

Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del bosque tropical lluvioso de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica

Pablo R Gutiérrez-Martínez

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. E-mail: pablorgmbiol@hotmail.com.

Resumen

GUTIÉRREZ-MARTÍNEZ PR. 2014. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del bosque tropical lluvioso de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica. ENTOMOTROPICA 29(2): 69-76.

Cada vez es más común el uso de algunos grupos taxonómicos como bioindicadores de cambios en el hábitat. La ausencia o presencia de especies de hormigas puede ser indicativa de perturbaciones. Se capturaron hormigas en un sitio alterado y uno sin alterar. Se determinaron 33 especies de hormigas de un total de 347 individuos. Se cuantificó la diversidad mediante los índices de Menhinick y el de Margalef, también la semejanza entre sitios mediante los índices de Jaccard y Raup-Crick. Se determinaron las especies indicadoras y detectoras utilizando el método de Valor Indicador; además se comparó la preferencia de las especies por el sitio. Se determinó la abundancia de hormigas con respecto al gradiente altitudinal. La abundancia fue mayor en el camino que en el bosque, mientras que la riqueza de especies y la diversidad fue similar en ambos sitios, no así su composición. Se considera *Aphaenogaster araneoides* especie indicadora y a *Pachycondyla impressa* y *Gnamptogenys strigata* especies detectoras para el bosque. Se capturó *Aphaenogaster araneoides*, *Gnamptogenys strigata* e *Hypoponera nitidula* tanto en el camino como en el bosque. *Odontomachus meinerti* y *Pachycondyla aenescens* sólo se capturaron en el estrato más elevado del bosque. Se considera este estudio de importancia básica para investigaciones de la diversidad y biología de hormigas.

Palabras clave adicionales: Abundancia, conservación, ecosistemas, microclimático.

Abstract

GUTIÉRREZ-MARTÍNEZ PR. 2014. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the tropical rainforest of the Alberto Manuel Brenes Biological Reserve, Costa Rica. ENTOMOTROPICA 29(2): 69-76.

It has become increasingly more common to use some taxa as bioindicators of habitat changes. The absence or presence of ant species may be indicative of disturbances. Ants were captured in an altered site (path) and in one unchanged (forest). Thirty three ant species from a total of 347 individuals were determined. Diversity was quantified by indices of Margalef and Menhinick, and the similarity between sites using the Jaccard and Raup - Crick. Detector and indicator species were determined using the Indicator Value method, and site preference of species was compared. Ant abundance relative to elevation gradient was determined. Abundance was higher in the path than in the forest, while species richness and diversity were similar at both sites, not its composition. *Aphaenogaster araneoides* is considered an indicator species and *Pachycondyla impressa* and *Gnamptogenys strigata* sensing for forest species. *Aphaenogaster araneoides*, *Gnamptogenys strigata* and *Hypoponera nitidula* were found at both sides, the path and the forest. *Odontomachus meinerti* and *Pachycondyla aenescens* were only captured in the highest tier layer of the forest. This study is considered of basic importance for research in diversity and biology of ants.

Additional key words: Abundance, conservation, ecosystems, microclimate.

Introducción

Las hormigas son un grupo muy diverso, tanto funcional como taxonómico, con una biomasa del entorno del 10 al 15 % de la biomasa animal de la mayoría de los ecosistemas (Gutiérrez-Martínez 2013). Integran un componente importante en la biodiversidad tanto como depredadores de invertebrados o como herbívoros (Hanson y Longino 2006, Brady et al. 2006), y conforman una gran variedad de interacciones tróficas (Gutiérrez-Martínez 2013, Gutiérrez-Martínez y Acuña-Sánchez 2013).

La ausencia o presencia de especies de hormigas puede ser indicativo de perturbaciones en el hábitat (Estrada y Fernández 1999, Arcila y Lozano-Zambrano 2003). La mayoría de las especies de bosques tropicales en zonas deforestadas, se ven afectadas por los cambios microclimáticos y por la oferta de recursos, por lo que se distribuyen en relación al tipo de vegetación y el gradiente altitudinal (Guerrero y Sarmiento 2010). Las especies indicadoras y detectoras pueden ser usadas para evaluar atributos relacionados a cambios en el hábitat y dar una noción del grado de conservación y perturbación (Dufrene y Legendre 1997, Granados-Chaves 2007, Tejeda-Cruz et al. 2008).

