



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

COMUNIDADES DE HORMIGAS  
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) Y TERMITAS  
(INSECTA: ISOPTERA) DE LA FRACCIÓN  
LEÑOSA DE LA HOJARASCA EN UNA SELVA  
DE VERACRUZ

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
**B I Ó L O G O**  
P R E S E N T A:  
**JOSÉ AMADOR MENDOZA**



DIRECTORA DE TESIS: M. en C. PATRICIA ROJAS  
FERNÁNDEZ

2004



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Comunidades de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) y termitas (Insecta: Isoptera) de la fracción leñosa de la hojarasca en una selva de Veracruz"

realizado por José Amador Mendoza

con número de cuenta 09852669-1 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario M. en C. Patricia Rojas Fernández

Propietario Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Propietario Dra. Nora Elizabeth Galindo Miranda

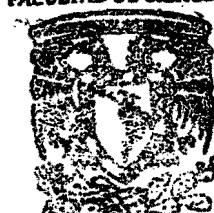
Suplente Dra. Alicia Callejas Chavero

Suplente M. en C. Alicia Rojas Ascencio

Consejo Departamental de Biología

M. EN C. JUAN MANUEL RODRIGUEZ CHAVEZ

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

Este trabajo fue realizado en el **Instituto de Ecología, A. C. (INECOL)**, en el Departamento de Biología de Suelos bajo la dirección de la M. en C. Patricia Rojas Fernández y apoyado con una beca-tesis de licenciatura de ésta institución.

## **Dedicatoria:**

*A mi Papá: por haberme inculcado la “capacidad de asombro”, además de haber sido siempre un PADRE EJEMPLAR.*

*A mi Mamá: por haber dedicado gran parte de su tiempo a la ardua labor de mi formación académica y por darme todo su amor.*

*A Myri: por tu incansable apoyo, tu sinceridad y tu amor, gracias por pasar conmigo los mejores momentos de mi vida.*

*Los amo.*

## **Agradecimientos a:**

- M. en C. Patricia Rojas, a quien admiro, por haberme aceptado como alumno antes de conocerme, además de transmitirme su conocimiento y experiencia en esta gran labor de escribir una tesis.
- Mis sinodales: Dra. Gabriela Castaño, Dra. Nora Galindo, M. en C. Alicia Rojas y Dra. Alicia Callejas por sus atinados comentarios en la revisión de este trabajo, sin ellos la tesis hubiera quedado incompleta.
- Dra. Nora Galindo, M. en C. Alicia Rojas y Dr. Juan Márquez por brindarme los conocimientos y el gusto por los artrópodos.
- Dr. Carlos Fragoso por su asesoría en la realización de los análisis estadísticos de los datos.
- Dr. Héctor Moya por compartir conmigo sus conocimientos sobre los programas computacionales, los cuales son necesarios hoy día para realizar casi cualquier trabajo de investigación.
- Biol. Antonio Ángeles, por haberme apoyado un sinnúmero de veces durante la realización de la tesis.
- Dra. Isabelle Barois por su amistad y la oportunidad que me brindo.
- Victoria Méndez "Vicky" por todo el apoyo en el rollo del papeleo administrativo y sobre todo por su amistad.
- Mis compañeros del Departamento de Biología de Suelos: Mary, Yadeneiro, Angel, Rocío, Dr. Roger Guevara, Fabiana, Martín, Pepe Toño, Benito y Yadira, por su amistad.
- Myri, Alejandro ("Dr. Boldo"), Fermín, Mayely, Enrique, Toño y Daniel por haberme ayudado con el laborioso trabajo de campo.
- La banda tesista y anexos: Iván, Sheila, Arturo, Carlo, Lety, Luz, Regina, Mónica y Claudia por alejarme del trabajo cuando éste se volvía monótono y acercarme al "reven".
- Don Enrique y "Tacho" por las facilidades prestadas y su hospitalidad mientras realicé el trabajo de campo en el CICOLMA.

