



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y
NATURALES Y AGRIMENSURA



Trabajo Final de Graduación para la obtención del grado de
Licenciado en Ciencias Biológicas

Evaluación de los roles ecológicos de las hormigas
(Hymenoptera: Formicidae) en el Parque Nacional El
Impenetrable.

Autor: Richard Alexander CABRAL

Director: Dr. Darío Daniel LARREA

Codirectora: Dra. Miryam Pieri Damborsky

Laboratorio de Biología de los Artrópodos

2023

ÍNDICE

RESUMEN.....	3
INTRODUCCIÓN.....	4
OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES.....	5
Objetivo general.....	5
Objetivos particulares.....	5
HIPÓTESIS DE TRABAJO Y PREDICCIONES.....	5
Hipótesis.....	5
Predicciones.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Áreas de estudio.....	6
Técnica de recolección.....	7
Determinación de las hormigas.....	7
Caracterización de los gremios de hormigas.....	8
Análisis de datos.....	12
RESULTADOS.....	12
Diversidad funcional.....	14
Estructura de gremios.....	15
DISCUSIÓN.....	19
CONCLUSIÓN.....	20
BIBLIOGRAFÍA.....	21

RESUMEN

El Parque Nacional El Impenetrable se encuentra en la región biogeográfica del Chaco Seco al norte de la provincia del Chaco en el límite con la provincia de Formosa. Este parque representa el área protegida de mayor extensión del norte argentino con una superficie de 130.000 ha. El parque presenta un marcado gradiente de cobertura arbórea en relación a particularidades florísticas asociadas al régimen hídrico. Este gradiente plantea interesantes interrogantes respecto a la diversidad y estructura de los ensambles de insectos. Tradicionalmente la biodiversidad se ha estudiado evaluando la riqueza de especies en los ecosistemas. En las últimas décadas se desarrollaron aproximaciones con una perspectiva funcional de la diversidad siendo ésta mucho más informativa que la riqueza de especie *per se* para describir la estructura y la función de los ecosistemas. Los formícidos son un taxón ideal para estudios de diversidad funcional, ya que desempeñan diversos roles y colonizan diferentes nichos dentro de los ecosistemas. Por esto, el objetivo de este trabajo fue conocer la diversidad funcional de las especies de hormigas en el Parque Nacional El Impenetrable a lo largo del gradiente de cobertura arbórea. Los muestreos se realizaron en tres áreas boscosas en El Impenetrable. Se calcularon los índices diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcional) y se estructuraron gremios a partir de un análisis de clúster utilizando caracteres morfométricos y variables ecológicas. Los índices de diversidad funcional no presentaron diferencias significativas asociadas al gradiente evaluado. Se caracterizaron seis gremios funcionales para las áreas boscosas estudiadas, siendo el grupo más inestable el gremio de las *Legionarias* conformado por una sola especie, *Labidus spininodis* Emery, la cual resulta ser un nuevo registro para el país. También se reportan dos géneros nuevos para la provincia del Chaco y la ampliación de distribución de nueve especies más. Este estudio aporta una primera aproximación a nivel específico para el conocimiento de la composición y estructura de la mirmecofauna de las áreas boscosas del PN El Impenetrable.

INTRODUCCIÓN

El Parque Nacional El Impenetrable (PNEI) se encuentra en la región biogeográfica del Chaco Seco, al norte de la provincia del Chaco, en el límite con la provincia de Formosa, en el inter-fluvio de los ríos Teuco y Bermejito. Este parque representa el área protegida de mayor extensión del noreste argentino, con una superficie aproximada de 130.000 ha (Heinonen y Iturralde 2015). El PNEI resguarda importantes extensiones de bosques nativos de la región Chaqueña (Arana *et al.* 2021). En líneas generales el área presenta un clima semiárido característico del Chaco Seco, con temperaturas promedio de 20-23°C y con 500-800 mm anuales de precipitación (Heinonen y Iturralde. 2015; Saucedo *et al.* 2021). Sin embargo, se reconoce un marcado gradiente de cobertura arbórea en relación a las particularidades florísticas del área. La región norte del parque presenta bosques hidrófilos asociados al cauce del río Bermejo (selvas en galerías y albardones con vegetación característica de las regiones con mayor humedad) (Haene 2018). Estas áreas boscosas presentan un dosel muy desarrollado con porcentaje de cobertura superior al 80%. Por otro lado, la región sur del parque presenta bosques xerófitos característicos del Chaco Seco, coberturas de dosel inferiores al 70%. Estas variaciones en la cobertura del dosel plantean interesantes interrogantes respecto a la diversidad y estructura de los ensamblajes de insectos.

Tradicionalmente la biodiversidad se ha estudiado evaluando la riqueza de especies en los ecosistemas. Actualmente existen otras aproximaciones que abordan la biodiversidad desde una perspectiva taxonómica, filogenética, evolutiva, genética 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 neutrales de diversidad, permitiendo aportarle aspectos adicionales a la identidad de las especies (Chao *et al.* 2010; Laliberté *et al.* 2014; Larrea 2022). Además las áreas con valores altos de diversidad funcional (DF) se asocian a un aumento en los servicios ecosistémicos esenciales para las poblaciones humanas como producción de alimentos, regulación del ciclo de nutrientes, recursos genéticos, entre otros (Villéger *et al.* 2011).

La diversidad funcional es una dimensión de la biodiversidad que incorpora en su análisis los roles ecológicos de las especies integrando características morfológicas, fenológicas y/o de comportamiento, las cuales estarían directamente asociados con los roles que ocupan estas especies en los ecosistemas (Cadotte *et al.* 2011). La DF, al igual que la diversidad clásica (e.g. riqueza de especies), puede ser estudiada comparando la diversidad local de una comunidad (diversidad alfa) o entre comunidades (diversidad beta) (Villéger *et al.* 2011). La primera cuantifica la riqueza funcional de los rasgos presentes en la comunidad estudiada, mientras que la segunda estudia la disimilitud de funciones entre comunidades.