Sabiendo que las hormigas son sensibles a alteraciones de su nicho (Matienzo et al. 2010), se pretende comparar la influencia de la altitud, ya que esta actúa como limitante en la distribución de algunas especies (Guerrero y Sarmiento 2010). Así mismo, se evaluará el uso de las hormigas como bioindicadores, tomando en cuenta la riqueza de hormigas en un bosque lluvioso (en un sendero con un mínimo de alteración y un sitio alterado; en este caso, la ruta de acceso a la estación). Además, conocer la preferencia de las especies por el sitio, la diversidad y la similitud entre los sitios, de acuerdo a la presencia de especies de hormigas.

La siguiente investigación se considera de importancia básica para estudios de la diversidad y biología de las hormigas. Estudios similares no han sido realizados antes en Costa Rica. Se espera impulsar el estudio de las hormigas en el bosque húmedo en el Trópico Costarricense.

Materiales y métodos

La recolecta de especímenes se realizó del 10 al 12 de mayo del 2013 en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Cordillera de Tilarán, Costa Rica (10° 13' 7,56" N; 84° 35' 50,52" O). Altitud entre los 600 y 1 640 m, humedad relativa del 98 %, precipitación anual total de 3 500 mm y temperatura anual promedio de 21 °C, zona de vida de bosque pluvial premontano (Brenes y Di Stéfano 2006).

Se eligieron dos sitios separados entre sí a una distancia aproximada de 10 kilómetros, el primer sitio fue el bosque en el sendero terciopelo, este presentaba un mínimo de alteración y contaba con densa vegetación de hoja ancha, árboles y palmeras; la altitud varió entre los 900 y 1 150 m. El segundo sitio fue el camino o calle de tierra, que se encuentra a partir de la entrada de la reserva biológica, utilizado para la movilización a pie o por vehículos doble tracción, con un alto grado de alteración debido a la deforestación para la creación del camino; la altitud varió entre 800 y 900 m. En cada sitio se hizo un transepto de 600 m, en cada transepto se colocaron 20 trampas separadas por 30 m una de la otra, se usó una red de golpe en la vegetación a ras de suelo a lo largo de ambos transeptos para aumentar las capturas, dando un golpe de red por paso. En cada sitio donde se colocaron las trampas se midió la altitud (m). Se usó trampas Pitfall (Culebra et al. 2009), con una pequeña cantidad de alcohol con agua y jabón, no se usó ningún sebo para obtener una captura aleatoria de las hormigas, no determinada por su preferencia alimenticia. Las trampas se recogieron luego de 24 horas. Los especímenes se separaron y almacenaron en frascos con alcohol al 75 % para

su posterior identificación y se determinaron mediante las fotografías y descripciones de Longino (2013). Los individuos recolectados se conservan en la colección de enseñanza en el Laboratorio de Entomología de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. El análisis de la información se realizó utilizando el programa PAST 2.17 (Hammer et al. 2001). Se cuantificó la diversidad con el índice de Menhinick y el índice de Margalef (Ramírez 2006). La semejanza entre sitios se determinó con el índice de Jaccard (Villareal et al. 2006) y el índice de *Raup-Crick* (Castañeda et al. 2007). Se usó el método de Valor Indicador, mediante el cual las especies se asignaron al sitio donde se obtuvo el mayor valor, con valores altos (≥ 50) se les consideran indicadores de ese sitio, las especies intermedias (≥ 25 pero < 50) se consideran detectoras (Dufrene and Legendre 1997, Tejeda-Cruz et al. 2008). Se comparó la preferencia de las especies por sitio mediante la prueba Chi cuadrado. Se comparó la abundancia y riqueza de especies según la altitud del sitio de recolecta.

Resultados

Se recolectaron 347 hormigas, 197 en el camino y 151 en el bosque, encontrándose diferencias en la abundancia ($\chi^2 = 6.08$, $gl=1$, $p < 0.05$). La riqueza de especies en el camino fue 22 y en el bosque 17, sin presentar diferencias significativas ($\chi^2 = 0.64$, $gl=1$, $p = 0.42$). Se detectaron 33 especies, pertenecientes a 15 géneros. Como solo se hizo una recolecta tanto la abundancia y la riqueza de especies, fue baja y poco representativa para ambientes tropicales. La similitud de los sitios fue baja, casi disimilar (Jaccard=0.18, Raup-Crick=0). No se presentaron diferencias significativas en la diversidad obtenida con el índice de Menhinick (1,38 para el bosque y 1,57 para el camino) ($\chi^2 = 0.01$, $gl=1$, $p = 0.91$), ni con el índice de diversidad Margalef (3,19 para el bosque y 3,97 para el camino) ($\chi^2 = 0.08$, $gl=1$, $p = 0.77$).

