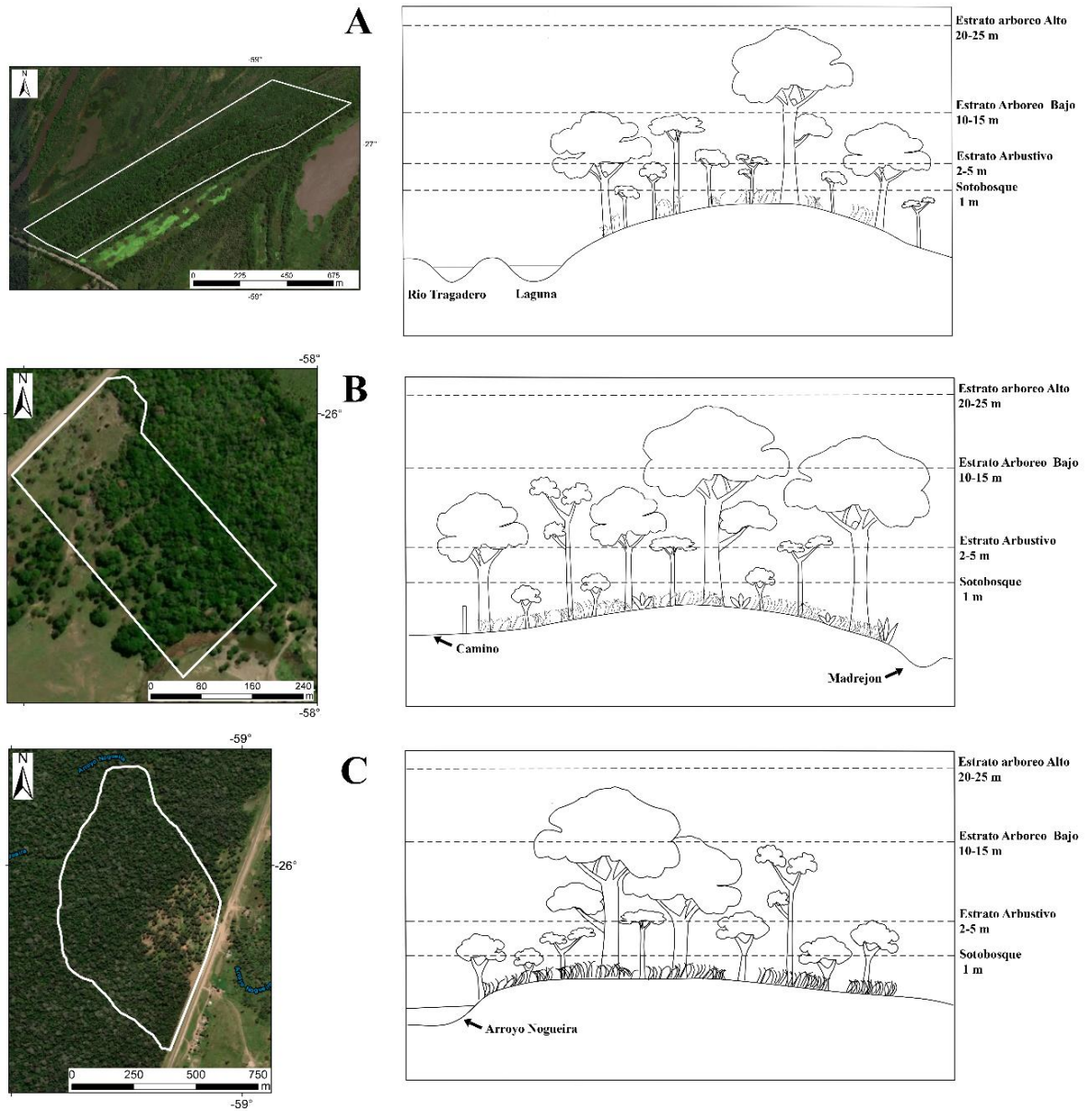


Fig. 2.15. Vista satelital y perfiles de las selvas en galería con un estado desfavorable de conservación en la provincia del Chaco, Argentina. **A.** Puerto Antequera. **B.** General Vedia. **C.** Parque Provincial Pampa del Indio. Línea blanca: área de la selva. Línea azul: antiguo meandro. Líneas negras en los perfiles indican la presencia de enredaderas en el área.

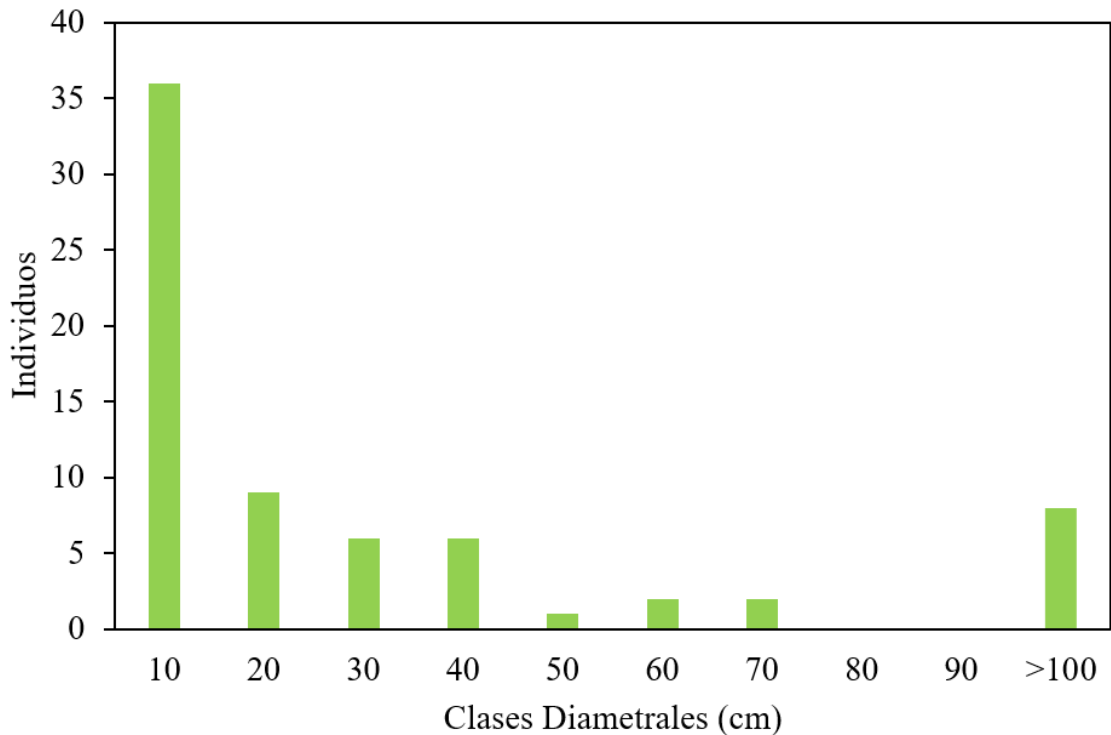


Fig. 2.16. Distribución de las clases diametrales presente en el estrato arbóreo de la selva en galería en Puerto Antequera, Chaco, Argentina.

General Vedia (VED)

La selva en galería se desarrolla al lado de un antiguo cauce abandonado del Río de Oro. En esta selva riparia se puede observar evidente presión de actividad antropogénica, ingreso de ganado, incendios y extracción de madera (Fig. 2.15.B). El suelo del área presenta un estrato de hojarasca con una profundidad de 3 cm. Se registraron 43 árboles con DAP > 30 cm, de los cuales 11 árboles eran semilleros. En todas las clases diametrales se registraron ejemplares, sin embargo, las clases diamétricas de 50 cm y 70 cm se consideran ausentes por contar con menos de dos árboles (Fig. 2.17).

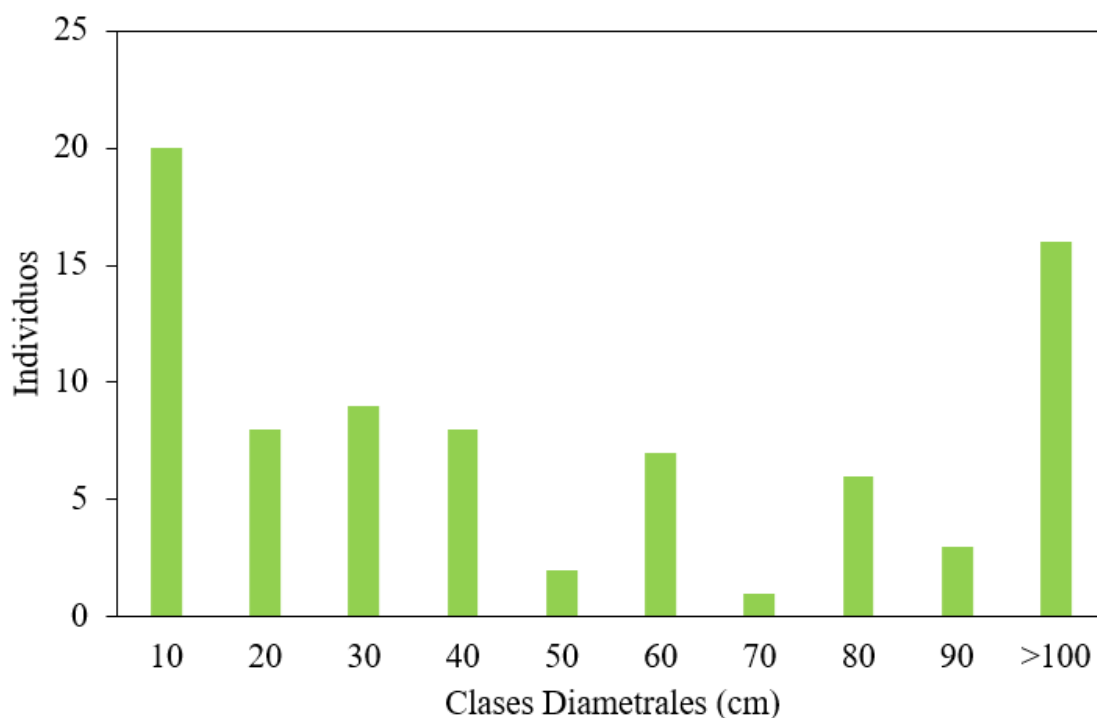


Fig. 2.17. Distribución de las clases diametrales presente en el estrato arbóreo de la selva en galería de General Vedia, Chaco, Argentina.

Parque Provincial Pampa del Indio (PIN)

El área se encuentra protegida, sin embargo, es frecuente el hallazgo de huellas y deposiciones del ganado y deposición de basura. El albardón sobre el que se desarrolla la selva se encuentra rodeado por un pronunciado meandro, extendiéndose sobre la ribera del Arroyo Nogueira (Fig. 2.15.C). El suelo presenta erosión, con un estrato de hojarasca con una profundidad de 3 cm. Se registraron 61 árboles con diámetro mayor a 30 cm, de los cuales ocho eran semilleros. No se registraron individuos en las clases diamétricas de 20 cm, 30 y 70 cm (Fig. 2.18).

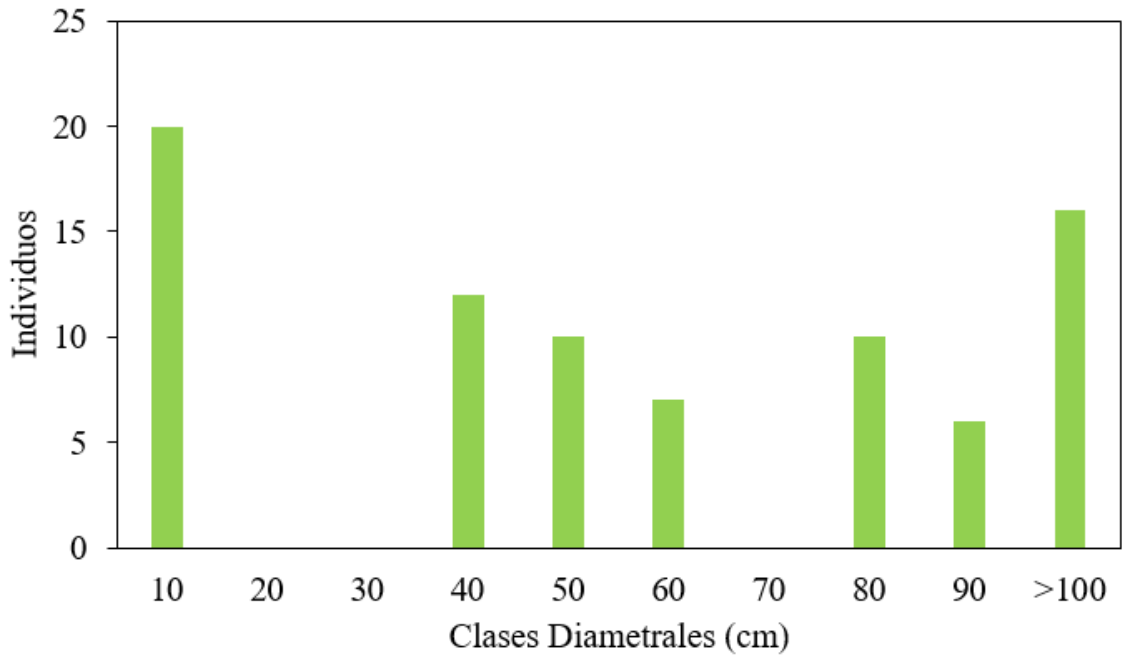


Fig. 2.18. Distribución de las clases diametrales presente en el estrato arbóreo de la selva en galería del parque Provincial Pampa del Indio, Chaco, Argentina.

En la Tabla 2.2 se indican los valores de los indicadores utilizados para caracterizar las selvas en galería, los puntajes asignados y el estado de conservación resultante.

Las selvas en galería de San Carlos (ESC), Parque Nacional Chaco II (PC2) y la reserva Los Chaguares (RCH) se clasificaron como selvas con estado de conservación bueno (Tabla 2.2). Este estado de conservación se caracterizó por ausencia de árboles en menos de dos clases diamétricas, cobertura vegetal superior al 71%, presencia de más de 20 árboles semilleros con DAP superior a 30 cm, están localizadas en áreas con protección efectiva (en Parque Nacional o reserva privada) o bien la actividad antrópica es reducida como en el caso de ESC.

Las selvas en galerías Quintana (EQU), El Bagual (EBA) y Parque Nacional Chaco I (PC1) se clasificaron como selvas con estado de conservación intermedio. Este estado de conservación se caracterizó por un menor número de árboles de DAP mayor a 30 cm, y de semilleros y una mayor intervención antrópica.

Las selvas en galerías de Vedia (VED), Antequera (PAN) y Parque Pampa del Indio (PIN) se clasificaron como selvas con estado de conservación desfavorable, caracterizadas por un valor de cobertura vegetal inferior al 66% (ver rango en Tabla 2.2), bajo número de árboles semilleros (menos de 11), valores altos del Índice de huella

humana global, niveles de actividad antrópica elevados, incluso la selva del Parque Provincial Pampa del Indio que evidencia rastros de entrada de ganado.

Tabla 2.2. Valores de los descriptores, puntaje resultante y categorización de las selvas en galería, provincia del Chaco, Argentina. Periodo 2017-2018.

Loc	Cobertura (%)	N° Árboles DAP > 30 cm	N° Árboles semilleros	Presencia de las clases diamétricas	Uso del suelo	IHH (%)	Puntaje asignado	EC
ESC	77.04 (3)	56 (3)	36 (3)	10/10 (3)	APC (2)	35 (2)	16	ECB
PC2	71.36 (3)	33 (3)	22 (3)	9/10 (3)	APS (3)	15 (3)	18	ECB
RCH	85.33 (3)	31 (3)	24 (3)	9/10 (3)	APS (3)	35 (2)	17	ECB
EQU	47.74 (1)	30 (2)	12 (2)	9/10 (3)	ANP (1)	15 (3)	12	ECI
EBA	76.43 (3)	51 (3)	14 (2)	10/10 (3)	ANP (1)	25 (2)	14	ECI
PC1	69.42 (2)	25 (2)	13 (2)	8/10 (2)	APS (3)	15 (3)	14	ECI
VED	65.87 (2)	43 (3)	11 (2)	8/10 (2)	ANP (1)	50 (1)	11	ECD
PAN	65.3 (2)	19 (1)	7 (1)	7/10 (2)	ANP (1)	50 (1)	8	ECD
PIN	37.41 (1)	61 (3)	8 (1)	7/10 (2)	APC (2)	25 (2)	11	ECD

Entre paréntesis se reporta los puntos asignados de cada descriptor según la Tabla 2.1.

El puntaje final corresponde a la adición de puntos asignados a los descriptores de cada uno de los seis indicadores utilizados para categorizar a las selvas en galería (ver Tabla 2.1).

Loc. Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (EQU), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN)

DAP. Diámetro a la altura del pecho

IHH. Índice de Huella Humana.

APS. Área protegida. Sin actividad antrópica.

APC. Área protegida. Con baja actividad antrópica.

ANP. Área no protegida.

EC. Estado de conservación: Bueno (ECB), Intermedio (ECI) y Degradado (ECD).

2.3. Variables Ambientales del área de estudio

El clima del Chaco Oriental es subtropical húmedo sin estación seca definida, caracterizado por una estación estival calurosa (Morello 2012). La temperatura media anual es de 21°C, con valores medios de temperatura en verano de 28°C, máximas absolutas de 44.9°C y en invierno de 18°C, y las mínimas absolutas de -3°C. La precipitación anual es de 1300 mm disminuyendo en sentido oeste a 750 mm. Esta ecorregión presenta una baja pendiente de sentido oeste-este y un régimen estacional de sus ríos. Esto genera una topografía local irregular, con áreas anegadas donde sobresalen elevados albardones (Ginzburg y Adámoli 2006).

Durante el período de muestreo de hormigas, las variables ambientales de temperatura y humedad se registraron empleando un dispositivo de monitoreo y registro de datos en tiempo real (Data Logger), el cual se colocó en el sotobosque y se mantuvo activo durante todo el periodo de colecta 48 hs. La temperatura registrada varió en el rango de 14° - 40° C y la humedad relativa entre el 30% y 100%. Los valores de precipitación fueron obtenidos del SIGA (Sistema de información y Gestión Agrometeorológico) desarrollado por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA 2021). Este parámetro presentó valores máximos de 243 mm (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Variables climáticas y parámetros ambientales registrados en cada área de muestreo en el Chaco Húmedo, provincia del Chaco, Argentina (octubre 2017 a marzo de 2018)

Loc	Temperatura (°C)			Humedad Relativa (%)			Precipitaciones (mm)		Distancia al río (m)
	mínima	máxima	media	mínima	máxima	media	14 días antes	30 días antes	
ESC	20.1	30.4	25.46	47	66	55.6	100.58	110.99	146.54
PC2	20.2	34.8	26.32	34.1	94.5	75.88	3.05	243.84	25.38
RCH	23.2	34.7	29.08	30	68	47.72	48.28	106.94	92.95
EQU	24.1	39.7	29.26	34.4	79.6	64.17	38.1	141.47	217.82
EBA	17.6	35.2	26.4	33.4	99.9	66.65	98.29	163.57	31.72
PC1	14.8	36.5	23.89	38.4	95.9	71.54	3.05	243.84	14.33
VED	20.1	24.2	21.5	70	79	74.33	3.3	111.68	128.14
PAN	19	28	23.67	51.3	100	76.84	42.18	90.86	204.37
PIN	23	34	26.79	49	100	82.04	50.3	139.57	39.51

Loc: Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (EQU), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

Valores de temperatura y humedad registrados con el Data Logger.

Precipitaciones acumuladas 30 días antes del muestreo y 14 días antes del muestreo. Valores obtenidos del sistema de información del INTA.

2.4. Diseño experimental

Los muestreos se llevaron a cabo en las épocas de mayor actividad de hormigas, desde octubre de 2017 a marzo de 2018, en nueve selvas en galería ubicadas en el Chaco Húmedo. La distancia mínima entre las selvas fue de al menos 1.5 km, con el fin de asegurar la independencia entre las áreas.

Sobre cada transecta de 500 m utilizada para la caracterización de las selvas se muestrearon los primeros 200 m y los 200 m finales, separando ambas subtransectas por una distancia de 100 m (Fig. 2.19). En cada transecta se definieron 20 puntos de

recolección cada 10 m. En cada punto se emplearon tres métodos de recolección: recolección de 1m² de hojarasca, golpeteo de follaje y captura manual. Se recolectaron un total de 1080 muestras ((20 hojarasca + 20 golpeteo + 20 captura manual) x 2 transectas x 9 localidades).

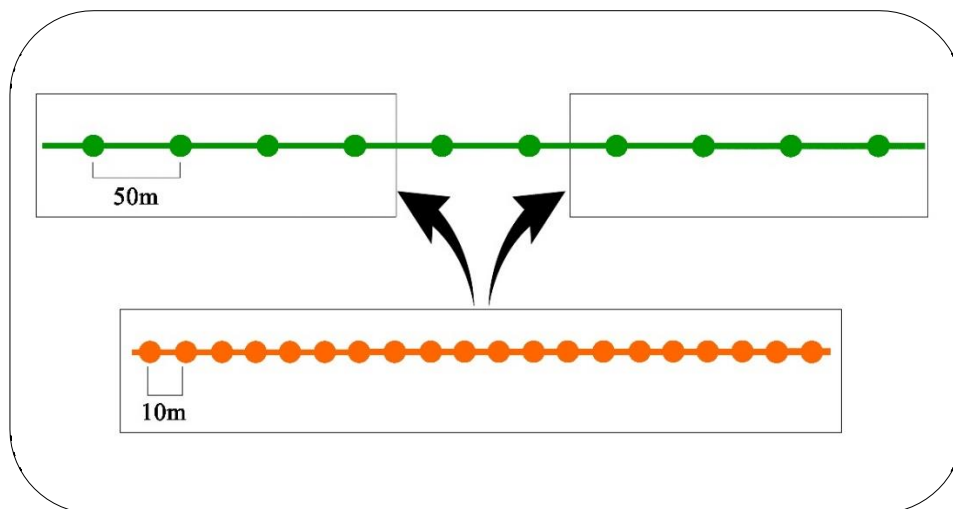


Fig. 2.19. Esquema con la distribución de las transectas. La línea verde marca la transecta de 500 m usada para la caracterización de las selvas (puntos verdes indican los puntos de muestreo de vegetación). La línea naranja marca la transecta de 200m usada para el muestreo de hormigas (puntos naranjas indican los puntos de muestreo).

2.5. Método de recolección

Para el relevamiento de formícidos se procedió de acuerdo con las recomendaciones del protocolo ALL, desarrollado como propuesta para un relevamiento rápido y estandarizado de hormigas en un ambiente húmedo y boscoso (Agosti y Alonso 2003).

En cada punto se emplearon los siguientes métodos estandarizados:

- Recolección de 1 m² de hojarasca, que se tamizó por un cernidor con una abertura de malla de 1x1cm, para eliminar las ramas y hojas grandes. Las muestras obtenidas del tamizado se procesaron en el laboratorio en sacos mini Winkler (Fig. 2.20) que permanecieron instalados durante 48 hs. Las muestras obtenidas fueron conservadas en frascos con alcohol para su posterior depuración y conteo de ejemplares.

- Golpeteo de follaje, se cubrió con un lienzo de 1 m² de superficie debajo de la copa de un árbol y posteriormente se realizaron tres series de golpeteos. Al final de cada serie se recolectaron los especímenes caídos con pinza entomológica y aspirador.

- Captura manual de especies sobre el suelo y la vegetación, empleando pinceles y pinzas entomológicas. La recolección abarcó un área de 5 metros alrededor del punto de muestreo. Se empleó un esfuerzo de muestreo de 3 horas/hombre/selva.

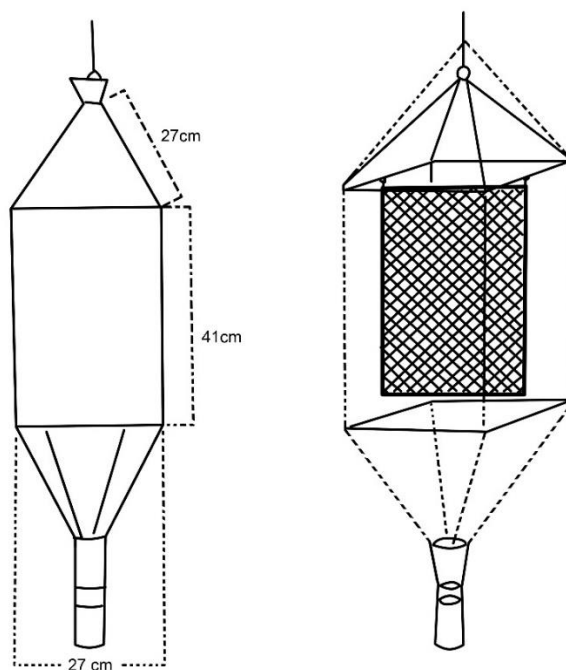


Fig. 2.20. Esquema del saco mini-winkler usados para el procesamiento de las muestras de hojarasca. Modificado de Agosti *et al.* 2000.

Todos los especímenes capturados se conservaron en recipientes plásticos con alcohol 70%, rotulados con información de la localidad, fecha, recolector y técnica de captura hasta su posterior depuración, determinación taxonómica y montaje o conservación definitiva.

2.6. Identificación y preservación del material

Los especímenes se identificaron, previo montaje, mediante un microscopio estereoscópico Carl ZeissStemi DV4. Para la identificación taxonómica se utilizaron las claves de Kusnezov (1956); Cuezzo (2000); Palacio y Fernández (2003); Wilson (2003); Schmidt y Shattuck (2014); entre otros y se compararon con material presente en la colección de la cátedra de Biología de los Artrópodos de la Universidad Nacional del Nordeste (CARTROUNNE) y la colección del Instituto-Fundación Miguel Lillo (IFML),

Tucumán, Argentina. El material se determinó al menor nivel taxonómico posible (subfamilia, género y/o especie). En los casos donde no fue posible la determinación específica, se identificaron morfoespecies agrupándolas sobre la base de caracteres morfológicos diferenciables (Krell 2004; Majka y Bondrup-Nielsen 2006). Los formícidos fueron depositados en las colecciones CARTROUNNE e IFML.

Los especímenes recolectados se conservaron en tubos tipo Eppendorf, agrupados según taxón y localidad de muestreo. Al menos un ejemplar de cada taxón fue preparado en seco con técnica de doble montaje.

2.7. Confección de mapas

Se confeccionaron mapas para una mejor la comprensión del área de estudio y visualizar los datos del inventario y los análisis biogeográficos. Los mapas fueron elaborados utilizando el software ArcGIS versión 10.5 empleando la proyección WGS84. Con el software Google Earth se construyeron polígonos y se marcaron las localidades, previamente georreferenciadas, estos datos se convirtieron al formato kmz para ser procesados posteriormente en el ArcGIS (SRI 2016). Las capas utilizadas se descargaron de las bases de datos de la Administración de Parques Nacionales, el Instituto Geográfico Nacional y la Red Internacional de Información sobre Ciencias de la Tierra (WCS 2005; APN 2017; ING 2021).

2.8. Análisis de Datos

Para responder a los objetivos planteados se elaboró una matriz de datos a partir de la cual se efectuaron distintos análisis que se detallan en los capítulos correspondientes. Los datos cuantitativos recopilados se analizaron mediante técnicas de estadística descriptiva y se efectuaron análisis de endemismo.

La estructura de los ensamblajes de formícidos se analizó mediante análisis tradicionales de diversidad e índices de diversidad verdadera. También se emplearon medidas no neutras como los índices de diversidad funcional y diversidad taxonómica para evaluar la estructura de los ensamblajes estudiados. La diversidad funcional se estimó a partir de rasgos morfométricos continuos y se caracterizó en base a los atributos ecológicos a los gremios funcionales de hormigas.

INVENTARIO DE LAS ESPECIES DE FORMICIDAE (HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) Y CLAVE PARA LAS SUBFAMILIAS PRESENTES EN EL CHACO HÚMEDO

Parte de este Capítulo ha sido publicado en:
Cuezzo, F. & Larrea, D.D. (2019). Formicidae (Hymenoptera) species from Argentina
and Uruguay. [Acceso 18/04/2021]. <<https://biodar.unlp.edu.ar/formicidae>>

**Las listas son el origen de la cultura, y por supuesto de la
historia del arte y de la literatura**

Umberto Eco

Capítulo 3: Inventario de las especies de Formicidae (Hymenoptera: Formicoidea) y clave para las subfamilias presentes en el Chaco Húmedo

3.1. Introducción

Formicidae es uno de los grupos de insectos más abundantes en los ecosistemas terrestres, se distribuyen prácticamente en todos los ambientes desde áridos desiertos hasta selvas ribereñas sometidas a largos periodos de inundación (Fernández 2003) y desde el nivel del mar hasta una altitud que excede los 4000 msnm (Beutel *et al.* 2013).

El Neotrópico, es la región con mayor riqueza y número de endemismos, con alrededor de 3000 especies de hormigas (Fernández y Sendoya 2004), lo que representa cerca del 23% del total de especies actuales registradas a nivel mundial. Además de su diversidad biológica, las hormigas presentan una gran variedad de comportamientos, hábitos alimenticios e interacciones con otros organismos, interviniendo en importantes procesos como la dispersión de semillas y la dinámica del suelo (Arcila y Lozano-Zambrano 2003; Kaspari 2003).

Argentina por su ubicación geográfica, extensión longitudinal y topografía incluye una gran variedad de ecorregiones, desde las extensas estepas patagónicas a las elevadas selvas lluviosas de las yungas (Matteucci 2007; Arana *et al.* 2017, 2021). Estas condiciones favorecen el establecimiento de una fauna muy rica de formícidos reconociéndose para el país un total de 669 especies distribuidas en 77 géneros y 10 subfamilias (Tabla 3.1), muchas de ellas endémicas (Cuezzo y Larrea 2019). La riqueza de especies de hormigas de Argentina presentaría valores intermedios si lo comparamos con otros países de la región como Chile (84 especies), Uruguay (104 especies), Bolivia (441 especies), Paraguay (445 especies), Colombia (906 especies) y Brasil (1521 especies) entre otros (Fernández y Sendoya 2004; Wild 2007; Baccaro *et al.* 2015).

Cuezzo y Larrea (2019) reportan la presencia de 169 especies en la provincia de Formosa, 136 especies en la provincia del Chaco, 144 especies en la provincia de Corrientes y 186 especies en Santa Fe. Estos números se consideran subestimados, debido a que existen vastas áreas, como la ecorregión del Chaco Húmedo, con escasos datos sobre la biodiversidad de hormigas (Cuezzo 1998). Así mismo, estratos específicos como la hojarasca, dosel y la región hipogea de distintos ambientes han sido muy poco estudiados.

Dada la escasez de conocimientos en muchos ecosistemas del país, es indispensable el desarrollo de estudios que permitan inventariar, catalogar, mapear la biodiversidad en la región y evaluar el rol crucial que desempeñan estos insectos en la estructura y función de estos ecosistemas terrestres (Cuezzo 1998; Calcaterra *et al.* 2021). Los inventarios nos brindan información valiosa sobre la biodiversidad, estructura y función de los diferentes niveles jerárquicos de las especies en los diferentes ambientes, indispensable para la toma de decisiones en los programas de manejo y conservación de los ecosistemas (Villarreal *et al.* 2006).

La identificación de los organismos en los distintos niveles taxonómicos es necesaria para la confección de un inventario, para lograr este objetivo las claves de identificación son herramientas indispensables. Kusnezov (1978), desarrolló la primera clave de identificación para las subfamilias, géneros y especies de hormigas de la Argentina. Sin embargo, no está disponible una clave actualizada para la fauna de formícidos de Argentina, aunque las confeccionadas por Bolton (1994) y Palacio y Fernández (2003) resultan útiles aunque sólo permiten la identificación hasta nivel genérico y se encuentran desactualizadas debido a los constantes cambios en la taxonomía del grupo. Por otra parte, la monofilia de los formícidos está bien demostrada, aunque sus relaciones internas actualmente presentan conflictos e incertidumbres, producto de la posible convergencia de caracteres morfológicos, lo que dificulta la construcción de límites claros entre los distintos grupos y por lo tanto la determinación de ciertas taxa (Ward 2007). Algunos de los cambios más relevantes en la sistemática de hormigas en las últimas décadas son la polifilia de Ponerinae (Bolton 2003) y Cerapachyinae (Brady *et al.* 2014) y la reclasificación de las tribus de Myrmicinae (Ward *et al.* 2014) y la reclasificación de los géneros de Ectaheteromorphas (Ectatomminae, Heteroponerinae) (Camacho *et al.* 2022), así como la polifilia de *Pachycondyla* Smith (Schmidt y Shattuck 2014) y *Trachymyrmex* Forel (Solomon *et al.* 2019). Por todo esto es indispensable contar con una clave taxonómica que sintetice todos estos nuevos aportes a la sistemática del grupo. Además, el desarrollo de inventarios que permitan identificar posibles nuevas especies y/o nuevos registros de especies para el Chaco Húmedo y la Argentina es necesario para lograr una buena caracterización de los ensambles de hormigas de esta región tan amenazada por la actividad antrópica. Asimismo, tanto los inventarios como la generación de claves taxonómicas son la base para el desarrollo de futuros estudios ecológicos, de

conservación, determinación de áreas de endemismos y comprender el rol que cumplen estos ensamblajes en los ecosistemas.

Este capítulo se propone inventariar los ensamblajes de hormigas presentes en las selvas en galería del Chaco Húmedo. Por esta razón se plantean las siguientes cuestiones: 1) ¿Los inventarios exhaustivos de la mirmecofauna podrían definir taxones endémicos para la región del Chaco Húmedo?; 2) ¿Las áreas estudiadas podrían aportar nuevos registros para la región y/o taxones desconocidos para la ciencia?; 3) ¿Es posible sintetizar los nuevos aportes en la sistemática de hormigas en una clave pictórica?

Tabla 3.1. Subfamilias de hormigas, número de géneros y especies para cada subfamilia de hormigas de Argentina. *Representantes fósiles de la familia Formicidae.

Subfamilia	Número de géneros	Número de especies
Amblyoponinae Forel, 1893	3	5
Dolichoderinae Forel, 1878	7	78
Dorylinae Leach, 1815	6	43
Ectatomminae Emery, 1895	3	17
Formicinae Latreille, 1809	6	114
Heteroponerinae Bolton, 2003	2	5
Myrmeciinae Emery, 1877	1*	2*
Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835	36	340
Ponerinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835	11	38
Proceratiinae Emery, 1895	2	2
Pseudomyrmecinae Smith, 1952	1	27
TOTAL	77	669

3.1. Objetivos

- Desarrollar un inventario de las especies de hormigas y reportar los nuevos registros encontrados para el Chaco Húmedo y la Argentina.
- Generar claves ilustradas que permitan la identificación futura de las subfamilias de hormigas presentes en el Chaco Húmedo.

3.2. Materiales y Métodos

¿Los inventarios exhaustivos de la mirmecofauna podrían definir taxones endémicos para la región del Chaco Húmedo?

El presente inventario se desarrolló a partir de datos provenientes de muestreos efectuados en el marco de esta tesis en selvas en galería de la provincia del Chaco, registros bibliográficos correspondientes a especímenes recolectados en diferentes ambientes en las provincias de Formosa, Chaco, Corrientes y Santa Fe (Argentina) y diecisiete localidades de Brasil y Paraguay y material depositado en la colección CARTROUNNE proveniente de muestreos efectuados con anterioridad a esta tesis. Todas las localidades registradas están incluidas en el distrito Chaco Húmedo (Fig. 3.1; Tabla 3.2).

La información bibliográfica fue obtenida y georreferenciada empleando la página *antmaps.org* (Janicki *et al.* 2016), la cual visualiza la información de la base de datos GABI (Guénard *et al.* 2017). Esta base de datos es una importante herramienta y representa un punto de partida para caracterizar y comprender la distribución geográfica de una especie o grupo de hormigas. Los datos georreferenciados en este sistema fueron verificados, para ello se realizó una búsqueda de los artículos científicos referenciados en la base de datos para cada punto y especie y se corroboró las coordenadas proporcionadas por la página web *antmap*.

Para organizar el inventario se siguió la clasificación de subfamilias y géneros propuesta por el catálogo en línea *AntCat* (www.antcat.org) más actualizado en sistemática de hormigas, en el cual se recopilan todos los cambios en las relaciones entre los distintos grupos de Formicidae (Bolton 2020). Las subfamilias, géneros y especies se ubicaron en orden alfabético, con su nombre válido, autor y año de publicación.

2) ¿Las áreas estudiadas podrían aportar nuevos registros para la región y/o taxones desconocidos para la ciencia?

Para evaluar los nuevos registros se contrasto el inventario construido con los datos de distribución conocidos para las especies empleando la base de datos GABI (Guénard *et al.* 2017) y los catálogos más actualizados de hormigas para la región (Fernández y Sendoya 2004; Wild 2007) y Argentina (Cuezco y Larrea 2019).

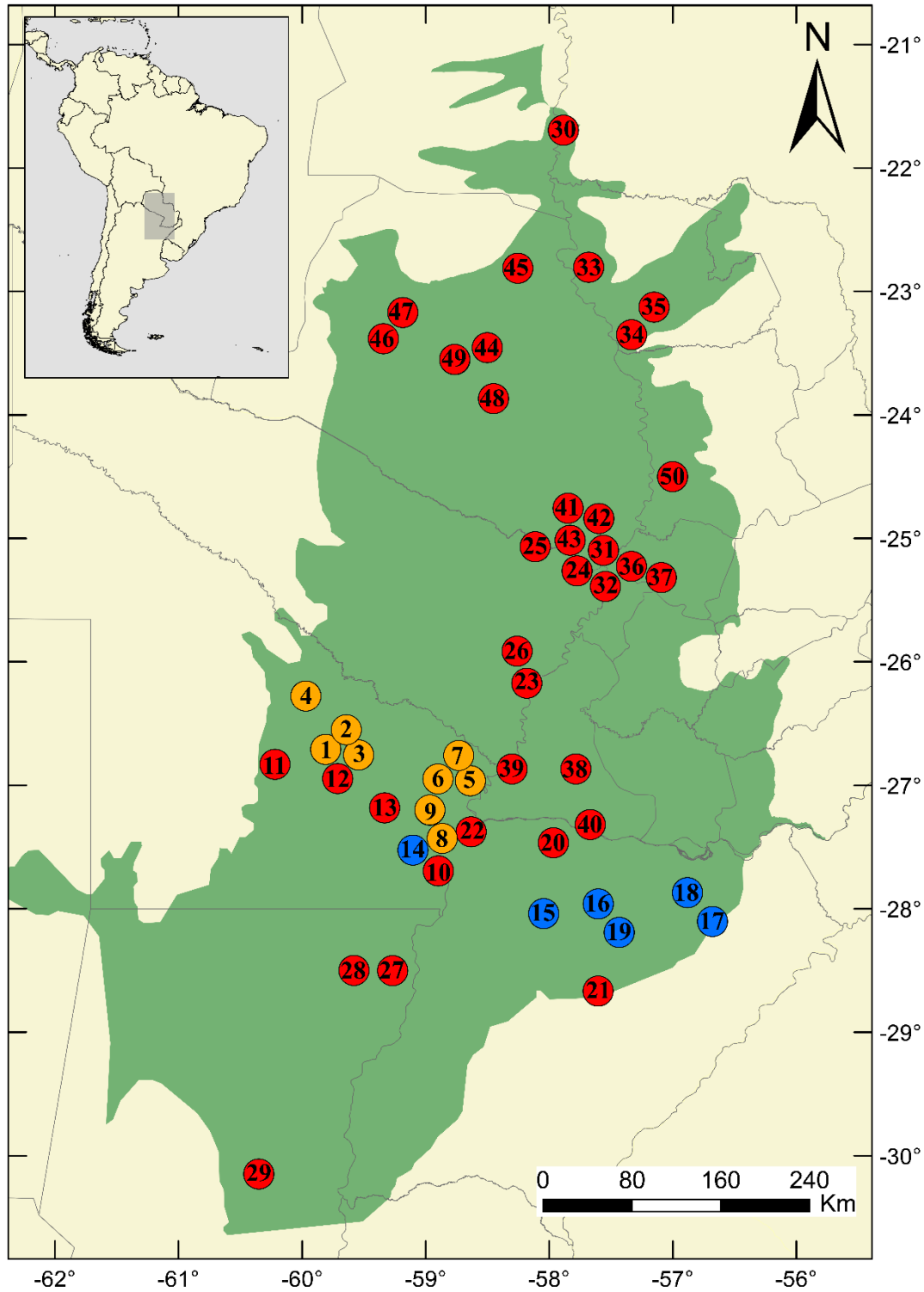


Fig. 3.1. Mapa del Chaco Húmedo y localidades donde fueron registradas las especies de Formicidae incorporadas en el inventario (ver referencias en Tabla 3.2). En el mapa se reportan los datos bibliográficos (puntos rojos), los datos de colecciones (puntos azules) y los datos de muestreos realizados en esta tesis (puntos naranjas).

Tabla 3.2. Localidades del Chaco Húmedo donde se registraron especies de Formicidae.

País	Provincia/Estados/ Departamento	Localidades	Coordenadas geográficas	Fuente de dato	Ref. en Figura 1
Argentina	Chaco	Parque Nacional Chaco 1	26°48'14.8"S 59°36'28.4"W	a, c	1
		Parque Nacional Chaco 2	26°47'1.67"S 59°36'18.4"W	a	2
		Estancia Quintana	26°48'01.7"S 59°36'00.4"W	a	3
		Parque Pampa del Indio	26°16'40.2"S 59°58'06.2"W	a	4
		Estancia San Carlos	26°57'46.1"S 58°38'12.0"W	a	5
		Vedia	26°56'01.4"S 58°38'52.7"W	a	6
		Estancia El Bagual	26°47'33.6"S 58°44'02.2"W	a	7
		Puerto Antequera	27°25'41.9"S 58°51'58.8"W	a	8
		Reserva Los Chaguares	27°20'01.5"S 58°58'01.5"W	a	9
		Reserva Natural Colonia Benítez	27°19'06.4"S 58°56'58.3"W	b, c	10
		Sáenz Peña	26°29'11.5"S 60°08'11.3"W	c	11
		15 km de Colonia Elisa	26°56'42.0"S 59°42'35.0"W	c	12
		km 61 sobre Ruta 16	27°10'58.8"S 59°19'58.8"W	c	13
		Estancia San Francisco	27°30'30.2"S 59°04'53.2"W	b	14
Corrientes		Mburucuyá	28°02'25.1"S 58°02'36.2"W	b	15
		San Miguel	28°01'03.8"S 57°34'34.4"W	b	16
		Galarza	28°06'07.4"S 56°40'24.9"W	b	17
		Cambyreta	27°52'06.9"S 56°52'49.6"W	b	18
		San Nicolás	28°09'32.2"S 57°26'42.1"W	b	19
		5 km al SE de la Laguna Vallejos	27°26'12.8"S 58°03'39.7"W	c	20
		Rincón de Socorro	28°38'16.2"S 57°25'06.5"W	a, b	21
		Capital	27°33'00.0"S 58°40'58.8"W	c	22
Formosa		Formosa	26°10'15.8"S 58°08'26.0"W	c	23
		Clorinda	25°14'49.8"S 57°44'50.2"W	c	24
		Parque Nacional Pilcomayo	25°04'55.3"S 58°04'01.0"W	c	25
		Mojón de Fierro	26°02'28.5"S 58°02'40.2"W	c	26
Santa Fe		Villa Ocampo	29°07'59.2"S 59°39'11.6"W	c	27
		Villa Ana	28°30'00.0"S 59°34'48.0"W	c	28

		Vera y Pintado	30°09'00.0"S 60°21'00.0"W	c	29
Brazil	Mato Grosso del Sur	Porto Murтинho	21°41'39.8"S 57°52'59.9"W	c	30
		San Lorenzo	25°16'00.0"S 57°19'00.0"W	c	31
Paraguay		Villa Elisa	25°23'54.5"S 57°34'15.7"W	c	32
	Concepción	Puerto Max	22°43'30.6"S 57°43'45.9"W	c	33
		Kurusu Isabel	23°21'24.3"S 57°20'19.9"W	c	34
		Ruta 5. 3k SE Concepción	23°23'17.8"S 57°24'18.2"W	c	35
	Cordillera	Caacupé	25°23'00.0"S 57°09'00.0"W	c	36
		San Bernardino	25°21'00.0"S 57°20'00.0"W	c	37
	Ñeembucú	Cerrito	26°49'30.6"S 57°42'53.5"W	c	38
		Pilar	26°52'00.0"S 58°18'00.0"W	c	39
		Cerrito	27°19'01.2"S 57°40'01.2"W	c	40
	Presidente Hayes	Benjamín Aceval	25°00'00.6"S 57°32'43.5"W	c	41
		Rio Confuso, Ruta 9, Chaco	25°09'48.5"S 57°35'20.0"W	c	42
		Villa Hayes	25°16'00.0"S 57°40'00.0"W	c	43
		5k SE Pozo Colorado	23°33'07.7"S 58°45'51.2"W	c	44
		Estancia San Pedro	22°48'35.6"S 58°15'14.0"W	c	45
		1 km de Estancia Yatamasit	23°22'00.0"S 59°20'00.0"W	c	46
		Zona Rio Verde	23°13'04.3"S 59°12'10.6"W	c	47
		Monte Lindo	23°54'19.2"S 58°25'09.9"W	c	48
		Rio Verde	23°33'07.7"S 58°45'51.2"W	c	49
	San Pedro	Puerto Rosario	22°45'27.4"S 58°16'33.9"W	c	50

Leyenda: Ref., referencia; a, muestras; b, colección entomológica; c, registro bibliográfico.

3) ¿Es posible sintetizar los nuevos aportes en la sistemática de hormigas en una clave pictórica?

Confección de la clave pictórica para subfamilia del Chaco Húmedo

Se utilizaron las claves de Bolton (1994) y Palacio y Fernández (2003) como referencias para la confección de la clave pictórica presentada, se tuvieron en consideración las subfamilias surgidas a partir de las hipótesis filogenéticas más recientes (Ward *et al.* 2005; Ward 2007; Brady *et al.* 2014). Se actualizó la clave de Palacio y Fernández (2003) empleando los caracteres taxonómicos más relevantes para diferenciar las dicotomías. Posteriormente se confeccionaron ilustraciones a partir de material de referencia depositado en la colección CARTROUNNE. Las ilustraciones se realizaron con una tableta Wacom Intuios Art, empleado el software de editor de fotografías y gráficos Adobe Photoshop.

3.3. Resultados

Se identificaron en total 508 especies/morfoespecies, 25 de estas especies fueron reportadas por las tres fuentes de información (Tabla 3.3 y Tabla A.2).

Se cita por primera vez en Argentina el género *Platythyrea* (*P. exigua* Kempf). Por otro lado, se reportan por primera vez las siguientes especies para la Argentina *Dolichoderus germaini* Emery; *Leptogenys pusilla* (Emery); *Pheidole capillata* Emery; *Pheidole synarmata* Wilson; *Strumigenys dyseides* Bolton (Tabla 3.3). Las últimas tres especies mencionadas son registros nuevos para el Chaco Húmedo además de *Dorymyrmex pyramicus* (Roger); *Pseudomyrmex denticollis* (Emery); *Procryptocerus goeldii* Forel; *Procryptocerus hylaeus* Kempf; *Rogeria scobinata* Kugler, C.; *Strumigenys lilloana* (Brown).

Los géneros más diversos registrados en el Chaco Húmedo fueron *Camponotus* Mayr (46 especies) y *Pheidole* Westwood (38 especies). Las especies de mayor distribución, registradas en más de cinco localidades dentro del Chaco Húmedo, fueron *Crematogaster crinosa* Mayr, *Dorymyrmex thoracicus* Gallardo, *Ectatomma brunneum* Smith, *Linepithema humile* (Mayr), *Nesomyrmex spininodis* (Mayr), *Nylanderia fulva* (Mayr), *Octostruma balzani* (Emery), *Pseudomyrmex gracilis* (Fabricius), *Solenopsis invicta* Buren, *Strumigenys eggersi* Emery y *Wasmannia auropunctata* (Roger).

Las siguientes ocho especies fueron registradas como taxones exclusivos del Chaco Húmedo hasta el momento: *Acanthostichus longinodis* Mackay, W.P, *Camponotus fiebrigi* Forel, *Crematogaster thalia* Forel, *Eciton mexicanum argentinum* Borgmeier, *Mycetomoellerius fiebrigi* (Santschi), *Oxyepocus striatus* Mackay, W.P. y Delsinne, *Strumigenys insolita* Bolton y *Strumigenys siagodens* (Bolton).