Los formícidos son un taxón ideal para estudios de diversidad funcional, ya que desempeñan diversos roles y colonizan diferentes nichos dentro de los ecosistemas ofreciendo una gran diversidad de servicios ecosistémicos (Del Toro *et al.* 2012). Algunos son depredadores relevantes en los ecosistemas forestales (Elizalde *et al.* 2020). La familia también incluye

especies defoliadoras de interés económico por el efecto negativo que tienen sobre los cultivos forestales (Arenas y Armbrrecht 2018; Elizalde *et al.* 2020). Además, las hormigas son un valioso recurso alimentario para una gran variedad de animales, también son dispersoras de semillas y establecen estrechas asociaciones con otros organismos vegetales o animales (Westoby *et al.* 1991; Suay-Cano *et al.* 2002; Fuster 2012; Del Toro *et al.* 2012; Elizalde *et al.* 2020).

OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES:

Objetivo general:

- Comprender las funciones ecológicas que desempeñan las hormigas en áreas boscosas en El Parque Nacional El Impenetrable.

Objetivos particulares:

- Desarrollar un inventario de las especies de hormigas y reportar los nuevos registros encontrados en áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable.
- Definir los gremios funcionales de hormigas presentes en el mencionado parque.
- Evaluar las variaciones de gremios asociado a cambios en la cobertura del dosel de las áreas boscosas en El Parque Nacional El Impenetrable.

HIPÓTESIS DE TRABAJO Y PREDICCIONES

Hipótesis

- La estructura de los gremios de formícidos estará asociados a cambios en la cobertura del dosel característico de las áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable.
- La estructuración de la comunidad de hormigas en gremios permitirá reconocer los servicios ecosistémicos que ofrecen estos insectos.

Predicciones

- Las áreas boscosas con mayor cobertura presentaran un mayor número de gremios funcionales.
- Los gremios funcionales con menor número de especies evidenciaran el riesgo de pérdida de funciones ecosistémicas.

MATERIALES Y MÉTODOS:

Áreas de estudio

Las muestras se obtuvieron de hábitats nativos ubicados en tres áreas boscosas del Parque Nacional El impenetrable, en el mes de noviembre del año 2021 (Fig. 1). La distancia

mínima entre estos sitios fue de al menos 1.5 km, con el fin de asegurar la independencia entre las áreas. Las áreas fueron georreferenciadas para obtener el porcentaje promedio de cobertura vegetal a partir del índice de cobertura del dosel arbóreo (Hansen et al 2013). El índice de cobertura arbórea se define como el cierre de copa de toda la vegetación de más de 5 m de altura. Codificado como porcentaje por celda de la cuadrícula de salida, en el rango de 0 a 100.

Caracterización de las áreas de muestreos

Áreas boscosas con coberturas altas (BCA): las áreas boscosas aledañas a la ribera del río Bermejo presentan una cobertura de dosel superior al 80%. Estas formaciones boscosas presentan una estratificación vertical con un estrato arbóreo, un estrato arbustivo y un estrato herbáceo. El estrato arbóreo exhibió principalmente *Albizia inundata*, *Sapium haemospermum* y *Ceiba chodatii*. El estrato arbustivo está compuesto predominantemente por *Pseudoabutilon callimorphum*. El estrato herbáceo está formado por *Paspalum* spp., *Andropogon* spp., *Axonopus* spp. y *Jaborosa integrifolia* (Haene 2018). El suelo de estos bosques se encuentra totalmente cubierto por una capa de hojarasca de 8 cm de espesor.

Áreas boscosas con coberturas intermedias (BCI): estas áreas presentan una cobertura de dosel entre 50-79%. Estas formaciones boscosas presentan una estratificación vertical con dos estratos bien definidos (un estrato arbóreo y un estrato arbustivo). El estrato arbóreo presenta principalmente *Sapium haemospermum*, *Prosopis affinis* y *Acacia caven*. El estrato arbustivo estuvo compuesto por *Acacia atramentaria*, *Acacia bonariensis*, *Castela tweedii*, *Aloysia gratissima* y *Parkinsonia aculeata*. El estrato herbáceo no está desarrollado encontrándose en pequeños parches debajo de las copas de los árboles como *Solanum sisymbriifolium* y *Bromelia* spp (Haene 2018). La capa de hojarasca está distribuida en mosaico acumulándose principalmente en la base de los árboles.

Áreas boscosas con coberturas bajas (BCB): estas áreas presentan una cobertura de dosel inferior al 50%. Estas formaciones boscosas presentan una estratificación vertical poco marcada destacándose dos estratos: el estrato arbóreo formado por *Acacia praecox* y *Cereus stenegosus*; y el estrato arbustivo formado principalmente por *Opuntia elata*, *Harrisia bomplandii* y *Cleistocactus baumann* (Haene 2018). El suelo se encuentra totalmente descubierto sin una capa de hojarasca, reconociéndose una marcada erosión del suelo.