Se considera *Aphaenogaster araneoides* indicadora para bosque, con Valor Indicador de 85 %. *Pachycondyla harpax* y *Pachycondyla verenae* se consideran especies detectoras para sitio alterado, mientras que *Pachycondyla impressa* y *Gnamptogenys strigata* especies detectoras para el bosque. Se encontró diferencias significativas en las especies anteriores en cuanto a su presencia en los sitios (Cuadro 1). Se capturó *Aphaenogaster araneoides*, *Gnamptogenys strigata* y *Hypoponera nitidula* tanto en camino como en bosque y en las distintas alturas de muestreo (entre 800 y 900 m, entre 900 y 1 050 m y entre 1 050 y 1 150 m) (Cuadro 2).

Discusión

Se encontró similitud en el número de especies, mientras la composición de las especies, es decir su presencia y ausencia, fue muy distinta. Lo anterior, a pesar de que el camino muestra alteraciones debido a las zonas deforestadas, era de esperarse, ya que se sabe que las hormigas se encuentran en una gran variedad de ecosistemas y que la composición de las especies puede variar según las cualidades del hábitat (Vanegas y Medardo 2010). El índice de Menhinick y el de Margalef se basan en la relación entre el número de especies y el total de individuos observados (Ramírez 2006), lo que se refleja en la similitud, ya que en el estudio no se encontró diferencias significativas en el número de especies entre sitios. Las hormigas se distribuyen principalmente en rangos estrechos de hábitat con respecto a factores ambientales que los conforman, las diferencias de especies son provocadas por esos factores y factores de estrés (Arcila y Lozano-Zambrano 2003), como es, en este caso, la deforestación a lo largo del camino o la calle de tierra a la estación. La disimilitud entre los sitios que indican los índices de Jaccard y Raup-Crick se basa en la presencia o ausencia de especies (Cascales-Miñana 2010), y en este estudio se ve una baja cantidad de especies compartidas (solo 6 especies de las 33 encontradas).

Cuadro 1. Valor Indicador (V.I.; %), preferencia de sitio (prueba χ^2) y número de individuos (N) de las especies de hormigas capturadas en el camino y el bosque de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes.

Taxón	Camino		Bosque		χ^2	Probabilidad
	N	V.I.	N	V.I.		
<i>Aphaenogaster araneoides</i> *	1	0	108	85	105	<0,05
<i>Atta cephalotes</i>	3	5	0	0	3	0,083
<i>Camponotus fastigatus</i>	1	5	0	0	1	0,317
<i>Camponotus</i> JTL-053	1	5	0	0	1	0,317
<i>Crematogaster longispina</i>	1	5	0	0	1	0,317
<i>Cyphomyrmex salvini</i>	6	16	1	12	4	0,059
<i>Eciton burchellii foreli</i>	115	5	0	0	115	<0,05
<i>Gnamptogenys strigata</i> ***	3	3	14	27	7	<0,05
<i>Gnamptogenys tornata</i>	9	19	0	0	9	<0,05
<i>Hypoponera nitidula</i>	2	1	5	17	1	0,257
<i>Nylanderia</i> JTL-001	2	6	1	2	0	0,564
<i>Octostruma</i> JTL-001 ms. (Cf. <i>balzani</i>)	1	5	0	0	1	0,317
<i>Odontomachus erythrocephalus</i>	13	19	0	0	13	<0,05
<i>Odontomachus meinerti</i>	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pachycondyla aenescens</i>	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pachycondyla crenata</i>	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pachycondyla harpax</i> **	7	33	0	0	7	<0,05
<i>Pachycondyla impressa</i> ***	0	0	8	29	8	<0,05
<i>Pachycondyla verena</i> **	8	29	0	0	8	<0,05
<i>Pheidole</i> sp. 01	4	10	0	0	4	<0,05
<i>Pheidole</i> sp. 02	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pheidole</i> sp. 03	1	5	0	0	1	0,317
<i>Pheidole</i> sp. 04	0	0	2	5	2	0,157
<i>Pheidole</i> sp. 05	0	0	2	5	2	0,157
<i>Pheidole</i> sp. 06	0	0	2	5	2	0,157
<i>Pheidole</i> sp. 07	9	19	0	0	9	<0,05
<i>Pheidole</i> sp. 08	3	5	0	0	3	0,083
<i>Pheidole</i> sp. 09	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pheidole</i> sp. 10	0	0	1	5	1	0,317
<i>Pheidole</i> sp. 11	2	3	1	2	0	0,564
<i>Pheidole</i> sp. 12	0	0	1	5	1	0,317
<i>Procrystocerus batesi</i>	1	5	0	0	1	0,317
<i>Wasmannia auropunctata</i>	4	10	0	0	4	<0,05