Tabla 3.3. Inventario de las especies de Formicidae registradas en el Chaco Húmedo, a partir de muestreos, análisis de la colección CARTROUNNE y bibliografía. * = Nuevos registros para el Chaco Húmedo. ● = Especies exclusivas del Chaco Húmedo. ●● = Nuevos registros para la provincia del Chaco. Subrayados = Nuevos registros para la Argentina.

Subfamilias/Especies	Fuente de Información		
	Muestreo	Colección	Bibliografía
Amblyoponinae Forel, 1893			
<i>Fulakora armigera</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Fulakora elongata</i> (Santschi, 1912)			X
<i>Fulakora lurilabes</i> (Lattke, 1991)			X
<i>Prionopelta antillana</i> Forel, 1909			X
<i>Prionopelta punctulata</i> Mayr, 1866 ●●	X		X
Dolichoderinae Forel, 1878			
<i>Anillidris bruchi</i> Santschi, 1936			X
<i>Azteca adrepens</i> Forel, 1911			X
<i>Azteca alfari</i> Emery, 1893			X
<i>Azteca luederwaldti</i> Forel, 1909			X
<i>Azteca schimperi</i> Emery, 1893			X
<i>Dolichoderus bispinosus</i> (Olivier, 1792) ●●	X	X	X
<u><i>Dolichoderus germaini</i> Emery, 1894</u> ●●		X	X
<i>Dolichoderus lamellosus</i> (Mayr, 1870)			X
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Dorymyrmex bituber</i> Santschi, 1916			X
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908			X
<i>Dorymyrmex exsanguis</i> Forel, 1912			X
<i>Dorymyrmex jheringi</i> Forel, 1912			X
<i>Dorymyrmex paranensis</i> Santschi, 1922			X
<i>Dorymyrmex pyramicus</i> (Roger, 1863) *		X	
<i>Dolichoderus</i> sp. 1	X		
<i>Dorymyrmex</i> sp. 1	X		
<i>Dorymyrmex</i> sp. 3	X		
<i>Dorymyrmex spurius</i> Santschi, 1929			X
<i>Dorymyrmex steigeri platensis</i> Gallardo, 1916			X
<i>Dorymyrmex thoracicus</i> Gallardo, 1916	X		X

<i>Dorymyrmex thoracicus tigris</i> Gallardo, 1925				X
<i>Forelius brasiliensis</i> (Forel, 1908)				X
<i>Forelius nigriventris</i> Forel, 1912				X
<i>Forelius heyeri</i> (Forel, 1902)				X
<i>Forelius rufus</i> Gallardo, 1916				X
<i>Gracilidris pombero</i> Wild & Cuzzo, 2006				X
<i>Linepithema aztecoides</i> Wild, 2007				X
<i>Linepithema cerradense</i> Wild, 2007				X
<i>Linepithema cryptobioticum</i> Wild, 2007				X
<i>Linepithema gallardoi</i> (Brèthes, 1914)				X
<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868) ●●	X		X	X
<i>Linepithema iniquum</i> (Mayr, 1870)				X
<i>Linepithema micans</i> (Forel, 1908)				X
<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007				X
<i>Linepithema pulex</i> Wild, 2007				X
<i>Linepithema</i> sp. 1	X			
<i>Linepithema</i> sp. 2	X			
<i>Tapinoma atriceps</i> Emery, 1888				X
Dorylinae Leach, 1815				
<i>Acanthostichus brevicornis</i> Emery, 1884	X		X	X
<i>Acanthostichus kirbyi</i> Emery, 1895			X	X
<i>Acanthostichus laticornis</i> Forel, 1908				X
<i>Acanthostichus longinodis</i> Mackay, 2004 ●				X
<i>Acanthostichus serratulus</i> (Smith, F., 1858)				X
<i>Cylindromyrmex brasiliensis</i> Emery, 1901				X
<i>Eciton burchellii</i> (Westwood, 1842)				X
<i>Eciton dulcium</i> Forel, 1912				X
<i>Eciton mexicanum</i> Roger, 1863				X
<i>Eciton mexicanum argentinum</i> Borgmeier, 1955 ●				X
<i>Eciton quadriglume</i> (Haliday, 1836)				X
<i>Eciton</i> sp. 1	X			
<i>Eciton vagans</i> (Olivier, 1792)	X			X
<i>Eciton vagans dubitatum</i> Emery, 1896				X
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)				X
<i>Labidus mars</i> (Forel, 1912)				X
<i>Labidus praedator</i> (Smith, F., 1858)	X			X

<i>Labidus</i> sp. 1	X		
<i>Neivamyrmex angustinodis</i> (Emery, 1888)			X
<i>Neivamyrmex bohlsi</i> (Emery, 1896)			X
<i>Neivamyrmex carettei</i> (Forel, 1913)		X	X
<i>Neivamyrmex clavifemur</i> Borgmeier, 1953			X
<i>Neivamyrmex diversinodis</i> (Borgmeier, 1933)			X
<i>Neivamyrmex goeldii</i> (Forel, 1901)			X
<i>Neivamyrmex halidaii</i> (Shuckard, 1840)			X
<i>Neivamyrmex hetschkoi</i> (Mayr, 1886)			X
<i>Neivamyrmex hopei</i> (Shuckard, 1840)			X
<i>Neivamyrmex jerrmanni</i> (Forel, 1901)			X
<i>Neivamyrmex laevigatus</i> (Borgmeier, 1948)			X
<i>Neivamyrmex legionis</i> (Smith, F., 1855)			X
<i>Neivamyrmex orthonotus</i> (Borgmeier, 1933)			X
<i>Neivamyrmex pertii</i> (Shuckard, 1840)			X
<i>Neivamyrmex pilosus</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Neivamyrmex planidorsus</i> (Emery, 1906)			X
<i>Neivamyrmex pseudops</i> (Forel, 1909)			X
<i>Neivamyrmex punctaticeps</i> (Emery, 1894)			X
<i>Neivamyrmex romandii</i> (Shuckard, 1840)			X
<i>Neivamyrmex shuckardi</i> (Emery, 1900)			X
<i>Neivamyrmex sulcatus</i> (Mayr, 1868)			X
<i>Neivamyrmex swainsonii</i> (Shuckard, 1840)			X
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i> (Westwood, 1842)			X
<i>Nomamyrmex hartigii</i> (Westwood, 1842)			X
Ectatomminae Emery, 1895			
<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, F., 1858	X	X	X
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	X	X	X
<i>Ectatomma opaciventre</i> (Roger, 1861)	X	X	X
<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908			X
<i>Ectatomma planidens</i> Borgmeier, 1939			X
<i>Ectatomma</i> sp. 1	X		
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)			X
<i>Gnamptogenys bruchi</i> (Santschi, 1922)			X
<i>Gnamptogenys caelata</i> Kempf, 1967			X
<i>Gnamptogenys continua</i> (Mayr, 1887)			X

<i>Gnamptogenys moelleri</i> (Forel, 1912) ●●	X	X
<i>Gnamptogenys rastrata</i> (Mayr, 1866)		X
<i>Gnamptogenys regularis</i> Mayr, 1870		X
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	X	
<i>Holcaponera striatula</i> (Mayr, 1884)	X	X
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, F., 1858)	X	X
<i>Gnamptogenys triangularis</i> Mayr, 1887		X
<i>Typhlomyrmex clavicornis</i> Emery, 1906		X
<i>Typhlomyrmex pusillus</i> Emery, 1894		X
<i>Typhlomyrmex rogenhoferi</i> Mayr, 1862		X
Formicinae Latreille, 1809		
<i>Acropyga goeldii</i> Forel, 1893		X
<i>Brachymyrmex aphidicola</i> Forel, 1909		X
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i> Forel, 1895		X
<i>Brachymyrmex degener</i> Emery, 1906		X
<i>Brachymyrmex fiebrigi</i> Forel, 1908		X
<i>Brachymyrmex gaucho</i> Santschi, 1917		X
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874		X
<i>Brachymyrmex patagonicus</i> Mayr, 1868		X
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	X	
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	X	
<i>Brachymyrmex termitophilus</i> Forel, 1895		X
<i>Camponotus arboreus</i> (Smith, F., 1858)		X
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, F., 1858)		X
<i>Camponotus balzani</i> Emery, 1894		X
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, F., 1858)	X	X
<i>Camponotus bonariensis</i> Mayr, 1868		X
<i>Camponotus borellii</i> Emery, 1894		X
<i>Camponotus brasiliensis</i> Mayr, 1862		X
<i>Camponotus cameranoi</i> Emery, 1894		X
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, 1862		X
<i>Camponotus coloratus</i> Forel, 1904		X
<i>Camponotus cordiceps</i> Santschi, 1939 ●●	X	X
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862		X
<i>Camponotus crispulus</i> Santschi, 1922		X
<i>Camponotus depressus</i> Mayr, 1866		X

<i>Camponotus dimorphus</i> Emery, 1894				X
<i>Camponotus emeryodicatus</i> Forel, 1901				X
<i>Camponotus fastigatus</i> Roger, 1863				X
<i>Camponotus fiebrigi</i> Forel, 1906 ●				X
<i>Camponotus germani</i> Emery, 1903				X
<i>Camponotus helleri</i> Emery, 1903				X
<i>Camponotus hispidus</i> Emery, 1906				X
<i>Camponotus iheringi</i> Forel, 1908				X
<i>Camponotus innocens</i> Forel, 1909				X
<i>Camponotus lespesii</i> Forel, 1886				X
<i>Camponotus leydigi</i> Forel, 1886				X
<i>Camponotus macrocephalus</i> Emery, 1894				X
<i>Camponotus melanoticus</i> Emery, 1894				X
<i>Camponotus mus</i> Roger, 1863	X		X	X
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870				X
<i>Camponotus pellitus</i> Mayr, 1862				X
<i>Camponotus personatus</i> Emery, 1894				X
<i>Camponotus punctulatus</i> Mayr, 1868	X			X
<i>Camponotus punctulatus cruentus</i> Santschi, 1922				X
<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894				X
<i>Camponotus rosariensis</i> Forel, 1912				X
<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius, 1775)	X		X	X
<i>Camponotus sanctaefidei</i> Dalla Torre, 1892 ●●	X			X
<i>Camponotus scipio</i> Forel, 1908				X
<i>Camponotus sericeiventris</i> (Guérin-Méneville, 1838)	X			X
<i>Camponotus sexguttatus</i> (Fabricius, 1793)				X
<i>Camponotus silvicola</i> Forel, 1912				X
<i>Camponotus</i> sp. 1	X			
<i>Camponotus</i> sp. 2	X			
<i>Camponotus</i> sp. 3	X			
<i>Camponotus</i> sp. 4	X			
<i>Camponotus</i> sp. 5	X			
<i>Camponotus</i> sp. 8	X			
<i>Camponotus</i> sp. 9	X			
<i>Camponotus</i> sp. 10	X			
<i>Camponotus</i> sp. 11	X			

<i>Camponotus</i> sp. 12	X		
<i>Camponotus substitutus</i> Emery, 1894	X		X
<i>Camponotus taniae</i> Mackay & Delsinne, 2009			X
<i>Camponotus termitarius</i> Emery, 1902			X
<i>Camponotus trapeziceps</i> Forel, 1908			X
<i>Camponotus vagulus</i> Forel, 1908			X
<i>Camponotus westermanni</i> Mayr, 1862			X
<i>Myrmelachista arborea</i> Forel, 1909			X
<i>Myrmelachista arthuri</i> Forel, 1903			X
<i>Myrmelachista bambusarum</i> Forel, 1903			X
<i>Myrmelachista catharinae</i> Mayr, 1887			X
<i>Myrmelachista gallicola</i> Mayr, 1887			X
<i>Myrmelachista nodigera</i> Mayr, 1887			X
<i>Myrmelachista</i> sp. 1	X		
<i>Nylanderia docilis</i> (Forel, 1908)			X
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	X	X	X
<i>Nylanderia silvestrii</i> (Emery, 1906)	X	X	X
<i>Nylanderia</i> sp. 3	X		
Heteroponerinae Bolton, 2003			
<i>Acanthoponera mucronata</i> (Roger, 1860) ●●	X		X
<i>Heteroponera dolo</i> (Roger, 1860)			X
<i>Heteroponera flava</i> Kempf, 1962			X
<i>Heteroponera mayri</i> Kempf, 1962			X
<i>Heteroponera microps</i> Borgmeier, 1957			X
Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835			
<i>Acanthognathus rudis</i> Brown & Kempf, 1969			X
<i>Acromyrmex ambiguus</i> (Emery, 1888)			X
<i>Acromyrmex balzani</i> (Emery, 1890)			X
<i>Acromyrmex coronatus</i> (Fabricius, 1804)			X
<i>Acromyrmex crassispinus</i> (Forel, 1909)			X
<i>Acromyrmex disciger</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Acromyrmex fracticornis</i> (Forel, 1909)			X
<i>Acromyrmex heyeri</i> (Forel, 1899)			X
<i>Acromyrmex hispidus</i> Santschi, 1925			X
<i>Acromyrmex hispidus fallax</i> Santschi, 1925			X
<i>Acromyrmex landolti</i> (Forel, 1885)			X

<i>Acromyrmex lobicornis</i> (Emery, 1888)			X
<i>Acromyrmex lobicornis ferrugineus</i> (Emery, 1905)			X
<i>Acromyrmex lundii</i> (Guérin-Méneville, 1838)	X		X
<i>Acromyrmex lundii decolor</i> (Emery, 1905)			X
<i>Acromyrmex niger</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Acromyrmex nigrosetosus</i> (Forel, 1908)			X
<i>Acromyrmex pubescens</i> (Emery, 1905)			X
<i>Acromyrmex rugosus</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Acromyrmex</i> sp. 1	X		
<i>Acromyrmex</i> sp. 2	X		
<i>Acromyrmex</i> sp. 3	X		
<i>Acromyrmex striatus</i> Roger, 1863			X
<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)			X
<i>Apterostigma pilosum</i> Mayr, 1835 ●●	X		X
<i>Apterostigma steigeri</i> Santschi, 1911			X
<i>Atta capiguara</i> Gonçalves, 1944			X
<i>Atta laevigata</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Atta saltensis</i> Forel, 1913			X
<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)			X
<i>Atta vollenweideri</i> Forel, 1893			X
<i>Bariamyrma hispidula</i> Lattke, 1990			X
<i>Basiceros disciger</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Carebara mayri</i> (Forel, 1901)			X
<i>Cephalotes angustus</i> (Mayr, 1862)			X
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)			X
<i>Cephalotes bohlsi</i> (Emery, 1896)			X
<i>Cephalotes borgmeieri</i> (Kempf, 1951)			X
<i>Cephalotes bruchi</i> (Forel, 1912)			X
<i>Cephalotes clypeatus</i> (Fabricius, 1804)	X	X	X
<i>Cephalotes depressus</i> (Klug, 1824)			X
<i>Cephalotes eduarduli</i> (Forel, 1921)			X
<i>Cephalotes fiebrigi</i> (Forel, 1906)			X
<i>Cephalotes guayaki</i> De Andrade, 1999			X
<i>Cephalotes incertus</i> (Emery, 1906) ●●	X	X	X
<i>Cephalotes jheringi</i> (Emery, 1894)			X
<i>Cephalotes lanuginosus</i> (Santschi, 1919)			X

<i>Cephalotes liogaster</i> (Santschi, 1916)			X
<i>Cephalotes maculatus</i> (Smith, F. 1876)			X
<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804)	X	X	X
<i>Cephalotes pallens</i> (Klug, 1824)			X
<i>Cephalotes pallidoides</i> De Andrade, 1999			X
<i>Cephalotes pellans</i> De Andrade, 1999			X
<i>Cephalotes persimilis</i> De Andrade, 1999			X
<i>Cephalotes pilosus</i> (Emery, 1896) ●●	X		X
<i>Cephalotes pinelii</i> (Guérin-Méneville, 1844)			X
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)			X
<i>Cephalotes quadratus</i> (Mayr, 1868)			X
<i>Cephalotes</i> sp. 1	X		
<i>Cephalotes</i> sp. 2	X		
<i>Cephalotes</i> sp. 3	X		
<i>Cephalotes</i> sp. 4	X		
<i>Cephalotes supercilii</i> De Andrade, 1999			X
<i>Cephalotes targionii</i> (Emery, 1894)			X
<i>Crematogaster abstinens</i> Forel, 1899			X
<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)			X
<i>Crematogaster ampla</i> Forel, 1912			X
<i>Crematogaster arata</i> Emery, 1906			X
<i>Crematogaster bruchi</i> Forel, 1912			X
<i>Crematogaster chodati</i> Forel, 1921			X
<i>Crematogaster cisplatinalis</i> Mayr, 1887			X
<i>Crematogaster corticicola</i> Mayr, 1887			X
<i>Crematogaster crinosa</i> Mayr, 1862	X	X	X
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862			X
<i>Crematogaster montezumia</i> Smith, F., 1858			X
<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870			X
<i>Crematogaster nitidiceps</i> Emery, 1895			X
<i>Crematogaster polymnia oegria</i> Santschi, 1933			X
<i>Crematogaster quadriformis</i> Roger, 1863			X
<i>Crematogaster rochai</i> Forel, 1903			X
<i>Crematogaster scelerata</i> Santschi, 1917			X
<i>Crematogaster sericea</i> Forel, 1912			X
<i>Crematogaster</i> sp. 1	X		

<i>Crematogaster</i> sp. 2	X		
<i>Crematogaster</i> sp. 3	X		
<i>Crematogaster thalia</i> Forel, 1911 ●			X
<i>Crematogaster torosa</i> Mayr, 1870			X
<i>Crematogaster victima</i> Smith F., 1858			X
<i>Cryptomyrmex boltoni</i> (Fernández, 2003)			X
<i>Cyphomyrmex laevigatus</i> Weber, 1938			X
<i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr, 1862			X
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851)	X	X	X
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1	X		
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894			X
<i>Eurhopalothrix bruchi</i> (Santschi, 1922)			X
<i>Hylomyrma balzani</i> (Emery, 1894)			X
<i>Hylomyrma reitteri</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Kalathomyrmex emeryi</i> (Forel, 1907)			X
<i>Megalomyrmex drifti</i> Kempf, 1961			X
<i>Megalomyrmex incisus</i> Smith M.R., 1947			X
<i>Megalomyrmex megadrifti</i> Boudinot, Sumnicht & Adams, 2013			X
<i>Megalomyrmex silvestrii</i> Wheeler, W.M., 1909 ●●	X		X
<i>Mycetarotes parallelus</i> (Emery, 1906)			X
<i>Mycetomoellerius dichrous</i> (Kempf, 1967)			X
<i>Mycetomoellerius fiebrigi</i> (Santschi, 1916) ●			X
<i>Mycetomoellerius holmgreni</i> (Wheeler, W.M., 1925)			X
<i>Mycetomoellerius kempfi</i> (Fowler, 1982)			X
<i>Mycetomoellerius pruinosus</i> (Emery, 1906)			X
<i>Mycetomoellerius tucumanus</i> (Forel, 1914)			X
<i>Mycetophylax clorindae</i> (Kusnezov, 1949)			X
<i>Mycetophylax lectus</i> (Forel, 1911)			X
<i>Mycetophylax olitor</i> (Forel, 1893)			X
<i>Mycocepurus goeldii</i> (Forel, 1893)			X
<i>Mycocepurus smithii</i> (Forel, 1893)			X
<i>Myrmicocrypta squamosa</i> Smith, F., 1860			X
<i>Nesomyrmex asper</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Nesomyrmex echinatinodis</i> (Forel, 1886)			X
<i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887) ●●	X	X	X

<i>Nesomyrmex vicinus</i> (Mayr, 1887) ●●	X		X
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1878			X
<i>Octostruma balzani</i> (Emery, 1894) ●●	X		X
<i>Octostruma iheringi</i> (Emery, 1888)			X
<i>Octostruma rugifera</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Oxyepoecus bidentatus</i> Delsinne & Mackay, 2011			X
<i>Oxyepoecus bruchi</i> Santschi, 1926			X
<i>Oxyepoecus rastratus</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Oxyepoecus reticulatus</i> Kempf, 1974			X
<i>Oxyepoecus striatus</i> Mackay, W.P. & Delsinne, 2011 ●			X
<i>Oxyepoecus vezenyii</i> (Forel, 1907)			X
<i>Pheidole aberrans</i> Mayr, 1868			X
<i>Pheidole alpinensis</i> Forel, 1912			X
<i>Pheidole auropilosa</i> Mayr, 1887			X
<i>Pheidole bergi</i> Mayr, 1887			X
<i>Pheidole bison</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole bruchi</i> Forel, 1914			X
<u><i>Pheidole capillata</i> Emery, 1906</u> * ●●	X		
<i>Pheidole cavifrons</i> Emery, 1906			X
<i>Pheidole chrysops</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole cornicula</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole cyrtostela</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole dione</i> Forel, 1913			X
<i>Pheidole fimbriata</i> Roger, 1863			X
<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863			X
<i>Pheidole fracticeps</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886			X
<i>Pheidole gigaflavens</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole jelskii</i> Mayr, 1884			X
<i>Pheidole laevinota</i> Forel, 1908			X
<i>Pheidole lignicola</i> Mayr, 1887			X
<i>Pheidole mosenopsis</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole obscurifrons</i> Santschi, 1925			X
<i>Pheidole obscurithorax</i> Naves, 1985			X
<i>Pheidole oxyops</i> Forel, 1908			X
<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr, 1884 ●●	X	X	X

<i>Pheidole reflexans</i> Santschi, 1933			X
<i>Pheidole risii</i> Forel, 1892			X
<i>Pheidole rosula</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole rudigenis</i> Emery, 1906			X
<i>Pheidole rugatula</i> Santschi, 1933			X
<i>Pheidole scapulata</i> Santschi, 1923			X
<i>Pheidole sigillata</i> Wilson, 2003			X
<i>Pheidole</i> sp. 1	X		
<i>Pheidole</i> sp. 2	X		
<i>Pheidole</i> sp. 3	X		
<i>Pheidole</i> sp. 4	X		
<i>Pheidole spininodis</i> Mayr, 1887			X
<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884			X
<i>Pheidole susannae</i> Forel, 1886			X
<u><i>Pheidole synarmata</i> Wilson, 2003</u> * ●●	X		
<i>Pheidole triconstricta</i> Forel, 1886			X
<i>Pheidole tristis</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Pheidole vafra</i> Santschi, 1923			X
<i>Pheidole vallifica</i> Forel, 1901			X
<i>Pogonomyrmex cunicularius</i> Mayr, 1887			X
<i>Pogonomyrmex lobatus</i> Santschi, 1923			X
<i>Pogonomyrmex micans</i> Forel, 1914			X
<i>Pogonomyrmex naegelii</i> Forel, 1878		X	X
<i>Pogonomyrmex pencosensis</i> Forel, 1914			X
<i>Pogonomyrmex tenuipubens</i> Santschi, 1936			X
<i>Pogonomyrmex uruguayensis</i> Mayr, 1887			X
<i>Procryptocerus goeldii</i> Forel, 1899 * ●●	X	X	
<i>Procryptocerus hylaeus</i> Kempf, 1951 * ●●	X		
<i>Procryptocerus montanus</i> Kempf, 1957			X
<i>Rogeria alzatei</i> Kugler, C., 1994			X
<i>Rogeria besucheti</i> Kugler, C., 1994			X
<i>Rogeria bruchi</i> Santschi, 1922			X
<i>Rogeria germaini</i> Emery, 1894			X
<i>Rogeria scobinata</i> Kugler, C., 1994 * ●●	X		
<i>Solenopsis brevicornis</i> Emery, 1888			X
<i>Solenopsis clytemnestra</i> Emery, 1896			X

<i>Solenopsis daguerrei</i> (Santschi, 1930)		X
<i>Solenopsis decipiens</i> Emery, 1906		X
<i>Solenopsis franki</i> Forel, 1908		X
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)		X
<i>Solenopsis globularia</i> (Smith, F., 1858)		X
<i>Solenopsis helena</i> Emery, 1895		X
<i>Solenopsis iheringi</i> Forel, 1908		X
<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972		X
<i>Solenopsis joergenseni</i> Santschi, 1919		X
<i>Solenopsis loretana</i> Santschi, 1936		X
<i>Solenopsis macdonaghi</i> Santschi, 1916		X
<i>Solenopsis megergates</i> Trager, 1991		X
<i>Solenopsis parva</i> Mayr, 1868		X
<i>Solenopsis richteri</i> Forel, 1909		X
<i>Solenopsis saevissima</i> (Smith, F., 1855)		X
<i>Solenopsis shiptoni</i> Forel, 1914		X
<i>Solenopsis</i> sp. 1	X	
<i>Solenopsis</i> sp. 2	X	
<i>Solenopsis stricta</i> Emery, 1896		X
<i>Solenopsis substituta</i> Santschi, 1925		X
<i>Solenopsis subtilis</i> Emery, 1896		X
<i>Solenopsis sulfurea</i> (Roger, 1862)		X
<i>Solenopsis tetracantha</i> Emery, 1906		X
<i>Solenopsis wasmannii</i> Emery, 1894		X
<i>Strumigenys appretiata</i> (Borgmeier, 1954)		X
<i>Strumigenys carinithorax</i> Borgmeier, 1934		X
<i>Strumigenys cordovens</i> Mayr, 1887		X
<i>Strumigenys crassicornis</i> Mayr, 1887		X
<i>Strumigenys denticulata</i> Mayr, 1887		X
<u><i>Strumigenys dyseides</i> Bolton, 2000</u> * ●●	X	
<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890	X	X
<i>Strumigenys elongata</i> Roger, 1863 ●●	X	X
<i>Strumigenys emiliae</i> Forel, 1907		X
<i>Strumigenys epelys</i> Bolton, 2000		X
<i>Strumigenys epinotalis</i> Weber, 1934		X
<i>Strumigenys fridericimuelleri</i> Forel, 1886		X

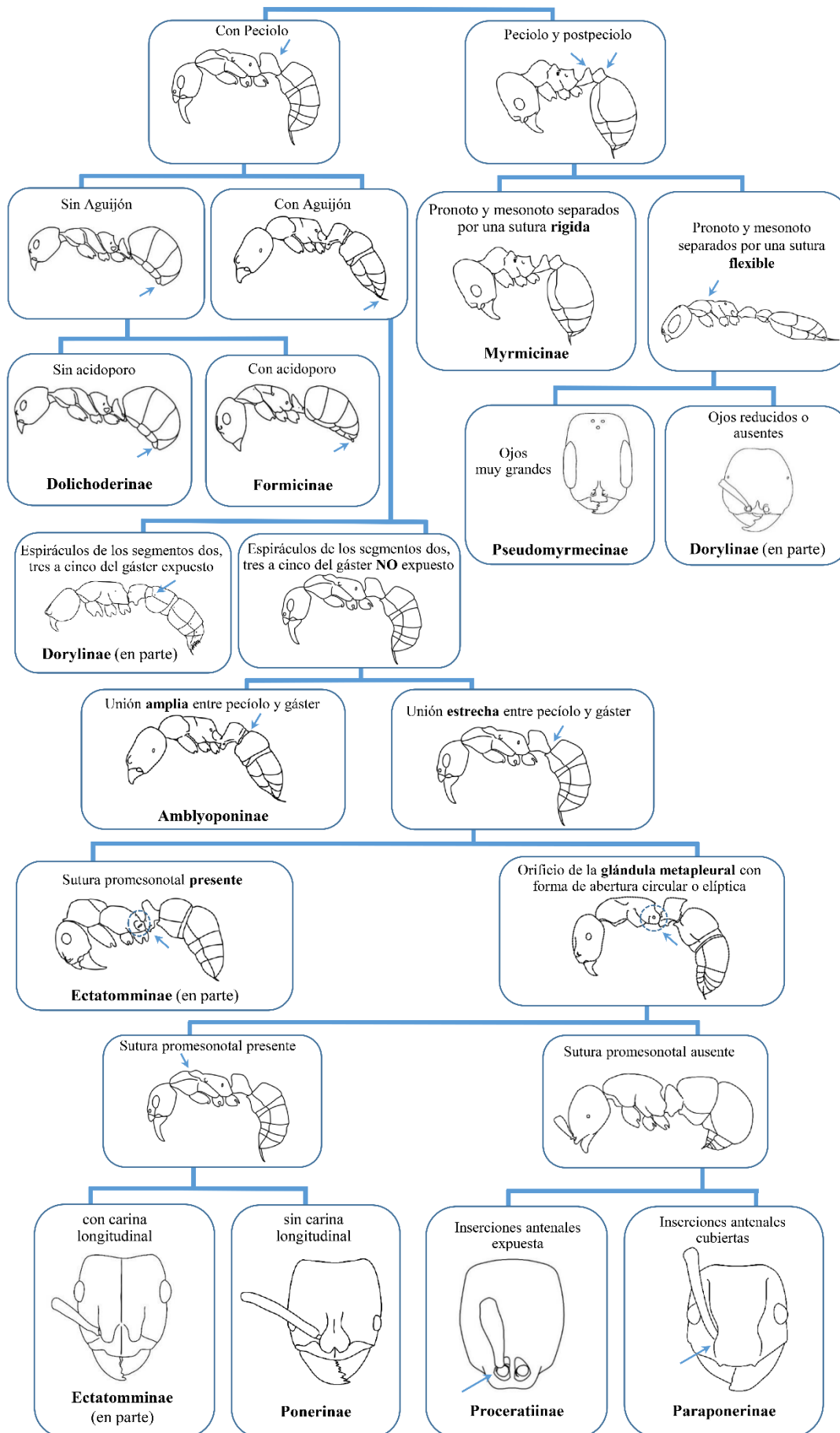
<i>Strumigenys hindenburgi</i> Forel, 1915				X
<i>Strumigenys insolita</i> Bolton, 2000 ●				X
<i>Strumigenys lilloana</i> (Brown, 1950) * ●●	X			
<i>Strumigenys louisianae</i> Roger, 1863 ●●	X			X
<i>Strumigenys metrix</i> (Bolton, 2000)				X
<i>Strumigenys ogloblini</i> Santschi, 1936				X
<i>Strumigenys prospiciens</i> Emery, 1906				X
<i>Strumigenys saliens</i> Mayr, 1887				X
<i>Strumigenys schmalzi</i> Emery, 1906				X
<i>Strumigenys siagodens</i> (Bolton, 2000) ●				X
<i>Strumigenys silvestrii</i> Emery, 1906 ●●				X
<i>Strumigenys subdentata</i> Mayr, 1887				X
<i>Strumigenys tanymastax</i> (Brown, 1964)				X
<i>Strumigenys xenochelyna</i> (Bolton, 2000)				X
<i>Tranopelta gilva</i> Mayr, 1866				X
<i>Trachymyrmex</i> sp. 1	X			
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	X	X		X
<i>Wasmannia lutzi</i> Forel, 1908				X
<i>Wasmannia sulcaticeps</i> Emery, 1894				X
<i>Xerolitor explicatus</i> (Kempf, 1968)				X
Ponerinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835				
<i>Anochetus altisquamis</i> Mayr, 1887				X
<i>Anochetus neglectus</i> Emery, 1894 ●●	X	X		X
<i>Anochetus miserabilis</i> González-Campero & Elizalde, 2008				X
<i>Centromyrmex brachycola</i> (Roger, 1861)				X
<i>Dinoponera australis</i> Emery, 1901				X
<i>Dinoponera mutica</i> Emery, 1901				X
<i>Hypoponera argentina</i> (Santschi, 1922)				X
<i>Hypoponera distinguenda</i> (Emery, 1890)				X
<i>Hypoponera fiebrigi</i> (Forel, 1908)				X
<i>Hypoponera foreli</i> (Mayr, 1887) ●●	X	X		X
<i>Hypoponera opaciceps</i> (Mayr, 1887)				X
<i>Hypoponera opacior</i> (Forel, 1893)				X
<i>Hypoponera reichenspergeri</i> (Santschi, 1923)				X
<i>Hypoponera schmalzi</i> (Emery, 1896)				X

<i>Hypoponera</i> sp. 1	X		
<i>Hypoponera</i> sp. 2	X		
<i>Hypoponera</i> sp. 3	X		
<i>Hypoponera</i> sp. 4	X		
<i>Hypoponera trigona</i> (Mayr, 1887)	X	X	X
<i>Hypoponera wilsoni</i> (Santschi, 1925)			X
<i>Leptogenys bohlsi</i> Emery, 1896			X
<u><i>Leptogenys pusilla</i> (Emery, 1890) ●●</u>	X		X
<i>Neoponera commutata</i> (Roger, 1860)			X
<i>Neoponera crenata</i> (Roger, 1861)			X
<i>Neoponera marginata</i> (Roger, 1861)			X
<i>Neoponera moesta</i> Mayr, 1870			X
<i>Neoponera obscuricornis</i> (Emery, 1890)			X
<i>Neoponera verenae</i> (Forel, 1922)			X
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	X	X	X
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892			X
<i>Odontomachus chelifer</i> (Latreille, 1802)	X	X	X
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758) ●●	X	X	X
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905			X
<i>Pachycondyla crassinoda</i> (Latreille, 1802)			X
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)			X
<i>Pachycondyla striata</i> Smith, F., 1858			X
<u><i>Platythyrea exigua</i> Kempf, 1964 ●●</u>	X		X
<i>Platythyrea pilosula</i> (Smith, F., 1858)			X
<i>Pseudoponera stigma</i> (Fabricius, 1804)			X
<i>Rasopone lunaris</i> (Emery, 1896)			X
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i> Mayr, 1887			X
Paraponerinae Emery, 1901			
<i>Paraponera clavata</i> (Fabricius, 1775)			X
Proceratiinae Emery, 1895			
<i>Discothyrea neotropica</i> Bruch, 1919			X
<i>Discothyrea sexarticulata</i> Borgmeier, 1954			X
Pseudomyrmecinae Smith, M.R., 1952			
<i>Pseudomyrmex acanthobius</i> (Emery, 1896)			X
<i>Pseudomyrmex cubaensis</i> (Forel, 1901)			X
<i>Pseudomyrmex denticollis</i> (Emery, 1890) *	X	X	

<i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)				X
<i>Pseudomyrmex euryblemma</i> (Forel, 1899)				X
<i>Pseudomyrmex fiebrigi</i> (Forel, 1908)				X
<i>Pseudomyrmex filiformis</i> (Fabricius, 1804)				X
<i>Pseudomyrmex flavidulus</i> (Smith, F., 1858)				X
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	X		X	X
<i>Pseudomyrmex holmgreni</i> (Wheeler, W.M., 1925)				X
<i>Pseudomyrmex kuenckeli</i> (Emery, 1890)				X
<i>Pseudomyrmex laevivertex</i> (Forel, 1906)				X
<i>Pseudomyrmex lisus</i> (Enzmann, E.V., 1944)				X
<i>Pseudomyrmex lizeri</i> (Santschi, 1922)				X
<i>Pseudomyrmex longus</i> (Forel, 1912)				X
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Smith, F., 1855) ●●	X			X
<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i> (Smith, F., 1858)	X			X
<i>Pseudomyrmex rufiventris</i> (Forel, 1911)				X
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel, 1901)				X
<i>Pseudomyrmex sericeus</i> (Mayr, 1870)				X
<i>Pseudomyrmex simplex</i> (Smith, F., 1877)				X
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1	X			
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	X			
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 3	X			
<i>Pseudomyrmex subater</i> (Wheeler, W.M. & Mann, 1914)				X
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)				X
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906)				X
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, F., 1855)				X
<i>Pseudomyrmex unicolor</i> (Smith, F., 1855)				X
<i>Pseudomyrmex urbanus</i> (Smith, F., 1877)				X

Clave pictórica para subfamilias de hormigas del Chaco Húmedo

A continuación, se presenta la clave pictórica con todas las subfamilias de hormigas presentes en el Chaco Húmedo.



3.4. Discusión

Las 508 especies/morfoespecies encontradas en el presente inventario evidencian la gran relevancia del área de interés para la conservación de la diversidad de hormigas en el Neotrópico. Esto junto a la clave taxonómica proporcionada representan un importante aporte al conocimiento de los Formícidos para la región del Chaco Húmedo.

De las 16 subfamilias identificadas a nivel mundial (Bolton 2020), en la Argentina se registra el 62% (10/16) (Cuezzo y Larrea 2019), las cuales fueron registradas en el presente estudio. El número de especies/morfoespecies reportadas en este inventario (508) es superior al informado para otras regiones del país como las Yungas (28) (Baca *et al.* 2017), el Espinal (63) (Tizón y Quirán 2009), el Bosque Andino (52) y el Bosque Atlántico (91) (Calcaterra *et al.* 2021).

Las hormigas pertenecientes a los géneros *Camponotus* y *Pheidole* son comunes en la Región Neotropical y representan los géneros más hiperdiversos de hormigas (Wilson 2003; Pérez-Sánchez *et al.* 2018). Por otro lado, muchas de las especies con extensa distribución recolectadas (*Solenopsis invicta*, *Linepithema humile*, *Nylanderia fulva* y *Wasmannia auropunctata*), son organismos con una gran capacidad de adaptación y representan especies exóticas de importancia económica en otras regiones del planeta (Della 2003).

Respecto a las especies exclusivas, representarían verdaderos taxones endémicos para la región del Chaco Húmedo, es decir que estas especies tienen una distribución restringida a esta área geográfica (Fattorini 2017). Resulta relevante el aporte de estos taxones nunca mencionados como especies endémicas para esta región biogeográfica. Esta contribución proporciona nuevos grupos de insectos útiles para caracterizar la región biográfica del Chaco Húmedo, la cual hasta el momento no contaba con ninguna especie de hormiga endémica (Morrone 2000; Arana *et al.* 2021). Aunque es importante mencionar que existen pocos registros disponibles para muchas de estas especies, lo que implicaría que estudios futuros podrían extender el área de distribución de estos organismos fuera del Chaco Húmedo (Janicki *et al.* 2016; Guénard *et al.* 2017). Por lo tanto, nuevos muestreos pueden ayudar a comprender mejor la distribución de algunas de estas especies.

El alto número de nuevos registros (n= 32) en la provincia del Chaco están asociados a los muestreos sistemáticos e intensivos efectuados en el marco de esta tesis. La

intensificación de este tipo de muestreos y su focalización en determinadas unidades ambientales resultará en un mayor número de especies para este distrito biogeográfico. La información aquí aportada provee una base sólida que da cuenta de la gran diversidad de hormigas presentes en el Chaco Húmedo.

Las claves taxonómicas son herramientas indispensables para el desarrollo de los estudios de diversidad (Moreno 2001; Baccaro *et al.* 2015). En este sentido la clave pictórica presentada en este capítulo resulta un útil aporte para la rápida identificación de las subfamilias de hormigas presentes en el distrito del Chaco Oriental. Estos datos, son herramientas que pueden ser utilizadas por estudios posteriores para el reconocimiento de la fauna de hormigas en la región.

En síntesis, el inventario realizado, los nuevos registros, las especies endémicas detectadas y la clave taxonómica representan importantes aportes al conocimiento de las hormigas en esta región generando una significativa base de conocimiento para estudios posteriores. Además, este cuerpo de conocimiento generado permitirá comprender mejor, desde una perspectiva de manejo y conservación, el valor de esta región tan afectada por los procesos de conversión de los ambientes naturales.

CAPÍTULO 4

**ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LAS
ESPECIES DE FORMICIDAE
(HYMENOPTERA: FORMICOIDEA)
PRESENTES EN EL CHACO HÚMEDO**

Cuando estaba como naturalista a bordo del Beagle, me impresionaron mucho ciertos hechos que se presentan en la distribución geográfica de los seres orgánicos que viven en América del Sur

Charles Darwin

Capítulo 4: Análisis biogeográfico de las especies de Formicidae (Hymenoptera: Formicoidea) presentes en el Chaco Húmedo

4.1. Introducción

La biogeografía es una disciplina que estudia la distribución espacial actual y a lo largo de la historia (temporal) de las especies, con el objetivo de desarrollar patrones de distribución (Anderson 1994; Morrone 2014). La explicación de los procesos que producen estos patrones permite proporcionar un sistema de regionalización (Escalante 2009; Whittaker *et al.* 2013; Morrone 2014), que se consigue definiendo áreas de endemismo. En biogeografía evolutiva, bajo el método de optimización propuesto por Szumik *et al.* (2002), las áreas de endemismo son aquellas determinadas al superponer los rangos de distribución de especies, siguiendo la lógica de que espacio, tiempo y forma evolucionan juntos. De esta manera, aquellas zonas en que la distribución de las especies coinciden son resultado de historias biogeográficas compartidas por la biota de la región. Las áreas de endemismos son consideradas como las principales unidades de análisis en los actuales estudios biogeográficos (Hausdorf 2002; Ebach y Morrone 2005; Deo y DeSalle 2006), y quedan definidas cuando se reconoce una superposición en la distribución geográfica de dos o más taxones (Escalante 2009; Morrone 2014).

Son varios los métodos desarrollados para la identificación de áreas de endemismo (Morrone 1994; Szumik *et al.* 2002; Dos-Santos *et al.* 2008), entre los que se destaca el método de Szumik *et al.* (2002), el cual analiza la *congruencia distribucional* de los taxones, permitiendo incluir en el análisis el componente espacial ausente en otros métodos de análisis biogeográficos para identificar áreas de endemismos (parsimonia y UPGMA). Esta técnica emplea un criterio explícito de optimalidad para evaluar áreas de endemismo y tiene como supuesto que la concordancia en la distribución de varias especies indica la presencia de endemismo. Esta concordancia geográfica de los rangos de distribución de las especies, se ha interpretado como el resultado de procesos históricos y ecológicos (Szumik *et al.* 2002; Sandoval y Barquez 2013).

Estudios recientes demuestran que la metodología de Szumik *et al.* (2002) es útil para analizar la distribución de especies en un contexto local y regional (Aagesen *et al.* 2009; Sandoval y Barquez 2013). Los análisis a escala regionales son importantes para delinear patrones de concordancia distributiva.

Entre las distintas aplicaciones que presenta la biogeografía actualmente se destaca el empleo de sus principios, teorías y análisis a problemas relacionados con la conservación de la biodiversidad (Whittaker *et al.* 2005). Esto define una nueva subdisciplina conocida como *Biogeografía de la Conservación*, en la cual los resultados más destacados son el establecimiento de marcos de planificación de áreas protegidas y los mapas a escala regional y global (Whittaker *et al.* 2005).

Los estudios biogeográficos en insectos son escasos, esto puede atribuirse a tres razones: 1) el déficit de Linneo, es decir, la falta de información taxonómica precisa de un gran número de organismos. 2) déficit de Wallace que es, la falta de información sobre la distribución completa de los taxones conocidos. 3) la imprecisión de los datos actuales, muchos registros solo representan unidades geográficas políticas (estados/provincias/departamentos) que carecen de significado biológico (Whittaker *et al.* 2005; Diniz-Filho *et al.* 2010). Es por esto que el rango de distribución de la mayoría de las especies de insectos de las regiones tropicales hiperdiversas de Asia, América del Sur y África son desconocidas (Diniz-Filho *et al.* 2010). Sin embargo, importantes trabajos aportan patrones de distribución regionales y locales sobre algunas especies de lepidópteros, dípteros e himenópteros (Hawkins *et al.* 2003; Fattorini 2009; Navarro *et al.* 2009; McCulloch *et al.* 2017).

Son varios los aportes de estudios de mapeo de distribución biogeográfico de hormigas (Ward *et al.* 2014; Janicki *et al.* 2016; Silva *et al.* 2021), algunos estudios analizan además patrones de distribución de especies invasoras (Dunn *et al.* 2007), incluyendo análisis de las variables ambientales y ecológicas que influyen en la distribución regional (Kaspari *et al.* 2000, 2004; Dunn *et al.* 2009). El mapeo de distribución biogeográfica más extenso en hormigas es el desarrollado a nivel mundial por Janicki *et al.* (2016), también existen aportes a escala regional (Neotrópico, Fernández y Sendoya 2004) y local (Paraguay, Wild 2007; Misiones, Hanisch *et al.* 2015; bosque atlántico, Silva *et al.* 2021) que proporcionan información valiosa en este aspecto. Sin embargo, no se identificaron estudios que utilicen exclusivamente a las hormigas, un grupo tan abundante y de gran diversidad en los ecosistemas terrestres, para el reconocimiento de áreas de endemismo empleando el método desarrollado por Szumik *et al.* (2002) en el Chaco Húmedo.

En el presente capítulo se analiza la distribución de las especies de hormigas epigeas en el Chaco Húmedo y se identifican patrones regionales de congruencia distribucional.

Por esta razón se plantean las siguientes cuestiones: 1) ¿Pueden ser utilizadas las hormigas para identificar patrones regionales de concordancia distributiva en el Chaco Húmedo?; 2) ¿Las posibles áreas recuperadas en este análisis podrían tener alguna implicancia para la conservación?

4.2. Objetivos

- Actualizar el conocimiento de la distribución geográfica de las especies de hormigas epigeas presentes en el Chaco Húmedo.
- Conocer los patrones biogeográficos de distribución de las especies de hormigas epigeas del Chaco Húmedo.
- Definir áreas de endemismo basadas en especies de hormigas epigeas del Chaco Húmedo.

4.3. Materiales y Métodos

Construcción de la base de datos

La base de datos se elaboró a partir de la lista presentada en el capítulo 3 (ver: Tabla 3.2). Se incluyeron datos de distribución de 460 especies de Formicidae, del Chaco Húmedo, totalizando 794 registros según el total de puntos georreferenciados.

Las especies se georreferenciaron empleando la página *antmaps.org* (Janicki *et al.* 2016), la cual visualiza la información de la base de datos GABI (Guénard *et al.* 2017).

Análisis de Datos

1) ¿Pueden ser utilizadas las hormigas para identificar patrones regionales de concordancia distributiva en el Chaco Húmedo?

En primer lugar, se utilizó la matriz construida para conocer las zonas de mayor riqueza de especies en el Chaco Húmedo. Para ello se cuantificó el número de especies registradas para cada punto georreferenciado. Esta matriz construida en Excel fue cargada en el software ArcGis por medio de la función *Conversión Tools*. A continuación, se empleó la función *Display XY Data*, para visualizar los puntos georreferenciados en el mapa. Posteriormente, se empleó la función *Spatial Analyst Tools* para realizar una

interpolación con el método IDW, para construir un Raster cuyos polígonos definen áreas con un rango de riqueza similar (SRI 2016).

A partir de las especies del inventario se construyeron dos matrices de datos para realizar los análisis antes mencionados, *la matriz completa* que incluyó 460 especies, y una *matriz depurada* conformada por 285 especies, que se obtuvo a partir de la exclusión de la matriz completa de las especies de amplia distribución, que exceden América del Sur, las subespecies de las que no se tuvo certeza de representar taxones diferentes con identidad propia (no sinónimos de especies ya establecidas), y de las identificadas como morfoespecies. Las subespecies no se consideraron para el análisis ya que las revisiones actuales del grupo tienden a sinonimizarlas dentro de categorías taxonómicas superiores (Fernández y Ospina 2003; Ward 2005; Brady *et al.* 2014; Schmidt y Shattuck 2014; Ward *et al.* 2014). Por ello, se prefirió trabajar con aquellos taxones de posición taxonómica cierta y comprobable. Para las estimaciones tampoco se consideraron las morfoespecies porque probablemente las mismas constituyan nuevas especies o, con la ayuda de más información del que se dispone actualmente, puedan ser atribuidas a especies ya conocidas (citadas o no para la región bajo estudio). Finalmente, cabe aclarar que, luego de realizar análisis preliminares, se decidió excluir a aquellas especies con una distribución muy amplia para acotar el análisis, brindando más claridad al mismo y considerando solo aquellas especies de distribución más restringida, tomando como criterio de corte a aquellas que sólo fueron registradas para América del sur.