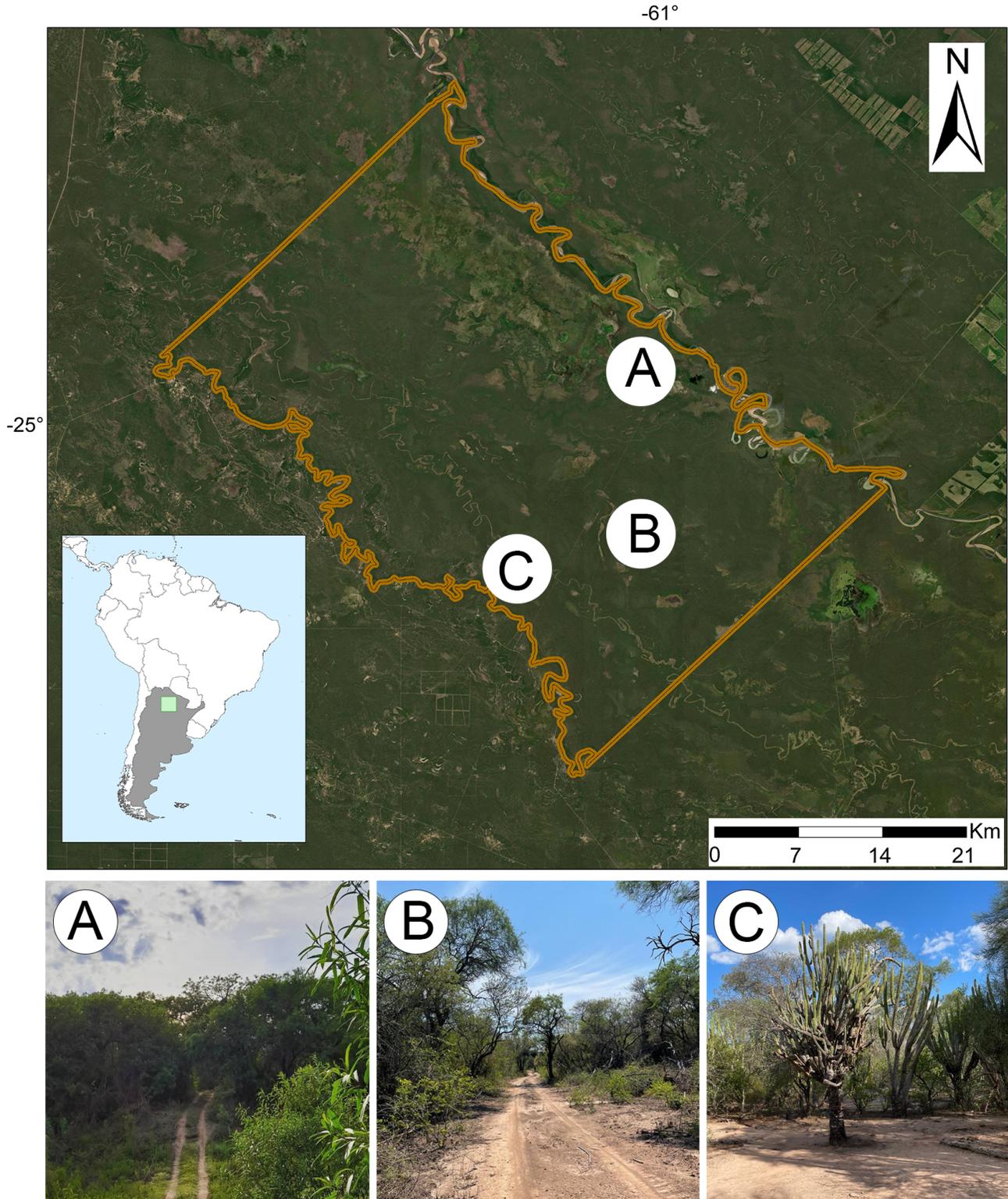


Fig. 1. Ubicación de área de estudio en el Parque Nacional El Impenetrable en la provincia del Chaco, Argentina. A) Bosque con cobertura de dosel Alto; B) Bosque con cobertura de dosel Intermedio; C) Bosque con cobertura de dosel Baja.

Técnica 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 boscoso (Agosti *et al.* 2000). Por cada área boscosa se delimitaron dos transectas de 200 metros (separadas por 100 metros). A lo largo de cada transecta se seleccionaron 20 puntos de muestreo separados un de otro por 10 metros. En cada estación de muestreo las siguientes técnicas de colecta fueron realizadas una sola vez:

- 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 que permanecieron instalados durante 48 hs.
- 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 colectaron los especímenes caídos con pinza entomológica.
- Captura manual de especies sobre el suelo y la vegetación, empleando pinceles y pinzas entomológicas. La recolección abarco un área de 5 metros alrededor del punto de muestreo. Se empleó un esfuerzo de muestreo de 3 horas/hombre/bosque.
- Aspirado de la vegetación, se realizaron aspirados mediante el uso de una aspiradora de jardín, en una superficie de 5 m² durante 1 min. (Mod. 220 V-AR).

Todos los especímenes recolectados fueron guardados y etiquetados para su posterior revisión y determinación en el laboratorio.

Determinación de las hormigas

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

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. Todo esto permitió aportar al inventario de las hormigas presentes en formaciones boscosas del Parque Nacional El Impenetrable.

Caracterización de los gremios de hormigas

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

La diversidad funcional del ensamblaje de hormigas se estimó a partir de siete rasgos morfométricos continuos, medidos en cinco individuos obreras de cada especie. 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. Los caracteres seleccionados se detallan a continuación (Fig. 2):

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).

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).

Longitud del escapo (LE): longitud máxima del escapo, excluyendo su cóndilo basal. Relacionado con la capacidad sensorial 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 colecta 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 (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).

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).

Los atributos ecológicos a partir de los cuales se caracterizaron los gremios funcionales se obtuvieron teniendo en cuenta observaciones de campo y datos bibliográficos (Andersen 1995; Bestelmeyer y Wiens 1996; Silvestre *et al.* 2003). Se seleccionaron nueve 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 1).