## INDICE

Resumen	2
I. Introducción	3
II. Justificación	4
III. Objetivos	5
3.1 Objetivo general	5
3.2 Objetivos particulares	5
IV. Antecedentes	6
4.1 La caída de hojarasca y la biota desintegrada	6
4.2 Las hormigas y las termitas en los ecosistemas tropicales	8
4.3 Generalidades de hormigas y termitas	9
4.4 Las ramas de la hojarasca como recurso para hormigas y termitas	12
4.5 Interacciones entre hormigas y termitas	14
V. Zona de estudio	16
5.1 Localización	16
5.2 Clima	16
5.3 Geología	17
5.4 Vegetación	18
5.5 Fauna	18
VI. Métodos	19
6.1 Trabajo de campo	19
6.1.1 Colectas	19
6.1.2 Factores abióticos	20
6.2 Trabajo de laboratorio	20
6.2.1 Procesamiento de material	20
6.2.2 Análisis estadísticos de los datos	21
VII Resultados	22
7.1 Estructura de la comunidad y patrones estacionales	22
7.1.1 Riqueza y Composición	22
7.1.2 Abundancia y Espectro trófico	25
7.2 Abundancia del recurso	26
7.3 Convivencia de los grupos	29
7.4 Atributos de las ramas y ocupación	32
7.4.1 Grado de descomposición	32
7.4.2 Longitud	34
7.4.3 Diámetro	37
7.5 Descripción del sitio	40
7.6 Factores físicos	42
VIII. Discusión	45
8.1 Estructura de la comunidad	45
8.2 Descripción del recurso	45
8.3 Proceso de coexistencia	46
8.4 Atributos de las ramas	46
8.5 Patrones de preferencia	47
8.5.1 Hormigas	47
8.5.2 Termitas	48
8.6 Variación estacional	49
IX. Conclusiones	50
X. Perspectivas	52
XI. Literatura citada	53
XII. Apéndices	60

## Resumen

El presente estudio se llevó a cabo en la selva mediana subcaducifolia de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz. Durante Septiembre de 2002 y Abril del 2003, meses que corresponden con la época de lluvias y de secas respectivamente. El objetivo fue buscar patrones generales de composición y distribución de las hormigas y termitas que anidan en las ramas de la hojarasca.

En cada época se recolectaron las ramas provenientes de 30 cuadrantes de 1m<sup>2</sup>, ubicados a lo largo de tres transectos de 100m, estas ramas se agruparon de acuerdo a clases de tamaño respecto a su longitud, su diámetro y su grado de descomposición (arbitrario), registrándose la presencia o ausencia de hormigas y termitas, además en cada cuadrante se cuantificaron la luminosidad, la humedad relativa y la temperatura ambiental y del suelo, para explorar la variación estacional.

Se encontraron 30 especies de hormigas agrupadas en tres subfamilias y cinco de termitas pertenecientes a tres familias. Las hormigas más abundantes fueron *Hypoponera nuditula* y *Solenopsis* sp. 1 ambas de hábitos tróficos depredadores. Las termitas más abundantes fueron *Amitermes cryptodon* y *Heterotermes aureus*. Se encontraron grandes variaciones estacionales que causaron una disminución drástica en el promedio de ramas por m<sup>2</sup>, en el promedio de nidos por m<sup>2</sup> y en número de especies por m<sup>2</sup> de la temporada de lluvias a la de secas, para ambos grupos de insectos.

Solo el 30% de las ramas estuvieron habitadas por hormigas y/o termitas, siendo mayor la proporción de ramas habitadas por hormigas en lluvias y por termitas en secas.

Las hormigas tienden a ocupar ramas de mayor diámetro y por ocupar ramas del grado III. Las termitas prefirieron las ramas con diámetros entre 1 y 6cm, de mayores longitudes, sin importar el grado de descomposición.

Ambos grupos se evitan en este ambiente y tal parece que no existe competencia entre ellos por las ramas.