Para el análisis de endemismo se utilizaron los programas NDM / VNDM v 3.0 (Goloboff 2004). NDM usa un criterio de optimización para verificar la distribución de todos los taxones en una matriz, comparándolos con conjuntos de celdas (= áreas) usando un enfoque heurístico. Busca la congruencia o "ajuste" de cada distribución con el área, asignando una puntuación de endemismo para cada especie. La congruencia entre una distribución de especies y un área determinada se mide mediante un Índice de Endemismo (EI) que varía de 0 a 1. El valor (EI) es 1, para las especies que están distribuidas uniformemente en el área en estudio, y solo dentro de esa área ("endemismo perfecto"), y disminuye para las especies que están presentes en otros lugares, y/o mal distribuidas dentro del área. A su vez, el valor de endemismo de un área (EIA) se calcula como la suma de los EI de las especies endémicas incluidas en el área. Por lo tanto, dos factores contribuyen al EIA: el número de especies incluidas en el área y el grado de congruencia entre las distribuciones de especies y el área misma (Szumik *et al.*, 2002).

VNDM permite visualizar las áreas obtenidas a partir del NDM. Todo esto nos permitirá definir *áreas de endemismo* de especies, es decir, áreas donde se superpone la distribución restringida de dos o más taxones. En el presente trabajo debido a la escala de análisis estas áreas son en realidad *áreas de congruencia distribucional*.

Se consideraron en los análisis tres tamaños de celda diferentes: $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, $0.75^\circ \times 0.75^\circ$ y $1^\circ \times 1^\circ$. Los parámetros referidos al tamaño de la cuadrícula y de radio se definieron de la siguiente manera: el primero se fijó en $x=55.00$, $y= -20.00$ y el tamaño del radio en $x=30$, $y=30$; para asumir $x=60$, $y=60$.

La búsqueda de áreas de endemismo se realizó utilizando los siguientes criterios: preservación de conjuntos de celdas con un valor de corte \geq a 1.5 y que incluya al menos 2 especies; intercambio de una celda a la vez; descarte de conjuntos superfluos; mantenimiento de subconjuntos superpuestos solo si el 50% de las especies son únicas, es decir que no se encuentren fuera del área que definen cada subconjunto; uso de proporciones de borde, es decir, que considera para la definición del área el valor de las celdas adyacentes. Se realizaron 500 réplicas del análisis, para mejorar el soporte de las áreas encontradas. A partir de las áreas de endemismo se construirán *áreas de consenso*, las cuales representan la suma de las áreas que son similares en composición de especies, es decir, que comparten más del 40% de sus taxones (Aagesen *et al.* 2009). Así, el porcentaje de consenso representa un porcentaje de similitud en la composición de especies de las áreas e incluye áreas en el consenso sólo si comparten ese porcentaje de similitud con las restantes áreas de consenso.

2) ¿Las posibles áreas recuperadas en este análisis podrían tener alguna implicancia para la conservación?

Las áreas obtenidas con el análisis de endemismo se superpusieron con los polígonos de las superficies protegidas (reservas privadas, parques nacionales y provinciales) y zonas de interés para la conservación (como las áreas Ramsar). Por otro lado, para las áreas obtenidas con el análisis que no puedan ser asociadas con superficies protegidas, se medirá el índice de huella humana promedio (IHH). Esto permitirá definir el potencial valor para la conservación que presentarían las áreas recuperadas en el análisis de endemismo.

4.4. Resultados

Se registro la distribución con georreferencias precisas de 460 especies de hormigas presentes en el Chaco Húmedo. La lista completa con la distribución georreferenciadas de las especies se detalla en el Anexo (Tabla A. 1). En la lista de especies se ha logrado reconocer ocho taxones endémicos (*Acanthostichus longinodis* Mackay, W.P, *Camponotus fiebrigi* Forel, *Crematogaster thalia* Forel, *Eciton mexicanum argentinum* Borgmeier, *Mycetomoellerius fiebrigi* (Santschi), *Oxyepoecus striatus* Mackay, W.P. y Delsinne y *Strumigenys siagodens* (Bolton) y *Strumigenys insolita* Bolton). El mapa construido por la interpolación (Fig. 4.1) permitió recuperar áreas con valores de riqueza altos (más de 100 especies).

Los análisis realizados bajo diferentes tamaños de celda arrojaron áreas similares y consistentes, por lo que se decidió graficar solamente las áreas con tamaño de celda de 0.5° x 0.5°.

Utilizando la *matriz depurada*, con 284 especies, se identificaron 13 áreas de endemismo (Fig. 4.2; Fig. 4.3). Estas áreas quedan soportadas por 75 especies (Tabla 4.1). Después del análisis de consenso persistieron seis áreas (Fig. 4.4; Tabla 4.2) soportadas por 49 especies.

El 83% de las áreas de consenso obtenidas con el análisis de la matriz completa se conservan en el análisis con la matriz depurada. Entre ellas, el área en el Iberá (área de consenso 3, que incluye el área 3), el sitio Ramsar Humedales Chaco (área de consenso 0 que incluye las áreas 0, 4, 5, 7, 8), el centro de Santa Fe (área de consenso 4, que incluye el área 11) y el área del centro sur de Paraguay (área de consenso 2, que incluye el área 2).

Este análisis arroja dos áreas discontinuas: a) el área de endemismo 2 que se recupera como el área de consenso 2; b) y el área de consenso 5 que incluye el área de endemismo 12.

El análisis con la *matriz completa* presentó las mismas áreas de consenso diferenciándose en el área de consenso 5, la cual en este análisis se presenta como un área continua.

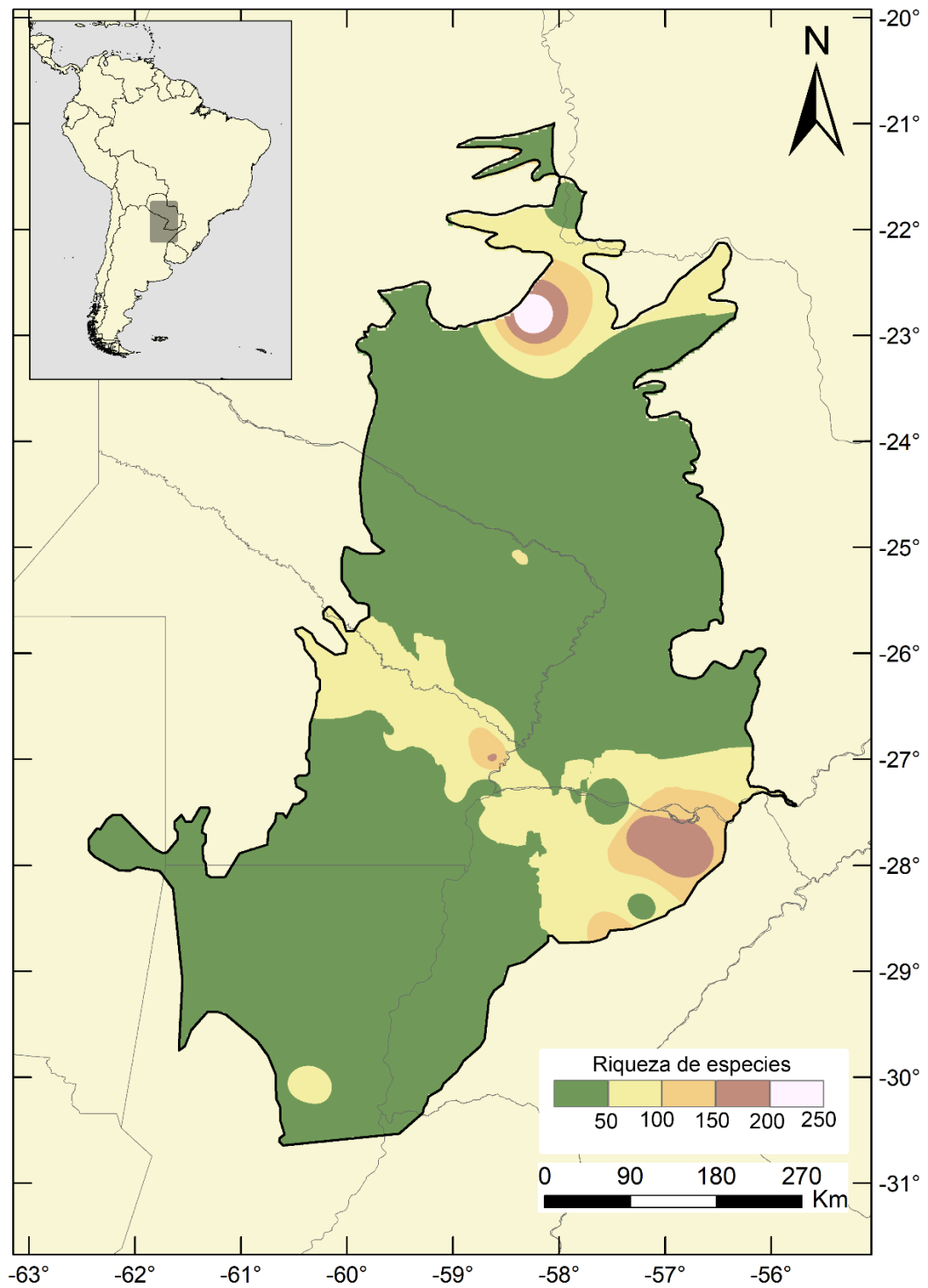


Figura 4.1. Análisis de interpolación para la riqueza de especies de hormigas del Chaco Húmedo. Las áreas del mismo color representas zonas con rangos similares de riqueza de especies.

Tabla 4.1. Áreas de endemismo a partir de la *matriz depurada*, se detallan las especies que soportan cada área y el puntaje obtenido (Tamaño de celda 0.5 ° × 0.5 °).

Áreas de Endemismo	Especies que soportan el Área	Puntaje
0	<i>Gracilidris pombero</i> <i>Oxyepoecus bidentatus</i> <i>Oxyepoecus striatus</i>	2.174603
1	<i>Pheidole capillata</i> <i>Pheidole cavifrons</i> <i>Pheidole dione</i> <i>Pseudomyrmex rufiventris</i>	2.875000
2	<i>Acromyrmex balzani</i> <i>Camponotus crispulus</i> <i>Camponotus termitarius</i> <i>Cephalotes borgmeieri</i> <i>Crematogaster arata</i> <i>Dinoponera australis</i> <i>Ectatomma permagnum</i> <i>Mycocepurus goeldii</i> <i>Pheidole gertrudae</i> <i>Pheidole oxyops</i> <i>Solenopsis richteri</i> <i>Xerolitor explicatus</i>	9.722222
3	<i>Camponotus cordiceps</i> <i>Pheidole capillata</i> <i>Pheidole cavifrons</i> <i>Pheidole dione</i> <i>Pseudomyrmex rufiventris</i>	3.421875
4	<i>Camponotus taniae</i> <i>Oxyepoecus bidentatus</i> <i>Oxyepoecus striatus</i>	2.125000
5	<i>Gracilidris pombero</i> <i>Oxyepoecus bidentatus</i>	2.218750

	<i>Oxyepoecus striatus</i>	
6	<i>Camponotus cordiceps</i> <i>Pheidole capillata</i> <i>Pheidole cavifrons</i> <i>Pheidole dione</i> <i>Pseudomyrmex rufiventris</i>	3.539286
7	<i>Oxyepoecus bidentatus</i> <i>Oxyepoecus striatus</i>	1.750000
8	<i>Gracilidris pombero</i> <i>Oxyepoecus bidentatus</i> <i>Oxyepoecus striatus</i>	2.143519
9	<i>Camponotus cordiceps</i> <i>Pheidole cavifrons</i> <i>Pheidole Dione</i> <i>Pseudomyrmex rufiventris</i>	2.875000
10	<i>Cephalotes liogaster</i> <i>Crematogaster polymnia</i> <i>Dorymyrmex thoracicus</i> <i>Solenopsis parva</i>	3.500000
11	<i>Acromyrmex hispidus</i> <i>Dorymyrmex steigeri</i> <i>Forelius rufus</i> <i>Pheidole alpinensis</i> <i>Pheidole bison</i> <i>Pheidole laevinota</i> <i>Pheidole obscurifrons</i> <i>Pheidole risii</i> <i>Pheidole rosula</i> <i>Pogonomyrmex cunicularius</i>	9.166667
12	<i>Acromyrmex lobicornis</i> <i>Atta vollenweideri</i> <i>Camponotus bonariensis</i> <i>Cephalotes depressus</i>	13.125000

Cephalotes eduarduli
Discothyrea neotropica
Mycetophylax olitor
Nylanderia docilis
Pheidole aberrans
Pheidole bergi
Pheidole gigaflavens
Pheidole obscurithorax
Pheidole rudigenis
Pheidole rugatula
Pheidole spininodis

Tabla 4.2. Áreas de Consenso a partir de la *matriz depurada*, Áreas de endemismo incluidas y especies que soportan cada área (Tamaño de celda 0.5 ° × 0.5 °).

Consenso	Áreas Incluidas	Especies que soportan el Área
0	0, 4, 5, 7, 8	<i>Camponotus taniae</i> <i>Gracilidris pombero</i> <i>Oxyepoecus bidentatus</i> <i>Oxyepoecus striatus</i>
1	1, 3, 6, 9	<i>Camponotus cordiceps</i> <i>Pheidole capillata</i> <i>Pheidole cavifrons</i> <i>Pheidole dione</i> <i>Pseudomyrmex rufiventris</i>
2	2	<i>Acromyrmex balzani</i> <i>Camponotus crispulus</i> <i>Camponotus termitarius</i> <i>Cephalotes borgmeieri</i> <i>Crematogaster arata</i> <i>Dinoponera australis</i> <i>Ectatomma permagnum</i> <i>Myocepurus goeldii</i> <i>Pheidole gertrudae</i>

		<i>Pheidole oxyops</i>
		<i>Solenopsis richteri</i>
		<i>Xerolitor explicatus</i>
		<i>Cephalotes liogaster</i>
3	10	<i>Crematogaster polymnia</i>
		<i>Dorymyrmex thoracicus</i>
		<i>Solenopsis parva</i>
		<i>Acromyrmex hispidus</i>
		<i>Dorymyrmex steigeri</i>
		<i>Forelius rufus</i>
		<i>Pheidole alpinensis</i>
4	11	<i>Pheidole bison</i>
		<i>Pheidole laevinota</i>
		<i>Pheidole obscurifrons</i>
		<i>Pheidole risii</i>
		<i>Pheidole rosula</i>
		<i>Pogonomyrmex cunicularius</i>
		<i>Acromyrmex lobicornis</i>
		<i>Atta vollenweideri</i>
		<i>Camponotus bonariensis</i>
		<i>Cephalotes depressus</i>
		<i>Cephalotes eduarduli</i>
		<i>Mycetophylax olitor</i>
5	12	<i>Nylanderia docilis</i>
		<i>Pheidole aberrans</i>
		<i>Pheidole bergi</i>
		<i>Pheidole gigaflavens</i>
		<i>Pheidole obscurithorax</i>
		<i>Pheidole rudigenis</i>
		<i>Pheidole rugatula</i>
		<i>Pheidole spininodis</i>

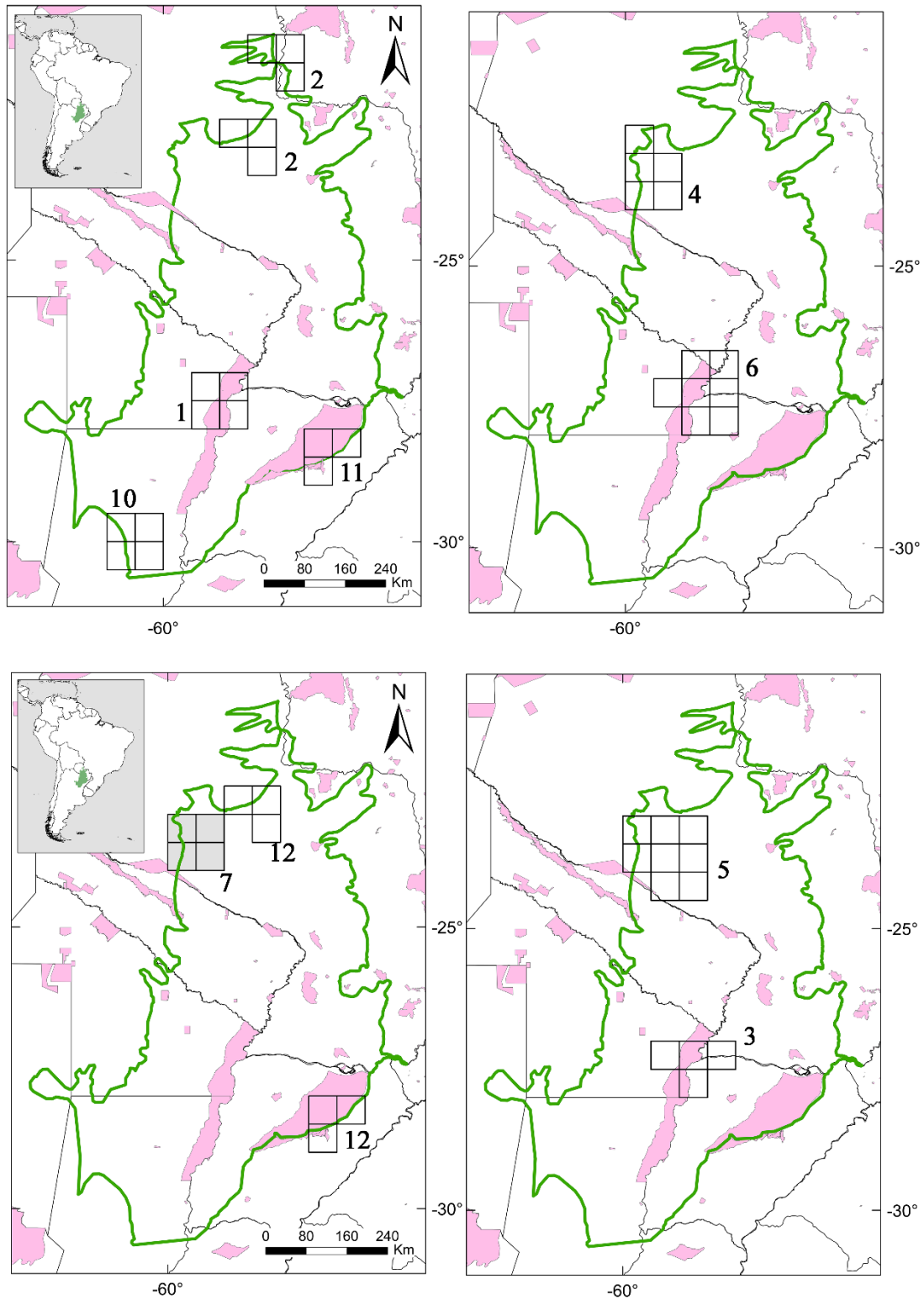


Figura 4.2. Áreas de endemismo encontradas (*matriz depurada*). Tamaño de Celda = $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. Zonas rosas representan áreas protegidas. Línea verde delimita el Chaco Húmedo. Se visualizan las áreas de endemismo 1; 2; 3; 4; 5; 6; 7; 10; 11; 12. Áreas 2 y 12 constituyen áreas discontinuas.

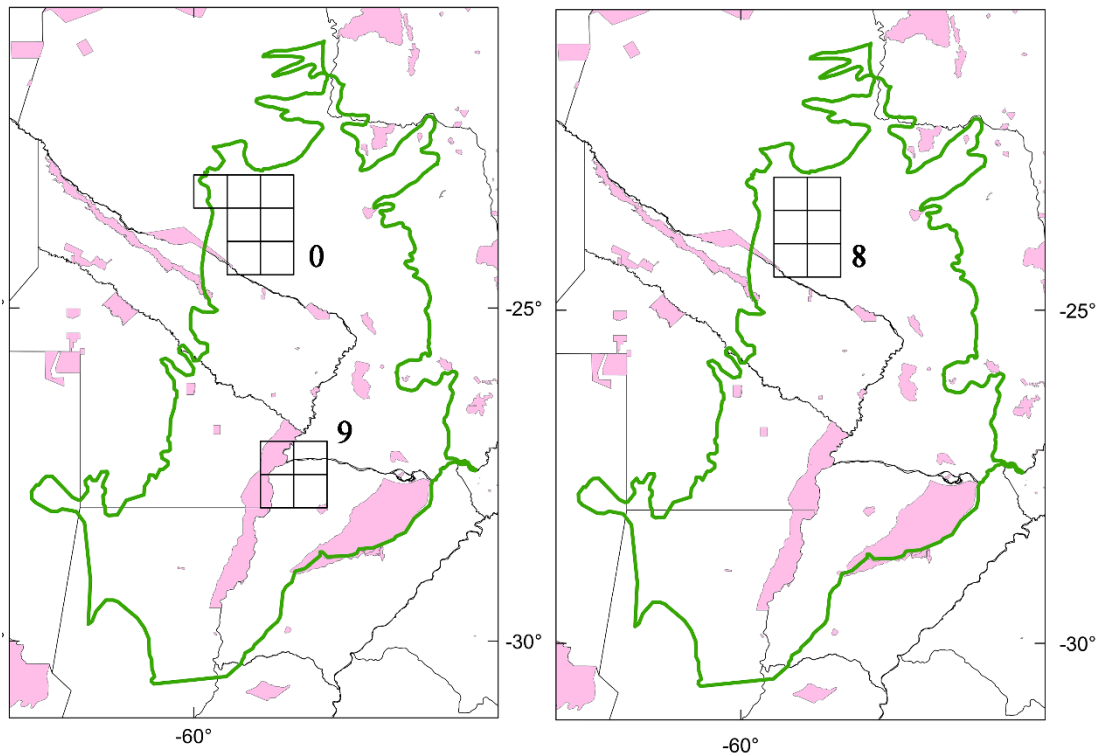


Figura 4.3. Áreas de endemismo encontradas (*matriz depurada*). Tamaño de Celda = $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. Zonas rosas representan áreas protegidas. Línea verde delimita el Chaco Húmedo. Se visualizan las áreas de endemismo 0; 8; 9.

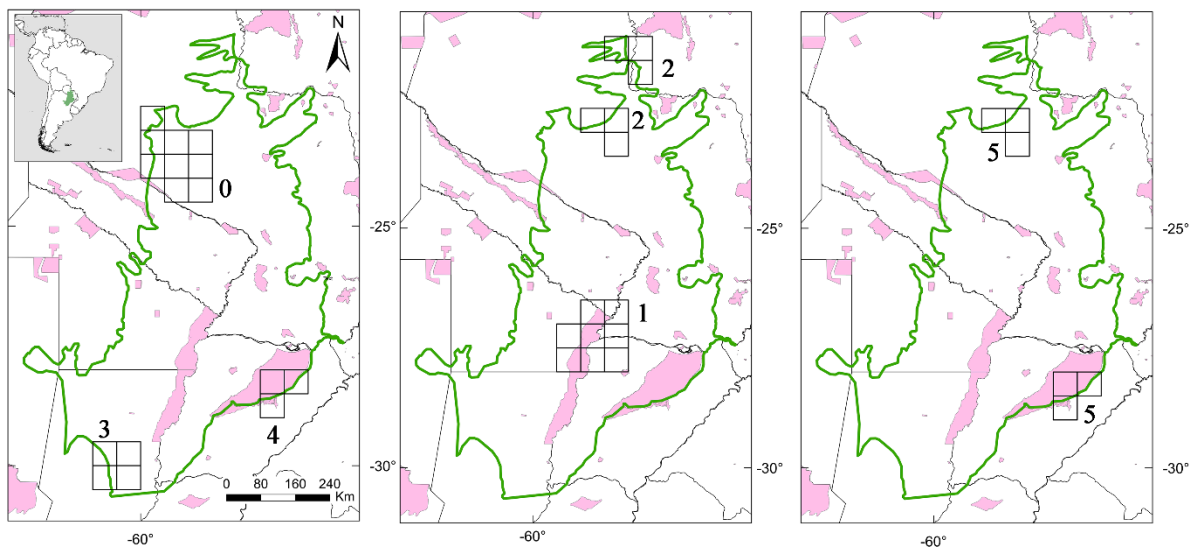


Figure 4.4. Áreas de consenso encontrados en el análisis (*matriz depurada*). Tamaño de celda = $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. Zonas rosas representan áreas protegidas. Línea verde delimita el Chaco Húmedo.

4.5. Discusión

La recopilación de los datos bibliográficos, la revisión de la mirmecofauna local por medio de recolección in situ y el estudio de la colección CARTROUNNE permitieron aportar datos actuales al conocimiento de la distribución geográfica de las especies de hormigas epigeas presentes en el Chaco Húmedo. Además, el análisis de áreas de endemismo o de congruencia distribucional basado en hormigas, aporta información inédita valiosa para los estudios descriptivos de la región (Arana *et al.* 2021). El análisis de interpolación para la riqueza de especies de hormigas del Chaco Húmedo permitió reconocer áreas que representan puntos clave para la conservación. Estudios desarrollados en el bosque atlántico destacan el valor de estos puntos clave (hotspots) para el soporte de unidades de áreas de interés para la conservación (Dalapicolla *et al.* 2021). El desarrollo de estudios similares en otras regiones biogeográficas de Sudamérica permitirá tener un panorama más preciso de los patrones biogeográficos de las hormigas.

Las áreas de consenso correspondientes a la matriz de datos *completa* y la *depurada* se mantuvieron constantes con variaciones esperadas en la composición de especies soportadas por cada análisis. La única área de consenso distinta en ambos análisis es el área de consenso 5.

El área de **consenso 0**, ubicada en el centro de Paraguay, en ambos análisis fue soportada por cuatro especies. Estas hormigas son cripticas (*Oxyepoecus bidentatus* Delsinne y Mackay y *Oxyepoecus striatus* Mackay, W.P. & Delsinne) o de hábitos nocturnos (*Camponotus taniae* Mackay, W.P. & Delsinne y *Gracilidris pombero* Wild y Cuezzo); de colonias pequeñas, que nidifican en el suelo, comunes en zonas abiertas (Wild y Cuezzo 2006; Mackay y Delsinne 2009; Delsinne *et al.* 2012). Esta área, junto con las áreas de consenso 3 y 5 presentan los valores más bajos de actividad antrópica (entre 0 y 20%), lo que se interpreta como un nivel bajo de impacto humano para estas áreas (Sanderson *et al.* 2002). Esto refuerza el interés en la conservación de las áreas mencionadas debido a que representarían zonas con baja intervención antrópica. Por esto se propone incluirlas en planes de manejo y conservación de áreas protegidas.

El área de **consenso 1**, en ambos análisis, permitió resaltar la existencia de un importante humedal de la región el cual se encuentra en la lista Ramsar identificado con el nombre de Humedales Chaco, representando la décimo tercer área designada como

sitios Ramsar en Argentina (Astelarra *et al.* 2017). Esta área se encuentra soportada por cinco especies de las cuales tres son representantes del género *Pheidole* Westwood. Estas hormigas son pequeñas, con un tamaño menor a 2.5 mm, de las que se desconocen tanto aspectos sobre su biología como sus hábitos tróficos (Wilson 2003). Todo esto reafirma el valor del área para la conservación de uno de los principales humedales de la Argentina, así como de la mirmecofauna regional que aporta numerosos servicios ecosistémicos claves para este importante humedal.

El área de **consenso 2** presenta una gran diversidad en las particularidades ecológicas de las especies que la soportan, encontrándose pequeñas especies (< 3 mm) cultivadoras de hongos como *Mycocepurus goeldii* (Forel) (Barcoto *et al.* 2020; Albuquerque *et al.* 2021), hasta especies depredadoras grandes (> 3 mm) que patrullan activamente como *Dinoponera australis* Emery (Lenhart *et al.* 2013). Esta área es la única área discontinua del análisis con la *matriz completa* (soportada por 28 especies) y una de las dos áreas discontinuas del análisis con la *matriz depurada* (soportada por 12 especies). Esto podría explicarse por dos razones: 1) La pérdida y fragmentación de ambientes nativos producto de la expansión de la frontera agrícola y/o 2) los escasos estudios que permitan aportar información sobre la composición de especies en extensas zonas del Chaco Húmedo. Respecto al primer apartado en las últimas décadas la expansión de la frontera agrícola, particularmente en la región chaqueña, ha reducido drásticamente los ambientes naturales, afectado no solo las zonas de amortiguamiento de las áreas protegidas, sino también dentro de sus límites (Orúe *et al.* 2007). Esto produce el aislamiento de las superficies protegidas las cuales corren el riesgo de convertirse en islas desconectadas de otras áreas (Espínola-Torres *et al.* 2020). Sobre el segundo aspecto es importante mencionar que existen algunos catálogos y estudios puntuales de taxones que permiten aportar información sobre algunas especies de hormigas del Paraguay y Argentina (Wild 2007; Mackay y Delsinne 2009; Delsinne *et al.* 2012; Cuezco y Larrea 2019). A pesar de esto no existen estudios recientes que permitan conocer la diversidad biológica de grandes áreas lo que termina evidenciándose en extensos parches sin información sobre aspectos tan básicos como la composición específica de estas áreas. Teniendo en cuenta estos aspectos es muy posible sostener la presencia no registrada de especies en esos lugares de transición entre estas áreas discontinuas.

A partir del análisis de las dos matrices se recupera el área de **consenso 3**. Es el área más austral de la región ubicada en el territorio de la provincia de Santa Fe (Argentina).

Las cinco especies que definen esta área (para la *matriz depurada*) nidifican principalmente en el estrato arbóreo (Wild 2007). Esta característica ecológica de las especies de hormigas de esta área, resalta la importancia de la conservación de zonas boscosas en una de las regiones más afectadas por la deforestación en las últimas décadas en la Argentina (Zak *et al.* 2008; Hoyos *et al.* 2012).

En el área de **consenso 4** el 60% de las especies corresponden al género *Pheidole*. El aspecto más interesante de esta área es que se correlaciona con el área ocupada por los esteros del Iberá, uno de los humedales más importantes del país, el cual se destaca por su topografía, flora y fauna (Neiff y Poi de Neiff 2006; Orfeo y Neiff 2017).

El área de **consenso 5** es la única área que no coincide en los análisis con las dos matrices de datos utilizadas. Al emplear la *matriz completa* esta área se ubica en la región del sitio Ramsar Humedales Chaco superponiéndose con el área de consenso 1. Este área está soportada por tres especies (*Camponotus cordiceps* Santschi, *Pheidole synarmata* Wilson y *Pseudomyrmex pallidus* Smith) que presentan una amplia distribución extendiéndose fuera de Sudamérica (Guénard *et al.* 2017). Al analizar la *matriz depurada* en la que se eliminaron las especies con amplia distribución, se generó una nueva área de **consenso 5**, discontinua y que resulta de la sumatoria con las áreas de consenso 2 y 4. Esta nueva área está soportada por 14 especies, donde encontramos especies cortadoras (*Acromyrmex lobicornis* (Emery) y *Atta vollenweideri* Forel), hasta especies arborícolas especializadas (*Cephalotes depressus* (Klug) y *Cephalotes eduarduli* (Forel)) (De-Andrade y Baroni Urbani 1999; Fernández *et al.* 2015). Las áreas de consenso 5 obtenidas a partir de ambos análisis podrían explicarse por las mismas razones mencionadas para el área de consenso 2.

El análisis permitió identificar especies características de ciertas áreas (pero no endémicas de dichas áreas). Sandoval y Barquez (2013) sostienen que a escala regional y debido a las características de los rangos de distribución de estas especies (que exceden los límites del área de estudio), la identidad de ciertas áreas en los análisis regionales obtenidos puede ser determinada por la asociación de grupos de especies. Por otro lado, más del 40% de las áreas de consenso se corresponden con áreas protegidas o con bajo nivel de actividad antrópica, lo que refuerza el valor de este análisis para la identificación de área de interés para la conservación (Whittaker *et al.* 2005; Sandoval y Barquez 2013). Respecto a esto, estudios realizados en vertebrados en el Bosque Atlántico y el Gran Chaco destacan la importancia de conservar las áreas de endemismos identificadas (Nori

et al. 2016; Dalapicolla *et al.* 2021), que en muchos casos como el Iberá representan puntos clave para la conservación de la fauna de la región. Todo esto fortalece la importancia de este análisis en la definición de áreas de interés en la escala de paisaje permitiendo establecer patrones regionales de congruencia distribucional, útiles para establecer áreas importantes para el mantenimiento de la biodiversidad y el manejo de los ambientes. En esta perspectiva las áreas identificadas con gran valor para la conservación representan útiles herramientas para el mantenimiento de la diversidad de hormigas en el Chaco Húmedo, la cual es una de las regiones más afectada por procesos de deforestación e incendios en las últimas décadas. El conocimiento generado en el presente estudio servirá de base para el desarrollo de investigaciones futuras sobre ecología, biogeografía y sistemática de los ensambles de hormigas en la región.

**ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLAJES DE
FORMICIDAE (HYMENOPTERA:
FORMICOIDEA) Y EFECTO DE LAS
CONDICIONES AMBIENTALES EN SELVAS
EN GALERÍA CON DIFERENTES ESTADOS
DE CONSERVACIÓN EN EL CHACO
HÚMEDO**

**Vi el populoso mar... vi todas las hormigas que hay en la tierra... y sentí vértigo y
lloré, porque mis ojos habían visto ese objeto secreto y conjetural, cuyo nombre
usurpan los hombres... el inconcebible universo**

Jorge Luis Borges

Capítulo 5: Estructura de los ensamblajes de Formicidae (Hymenoptera: Formicoidea) y efecto de las condiciones ambientales en selvas en galería con diferentes estados de conservación en el Chaco Húmedo

5.1. Introducción

El avance de las actividades humanas, tales como la deforestación de extensas áreas para uso del suelo en ganadería, la agricultura o la urbanización, conduce a la fragmentación de las áreas naturales. Argentina no es ajena a esta realidad, es uno de los diez países del mundo con mayor pérdida de extensiones de bosques (FAO 2016), siendo el Gran Chaco, una de las regiones más deforestadas en las últimas tres décadas (Zak *et al.* 2008; Hoyos *et al.* 2012).

Estos cambios en el uso del suelo influyen en la dinámica de las poblaciones al reducir su potencial de dispersión y colonización con el consecuente aislamiento (Fahrig 2003). En las áreas fragmentadas, tras una secuencia de eventos en donde en un primer lugar es notorio la reducción progresiva de la densidad poblacional, se registran luego procesos que afectan de forma significativa a las poblaciones al reducir su variabilidad genética y demográfica (Hedrick 2001), que conducen a una inevitable pérdida de biodiversidad (Fischer y Lindenmayer 2007) y a un mayor número de extinciones locales en los parches pequeños (Granados-Sánchez *et al.* 1999; Santos y Tellería 2006).

En las últimas décadas se ha reportado a nivel global una drástica disminución en la abundancia, biomasa y el rango de distribución de insectos, los factores más frecuentes implicados en esta declinación son la destrucción del hábitat, la intensificación de las actividades agrícolas y el cambio climático (Lister y Garcia 2018; Montgomery *et al.* 2020). La disminución de la diversidad de insectos puede desencadenar la pérdida de funciones importantes de los ecosistemas, ya que son responsables del mantenimiento de servicios esenciales como la depredación, polinización, herbivoría (Diniz-Filho *et al.* 2010; Eggleton 2020) por lo que comprender los patrones de diversidad de los insectos y el efecto de la fragmentación de los ambientes sobre sus poblaciones es de vital importancia (Montgomery *et al.* 2020).

La complejidad de la estructura de las comunidades de un sitio en particular puede describirse mediante diferentes índices de diversidad alfa, a otra escala y para analizar la magnitud de cambios en la composición de especies entre sitios (Whittaker 1972) o a lo

largo de gradientes temporales se utilizan índices de diversidad beta. La diversidad β es sensible a los procesos de fragmentación ambiental (Calderón-Patrón *et al.* 2012b; Socolar *et al.* 2016) y comprende dos componentes el reemplazo, o recambio de especies entre comunidades, y el anidamiento que resulta de la ganancia o pérdida de especies entre comunidades (Baselga 2010; Calderón-Patrón *et al.* 2016). Discernir cuál de los componentes tiene mayor incidencia en la variación de la composición de especies entre sitios es importante para el diseño y gestión de programas de conservación.

Las hormigas se destacan por su abundancia, alta diversidad y por encontrarse bien representadas en todos los ecosistemas terrestres cumpliendo roles ecológicos claves (Hölldobler y Wilson 1990; Agosti *et al.* 2000; Wilson y Hölldobler 2005; Del Toro *et al.* 2012). Debido a su rápida respuesta a los cambios en el hábitat y por la relativa facilidad de recolección e identificación (Majer *et al.* 2007; Philpott *et al.* 2010) son consideradas, en programas de monitoreo y estudios de diversidad, excelentes indicadores de calidad ambiental (Agosti *et al.* 2000; Kaspari y Majer 2000) para evaluar la fragmentación de los ambientes y la simplificación del paisaje (Bestelmeyer y Wiens 1996; Groc *et al.* 2017; Tiede *et al.* 2017; Santoandré *et al.* 2019).

La abundancia y actividad de forrajeo de los formícidos dependen de la temperatura y la humedad (Levings 1983; Bestelmeyer y Wiens 1996). Bestelmeyer (2000) menciona que la riqueza disminuye en la época de sequía y la temperatura influye en la estructura de las comunidades dada la estrecha relación entre dominancia de algunas especies y su tolerancia térmica. Se reporta también la influencia de los cambios en la cobertura arbórea, que resulta en variaciones microclimáticas en la temperatura y humedad, que afecta los parámetros de diversidad de los ensamblajes de este grupo (Werenkraut *et al.* 2015). Numerosos estudios acerca de diferentes comunidades resaltan que los valores de diversidad altos están asociados con hábitats estructuralmente más complejo (De Almeida y Louzada 2009; Alves Da Mata y Tidon 2013). Esta tendencia se explica por la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, que predice que un aumento en la complejidad estructural de los ambientes conduce a un aumento en la riqueza de especies (Tews *et al.* 2004). Por lo tanto, la mayoría de los ambientes heterogéneos presentan una gran cantidad de microhábitats y una gran variedad de microclimas, aumentando considerablemente el número de nichos a explotar (Li y Reynolds 1995), este efecto de la complejidad del hábitat fue verificado también en ensamblajes de hormigas (Lassau y Hochuli 2004).

En el nordeste de Argentina, se llevaron a cabo estudios de distintos aspectos referidos a formícidos en las provincias de Chaco, Corrientes y Formosa (Arbino y Godoy 2001; Leponce *et al.* 2004; Theunis *et al.* 2005; Calcaterra *et al.* 2010a; b; Gomez Lutz y Godoy 2010; Larrea *et al.* 2022a) y Misiones (Hanisch *et al.* 2015, 2018), tanto en reservas como en ambientes antropizados. Estos estudios evalúan la diversidad en hábitats naturales y antropizados característicos del NE y mencionan la influencia de la temperatura en los parámetros medidos, aunque plantean otros objetivos y no efectúan comparaciones que asocien la heterogeneidad del ambiente con la riqueza y composición del ensamblaje de formícidos. Otros trabajos efectuados en áreas naturales y en forestaciones de Corrientes y Misiones, evalúan la influencia de la complejidad estructural en los patrones de diversidad de hormigas epígeas en bosques y sabanas pero de otras ecorregiones (Santoandré *et al.* 2019; Larrea *et al.* 2022b).

Sin embargo, se desconoce en las selvas en galería del Chaco Húmedo la variación espacial y tasa de recambio de los ensamblajes de formícidos, y la influencia que ejerce en estos insectos el deterioro de sus ambientes.

Por lo tanto, este capítulo se busca responder las siguientes cuestiones: 1) ¿Cuánto varían los parámetros de diversidad (alfa), composición y la estructura de los ensamblajes de hormigas en las selvas estudiadas según su estado de conservación?; 2) ¿Cómo cambia la composición de especies de hormigas entre las selvas con distintas categorías de conservación? y ¿cuál es el componente de la diversidad beta que explica la variación observada?; 3) ¿Los ensamblajes de formícidos en selvas en galería responderán de la misma forma a las variables ambientales que lo observado en otros ambientes?

Dado que se diferenció un gradiente de heterogeneidad ambiental de las selvas donde se efectuaron los muestreos, teniendo en cuenta indicadores como el porcentaje de cobertura vegetal (ver Tabla 2.2, capítulo 2), y en base a la hipótesis de heterogeneidad del hábitat, se predice que:

- 1- La riqueza y diversidad disminuirán en las selvas con menor complejidad estructural (selvas ECI y ECD).
- 2- El componente de disimilitud relacionado con el recambio resultará el componente más elevado y dominará la variación de la diversidad beta a lo largo del gradiente espacial (entre sitios con distintos estados de conservación).

5.2. Objetivos

- Conocer la diversidad de hormigas en las selvas en galería en el Chaco Húmedo.
- Evaluar la influencia del estado de degradación de los ambientes en la diversidad de los formícidos.
- Determinar el recambio de especies entre las selvas con distintas categorías de conservación e identificar el componente de la diversidad beta que lo explica.
- Conocer el efecto de las variables ambientales en los ensamblajes de Formicidae.

5.3. Materiales y Métodos

Área de estudio

Las nueve selvas muestreadas quedaron clasificadas en las siguientes categorías de conservación; bueno (ECB), intermedio (ECI) y desfavorable (ECD). Especificaciones sobre el área de estudio, la recolección del material, identificación, diseño experimental y preservación de los ejemplares se detallan en el Capítulo 2.

Análisis de Datos

La eficiencia de muestreo se evaluó utilizando estimadores no paramétricos: Jackknife de primer orden (Jack1) y Chao de segundo orden (Chao2). Los cálculos se realizaron con 100 repeticiones aleatorias considerando sólo datos de incidencia de especies, utilizando la función *specpool* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). Los datos de incidencia son la opción escogida ante las limitaciones del uso de datos de abundancia en estimaciones de diversidad de ensamblajes de hormigas (Agosti *et al.* 2000; Bestelmeyer 2000).

Los cálculos se realizaron con 100 repeticiones aleatorias considerando sólo datos de incidencia de especies (presencia-ausencia) debido a las limitaciones que impone el uso de la abundancia de hormigas en estimaciones de riqueza (Bestelmeyer 2000). Estas limitaciones están vinculadas al comportamiento social de estos insectos que se refleja en una alta densidad de individuos en un punto, generalmente cercano a senderos de forrajeo o colonias y resulta en sesgos de información cuando se utilizan datos de abundancia (Longino 2000).

Además, se estimó la completitud de los inventarios por medio de la *cobertura del muestreo* (C_m), que mide la proporción que representan los individuos de cada especie en la muestra, con respecto al número total de individuos (Chao y Jost 2012). Este análisis estandariza comunidades muestreadas con el mismo esfuerzo de colecta, y es propuesto como un método más adecuado para evaluar la proporción de riqueza. Cuando los ambientes a comparar registran niveles de cobertura cercanos a 1 es posible realizar comparaciones directas de su diversidad. Estos análisis se realizaron con la función *iNEXT* del paquete *iNEXT* en la interfaz de R Studio (Hsieh *et al.* 2013).

Para evaluar el efecto de la distancia entre las selvas sobre la composición de especies se utilizó una prueba de Mantel. Este análisis se ejecutaron con la función *mantel* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

1) ¿Cuánto varían los parámetros de diversidad (alfa), la composición y la estructura del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas según su estado de conservación?

Para cada selva se evaluó la composición de los ensamblajes de formícidos en términos riqueza y diversidad (utilizando los índices de diversidad tradicional, Shannon (H) y Dominancia de Simpson (D)). Estos análisis se realizaron con la función *diversityresult* (empleando los comandos: Shannon, Simpson y richness) del paquete *BiodiversityR* en la interfaz de R Studio (Kindt y Coe 2005). Adicionalmente, la diversidad se evaluó utilizando el número efectivo de especies (Jost 2006; Chao *et al.* 2010). Para ello se cuantificó la diversidad verdadera: de orden cero (D^0), que equivale a la riqueza de especies; de primer orden (D^1) y la diversidad de segundo orden (D^2). Estas medidas conocidas también como números de Hill determinan cuánto influyen las especies más abundantes en la diversidad total. Para obtener los valores de diversidad verdadera se procedió de la siguiente manera: para la diversidad de orden cero (D^0 ; $q = 0$) se utilizó el valor de riqueza; la diversidad de orden 1 (D^1 ; $q = 1$) se calculó con el exponencial de la entropía del índice de Shannon; la diversidad de orden 2 (D^2 ; $q = 2$) se calculó como el inverso del índice de Simpson. Con el programa en línea *iNEXT* en base R (Hsieh *et al.* 2013) se realizaron perfiles de diversidad asintótica para los ensamblajes de formícidos de los tres estados de conservación. De acuerdo a Chao y Jost (2015), este tipo de diagrama muestra un perfil continuo de diversidad en función de los números de Hill de orden q , con valores de q que van de 0 a 3

Se confeccionaron curvas de rango-abundancia o Whittaker para comparar la estructura del ensamblaje de formícidos en las distintas categorías de conservación (Feinsinger 2001). Este análisis se realizó con la función *rankabundance* del paquete BiodiversityR en la interfaz de R Studio (Kindt y Coe 2005).

Se consideraron *especies raras* a aquellas que se capturaron solo en una trampa, las especies recolectadas en más del 20% de las trampas se consideraron *especies abundantes* (Calcaterra *et al.* 2010a).

2) ¿Cómo cambia la composición de especies de hormigas entre las selvas con distintas categorías de conservación? y ¿Cuál es el componente de la diversidad beta que explica la variación observada?

La composición de la mirmecofauna entre las selvas con distintos grados de conservación se comparó con la medida de diversidad beta en base al índice similitud cualitativa de Sørensen ($\beta_{SØR}$). En esta tesis se utiliza la fórmula para el cálculo de Sorensen propuesta por Baselga (2010) quien propone una modificación de este índice, que además de suministrar un valor de similitud permite separar este índice en sus dos componentes (recambio y anidación). Se estimó la diversidad beta múltiple, para reconocer cuál es el elemento que más estaría influyendo en las diferencias observadas. Estos elementos son: betaSIM = diversidad beta explicada por el reemplazo de especies; betaSNE = diversidad beta explicada por la pérdida / ganancia de especies (diferencias de riqueza) (Baselga 2010; Carvalho *et al.* 2013; Cardoso *et al.* 2015). Estos análisis se realizó con la función *beta.pair* del paquete betapart en la interfaz de R Studio (Baselga y Orme 2012). También se calculó, con la función *vegdist* del paquete vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018), el índice de Horn considerado uno de los índices de similitud tradicional más informativo, discriminatorio y confiable (Jost 2007; Jost *et al.* 2010).

El análisis de SIMPER (porcentaje de similaridad) se aplicó para explorar la contribución relativa de cada especie a las diferencias observadas entre cada hábitat según su estado de conservación (Clarke y Warwick 2001). Este análisis realiza comparaciones por pares de grupos de unidades de muestreo y encuentra las contribuciones promedio de cada especie a la disimilitud general promedio del índice de Bray-Curtis. Se empleó la función la función *simper* del paquete vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

Se construyeron modelos lineales generales mixtos (MLGM) para determinar el efecto de cada estado de degradación sobre la incidencia y la diversidad verdadera de las hormigas en las selvas estudiadas. Se evaluó el ajuste de los modelos con el criterio de información Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC) y se seleccionó el modelo que mejor ajustó, es decir, el que presentaba el menor valor de AIC y BIC. Las variables explicativas usadas fueron el estado de conservación (variable fija, cualitativa, con tres niveles) y las distintas selvas (variable aleatoria, cualitativa, con nueve niveles). Por otro lado, las variables respuesta consideradas fueron la incidencia y la diversidad verdadera de orden 0, 1 y 2. Las comparaciones post-hoc fueron realizadas con un análisis de Tukey (Di-Rienzo *et al.* 2002), con un 5% de significancia ($p < 0.05$). Estos modelos se realizaron con la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* en la interfaz de R Studio (Brooks *et al.* 2017).

La similitud en la composición de especies entre los diferentes niveles de degradación se analizó mediante escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), utilizando el índice de Bray-Curtis como medida de similitud. La distorsión de la resolución de la disposición de dos dimensiones se representa por un valor de tensión ($Stress = S$). El NMDS calculó con la función *metaMDS* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). Además, las estructuras de los ensamblajes se evaluaron mediante el análisis ANOSIM para comprender el nivel de similitud entre los estados de conservación. La estadística R generada por ANOSIM es una medida de la similitud entre los tipos de tratamiento, con valores que van desde 0 (100% de similitud) a 1 (0% de similitud). Este estadístico se calculó con la función *anosim* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

3) ¿Cuál es la variable que más influye en el ensamblaje de formícidos?