Fig. 2. Detalle de los caracteres morfométricos medidos para los análisis de diversidad funcional. LW = Longitud de Weber; DO = diámetro del ojo; DM = distancia del ojo a la

base mandibular; LF = largo del fémur III; LE = largo del escapo; AC = ancho de la cabeza; DE = distancia entre los ojos; LM = largo de la mandíbula.

Tabla 1. Variables ecológicas con sus categorías 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	8-Patrullera
2-Cultivadora hongo a partir de hojas frescas	9-Focal
3-Cultivadora hongo a partir de materia en descomposición	10-Críptica
4-Depredadora generalizada, necrófaga	11-Nómada
5-Depredadora especializada	
6-Omnívora, detritívora	
7-Frutos y semillas	
C) Localización del nido	D) Forma de reclutamiento
12-Arbóreo o en plantas de pequeño porte	16-Solitaria
13-Tronco podrido, leño caído, paja	17-Reclutamiento parcial
14-Subterráneo, bajo piedra, dentro de otros nidos	18-Reclutamiento masivo
15-Diversificado	19-Legionaria
E) Estructuras especializadas	F) Tamaño
20-Glándulas para defensa química	27-Mínimo (< 1mm)
21-Aparato de aguijón	28-Pequeño (1 a 2mm)
22-Mandíbula trampa	29-Mediano (2 a 3mm)
23-Tegumento esclerotizado; espinas	30-Grande (> 3mm)
24-Coloración críptica; camuflaje	
25-Visión desarrollada aumentada	
26-Tegumento esclerotizado; disco cefálico	
G) Metodología de recolección	H) Comportamiento
31-Manual	35-Agresiva
32-Golpeteo de Follaje	36-Oportunista
33-Mini-Winkler	37-Subordinada
34-Aspirado	
I) Selección de alimento	
38-Generalista	

Análisis de datos

Como medidas de la diversidad funcional de las comunidades, sobre la base de los rasgos funcionales obtenidos, se calculó la riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcional. Estos índices de diversidad funcional se determinaron con el paquete FD en la interfaz R Studio (RCoreTeam 2022). Para evaluar si existen diferencias significativas en estos parámetros asociados a los cambios en la cobertura del dosel se construyeron modelos lineales generales mixtos (MLGM). 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 las áreas boscosas (variable fija, cualitativa, con tres niveles) y las distintas transectas (variable aleatoria, cualitativa, con seis niveles). Por otro lado, las variables respuesta consideradas fueron la riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión funcionales. Estos modelos se realizaron con la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* en la interfaz de R Studio (Brooks *et al.* 2017).

Después de coleccionar los datos sobre biología de las especies, se construyó una matriz con la lista de las especies y las variables funcionales consideradas (Tabla 1). Con esta matriz se realizó un análisis de clúster a través de la técnica de agrupamiento jerárquico, que permitió reunir 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 (5). Se probaron varios niveles de cortes (2, 4.5, 3.5), que se descartaron por formar un gran número de grupos con solo 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 R Studio (RCoreTeam 2022). Finalmente se visualizó el dendrograma utilizando la función *fviz_dend* del paquete *factoextra* en la interfaz R Studio (Kassambara y Mundt 2020). Este análisis se utilizaró para poder definir todos los gremios presentes en el estudio.

RESULTADOS

Se identificaron seis subfamilias, ocho tribus, 15 géneros y 25 especies/morfoespecies (Tabla 2; Fig. 3). El número de especies por subfamilias fueron: Myrmicinae (S= 11); Formicinae (S= 6), Ponerinae (S= 4), Dolichoderinae (S= 1), Dorylinae (S=1) y Pseudomyrmicinae (S=2). Los géneros con mayor riqueza específica fueron *Camponotus* Mayr con 4 especies y *Cephalotes* Latreille con 3 especies. El área boscosa con mayor riqueza fue el Bosque con cobertura de dosel Baja, donde se recolectaron 16 especies, de las cuales cinco resultaron exclusivas de este bosque.

De las 25 especies/morfoespecies identificadas, ocho se reportan por primera vez para la provincia del Chaco: *Amoimyrmex bruchi* (Forel, 1912), *Anochetus neglectus* Emery 1894, *Cephalotes persimilis* De Andrade 1999, *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804), *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), *Brachymyrmex musculus* Forel 1899, *Nesomyrmex echinatinodis* (Forel, 1886) y *Pheidole obscurithorax* Naves 1985. Se reportan un nuevo género para la provincia del Chaco, *Apterostigma* Mayr 1865. Además, se cita por primera vez en Argentina la especie *Labidus spininodis* (Emery, 1890).

Diversidad funcional

Los cuatro parámetros de diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión) no presentaron diferencias significativas asociadas al gradiente cobertura arbórea del parque nacional el Impenetrable (Tabla 3). En los modelos, la distribución binomial negativa fue la que mejor se ajustó a la distribución de los datos en los parámetros analizados (Tabla 4).

Tabla 3. Índices de diversidad funcional (DF) para cada una de las áreas boscosas muestreadas en el Parque Nacional el Impenetrable, Argentina. Periodo 2021.

Ambiente	FEve	FDiv	FDis	FRic
BCA	0.92	0.85	0.29	1.16E ⁻¹²
BCI	0.87	0.88	0.29	2.35E ⁻⁰⁸
BCB	0.92	0.86	0.27	4.20E ⁻¹⁷

Diversidad Funcional (DF): equitatividad (FEve), divergencia (FDiv), dispersión (FDis) y riqueza (FRic).
Bosques: Áreas boscosas con coberturas altas (BCA): Áreas boscosas con coberturas intermedia (BCI): Áreas boscosas con coberturas baja (BCB)

Tabla 4. 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 del gradiente cobertura arbórea sobre los parámetros de Diversidad Funcional: riqueza (FRic), equitatividad (FEve), divergencia (FDiv) y dispersión (FDis) de los ensambles de hormigas en las áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable. Chaco, Argentina. En negritas se marcan los modelos que mejor se ajustaron.