## I. Introducción

Las termitas y las hormigas son insectos sociales que habitan las ramas en descomposición (Byrne 1994, Kaspari 1996, Yamada et al. 2003). Ambos grupos son sumamente importantes en la dinámica de los ecosistemas tropicales (Hölldobler y Wilson 1990, Bignell y Eggleton 2000). Las termitas componen uno de los principales consumidores de madera, por otro lado, las hormigas son uno de los organismos más frecuentes y por su carácter depredador regulan las poblaciones de gran cantidad de insectos, incluyendo las termitas.

Así, se piensa que como las hormigas regulan las poblaciones de termitas y otros desintegradores, podrían influir indirectamente el proceso de descomposición. Sin embargo son escasos los estudios que abordan sobre este tema.

Como parte de un estudio más amplio de descomposición, el cual se desarrolla en el Departamento de Biología de Suelos del Instituto de Ecología, A.C., este trabajo estuvo enfocado en buscar patrones generales de composición y distribución de las hormigas y las termitas que anidan en las ramas de la hojarasca, además se explora el tipo de interacción que existe entre estos insectos en este microambiente. El estudio se llevó a cabo en una selva tropical seca muy estacional que se localizada en la costa del estado de Veracruz.

En este trabajo se plantea que las termitas y las hormigas sostienen algún tipo de interacción en la fracción leñosa de la hojarasca, en particular se piensa que es la competencia por las ramas en función de que ambos grupos de insectos la utilizan como recurso, las termitas la utilizan como sitio de anidación y alimentación y las hormigas como refugio y sitio de anidación.

Este planteamiento esta basado en observaciones previas realizadas en la selva mediana subcaducifolia de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz, en las cuales se vio que algunas especies de hormigas y termitas utilizan las ramas que han caído del dosel.



## **II. Justificación**

Este estudio es el primero en su tipo que se realiza en México, y es de los únicos trabajos a nivel mundial que están encaminados a buscar patrones de relación entre hormigas y termitas.

Como un primer paso hacia el conocimiento de este sistema, este estudio está encaminado a buscar patrones de distribución de las termitas y las hormigas de la parte leñosa de la hojarasca de una selva mediana subcaducifolia de la costa de Veracruz, México. Como parte indispensable se hará primero una caracterización de las comunidades en cuanto a riqueza específica, composición y abundancia. Al ser sus principales depredadoras, se puede pensar que la presencia de hormigas en las ramas podría estar afectando las poblaciones de termitas y en consecuencia el proceso de descomposición de las ramas.

### **III. Objetivos e Hipótesis**

#### **3.1 Objetivo General**

Determinar la composición y la distribución de las comunidades de hormigas y termitas que viven en la fracción leñosa de la hojarasca de una selva mediana subcaducifolia de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz.

#### **3.2 Objetivos particulares**

1. Caracterizar las comunidades de termitas y hormigas de la leña en cuanto a: riqueza específica, composición faunística, abundancia y espectro trófico.
2. Determinar el grado de utilización por parte de cada uno de los grupos del recurso leña (como alimento o sitio de anidación).
3. Determinar qué patrones se presentan en estos dos grupos en los fragmentos de madera, es decir, de convivencia o evitación.
4. Identificar posibles preferencias por parte de estos dos grupos de insectos a tres atributos de la madera: longitud del segmento, diámetro y grado de descomposición (y sus combinaciones).
5. Determinar las variaciones estacionales en los patrones encontrados y encontrar su asociación con el cambio en los factores físicos.

Los objetivos 1 y 2 pretenden determinar algunas características de las comunidades de hormigas y termitas, por lo que no hemos considerado necesario formular ninguna hipótesis.