Para analizar el efecto de las variables ambientales en la distribución de las especies de hormigas, se realizaron Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC). Las variables analizadas fueron: espesor de la hojarasca, distancia del río, cobertura de dosel, números de árboles semilleros, índice de huella humana, temperatura (mínima, media y máxima), humedad relativa (mínima, media y máxima) y precipitaciones (15 y 30 días antes del muestreo). El ACC se realizó con la función *cca* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). Se realizaron pruebas de permutación con ordenación restringida para realizar una selección de las variables que mejor expliquen la distribución de los datos (Blanchet *et al.* 2008). Esto se ejecutó con la función *ordistep* del paquete

vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). Además, se construyeron elipses a partir de la media y los desvíos estándares de las distintas categorías de conservación para visualizar las tendencias generales en la gráfica de ACC. Los elipses se realizaron con la función *ordiellipse* del paquete vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). La significancia estadística de estos ordenamientos fue analizada mediante un ANOVA, con 999 permutaciones y se utilizó el nivel significancia de $p < 0.05$. Se empleó la función *anova* del paquete stats en la interfaz de R Studio (RCoreTeam 2022).

5.4. Resultados

Se identificaron 9 subfamilias, 16 tribus, 36 géneros y 108 especies/morfoespecies (Ver Anexo Tabla A.2). Los ambientes de mayor riqueza fueron las selvas bien conservadas, donde se recolectaron setenta y tres especies (67%), de las que 28 especies resultaron exclusivas de estos hábitats (Tabla 5.1; Fig. 5.1). Las subfamilias que incluyeron el mayor número de especies fueron Myrmicinae (S= 42); Formicinae (S= 24), Ponerinae (S= 13) y Dolichoderinae (S= 8). Los géneros más ricos fueron *Camponotus* Mayr con 19 especies, *Cephalotes* Latreille y *Pheidole* Westwood con 8 y 7 especies, respectivamente.

La eficiencia del muestreo, de acuerdo con los estimadores de riqueza no paramétricos Jack1 y Chao2 varió entre 72% y 93% (Tabla 5.1). La completitud del inventario fue óptima, superior al 80%, excepto en dos de las selvas muestreadas (ESC y VED).

Tabla 5.1. Riqueza de hormigas observada (Obs), estimada (Jack1 y Chao2) y cobertura del muestreo (*Cm*) para cada una de las tres categorías de conservación, de las selvas en galería. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018.

EC*	Localidad**	Obs	Jack1	Chao2	<i>Cm</i> (%)
ECB	ESC	47	63 (74.60%)	64.07 (73.36%)	78.57
ECB	PC2	35	47 (74.47%)	48.09 (72.78%)	87.90
ECB	RCH	36	47 (76.59%)	44.64 (80.65%)	88.13
ECI	EBA	33	40 (82.50%)	35.58 (92.74%)	93.53
ECI	ESQ	18	24 (75.00%)	24 (75.00%)	81.03
ECI	PC1	31	39.5 (78.48%)	36.16 (85.73%)	88.04
ECD	PAN	28	36 (77.78%)	33.33 (84.01%)	88.81
ECD	PIN	19	24.5 (73.47%)	22.78 (83.41%)	91.31
ECD	VED	25	34.5 (72.46%)	40.04 (62.44%)	71.85

*Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD).

**Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (EQU), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

La prueba de Mantel no encontró una relación estadísticamente significativa entre la composición de especies y la distancia geográfica ($R = -0.05$; $p = 0.61$). Lo que indicaría que no existe influencia de la disposición espacial entre las selvas en la estructura de los ensamblajes.

El perfil de diversidad asintótica (Fig. 5.1) muestra cómo la curva correspondiente a los ensamblajes de las unidades ambientales mejor conservadas (ECB), mantiene los niveles más elevados de diversidad en relación con los otros dos estados de conservación. Por otro lado, las curvas que representan los ambientes más deteriorados (ECD Y ECI) se cruzan en un valor aproximado de $q = 0.5$, y sus intervalos de confianza se superponen. Los índices de diversidad verdadera (D_0 , D_1 y D_2) mostraron en promedio una disminución al aumentar el nivel de degradación de las selvas (Fig. 5.1). Esta tendencia se refleja también al comparar los valores de los parámetros de cada selva, en especial las de mejor condición con respecto a las más deterioradas (Tabla 5.2).

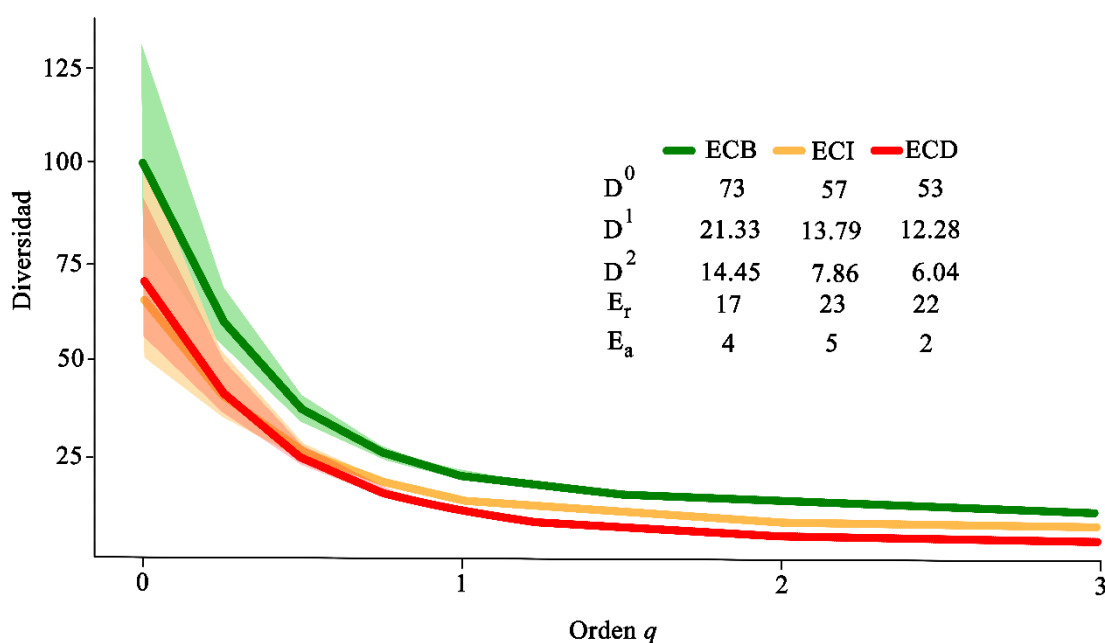


Fig. 5.1. Perfil de diversidad asintótica para los ensamblajes de formícidos de los tres estados de conservación estudiados (Bueno-ECB; Intermedio-ECI; Desfavorable-ECD) en función de los números de Hill de orden $q=0, 1, 2$ y 3 . Áreas claras representan el intervalo de confianza del 95% (basadas en un método bootstrap de 200 repeticiones). En la esquina superior derecha se detallan los valores de riqueza ($S = D^0$); diversidad (D^1 , D^2); especies raras (E_r); especies abundantes (E_a).

Tabla 5.2. Índices de diversidad de los ensamblajes de Formicidae de los tres estados de conservación estudiados en el Chaco Húmedo. Argentina. Periodo 2017-2018.

EC*	Localidad**	S	D	H	D ¹	D ²
ECB	ESC	47	0.94	3.32	27.55	17.99
ECB	PCII	35	0.93	3.04	20.80	15.11
ECB	RCH	36	0.94	3.14	23.01	17.42
ECI	EBA	33	0.95	3.14	22.99	18.35
ECI	ESQ	18	0.91	2.60	13.46	10.78
ECI	PCI	31	0.94	3.11	22.33	16.58
ECD	PAN	28	0.91	2.77	15.93	11.40
ECD	PIN	19	0.89	2.50	12.17	9.03
ECD	VED	25	0.94	2.99	19.89	16.16

*Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD).

**Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (EQU), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).
Riqueza (S); Dominancia de Simpson (D); Shannon (H); diversidad verdadera de orden 1 y 2 (D¹, D²)

La curva de rango-abundancia de los ensamblajes de hormigas en las selvas mejor conservadas (ECB) muestra una distribución de las abundancias más equitativa con una pendiente poco pronunciada (Fig. 5.2). Por otro lado, las curvas de rango-abundancia de los ensamblajes en selvas más deterioradas (ECI y ECD) mostraron pendientes más pronunciadas, con alta dominancia de pocas especies (5 y 2, respectivamente). *Wasmannia auropunctata* fue una de las especies más abundantes en las tres categorías de conservación. Siete especies fueron las más abundantes en las selvas con buen estado de conservación (ECB), entre ellas la mencionada *W. auropunctata*, *Linepithema humile* y *Strumigenys eggersi*, *W. auropunctata* y *Pheidole* sp. 1 en aquellas de conservación intermedia (ECI) y *Hypoponera* sp. 1 y *W. auropunctata* en las degradadas (ECD).

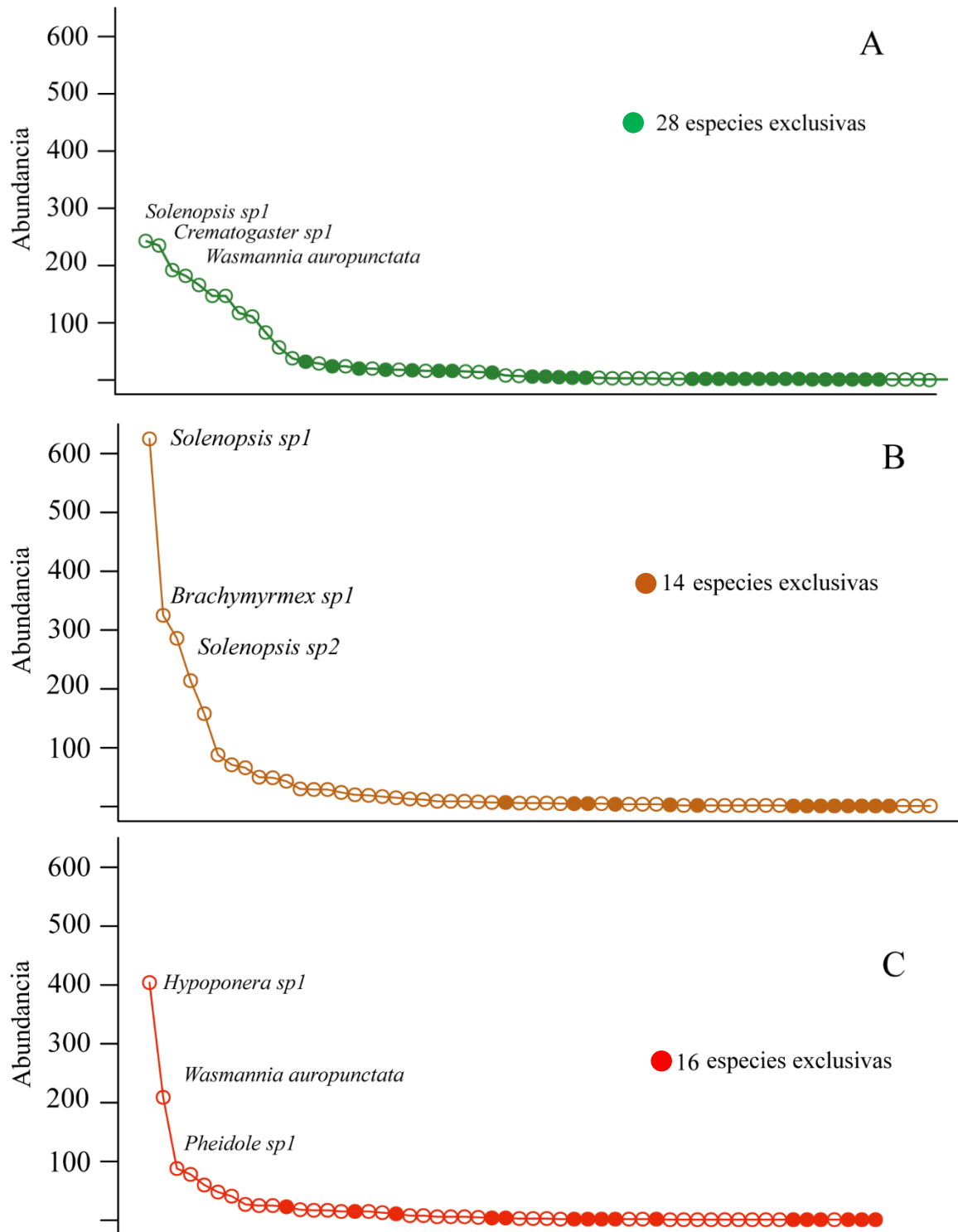


Fig. 5.2. Curvas de rango-abundancia de especies para los tres estados de conservación: **A)** Bueno (ECB); **B)** Intermedio (ECI); **C)** Desfavorable (ECD) de las selvas en galería. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Los círculos rellenos marcan la distribución de las especies exclusivas.

La medida de diversidad beta, tanto en base tanto al índice de similitud de Sørensen como al índice de Horn, entre todas las combinaciones de categoría de conservación arroja valores no mayores al 52% (Tabla 5.3), y sugiere que las selvas de cada estado de conservación presentan una composición de especies complementaria. El análisis de diversidad beta múltiple evidenció que el componente que más aporta a la β diversidad es el recambio de especies (Fig. 5.3), que representó entre el 30% y 45% de la disimilitud.

Tabla 5.3. Diversidad beta en base a los índices de similitud de Sørensen y de Horn para las comparaciones entre los estados de conservación para las selvas en galería en el Chaco Húmedo. Argentina. Periodo 2017-2018.

EC*	Sørensen (%)	Horn (%)
ECB-ECI	40.00	43.27
ECB-ECD	47.61	52.3
ECD-ECI	47.27	51.28

*Estados de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD)

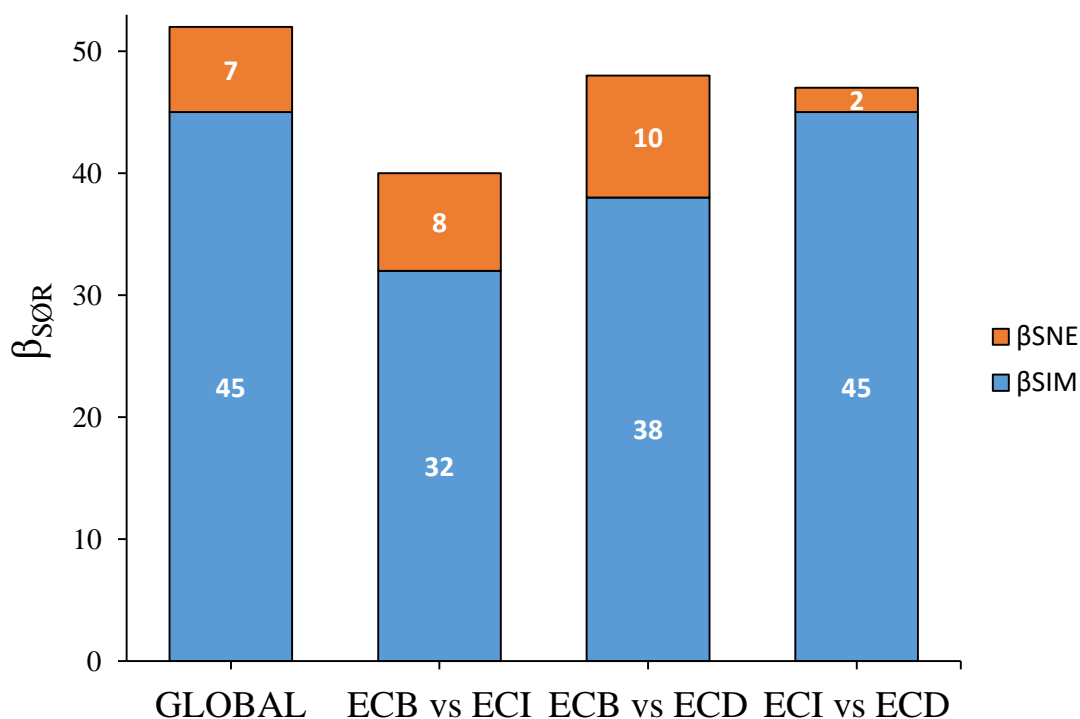


Fig. 5.3. Análisis de similaridad de composición de especies de hormigas entre los tres Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD) de las selvas en galería. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. betaSIM = recambio; betaSNE = anidación.

El porcentaje medio de similitud (SIMPER) entre áreas con distintos niveles de conservación varió del 91 al 92%. Las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los estados de conservación fueron *Wasmannia auropunctata* (Roger), *Hypoponera* sp. 1 y *Solenopsis* sp. 1 (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Porcentaje de contribución de cada especie a la disimilitud entre los distintos niveles de conservación en el distrito del Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Se enumeran las especies que contribuyen en total a más del 90% de las disimilitudes promedio.

Taxón	ECBvsECI	ECBvsECD	ECIvsECD
<i>Acanthoponera mucronata</i>	1.92	1.81	
<i>Acromyrmex</i> sp. 1	1.16	1.54	1.59
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	5.19	4.35	3.41
<i>Camponotus mus</i>	2.89	1.63	2.55
<i>Camponotus rufipes</i>	1.47	1.36	
<i>Camponotus</i> sp. 1	2.69	2.30	1.78
<i>Camponotus</i> sp5		0.88	0.79
<i>Cephalotes</i> sp. 1	5.43	9.14	7.86
<i>Crematogaster</i> sp1	5.99	8.51	8.79
<i>Crematogaster</i> sp. 3	2.08	2.21	
<i>Dolichoderus</i> sp. 1		0.73	
<i>Eciton vagans</i>	1.94	1.50	
<i>Ectatomma brunneum</i>	0.80		
<i>Ectatomma edentatum</i>	1.22	0.77	
<i>Ectatomma opaciventre</i>	1.23	0.71	
<i>Hypoponera</i> sp. 1	10.79	6.94	10.49
<i>Hypoponera</i> sp. 4	2.14	0.83	1.59
<i>Linepithema humile</i>	2.96	1.04	3.85
<i>Linepithema</i> sp. 1	0.76	3.06	2.43
<i>Nesomyrmex spininodis</i>	3.11	4.77	3.37
<i>Nylanderia silvestrii</i>	0.76	1.77	0.97
<i>Nylanderia fulva</i>	3.57	1.80	2.44
<i>Nylanderia</i> sp. 3		0.74	
<i>Octostruma balzani</i>	0.74		0.72
<i>Pheidole</i> sp. 1	4.21	2.69	2.61
<i>Prionopelta punctulata</i>		0.94	
<i>Pseudomyrmex denticollis</i>		1.82	2.87
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1		1.18	1.01
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	0.90	0.77	
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 3		0.75	0.79

<i>Solenopsis</i> sp. 1	7.88	11.37	9.32
<i>Solenopsis</i> sp. 2	7.83	2.34	6.34
<i>Strumigenys eggersi</i>	1.66	5.70	4.17
<i>Wasmannia auropunctata</i>	9.03	4.02	10.41
Disimilitud entre Estados de conservación	60	52	53

De acuerdo al modelo lineal generalizado mixto (MLGM), la distribución binomial negativa fue la que mejor se ajustó a los datos de incidencia, de diversidad de orden 0 y diversidad de orden 2, mientras que la diversidad de orden 1 se ajustó a la distribución de Conway-Maxwell (Tabla 5.5; más información en Anexo Texto A.1). La incidencia y los tres parámetros de diversidad verdadera (D_0 , D_1 y D_2) disminuyen al aumentar el estado de degradación de las selvas. El análisis de MLGM mostró diferencias estadísticamente significativas en los valores de diversidad D_0 , D_1 y D_2 entre las selvas con distinto grado de conservación (Fig. 5.4). Por su parte, las comparaciones post-hoc evidencian dos grupos bien definidos uno formado por las selvas con ECB y el otro formado por las selvas con ECD. Por otro lado, las selvas con ECI quedan en un estado intermedio a las otras dos categorías de conservación (Fig. 5.4).

Tabla 5.5. Valor del criterio de información Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC) para los modelos lineales generales mixtos (MLGM) probados para determinar el efecto de cada estado de degradación sobre la incidencia y la diversidad (0D , 1D y 2D) verdadera de las hormigas en las selvas estudiadas. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. En negritas se marcan los modelos que mejor ajustaron.

	Poisson		Binomial negativa		Conway-Maxwell	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
Incidencia	194.2	197.8	168.9	173.3	170.0	174.4
D^0	119.4	122.9	121.4	125.8	122.4	125.6
D^1	163.5	171.0	170.5	174.9	108.0	112.5
D^2	101.3	103.8	100.3	104.8	101.3	105.7

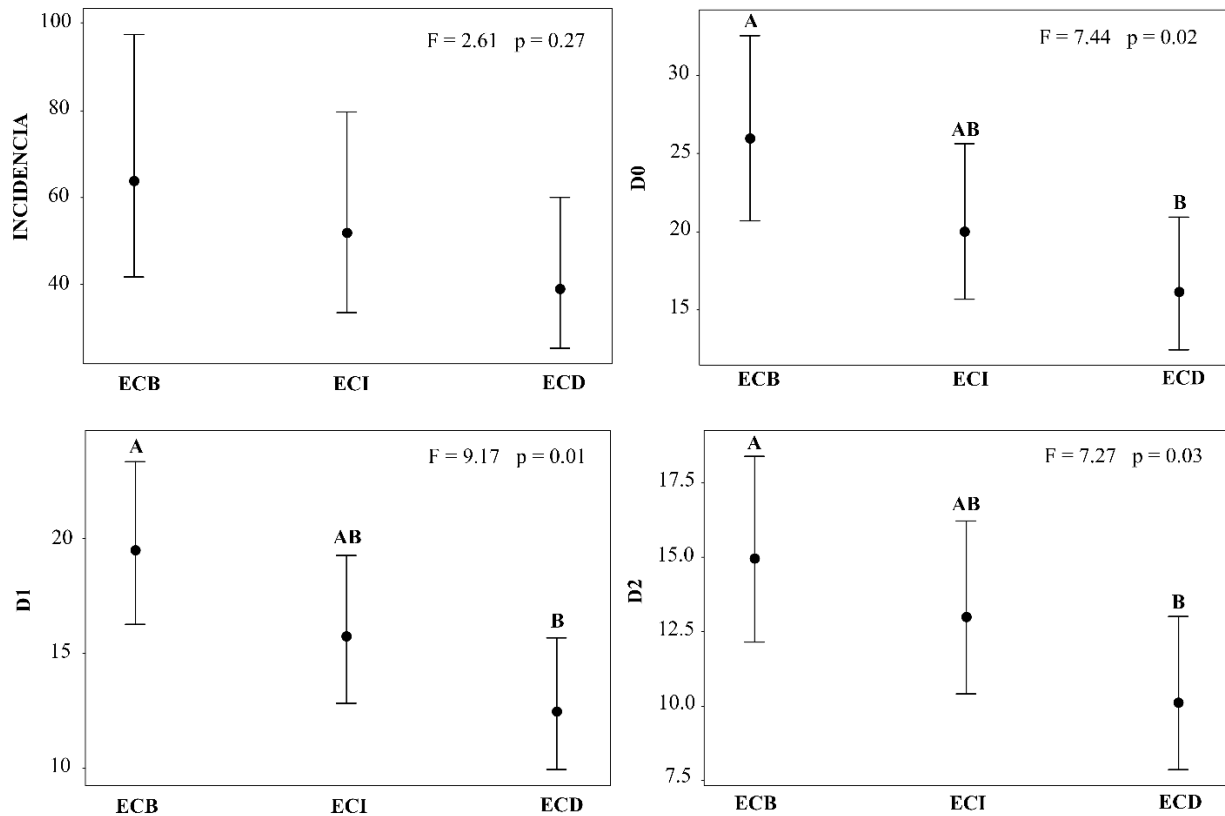


Fig. 5.4. Valores de medias ajustadas y errores estándares de la incidencia y diversidad de orden 0 (0D), orden 1 (1D) y orden 2 (2D) de formícidos en selvas con distinto Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD) de las selvas en galería del Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según la comparación post-hoc.

A partir del análisis de ordenamiento (NMDS) se reconocieron dos grupos bien definidos separados por el eje 2, estos grupos están formados por los ensamblajes de las selvas ECD y el otro por los ensamblajes de las selvas ECI. Los ensamblajes de las selvas en condiciones de mejor conservación se distribuyen en el centro de la gráfica y se superponen con los restantes. Este análisis presentó un valor de Stress bajo (0.17), lo que implica una buena representación de los objetos analizados (Fig. 5.5). Además, los resultados de ANOSIM muestran que la composición de los ensamblajes de formícidos difieren significativamente entre las distintas categorías de las selvas ($R_{global} = 0.27$, $p = 0.02$), la similitud más baja se encontró entre las selvas conservadas y las degradadas.

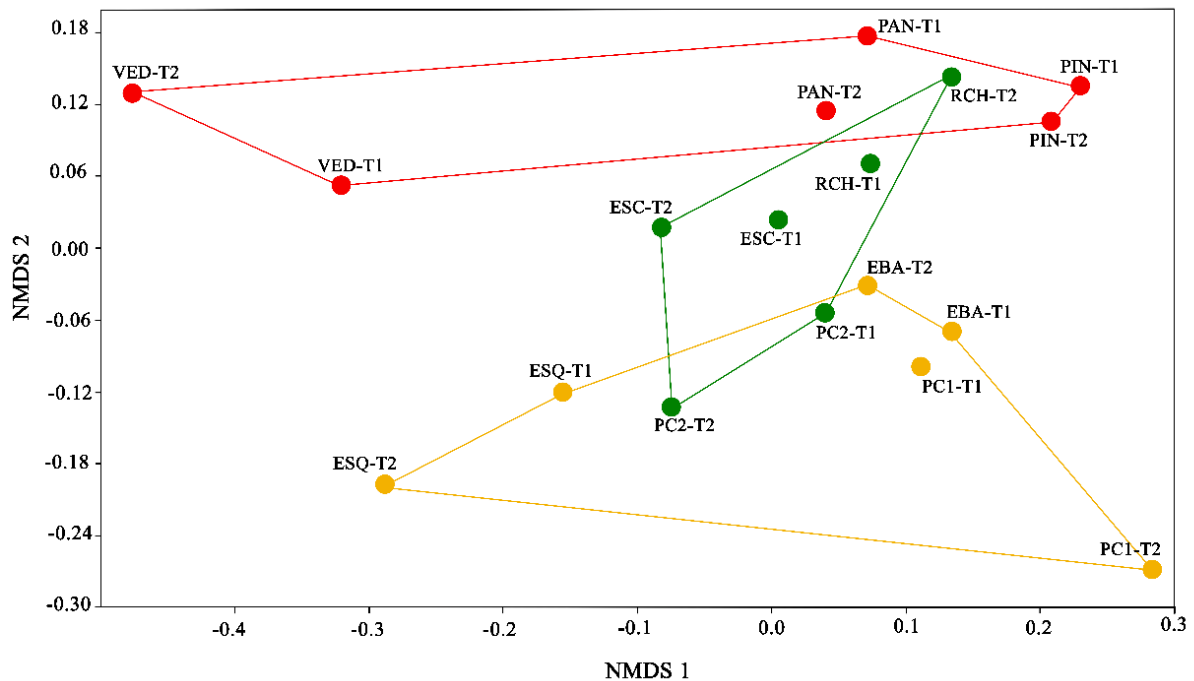


Fig. 5.5. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en los tres Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●) de las selvas en galería. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (EQU), el Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN). T1 (transecta 1) y T2 (transecta 2). Valor de *Stress* = 0.17.

El ACC mostró una asociación significativa ($P < 0.001$) entre la composición de especies y las variables ambientales seleccionadas por el modelo (cobertura del dosel, índice de huella humana y temperatura máxima); los dos ejes del mapa bidimensional explicaron el 80% de la variación observada (Fig. 5.6 y Fig. 5.7). Las variables no seleccionadas presentaron una fuerte asociación con la temperatura máxima y el IHH (ver Anexo Fig. A.5). Además, el modelo completo con todas las variables ambientales logro explicar solo el 32.5% de la variabilidad total. Los ensamblajes de hormigas de las selvas deterioradas se asociaron principalmente con valores altos del índice de huella humana. Por otro lado, los formícidos de las selvas de estado intermedio de conservación presentaron una fuerte asociación con la temperatura máxima. *Wasmannia auropunctata* (Waa), *Pheidole* sp3 (Ph3) y otras diez especies, (reunidas en el punto 4, Ver Anexo Fig. A 6.), entre las que se destaca *Pheidole radoszkowskii* (Phr) son especies fuertemente asociadas al IHH. Mientras que, *Procryptocerus goeldii* (Prg), *Procryptocerus hylaeus* (Prh) y *Anochetus neglectus* (Ann) fueron algunas de las especies fuertemente asociadas

a la temperatura máxima ($T^{\circ}\text{-max}$). Por último, *Pseudomyrmex gracilis* (Psg), *Platythyrea exigua* (Ple), *Megalomyrmex silvestrii* (Mes), *Cyphomyrmex rimosus* (Cyr) y *Octostruma balzani* (Ocb) presentaron una asociación fuerte con el porcentaje de cobertura vegetal (Cober) (Fig. 5.6).

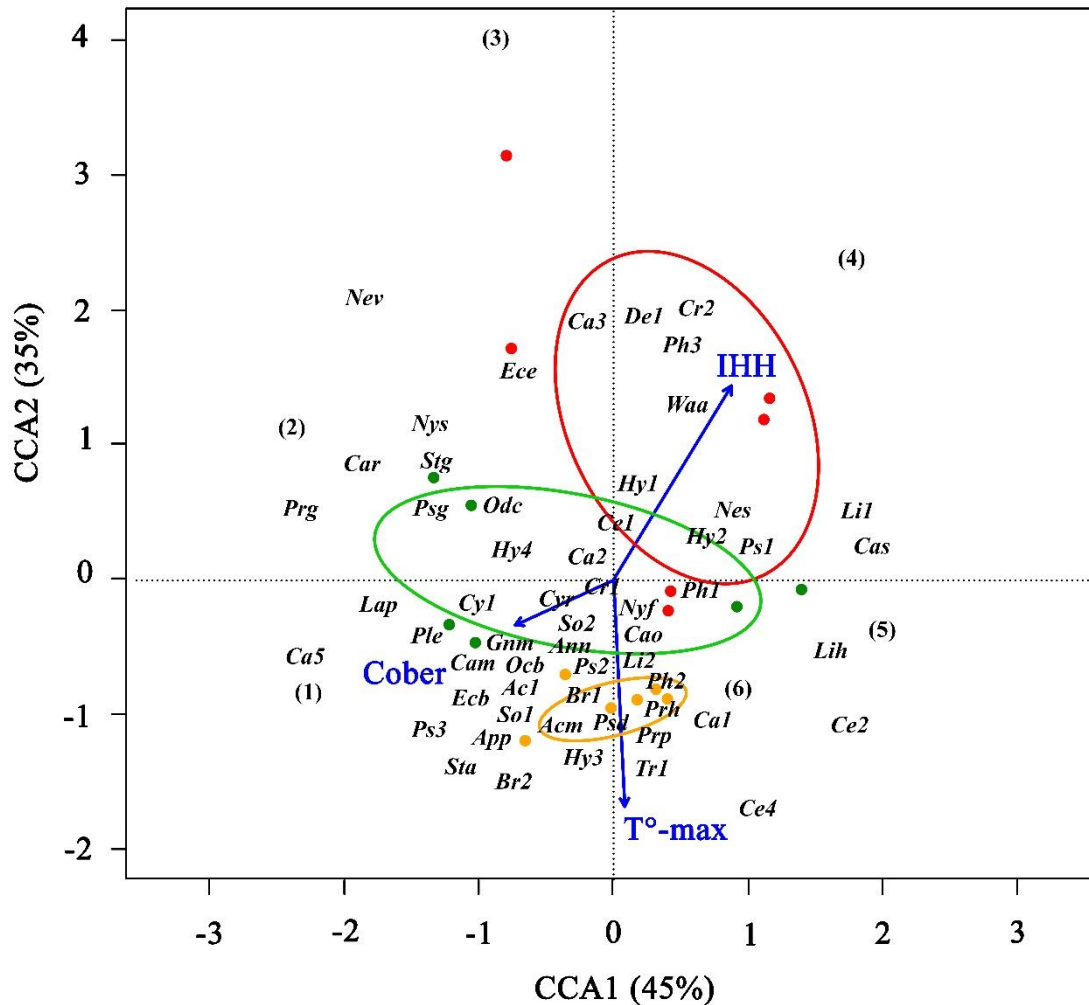


Fig. 5.6. Análisis de Correlación Canónica entre la composición de especies de las selvas estudiadas y las variables ambientales. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Las elipsis representan los distintos estados de conservación. Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●). Índice de Huella Humana (IHH), cobertura del dosel (Cober) y temperatura máxima ($T^{\circ}\text{-max}$). Las siglas representan las identidades de las especies y los números 1 a 6 conjunto de especies que se superponen ver [Anexo Figura A. 6](#) para más información sobre las identidades de las especies.

5.5. Discusión

Este estudio muestra una respuesta de la diversidad, riqueza y abundancia de los ensambles de formícidos respecto al estado de conservación de las selvas en el Chaco Húmedo, lo que revalida la eficacia de este grupo de insectos como indicadores de calidad ambiental y confirma lo constatado por otros autores en otras regiones (Bestelmeyer y Wiens 1996; Groc et al. 2017; Tiede et al. 2017; Santoandré et al. 2019).

El hallazgo de 108 especies/morfoespecies de formícidos en las selvas en galería del Chaco Oriental Húmedo resultó superior a la riqueza específica identificada en estudios llevados a cabo en otras áreas boscosas de la región, como los realizados en el Parque Nacional Pilcomayo (Formosa) donde se registraron 66 especie (Leponce *et al.* 2004; Theunis *et al.* 2005), en la Reserva Natural Colonia Benítez (Chaco) donde se identificaron 21 especies (Gomez Lutz y Godoy 2010), en el Parque Nacional Iberá (Corrientes) donde se recolectaron 39 y 21 especies en muestreos efectuados por Calcaterra *et al.* (2010b) y Larrea *et al.* (2022b), respectivamente y en la ecorregión del Bosque Atlántico (Misiones) donde Santoandré *et al.* (2019) reportan 58 especies.

Entre las 108 especies se incluyen ocho que no fueron anteriormente registradas en el Chaco Húmedo y un nuevo registro de género y especie para Argentina (ver capítulo 3). Por otro lado, es importante destacar el gran número de morfoespecies que representan posibles nuevos registros o taxones nuevos para la ciencia, frecuente en inventarios exhaustivos de la mirmecofauna de la Argentina (Hanisch *et al.* 2015, 2018; Calcaterra *et al.* 2021). Este resultado evidencia la importancia de este aporte al conocimiento de la diversidad de la mirmecofauna en áreas boscosas de la provincia del Chaco.

La eficiencia de captura según los estimadores no paramétricos superó el 70%, estos valores se explicarían por el elevado número de especies representadas por tan solo 1 o 2 individuos. Sin embargo, la completitud del muestreo obtenido puede considerarse óptimo, similar al reportado por otros estudios (Munyai y Foord 2015; Castro *et al.* 2020).

El patrón que caracterizó la estructura del ensamblaje en los tres tipos de categorías de conservación (ECB, ECI y ECD), incluyó un gran número de especies raras (más del 60%) asociadas con pocas especies muy abundantes (menos del 10%), patrón que también ha sido reportado en otros grupos de insectos en la región (Ibarra Polesel y Damborsky 2017; Dufek *et al.* 2019) y en formícidos (Bestelmeyer y Wiens 1996; Watt *et al.* 2002; Calcaterra *et al.* 2010b; Santoandré *et al.* 2019; Larrea *et al.* 2022b).

En lo que respecta a esta pregunta (¿Cuánto cambia la diversidad (alfa), la composición y la estructura del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas según su estado de conservación?), los resultados muestran que los parámetros de diversidad analizados para formícidos fueron entre un 30 a 50 % más elevados en las áreas con buen estado de conservación. Corrêa *et al.* (2006) también reportan, en selvas en galería en el Pantanal en Brasil, un incremento de la riqueza específica asociada a la complejidad de la vegetación y la heterogeneidad ambiental. En los sitios con un estado de conservación intermedio y desfavorable se observó una disminución en relación con los índices de diversidad. Este resultado es evidente al observar tanto la curva de rango-abundancia como la curva de perfil de diversidad asintótica. La curva de Whittaker evidenció una mejor distribución de las abundancias para las selvas ECB mientras que en las selvas con otras categorías de conservación la dominancia de especies es mayor.

Esta variación en la diversidad y la composición de los ensamblajes sugeriría que la disminución en el estado de conservación de los ambientes estudiados afectaría los patrones de distribución de los ensamblajes de hormigas. La simplificación de la estructura ambiental genera una pérdida de especies de formícidos con nichos tróficos y de nidificación muy especializados con la consecuente disminución en la diversidad (Bestelmeyer y Wiens 1996; Bestelmeyer 2000; Brühl *et al.* 2003; Fayle *et al.* 2010; Groc *et al.* 2017; Rocha-Ortega *et al.* 2018; Santoandré *et al.* 2019). Estos valores más altos en las selvas ECB son atribuibles al mayor número de especies raras. Rocha-Ortega *et al.* (2018), proponen que la adición de especies raras en las áreas mejor conservadas estaría asociado a la disponibilidad de nuevos nichos, que pueden ser ocupados por estas especies.

Respecto a la segunda pregunta planteada en este estudio (¿Cómo cambia la composición de especies de hormigas entre las selvas con distintas categorías de conservación?), se reportaron valores de similitud bajos evidenciando que la composición de la mirmecofauna en las áreas con distintos niveles de conservación presenta una estructuración particular, reconociéndose dos grupos bien definidos: uno formado por un ensamblaje característico de las áreas con estado de conservación bueno diferenciado de los ensambles en selvas degradadas. Este patrón, se atribuye al contraste de la vegetación formado por el gradiente de degradación presente entre el estado de conservación bueno y el desfavorable. Este gradiente confirma las siguientes predicciones: 1) La diversidad de la mirmecofauna encontrada en las selvas será inversamente proporcional al grado de

intervención antrópica. 2) La homogeneización del ambiente influirá en la disminución de la cantidad de especies que pueden coexistir. Estos resultados son consistente con otros estudios similares desarrollados en la región (Bestelmeyer y Wiens 1996; Santoandré *et al.* 2019). Bestelmeyer y Wiens (1996) al estudiar gradientes de degradación en el Chaco Seco encontraron patrones donde las áreas conservadas tenían valores más altos de riqueza de especies. Santoandré *et al.* (2019) reportó disminuciones en los parámetros de diversidad asociados a gradientes de perturbación en los cuales se reemplazó el bosque nativo por plantaciones forestales.

Los análisis de diversidad beta múltiple, reconocen al reemplazo de especies como el principal componente que explica las diferencias en los valores diversidad, esto nos indicaría la existencia de especies exclusivas de áreas bajo cada categoría y una sustitución de especies en los ambientes (Baselga 2010; Baselga y Orme 2012). Esto puede ser explicado por procesos de colonización de especies como es el caso de *Pseudomyrmex denticollis*, especie oportunista muy abundante en las zonas abiertas de la región del Chaco Húmedo (Delsinne *et al.* 2007). Esta especie fue recolectada sólo en las localidades con estado de conservación desfavorable. Otro factor que podría estar explicando estos valores serían los procesos de extinciones locales, como la especie *Procryptocerus goeldii*, que se encuentra solo presente en las selvas con estado óptimo de conservación. La ausencia de esta hormiga con hábitos arborícolas muy especializados, podría atribuirse a la pérdida de nichos muy específicos en los cuales se desarrolla esta especie (Rocha-Ortega *et al.* 2018). El tercer proceso que podría explicar los valores en el análisis de partición beta es la fragmentación y pérdida de las conexiones entre las selvas en galerías. La fragmentación produciría áreas aisladas que en ausencia de corredores biológicos, generarían “*barreras geográficas*” para las hormigas, dificultando el intercambio fluido de especies especialistas entre ambas (Baselga 2010; Calderón-Patrón *et al.* 2016). Estos procesos estarían actuando en conjunto generando una pérdida (o ganancia) de especies entre las áreas estudiadas.

Sobre la tercera pregunta planteada ¿Los ensamblajes de formícidos en selvas en galería responderán de la misma forma a las variables ambientales que lo observado en otros ambientes?), al evaluar las variables ambientales que influyeron en la composición de los ensamblajes de formícidos se destacan la cobertura del dosel, la temperatura máxima y el índice de huella humana como los parámetros que mejor explicaron la distribución de los formícidos en las selvas en galería del Chaco Húmedo. Estos factores

actualmente son el centro de la discusión sobre los efectos del cambio de hábitat y cambio climático a nivel regional y global (Correa Ayram *et al.* 2017; Dufek *et al.* 2020; Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2021), considerándose uno de los responsables del declive en la diversidad de los insectos (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019, 2021). Respecto a la temperatura Kaspari *et al.* (2000) sostienen que es un factor de regulación importante en las variaciones estructurales en los ensamblajes de hormigas. Por otro lado, el índice de huella humana refleja patrones de uso del suelo y actividad antrópica que estarían directamente relacionados con la degradación de las selvas estudiadas. Por esta razón la importancia de esta variable como regulador de los ensamblajes de hormigas era esperable. Otros factores de importancia en la regulación de los ensamblajes de formícidos en los bosques tropicales son la cobertura y continuidad del dosel, variables que tienen incidencia en la estructura del microhábitat, la disponibilidad de alimento y de sitios de nidificación (Kaspari *et al.* 2004; Schonberg *et al.* 2004; Vasconcelos *et al.* 2010; Nunes *et al.* 2011).

Los resultados alcanzados confirman que la diversidad de la mirmecofauna fue inversamente proporcional al grado de intervención antrópica y que el recambio resultó el componente que dominó la variación de la diversidad entre ambientes. Los bosques o selvas en galería, si bien no incluyen alta densidad de especies de valor maderable, son importantes corredores biológicos que permiten el desplazamiento y dispersión y son utilizados como refugio temporal por muchas especies migratorias (Neiff 2004). Sin embargo, la superficie protegida de estos bosques fluviales en Argentina es exigua (menos del 1%; Ginzburg y Adámoli 2006). Esto resalta la necesidad de seleccionar múltiples sitios para la implementación de buenas estrategias de manejo, como también fomentar y apoyar, no sólo las áreas conservadas de gestión pública como el Parque Nacional Chaco sino también las de gestión privada como la Reserva Los Chaguares.

**DIVERSIDAD FUNCIONAL EN
ENSAMBLAJES DE FORMICIDAE
(HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) EN
SELVAS EN GALERÍA CON DIFERENTES
ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN EL
CHACO HÚMEDO**

La hormiga encontró un grano de mijo. Al sentirse atrapada la semilla grito: “Si me permites cumplir mi función reproductora yo te daré un ciento como yo”. Y así fue.

Leonardo da Vinci

Capítulo 6: Diversidad Funcional en ensamblajes de Formicidae (Hymenoptera: Formicoidea) en selvas en galería con diferentes estados de conservación en el Chaco Húmedo

6.1. Introducción

La biodiversidad ha sido tradicionalmente estudiada empleando índices que le dan la misma importancia a todas las especies. Sin embargo, existen otras posibles aproximaciones, que abordan la diversidad desde una perspectiva funcional, taxonómica, filogenética, genética, evolutiva o ecológica (Silvestre *et al.* 2003; Schweiger *et al.* 2008; Devictor *et al.* 2010; Villéger *et al.* 2011; Castro *et al.* 2020). Estos enfoques son conocidos como medidas no neutras de la diversidad (Chao *et al.* 2010; Laliberte *et al.* 2014) y permiten incorporar algún aspecto adicional a la identidad de las especies para un análisis más completo.

La diversidad funcional (DF) es una dimensión de la biodiversidad que considera en su análisis los roles ecológicos de las especies integrando características morfológicas, fenológicas y/o de comportamiento, las cuales estarían directamente vinculadas con los roles que ocupan estas especies en los ecosistemas (Cadotte *et al.* 2011). Los análisis de diversidad funcional han sido empleados en sus inicios para evaluar la influencia de las especies en los ecosistemas y entender cómo responden a los cambios ambientales (Loreau *et al.* 2001; Laureto *et al.* 2015). Los estudios más recientes con este enfoque analizan la regulación de los ensamblajes, la reorganización de las comunidades como respuesta a cambios abióticos, la restauración y gestión sostenible de los ecosistemas (Bihn *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2011; Laureto *et al.* 2015). Las respuestas también pueden estar dadas como resultados de cambios en la estructura de ensambles y de interacciones bióticas como la depredación, parasitismo, herbivoría etc. (Vidal y Murphy 2018).

Los formícidos son un taxón ideal para estudios con perspectiva funcional, cumplen varios roles en los ecosistemas (detallados ampliamente en el capítulo 1), son depredadores relevantes en los ecosistemas tropicales, como es el caso de *Eciton burchellii* Westwood una especie generalista que captura activamente una variedad de otros artrópodos e incluso extermina de forma oportunista a pequeños vertebrados (Franks 1986; Olivero-G. *et al.* 2009). La familia incluye también especies defoliadoras

de los géneros *Acromyrmex* Mayr y *Atta* Fabricius, estos géneros presentan una gran importancia como modificadores del paisaje y son de interés económico como potenciales plagas en forestales (Diaz Napal *et al.* 2015; Fernández *et al.* 2015). Las hormigas son valiosos ítems alimentarios para una gran variedad de animales, dispersoras de semillas y establecen estrechas asociaciones con otros organismos vegetales o animales (Westoby *et al.* 1991; Suay-Cano *et al.* 2002; Fuster 2012; Arenas y Armbrrecht 2018).

Los índices más comunes utilizados para medir la diversidad funcional de las comunidades son la riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcionales (Mason *et al.* 2005; Casanoves *et al.* 2011). La riqueza funcional (FRic) es una medida del espacio de nicho disponible que es ocupado por las especies de una comunidad, se relaciona con la eficiencia en el uso de los recursos y la productividad, y es independiente de la abundancia de individuos. La equitatividad funcional (FEve) mide la regularidad en el uso del nicho disponible por parte de las especies de una comunidad, es decir, indica si un recurso está siendo sobreexplotado o subexplotado. La divergencia funcional (FDiv) mide el grado de especialización o diferenciación de nicho, al calcular cuánto difieren en el uso del nicho disponible las especies. Por último, la dispersión funcional (FDis) mide la distancia media de los valores de rasgos de las especies hacia el centroide que representa el valor medio de todos los rasgos presentes (Mason *et al.* 2005; Casanoves *et al.* 2011).

La selección de rasgos ecológicos significativos es el aspecto más importante para lograr una estimación precisa de la diversidad funcional. Estos rasgos son características de los organismos e influyen en el desempeño y el funcionamiento de los ecosistemas (Violle *et al.* 2007; Cianciaruso *et al.* 2009; Laureto *et al.* 2015). El número y tipo de rasgos son aspectos clave a considerar al evaluar la diversidad funcional, por esto es indispensable entender cómo opera el proceso de interés y qué organismos y rasgos están más influenciados por este proceso (Hooper *et al.* 2002; Laureto *et al.* 2015). Con el objetivo de reflejar la variabilidad interespecífica los autores recomiendan el uso de caracteres continuos a los categóricos o cualitativos (Laureto *et al.* 2015).

Los rasgos funcionales que pueden considerarse para caracterizar a los gremios de hormigas son numerosos, e incluyen estrategias de nidificación, formas de reclutamiento, tamaño de las especies, densidad de las colonias, sustrato de forraje y tipo de forrajeo, entre otros (Silvestre *et al.* 2003). Muchos de estos parámetros resultan difíciles de medir o son desconocidos, ya que varios aspectos de la biología a nivel específico no han sido

estudiados, en especial en el Neotrópico. Por esto, algunos autores proponen determinar el número y composición de gremios de hormigas, en base a la medición de caracteres morfológicos, como longitud del fémur, diámetro del ojo, que reflejan rasgos funcionales (Silva y Brandão 2010, 2014).

Andersen (1995) fue uno de los primeros en abordar los aspectos funcionales de las hormigas, desarrollando y proponiendo modelos de grupos funcionales de formícidos de Australia, posteriormente otros investigadores desarrollaron propuestas de grupos funcionales para las comunidades de hormigas del Neotrópico (Bestelmeyer y Wiens 1996; Silvestre *et al.* 2003; Leal *et al.* 2012).