	Poisson		Binomial negativa		Conway-Maxwell	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
FRic	24.2	25.5	19.8	22.2	25.7	28.3
FEve	39.3	39.2	33.3	39.7	37.9	40.2
FDiv	48.9	51.2	39.4	48.8	46.2	52.4

FDIs	42.4	50.7	31.9	40.4	39.5	49.9
------	------	------	-------------	-------------	------	------



Fig. 3: Nuevos registros de especies y géneros para la provincia del Chaco y Argentina: **A)** *Amoimyrmex bruchi*; **B)** *Nesomyrmex echinatinodis*; **C)** *Anochetu neglectus*; **D)** *Cephalotes persimilis*; **E)** *Solenopsis geminata*; **F)** *Labidus spininodis*; **G)** *Apterostigma* sp.; **H)** *Brachymyrmex musculus*.

Tabla 2. Lista de especies identificadas en las áreas boscosas del PN El Impenetrable. * Nueva especie registrada para el Chaco; ** nuevo género registrado para el Chaco; *** nuevo registro para el país.

Subfamilia	Género	Especie	BCA	BCI	BCB	
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex</i>	<i>D. brunneus</i>		x		
Dorylinae	<i>Labidus</i>	<i>L. spininodis</i> ***	x			
Ectatomminae	<i>Ectatomma</i>	<i>E. edentatum</i>	x			
		<i>E. permagnum</i> *	x			
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i>	<i>B. musculus</i> *	x	x	x	
		<i>B. patagonicus</i>	x	x	x	
	<i>Camponotus</i>	<i>Ca. blandus</i>	x		x	
		<i>Ca. cameroni</i>	x	x	x	
<i>Ca. crassus</i>		x	x			
Myrmicinae	<i>Amoimyrmex</i>	<i>Am. bruchi</i> *			x	
		<i>Apterostigma</i>	<i>Apterostigma</i> sp. **	x		
	<i>Crematogaster</i>	<i>Cr. distans</i>				x
		<i>Cr. rochai</i>				x
		<i>Ce. borgmeieri</i>				x
	<i>Cephalotes</i>	<i>Ce. persimilis</i> *				x
		<i>Ce. pusillus</i>	x	x		x
<i>Nesomyrmex</i>		<i>N. echinatinodis</i> *	x			
Ponerinae	<i>Pheidole</i>	<i>Ph. obscurithorax</i> *	x	x	x	
		<i>Ph. radoszkowskii</i>	x	x	x	
	<i>Solenopsis</i>	<i>S. geminata</i> *	x		x	
	<i>Anochetus</i>	<i>An. neglectus</i> *			x	
	<i>Pachycondyla</i>	<i>Pa. harpax</i> *			x	
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex</i>	<i>Ps. gracilis</i>		x		
		<i>Ps. termitarius</i>			x	

Bosques: Áreas boscosas con coberturas altas (BCA): Áreas boscosas con coberturas intermedia (BCI): Áreas boscosas con coberturas baja (BCB)

Estructura de gremios

El análisis de clúster empleando un nivel de corte de 5 definió seis gremios funcionales de especies de hormigas a partir del conjunto de variables seleccionadas (Fig. 4).

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 áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable.

Cazadores solitarios: Grupo formado por las especies: *Camponotus blandus* Smith 1858, *Ectatomma permagnum* Forel 1908, *Pseudomyrmex gracilis* Fabricius 1804, *Ps. termitarius* Smith 1855. Estas especies son depredadoras generalistas, con un patrullaje solitario, tamaño mediano o grande, de comportamiento mayoritariamente agresivo.

Cazadores grupales: Grupo formado por las especies: *Anochetus neglectus*, *Camponotus cameroni* Forel 1892, *Ca. substitutus* Emery 1894, *Ca. crassus* Mayr 1862, *Crematogaster distans* Mayr 1870, *Cr. rochai* Forel 1903, *Pachycondyla harpax*, *Solenopsis geminata*. Estas especies patrullan activamente el área cercana a los nidos para forrajear, forma de reclutamiento en tándem o parcial, tipo de defensas químicas ya sea mediante ácido poro o aguijón asociado a una glándula de veneno, tamaño de pequeño a mediano, generalmente de comportamiento agresivo, pero son desplazadas de las fuentes de recursos por especies dominantes. Las especies de este grupo son generalistas.

Cefalotinas: Grupo formado por el género *Cephalotes*, el cual incluye a las especies *Ce. borgmeieri* (Kempf, 1951), *Ce. persimilis* y *Ce. pusillus* (Klug, 1824). Estas especies se caracterizan por presentar un exoesqueleto muy esclerotizado, son especies exclusivamente arbóreas (nidifican y forrajean en los árboles). Sus nidos constan de pequeñas galerías naturales o dejadas por insectos barrenadores en las ramas. Estas hormigas presentan un disco cefálico que utilizan para obturar la entrada del nido en caso de un ataque.

Brachymyrmecinas: Grupo formado por el género *Brachymyrmex*, incluye las especies *Br. musculus* y *Br. patagonicus* Mayr 1868. Estas especies se caracterizan por ser hormigas muy pequeñas con un comportamiento oportunista subordinado, son atraídas principalmente por los recursos azucarados, aunque son generalistas, tienen colonias pequeñas pero muy próximas entre sí y nidifican en una gran variedad de lugares.

Legionarias: Grupo formado por la especie *Labidus spinioidis*. Esta especie se caracteriza por tener una actividad de forrajeo nómada y un reclutamiento de tipo legionario. Son depredadoras generalistas con un forrajeo epigeo, poseen un comportamiento agresivo, desplazan y depredan a todas las especies en el suelo cuando marchan.