* Indicadora, ** detectora de camino, *** detectora de bosque.

La hormiga *Aphaenogaster araneoides* puede alertar sobre cambios en el ambiente, se cree que tiene el potencial para indicar perturbaciones en el bosque (Tejeda-Cruz et al. 2008) y es muy común y abundante en los bosques húmedos

de Costa Rica; anidan en el suelo, en colonias de alrededor de 250 individuos y se pueden encontrar hasta los 1 400 m (MacGlynn et al. 2002), cuentan con múltiples nidos en el suelo y se mueven de uno a otro, ampliando

Cuadro 2. Abundancia relativa (%) de las hormigas capturadas en cada rango de altura mediante trampas Pitfall, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes.

Taxón	Camino	Bosque	
	800-900 m	900-1 050 m	1 050-1 150 m
<i>Aphaenogaster araneoides</i> **	0,54	64,81	77,53
<i>Atta cephalotes</i> *	0	0	0
<i>Camponotus fastigatus</i> *	0	0	0
<i>Camponotus</i> JTL-053*	0	0	0
<i>Crematogaster longispina</i>	0,54	0	0
<i>Cyphomyrmex salvini</i> **	3,24	0	0
<i>Eciton burchellii foreli</i>	62,16	0	0
<i>Gnamptogenys strigata</i>	1,62	16,67	5,62
<i>Gnamptogenys tornata</i> *	3,78	0	0
<i>Hypoponera nitidula</i>	1,08	1,85	4,49
<i>Nylanderia</i> JTL-001*	0,54	1,85	0
<i>Octostruma balzani</i>	0,54	0	0
<i>Odontomachus erythrocephalus</i>	7,03	0	0
<i>Odontomachus meinerti</i>	0	0	1,12
<i>Pachycondyla aenescens</i>	0	0	1,12
<i>Pachycondyla crenata</i> **	0	0	0
<i>Pachycondyla harpax</i>	3,78	0	0
<i>Pachycondyla impressa</i>	0	7,41	4,49
<i>Pachycondyla verena</i>	4,32	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 01	2,16	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 02	0	1,85	0
<i>Pheidole</i> sp. 03	0,54	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 04**	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 05	0	0	2,25
<i>Pheidole</i> sp. 06	0	0	2,25
<i>Pheidole</i> sp. 07*	3,24	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 08	1,62	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 09	0	0	1,12
<i>Pheidole</i> sp. 10	0	1,85	0
<i>Pheidole</i> sp. 11	1,08	1,85	0
<i>Pheidole</i> sp. 12	0	1,85	0
<i>Procryptocerus batesi</i> *	0	0	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	2,16	0	0

(No se incluye la Abundancia Relativa de las capturadas con red de golpe: *camino, **bosque).

su distribución, lo que aumenta su rango de caza y recolecta (Longino 2013). Por otro lado, *Pachycondyla impressa* se considera detectora para bosques, es muy común en zonas boscosas, aunque también se le ha visto en sitios alterados

(Arcila y Lozano-Zambrano 2003, Mackay y Mackay 2010), esta especie podría indicarnos cambios graduales del hábitat debido a su frecuencia en zonas boscosas (Tejeda-Cruz et al. 2008).

No siempre las especies más abundantes son las mejores bioindicadoras (Tejeda-Cruz et al. 2008). *Odontomachus meinerti* y *Pachycondyla aenescens*, a pesar de tener Valor Indicador bajo, se encuentran principalmente en zonas boscosas, (*Pachycondyla aenescens* por encima de los 1 000 m (Mackay and Mackay 2010)), aun así, su baja frecuencia las haría inadecuadas como indicadoras (Tejeda-Cruz et al. 2008). Cabe destacar que de esas especie, solo se capturó un individuo en el estrato altitudinal más elevado, es posible que se sientan más cómodas ante factores relacionados al sitio, como la temperatura, humedad relativa e incluso la pendiente, siendo cada factor determinante en su distribución (Guerrero y Sarmiento 2010). Se considera especie detectora de sitio alterado a *Pachycondyla harpax*, se sabe que es habitual en sitios alterados (Arcila y Lozano-Zambrano 2003), pero es posible encontrarla en una gran variedad de ambientes (Mackay y Mackay 2010); sus colonias fluctúan entre 15 y 100 individuos, por lo que se dificulta su captura (García-Pérez et al. 1997).