El uso de las medidas de diversidad funcional (DF) representa una aproximación más precisa para el análisis de los roles funcionales de las especies en los ensamblajes. En la región, son varios los estudios que evalúan la diversidad funcional de las comunidades de hormigas (Bihn *et al.* 2010; Rocha-Ortega *et al.* 2018; Santoandré *et al.* 2019; Castro *et al.* 2020). Respecto a esto, Castro *et al.* (2020) al estudiar los formícidos en áreas montañosas tropicales no encontraron variaciones en la diversidad funcional, a pesar de los cambios en las condiciones ambientales locales a distinta altitud. En Argentina, Santoandré *et al.* (2019) reportó un aumento de la diversidad funcional asociado con el incremento de la edad de plantaciones forestales asociadas a biomas boscosos, según los autores, esta variación estaría influenciada por un aumento de la presencia de hormigas depredadoras. Sin embargo, todavía se desconoce cómo varían los parámetros de diversidad funcional en relación con gradientes de conservación en selvas en galería del Chaco Húmedo.

Este capítulo se propone explorar los patrones de la diversidad funcional en los ensamblajes de hormigas presentes en las selvas en galería del Chaco Húmedo. Por esta razón se plantean las siguientes cuestiones: 1) ¿Cuáles son las variaciones observadas en los índices de diversidad funcional del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas según su estado de conservación?; 2) ¿Cómo se estructuran los gremios presentes en las selvas con distintos niveles de conservación?; 3) ¿Cómo varía la similitud funcional entre las distintas selvas?

6.2. Objetivos

- Conocer la diversidad funcional de los ensamblajes de hormigas en las selvas en galería en el Chaco Húmedo.
- Evaluar las variaciones en los parámetros de la diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión), a lo largo del gradiente de degradación analizado.
- Definir los gremios funcionales de hormigas presentes en las selvas en galería, en el Chaco Húmedo.

6.3. Materiales y Métodos

La medición de rasgos funcionales se efectuó en aquellos ejemplares identificados a nivel específico, no se incluyeron las morfoespecies ya que no había certeza en la asignación apropiada de atributos biológicos.

La diversidad funcional del ensamblaje de hormigas se estimó a partir de seis rasgos morfométricos continuos, medidos en cinco individuos obreras de 42 especies, en las restantes 17 especies la abundancia fue inferior a cinco obreras y las mediciones se efectuaron en el número de ejemplares disponibles. El valor promedio para cada rasgo y especie se utilizó para la estimación de los parámetros de diversidad funcional. Las mediciones se efectuaron con un ocular con escala micrométrica incorporado a una lupa estereoscópica.

Selección de los rasgos funcionales

La diversidad funcional del ensamblaje de hormigas se estimó a partir de seis rasgos morfométricos continuos, medidos en cinco individuos obreras de cada especie (las hormigas analizadas con abundancias inferiores a 5 individuos representaban menos del 30% del total de especies). El valor promedio para cada rasgo y especie se utilizaron para la estimación de los parámetros de diversidad funcional. Las mediciones se efectuaron con un ocular con escala micrométrica incorporado a una lupa estereoscópica. Los caracteres seleccionados están esquematizados en la Figura 6.1 fueron:

Longitud de Weber (LW): longitud diagonal del mesosoma en vista lateral, medida desde la parte anterior del cuello pronotal hasta la esquina postero-ventral del propodeo. Este parámetro se asocia con el tamaño de la hormiga vinculado con la actividad

metabólica, las características microclimáticas y la complejidad del hábitat (Silva y Brandão 2010; Gibb y Parr 2013).

Diámetro del ojo (DO): máximo diámetro del ojo. Vinculado con el tipo de actividad, el uso del hábitat y la posición trófica (Weiser y Kaspari 2006).

Longitud del fémur III (LF): máximo largo del fémur del tercer par de patas, medido en la cara externa del apéndice. La longitud del fémur disminuye con el aumento de la complejidad del hábitat, así como con la velocidad de locomoción y el equilibrio de carga (Silva y Brandão 2010; Gibb y Parr 2013).

Longitud del escapo (LE): longitud máxima del escapo, excluyendo su cóndilo basal. Relacionado con la capacidad sensorial de las hormigas para seguir señales químicas o detectar recursos (Weiser y Kaspari 2006).

Ancho de la cabeza (AC): máximo ancho de la cabeza detrás de los ojos, en vista frontal. Asociado con las estrategias de recolecta y aprovisionamiento de recursos, su tamaño se encuentra vinculado con el desarrollo del músculo aductor de la mandíbula, el cual ocupa hasta dos tercios del volumen total de la cápsula cefálica (Gronenberg 1996; Paul y Gronenberg 2002).

Posición del ojo (PO): se determina al restar la distancia del ojo a la inserción mandibular y la distancia entre los ojos. Relacionado con el tipo de hábitat y la posición trófica, los ojos de las hormigas depredadoras están posicionados más lateralmente (Silva y Brandão 2010; Gibb *et al.* 2015).

Largo mandibular (LM): longitud máxima de la mandíbula al estar cerrada en vista frontal. Medida desde el ápice, en una línea transversal, hasta la inserción mandibular. Las mandíbulas más largas depredan presas más grandes (Silva y Brandão 2010).

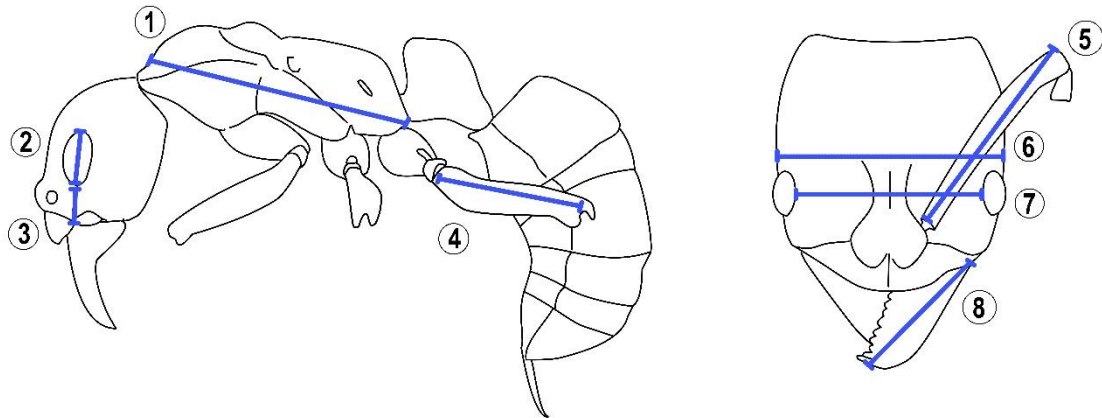


Fig.6.1. Detalle de los caracteres morfométricos medidos para los análisis de diversidad funcional. 1) Longitud de Weber; 2) diámetro del ojo; 3) distancia del ojo a la base mandibular; 4) largo del fémur III; 5) largo del escapo; 6) ancho de la cabeza; 7) distancia entre los ojos; 8) largo de la mandíbula.

Caracterización de los gremios de hormigas

Los atributos ecológicos a partir de los cuales se caracterizaron los gremios funcionales se obtuvieron teniendo en cuenta de observaciones de campo y datos bibliográficos (Andersen 1995; Bestelmeyer y Wiens 1996; Silvestre *et al.* 2003). Se seleccionaron ocho de los once atributos usados por Silvestre *et al.* (2003): comportamiento trófico, tipo de actividad de forrajeo, localización del nido, forma de reclutamiento, estructuras especializadas, tamaño, comportamiento, metodología de recolecta; y se incorporó también otro atributo, la selección de alimento (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Variables ecológicas con sus categorías utilizadas para la identificación de los grupos funcionales de los ensamblajes de hormigas del Chaco Húmedo. (*Adaptado de Silvestre et al. (2003).*)

A) Comportamiento trófico	B) Actividad de forrajeo
1-Recolectora de exudados de otros insectos/plantas	7-Patrullera
2-Cultivadora hongo a partir de hojas frescas	8-Focal
3-Cultivadora hongo a partir de materia en descomposición	9-Críptica
4-Depredadora generalizada, necrófaga	10-Nómada
5-Depredadora especializada	
6-Omnívora, detritívora	
C) Localización del nido	D) Forma de reclutamiento
11-Arbóreo o en plantas de pequeño porte	15-Solitaria
12-Tronco podrido, leño caído, paja	16-Reclutamiento parcial
13-Subterráneo, bajo piedra, dentro de otros nidos	17-Reclutamiento masivo
14-Diversificado	18-Legionaria
E) Estructuras especializadas	F) Tamaño
19-Glándulas para defensa química	25-Mínimo (< 1mm)
20-Aparato de aguijón	26-Pequeño (1 a 2mm)
21-Mandíbula trampa	27-Mediano (2 a 3mm)
22-Tegumento esclerotizado; espinas	28-Grande (> 3mm)
23-Coloración críptica; camuflaje	
24-Visión desarrollada aumentada	
G) Metodología de recolección	H) Comportamiento
29-Manual	32-Agresiva
30-Golpeteo de Follaje	33- Oportunista
31-Mini-Winkler	34- Subordinada
I) Selección de alimento	
35-Generalista	
36- Especialista	

Análisis de Datos

Como medidas de la diversidad funcional de las comunidades, sobre la base de los rasgos funcionales obtenidos, se calcularon la riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcionales. Estos índices de diversidad funcional se determinaron con el programa FDiversity versión 1.0 (Casanoves *et al.* 2011).

1) ¿Cuáles son las variaciones observadas en las medidas de diversidad funcional del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas con distintos niveles de conservación?

Se construyeron modelos lineales generales mixtos (MLGM) para determinar el efecto de cada estado de degradación sobre los parámetros de diversidad funcional calculados. Se evaluó el ajuste de los modelos con el criterio de información Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC) y se seleccionó el modelo que mejor ajustaba, es decir, el que presentaba el menor valor de AIC y BIC. Las variables explicativas usadas fueron el estado de conservación (variable fija, cualitativa, con tres niveles) y las distintas selvas (variable aleatoria, cualitativa, con nueve niveles). Por otro lado, las variables respuesta consideradas fueron la riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcionales. Las comparaciones post-hoc fueron realizadas con un test de Tukey (Di-Rienzo *et al.* 2002), con un 5% de significancia ($p < 0.05$). Estos modelos se realizaron con la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* en la interfaz de R Studio (Brooks *et al.* 2017).

2) ¿Cómo se estructuran los gremios presentes en las selvas con distintos niveles de conservación?

Después de coleccionar los datos de biología de las especies, se construyó una matriz con la lista de las especies y las variables ecológicas consideradas (Tabla 6.1). Con esta matriz se realizó un análisis de clúster a través de la técnica de agrupamiento jerárquico, que reunió en un mismo grupo las especies con mayor número de caracteres iguales. Se utilizó la distancia euclidiana como método de agrupamiento (Maechler *et al.* 2021). Para evitar la subjetividad en la delimitación de los grupos, estos fueron definidos a partir de un nivel de corte estándar (3.5). Se probaron también otros niveles de cortes (2, 4.5 y 5) pero se descartaron ya que se obtenían numerosas agrupaciones soportadas solo por una especie. En este análisis primero se calculó la matriz de distancia euclidiana con la función *dist*, a continuación, se estimó el clúster jerárquico de la matriz de distancias con

la función *hclust*, ambas funciones pertenecen al paquete stats en la interfaz de R Studio (RCoreTeam 2022). Finalmente se visualizó el dendrograma utilizando la función *fviz_dend* del paquete factoextra en la interfaz de R Studio (Kassambara y Mundt 2020).

Este análisis se utiliza para poder definir todos los gremios presentes en el estudio. Luego de definir los gremios se construyeron tablas comparativas para conocer la distribución de los gremios en relación con el estado de conservación de las selvas.

3) ¿Cómo varía la similitud funcional entre las distintas selvas?

Se comparó la composición gremial entre estados de conservación mediante el índice de similitud funcional (Sf) propuesto por Silvestre *et al.* (2003). Estos autores elaboraron un análisis para la comparación de la estructura de gremios entre dos localidades, utilizando como base el índice de similaridad de Sørensen, al que incorporan el número de gremios muestreados por localidad y el número de especies presentes dentro de los gremios.

El índice de similitud funcional de Silvestre (Sf) queda definido como:

$$Sf = \frac{2 \times Gc \times Nc}{Ga \times Na + Gb \times Nb} \times 100$$

Ga = número de gremios en la localidad 1

Gb = número de gremios en la localidad 2

Gc = número de gremios en común en las dos localidades

Na = número de especies registradas en la localidad 1

Nb = número de especies registradas en la localidad 2

Nc = número de especies compartidas dentro de los gremios

Se definieron *gremios estables* a aquellos conformados por al menos tres especies, en cada selva se consideró la presencia de un gremio cuando reunía esta condición, este criterio permite un análisis más preciso de la estructura de gremios en cada categoría de conservación.

6.4. Resultados

Las mediciones lineales fueron realizadas en 153 ejemplares obreras, conformando un universo muestral de 59 especies incluidas en 28 géneros pertenecientes a 9 subfamilias.

Diversidad funcional

Los cuatro parámetros de diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión) evidencia una disminución asociada con el aumento del estado de degradación de las selvas (Tabla 6.2). Aunque estas diferencias no son estadísticamente significativas para ninguno de los parámetros analizados con los modelos lineales generalizados mixtos (Fig. 5.3; más información en Anexo Texto A.2). En los modelos la distribución binomial negativa fue la que mejor se ajustó a la distribución de los datos en los parámetros analizados (Tabla 6.3).

Tabla 6.2. Índices de diversidad funcional (DF) para cada una de las selvas muestreadas, para las selvas del Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018.

EC*	Localidad	FRic	FEve	FDiv	FDis
ECB	ESC	7.94E-11	0.36	0.71	0.53
ECB	PCII	4.70E-12	0.37	0.7	0.48
ECB	RCH	4.52E-10	0.37	0.59	0.38
ECI	EBA	5.06E-12	0.4	0.71	0.3
ECI	ESQ	3.36E-10	0.45	0.72	0.57
ECI	PCI	1.85E-11	0.22	0.68	0.22
ECD	PAN	4.84E-11	0.25	0.77	0.45
ECD	PIN	1.11E-09	0.33	0.78	0.44
ECD	VED	5.91E-05	0.36	0.94	0.65

Estado de conservación (EC): Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD).

Localidad de muestreo: San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (ESQ), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

Diversidad Funcional (DF): riqueza (FRic), equitatividad (FEve), divergencia (FDiv) y dispersión (FDis)

Tabla 6.3. Valor del criterio de información Akaike (AIC) y el criterio de información bayesiano (BIC) para los modelos lineales generales mixtos (MLGM) probados para determinar el efecto de cada estado de degradación sobre los parámetros de Diversidad Funcional: riqueza (FRic), equitatividad (FEve), divergencia (FDiv) y dispersión (FDis) de los ensambles de hormigas en las selvas estudiadas. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. En negritas se marcan los modelos que mejor se ajustaron.

	Poisson		Binomial negativa		Conway-Maxwell	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
FRic	21.2	23.5	15.8	20.2	22.7	23.3
FEve	34.3	37.2	32.3	36.7	33.9	37.2
FDiv	45.9	48.2	41.4	45.8	46.2	49.4
FDis	39.4	43.7	34.9	39.4	38.5	41.9

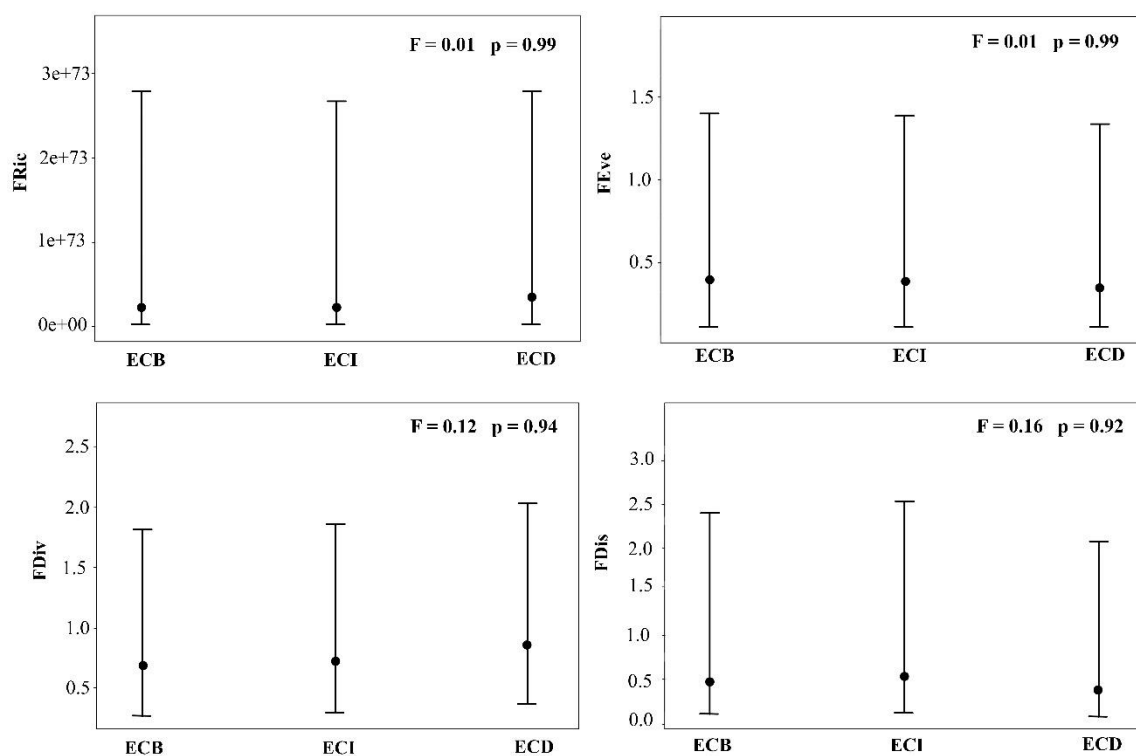


Fig. 6.2. Valores de medias ajustadas y errores estándares de la Diversidad Funcional (DF): riqueza (FRic), equitatividad (FEve), divergencia (FDiv) y dispersión (FDis) de formícidos en selvas en galería con distinto estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD). Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018.

Estructura de gremios

El análisis de clúster definió nueve gremios funcionales de especies de hormigas a partir del conjunto de variables seleccionadas (Fig. 6.3).

Para la nomenclatura de los grupos se usaron los caracteres compartidos por todas las especies presentes en la agrupación formada y/o el grupo taxonómico dominante dentro del mismo. Se identificaron los siguientes gremios en las selvas en galería del Chaco Húmedo.

I) Legionarias: grupo formado por las especies de los géneros *Eciton* Latreille y *Labidus* Jurine. Estas especies son depredadores generalistas que presentaron reclutamiento de tipo legionario, es decir, que se desplazan consumiendo el recurso disponible en el camino de avance.

II) Poneromorfas Generalistas: grupo formado por los géneros *Odontomachus* Latreille, *Ectatomma* Smith, F. y la especie *Acanthoponera mucronata* (Roger). Estas hormigas también son depredadores generalistas, pero tienen reclutamiento parcial o solitario. Las especies de este grupo presentan un tamaño grande a mediano y fueron colectadas con el método de colecta manual.

III) Depredadoras Especialistas: grupo formado por las siguientes especies: *Nesomyrmex spininodis* (Mayr), *Nesomyrmex vicinus* (Mayr), *Platythyrea exigua* Kempf, *Leptogenys pusilla* (Emery) y *Neoponera villosa* (Fabricius). Son depredadoras especialistas con reclutamiento masivo y solitario. El tamaño de estas especies puede ser pequeño, mediano o grande.

IV) Pseudomyrmecinas: grupo formado por las especies del género *Pseudomyrmex* Lund, presentan una visión aumentada, mostrando patrullaje individual y comportamiento oportunista. Son especies depredadoras y visitantes de nectarios extraflorales. Nidifican en la vegetación con excepción de *Pseudomyrmex denticollis* Emery, que nidifica en el suelo, y se encuentra más asociada a áreas abiertas y degradadas.

V) Especialistas de la Vegetación: en este grupo se incluyen las especies del género *Cephalotes* Latreille, *Procryptocerus* Emery y *Camponotus sanctaefidei* Dalla Torre, *Dolichoderus bispinosus* (Olivier) y *Dorymyrmex thoracicus* Gallardo. Las hormigas de este grupo presentan reclutamiento parcial con hábitos generalmente omnívoros, muchas de ellas pueden consumir exudados azucarados. Nidifican en el estrato arbóreo, con nidos construidos en la vegetación, generalmente en ramas secas de los árboles. *Dorymyrmex thoracicus* es la única especie de este grupo que nidifica en el suelo, aunque fue recolectada forrajeando en la vegetación.

Este grupo se subdivide internamente en dos ramas bien definidas, uno formado por las especies de *Cephalotes*, *Procryptocerus* y *Camponotus sanctaefidei* y el segundo que incluye a *Dolichoderus bispinosus* y *Dorymyrmex thoracicus* (Fig. 6.3).

VI) Depredadoras crípticas: formado por las especies de los géneros *Strumigenys* Smith, F., *Hypoponera* Santschi, *Rogeria scobinata* Kugler, C., *Apterostigma pilosum* Mayr, *Cyphomyrmex rimosus* (Spinola), *Octostruma balzani* (Emery) y *Anochetus neglectus* Emery. Se encuentran nidificando en la hojarasca y son recolectadas con mini-winkler. Depredadoras pequeñas en muchos casos especializadas en un tipo de presa. Este grupo en el clúster se subdivide en tres ramas bien definidas: a) una constituida por *Apterostigma pilosum* y *Cyphomyrmex rimosus*; b) la segunda conformada por las especies de *Strumigenys* junto con *Octostruma balzani*; c) y la tercera formada por las especies de *Hypoponera*, *Anochetus neglectus* y *Rogeria scobinata*.

VII) Generalistas mínimas: en este grupo se encuentran las especies de *Nylanderia* Emery, *Pheidole* Westwood y *Camponotus sericeiventris* (Guérin-Ménéville). Son especies omnívoras de tamaño pequeño a mediano que nidifican en una gran variedad de sitios, con hábitos omnívoros y reclutamiento masivo.

VIII) Generalistas de suelo y vegetación: grupo formado por las especies de los géneros *Camponotus* Mayr, *Gnamptogenys* Roger, *Linepithema humile* (Mayr), *Wasmannia auropunctata* (Roger), *Megalomyrmex silvestrii* Wheeler, W.M. y *Prionopelta punctulata* Mayr. Especies de hábitos omnívoros y depredadora con reclutamiento masivo. Estas hormigas como estrategia de forrajeo patrullan en el suelo o la vegetación en busca de recursos y donde también construyen sus nidos.

IX) Cortadoras: grupo formado solo por *Acromyrmex lundii* (Guérin-Ménéville). Esta hormiga presenta actividad focal con reclutamiento masivo. Esta especie cultivan hongos sobre un sustrato formado a partir de materia vegetal.

Se observó una pérdida de gremios en el estado de conservación desfavorable e intermedio, que presentaron sólo cuatro gremios estables, coincidiendo en tres de ellos. Entre los gremios ausentes en estas categorías de conservación (ECI y ECD) se destacan el grupo de las *Pseudomyrmecinas* y el de *Generalistas mínimas*. En las selvas con estado de conservación se diferenciaron siete gremios estables (Tabla 5.3).

El análisis de similitud funcional de Silvestre mostró los valores más altos de similitudes para la combinación ECI vs ECD (42.45%). Por otro lado, los demás pares de

combinaciones presentaron valores de similitud bajos lo que sugiere una mayor diferencia en la estructura de gremios entre esas categorías (ECBvsECI = 34.78% y ECBvsECD = 31.08%).

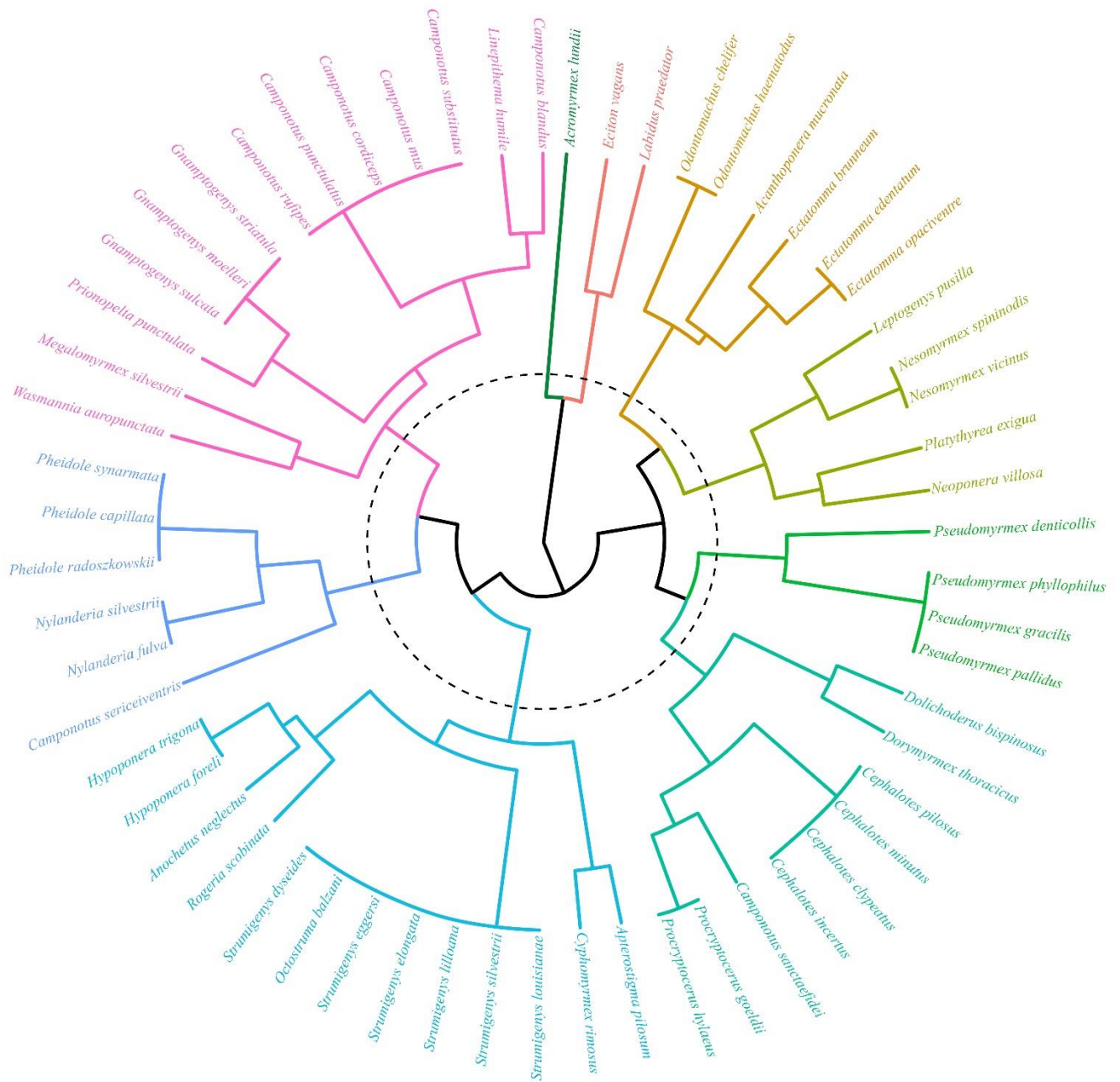


Fig. 6.3. Análisis de clúster que muestra las relaciones entre 59 especies de hormigas recolectadas en el Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Especies pertenecientes a un mismo gremio son indicadas con el mismo color. La línea de puntos marca el valor de corte definido para las agrupaciones formadas.

Tabla 6.3. Gremios de Formicidae presentes en las tres categorías de conservación analizadas en selvas del Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD). Celdas negras representan los *gremios estables* en cada categoría (soportados por más de tres especies), celdas grises son gremios representados por una o dos especies.

Gremios	ECB	ECI	ECD
I) Legionarias			
II) Poneromorfas generalistas			
III) Depredadoras especialistas			
IV) Pseudomyrmecinas			
V) Especialistas de la vegetación			
VI) Depredadoras crípticas			
VII) Generalistas mínimas			
VIII) Generalistas de suelo y vegetación			
IX) Cortadoras			

6.5. Discusión

Los resultados muestran que los parámetros de diversidad funcional analizados (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión) responden de igual forma al gradiente de degradación de las selvas en galerías en el Chaco Húmedo, reconociéndose una disminución en los valores de medias ajustadas en los modelos lineales generales mixtos. Este efecto negativo producido por la degradación de las formaciones boscosas fue registrado en otros estudios en la región, reportándose una disminución en la diversidad funcional de las hormigas asociadas a la simplificación del paisaje (Bestelmeyer y Wiens 1996; Santoandré *et al.* 2019).

Respecto a la equitatividad, los valores más bajos en las selvas con mal estado de conservación implicarían que algunos recursos del nicho funcional están siendo

ocupados, pero son subutilizados. Esto podría incrementar la oportunidad de que posibles invasores se establezcan (Mason *et al.* 2005).

La divergencia funcional alta en las selvas mejor conservadas, indica un mayor grado de diferenciación de nicho, por lo tanto, una competencia de recursos baja. Por tanto, las comunidades con una gran divergencia funcional aumentan la estabilidad del ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos (Mason *et al.* 2005). Los valores más altos de dispersión funcional implica una comunidad funcionalmente extendida en el espacio de rasgos estudiados, por lo tanto, una mayor diversidad funcional (Laliberte y Legendre 2010; Weigel *et al.* 2016). En este estudio se reportan los valores más bajos de este parámetro en las selvas en galerías con estados de conservación desfavorables. Estos resultados nos permiten confirmar el efecto negativo en el ensamblaje de hormigas producido por la degradación de las selvas de galería en el Chaco Húmedo. Este patrón, de pérdida de la diversidad a lo largo de un gradiente de degradación o simplificación del paisaje es consistente con lo reportado por otros estudios (Philpott *et al.* 2010; Pinheiro *et al.* 2010; García-Martínez *et al.* 2015; Santoandré *et al.* 2019).

Respecto a los análisis de estructura de los gremios funcionales, es importante mencionar que uno de los objetivos de estos análisis es la búsqueda de grupos útiles como indicadores en programas de monitoreo, manejo y conservación de áreas naturales (Silvestre *et al.* 2003). En este estudio se registraron un total de nueve grupos, con solo cuatro gremios estables reportados para las selvas con estados de conservación desfavorables e intermedios. La pérdida de grupos relevantes en las selvas degradadas como las legionarias, predadores importantes de artrópodos en bosques tropicales, fueron también descritos en bosques secos tropicales en Colombia (Lozano-Zambrano *et al.* 2009). Otro grupo que se consideró ausente (porque no conformó un gremio estable) en las selvas degradadas es el grupo de las pseudomyrmecinas, que está conformado por especies arborícolas muy especializadas (Ward 2017), su ausencia se atribuye a la degradación del estrato arbóreo en las selvas degradadas. Esta pérdida de grupos funcionales estaría asociado a una simplificación del paisaje, resultados similares fueron reportados por Bestelmeyer y Wiens (1996) en formaciones vegetales en el Chaco Seco Argentino.

Al comparar la estructura de gremios del presente estudio con los trabajos realizados por Silvestre *et al.* (2003) se observan variaciones como la ausencia de determinados grupos, la ausencia de especies fuera de los agrupamientos principales y la agregación de grupos en uno solo gremio. La ausencia de *especialistas mínimas de suelo*, grupo que en

los estudios de Silvestre *et al.* (2003) está formado por especies de los géneros *Acropyga* Roger y *Carebara* Westwood, era esperable debido a que en este estudio no se registraron especies pertenecientes a los mencionados géneros. En segundo lugar la ausencia de especies fuera de los agrupamientos principales, facilita la comparación con otros estudios a nivel internacional, permitiéndonos trabajar exclusivamente con las agrupaciones de gremios sin necesidad de resolver estos casos que suelen resultar algo conflictivos en este tipo de estudios (Bestelmeyer y Wiens 1996; Silvestre *et al.* 2003). Finalmente al comparar los gremios reportados por Silvestre *et al.* (2003), se aprecia que muchas de esas agrupaciones se encuentran combinadas en un solo gremio en este estudio. Un ejemplo es el que se observa en el caso de los gremios *Cefalotinas* y *Dolicoderinas arbóreas grandes, colectoras de exudados* encontradas en el cerrado (Silvestre *et al.* 2003), los cuales se encuentran combinados en un solo gremio en este estudio (*Especialistas de la Vegetación*). Otro ejemplo es el gremio de las *Depredadoras cripticas*, al analizarlo en detalle se observa que la composición de especies se correlaciona con dos gremios del Cerrado (*Mirmicinas crípticas depredadoras especializadas* + *Ponerinas crípticas depredadoras especializadas*). Estos grupos en este trabajo a pesar de formar parte de un mismo gremio presentan una clara separación interna formando subgrupos bien definidos. Esto nos sugiere que esta variación en los gremios, al comparar esa investigación (Silvestre *et al.* 2003) con los datos de esta tesis, podría deberse principalmente a la línea de corte definida para el estudio. Silvestre *et al.* (2003) optaron por un nivel de corte que mejor delimitará cada gremio, es decir, que definieron varios niveles de cortes arbitrarios para cada grupo. En el presente estudio se empleó un nivel de corte estándar para la conformación de todos los gremios reportados.

El menor valor de riqueza funcional reportado en las selvas con estados de conservación desfavorables es un indicador indirecto de la escasez de recursos y de la reducción en la productividad del ecosistema. En síntesis, la acción antrópica afecta la distribución de los gremios, y como primera consecuencia podría perturbar la funcionalidad del bosque y los servicios ecosistémicos que prestan los formícidos. Es importante destacar que, los resultados del análisis de diversidad funcional confirman los logrados al emplear los índices de diversidad tradicionales.

**DIVERSIDAD TAXONÓMICA EN
ENSAMBLAJES DE FORMICIDAE
(HYMENOPTERA: FORMICOIDEA) EN
SELVAS EN GALERÍA CON DIFERENTES
ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN EL
CHACO HÚMEDO**

La taxonomía alfa es relevante para muchos aspectos de la mirmecología, de hecho, para cualquier estudio en el que las especies sean unidades de análisis y donde la identidad de la especie sea importante.

Philip S. Ward

Capítulo 7: Diversidad Taxonómica en ensamblajes de Formicidae (Hymenoptera: Formicoidea) en selvas en galería del Chaco Húmedo.

7.1.Introducción

La diversidad taxonómica es una medida de diversidad no neutral, a diferencia de los análisis de diversidad tradicional (presentados en el capítulo 5), que considera la jerarquía taxonómica supraespecífica. Según este enfoque, una comunidad tendrá mayor diversidad taxonómica si sus especies pertenecen a distintos géneros, y más aún, si los géneros pertenecen a distintas familias, que si estuvieran conformadas por especies co-genéricas estrechamente relacionadas filogenéticamente (Clarke y Warwick 1998; Ricotta *et al.* 2012). Este enfoque de la diversidad permite incorporar información sobre la historia evolutiva para evaluar en forma más integral la diversidad alfa y beta de una comunidad (Clarke y Warwick 1998; Bacaro *et al.* 2007). La diversidad alfa taxonómica representa el nivel de relación entre las especies de una comunidad teniendo en cuenta la estructura taxonómica (Clarke y Warwick 1998). Por otro lado, la diversidad beta taxonómica (disimilitud taxonómica) es el grado de diferenciación en la composición de taxones supraespecíficos entre comunidades (Bacaro *et al.* 2007).

García de Jesús *et al.* (2016) presentan un ejemplo que permite comprender de una forma clara y simple el aporte del análisis de diversidad alfa y beta taxonómica en el estudio de comunidades. Estos autores proponen un ejemplo hipotético, donde presentan dos comunidades (A y B) bajo dos escenarios diferentes de estructura taxonómica (I y II), esta situación adaptada a comunidades de hormigas se ejemplifica en las Figuras 7.1A y 7.1B. Ambas comunidades A y B tienen la misma riqueza de especies e igual número de especies compartidas y especies exclusivas, de esta forma en ambos escenarios las comunidades presentan los mismos valores en sus parámetros de diversidad convencional. Sin embargo, al considerar la estructura taxonómica, en el escenario I, la comunidad A tiene una diversidad alfa taxonómica más alta (69.44) que en el escenario II (55.56). Este valor es distinto debido a que en el primer escenario las especies ($S=9$) se incluyen en siete géneros contenidos en cuatro subfamilias, mientras que en el escenario II, las nueve especies de la comunidad A pertenecen a sólo tres géneros incluidos en dos subfamilias. En este mismo ejemplo, considerando la estructura taxonómica, la diversidad taxonómica beta entre la comunidad A y B cambia en cada escenario. Hay una menor disimilitud taxonómica en el escenario I (0.44) porque todos

los géneros y subfamilias se comparten entre las comunidades A y B. En tanto que en el escenario II el valor de disimilitud taxonómica es más alto (0.80) porque solo se comparte un género y una subfamilia.

Warwick y Clarke (1995) definieron dos índices que reflejan las relaciones taxonómicas de las especies en cada muestra, que reflejan las relaciones taxonómicas de las especies en cada muestra, índice de diversidad taxonómica y el índice de disimilitud taxonómica. El primer índice lo definen como la distancia taxonómica promedio ($\Delta+$) entre dos organismos cualesquiera, elegidos al azar en la muestra: esta distancia se puede visualizar simplemente como la distancia que conecta estos dos organismos, trazada a través de una clasificación linneana o una filogenética del conjunto completo de especies involucradas. El segundo índice representa la distinción promedio entre dos individuos elegidos al azar ($\Lambda+$), con la condición de que sean de especies diferentes.

Los estudios de Clarke y Warwick (1998, 2001) sostienen que estos índices están menos influidos por el tamaño muestral y resultan más sensibles a la perturbación de las comunidades que los índices de diversidad tradicional. Ambos índices incluyen en su cálculo las distancias entre los linajes filogenéticos, son independientes del tamaño de la muestra y se pueden relacionar con posibles impactos antropogénicos en el ecosistema (Clarke y Warwick 1998, 2001; Leonard *et al.* 2006). Por otro lado, Bacaro *et al.* (2007) proponen una nueva medida de similitud taxonómica para comparar pares de comunidades basada en el subgráfico común máximo de dos esquemas de clasificación taxonómica. La medida propuesta por estos autores incorpora no solo la riqueza de especies, sino también información sobre el grado de estructura taxonómica de orden superior entre pares de comunidades de especies. Desde este punto de vista, se acerca más a una noción moderna de diversidad biológica que si se utilizan las medidas más tradicionales de diversidad. El trabajo de estos autores demuestra que este coeficiente mide la similitud de una manera conceptualmente diferente a los índices anteriores, de allí el valor de estos nuevos enfoques para el análisis de la diversidad, permitiéndonos comprender de una forma más completa la dinámica y estructura de las comunidades.

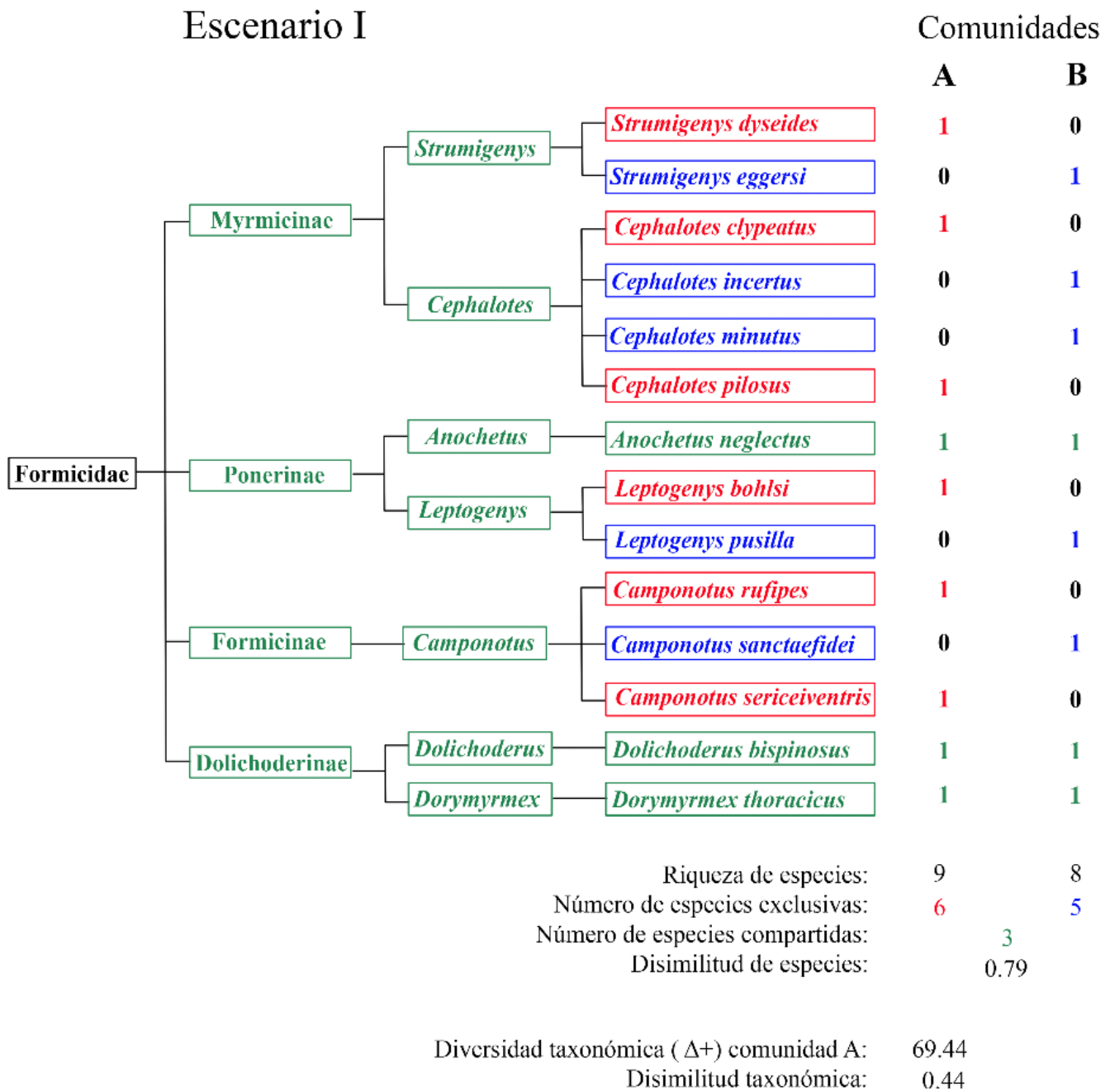


Fig. 7.1. A. Escenarios hipotéticos (I) que representan pares de comunidades (A y B) con la misma riqueza y disimilitud de especies, pero con distinta diversidad (Δ^+) y disimilitud taxonómica (Λ^+). (Los taxones en rojo son exclusivos de la comunidad A, en azul los exclusivos de la comunidad B y en verde los taxones compartidos).

Escenario II

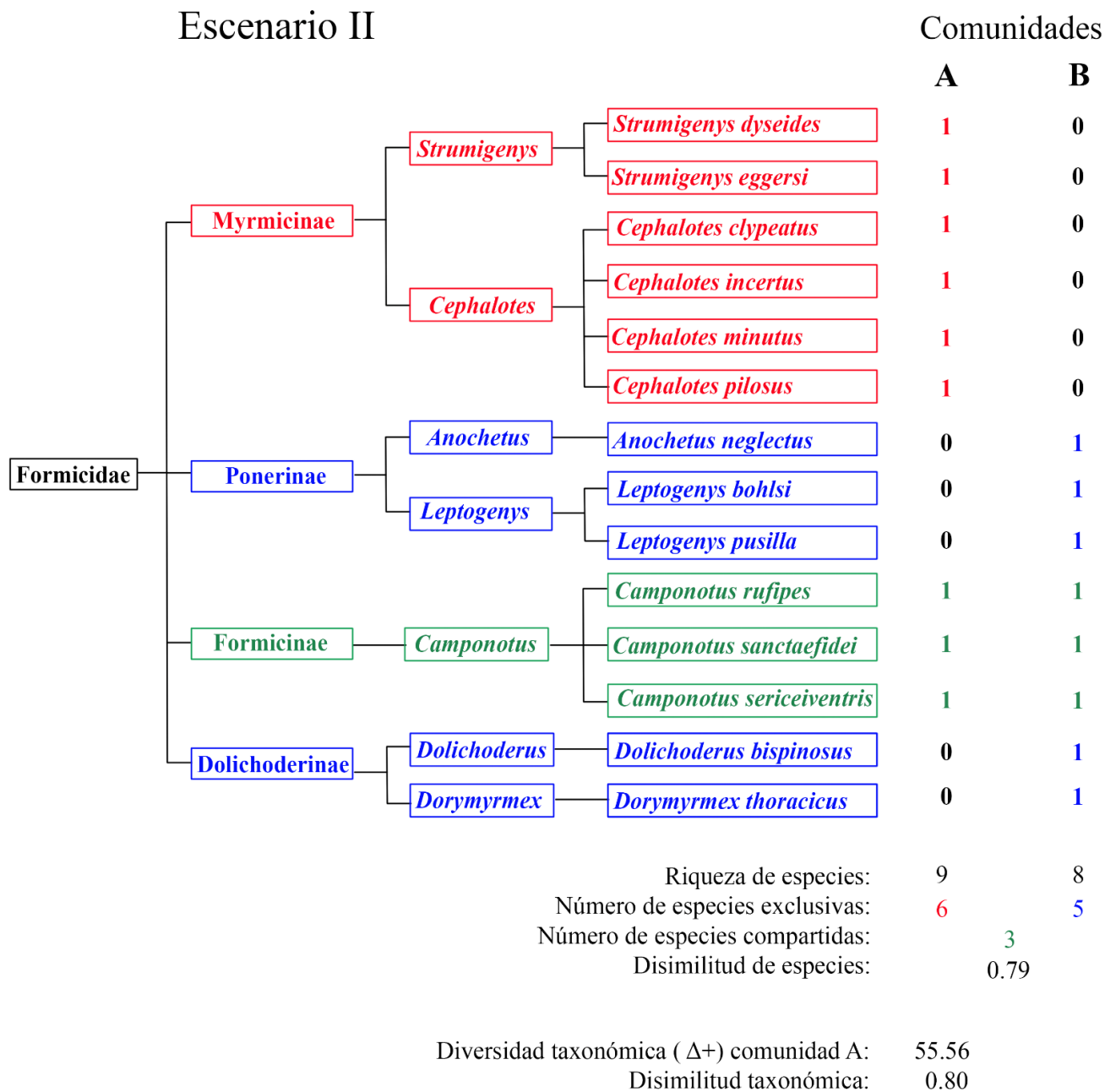


Fig. 7.1. B. Escenarios hipotéticos (II) que representan pares de comunidades (A y B) con la misma riqueza y disimilitud de especies, pero con distinta diversidad (Δ^+) y disimilitud taxonómica (Λ^+). (Los taxones en rojo son exclusivos de la comunidad A, en azul los exclusivos de la comunidad B y en verde los taxones compartidos).

Si bien los factores ecológicos son de vital importancia en la estructuración de las comunidades (Pianka 1973; Wiens 1977; Bestelmeyer y Wiens 1996), esta estructura también está influenciada por las relaciones filogenéticas entre los taxones que componen una comunidad, reflejando las interacciones pasadas entre las especies y su historia evolutiva (Losos 1994; Webb *et al.* 2002). En este sentido, diversos investigadores han evaluado la influencia de la filogenia en la composición de las comunidades de distintas taxa (Mesquita *et al.* 2006; Werneck *et al.* 2009; Colston *et al.* 2010; Bellini *et al.* 2015), sugiriendo la necesidad de considerar tanto los aspectos ecológicos, genéticos, taxonómicos, funcionales como de la historia natural en los análisis de comunidades. A pesar de esto, estudios que evalúen la diversidad taxonómica con los índices descriptos son escasos en el Neotrópico (García de Jesús *et al.* 2016) e inexistentes en la Argentina.

En el presente capítulo se evaluarán los ensamblajes de hormigas en el Chaco Húmedo a partir de un enfoque más amplio con el empleo de los índices de diversidad taxonómica. A su vez estos valores se utilizarán para analizar la diversidad beta considerando la disimilitud taxonómica, cuyo cálculo no solo incorpora la riqueza de especies sino también la jerarquía de la estructura taxonómica de las mismas entre los diferentes ensamblajes (Bacaro *et al.* 2007, 2009).