Dominantes: Grupo formado por las especies *Amoimyrmex bruchi*, *Dorymyrmex brunneus* Forel 1908, *Ectatomma edentatum* Roger 1863, *Nesomyrmex echinatinodis*, *Pheidole obscurithorax* y *Ph. radoszkowskii* Mayr 1884. Estas especies se caracterizan por tener un comportamiento agresivo y un forrajeo epigeo, en su mayoría nidifican de forma subterránea con excepción de *N. echinatinodis*. Son especies patrulleras con actividad focal y reclutamiento principalmente masivo y ejercen un monopolio sobre el recurso alimenticio, son especies de tamaño mediano, generalistas y omnívoras con excepción de *A. bruchi* que se especializa en el cultivo de hongos a partir de hojas frescas.

Se observó una disminución en el número de gremios en las áreas boscosas con mayor cobertura. El área BCA, con características más húmedas debido a su cercanía al río Bermejo,

presenta una distribución más equitativa de las especies dentro de los gremios. Si bien están presentes todos los gremios, dos de ellos son gremios inestables (*Legionarias* y *Cefalotina*). En las áreas boscosas BCI y BCB se observaron cinco de los seis gremios (gremio de las *Legionarias* ausentes), siendo las cazadoras las dominantes (Tabla 5).

La riqueza de especie fue mayor en el BCA, con un total de 16 especies/morfoespecies identificadas, siendo el género más diverso *Cephalotes* (S=3). El siguiente bosque con mayor riqueza fue el 1, con un total de 12 especies, siendo el género más diverso *Camponotus* (S=3), al igual que lo obtenido en el bosque 2 (Tabla 2).

Tabla 5. Gremios de Formicidae presentes en los tres bosques estudiados. Celdas negras representan los *gremios estables* en cada categoría (soportados por dos o más especies), celdas grises representan los *gremios inestables* soportados por una especie, las celdas blancas representan ausencia.

GREMIOS	BCA	BCI	BCB
Cazadoras solitarias	2	1	2
Cazadoras grupales	2	3	6
Cefalotinas	1	1	3
Brachymyrmecinas	2	2	2
Legionarias	1		
Dominantes	3	4	3
TOTAL especies	12	11	16

Bosques: Áreas boscosas con coberturas altas (BCA): Áreas boscosas con coberturas intermedia (BCI): Áreas boscosas con coberturas baja (BCB)