El mayor valor de abundancia en el camino fue de *Eciton burchellii foreli*. El total de individuos de esta especie se capturó en la misma trampa, lo que puede estar relacionado con el tamaño de la colonia y su comportamiento nómada. Se cree que en el momento de la colecta se encontraban de paso por la zona y se sabe que sus colonias pueden superar los 200 000 individuos; estas hormigas se movilizan por senderos de caza de hasta varios metros de ancho (Powell y Franks 2007) y es común alrededor de los 800 m en la vertiente caribe costarricense (Meisel 2006). Por otro lado, la presencia en el camino de *Wasmannia auropunctata* nos puede dar una perspectiva del grado de alteración, ya que esta especie se reconoce por su presencia en sitios alterados y se ha relacionado con el desplazamiento de otras especies por competencia y explotación de recursos (Achury et al. 2008).

Para tener una buena interpretación del uso de las hormigas como indicadores se debe tener en cuenta su organización social y tamaño de la colonia, además saber reconocer la diferencia entre fluctuaciones normales en la población y las relacionadas a perturbaciones del hábitat (Arcila y Lozano-Zambrano 2003). Por otro lado, en este estudio se tomaron en cuenta hormigas del suelo atrapadas con trampas Pitfall y de vegetación a ras de suelo mediante red de golpe, por lo que se recomienda, para investigaciones a posteriori, la recolecta de hormigas arborícolas, monitoreo en distintas épocas del año, incluir otras variables como tipo de suelo y cantidad de hojarasca y tomar en cuenta otros sitios con cualidades similares para determinar si las especies propuestas como indicadoras y detectoras se comportan de la misma manera. Se sugiere estudiar el comportamiento y monitorear las especies que se proponen como detectoras e indicadoras. También se recomienda para posteriores investigaciones, tomar en cuenta el rol funcional (tamaño de los individuos, tamaño de la colonia, y grupo trófico).

Se concluye que las hormigas de la reserva cumplen con las cualidades apropiadas para ser buenas bioindicadoras, ya que muchas de estas mostraron preferencia a ciertas condiciones ambientales, facilidad de muestreo e identificación (Estrada y Fernández 1999). La especie *Aphaenogaster araneoides* es la principal especie en el bosque ya que se recolectó en la totalidad de las trampas del sitio sin alterar y solo se encontró un individuo en el camino y podría ser la especie más importante reconocida durante el estudio. Esta hormiga es un importante omnívoro generalista, carroñero y depredadora de pequeños artrópodos (Longino 2013). Se considera que las trampas Pitfall son un método eficaz para la captura de hormigas del suelo, esto a pesar de no usar sebo, la abundancia de esos insectos las convierte en un grupo fácil de captura y estudio.