En este capítulo se busca responder las siguientes cuestiones: 1) ¿Cuánto cambia la diversidad taxonómica del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas?; 2) ¿Cómo es la variación de la disimilitud taxonómica entre las selvas con distintas categorías de conservación?; 3) ¿Existe relación entre los resultados obtenidos empleando índices de diversidad tradicional con los de diversidad taxonómica?; 4) ¿Cómo influye la distancia geográfica en la similaridad de las selvas estudiadas?

7.2. Objetivos

- Conocer la diversidad taxonómica alfa de los ensamblajes de hormigas en selvas en galería del Chaco Húmedo.
- Evaluar la diversidad taxonómica beta (disimilitud) presente entre los ensamblajes de hormigas en selvas en galería del Chaco Húmedo.
- Comparar la relación entre el enfoque de la diversidad neutra con el de diversidad taxonómica.
- Conocer la influencia de la distancia geográfica en la diversidad neutra y la diversidad taxonómica.

7.3. Materiales y Métodos

Análisis de Datos

Ante cada planteamiento se efectuaron diferentes análisis empleando los test y programas que se detallan:

1) ¿Cuánto cambia la diversidad taxonómica del ensamblaje de hormigas en las selvas estudiadas?

Para cada localidad o sitio se calcularon la riqueza de especies y los índices de distancia taxonómica promedio ($\Delta^+ = AvTD$) y de variación de la diferencia taxonómica promedio ($\Delta^+ = VarTD$) (Warwick y Clarke 1998; Clarke y Warwick 2001). Para el cálculo de estos índices se utilizó el software PRIMER-E versión 7, calculados a partir de 999 aleatorizaciones (Clarke y Gorley 2001). La prueba de aleatorización se aplicó para detectar diferencias entre los ensamblajes de las selvas en galería con el valor esperado de AvTD. Estos análisis se realizaron con la funciones *taxa2dist* y *taxondive* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

Para este estudio fueron considerados tres niveles taxonómicos supraespecíficos (Subfamilia, tribu, género) y el nivel específico (Tabla 7.1). Los nombres actualizados de estos rangos taxonómicos se extrajeron del catálogo AntCat (Bolton 2020) y el catálogo de hormigas de Argentina y Uruguay (Cuezzo y Larrea 2019).

2) ¿Cómo es la variación de la disimilitud taxonómica entre las selvas con distintas categorías de conservación?

Para el cálculo de la diversidad beta a nivel de especies se utilizó la disimilitud ($1-\beta_J$) basada en el índice de similitud de Jaccard (β_J). Este índice emplea la incidencia para comparar la composición de especies entre 2 comunidades. Este análisis se realizó con la función *vegdist* del paquete *vegan* en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018). La disimilitud taxonómica se midió como $1-\Delta T$, donde ΔT es el índice de disimilitud taxonómica descrito por Bacaro *et al.* (2009b) que mide el nivel de similitud en la clasificación taxonómica de dos comunidades, incluyendo a los taxones supraespecíficos.

3) ¿Existe relación entre los parámetros de diversidad tradicional y los de diversidad taxonómica?

Se realizaron análisis de correlación de Pearson con un nivel de significancia de 0.05, para evaluar si existe correlación entre la riqueza y la diversidad taxonómica, y entre la disimilitud de especies y la disimilitud taxonómica. La correlación se realizó con la función *cor.test* del paquete stats en la interfaz de R Studio (RCoreTeam 2022).

La composición específica de los ambientes estudiados se exploró con un análisis de Escalamiento No Métrico Multidimensional (NMDS) con los valores de $1-\beta J$ y $1-\Delta T$ para comparar la posición relativa de cada comunidad. La distorsión de la resolución de la disposición de dos dimensiones se representa por un valor de tensión (*Stress*). El NMDS calculó con la función *metaMDS* del paquete vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

4) ¿Cómo influye la distancia geográfica en la similaridad de las selvas estudiadas?

Adicionalmente se evaluó la influencia de la distancia geográfica en la disimilitud. Para ello se calculó la relación entre la similitud de especies (βJ) y la similitud taxonómica (ΔT) con la distancia lineal en kilómetros entre pares de comunidades. Para este análisis se utilizó la correlación de Mantel, con un nivel de significancia de 0.05. Un valor de Mantel significativa demuestra que existe una correlación entre los parámetros analizados. Este análisis se ejecutaron con la función *mantel* del paquete vegan en la interfaz de R Studio (Oksanen *et al.* 2018).

7.4. Resultados

A continuación, se presentan la lista de especies junto con sus categorías taxonómicas supraespecíficas (Tabla 7.1), usadas para los análisis. Se puede observar una pérdida de grupos taxonómicos supraespecíficos asociados a los ambientes más degradados, como es el caso de la ausencia de las tribus Amblyoponini y Ectonini en las selvas con estado de conservación degradado.

Tabla 7.1. Subfamilias, tribus, géneros y especies de Formicidae en las tres categorías de conservación analizadas en el Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD).

Subfamilias	Tribus	Género	Especies	ECB	ECI	ECD		
Amblyoponinae	Amblyoponini	<i>Prionopelta</i>	<i>Prionopelta punctulata</i>	■	■			
Dolichoderinae	Dolichoderini	<i>Dolichoderus</i>	<i>Dolichoderus bispinosus</i>			■		
			<i>Dolichoderus</i> sp. 1	■		■		
	Leptomyrmechini			<i>Dorymyrmex</i> sp. 1		■		
				<i>Dorymyrmex</i>	<i>Dorymyrmex</i> sp. 3			■
				<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	■			
				<i>Linepithema humile</i>	■	■	■	
				<i>Linepithema</i>	<i>Linepithema</i> sp. 1	■	■	■
			<i>Linepithema</i> sp. 2			■		
Dorylinae	Ecitonini	<i>Eciton</i>	<i>Eciton</i> sp. 1		■			
			<i>Eciton vagans</i>	■				
		<i>Labidus</i>	<i>Labidus</i> sp. 1		■			
			<i>Labidus praedator</i>	■	■			
Ectatomminae	Ectatommini	<i>Ectatomma</i>	<i>Ectatomma brunneum</i>		■	■		
			<i>Ectatomma edentatum</i>	■	■	■		
			<i>Ectatomma opaciventre</i>			■		
			<i>Ectatomma</i> sp. 1	■				
		<i>Gnamptogenys</i>	<i>Gnamptogenys moelleri</i>	■	■	■		
			<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	■				
			<i>Holcoponera striatula</i>	■				
			<i>Gnamptogenys sulcata</i>			■		
Formicinae	Camponotini	<i>Camponotus</i>	<i>Camponotus blandus</i>	■				
			<i>Camponotus mus</i>	■	■	■		
			<i>Camponotus substitutus</i>	■	■			
			<i>Camponotus cordiceps</i>	■				
			<i>Camponotus punctulatus</i>	■				
			<i>Camponotus rufipes</i>	■		■		
			<i>Camponotus sanctaefidei</i>	■		■		
			<i>Camponotus sericeiventris</i>	■				
			<i>Camponotus</i> sp. 1	■	■	■		
			<i>Camponotus</i> sp. 10			■		
<i>Camponotus</i> sp. 11			■					
<i>Camponotus</i> sp. 12			■					
			<i>Camponotus</i> sp. 2	■				

			<i>Camponotus</i> sp. 3	■	■	■
			<i>Camponotus</i> sp. 4			■
			<i>Camponotus</i> sp. 5	■		
			<i>Camponotus</i> sp. 8			■
			<i>Camponotus</i> sp. 9			■
			<i>Camponotus</i> aff <i>substitutus</i>			■
	Myrmelachistini	<i>Brachymyrmex</i>	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	■	■	■
			<i>Brachymyrmex</i> sp. 2		■	
			<i>Nylanderia fulva</i>	■	■	■
	Lasiini	<i>Nylanderia</i>	<i>Nylanderia silvestrii</i>	■		■
			<i>Nylanderia</i> sp. 3	■		
Heteroponerinae	Heteroponerini	<i>Acanthoponera</i>	<i>Acanthoponera mucronata</i>	■	■	
			<i>Acromyrmex lundii</i>		■	
		<i>Acromyrmex</i>	<i>Acromyrmex</i> sp. 1	■	■	■
			<i>Acromyrmex</i> sp. 2	■		
			<i>Acromyrmex</i> sp. 3	■		
		<i>Apterostigma</i>	<i>Apterostigma pilosum</i>	■	■	
			<i>Cephalotes clypeatus</i>	■		
			<i>Cephalotes incertus</i>	■	■	
			<i>Cephalotes minutus</i>	■		
		<i>Cephalotes</i>	<i>Cephalotes pilosus</i>	■		
			<i>Cephalotes</i> sp. 1	■	■	■
			<i>Cephalotes</i> sp. 2	■	■	
			<i>Cephalotes</i> sp. 3	■		
Myrmicinae	Attini		<i>Cephalotes</i> sp. 4		■	
		<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	■	■	■
			<i>Cyphomyrmex</i> sp1	■	■	■
		<i>Octostruma</i>	<i>Octostruma balzani</i>	■	■	■
			<i>Pheidole capillata</i>	■		
			<i>Pheidole synarmata</i>	■		
			<i>Pheidole radoszkowskii</i>	■	■	
	<i>Pheidole</i>		<i>Pheidole</i> sp. 1	■	■	■
			<i>Pheidole</i> sp. 2	■	■	■
			<i>Pheidole</i> sp. 3	■		■
			<i>Pheidole</i> sp. 4		■	
		<i>Procryptocerus</i>	<i>Procryptocerus goeldii</i>	■		
			<i>Procryptocerus hylaeus</i>			■

			<i>Strumigenys dyseides</i>						
			<i>Strumigenys eggersi</i>						
		<i>Strumigenys</i>	<i>Strumigenys elongata</i>						
			<i>Strumigenys lilloana</i>						
			<i>Strumigenys silvestrii</i>						
			<i>Strumigenys louisianae</i>						
		<i>Trachymyrmex</i>	<i>Trachymyrmex</i> sp. 1						
		<i>Wasmannia</i>	<i>Wasmannia auropunctata</i>						
			<i>Crematogaster</i> sp. 1						
		<i>Crematogastrini</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2						
			<i>Crematogaster</i> sp. 3						
			<i>Nesomyrmex</i>	<i>Nesomyrmex spininodis</i>					
			<i>Nesomyrmex vicinus</i>						
		<i>Myrmelachistini</i>	<i>Myrmelachista</i>	<i>Myrmelachista</i> sp. 1					
			<i>Megalomyrmex</i>	<i>Megalomyrmex silvestrii</i>					
		<i>Solenopsidini</i>	<i>Rogeria</i>	<i>Rogeria scobinata</i>					
			<i>Solenopsis</i>	<i>Solenopsis</i> sp. 1					
				<i>Solenopsis</i> sp. 2					
		<i>Platythyreini</i>	<i>Platythyrea</i>	<i>Platythyrea exigua</i>					
			<i>Anochetus</i>	<i>Anochetus neglectus</i>					
				<i>Hypoponera foreli</i>					
				<i>Hypoponera</i> sp. 1					
			<i>Hypoponera</i>	<i>Hypoponera</i> sp. 2					
				<i>Hypoponera</i> sp. 3					
				<i>Hypoponera</i> sp. 4					
				<i>Hypoponera trigona</i>					
			<i>Leptogenys</i>	<i>Leptogenys pusilla</i>					
			<i>Neoponera</i>	<i>Neoponera villosa</i>					
				<i>Odontomachus chelifer</i>					
			<i>Odontomachus</i>	<i>Odontomachus</i>					
				<i>haematodus</i>					
				<i>Pseudomyrmex denticollis</i>					
				<i>Pseudomyrmex gracilis</i>					
				<i>Pseudomyrmex pallidus</i>					
		<i>Pseudomyrmecinae</i>	<i>Pseudomyrmecini</i>	<i>Pseudomyrmex</i>					
					<i>phyllophilus</i>				
					<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1				
					<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2				

Diversidad Alfa Taxonómica VS Tradicional

Las tres localidades con los valores más altos de riqueza de especies son selvas con estados de conservación bueno: La estancia San Carlos (ESC) presentó los mayores valores de riqueza de especies (47 especies) seguido por la Reserva los Chaguares (RCH) (36 especies) y el segundo parche de muestreo del Parque Nacional Chaco (PC2) (35 especies). Las restantes áreas presentaron valores de riqueza más bajos (18-33 especies). Estos resultados evidencian un patrón donde se reconocen localidades con valores de riqueza de especies muy superiores al promedio general y otras con valores extremos mucho más bajos (Tabla 7.2).

En cuanto a los valores de diversidad taxonómica promedio ($\Delta+$) todas las localidades se encuentran dentro del promedio esperado por el modelo a excepción de RCH cuyo valor estuvo por debajo del mismo. Además, la mayoría de las localidades se posicionan por debajo del promedio esperado por las permutaciones del análisis (Fig. 7.2), mientras que dos localidades con estados de conservación desfavorables (PIN y VED) mostraron valores por encima de la media.

Tabla 7.2. Valores de riqueza de especie (S), diversidad taxonómica ($\Delta+$) y variación taxonómica promedio ($\Lambda+$) de los ensamblajes de Formicidae de las selvas estudiadas.

Localidades	EC*	S	$\Delta+$	$\Lambda+$
Estancia San Carlos (ESC)	ECB	47	89.8	472.42
Parque Chaco II (PC2)	ECB	35	88.03	424.88
Reserva los Chaguares (RCH)	ECB	36	83.33	565.48
Estancia Quintana (ESQ)	ECI	18	88.73	432.53
Estancia el Bagual (EBA)	ECI	33	87.5	414.3
Parque Chaco I (PC1)	ECI	31	89.41	399.92
Vedia (VED)	ECD	25	90.25	415.35
Puerto Antequera (PAN)	ECD	28	88.36	525.88
Parque Pampa del Indio (PIN)	ECD	19	91.23	347.03
Promedio general	-	30.22	88.52	444.2

*Estado de conservación Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD). Chaco

Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018.

En cuanto a los valores de variación taxonómica promedio ($\Delta+$) todas las localidades cayeron dentro del valor esperado por el modelo (Fig. 7.3). Las tres localidades con estado de conservación intermedio (ESQ, PCI y EBA) mostraron valores por debajo para ambos modelos. Por otra parte, se observó que ESC y ESQ presentaron valores muy cercanos a la media para los dos modelos (Fig. 6.1 y 6.2).

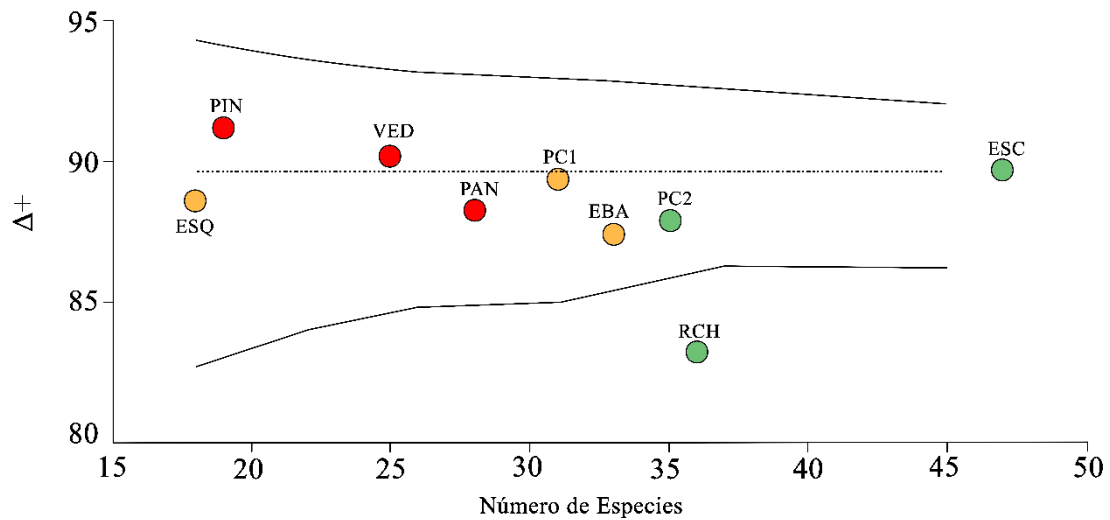


Fig. 7.2. Diversidad taxonómica promedio ($\Delta+$) de los ensamblajes de Formicidae para todas las localidades analizadas en el Nordeste Argentino, con límites de confianza del 95%. Ver referencia de siglas en la tabla 7.2. Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●) de las selvas en galería del Chaco Húmedo, Argentina. San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (ESQ), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

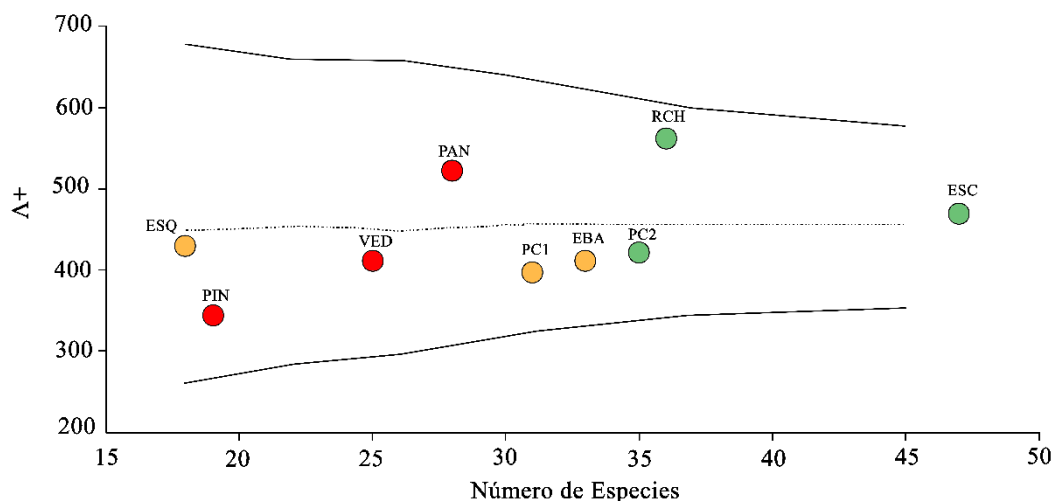


Fig. 7.3. Variación taxonómica promedio ($\Delta+$) de los ensamblajes de Formicidae para todas las localidades analizadas en el Nordeste Argentino, con límites de confianza del 95%. Ver referencia de siglas en la tabla 7.2. Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●) de las selvas en galería del Chaco Húmedo, Argentina. San Carlos (ESC). Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (ESQ), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

La correlación entre la riqueza de especies y los valores de diversidad taxonómica ($\Delta+$) no fue estadísticamente significativa ($r = -0.33$; $p > 0.05$). Esto mismo se visualiza en la tabla 7.2, donde la comunidad con mayor riqueza de especies (ESC) presentó valores de diversidad taxonómica ($\Delta+$) más bajos que PIN y VED que son selvas degradadas y con menor riqueza específica. También se observó que las comunidades con riqueza de especies muy contrastantes (S: PAN = 28; PC2 = 35) registraron valores de diversidad taxonómica muy similares ($\Delta+$: PAN = 88.36; PC2 = 88.03).

Diversidad Beta Taxonómica VS Tradicional

El análisis de disimilitud de especies ($1-\beta J$), para las comunidades estudiadas comparadas de a pares, presentaron valores entre los 61 y 83% (Fig. 7.4). Por otro lado, la disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$) varió del 17 al 33%. El análisis de correlación entre $1-\beta J$ y $1-\Delta T$ fue estadísticamente significativo ($r = 0.69$ $p < 0.05$). Asimismo, se observaron

pares de comunidades con valores iguales de $1-\beta J$ (ej. ESC-RCH y ESQ-PIN con 72%) pero que difieren en los valores de $1-\Delta T$ (ej. ESC-RCH = 19%; ESQ-PIN = 24%) (Fig. 7.4).

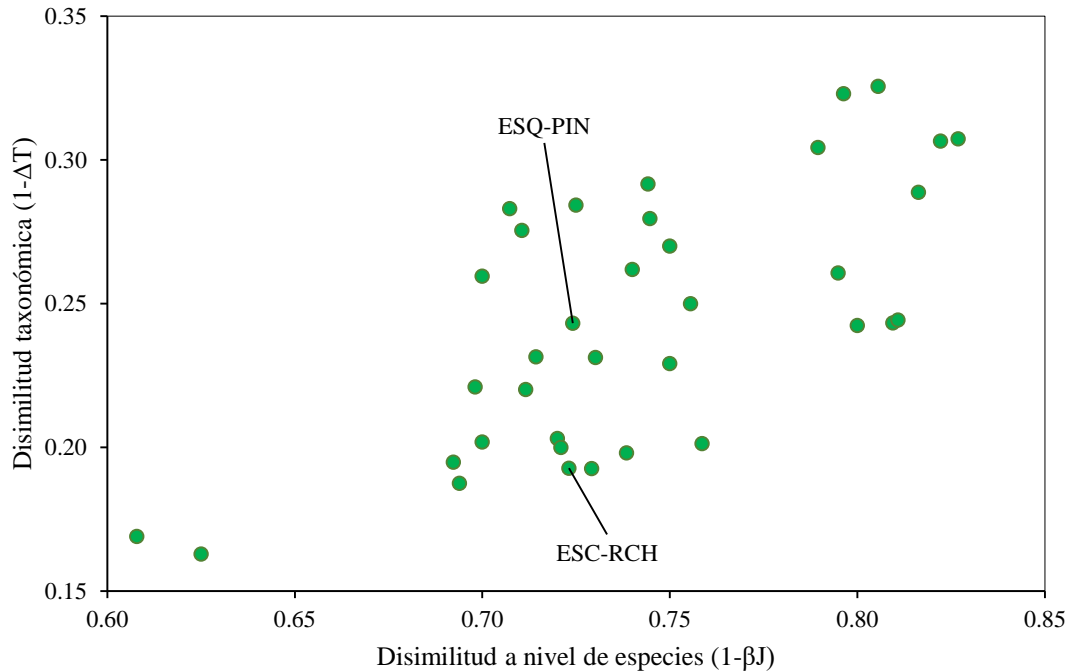


Fig. 7.4. Relación entre los valores de disimilitud a nivel de especies ($1-\beta J$) y taxonómica ($1-\Delta T$) entre pares de comunidades de Formicidae en el Nordeste de Argentina ($r = 0.69$, $p < 0.05$). Se muestran dos pares de comunidades con un mismo valor de disimilitud de especies, pero con diferentes valores de disimilitud taxonómica. ESQ-PIN (Estancia Quintana y Parque Provincial Pampa del Indio), ESC-RCH (Estancia San Carlos y Reserva los Chaguares)

El análisis de NMDS para $1-\beta J$ formó dos grupos con un valor de *stress* de 0.15 (Fig. 7.5), un grupo formado por ensamblajes de formícidos de ESC, ESQ, PIN, PAN, EBA y VED, en el cual se agrupan localidades con distintos estados de conservación. Otro bien definido es el formado por las comunidades de RCH (con estado de conservación bueno) y PC1 (con estado de conservación intermedio), la comunidad PC2 (con estado de conservación bueno) queda aislada en este análisis (Fig. 7.5).

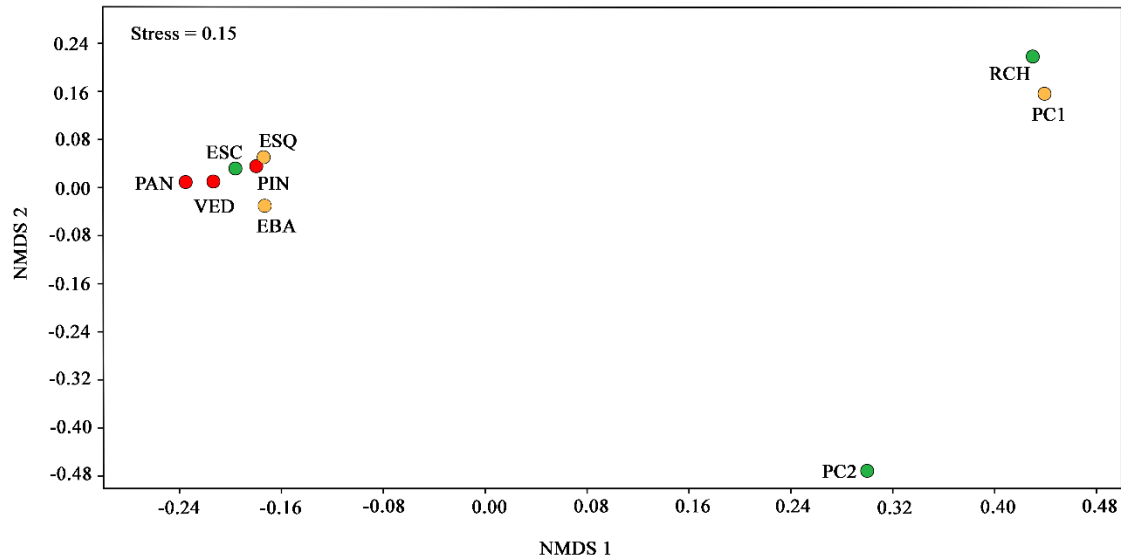


Fig. 7.5. Composición de especies NMDS de la comunidad de hormigas en función de la disimilitud de especies ($1-\beta_J$) para las localidades analizadas en Chaco Húmedo Argentino. Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●) de las selvas en galería del Chaco Húmedo, Argentina. Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (ESQ), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

En el análisis de NMDS para $1-\Delta T$ se puede observar un grupo bien definido con un valor de *stress* de 0.10 (Fig. 7.6). Este análisis sugiere que las comunidades pertenecientes a las localidades con estados de conservación desfavorable e intermedio (EBA, ESQ, PAN, VED, PC1 y PIN), forman un grupo bien definido. Los restantes puntos correspondientes a selvas con estados de conservación bueno (RCH, ESC y PC2) quedan dispersos en el gráfico formando grupos individuales (Fig. 7.6).

Al comparar ambos análisis de NMDS es interesante notar que algunas localidades que se mostraron distantes en cuanto a su composición específica presentaron una estructura taxonómica muy similar como PC1-PIN. Por otro lado, localidades muy cercanas en cuanto a la composición específica estuvieron muy distanciadas en base a su estructura taxonómica como ser RCH-PC1 y ESC-PIN (Fig. 7.5 y 7.6).

La correlación entre la similitud de especies (β_J) y la similitud taxonómica (ΔT) no fue estadísticamente significativa ($r = 0.69$; $p > 0.05$).

Los análisis de Mantel no evidenciaron una disminución en la similitud en relación con la distancia geográfica a nivel de riqueza de especies ($r = 0.04$; $p > 0.05$), y tampoco a nivel de la diversidad taxonómica ($r = 0.005$; $p > 0.05$).

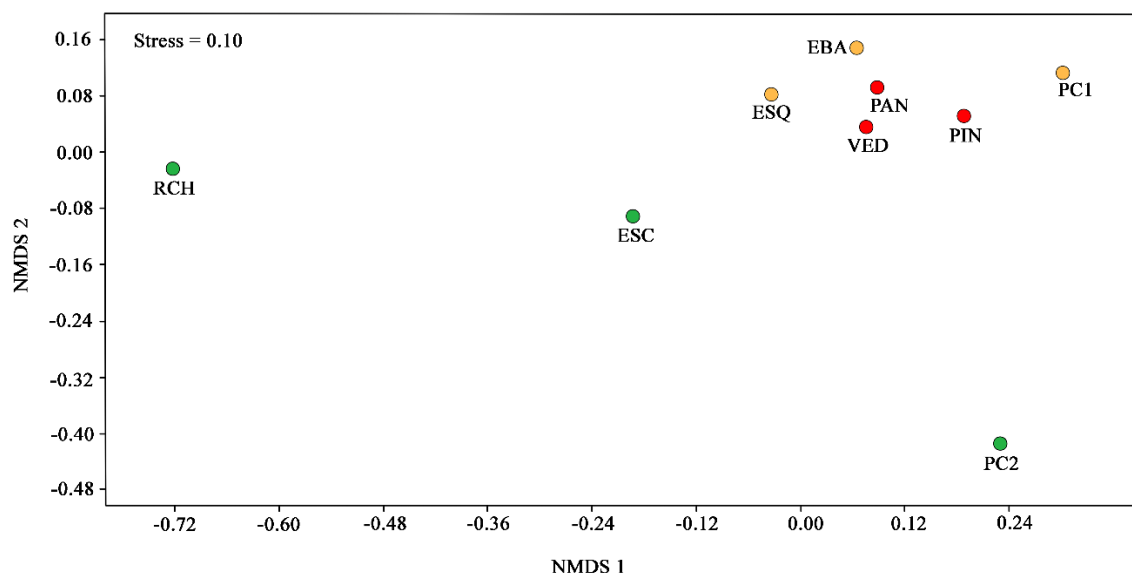


Fig. 7.6. Composición de especies NMS de la comunidad de hormigas en función de la disimilitud taxonómica ($1 - \Delta T$) para las localidades analizadas en el Chaco Húmedo Argentino. Estado de conservación: Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●) de las selvas en galería del Chaco Húmedo, Argentina. Parque Chaco II (PC2), Reserva los Chaguares (RCH), Quintana (ESQ), El Bagual (EBA), Parque Chaco I (PC1), Vedia (VED), Puerto Antequera (PAN), Parque Pampa del Indio (PIN).

7.5. Discusión

El patrón de riqueza específica observado con valores altos para las subfamilias Myrmicinae, Formicinae y Ponerinae es consistente con lo esperable (Fernández & Sendoya 2004; Cuezco & Larrea 2020) y a lo ya obtenido en otros estudios en la región (Leponce *et al.* 2004; Calcaterra *et al.* 2010b; Hanisch *et al.* 2018), aunque estos estudios no evalúan los ensambles empleando los índices de diversidad taxonómica.

La ausencia de correlación entre la riqueza de especies y la diversidad taxonómica encontrada en esta tesis coincide con lo obtenido en otros estudios (Anu y Sabu 2007; García de Jesús *et al.* 2016). De este modo los análisis de diversidad taxonómica

funcionan como medidas complementarias para los estudios de biodiversidad y conservación, fundamentalmente porque tienen en cuenta el grado de relación entre las especies y reflejan en cierta forma su diversidad filogenética (Clarke y Warwick 1998; Ricotta *et al.* 2012).

Las localidades con buen estado de conservación (ESC, RCH y PC2) presentaron los valores más altos de riqueza de especies, estas tres áreas tienen más de 50 ha de extensión y estuvieron protegidas durante varias décadas (APN 2020). No obstante, si analizamos la estructura taxonómica, estas áreas mostraron valores próximos al promedio general. A su vez, localidades con menor riqueza como PIN y VED (áreas con estados de conservación desfavorables), presentaron mayor diversidad taxonómica. Estos sitios presentan un mayor número de representantes de niveles altos en la jerarquía taxonómica. Esto podría ser producto de la colonización de especies con mayor amplitud en el uso de recursos (Muñoz Gutiérrez *et al.* 2017; Santoandré *et al.* 2019), como es el caso de la especie invasora *Wasmannia auropunctata*, que puede dominar hábitats naturales y modificados en su área de distribución nativa.

Asimismo, Reserva los Chaguares (RCH) con una riqueza por encima del promedio de todas las localidades, presentó un valor bajo de diversidad taxonómica ($\Delta+$) y alto valor en la variación taxonómica promedio ($\Lambda+$). Moreno *et al.* (2009) explican que un bajo valor de diversidad taxonómica ($\Delta+$) se debe a la presencia de muchas especies cercanamente relacionadas a bajo nivel taxonómico (por ejemplo, varias especies pertenecientes a un mismo género o tribu) y un alto $\Lambda+$ a una sobre o subrepresentación de algunos grupos taxonómicos. En este sentido, los bajos valores de diversidad taxonómica reportados para RCH podrían atribuirse a un gran número de especies pertenecientes a la tribu Attini (*sensu* Ward *et al.* 2015). Del mismo modo los valores bajos de diversidad taxonómica en áreas con alta riqueza de especies podría atribuirse al mayor número de especies recolectadas en géneros hiperdiversos como *Camponotus* Mayr y *Pheidole* Westwood (Wilson 2003; Pérez-Sánchez *et al.* 2018). Esto afectaría la estructura de las comunidades de hormigas, reduciendo la diversidad de taxones supraespecíficos y en última instancia poniendo en riesgo los servicios ecosistémicos brindados por las hormigas.

De acuerdo con Warwick & Clarke (1998) los parámetros utilizados para medir la diversidad taxonómica son menos sensibles a las diferencias intrínsecas entre los tipos de hábitats y están más sujetos a detectar la degradación ocasionada por las actividades

humanas, por tanto podrían estimar el grado de disturbio en los ambientes (Tilman 1996; Paschetta *et al.* 2012). Posiblemente la baja diversidad taxonómica reportada para algunas selvas (como San Carlos = ESC) se podría atribuir a un proceso de larga data de fragmentación de ambientes, sumado a que muchas de estas áreas no presentan un estatus legal de protección y se encuentran muy cerca de establecimientos ganaderos.

La disimilitud observada entre las localidades fue alta a nivel de especies y baja a nivel taxonómico, encontrando además una correlación entre estas dos medidas. Estos resultados indicarían que la proporción de especies compartidas entre los ensamblajes es similar a la proporción de taxones supra específicos compartidos. Patrones similares han sido reportados para otros grupos de invertebrados (Terlizzi *et al.* 2009; García de Jesús *et al.* 2016) y para las plantas vasculares (Qian *et al.* 2013).

En este estudio se han registrado comunidades con igual disimilitud en la composición de especies, pero con una disimilitud taxonómica marcadamente diferente. Esto podría estar indicando que el primer índice (disimilitud de especies) sólo tiene en cuenta a las especies mientras que el segundo incluye además en su cálculo los niveles taxonómicos supraespecíficos (género, tribu, subfamilia) y esto le confiere mayor ventaja al poder incorporar la identidad y relaciones taxonómicas de las especies (Izsak y Price 2001).

Cabe destacar que, si bien las agrupaciones obtenidas en el NMDS estarían reflejando las diferencias entre las comunidades debidas a los gradientes ambientales y las variaciones espaciales de los hábitats, estos tests no son capaces de distinguir si las mismas se deben a la similitud ecológica entre las unidades empleadas o si son un reflejo de una historia geológica común.

Por otra parte, se observó que la distancia geográfica es un factor que no influyó en la disimilitud específica, y tampoco a nivel de la estructura taxonómica, en la escala espacial de este estudio. Estos resultados no se condicen con lo esperado, debido a que generalmente la similitud en la composición evidencia variaciones a lo largo de un gradiente espacial (Fisher 1999; Bacaro *et al.* 2009; Vasconcelos *et al.* 2010; Bishop *et al.* 2015). La ausencia de este patrón, en el presente estudio, podría atribuirse a que la escala de análisis no estaría reflejando distancias importantes para registrar valores de recambio significativos. Además, al tratarse de un mismo tipo de ambiente no se reconocería un cambio importante en los nichos disponibles en relación con la distancia geográfica. Respecto a esto, varios autores afirman que la disminución de la similitud en la

composición de especies generalmente se explica por una disminución de la similitud ambiental con la distancia (Nekola y Brown 2007; Calderón-Patrón *et al.* 2012a). Otra posible explicación a esta disminución en la similitud puede deberse a barreras especiales entre los ambientes que producen aislamiento (Nekola y White 1999; Nekola y Brown 2007; Bacaro *et al.* 2012).

Al analizar estas dos aproximaciones, una basada en la riqueza de especies y la otra en la estructura taxonómica de la comunidad, se han encontrado resultados complementarios en las comunidades de formícidos en selvas en galería. Por todo esto, se considera que este enfoque podría ser una herramienta para futuros trabajos que aborden las respuestas de los ensamblajes de formícidos ante las transformaciones y/o fragmentación de éstas y otras áreas boscosas.

CAPÍTULO 8

CONSIDERACIONES FINALES

Consideraciones finales

Este estudio se estructuró sobre la base de dos hipótesis, la primera de ellas afirma que “Debido a la sensibilidad de la fauna de hormigas epigeas a cambios antrópicos la delimitación de áreas de congruencia distribucional contribuye a identificar áreas de conservación necesarias para la preservación de la mirmecofauna”. Los análisis de endemismo desarrollados a partir del inventario permitieron reconocer áreas de congruencias de distribución que se corresponden con zonas protegidas y otras con valores muy bajos de actividad antrópica. Debido a esto, estas áreas presentan una gran importancia para la conservación de la mirmecofauna en la Chaco Húmedo.

La segunda hipótesis sostiene que “La vegetación constituye un recurso fundamental para las hormigas epigeas y su degradación por diferentes procesos de antropización afecta negativamente a la estructura y composición de sus ensamblajes”. Los análisis realizados considerando la diversidad desde tres enfoques: el tradicional, y los análisis de diversidad funcional y taxonómica permitieron demostrar el efecto negativo de la degradación de las selvas sobre los ensamblajes de hormigas en el Chaco Húmedo.

A continuación, se sintetiza los principales aportes de la tesis:

- Se proporciona un inventario de 508 especies/morfoespecie de hormigas epígeas del Chaco Húmedo. Nueve especies son nuevos registros para el Chaco Húmedo. Se reportan un nuevo registro de género (*Platythyrea*) y siete nuevos registros de especies para la Argentina y 32 nuevos para la provincia del Chaco.
- La clave pictórica representa un útil aporte para la rápida identificación de las subfamilias de hormigas epígeas presentes en el distrito del Chaco Oriental.
- Se identificaron áreas de congruencias de distribucional que se corresponden con áreas protegidas y zonas con bajos niveles de actividad antrópica, permitiendo reconocer áreas de interés para la conservación. Todo esto fortalece la importancia de este análisis en la definición de áreas de interés en la escala de paisaje permitiendo establecer patrones regionales de congruencia distribucional, útiles para definir áreas importantes para el mantenimiento de la biodiversidad y el manejo de los ambientes.

- Se identificaron 36 géneros y 108 especies/morfoespecies de formícidos en selvas en galería de la provincia del Chaco. En cuanto a la diversidad de los ensamblajes en las selvas, los parámetros de diversidad tradicional mostraron una disminución al aumentar el nivel de degradación. Los ensamblajes de hormigas estudiados presentaron una composición y riqueza específica propia en cada categoría de conservación de las selvas. Estos resultados concuerdan con lo esperado y se atribuyen a la reducción de los recursos espaciales para nidificación y fuentes de alimentación como consecuencia de la degradación en la estructura y complejidad del ambiente.
- Se reportan valores de recambio bajos (diversidad beta en base Sørensen) lo que sugiere que la composición de la mirmecofauna en las áreas con distinto grado de conservación es particular. Los valores más altos de recambio fueron obtenidos entre las áreas con estado de conservación bueno y desfavorable.
- Los análisis de diversidad beta múltiple, reconocen al reemplazo de especies como el principal componente que explica las diferencias en los valores de diversidad beta. Puede deberse a procesos de colonización de especies, o bien a extinciones locales, la fragmentación y pérdida de las conexiones entre las selvas en galerías. Estos procesos estarían actuando en conjunto generando una pérdida (o ganancia) de especies entre las áreas estudiadas.
- Al evaluar las variables ambientales que influyeron en la composición de los ensamblajes de formícidos, se identificó a la cobertura, la temperatura máxima y el índice de huella humana como los parámetros que mejor explicaron la distribución de los datos. La degradación del hábitat afecta a los ensamblajes de hormigas a través de cambios en factores locales, como cambios abióticos en el suelo, la humedad, la temperatura, integridad del estrato de hojarasca, entre otros.
- Respecto a los parámetros de diversidad funcional analizados (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión) se observó que disminuyen al aumentar el estado de degradación de las selvas en el Chaco Húmedo.
- Los análisis de estructura de los gremios funcionales registraron un total de nueve grupos, con los valores más bajos reportados para las selvas con estados de conservación desfavorables e intermedios. Esta pérdida de grupos funcionales estaría asociado a una simplificación del paisaje. El menor valor de riqueza funcional en las selvas con estado de conservación desfavorable, es un indicador

indirecto de la escasez de recursos y de la reducción en la productividad del ecosistema.

- No se reportó correlación entre la diversidad taxonómica y la riqueza de especies, lo que demuestra que estos análisis son medidas complementarias para los estudios de biodiversidad y conservación. Las selvas no presentaron diferencias significativas en sus valores de diversidad taxonómica. Aunque se apreció un gradiente con valores promedios ligeramente más altos de diversidad taxonómica en las selvas con estados de conservación desfavorables, que podría asociarse a la colonización de especies con mayor amplitud en el uso de recursos.

Finalmente se recomienda la conservación de áreas naturales no solo por la preservación de la diversidad biológica sino también para el correcto mantenimiento de los servicios que nos brindan las selvas en galería. Es indispensable el desarrollo de estudios posteriores que permitan definir con precisión los servicios ecosistémicos afectados por el declive en la diversidad de formícidos a consecuencia de la degradación del ambiente.

BIBLIOGRAFÍA

- Aagesen, L., Szumik, C.A., Zuloaga, F.O. y Morrone, O. (2009) Quantitative biogeography in the South America highlands - Recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics* 25, 295-310. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00248.x>
- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L. y Schultz, T.R. (2000) *Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, United States, 269 pp.
- Albuquerque, E.Z., Do Prado, L.P., Andradesilva, J., De Siqueira, E.L.S., Da Silva Sampaio, K.L., Alves, D.L., Brandão, C.R.F., Andrade, P.L., Feitosa, R.M., De Azevedo Koch, E.B., Delabie, J.H.C., Fernandes, I., Baccaro, F.B., Souza, J.L.P., Almeida, R.P.S. y Silva, R.R. (2021) 5001 Zootaxa *Ants of the State of Pará, Brazil: A historical and comprehensive dataset of a key biodiversity hotspot in the Amazon Basin*. 1-83 pp.
- De Almeida, S.P. y Louzada, J.N.C. (2009) Estrutura da Comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em Fitofisionomias do Cerrado e sua Importância para a Conservação. *Neotropical Entomology* 38, 32-43.
- Alves Da Mata, R. y Tidon, R. (2013) The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera, Drosophilidae) in the Cerrado. *Insect Conservation and Diversity* 6, 663-670. <https://doi.org/10.1111/icad.12020>
- 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. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Anderson, S. (1994) Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology* 69, 451-471.
- Anu, A. y Sabu, T.K. (2007) Biodiversity Analysis of Forest Litter Ant Assemblages in the Wayanad Region of Western Ghats Using Taxonomic and Conventional Diversity Measures. *Journal of Insect Science* 7, 1-13. <https://doi.org/10.1673/031.007.0601>
- APN (2017) Mapa de Áreas Protegidas y Ecorregiones de Argentina. *Administración de Parques Nacionales Dirección Nacional de Conservación Sistema de Información de Biodiversidad Mapas APN*. Available from: <https://mapas.parquesnacionales.gob.ar/maps/20#more>
- APN (2020) Parque Nacional Chaco. Available from: <https://www.argentina.gob.ar/parquesnacionales/chaco> (9 de diciembre de 2020)
- Arana, M.D., Martinez, G.A., Oggero, A.J., Natale, E.S. y Morrone, J.J. (2017) Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa* 4341, 420-422. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4341.3.6>
- Arana, M.D., Natale, E., Ferretti, N., Romano, G., Oggero, A., Martínez, G., Posadas, P. y Morrone, J.J. (2021) *Esquema Biogeográfico de la República Argentina*. T. Opera lilloana

- 56, Fundación Miguel Lillo (Ed). Tucumán, Argentina, 238 pp.
- Arbino, M.O. y Godoy, M.C. (2001) Relaciones biológicas entre hormigas (Insecta : Hymenoptera , Formicidae) y termitas (insecta : Isoptera) en el macrosistema Iberá.
- Arcila, A.M.C. y Lozano-Zambrano, F.H. (2003) Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 159-166.
- Arenas, A. y Armbrecht, I. (2018) Guilds and diversity of ants in three land uses from a coffee landscape at Cauca -Colombia. [Gremios y diversidad de hormigas (Hymenoptera: formicidae) en tres usos del suelo de un paisaje cafetero del Cauca-colombia.]. *Revista de Biología Tropical* 66, 48-57.
- Astelarra, S., De la Cal, V. y Domínguez, D. (2017) Conflictos en los Sitios Ramsar de Argentina: aportes para una ecología política de los humedales. *Letras Verdes. Revista Latinoamericana de Estudios Socioambientales* 22, 228-247.
- Baca, V.A., Muruaga, de A.L.S., Rudek, L.C.N. y Vilte, H. (2017) Mirmecofauna de suelo con antigua extracción forestal de la selva de transición de las Yungas (Jujuy, Argentina). *Agraria* 10, 94-100.
- Bacaro, G., Baragattia, E. y Chiarucci, A. (2009) Using taxonomic data to assess and monitor biodiversity : are the tribes still fighting? *Journal of Environmental Monitoring* 11, 798-801. <https://doi.org/10.1039/b818171n>
- Bacaro, G., Ricotta, C. y Mazzoleni, S. (2007) Measuring beta-diversity from taxonomic similarity. *Journal of Vegetation Science* 18, 793-798. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02595.x>
- Bacaro, G., Rocchini, D., Duprè, C., Diekmann, M., Carnesecchi, F., Gori, V. y Chiarucci, A. (2012) Absence of distance decay in the similarity of plots at small extent in an urban brownfield. *Community Ecology* 13, 36-44. <https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.1.5>
- Baccaro, F.B., Feitosa, R.M., Fernández, F., Fernandes, I.O., Izzo, T.J., Souza, J.D. y Solar, R. (2015) *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. M. E. INPA (Ed). Manaus. Brasil, 388 pp.
- Barcoto, M.O., Carlos-Shanley, C., Fan, H., Ferro, M., Nagamoto, N.S., Bacci, M., Currie, C.R. y Rodrigues, A. (2020) Fungus-growing insects host a distinctive microbiota apparently adapted to the fungiculture environment. *Scientific Reports* 10, 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68448-7>
- Baroni Urbani, C., Bolton, B. y Ward, P.S. (1992) The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17, 301-329.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

- Baselga, A. y Orme, C.D.L. (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Baudier, K.M., Mudd, A.E., Erickson, S.C. y O'Donnell, S. (2015) Microhabitat and body size effects on heat tolerance: Implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *Journal of Animal Ecology* 84, 1322-1330. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12388>
- Bellini, G.P., Giraud, A.R., Arzamendia, V. y Etchepare, E. (2015) Temperate snake community in South America: is diet determined by phylogeny or ecology? *PLoS ONE* 10, e0123237.
- Bestelmeyer, B.T. (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical south american ant community. *Journal of Animal Ecology* 69, 998-1009.
- Bestelmeyer, B.T. y Wiens, J.A. (1996) The Effects of Land Use on the Structure of Ground-Foraging Ant Communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6, 1225-1240.
- Beutel, R.G., Friedrich, F., Ge, S.-Q. y Yang, X.-K. (2013) *Insect Morphology and Phylogeny: A Textbook for Students of Entomology*. Walter de Gruyter, Berlin, 531 pp.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. y Brandl, R. (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782-792. <https://doi.org/10.1890/08-1276.1>
- Bishop, T.R., Robertson, M.P., van Rensburg, B.J. y Parr, C.L. (2015) Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography* 42, 1776-1786. <https://doi.org/10.1111/jbi.12537>
- Blanchet, F.G., Legendre, P. y Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623-2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Bollazzi, M., Kronenbitter, J. y Roces, F. (2008) Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia* 158, 165-175. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1113-z>
- Bollazzi, M. y Roces, F. (2010) Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade off nest thermoregulation for humidity control. *Journal of Ethology* 28, 399-403. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0207-3>
- Bolton, B. (1994) *Identification guide to the ant genera of the world*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 222 pp.
- Bolton, B. (2003) Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute.*, 369.
- Bolton, B. (2020) AntCat - An online catalog of the ants of the world. Available from <http://antcat.org>. (accessed August 2020). Available from: <http://antcat.org> (20 de agosto de 2020)