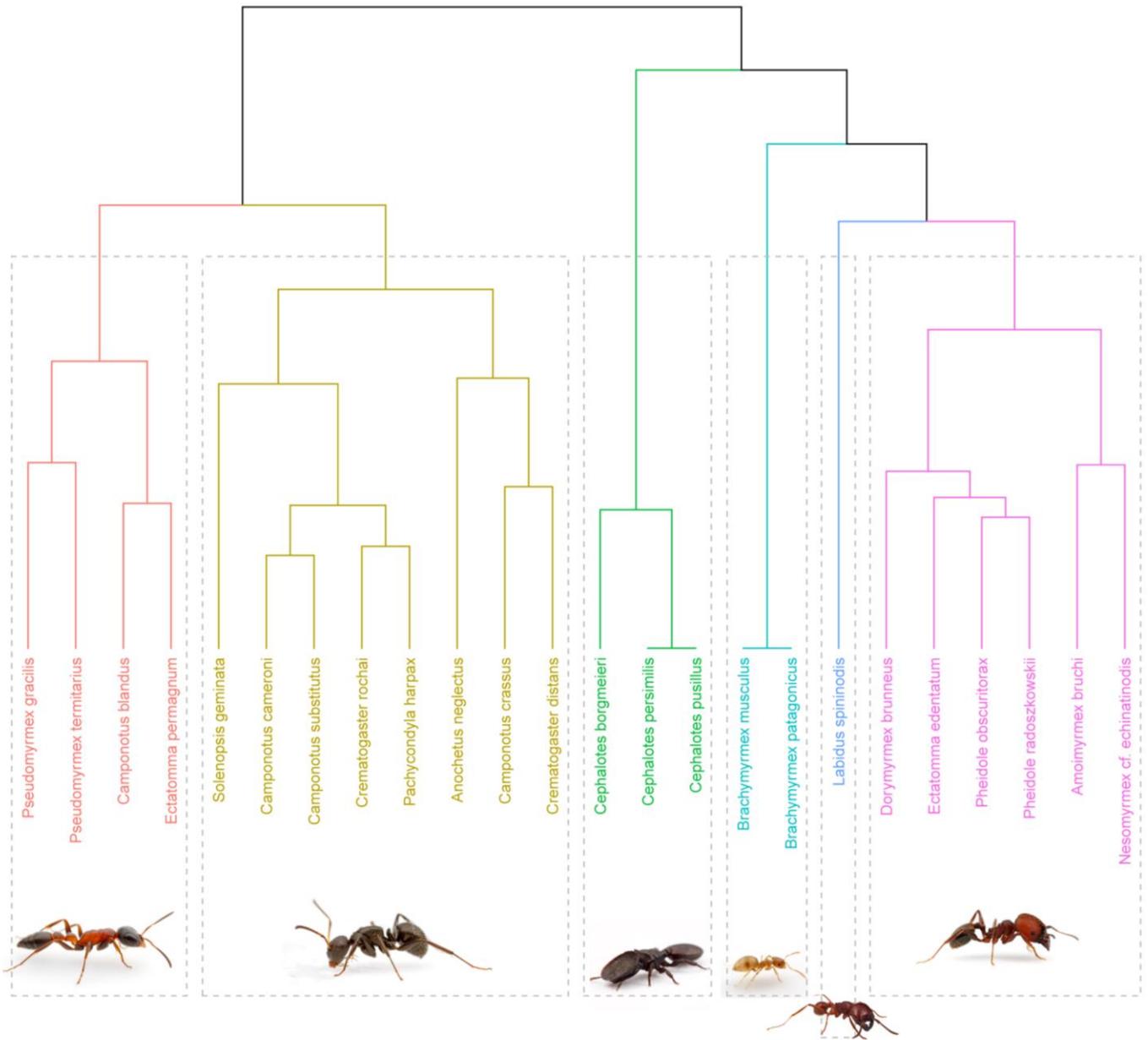


Fig. 4. Análisis de clúster que muestra las relaciones entre 24 especies de hormigas recolectadas en el PN El Impenetrable, Argentina. Periodo 2021. Especies pertenecientes a un mismo gremio son indicadas con el mismo color. La línea de puntos marca el valor de corte definido para las agrupaciones formadas.

DISCUSIÓN

De las 16 subfamilias identificadas a nivel mundial (Bolton 2020), en la Argentina se registra el 62% (10/16) (Cuezzo y Larrea 2019), de las cuales, en el presente estudio se registraron 43.75% (7/16). El presente trabajo reporta valores de riqueza de especie similares a los encontrados en las áreas boscosas de Colonia Benítez (n=21) (Gómez Lutz y Godoy 2010). Sin embargo, otros estudios realizados en áreas más extensas de la Argentina reportan valores más altos de especies para áreas boscosas (Calcaterra *et al.* 2021, n = 60; Larrea 2022, n = 108).

En relación con los parámetros de diversidad funcional analizados (riqueza, equitatividad, divergencia y dispersión), estos responden de igual forma a las variaciones en la cobertura del dosel, reconociéndose una leve disminución en los valores de los parámetros, aunque no se reportaron diferencias significativas. Esta pequeña diferencia podría explicarse por el aumento de la diversidad asociada a los disturbios, producto de la colonización o proliferación de especies dominantes (Connell 1978; Hobbs 1992).

La divergencia funcional alta en las áreas boscosas de mayor cobertura podría indicar un mayor grado de diferenciación de nicho. Esto indicaría que existe un aumento en la estabilidad del ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos por las especies (Mason *et al.* 2005). Sin embargo, estas diferencias no son estadísticamente significativa. Resultados similares se reportan para estudios de hormigas en la región (Larrea 2021).

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 seis grupos, con un total de cuatro gremios estables para el área boscosa de mayor cobertura, tres para las áreas boscosas con cobertura intermedia del parque y cinco para el bosque con cobertura baja del dosel. Estos resultados nos permiten aproximarnos a comprender los servicios ecosistémicos más representativos en estas áreas boscosas. Entre los numerosos servicios ecosistémicos detallados por Elizalde *et al.* (2020) en este estudio se reconocieron los siguientes: la depredación, el control de la microfauna, la descomposición, el reciclado de los nutrientes y la defoliación (Elizalde *et al.* 2020).

La ausencia de las *Legionarias* en las áreas boscosas con cobertura de dosel intermedio y baja podría corresponderse con la marcada presencia de especies de los gremios de las *Cazadoras grupales* y las *Dominantes*, mostrando una alta competencia por los recursos y dejando posiblemente desprovisto de presas suficientes al gremio de las *Legionarias*. La escases de recursos también podría responder a un efecto del estrés hídrico, la composición de los bosques, la densidad del estrato de hojarasca, estos factores afectan a la abundancia y diversidad de la microfauna conformada por artrópodos y pequeños

vertebrados y a su regeneración (Castro y Espinosa, 2016; Diodato y Fuster, 2016). Todo esto podría afectar negativamente al gremio de las *Legionarias* debido a que son especies nómades muy dependiente a la velocidad de renovación de recursos de las áreas boscosas (Cardoso do Nascimento *et al.* 2004).

Tres de los cinco gremios identificados presentan comportamientos predadores. Sin embargo, difieren en el comportamiento de reclutamiento morfológicas y otras características etológicas lo que sugiere que solo presentan un solapamiento parcial del nicho. Cuando esto sucede las especies terminan convergiendo en su utilización sin mucha competencia entre ellas (Connell, 1980; Silvestre *et al.* 2003).

Al comparar la estructura de gremios del presente estudio con los trabajos realizados por Silvestre *et al.* (2003) y Larrea (2022) se observan variaciones como la ausencia de determinados grupos, la ausencia de especies fuera de los agrupamientos principales y la agregación de grupos en un solo gremio. La ausencia del grupo *especialistas mínimas de suelo*, el cual en el trabajo de Silvestre *et al.* (2003) está representado por especies de los géneros *Acropyga* Roger y *Carebara* Westwood, era esperable debido a que en este estudio no se registraron especies pertenecientes a estos géneros. Los gremios reportados por Silvestre *et al.* (2003) y Larrea (2022) que se conservan sin cambios en este estudio son los de las *Legionarias* y las *Cefalotinas*, ambos El resto de los gremios muestra una interesante heterogeneidad debido a la combinación de grupos. El caso más interesante es la ausencia del grupo de las *Cortadoras* (reportado por Silvestre *et al.* 2003; y Larrea 2022) habiéndose registrado una especie que presenta este comportamiento trófico. Sin embargo, como resultado de las medidas de los parámetros morfológicos y etológicos, este grupo se encuentra incluido dentro del gremio de las *Dominantes*. Esto puede deberse a que posee otras características funcionales compartidas con los miembros de este grupo, como ser el reclutamiento masivo, la actitud agresiva para ejercer monopolio sobre el recurso y el tegumento fuertemente esclerotizado exhibiendo espinas. Por otro lado, El gremio de las *Cazadoras Solitarias* esta conformados por representantes de tres gremios definidos por Silvestre (2003) (*Pseudomyrmecinas*, las *Ectatomminas* y *Camponotinas*). Además, en este estudio se pudo observar la combinación del grupo de las *Camponotinas generalistas* + *Dominantes de suelo* + *Poneromorfas generalistas* reportados por silvestre (2003) en el gremio de las *Cazadoras Grupales*. La conformación de este grupo se podría explicar por el comportamiento de reclutamiento en tándem a masivo, una gran territorialidad y defensa mediante el uso de sustancias químicas utilizando la inoculación de veneno mediante aguijones o rociado de ácido fórmico a través del acidoporo.