Para los objetivos 3, 4 y 5, y tomando en cuenta algunas características biológicas de estos insectos y algunos aspectos de la composición de la madera, hemos formulado las siguientes hipótesis:

1. Considerando que las hormigas son los principales depredadores de las termitas, se espera que la proporción de ramas habitadas por ambos grupos sea significativamente menor que la proporción de ramas habitadas por uno u otro grupo.
2. Considerando que la convivencia de estas especies es más posible si sus nidos no se encuentran contiguos, la probabilidad de que estos dos grupos se encuentren en una misma rama, aumentará con su longitud y en menor medida con su diámetro.
3. Considerando que las termitas pueden perforar la madera y que las hormigas utilizan madera que ya tiene huecos, las termitas ocuparán preferentemente las ramas con menor grado de descomposición (grado I, ver métodos), mientras que las hormigas lo harán en grados más avanzados (grados II y III).
4. Se espera encontrar variación estacional con respecto a la ocupación de las ramas, debido a que ambos grupos son sensibles a cambios ambientales. Considerando que durante la época de secas habrá mayor disponibilidad de fragmentos de madera con grado de descomposición I y menor con grado de descomposición II y III, se espera que el porcentaje de ramas ocupadas por termitas sea mayor que el ocupado por hormigas. Mientras que se espera lo contrario en la época de lluvias.

## IV. Antecedentes

### 4.1 La caída de hojarasca y la biota desintegradora

La hojarasca en el suelo se compone de diversas partes vegetales, tales como flores, frutos, hojas y una fracción leñosa, ésta última comprendida por las ramas. La caída de hojarasca en los ecosistemas tropicales, es un proceso importante en el ciclo de nutrientes, debido a que es el inicio de la reincorporación de la materia orgánica al suelo (Vitousek 1982, 1984). Es, además, uno de los procesos más importantes de la dinámica del ecosistema, ya que está en función de su productividad y de su fenología (Álvarez-Sánchez y Guevara 1985, Álvarez-Sánchez *et al.* 1992, Muñoz y Álvarez-Sánchez 1995).

Las estimaciones de la cantidad de hojarasca que cae en las selvas tropicales han arrojado valores que van desde 0.8 T ha<sup>-1</sup> hasta 15.3 T ha<sup>-1</sup> (Vitousek 1984).

Entre los principales factores que condicionan la caída de hojarasca se encuentran: la temperatura, la precipitación, la evapotranspiración, los cambios físico-químicos del suelo y la edad de las poblaciones vegetales (Rosenzweig 1968, Golley 1979, Álvarez-Sánchez y Harmon 2003).

Las distintas fracciones de hojarasca tienen una biota desintegradora asociada, que se alimenta de ellas y se encarga de incorporar los nutrientes al suelo. Entre estos organismos se encuentran principalmente hongos, bacterias, nemátodos, lombrices de tierra y artrópodos tales como larvas de escarabajos, milpiés y termitas (Swift 1977, Parks and Shaw 1996, Wolters 2001, Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003).

En particular, en la parte leñosa de la hojarasca se encuentran, además de su biota desintegradora, organismos que utilizan este recurso como refugio o sitio de alimentación, entre los cuales se encuentran arácnidos, larvas de dípteros y hormigas, principalmente (Dajoz 1978, Swift *et al.* 1984).

Ambas categorías de organismos, los que utilizan las ramas como alimento y los que las utilizan como refugio, en ocasiones pueden estar compitiendo por este

recurso, tal podría ser el caso de las termitas, que se alimentan de la madera, y de las diversas especies de hormigas, que utilizan este recurso como sitio de anidación.

#### **4.2 Las hormigas y las termitas en los ecosistemas tropicales**

Las hormigas y las termitas son los dos grupos de animales más abundantes en los ecosistemas tropicales, Fittkau & Klinge (1973) estimaron que su biomasa en la selva amazónica constituye una tercera parte de la biomasa animal total, superando así a los vertebrados.

Además, son organismos cruciales en los procesos edáficos; por ejemplo, Brown *et al.* (2001) los reconocen como ingenieros del ecosistema junto con las lombrices de tierra, por realizar cambios físicos y químicos en el suelo que controlan la disponibilidad de los recursos para otros organismos edáficos, incluyendo las plantas y sus raíces.

También participan en la regulación de los ciclos biogeoquímicos de elementos como el carbono, el nitrógeno y el fósforo aumentando así la fertilidad del suelo (Holt y Lepage 2000, Hiodo *et al.* 2001, Rojas 2001, 2003).