- Bouchebti, S., Jost, C., Caldato, N., Forti, L.C. y Fourcassié, V. (2015) Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux* 62, 97-99.
<https://doi.org/10.1007/s00040-014-0378-y>
- Boudinot, B.E., Perrichot, V. y Chaul, J.C.M. (2020) *Camelosphecia* gen. Nov., lost ant-wasp intermediates from the mid-cretaceous (hymenoptera, formicoidea). *ZooKeys* 2020, 21-55.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.1005.57629>
- Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R. y Ward, P.S. (2014) The rise of army ants and their relatives: Diversification of specialized predatory doryline ants. *BMC Evolutionary Biology* 14, 1-14. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-93>
- Brady, S.G., Schultz, T.R., Fisher, B.L. y Ward, P.S. (2006) Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 18172-18177.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0605858103>
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M. y Bolker, B.M. (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal* 9, 378-400. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>
- Brothers, D.J. y Carpenter, J.M. (1993) Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2, 227-304.
- Bruch, C. (1934) La obra entomologica del Doctor Angel Gallardo. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 6, 235-242.
- Brühl, C.A., Eltz, T. y Linsenmair, K.E. (2003) Size does matter - Effects of tropical rainforest fragmentation on the leaf litter ant community in Sabah, Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 12, 1371-1389. <https://doi.org/10.1023/A:1023621609102>
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, O. y Gómez, D.A. (1999) Ecorregiones de la Argentina. *Zonificaciones*, 43.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. y Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48, 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Calcaterra, L.A., Cabrera, S.M., Cuezco, F., Pérez, I.J. y Briano, J.A. (2010a) Habitat and Grazing Influence on Terrestrial Ants in Subtropical Grasslands and Savannas of Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 103, 635-646.
<https://doi.org/10.1603/an09173>
- Calcaterra, L.A., Chifflet, L., Cuezco, F. y Sánchez-Restrepo, A.F. (2021) Diversity of ground-dwelling ants across three severely threatened South American subtropical forests: are diversity patterns influenced by spatial or climatic variables? *Insect Conservation and Diversity*. <https://doi.org/10.1111/icad.12537>

- Calcaterra, L.A., Cuezco, F., Cabrera, S.M. y Briano, J.A. (2010b) Ground Ant Diversity (Hymenoptera : Formicidae) in the Iberá Nature Reserve, the Largest Wetland of Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 103, 71-83.
- Calderón-Patrón, J.M., Goyenechea, I., Ortiz-Pulido, R., Castillo-Cerón, J., Manriquez, N., Ramírez-Bautista, A., Rojas-Martínez, A.E., Sánchez-Rojas, G., Zuria, I. y Moreno, C.E. (2016) Beta diversity in a highly heterogeneous area: Disentangling species and taxonomic dissimilarity for terrestrial vertebrates. *PLoS ONE* 11, 1-15.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160438>
- Calderón-Patrón, J.M., Moreno, C.E. y Zuria, I. (2012a) La diversidad beta : medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 83, 879-891.
<https://doi.org/10.7550/rmb.25510>
- Calderón-Patrón, J.M., Moreno, C.E. y Zuria, I. (2012b) La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 879-891.
<https://doi.org/10.7550/rmb.25510>
- Camacho, G.P., Franco, W., Branstetter, M.G., Pie, M.R., Longino, J.T., Schultz, T.R. y Feitosa, R.M. (2022) UCE Phylogenomics Resolves Major Relationships Among Ectaheteromorph Ants (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae, Heteroponerinae): A New Classification For the Subfamilies and the Description of a New Genus. *Insect Systematics and Diversity* 6. <https://doi.org/10.1093/isd/ixab026>
- Cano, P.D. y Leynaud, G.C. (2010) Effects of fire and cattle grazing on amphibians and lizards in northeastern Argentina (Humid Chaco). *European Journal of Wildlife Research* 56, 411-420. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0335-7>
- Cardoso, P., Rigal, F. y Carvalho, J.C. (2015) BAT - Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 232-236.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12310>
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A.V., Schmera, D. y Podani, J. (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122, 825-834. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x>
- Casanoves, F., Pla, L., Di-Rienzo, J.A. y Díaz, S. (2011) FDiversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 233-237.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x>
- Castro, F.S. de, Da Silva, P.G., Solar, R., Fernandes, G.W. y Neves, F. de S. (2020) Environmental drivers of taxonomic and functional diversity of ant communities in a tropical mountain. *Insect Conservation and Diversity* 13, 393-403.
<https://doi.org/10.1111/icad.12415>

- Chacón de Ulloa, P. (2003) Hormigas urbanas. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, pp. 351-359.
- Chao, A., Chiu, C.H. y Jost, L. (2010) Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3599-3609. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0272>
- Chao, A. y Jost, L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533-2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A. y Jost, L. (2015) Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 873-882. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>
- Cienciaruso, M. V., Batalha, M.A., Gaston, K.J. y Petchey, O.L. (2009) Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90, 81-89. <https://doi.org/10.1890/07-1864.1>
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2001) *PRIMERv5: user manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (1998) A Taxonomic Distinctness Index and its Statistical Properties. *Journal of Applied Ecology* 35, 523-531.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (2001) A further biodiversity index applicable to species lists : variation in taxonomic distinctness. *Marine ecology Progress series*, 216, 265–278.
- Colston, T.J., Costa, G.C. y Vitt, L.J. (2010) Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 10, 476-486.
- Correa Ayram, C.A., Mendoza, M.E., Etter, A. y Pérez Salicrup, D.R. (2017) Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidimensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators* 72, 895-909. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.007>
- Corrêa, M.M., Fernandes, W.D. y Leal, I.R. (2006) Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em capões do pantanal sul matogrossense: Relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. *Neotropical Entomology* 35, 724-730. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2006000600002>
- Cuezzo, F. (1998) Formicidae. En: J. J. Morrone y S. Coscarón (Eds), *Diversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica*. La plata, pp. 452-462.
- Cuezzo, F. (2000) Revisión del género Forelius (Hymenoptera: Formicidae Dolichoderinae). *Sociobiology* 35, 197-275.
- Cuezzo, F., Calcaterra, L.A., Chifflet, L. y Follett, P. (2015) Wasmannia Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in Argentina: Systematics and Distribution. *Sociobiology* 62, 246-265. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i2.246-265>

- Cuezzo, F. y Claver, S. (2009) Two new species of the ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68, 97-106. <https://doi.org/10.1136/annrheumdis-2014-eular.1367>.
- Cuezzo, F. y Fernández, F. (2015) A remarkable new dimorphic species of *Solenopsis* from Argentina. *Sociobiology* 62, 187-191. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i2.187-191>
- Cuezzo, F. y Larrea, D.D. (2019) Formicidae (Hymenoptera) species from Argentina and Uruguay. *BIODAR*.
- Dalapiccola, J., Abreu, E.F., Do Prado, J.R., De Almeida Chiquito, E., De Oliveira Roth, P.R., De Góes Brennand, P.G., Pavan, A.C.D.O., Pereira, A., Mendes, F.R., Del Valle Alvarez, M.R., Rios, É.O., Cassano, C.R., Miretzki, M., Vélez, F., Da Paixão Sevá, A., Percequillo, A.R. y Bovendorp, R.S. (2021) Areas of endemism of small mammals are underprotected in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 102, 1390-1404. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab073>
- De-Andrade, M. y Baroni Urbani, C. (1999) Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 271, 1-889.
- Delabie, J.H.C., Ospina, M. y Zabala, G. (2003) Relaciones entre hormigas y plantas : una introducción. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 167-180.
- Della, L.T. (2003) Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 337-349.
- Delsinne, T., MacKay, W., Wild, A., Roisin, Y. y Leponce, M. (2012) Distribution and diversity of the cryptic ant genus *oxyepoecus* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in Paraguay with descriptions of two new species. *Psyche (London)* 2012, 1-8. <https://doi.org/10.1155/2012/594302>
- Delsinne, T., Roisin, Y. y Leponce, M. (2007) Spatial and temporal foraging overlaps in a Chacoan ground-foraging ant assemblage. *Journal of Arid Environments* 71, 29-44. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.02.007>
- Deo, A.J. y DeSalle, R. (2006) Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33, 1511-1526. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01559.x>
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. y Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13, 1030-1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>
- Di-Rienzo, J.A., Guzmán, A.W. y Casanoves, F. (2002) A multiple-comparisons method based

- on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7, 129-142.
<https://doi.org/10.1198/10857110260141193>
- Diaz Napal, G.N., Buffa, L.M., Nolli, L.C., Defagó, M.T., Valladares, G.R., Carpinella, M.C., Ruiz, G. y Palacios, S.M. (2015) Screening of native plants from central Argentina against the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundi* (Guérin) and its symbiotic fungus. *Industrial Crops and Products* 76, 275-280. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.07.001>
- Diehl-Fleig, E. y Diehl, E. (2007) Nest architecture and colony size of the fungus-growing ant *Mycetophylax simplex* Emery, 1888 (Formicidae, Attini). *Insectes Sociaux* 54, 242-247. <https://doi.org/10.1007/s00040-007-0936-7>
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P. y Ledec, G. (1995) *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Bank, Washington, DC., 174 pp.
- Diniz-Filho, J.A.F., de Marco, P. y Hawkins, B.A. (2010) Defying the curse of ignorance: Perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3, 172-179. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x>
- Dos-Santos, D.A., Fernández, H.R., Cuezco, M.G. y Domínguez, E. (2008) Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Systematic Biology* 57, 432-448.
- Dufek, M.I., Larrea, D.D., Damborsky, M.P. y Mulieri, P.R. (2020) The effect of anthropization on sarcophagidae (diptera: calyptratae) community structure: An assessment on different types of habitats in the Humid Chaco ecoregion of Argentina. *Journal of Medical Entomology* 57, 1468-1479. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa071>
- Dufek, M.I., Oscherov, E.B., Damborsky, M.P. y Mulieri, P.R. (2019) Calliphoridae (Diptera) in human-transformed and wild habitats: Diversity and seasonal fluctuations in the humid chaco ecoregion of South America. *Journal of Medical Entomology* 56, 725-736. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy234>
- Dunn, R.R., Agosti, D., Andersen, A.N., Arnan, X., Bruhl, C.A., Cerdá, X., Ellison, A.M., Fisher, B.L., Fitzpatrick, M.C., Gibb, H., Gotelli, N.J., Gove, A.D., Guenard, B., Janda, M., Kaspari, M., Laurent, E.J., Lessard, J.P., Longino, J.T., Majer, J.D., Menke, S.B., McGlynn, T.P., Parr, C.L., Philpott, S.M., Pfeiffer, M., Retana, J., Suarez, A. V., Vasconcelos, H.L., Weiser, M.D. y Sanders, N.J. (2009) Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology Letters* 12, 324-333. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01291.x>
- Ebach, M.C. y Morrone, J.J. (2005) Forum on historical biogeography: What is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography* 32, 2179-2183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01361.x>
- Eggleton, P. (2020) The State of the World's Insects. *Annual Review of Environment and*

- Resources* 45, 61-82.
- Elizalde, L., Arbetman, M., Arnan, X., Eggleton, P., Leal, I.R., Lescano, M.N., Saez, A., Werenkraut, V. y Pirk, G.I. (2020) The ecosystem services provided by social insects: traits, management tools and knowledge gaps. *Biological Reviews* 95, 1418-1441. <https://doi.org/10.1111/brv.12616>
- Emery, C. (1890) Studi sulle formiche della fauna neotropica. *Bullettino della Società Entomologica Italiana* 22, 38-80.
- Emery, C. (1894) Studi sulle formiche della fauna neotropica. VI-XVI. *Bullettino della Società Entomologica Italiana* 26, 137-241.
- Emery, C. (1896) Studi sulle formiche della fauna neotropica. XVII-XXV. *Bollettino della Società entomologica italiana* 28, 33-107.
- Emery, C. (1906) Studi sulle formiche della fauna neotropica. XXVI. *Bollettino della Società entomologica italiana* 37, 107-194.
- Espínola-Torres, M.S., Amarilla-Rodríguez, S.M. y Pinazzo, J. (2020) Planes de manejo de las áreas silvestres protegidas en Paraguay: un análisis histórico. *Revista de Ciencias Ambientales* 54, 177-189. <https://doi.org/10.15359/rca.54-1.10>
- Fahrig, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- FAO (2016) *Global Forest Resources Assessment 2015 How are the world's forests changing? Food and agriculture organization of the United Nations. Rome.*
- Fattorini, S. (2009) Assessing priority areas by imperilled species: Insights from the European butterflies. *Animal Conservation* 12, 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00251.x>
- Fattorini, S. (2017) Endemism in historical biogeography and conservation biology: Concepts and implications. *Biogeographia* 32, 47-75. <https://doi.org/10.21426/B632136433>
- Fayle, T.M., Turner, E.C., Snaddon, J.L., Chey, V.K., Chung, A.Y.C., Eggleton, P. y Foster, W.A. (2010) Oil palm expansion into rain forest greatly reduces ant biodiversity in canopy, epiphytes and leaf-litter. *Basic and Applied Ecology* 11, 337-345. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.009>
- Feinsinger, P. (2001) *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press. Washington, USA., 212 pp.
- Fernani, P., Sackmann, P. y Cuezco, F. (2008) Environmental determinants of the distribution and abundance of the ants, *Lasiophanes picinus* and *L. valdiviensis*, in Argentina. *Journal of Insect Science* 8, 1-16. <https://doi.org/10.1673/031.008.3601>
- Fernández, F. (2003) 19 *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. 398 pp. Available from: <http://antbase.org/ants/publications/20978/20978.pdf>

- Fernández, F. (2006) Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas. En: F. Fernández y M. J. Sharkey (Eds), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 8-35.
- Fernández, F., Castro-Huertas, V. y Serna, F. (2015) Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* & *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Fauna de Colombia-Monografía No.5*, 354.
- Fernández, F. y Ospina, M. (2003) Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 49-64.
- Fernández, F. y Palacio, E.E. (2003) Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 29-44.
- Fernández, F. y Sendoya, S. (2004) Special issue: List of Neotropical Ants. Número monográfico: Lista de las hormigas neotropicales. *Biota Colombiana* 5(1), 3–93.
- Fernández, F. y Sharkey, M.J. (2006) 53 *Journal of Chemical Information and Modeling*. *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología, 755-760 pp. Available from: <http://hdl.handle.net/10261/79928> (1 de abril de 2019)
- Fernandez, F. y Wilson, E.O. (2008) José Celestino Mutis, the ants, and *Pheidole mutisi* sp. nov. *Revista Colombiana de Entomología* 34, 203-208.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16, 265-280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fisher, B.L. (1999) Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela. *Fieldiana: Zoology* 94, 129-147.
- Fitzpatrick, M.C., Weltzin, J.F., Sanders, N.J. y Dunn, R.R. (2006) The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 0, 061120101210019-???. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00258.x>
- Folgarait, P.J. y Gorosito, N.B. (2001) Invasion of *camponotus punctulatus* ants in sown pastures: Consequences for ant activity and diversity. *Ecologia Austral* 11, 49-57.
- Fontana, J.L., Arias, A., Delssin, A. y Jiménez, V. (2018) *La vegetación del Nordeste Argentino. Comunidades vegetales del Noroeste de Corrientes y Este del Chaco*. 151 pp.
- Franks, N.R. (1986) Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18, 425-429. <https://doi.org/10.1007/BF00300517>
- Fuentes, M.B., Cuezco, F. y Di Iorio, O.R. (1998) Ants (Hymenoptera: Formicidae) from the

- Natural Reserve of Otamendi, Buenos Aires, Argentina. *Giornale Italiano di Entomologia* 9, 97-98.
- Fuster, A. (2012) Especies de hormigas asociadas a *Prosopis ruscifolia* Griseb . en ambientes salinos del Chaco Semiárido. *Quebracho* 20, 29-38.
- Gallé, L. (1973) Thermoregulation in the nest of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Biol. (Szeged)* 19, 139-142.
- García-Martínez, M., Martínez-Tlapa, D.L., Pérez-Toledo, G.R., Quiroz-Robledo, L.N., Castaño-Meneses, G., Laborde, J. y Valenzuela-González, J.E. (2015) Taxonomic, species and functional group diversity of ants in a tropical anthropogenic landscape. *Tropical Conservation Science* 8, 1017-1032. <https://doi.org/10.1177/194008291500800412>
- García de Jesús, S., Moreno, C.E., Morón, M.Á., Castellanos, I. y Pavón, N.P. (2016) Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87, 1033-1044. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.003>
- Gervazoni, P., Sosa, A., Franceschini, C., Coetzee, J., Faltlhauser, A., Fuentes-Rodriguez, D., Martínez, A. y Hill, M. (2020) The alien invasive yellow flag (*Iris pseudacorus* L.) in Argentinian wetlands: assessing geographical distribution through different data sources. *Biological Invasions* 22, 3183-3193. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02331-4>
- Gibb, H. y Parr, C.L. (2013) Does Structural Complexity Determine the Morphology of Assemblages? An Experimental Test on Three Continents. *PLoS ONE* 8, 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064005>
- Gibb, H., Stoklosa, J., Warton, D.I., Brown, A.M., Andrew, N.R. y Cunningham, S.A. (2015) Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? *Oecologia* 177, 519-531. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3101-9>
- Ginzburg, R. y Adámoli, J. (2006) Situación ambiental en el Chaco Húmedo. En: A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, y J. Corchera (Eds), *La situación ambiental Argentina 2005.* , pp. 180-195.
- Goffre, D. y Folgarait, P.J. (2019) Phorid species from *Acromyrmex*'s hosts and effect on their survival of two fungi proposed for the control of leafcutter ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 167, 939-949. <https://doi.org/10.1111/eea.12842>
- Goloboff, P. (2004) NDM, VNDM, Programs for identification of areas of endemism. *Program and documentation, Version 3.0*. Available from: www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism
- Gomez Lutz, M.C. y Godoy, M.C. (2010) Diversidad y grupos funcionales de Formicidae (Insecta , Hymenoptera) de la reserva natural educativa Colonia Benítez (Provincia del Chaco, Argentina). *Revista FABICIB* 14, 180-195.
- Granados-Sánchez, D., López, G. y Gama, J. (1999) Fragmentación del hábitat y manejo de

- áreas protegidas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 5, 5-13.
- Grimaldi, D. y Engel, M.S. (2005) *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Groc, S., Delabie, J.H.C., Fernandez, F., Petitclerc, F., Corbara, B., Leponce, M., Céréghino, R. y Dejean, A. (2017) Litter-dwelling ants as bioindicators to gauge the sustainability of small arboreal monocultures embedded in the Amazonian rainforest. *Ecological Indicators* 82, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.026>
- Gronenberg, W. (1996) The trap-jaw mechanism in the dacetine ants *Daceton armigerum* and *Strumigenys* sp. *Journal of Experimental Biology* 199, 2021-2033. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.9.2021>
- Grürzmacher, D.D., Loeck, A.E. y Medeiros, A.H. (2002) Ocorrência de Formigas Cortadeiras na Região da Depressão Central do Estado do Rio Grande Do Sul. *Ciencia rural* 32, 185-190.
- Guénard, B., Weiser, M.D., Gómez, K., Narula, N. y Economo, E.P. (2017) The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: Synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 24, 83-89.
- Hanisch, P.E., Calcaterra, L.A., Leponce, M., Achury, R., Suarez, A. V, Silva, R.R. y Paris, C. (2015) Check list of ground-dwelling ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) of the Iguazú National Park with a comparison at regional scale. *Sociobiology* 62, 213-227. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i2.213-227>
- Hanisch, P.E., Suarez, A. V, Tubaro, P.L. y Paris, C.I. (2018) Co-occurrence Patterns in a Subtropical Ant Community Revealed by Complementary Sampling Methodologies. *Environmental entomology* 47, 1402-1412. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy143>
- Hashimoto, Y. (1996) Skeletomuscular Modifications Associated with the Formation of an Additional Petiole on the Anterior Abdominal Segments in Aculeate Hymenoptera. *Japanese Journal of Entomology* 64, 340-356.
- Hausdorf, B. (2002) Units in biogeography. *Systematic Biology* 51, 648-652. <https://doi.org/10.1080/10635150290102320>
- Hawkins, B., Field, R., Cornell, H., Currie, D., Guégan, J., Kaufman, D., Kerr, J., Mittelbach, G., Oberdorff, T., Brien, E.O., Hawkins, B., Field, R., Cornell, H., Currie, D. y Guégan, J. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105-3117.
- Hedrick, P.W. (2001) Conservation genetics: Where are we now? *Trends in Ecology and Evolution* 16, 629-636. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02282-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02282-0)
- Hernández de Alba, G. (1983a) *Diario de Observaciones de José Celestino Mutis (1760-1790) Tomo I*. Instituto Colombiano de Cultura Hispánica, Bogota, Colombia, 492 pp.
- Hernández de Alba, G. (1983b) *Diario de Observaciones de José Celestino Mutis (1760-1790)*

- Tomo II*. Instituto Colombiano de Cultura Hispánica, Bogota, Colombia, 712 pp.
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. (1990) Harvard University Press *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, United States, 746 pp.
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M.O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Speh, E. y Van Peer, L. (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. En: *Biodiversity and ecosystem functioning*. , pp. 195-208.
- Hoyos, L.E., Cingolani, A.M., Zak, M., Vaieretti, M. V, Gorla, D.E. y Cabido, M. (2012) Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science* 16, 260-271.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. y Chao, A. (2013) iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1451-1456.
- Huck, M., Juarez, C.P., Rotundo, M.A., Dávalos, V.M. y Fernandez-Duque, E. (2017) Mammals and their activity patterns in a forest area in the Humid Chaco, northern Argentina. *Check List* 13, 363-378. <https://doi.org/10.15560/13.4.363>
- Ibarra Polesel, M.G. y Damborsky, M.P. (2017) Changes in the structure of Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages along a temporal gradient in a natural reserve in Chaco, Argentina. *Austral Entomology*. <https://doi.org/10.1111/aen.12288>
- ING (2021) CAPAS SIG. *Instituto Geográfico Nacional*. Available from: <https://www.ign.gov.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG>
- INTA (2021) Sistema De Información Y Gestión Agrometeorológica (SIGA). *Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Argentina*. Available from: <http://siga2.inta.gov.ar/#/> (23 de septiembre de 2021)
- Izsak, C. y Price, A.R.G. (2001) Measuring β -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Marine Ecology Progress Series* 215, 69-77. <https://doi.org/10.3354/meps215069>
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B. y Economo, E.P. (2016) Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32, 185-193. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.02.006>
- Johnson, B.R., Borowiec, M.L., Chiu, J.C., Lee, E.K., Atallah, J. y Ward, P.S. (2013) Phylogenomics resolves evolutionary relationships among ants, bees, and wasps. *Current Biology* 23, 2058-2062. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.050>
- Josens, R., Sola, F., Lois-Milevicich, J. y Mackay, W. (2017) Urban ants of the city of Buenos Aires, Argentina: species survey and practical control. *International Journal of Pest Management* 63, 213-223. <https://doi.org/10.1080/09670874.2016.1239035>

- Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375.
- Jost, L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha beta concepts. *Ecology* 88, 2427-2439.
- Jost, L., Devries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A. y Ricotta, C. (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16, 65-76.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x>
- Kaspari, M. (2003) Introducción a la ecología de las hormigas. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 97-112.
- Kaspari, M. y Majer, J. (2000) Using ants to monitor environmental change. En: *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, United States.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. y Kercher, J.R. (2000) Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *The American Naturalist* 155, 280-293. <https://doi.org/10.1086/303313>
- Kaspari, M., Ward, P.S. y Yuan, M. (2004) Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. *Oecologia* 140, 407-413. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1607-2>
- Kassambara, A. y Mundt, F. (2020) Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. *R package version*.
- Kindt, R. y Coe, R. (2005) Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. *World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi. ISBN*.
- Klingenberg, C., Brandão, C.R.F. y Engels, W. (2007) Primitive nest architecture and small monogynous colonies in basal Attini inhabiting sandy beaches of southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42, 121-126.
<https://doi.org/10.1080/01650520601065509>
- Krell, F. (2004) Parataxonomy versus taxonomy in biodiversity studies-pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. En: *Entomology, Strength in Diversity, XXII International Congress of Entomology*. Brisbane, Queensland, Australia.
- Kusnezov, N.Y. (1978) *Idia Hormigas Argentinas. Clave para su identificación*. 104-105 pp.
- La-Polla, J.S., Dlussky, G.M. y Perrichot, V. (2013) Ants and the fossil record. *Annual Review of Entomology* 58, 609-630. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100600>
- Laliberte, E. y Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberte, E., Legendre, P., Ecology, S. y January, N. (2014) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits A distance-based framework for measuring from multiple traits functional diversity. 91, 299-305.
- Larrea, D.D., Avalos, G. y Zanone, I. (2022a) Diversity and functional groups of ants in Citrus

- sinensis crop field with different watering regime. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 31, e31.1.2.
- Larrea, D.D., Dufek, M.I. y Damborsky, M.P. (2022b) Terrestrial Ant Assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in Protected Forests and Grasslands in Three Ecoregions of Corrientes Province, Argentina. *Environmental entomology* 51, 360–369.
- Lassau, S.A. y Hochuli, D.F. (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157-164. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x>
- Latke, J.E. (2003) Biogeografía de las hormigas neotropicales. En: *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia., pp. 65-85.
- Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V. y Samia, D.S.M. (2015) Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza e Conservacao* 13, 112-116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
- Leal, I.R., Filgueiras, B.K.C., Gomes, J.P., Iannuzzi, L. y Andersen, A.N. (2012) Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 21, 1687-1701. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0271-9>
- Lenhart, P.A., Dash, S.T. y Mackay, W.P. (2013) A revision of the giant amazonian ants of the genus *dinoponera* (hymenoptera, formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 31, 119-164. <https://doi.org/10.3897/JHR.31.4335>
- Leonard, D.R.P., Clarke, K.R., Somerfield, P.J. y Warwick, R.M. (2006) The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. 78, 52-62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.04.008>
- Leponce, M., Theunis, L., Delabie, J.H.C. y Roisin, Y. (2004) Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. *Ecography* 27, 253-267. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03715.x>
- Levings, S.C. (1983) Seasonal, Annual, and Among-site Variation in the Ground Ant Community of a Deciduous Tropical Forest: Some Causes of Patchy Species Distributions. *Ecological Monographs* 53, 435-455. <https://doi.org/10.2307/1942647>
- Li, H. y Reynolds, J.F. (1995) On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos* 73, 280. <https://doi.org/10.2307/3545921>
- Lister, B.C. y Garcia, A. (2018) Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115, E10397-E10406. <https://doi.org/10.1073/pnas.1722477115>
- Lizer y Trelles, C.A. (1924) La obra entomologica de Don Carlos Bruch. *Physis* 7, 216-227.
- Longino, J.T. (2000) What to do with the data. En: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* , pp. 186-203.

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. y Wardle, D.A. (2001) Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Losos, J.B. (1994) Historical contingency and lizard community ecology. En: L. J. Vitt y E. R. Pianka (Eds), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 319-333.
- Lozano-Zambrano, F.H., Ulloa-Chacon, P. y Armbrecht, I. (2009) Ants: species-area relationship in tropical dry forest fragments. *Neotrop Entomol* 38, 790-800. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2009000100004>
- Mackay, W.P. y Delsinne, T. (2009) A new species of carpenter ant from Paraguay, with a key to the New World members of the maculatus species complex. *Sociobiology* 53, 487-498.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. y Hornik, K. (2021) Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. *R package version 2.1.1*. Available from: <https://cran.r-project.org/package=cluster>
- Majer, J.D., Orabi, G. y Bisevac, L. (2007) Ants (Hymenoptera: Formicidae) pass the bioindicator scorecard. *Myrmecological News* 10, 69-76.
- Majka, C. y Bondrup-Nielsen, S. (2006) Parataxonomy: a test case using beetles. *Biodiversity Animal Conservation* 29, 149-156.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. y Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112-118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mason, R.N., Delabie, J.H.C. y Fernández, F. (2006) El orden Hymenoptera. En: F. Fernández y M. J. Sharkey (Eds), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 1-6.
- Matteucci, S.D. (2007) Panorama de la ecología de paisajes en Argentina y países Sudamericanos. *Grupo de ecología del paisaje y medio Ambiente (GEPAMA)*, 496.
- McCulloch, G.A., Wallis, G.P. y Waters, J.M. (2017) Does wing size shape insect biogeography? Evidence from a diverse regional stonefly assemblage. *Global Ecology and Biogeography* 26, 93-101. <https://doi.org/10.1111/geb.12529>
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., França, F.G. y Vitt, L.J. (2006) Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia* 2006, 460-47.
- Montgomery, G.A., Dunn, R.R., Fox, R., Jongejans, E., Leather, S.R., Saunders, M.E., Shortall, C.R., Tingley, M.W. y Wagner, D.L. (2020) Is the insect apocalypse upon us? How to find out. *Biological Conservation* 241, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108327>
- Morello, J. (2012) Ecorregión Chaco Húmedo. En: J. Morello, S. Matteucci, A. Rodríguez, y M. Silva (Eds), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica

- Editora, Buenos Aires, Argentina, pp. 205-223.
- Moreno, C.E. (2001) 1 M&T–Manuales y Tesis SEA *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, 84 pp.
- Moreno, C.E., Castillo-Campos, G. y Verdú, J.R. (2009) Taxonomic Diversity as Complementary Information to Assess Plant Species Diversity in Secondary Vegetation and Primary Tropical Deciduous Forest Author (s): Claudia E . Moreno , Gonzalo Castillo-Campos and José R . Verdú Published by : Wiley Stable URL. *Journal of Vegetation Science* 20, 935-943.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43, 438-441.
- Morrone, J.J. (2000) What is the Chacoan subregion? *Neotropica* 46, 51-68.
- Morrone, J.J. (2014) Cladistic biogeography of the Neotropical region: Identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30, 202-214.
<https://doi.org/10.1111/cla.12039>
- Muñoz Gutiérrez, J.A., Rousseau, G.X., Andrade-Silva, J. y Delabie, J.H.C. (2017) Taxones superiores de hormigas como sustitutos de la riqueza de especies, en una cronosecuencia de bosques secundarios, bosque primario y sistemas agroforestales en la Amazonía Oriental, Brasil. *Revista de Biología Tropical* 65, 279-291.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v65i1.23526>
- Munyai, T.C. y Foord, S.H. (2015) Temporal patterns of ant diversity across a mountain with climatically contrasting aspects in the tropics of Africa. *PLoS ONE* 10, 1-16.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122035>
- Navarro, F.R., Cuezco, F., Goloboff, P., Szumik, C., Grosso, L.D.E. y Quintana, M.G. (2009) Can insect data be used to infer areas of endemism? An example from the Yungas of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 507-522.
- Neiff, J.J. (2004) *El Iberá. ¿en peligro?* Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina, 301 pp.
- Neiff, J.J. y Poi de Neiff, A.S. (2006) Situación ambiental en la ecoregion Iberá. En: A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, y J. Corchera (Eds), *La situación ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre, pp. 177-184.
- Nekola, J.C. y Brown, J.H. (2007) The wealth of species : ecological communities , complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecology Letters* 10(3), 188-196.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01003.x>
- Nekola, J.C. y White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26, 867-878.
- Nickele, M.A., Filho, W.R., Oliveira, E.B. De y Iede, E.T. (2012) Leaf - cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. , 892-899.

- Nicora Chequin, R. y Colunga, R. (2018) La selva Riparia. En: J. L. Fontana (Ed), *La vegetación del nordeste argentino las comunidades vegetales del Noroeste de Corrientes y del Este de Chaco*. Corrientes, pp. 67-71.
- Nieves-Aldrey, J.L., Fontal-Cazalla, F.M. y Fernández, F. (2006) Filogenia y evolución de Hymenoptera. En: F. Fernández y M. J. Sharkey (Eds), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 37-55.
- Nobis, M. y Hunziker, U. (2005) Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology* 128, 243-250.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.10.002>
- Nori, J., Torres, R., Lescano, J.N., Cordier, J.M., Periago, M.E. y Baldo, D. (2016) Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions* 22, 1212-1219.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12497>
- Nunes, F.A., Segundo, G.B.M., Vasconcelos, Y.B., Azevedo, R. y Quinet, Y. (2011) Ground-foraging ants (Hymenoptera : Formicidae) and rainfall effect on pitfall trapping in a deciduous thorn woodland (Caatinga), Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 59, 1637-1650.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevenes, M.H.H. y Wagner, H. (2018) *Vegan: Community Ecology Package*. R Package, Version 2.5-2.
- Olivero-G., D., Guerrero, R. y Escárraga-F., M. (2009) Claves taxonómicas para las hormigas cazadoras (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae S. Str., Ectatomminae, Heteroponerinae) de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Intropica* 4, 17-28.
<https://doi.org/10.21676/23897864.135>
- Orfeo, O. y Neiff, J.J. (2017) Un enorme laboratorio a cielo abierto. En: *Sitios de Interés Geológico de la República Argentina*. , pp. 415-425.
- Orúe, M.E., Larterra, P. y Cabria, F. (2007) Expansión de la frontera agrícola en Argentina y erosión hídrica: mapas de riesgo utilizando el Modelo Usle con apoyo de SIG. *Congreso de la Asociación Española de teledetección*, 185-192.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, P.I., Prado, D., Oesterheld, M. y León, R.J.C. (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28, 040-063.
<https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.0.399>
- Palacio, E.E. y Fernández, F. (2003) Claves para las subfamilias y géneros. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, Colombia, pp. 233-260.
- Parr, C.L. y Bishop, T.R. (2022) The response of ants to climate change. *Global Change*

- Biology* 28, 3188-3205. <https://doi.org/10.1111/gcb.16140>
- Paschetta, M., Giachino, P.M. y Isaia, M. (2012) Taxonomic Relatedness of Spider and Carabid Assemblages in a Wetland Ecosystem. *Zoological Studies* 51, 1175-1187.
- Paul, J. y Gronenberg, W. (2002) Motor control of the mandible closer muscle in ants. *Journal of Insect Physiology* 48, 255-267. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00171-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00171-8)
- Pavlacký, D.C., Possingham, H.P., Lowe, A.J., Prentis, P.J., Green, D.J. y Goldizen, A.W. (2012) Anthropogenic landscape change promotes asymmetric dispersal and limits regional patch occupancy in a spatially structured bird population. *Journal of Animal Ecology* 81, 940-952. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01975.x>
- Pérez-Sánchez, A.J., Mackay, W.P. y Otálora-Luna, F. (2018) Historia Natural de *Camponotus simillimus indianus* Forel, 1879 (Hymenoptera: Formicidae): una hormiga domiciliaria en los andes venezolanos. *Saber* 30, 539-556.
- Perez, R. y Aron, S. (2020) Adaptations to thermal stress in social insects: recent advances and future directions. *Biological Reviews* 95, 1535-1553. <https://doi.org/10.1111/brv.12628>
- Perez, S.P. (2009) Riesgo potencial de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* para las plantaciones forestales de la Patagonia. En: *Manejo Integrado de Plagas Forestales*.
- Peters, R.S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R., Diez, P.A., Heraty, J., Kjer, K.M., Klopstein, S., Meier, R., Polidori, C., Schmitt, T., Liu, S., Zhou, X., Wappler, T., Rust, J., Misof, B. y Niehuis, O. (2017) Evolutionary History of the Hymenoptera. *Current Biology* 27, 1013-1018. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>
- Philpott, S.M., Perfecto, I., Armbrrecht, I. y Parr, C.L. (2010) Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. En: L. Lach, C. L. Parr, y K. L. Abbott (Eds), *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford, England, United Kingdom, pp. 137-156.
- Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics* 4, 53-74.
- Pilgrim, E.M., Von Dohlen, C.D. y Pitts, J.P. (2008) Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta* 37, 539-560. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00340.x>
- Pinheiro, E.R.S., Duarte, L. da S., Diehl, E. y Hartz, S.M. (2010) Edge effects on epigeic ant assemblages in a grassland-forest mosaic in southern Brazil. *Acta Oecologica* 36, 365-371. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.03.004>
- Qian, H., Swenson, N.G. y Zhang, J. (2013) Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. *Global Ecology and Biogeography* 22, 1152-1161.
- Rabeling, C., Brown, J.M. y Verhaagh, M. (2008) Newly discovered sister lineage sheds light

- on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 14913-14917. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806187105>
- RCoreTeam (2022) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (2022). , 2022.
- Ricotta, C., Bacaro, G., Marignani, M., Godefroid, S. y Mazzoleni, S. (2012) Computing diversity from dated phylogenies and taxonomic hierarchies: Does it make a difference to the conclusions? *Oecologia* 170, 501-506. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2318-8>
- Rocha-Ortega, M., Arnan, X., Ribeiro-Neto, J.D., Leal, I.R., Favila, M.E. y Martínez-Ramos, M. (2018) Taxonomic and functional ant diversity along a secondary successional gradient in a tropical forest. *Biotropica* 50, 290-301. <https://doi.org/10.1111/btp.12511>
- Roig, C.A., Gutierrez, J.R. y Olivares, R. (2015) *Guía de buenas prácticas de manejo del bosque nativo para la producción de bienes y servicios ecosistémicos*. Programa Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD)., Buenos Aires, 80 pp.
- Ronque, M.U. V, Azevedo-Silva, M., Mori, G.M., Souza, A.P. y Oliveira, P.S. (2016) Three ways to distinguish species: Using behavioural, ecological, and molecular data to tell apart two closely related ants, *Camponotus renggeri* and *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 176, 170-181. <https://doi.org/10.1111/zoj.12303>
- Rubio, G.D., Corronca, J.A. y Damborsky, M.P. (2008) Do spider diversity and assemblages change in different contiguous habitats? A case study in the protected habitats of the Humid Chaco ecoregion, Northeast Argentina. *Environmental Entomology* 37, 419-430. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[419:DSDAAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[419:DSDAAC]2.0.CO;2)
- Sánchez-Bayo, F. y Wyckhuys, K.A.G. (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sánchez-Bayo, F. y Wyckhuys, K.A.G. (2021) Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomology* 60, 9-26. <https://doi.org/10.1111/aen.12509>
- Sánchez-Restrepo, A.F., Chifflet, L., Confalonieri, V.A., Tsutsui, N.D., Pesquero, M.A. y Calcaterra, L.A. (2020) A species delimitation approach to uncover cryptic species in the South American fire ant decapitating flies (Diptera : Phoridae : *PLOS ONE* 15, e0236086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236086>
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A. V. y Woolmer, G. (2002) The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52, 891-904. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0891:THFATL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2)
- Sandoval, L.M. y Barquez, R.M. (2013) The Chacoan bat fauna identity: Patterns of distributional congruence and conservation implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 86, 75-94. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000100007>

- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G.A. y Bellocq, M.I. (2019) Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *Forest Ecology and Management* 437, 304-313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.021>
- Santos, T. y Tellería, J.L. (2006) Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15, 3-12.
- Sarmiento, C.E. (2003) Metodologías de captura y estudio de las hormigas. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, Colombia, p. 201.
- Schmidt, C.A. y Shattuck, S.O. (2014) The Higher Classification of the Ant Subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a Review of Ponerine Ecology and Behavior. *Zootaxa* 3817, 1-242. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3817.1.1>
- Schonberg, L.A., Longino, J.T., Nadkarni, N.M., Yanoviak, S.P. y College, E.S. (2004) Arboreal Ant Species Richness in Primary Forest , Secondary Forest , and Pasture Habitats of a Tropical Montane Landscape 1. *Biotropica* 36, 402-409.
- Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W. y Kühn, I. (2008) A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia* 157, 485-495. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1082-2>
- Sharkey, M.J. y Fernández, F. (2006) Biología y diversidad de Hymenoptera. En: F. Fernández y M. J. Sharkey (Eds), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 93-113.
- Silva, R.R. y Brandão, C.R.F. (2010) Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80, 107-124. <https://doi.org/10.1890/08-1298.1>
- Silva, R.R. y Brandão, C.R.F. (2014) Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PLoS ONE* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093049>
- Silva, R.R., Martello, F., Feitosa, R.M., Silva, O.G.M., *et al.* (2021) ATLANTIC ANTS: a data set of ants in Atlantic Forests of South America. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.3580>
- Silvestre, R., Roberto, C., Brandão, F. y Rosa, R. (2003) Grupos funcionales de hormigas : El caso de los gremios del Cerrado. En: F. Fernández (Ed), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogota, Colombia, pp. 113-148.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. y Edwards, D.P. (2016) How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? Conservation Targets at Multiple Spatial Scales. *Trends in Ecology & Evolution* 31, 67-80.
- Solomon, S.E., Mueller, U.G., Schultz, T.R., Currie, C.R., Price, S.L., Oliveira Da Silva-Pinhati, A.C., Bacci, M. y Vasconcelos, H.L. (2004) Nesting biology of the fungus growing ants Mycetarotes Emery (Attini, Formicidae). *Insectes Sociaux* 51, 333-338. <https://doi.org/10.1007/s00040-004-0742-4>

- Solomon, S.E., Rabeling, C., Sosa-Calvo, J., Lopes, C.T., Rodrigues, A., Vasconcelos, H.L., Bacci, M., Mueller, U.G. y Schultz, T.R. (2019) The molecular phylogenetics of *Trachymyrmex* Forel ants and their fungal cultivars provide insights into the origin and coevolutionary history of 'higher-attine' ant agriculture. *Systematic Entomology* 44, 939-956. <https://doi.org/10.1111/syen.12370>
- SRI (2016) ArcGIS. Version 10.5. Redlands, CA. ESRI Inc. (USA).
- Suay-Cano, V.A., Tinaut, A. y Selfa, J. (2002) Las hormigas (Hymenoptera, Formicidae) asociadas a pulgones (Hemiptera, Aphididae) en la provincia de Valencia. *Graellsia* 58, 21-37. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2002.v58.i1.264>
- Szumik, C., Cuezco, F., Goloboff, P. y Chalup, A. (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51, 806-816.
- Terlizzi, A., Anderson, M.J., Bevilacqua, S., Frascchetti, S., Włodarska-Kowalczyk, M. y Ellingsen, K.E. (2009) Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Diversity and Distributions* 15, 450-458.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. y Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31, 79-92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Theunis, L., Gilbert, M., Roisin, Y. y Leponce, M. (2005) Spatial structure of litter-dwelling ant distribution in a subtropical dry forest. *Insectes Sociaux* 52, 366-377. <https://doi.org/10.1007/s00040-005-0822-0>
- Tiede, Y., Schlautmann, J., Donoso, D.A., Wallis, C.I.B., Bendix, J., Brandl, R. y Farwig, N. (2017) Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators* 83, 527-537. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.029>
- Tilman, D. (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tizón, R.F. y Quirán, E.M. (2009) Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del distrito fitogeográfico del Caldenal, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68, 365-367.
- Del Toro, I., Ribbons, R.R. y Pelini, S.L. (2012) The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 17, 133-146.
- Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S., Facure, K.G. y Albernaz, A.L.K.M. (2010) Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography* 37, 432-440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02230.x>
- Vidal, M.C. y Murphy, S.M. (2018) Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology Letters* 21, 138-150. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>

- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A.M. (2006) Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad*. Bogotá, Colombia, 236 pp. Available from: <http://cdam.minam.gob.pe:8080/handle/123456789/764>
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M. y Mouillot, D. (2011) The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters* 14, 561-568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01618.x>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Volante, J.N. y Seghezzo, L. (2018) Can't See the Forest for the Trees: Can Declining Deforestation Trends in the Argentinian Chaco Region be Ascribed to Efficient Law Enforcement? *Ecological Economics* 146, 408-413. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.12.007>
- Ward, D.F. (2005) Changes to the classification of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Weta* 30, 16-18.
- Ward, P.S. (2007) Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 563, 549-563.
- Ward, P.S. (2017) A review of the *Pseudomyrmex ferrugineus* and *Pseudomyrmex goeldii* species groups: Acacia-ants and relatives (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 4227, 524-542. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4227.4.3>
- Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L. y Schultz, T.R. (2005) Assembling the ant «tree of life» (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* 7, 87-90.
- Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L. y Schultz, T.R. (2014) The evolution of myrmicine ants: Phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 40, 61-81. <https://doi.org/10.1111/syen.12090>
- Ward, P.S. y Fisher, B.L. (2016) Tales of dracula ants: The evolutionary history of the ant subfamily Amblyoponinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 41, 683-693. <https://doi.org/10.1111/syen.12186>
- Warwick, R.M. y Clarke, K.R. (1995) New «biodiversity» measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress». *Marine Ecology Progress Series* 129, 301-305. <https://doi.org/10.3354/meps129301>
- Warwick, R.M. y Clarke, K.R. (1998) Pienkowski_et_al-1998-Journal_of_Applied_Ecology.pdf. *Journal of applied Ecology*, 532-543.
- Watt, A.D., Stork, N.E. y Bolton, B. (2002) The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *Journal of Applied*

- Ecology* 39, 18-30. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00699.x>
- WCS y CIESIN (2005) Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Footprint Dataset (Geographic). NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Palisades, NY. *Wildlife Conservation Society - WCS, and Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University*. Available from: <http://dx.doi.org/10.7927/H4M61H5F> (16 de diciembre de 2020)
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. y Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics* 33, 475-505.
- Weigel, B., Blenckner, T. y Bonsdorff, E. (2016) Maintained functional diversity in benthic communities in spite of diverging functional identities. *Oikos* 125, 1421-1433. <https://doi.org/10.1111/oik.02894>
- Weiser, M.D. y Kaspari, M. (2006) Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology* 31, 131-142. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x>
- Wrenkrait, V., Fergnani, P.N. y Ruggiero, A. (2015) Ants at the edge: A sharp forest-steppe boundary influences the taxonomic and functional organization of ant species assemblages along elevational gradients in northwestern Patagonia (Argentina). *Biodiversity and Conservation* 24, 287-308. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0808-1>
- Werneck, F.D.P., Giugliano, L.G., Collevatti, R.G. y Colli, G.R. (2009) Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). *Molecular Ecology* 18, 262-278.
- Westoby, M., French, K., Hughes, L., Rice, B. y Rodgerson, L. (1991) Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Australian Journal of Ecology* 16, 445-455. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01074.x>
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21, 213. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. y Willis, K.J. (2005) Conservation biogeography: Assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11, 3-23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- Wiens, J.A. (1977) On Competition and Variable Environments: Populations may experience «ecological crunches» in variable climates, nullifying the assumptions of competition theory and limiting the usefulness of short-term studies of population patterns. *American Scientist* 65, 590-597.
- Wild, A.L. (2007) A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 1622, 1-55. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1622.1.1>
- Wild, A.L. y Cuzzo, F. (2006) Rediscovery of a fossil dolichoderine ant lineage (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) and a description of a new genus from South America. *Zootaxa* 68, 57-68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1142.1.5>

- Willink, A. (1999) Biografías zoológicas lilloanas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58, 3-10.
- Wilson, E.O. (2003) *Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, United States.
- Wilson, E.O. y Hölldobler, B. (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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102>
- Yek, S.H. y Mueller, U.G. (2011) The metapleural gland of ants. *Biological Reviews* 86, 774-791. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00170.x>
- Zak, M.R., Cabido, M., Caceres, D. y Díaz, S. (2008) What Drives Accelerated Land Cover Change in Central Argentina? Synergistic Consequences of Climatic, Socioeconomic, and Technological Factors. *Environmental Management* 42, 181-189.



ANEXO



Fig. A. 1. Selvas en galería del departamento Primero de Mayo. A) Antequera. B) Los Chaguares).



Fig. A. 2. Selvas en galería del departamento Sargento Cabral. A) Parque Chaco 1. B) Parque Chaco 2. C) Quintana (*continúa página siguiente*).



Fig. A. 2. Selvas en galería del departamento Sargento Cabral. A) Parque Chaco 1. B) Parque Chaco 2. C) Quintana.



Fig. A. 3. Selva en galería del departamento General San Martín (Parque Pampa del Indio)



Fig. A. 4. Selvas en galería del departamento Bermejo. A) San Carlos. B) Vedia. C) El Bagual (*continúa página siguiente*).



Fig. A. 4. Selvas en galería del departamento Bermejo. A) San Carlos. B) Vedia. C) El Bagual.