En conjunto, estos hallazgos destacan la importancia de continuar investigando la diversidad de las hormigas en el Parque Nacional El Impenetrable y evaluar como esta puede variar a lo largo de diferentes gradientes. Este estudio sienta las bases para futuras investigaciones sobre la ecología y biología de estos insectos en otros ambientes de esta importante área protegida.

CONCLUSIÓN

Este inventario nos permite poner en contexto la diversidad de especies presentes en cada gremio de hormigas reportados para las áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable. Representado el primer aporte a nivel específico para el conocimiento de la composición y la estructura de los ensambles de formícidos en áreas boscosas del Parque Nacional El Impenetrable.

El trabajo aportó ocho nuevos registros de hormigas para el Chaco y un nuevo registro para la Argentina, lo que representa un importante aporte al conocimiento de la mirmecofauna de la región.

Los índices de diversidad funcional no muestran variaciones significativas entre las tres áreas boscosas estudiadas, pero se observa una tendencia a un aumento en la diversidad funcional asociada las variaciones en la cobertura del dosel de las áreas boscosas del Parque.

La estructura de gremios mantuvo intactos grupos con una biología muy particular y fusionó otros tantos citados en los trabajos de Silvestre (*et al.* 2003) y Larrea (2022) dando como resultado grupos muy heterogéneos a nivel de especies.

Los gremios que mantuvieron una estabilidad en los tres tipos de bosques estudiados fueron el de las *Dominantes*, las *Brachymyrmicinas* y las *Cazadoras grupales*. El gremio con mayor inestabilidad y que no estaba presente en todas las áreas boscosas fue el de las *Legionarias*.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, S. 1994. Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology* 69, 451-471
- 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. Page (T. Opera lilloana 56, Fundación Miguel Lillo, Ed.). Tucumán, Argentina.
- 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.
- BESTELMEYER, B.T. Y WIENS, J.A. 1996. The Effects of Land Use on the Structure of GroundForaging Ant Communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6, 1225-1240.
- CADOTTE, M. W., K. CARSCADDEN, y N. MIROTCHEV. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- CARDOSO DO NASCIMENTO, I., DELABIE, J. H. C., FIÚZA FERREIRA, P. S. Y CASTRO DELLA LUCIA, T. M. 2004. Mating Flight Seasonality in the Genus *Labidus* (Hymenoptera: Formicidae) at Minas Gerais, in the Brazilian Atlantic Forest Biome, and *Labidus nero*, Junior Synonym of *Labidus mars*. *Sociobiology* 44(3): 615-622.

- 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>
- CASTRO, A., y ESPINOSA, C. I. 2016. Seasonal dynamics of invertebrates along an altitudinal gradient in a tropical dry scrub. *ECOSISTEMAS*, 25(2), 35-45.
- 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>
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 131-138.
- CUEZZO, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae Dolichoderinae). *Sociobiology* 35, 197-275
- 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>
- 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.
- DIODATO, L., & FUSTER, A. 2016. Composición del ensamble de insectos del dosel de bosques subtropicales secos del Chaco semiárido, Argentina. *Caldasia*, 38(1), 197-210.
- 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(5), 1418-1441.
- FUSTER, A. 2012. Especies de hormigas asociadas a *Prosopis ruscifolia* Griseb en ambientes salinos del Chaco Semiárido. *Quebracho* 20, 29-38.
- GOMEZ LUTZ MC y GODOY MC 2010. Diversidad y grupos funcionales de Formicidae (Insecta, Hymenoptera) de la reserva natural educativa Colonia Benítez (Provincia del Chaco, Argentina). *Rev FABICIB* 14:180-195.
- HAENE, E. 2018. Inventario florístico del Parque Nacional El Impenetrable, Chaco, Argentina. Relevamiento fotográfico de marzo de 2013. Buenos Aires, 115 páginas.
- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ, T. R. LOVELAND, A. KOMMAREDDY, A. EGOROV, L. CHINI, C. O. JUSTICE, y J. R. G. TOWNSHEND. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853.
- HEINONEN, S. y ITURRALDE T. 2015. Parque Nacional El Impenetrable: una manera participativa de constituir Parques Nacionales. Informe Ambiental 2015. FARN (Fundación Ambiental y Recursos Naturales).
- HOBBS, R. J. y HUENNEKE, L. F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*. Vol. 6, Nro. 3.
- KASSAMBARA, A. y MUNDT, F. 2020. Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. R package version.
- 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.
- 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. 2022. Influencia de la intervención antrópica sobre la diversidad morfológica y estructura espacial de ensamblajes de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en selvas en galería del Chaco Húmedo. Universidad Nacional Del Nordeste.
- MAECHLER, M., ROUSSEUW, 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.rproject.org/package=cluster>
- 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>
- 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
- 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)
- SAUCEDO, G., CARDOZO O. y BONDAR C.E. 2021. Análisis multitemporal de coberturas de la tierra en el Parque Nacional El Impenetrable, Provincia del Chaco. *Contribuciones Científicas GAEA* 33, 22-30.
- 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>
- 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>
- 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>
- 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.
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- WILSON, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, United States.