Referencias

- ACHURY P, CHACÓN DE ULLOA P, ARCILA AM. 2008. Composición de hormigas e interacciones competitivas con *Wasmannia auropunctata* en fragmentos de bosque seco tropical. *Revista Colombiana de Entomología* 34(2): 209-216.
- ARCILA AM, LOZANO-ZAMBRANO FH. 2003. Hormigas como herramientas para la bioindicación y el monitoreo. En: F Fernández (ed.). Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. pp. 159-166.
- BRADY S, SCHULTZ T, FISHER B, WARD P. 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(48): 18172-18177.
- BRENES LC, DI STÉFANO JF. 2006. Posible influencia de los remanentes en la estructura poblacional y distribución del árbol gigante *Warszewiczia uxpanapensis*, Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(4): 1179-1188.
- CASCALES-MIÑANA B. 2010. Testing similarity coefficients for analysis of the fossil record using clustering methods: the Palaeozoic flora as a study case. *Revista Española de Paleontología* 25(1): 19-39.
- CASTAÑEDA CL, ARELLANO GC, SÁNCHEZ EI. 2007. Efecto de una quema controlada en los artrópodos epígeos de pasturas en la SAIS Túpac Amaru, Junín-Perú. *Ecología Aplicada* 6(1-2): 47-58.
- CULEBRA SA, CATALANO P, SGARBI C, VERZERO F, BLONDEL D, RICCI M, ANTONINI A. 2009. Utilización de trampas Pitfall con distintos atrayentes alimentarios para el monitoreo de hormigas en sistemas pastoriles. *Boletín de Sanidad Vegetal-Plagas* 35: 187-192.
- DUFRENE M, LEGENDRE P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- ESTRADA C, FERNÁNDEZ C. 1999. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 47(1-2): 189-201.
- GARCÍA-PÉREZ JA, BLANCO-PIÑÓN A, MERCADO-HERNÁNDEZ R, BADII M. 1997. El comportamiento de *Pachycondyla harpax* Fabr. sobre *Gnathamitermes tubiformans* Buckley en condiciones de cautiverio. *Southwestern Entomologist* 22(3): 345-353.
- GRANADOS-CHAVES J. 2007. Escarabajos del estiércol como bioindicadores del impacto ambiental causado por cultivos en la región atlántica de Costa Rica. [Tesis de Grado]. Universidad EARTH, Costa Rica. 72 p.
- GUERRERO RJ, SARMIENTO CE. 2010. Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana* 26(2): 279-302.
- GUTIÉRREZ-MARTÍNEZ PR. 2013. Actividad de la hormiga *Linepithema dispertitum* (Hymenoptera: Formicidae) a lo largo del día y en diferentes estados de inflorescencia de *Heliconia rostrata* (Heliconiaceae). *Cuadernos de Investigación UNED* 5(1): 57-61.
- GUTIÉRREZ-MARTÍNEZ PR, ACUÑA-SÁNCHEZ D. 2013. Patrones diarios de actividad de la hormiga Azteca constructor (Hymenoptera: Formicidae) y su relación con la presencia de alimento. *Cuadernos de Investigación UNED* 5(2): 217-225.
- HAMMER Ø, HARPER DAT, RYAN PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electrónica* 4(1): 1-9
- HANSON PE, LONGINO JT. 2006. Hormigas (Formicidae). In: PE Hanson & ID Gauld (eds.). Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of American Entomological Institute. Florida, United States of America. pp. 644-694.
- LONGINO JT. 2013. Ants of Costa Rica. [Internet]. Available from: <http://www.evergreen.edu/ants>.
- MCGLYNN TP, HOOVER JR, JASPER GS, KELLY MS, POLIS AM, SPANGLER CM, WATSON BJ. 2002. Resource heterogeneity affects demography of the Costa Rican ant *Aphaenogaster araneoides*. *Journal of Tropical Ecology* 18: 231-244.
- MACKAY WP, MACKAY EE. 2010. The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellon Press. Lewiston. 642 p.
- MATIENZO Y, SIMONETTI JA, VÁZQUEZ LL. 2010. Caracterización de las mirmecofauna y su relación con las practicas adoptadas en un sistema de producción agrícola urbano. *Fitosanidad* 14(4): 219-227.
- MEISEL JE. 2006. Thermal ecology of the neotropical army ant *Eciton Burchelli*. *Ecological Applications* 16(3): 913-922.

- POWELL E, FRANKS NR. 2007. How a few help all: living pothole plugs speed prey delivery in the army ant *Eciton burchellii*. *Animal Behaviour* 77(6): 1067-1076.
- RAMÍREZ GA. 2006. Ecología: Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Editorial Pontificia Universidad Javeriana. Colombia. 273 p.
- TEJEDA-CRUZ C, MEHLTRETER K, SOSA VJ. 2008. Indicadores ecológicos multitaxonómicos. En: Manson RH, Fernández- Ortiz V, Gallina S & Mehlreter K (eds.). Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, manejo y conservación. Instituto Nacional de Ecología. México. pp. 271-278.
- VANEGAS B, MEDARDO A. 2010. Efecto de la complejidad del hábitat en la composición de la comunidad de hormigas en bosques premontanos en el área de influencia de la Central Hidroeléctrica Porce II. [Tesis de Grado]. Universidad Nacional de Colombia. 110 p.
- VILLARREAL H, ÁLVAREZ M, CÓRDOBA S, ESCOBAR F, FAGUA G, GAST F, MENDOZA H, OSPINA M, UMAÑA AM. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2ª ed. Colombia. 236 p.