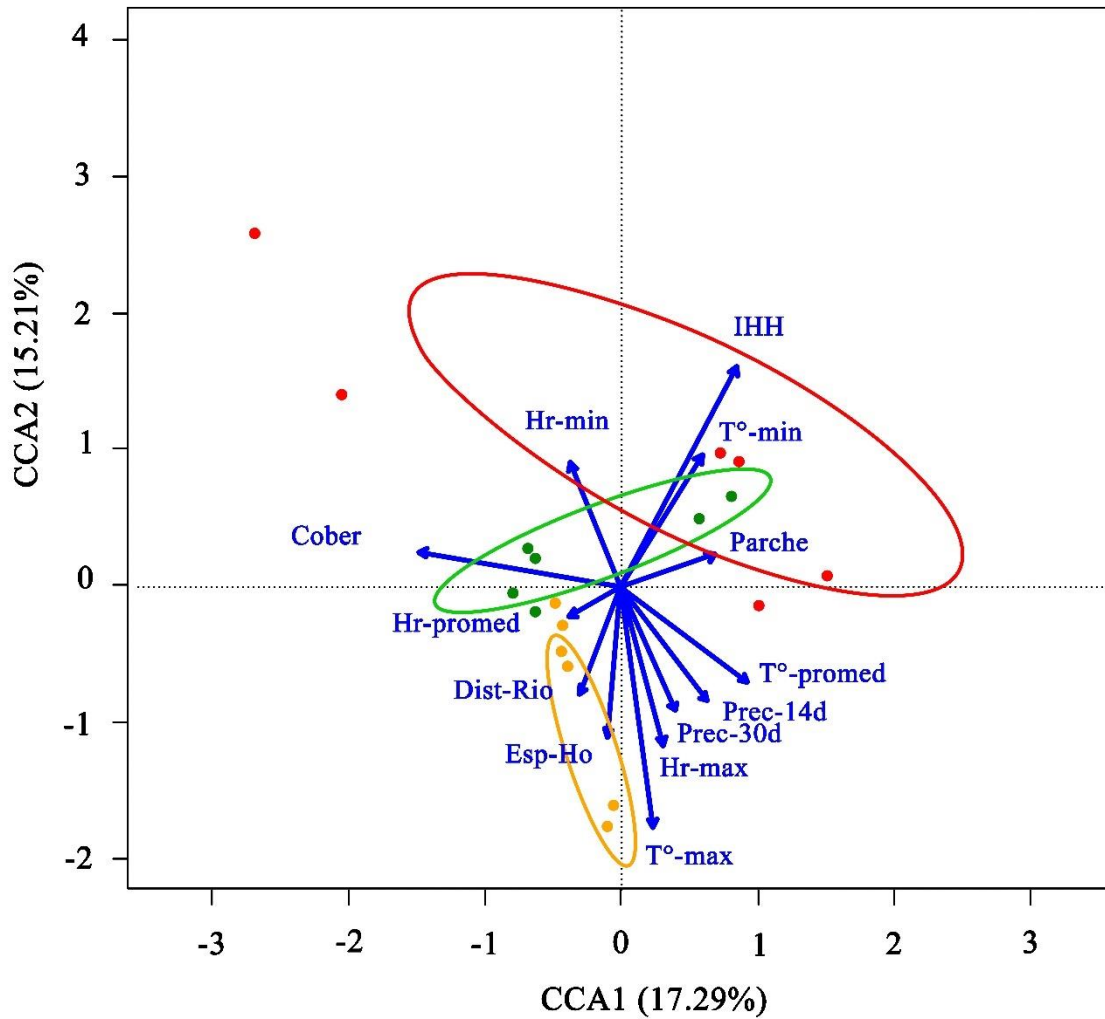


Fig. A. 5. Análisis de Correlación Canónica entre la composición de especies de las selvas estudiadas y las variables ambientales. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Las elipsis representan los distintos estados de conservación. Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●). Índice de Huella Humana (IHH), cobertura del dosel (Cober), espesor de hojarasca (Esp-Ho), temperatura máxima (T°-max), temperatura mínima (T°-min), temperatura promedio (T°-promed), Humedad relativa máxima (Hr-man), Humedad relativa mínima (Hr-min), Humedad relativa promedio (Hr-promed), precipitación 14 días antes (Prec-14d), precipitación 30 días antes (Prec-30d), tamaño del parche (Parche), distancia del río (Dist-Río).

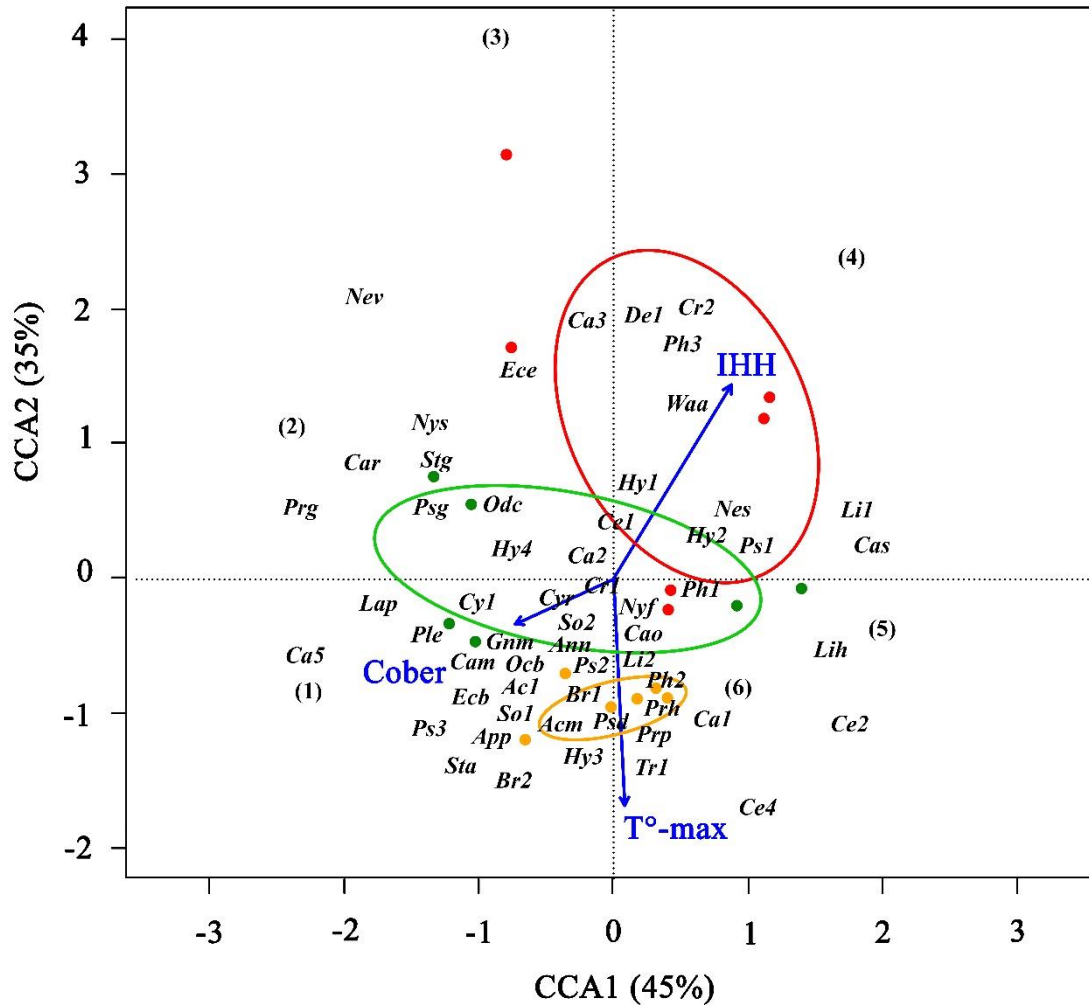


Fig. A. 6. Análisis de Correlación Canónica entre la composición de especies de las selvas estudiadas y las variables ambientales. Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Las elipsis representan los distintos estados de conservación. Bueno (●); Intermedio (●); Desfavorable (●). Índice de Huella Humana (IHH), cobertura del dosel (Cober) y temperatura máxima (T°-max).

Las siglas representan las identidades de las especies:

Acanthoponera mucronata (Acm), *Acromyrmex* sp1 (Ac1), *Anochetus neglectus* (Ann), *Apterostigma pilosum* (App), *Brachymyrmex* sp1 (Br1), *Brachymyrmex* sp2 (Br2), *Camponotus mus* (Cam), *Camponotus rufipes* (Car), *Camponotus sanctaefidei* (Cas), *Camponotus* sp1 (Ca1), *Camponotus* sp2 (Ca2), *Camponotus* sp3 (Ca3), *Camponotus* sp5 (Ca5), *Camponotus substitutus* (Cao), *Cephalotes* sp1 (Ce1), *Cephalotes* sp2 (Ce2), *Cephalotes* sp4 (Ce4), *Crematogaster* sp1 (Cr1), *Crematogaster* sp2 (Cr2), *Cyphomyrmex rimosus* (Cyr), *Cyphomyrmex* sp1 (Cy1), *Dolichoderus* sp1 (De1),

Ectatomma brunneum (Ecb), *Ectatomma edentatum* (Ece), *Gnamptogenys moelleri* (Gnm), *Hypoponera* sp1 (Hy1), *Hypoponera* sp2 (Hy2), *Hypoponera* sp3 (Hy3), *Hypoponera* sp4 (Hy4), *Labidus praedator* (Lap), *Linepithema* sp1 (Li1), *Linepithema* sp2 (Li2), *Neoponera villosa* (Nev), *Nesomyrmex spininodis* (Nes), *Nylanderia fulva* (Nyf), *Nylanderia silvestrii* (Nys), *Octostruma balzani* (Ocb), *Odontomachus chelifer* (Odc), *Pheidole* sp1 (Ph1), *Pheidole* sp2 (Ph2), *Pheidole* sp3 (Ph3), *Platythyrea exigua* (Ple); *Prionopelta punctulata* (Prp), *Procryptocerus goeldii* (Prg), *Procryptocerus hylaeus* (Prh), *Pseudomyrmex denticollis* (Psd), *Pseudomyrmex gracilis* (Psg), *Pseudomyrmex* sp1 (Ps1), *Pseudomyrmex* sp2 (Ps2), *Pseudomyrmex* sp3 (Ps3), *Solenopsis* sp1 (So1), *Solenopsis* sp2 (So2), *Strumigenys* sp1 (Ste), *Strumigenys eggersi* (Stg), *Strumigenys elongata* (Sta), *Trachymyrmex* sp1 (Tr1), *Wasmannia auropunctata* (Waa).

Los números representan grupos de especies que se superponen:

(1) = *Eciton vagans* (Ecv), *Ectatomma* sp 1 (Ec1), *Gnamptogenys* sp1 (Gn1), *Dorymyrmex* sp1 (Do1), *Hypoponera foreli* (Hyf), *Megalomyrmex silvestrii* (Mes), *Pheidole* sp4 (Ph4);

(2) = *Camponotus cordiceps* (Cac), *Cephalotes clypeatus* (Cec), *Dorymyrmex thoracicus* (Dot), *Pseudomyrmex pallidus* (Psp), *Odontomachus haematodus* (Odh), *Camponotus sericeiventris* (Cae), *Camponotus punctulatus* (Cap), *Cephalotes minutus* (Cem), *Cephalotes pilosus* (Cep), *Pseudomyrmex phyllophilus* (Psy), *Nylanderia* sp3 (Ny3), *Pheidole synarmata* (Phs), *Gnamptogenys striatula* (Gns), *Camponotus blandus* (Cab);

(3) = *Crematogaster* sp3 (Cr3), *Ectatomma opaciventre* (Eco), *Gnamptogenys sulcata* (Hos), *Dorymyrmex* sp3 (Do3);

(4) = *Camponotus* sp4 (Ca4), *Camponotus* sp12 (Ca12), *Camponotus* sp8 (Ca8), *Camponotus* sp9 (Ca9), *Camponotus* sp11 (Ca11), *Hypoponera trigona* (Hyt), *Myrmelachista* sp1 (My1), *Dolichoderus bispinosus* (Dob), *Camponotus* sp10 (Ca10), *Pheidole radoszowskii* (Phr);

(5) = *Cephalotes* sp3 (Ce3), *Strumigenys louisianae* (Sty), *Pheidole capillata* (Phc), *Strumigenys silvestrii* (Sts), *Linepithema humile* (Lih);

(6) = *Cephalotes incertus* (Cei), *Acromyrmex lundii* (Acl), *Eciton* sp1 (Ec1), *Nesomyrmex vicinus* (Nex), *Strumigenys dyseides* (Std), *Leptogenys pusilla* (Lep),

Strumigenys lilloana (Stl), *Rogeria scobinata* (Ros), *Labidus* sp1 (La1), *Acromyrmex* sp2 (Ac2), *Acromyrmex* sp3 (Ac3).

Tabla A.1. Georreferencias de las especies presentes en el distrito del Chaco Húmedo.

Especies	Latitud	Longitud	Especies	Latitud	Longitud
<i>Acanthognathus rudis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycetarotes parallelus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthoponera mucronata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycetophylax clorindae</i>	-25.287308	-57.705463
<i>Acanthoponera mucronata</i>	-26.7927	-58.7339	<i>Mycetophylax clorindae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthoponera mucronata</i>	-26.7838	-59.6051	<i>Mycetophylax lectus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthostichus brevicornis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycetophylax olitor</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Acanthostichus kirbyi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycetophylax olitor</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthostichus kirbyi</i>	-27.3866	-55.6754	<i>Mycocephurus goeldii</i>	-21.255556	-57.825
<i>Acanthostichus laticornis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycocephurus goeldii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthostichus longinodis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Mycocephurus smithii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acanthostichus serratulus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmelachista arborea</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex ambiguus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmelachista arthuri</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex balzani</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmelachista bambusarum</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex balzani</i>	-21.6944	-57.8833	<i>Myrmelachista catharinae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex coronatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmelachista gallicola</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex crassispinus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmelachista nodigera</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex disciger</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Myrmicocrypta squamosa</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex fracticornis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex angustinodis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex heyeri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex bohlsi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex heyeri</i>	-30.15	-60.35	<i>Neivamyrmex carettei</i>	-27.508389	-59.081444
<i>Acromyrmex hispidus</i>	-28.4	-57.2333	<i>Neivamyrmex carettei</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex hispidus fallax</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex clavifemur</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex landolti</i>	-28.49	-59.27	<i>Neivamyrmex diversinodis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lobicornis</i>	-28.4	-57.2333	<i>Neivamyrmex goeldii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lobicornis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex halidaii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lobicornis ferrugineus</i>	-22.809943	-58.253907	<i>Neivamyrmex hetschkoi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lundii</i>	-26.7927	-58.7339	<i>Neivamyrmex hopei</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lundii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex jerrmanni</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex lundii decolor</i>	-22.809943	-58.253907	<i>Neivamyrmex laevigatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex niger</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex legionis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex nigrosetosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex orthonotus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex pubescens</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex pertii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex rugosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex pilosus</i>	-22.8099	-58.2539

<i>Acromyrmex striatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex planidorsus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acromyrmex subterraneus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Neivamyrmex pseudops</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Acropyga goeldii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex punctaticeps</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anillidris bruchi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex romandii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus altisquamis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neivamyrmex shuckardi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus miserabilis</i>	-26.827894	-59.683872	<i>Neivamyrmex sulcatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus miserabilis</i>	-25.121092	-58.174703	<i>Neivamyrmex swainsonii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus neglectus</i>	-30.15	-60.35	<i>Neoponera commutata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus neglectus</i>	-26.7838	-59.6051	<i>Neoponera crenata</i>	-25.88333333	-57.28333333
<i>Anochetus neglectus</i>	-26.9628	-58.6367	<i>Neoponera crenata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Anochetus neglectus</i>	-26.7927	-58.7339	<i>Neoponera marginata</i>	-27.55	-58.683
<i>Anochetus neglectus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera marginata</i>	-25.38333333	-57.15
<i>Apterostigma pilosum</i>	-28.4	-57.2333	<i>Neoponera marginata</i>	-21.255556	-57.825
<i>Apterostigma pilosum</i>	-26.7927	-58.7339	<i>Neoponera marginata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Apterostigma pilosum</i>	-26.7838	-59.6051	<i>Neoponera moesta</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Apterostigma pilosum</i>	-26.8041	-59.6079	<i>Neoponera obscuricornis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Apterostigma pilosum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera verenae</i>	-21.255556	-57.825
<i>Apterostigma steigeri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera verenae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Atta capiguara</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera villosa</i>	-25.3	-57.38333333
<i>Atta laevigata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera villosa</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Atta saltensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera villosa</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Atta sexdens</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Neoponera villosa</i>	-21.255556	-57.825
<i>Atta vollenweideri</i>	-28.4	-57.2333	<i>Neoponera villosa</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Atta vollenweideri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex asper</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Azteca adrepens</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex echinatinodis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Azteca alfari</i>	-21.255556	-57.825	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Azteca alfari</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-27.428306	-58.866322
<i>Azteca luederwaldti</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Azteca schimperi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Bariamyrmex hispidula</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Basiceros disciger</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Brachymyrmex aphidicola</i>	-30.15	-60.35	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nesomyrmex vicinus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Brachymyrmex degener</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Brachymyrmex fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nomamyrmex hartigii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Brachymyrmex gaucho</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Nylanderia docilis</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Brachymyrmex heeri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia docilis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia fulva</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Brachymyrmex termitophilus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia fulva</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Camponotus arboreus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia fulva</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Camponotus atriceps</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia fulva</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Camponotus balzani</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia fulva</i>	-26.277837	-59.968394
<i>Camponotus blandus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Nylanderia fulva</i>	-27.428306	-58.866322
<i>Camponotus blandus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Nylanderia fulva</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Camponotus blandus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Nylanderia fulva</i>	-21.255556	-57.825

<i>Camponotus blandus</i>	-28.483	-59	<i>Nylanderia fulva</i>	-27.55	-58.683
<i>Camponotus blandus</i>	-27.55	-58.683	<i>Nylanderia fulva</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus bonariensis</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Nylanderia silvestrii</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus bonariensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia silvestrii</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Camponotus borellii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia silvestrii</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Camponotus brasiliensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia silvestrii</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Camponotus cameranoi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Nylanderia silvestrii</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Camponotus cingulatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Ochetomyrmex semipolitus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus coloratus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma balzani</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus cordiceps</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Octostruma balzani</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Camponotus crassus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Octostruma balzani</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Camponotus crassus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma balzani</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Camponotus crispulus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Octostruma balzani</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Camponotus crispulus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma balzani</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Camponotus depressus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma balzani</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Camponotus dimorphus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma iheringi</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus emeryodicatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma iheringi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus fastigatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Octostruma rugifera</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus bauri</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus germaini</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus bauri</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus helleri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus chelifer</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus hispidus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus chelifer</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Camponotus iheringi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus chelifer</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Camponotus innocens</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus chelifer</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus lespeii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus chelifer</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus leydigi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus haematodus</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus macrocephalus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus haematodus</i>	-27.508389	-59.081444
<i>Camponotus melanoticus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus haematodus</i>	-27.467778	-58.781611
<i>Camponotus mus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Odontomachus haematodus</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Camponotus mus</i>	-27.868578	-56.880439	<i>Odontomachus haematodus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus mus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Odontomachus meinerti</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus mus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Odontomachus meinerti</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus novogranadensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Oxyepoecus bidentatus</i>	-23.36666667	-59.33333333
<i>Camponotus pellitus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Oxyepoecus bruchi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus personatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Oxyepoecus rastratus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus punctulatus</i>	-28.483	-59	<i>Oxyepoecus reticulatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus punctulatus</i>	-26.962792	-59	<i>Oxyepoecus striatus</i>	-23.36666667	-59.33333333
<i>Camponotus punctulatus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Oxyepoecus vezenyii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus punctulatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pachycondyla crassinoda</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus punctulatus</i>	-29.183	-58.079	<i>Pachycondyla harpax</i>	-25.38333333	-57.15
<i>Camponotus punctulatus cruentus</i>	-22.809943	-58.253907	<i>Pachycondyla harpax</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus renggeri</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pachycondyla harpax</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus renggeri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pachycondyla striata</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus rosariensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pachycondyla striata</i>	-28.4	-57.23333333

<i>Camponotus rufipes</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pachycondyla striata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus rufipes</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Paraponera clavata</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus rufipes</i>	-26.783797	-59.605103	<i>Paraponera clavata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus rufipes</i>	-26.933711	-58.647981	<i>Pheidole aberrans</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus rufipes</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole aberrans</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus sanctaefidei</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole alpinensis</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus sanctaefidei</i>	-27.333753	-58.967069	<i>Pheidole auropilosa</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus scipio</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole bergi</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus sericeiventris</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole bergi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus sericeiventris</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole bison</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus sexguttatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole bruchi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus silvicola</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole capillata</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Camponotus substitutus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pheidole cavifrons</i>	-27.383	-58.683
<i>Camponotus substitutus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Pheidole chrysops</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus substitutus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole cornicula</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus substitutus</i>	-27.55	-58.683	<i>Pheidole cyrtostela</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus taniae</i>	-23	-59.20294	<i>Pheidole dione</i>	-27.383	-58.683
<i>Camponotus taniae</i>	-22.69014	-59.77186	<i>Pheidole fimbriata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus termitarius</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole flavens</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Camponotus termitarius</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole fracticeps</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus trapeziceps</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole gertrudae</i>	-21.255556	-57.825
<i>Camponotus vagulus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole gertrudae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Camponotus westermanni</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole gigaflavens</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Carebara mayri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole gigaflavens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Centromyrmex brachycola</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole jelskii</i>	-28.5	-59.58
<i>Cephalotes angustus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole jelskii</i>	-28.49	-59.27
<i>Cephalotes atratus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole jelskii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes atratus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole laevinota</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes bohlsi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole lignicola</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes borgmeieri</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole mosenopsis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes borgmeieri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole obscurifrons</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes bruchi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole obscurithorax</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes clypeatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole obscurithorax</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes clypeatus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Pheidole oxyops</i>	-21.255556	-57.825
<i>Cephalotes clypeatus</i>	-27.44875	-58.871528	<i>Pheidole oxyops</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes depressus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes depressus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Cephalotes eduarduli</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Cephalotes eduarduli</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole reflexans</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes guayaki</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole risii</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes incertus</i>	-30.15	-60.35	<i>Pheidole rosula</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes incertus</i>	-27.333753	-58.967069	<i>Pheidole rudigenis</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes incertus</i>	-26.792653	-58.733933	<i>Pheidole rudigenis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes incertus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pheidole rugatula</i>	-28.4	-57.23333333

<i>Cephalotes incertus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole rugatula</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes jheringi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole scapulata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes lanuginosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole sigillata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes liogaster</i>	-30.15	-60.35	<i>Pheidole spininodis</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes maculatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole spininodis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes minutus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole subarmata</i>	-27.55	-58.683
<i>Cephalotes minutus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Pheidole subarmata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes minutus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole susannae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes pallens</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole synarmata</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Cephalotes pallidoides</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole triconstricta</i>	-27.55	-58.683
<i>Cephalotes pellans</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole triconstricta</i>	-27.383	-58.683
<i>Cephalotes persimilis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole triconstricta</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes pilosus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Pheidole triconstricta</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes pilosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole tristis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes pinelii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole vafra</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Cephalotes pusillus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pheidole vafra</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes pusillus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pheidole vallifica</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes quadratus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Platythyrea exigua</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Cephalotes supercilii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Platythyrea exigua</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cephalotes targionii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Platythyrea pilosula</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster abstinens</i>	-27.55	-58.683	<i>Pogonomyrmex cunicularius</i>	-28.4	-57.23333333
<i>Crematogaster acuta</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pogonomyrmex lobatus</i>	-29.28333333	-59.85
<i>Crematogaster acuta</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex micans</i>	-28.835	-59.53361111
<i>Crematogaster ampla</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex micans</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster arata</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pogonomyrmex naegelii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster arata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex naegelii</i>	-27.693778	-57.219389
<i>Crematogaster bruchi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex pencosensis</i>	-29.28333333	-59.85
<i>Crematogaster chodati</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex pencosensis</i>	-28.80166667	-59.46694444
<i>Crematogaster cisplatinialis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex pencosensis</i>	-23.21694444	-59.20055556
<i>Crematogaster corticicola</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex pencosensis</i>	-22.68444444	-59.7675
<i>Crematogaster crinosa</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pogonomyrmex tenuipubens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.8041	-59.6079	<i>Pogonomyrmex uruguayensis</i>	-29.28333333	-59.85
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.2778	-59.9684	<i>Pogonomyrmex uruguayensis</i>	-28.80166667	-59.46694444
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.9337	-58.648	<i>Pogonomyrmex uruguayensis</i>	-28.48527778	-59.26805556
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.8005	-59.6001	<i>Pogonomyrmex uruguayensis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.9628	-58.6367	<i>Prionopelta antillana</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.7838	-59.6051	<i>Prionopelta punctulata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster crinosa</i>	-26.7927	-58.7339	<i>Prionopelta punctulata</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Crematogaster crinosa</i>	-27.4283	-58.8663	<i>Prionopelta punctulata</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Crematogaster crinosa</i>	-27.3338	-58.9671	<i>Prionopelta punctulata</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	-21.255556	-57.825	<i>Prionopelta punctulata</i>	-26.800478	-59.600117
<i>Crematogaster montezumia</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Procryptocerus goeldii</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Crematogaster nigropilosa</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Procryptocerus goeldii</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Crematogaster nitidiceps</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Procryptocerus hylaeus</i>	-27.428306	-58.866322

<i>Crematogaster polymnia oeaeria</i>	-30.15	-60.35	<i>Procryptocerus hylaeus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster quadriformis</i>	-28.483	-59	<i>Procryptocerus montanus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster quadriformis</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pseudomyrmex acanthobius</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster quadriformis</i>	-27.55	-58.683	<i>Pseudomyrmex cubaensis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster quadriformis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex denticollis</i>	-26.277837	-59.968394
<i>Crematogaster rochai</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex denticollis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster scelerata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster sericea</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex euryblemma</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster thalia</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster torosa</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex filiformis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Crematogaster victima</i>	-26.4976	-58.2897	<i>Pseudomyrmex flavidulus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cryptomyrmex boltoni</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-27.383	-58.683
<i>Cylindromyrmex brasiliensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Cyphomyrmex laevigatus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-26.800478	-59.600117
<i>Cyphomyrmex minutus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-26.792653	-58.733933	<i>Pseudomyrmex holmgreni</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-26.277837	-59.968394	<i>Pseudomyrmex kuenckeli</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex laevivertex</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex lisus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dinoponera australis</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pseudomyrmex lizeri</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dinoponera australis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex longus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dinoponera mutica</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	-27.383	-58.683
<i>Discothyrea neotropica</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Discothyrea neotropica</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	-27.383	-58.683
<i>Discothyrea sexarticulata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	-27.428306	-58.866322	<i>Pseudomyrmex rufiventris</i>	-27.383	-58.683
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex schuppi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dolichoderus germaini</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex sericeus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dolichoderus lamellosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex simplex</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dolichoderus lutosus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Pseudomyrmex subater</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dolichoderus lutosus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex bituber</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex brunneus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	-21.255556	-57.825
<i>Dorymyrmex exsanguis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex jheringi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex unicolor</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex paranensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Pseudomyrmex urbanus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex pyramicus</i>	-27.5082	-59	<i>Pseudoponera stigma</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex spurius</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Rasopone lunaris</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex steigeri platensis</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Rogeria alzatei</i>	-21.255556	-57.825

<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Rogeria alzatei</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Rogeria besucheti</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Rogeria bruchi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Rogeria germaini</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-28.483	-59	<i>Rogeria scobinata</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-28.5	-59.58	<i>Rogeria scobinata</i>	-26.277837	-59.968394
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	-27.55	-58.683	<i>Rogeria scobinata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Dorymyrmex thoracicus tigris</i>	-30.15	-60.35	<i>Solenopsis brevicornis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eciton burchellii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis clytemnestra</i>	-25.3	-57.33333333
<i>Eciton dulcium</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis clytemnestra</i>	-25.48333333	-57.45
<i>Eciton mexicanum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis clytemnestra</i>	-25.35	-57.33333333
<i>Eciton mexicanum argentinum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis clytemnestra</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eciton quadriglume</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis daguerrei</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eciton vagans</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis decipiens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eciton vagans</i>	-26.783797	-59.605103	<i>Solenopsis franki</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eciton vagans</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis geminata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma brunneum</i>	-21.255556	-57.825	<i>Solenopsis globularia</i>	-25.35	-57.41666667
<i>Ectatomma brunneum</i>	-26.933711	-58.647981	<i>Solenopsis globularia</i>	-23.86666667	-58.45
<i>Ectatomma brunneum</i>	-26.277837	-59.968394	<i>Solenopsis globularia</i>	-22.35	-60.03333333
<i>Ectatomma brunneum</i>	-26.800478	-59.600117	<i>Solenopsis globularia</i>	-27.383	-58.683
<i>Ectatomma brunneum</i>	-26.804075	-59.607931	<i>Solenopsis helena</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma brunneum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis iheringi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma edentatum</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Solenopsis invicta</i>	-28.483	-59.267
<i>Ectatomma edentatum</i>	-26.792653	-58.733933	<i>Solenopsis invicta</i>	-27.383	-58.683
<i>Ectatomma edentatum</i>	-26.933711	-58.647981	<i>Solenopsis invicta</i>	-27.457	-58.762
<i>Ectatomma edentatum</i>	-26.277837	-59.968394	<i>Solenopsis invicta</i>	-27.55	-58.683
<i>Ectatomma edentatum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis invicta</i>	-21.255556	-57.825
<i>Ectatomma opaciventre</i>	-28.5	-59.58	<i>Solenopsis invicta</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma opaciventre</i>	-26.933711	-58.647981	<i>Solenopsis joergenseni</i>	-24.91666667	-57.63333333
<i>Ectatomma opaciventre</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis joergenseni</i>	-23.86666667	-58.46666667
<i>Ectatomma permagnum</i>	-21.255556	-57.825	<i>Solenopsis loreтана</i>	-25.3	-57.38333333
<i>Ectatomma permagnum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis loreтана</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma planidens</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis macdonaghi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis megergates</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Eurhopalothrix bruchi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis parva</i>	-30.15	-60.35
<i>Forelius brasiliensis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis richteri</i>	-21.255556	-57.825
<i>Forelius nigriventris</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis richteri</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Forelius pusillus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis saevissima</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Forelius rufus</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Solenopsis saevissima</i>	-21.255556	-57.825
<i>Fulakora armigera</i>	-21.255556	-57.825	<i>Solenopsis shiptoni</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Fulakora elongata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis stricta</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Fulakora lurilabes</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis substituta</i>	-28.483	-59.267
<i>Gnamptogenys bruchi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis substituta</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys caelata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis subtilis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys continua</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Solenopsis sulfurea</i>	-22.8099	-58.2539

<i>Gnamptogenys moelleri</i>	-26.804075	-59.607931	<i>Solenopsis tetracantha</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	-27.333753	-58.967069	<i>Solenopsis wasmannii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Strumigenys appretiata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	-26.277837	-59.968394	<i>Strumigenys carinithorax</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys cordovens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys rastrata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys crassicornis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys regularis</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys denticulata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Gnamptogenys striatula</i>	-21.255556	-57.825	<i>Strumigenys dyseides</i>	-26.7927	-58.733933
<i>Gnamptogenys striatula</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Strumigenys dyseides</i>	-26.7838	-59.605103
<i>Gnamptogenys striatula</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys eggersi</i>	-27.317	-57.667
<i>Gnamptogenys sulcata</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys eggersi</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Gnamptogenys sulcata</i>	-26.933711	-58.647981	<i>Strumigenys eggersi</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Gnamptogenys triangularis</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Strumigenys eggersi</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Gracilidris pombero</i>	-23.55215	-58.764217	<i>Strumigenys eggersi</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Gracilidris pombero</i>	-24	-59	<i>Strumigenys eggersi</i>	-26.933711	-58.647981
<i>Heteroponera dolo</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys eggersi</i>	-21.255556	-57.825
<i>Heteroponera flava</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys eggersi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Heteroponera mayri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys elongata</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Heteroponera microps</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys elongata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hylomyrma balzani</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys emiliae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hylomyrma reitteri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys epelys</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera argentina</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys epinotalis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera distinguenda</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys fridericimuelleri</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys hindenburgi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera foreli</i>	-26.804075	-59.607931	<i>Strumigenys insolita</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera foreli</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys lilloana</i>	-26.7927	-58.733933
<i>Hypoconera opaciceps</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Strumigenys louisianae</i>	-27.383	-58.683
<i>Hypoconera opaciceps</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys louisianae</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Hypoconera opacior</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys louisianae</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera reichenspergeri</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys metrix</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera schmalzi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys ogloblini</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera trigona</i>	-27.428306	-58.866322	<i>Strumigenys prospiciens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera trigona</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys saliens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Hypoconera wilsoni</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys schmalzi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Kalathomyrmex emeryi</i>	-26.945	-59.70972222	<i>Strumigenys siagodens</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus coecus</i>	-21.255556	-57.825	<i>Strumigenys silvestrii</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus coecus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys subdentata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus mars</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Strumigenys tanymastax</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus praedator</i>	-21.255556	-57.825	<i>Strumigenys xenochelyna</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus praedator</i>	-26.804075	-59.607931	<i>Tapinoma atriceps</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus praedator</i>	-26.962792	-58.636664	<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Labidus praedator</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Trachymyrmex dichrous</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Leptogenys bohlsi</i>	-30.15	-60.35	<i>Trachymyrmex fiebrigi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Leptogenys bohlsi</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Trachymyrmex holmgreni</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Leptogenys pusilla</i>	-26.7927	-58.733933	<i>Trachymyrmex kempfi</i>	-22.8099	-58.2539

<i>Linepithema aztecoides</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Trachymyrmex pruinosus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema cerradense</i>	-25.26666667	-57.56666667	<i>Trachymyrmex tucumanus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema cerradense</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Tranopelta gilva</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema cryptobioticum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Typhlomyrmex clavicornis</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema gallardoii</i>	-25.71666667	-56.25	<i>Typhlomyrmex pusillus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema gallardoii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Typhlomyrmex rogenhoferi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Linepithema humile</i>	-28.5	-59.58	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.804075	-59.607931
<i>Linepithema humile</i>	-27.333753	-58.967069	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.277837	-59.968394
<i>Linepithema humile</i>	-26.792653	-58.733933	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-27.428306	-58.866322
<i>Linepithema humile</i>	-26.277837	-59.968394	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.800478	-59.600117
<i>Linepithema humile</i>	-30.15	-60.35	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.962792	-58.636664
<i>Linepithema humile</i>	-28.5	-59.26666667	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-27.333753	-58.967069
<i>Linepithema humile</i>	-27.46666667	-58.83333333	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.792653	-58.733933
<i>Linepithema humile</i>	-27.55	-58.683	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.783797	-59.605103
<i>Linepithema humile</i>	-26.86666667	-58.3	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-30.36272	-60.40085
<i>Linepithema humile</i>	-25.26666667	-57.66666667	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-30.58201	-59.92881
<i>Linepithema humile</i>	-26.05	-58.05	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-29.1331	-59.65323
<i>Linepithema humile</i>	-26.86666667	-57.78333333	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-28.483	-59.267
<i>Linepithema humile</i>	-25.26666667	-57.31666667	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-27.29651	-58.68102
<i>Linepithema humile</i>	-25.26666667	-57.66666667	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.80862	-59.60497
<i>Linepithema humile</i>	-25.1	-57.55	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.23989	-58.62719
<i>Linepithema humile</i>	-24.5	-57	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.48607	-58.27816
<i>Linepithema humile</i>	-23.45	-57.45	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.23989	-58.62719
<i>Linepithema humile</i>	-21.255556	-57.825	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-28.655	-57.4305
<i>Linepithema humile</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-27.468	-57.484
<i>Linepithema iniquum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-26.53215	-57.03888
<i>Linepithema micans</i>	-28.4	-57.23333333	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-24.816	-56.725
<i>Linepithema micans</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-25.1238	-58.1751
<i>Linepithema neotropicum</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-25.248	-57.5713
<i>Linepithema pulex</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-25.46149	-56.85185
<i>Megalomyrmex drifti</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-27.383	-58.683
<i>Megalomyrmex incisus</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Wasmannia auropunctata</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Megalomyrmex megadrifti</i>	-25.98333333	-58.2	<i>Wasmannia lutzi</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	-26.804075	-59.607931	<i>Wasmannia sulcaticeps</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	-22.8099	-58.2539	<i>Xerolitor explicatus</i>	-21.255556	-57.825
<i>Mycetarotes parallelus</i>	-27.183	-59.333	<i>Xerolitor explicatus</i>	-22.8099	-58.2539
<i>Mycetarotes parallelus</i>	-26.767	-59.6			

Tabla A.2. Subfamilias y especies de Formicidae en las tres categorías de conservación analizadas, Chaco Húmedo, Argentina. Periodo 2017-2018. Los valores representan los valores de abundancia registradas. Estado de conservación: Bueno (ECB); Intermedio (ECI); Desfavorable (ECD).

Subfamilias	Especies	ECB	ECI	ECD
Amblyoponinae	<i>Prionopelta punctulata</i>	1	66	0
	<i>Dolichoderus bispinosus</i>	0	0	15
	<i>Dolichoderus</i> sp. 1	4	0	15
	<i>Dorymyrmex</i> sp. 1	0	1	0
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex</i> sp. 3	0	0	5
	<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	1	0	0
	<i>Linepithema humile</i>	147	4	3
	<i>Linepithema</i> sp. 1	83	2	18
	<i>Linepithema</i> sp. 2	0	0	4
	<i>Eciton</i> sp. 1	0	1	0
Dorylinae	<i>Eciton vagans</i>	6	0	0
	<i>Labidus</i> sp. 1	0	2	0
	<i>Labidus praedator</i>	1	7	0
	<i>Ectatomma brunneum</i>	0	9	2
	<i>Ectatomma edentatum</i>	1	1	3
	<i>Ectatomma opaciventre</i>	0	0	2
Ectatomminae	<i>Ectatomma</i> sp. 1	2	0	0
	<i>Gnamptogenys moelleri</i>	3	5	2
	<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	2	0	0
	<i>Holcaponera striatula</i>	1	0	0
	<i>Gnamptogenys sulcata</i>	0	0	2
	<i>Camponotus blandus</i>	2	0	0
Formicinae	<i>Camponotus mus</i>	15	29	13
	<i>Camponotus substitutus</i>	1	5	0

	<i>Camponotus cordiceps</i>	1	0	0
	<i>Camponotus punctulatus</i>	1	0	0
	<i>Camponotus rufipes</i>	8	0	6
	<i>Camponotus sanctaefidei</i>	20	0	1
	<i>Camponotus sericeiventris</i>	7	0	0
	<i>Camponotus</i> sp. 1	16	50	2
	<i>Camponotus</i> sp. 10	0	0	17
	<i>Camponotus</i> sp. 11	0	0	1
	<i>Camponotus</i> sp. 12	0	0	2
	<i>Camponotus</i> sp. 2	3	0	0
	<i>Camponotus</i> sp. 3	2	0	3
	<i>Camponotus</i> sp. 4	0	0	1
	<i>Camponotus</i> sp. 5	18	0	0
	<i>Camponotus</i> sp. 8	0	0	1
	<i>Camponotus</i> sp. 9	0	0	2
	<i>Camponotus aff. substitutus</i>	0	0	1
	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	13	325	25
	<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	0	9	0
	<i>Nylanderia fulva</i>	111	5	41
	<i>Nylanderia silvestrii</i>	38	0	8
	<i>Nylanderia</i> sp. 3	17	0	0
Heteroponerinae	<i>Acanthoponera mucronata</i>	3	24	0
	<i>Acromyrmex lundii</i>	0	1	0
	<i>Acromyrmex</i> sp. 1	18	29	17
	<i>Acromyrmex</i> sp. 2	2	0	0
Myrmicinae	<i>Acromyrmex</i> sp. 3	1	0	0
	<i>Apterostigma pilosum</i>	2	4	0
	<i>Cephalotes clypeatus</i>	1	0	0

<i>Cephalotes incertus</i>	1	9	0
<i>Cephalotes minutus</i>	1	0	0
<i>Cephalotes pilosus</i>	1	0	0
<i>Cephalotes</i> sp. 1	166	43	78
<i>Cephalotes</i> sp. 2	14	4	0
<i>Cephalotes</i> sp. 3	2	0	0
<i>Cephalotes</i> sp. 4	0	5	0
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	1	2	4
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1	2	1	1
<i>Octostruma balzani</i>	29	17	1
<i>Pheidole capillata</i>	1	0	0
<i>Pheidole synarmata</i>	1	0	0
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	1	4	0
<i>Pheidole</i> sp. 1	24	158	88
<i>Pheidole</i> sp. 2	4	30	2
<i>Pheidole</i> sp. 3	1	0	1
<i>Pheidole</i> sp. 4	0	6	0
<i>Procryptocerus goeldii</i>	16	0	0
<i>Procryptocerus hylaeus</i>	0	0	1
<i>Strumigenys dyseides</i>	0	1	0
<i>Strumigenys eggersi</i>	117	12	15
<i>Strumigenys elongata</i>	0	1	0
<i>Strumigenys lilloana</i>	0	6	0
<i>Strumigenys silvestrii</i>	5	0	0
<i>Strumigenys louisianae</i>	1	0	0
<i>Trachymyrmex</i> sp. 1	2	6	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	182	214	209
<i>CreMATogaster</i> sp. 1	192	88	48

	<i>CreMATogaster</i> sp. 2	0	2	8
	<i>CreMATogaster</i> sp. 3	0	0	25
	<i>Nesomyrmex spininodis</i>	32	49	27
	<i>Nesomyrmex vicinus</i>	0	1	0
	<i>Myrmelachista</i> sp. 1	0	0	1
	<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	0	1	0
	<i>Rogeria scobinata</i>	0	13	1
	<i>Solenopsis</i> sp. 1	243	625	1
	<i>Solenopsis</i> sp. 2	20	286	23
	<hr/>			
	<i>Platythyrea exigua</i>	0	1	0
	<i>Anochetus neglectus</i>	2	8	0
	<i>Hypoponera foreli</i>	0	3	0
	<i>Hypoponera</i> sp. 1	147	71	404
	<i>Hypoponera</i> sp. 2	1	15	1
	<i>Hypoponera</i> sp. 3	1	2	0
Ponerinae	<i>Hypoponera</i> sp. 4	57	19	11
	<i>Hypoponera trigona</i>	0	0	1
	<i>Leptogenys pusilla</i>	0	1	0
	<i>Neoponera villosa</i>	6	0	1
	<i>Odontomachus chelifer</i>	3	0	0
	<i>Odontomachus haematodus</i>	1	0	0
	<hr/>			
	<i>Pseudomyrmex denticollis</i>	0	0	6
	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	4	2	1
	<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	1	0	0
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex phyllophilus</i>	1	0	0
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1	24	2	6
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	2	20	0
	<i>Pseudomyrmex</i> sp. 3	16	2	0
	<hr/>			

TEXTO A. 1.

A continuación, se detallan más datos sobre los modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), de los parámetros analizados en el **Capítulo 5.**

INCIDENCIA

Family: nbinom2 (log)

Formula: INCIDENCIA ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	0.09157	0.3026

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for nbinom2 family (:): 12.6

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4.1541	0.2159	19.237	<2e-16 ***
TRATAMIENTOECD	-0.4924	0.3086	-1.596	0.111
TRATAMIENTOECI	-0.2082	0.3077	-0.677	0.499

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m2INC)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: INCIDENCIA

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	2.5621	2	0.2777

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

D0

Family: nbinom2 (log)

Formula: Taxa_S ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	0.01932	0.139

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 334

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3.2577	0.1158	28.144	< 2e-16 ***
TRATAMIENTOECD	-0.4722	0.1747	-2.703	0.00688 **
TRATAMIENTOECI	-0.2596	0.1693	-1.534	0.12505

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m2)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: Taxa_S

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	7.4281	2	0.02438 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> comp2 = emmeans(m2, pairwise ~ TRATAMIENTO, type = "response")

> comp2

\$emmeans

TRATAMIENTO	response	SE	df	lower.CL	upper.CL
ECB	26.0	3.01	13	20.2	33.4
ECD	16.2	2.13	13	12.2	21.5
ECI	20.0	2.49	13	15.3	26.2

Confidence level used: 0.95

Intervals are back-transformed from the log scale

\$contrasts

contrast	ratio	SE	df	t.ratio	p.value
ECB / ECD	1.604	0.280	13	2.703	0.0447
ECB / ECI	1.296	0.219	13	1.534	0.3080
ECD / ECI	0.808	0.146	13	-1.180	0.4851

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 3 estimates

Tests are performed on the log scale

D1

Family: compois (log)

Formula: D1 ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	0.01011	0.1006

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for compois family (): 0.728

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2.9648	0.0985	30.099	<2e-16 ***
TRATAMIENTOECD	-0.4460	0.1513	-2.947	0.0032 **
TRATAMIENTOECI	-0.2170	0.1447	-1.500	0.1336

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m3D1)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: D1

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	8.7363	2	0.01267 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> comp2D1 = emmeans(m2D1, pairwise ~ TRATAMIENTO, type = "response")

> comp2D1

\$emmeans

TRATAMIENTO	response	SE	df	lower.CL	upper.CL
ECB	19.5	1.80	13	15.94	23.8
ECD	12.5	1.44	13	9.71	16.0
ECI	15.7	1.62	13	12.58	19.6

Confidence level used: 0.95

Intervals are back-transformed from the log scale

\$contrasts

contrast	ratio	SE	df	t.ratio	p.value
ECB / ECD	1.562	0.231	13	3.011	0.0254
ECB / ECI	1.239	0.172	13	1.549	0.3017
ECD / ECI	0.793	0.123	13	-1.495	0.3252

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 3 estimates

Tests are performed on the log scale

D2

Family: nbinom2 (log)

Formula: D2 ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	0.00412	0.06419

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for compois family (): 0.654

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2.70266	0.09387	28.792	< 2e-16 ***
TRATAMIENTOECD	-0.39088	0.14526	-2.691	0.00712 **
TRATAMIENTOECI	-0.14068	0.13658	-1.030	0.30300

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m3D2)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: D2

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	7.2723	2	0.02635 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> comp2D2 = emmeans(m2D2, pairwise ~ TRATAMIENTO, type = "response")
```

```
> comp2D2
```

```
$emmeans
```

TRATAMIENTO	response	SE	df	lower.CL	upper.CL
ECB	14.9	1.58	13	11.90	18.8
ECD	10.1	1.30	13	7.66	13.3
ECI	13.0	1.47	13	10.17	16.6

Confidence level used: 0.95

Intervals are back-transformed from the log scale

```
$contrasts
```

contrast	ratio	SE	df	t.ratio	p.value
ECB / ECD	1.478	0.246	13	2.350	0.0837
ECB / ECI	1.150	0.178	13	0.905	0.6467
ECD / ECI	0.778	0.133	13	-1.463	0.3395

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 3 estimates

Tests are performed on the log scale

TEXTO A. 2.

A continuación, se detallan más datos sobre los modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), de los parámetros analizados en el **Capítulo 6**.

FRic

Family: nbinom2 (log)

Formula: FRic ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	5.854e-98	2.42e-49

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 4.43e+09

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-12.520	151.126	-0.083	0.934
TRATAMIENTOECD	10.900	151.129	0.072	0.943

TRATAMIENTOECI	-1.131	305.823	-0.004	0.997
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

> Anova(m2)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: FRic

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	0.0072	2	0.9964
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1			

FEve

Family: nbinom2 (log)

Formula: FEve ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	3.108e-08	0.0001763
Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9		

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.89e+07

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.95451	0.65795	-1.451	0.147
TRATAMIENTOECD	-0.13416	0.96330	-0.139	0.889
TRATAMIENTOECI	-0.03078	0.93772	-0.033	0.974
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

> Anova(m1)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: FEve

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	0.0123	2	0.9939
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1			

FDiv

Family: nbinom2 (log)

Formula: FDiv ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	1.479e-08	0.0001216

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.62e+07

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.40547	0.50000	-0.811	0.417
TRATAMIENTOECD	0.21914	0.67142	0.326	0.744
TRATAMIENTOECI	0.05354	0.69783	0.077	0.939

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m2)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: FDiv

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	0.1198	2	0.9419

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

FDis

Family: nbinom2 (log)

Formula: FDis ~ TRATAMIENTO + (1 | BOSQUE)

Data: TablaMLGM

Random effects:

Conditional model:

Groups Name	Variance	Std.Dev
BOSQUE (Intercept)	4.027e-08	0.0002007

Number of obs: 18, groups: BOSQUE, 9

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.35e+07

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.75148	0.59444	-1.264	0.206
TRATAMIENTOECD	0.09113	0.82215	0.111	0.912
TRATAMIENTOECI	-0.25637	0.89999	-0.285	0.776

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> Anova(m2)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: FDis

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
TRATAMIENTO	0.1601	2	0.9231

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1