Otra característica que poseen estos grupos de insectos es que son buenos bioindicadores de perturbación, debido a que poseen atributos como: riqueza y abundancia altas, respuesta a cambios ambientales, facilidad de muestreo e importancia funcional en un ecosistema (Mackay *et al.* 1991, Palacios 2003, Kaspari & Majer 2000, Eggleton *et al.* 1995).

Otro aspecto que les da gran importancia tanto a las hormigas como a las termitas es, que algunas especies causan daños a cultivos de temporal y plantaciones forestales causando pérdidas económicas a gran escala (Márquez 1996, Méndez y Equihua 2001).

Las termitas por su parte son uno de los principales desintegradores de la materia vegetal en los ecosistemas (Bignell & Eggleton 2000), por otra parte, en algunos nidos de hormigas se ha observado que la descomposición ocurre más rápido ya que la abundancia de desintegradores (bacterias y hongos) es mayor que en el área circundante (Rojas 2003).

Estas son algunas de las características que hacen que las hormigas y las termitas sean muy importantes en los procesos ecológicos de los ecosistemas terrestres, en especial los de las regiones tropicales, en donde alcanzan su mayor abundancia y biomasa.

### **4.3 Generalidades de hormigas y termitas**

Las hormigas son insectos pertenecientes al orden Hymenoptera, en el que forman la familia Formicidae, grupo cosmopolita con más de 10,000 especies (Brown 2000). Para México se encuentran registradas 501 especies en la bibliografía, pero se estima que este número puede elevarse al doble (Rojas 1996).

Las hormigas son insectos eusociales, debido a que presentan las tres características propias de la eusocialidad: 1) división del trabajo reproductivo, 2) cooperación de los miembros de la colonia en el cuidado de los individuos jóvenes y 3) solapamiento de generaciones capaces de contribuir con el funcionamiento de la colonia (Wilson 1971).

Son características distintivas de su morfología el pedicelo abdominal formado por uno o dos segmentos (pedicelo y postpedicelo) con un nodo dorsal y las antenas geniculadas (acodadas). Todas las hormigas viven en colonias y poseen individuos reproductivos alados (reinas y machos) e individuos estériles (obreras y soldados); solamente en pocos casos los machos han perdido las alas y la casta obrera ha desaparecido (Fig. 1) (Hölldobler y Wilson 1990).

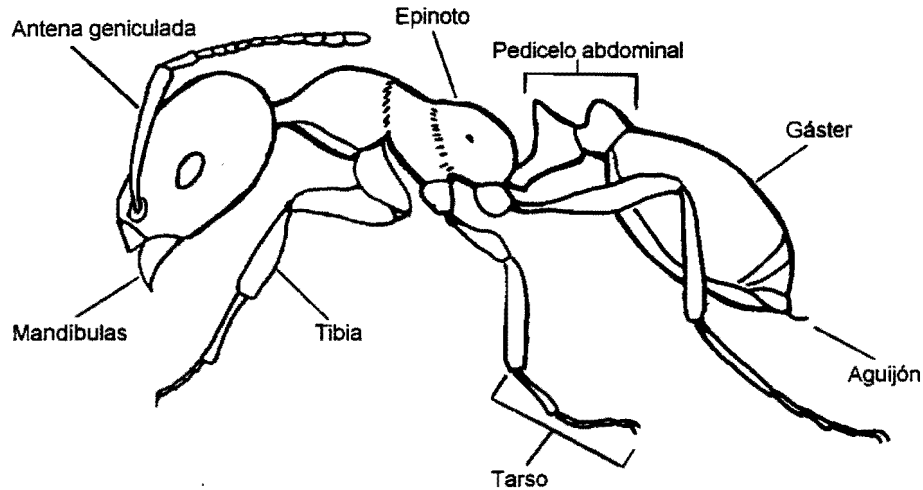


Figura 1. Esquema de una hormiga obrera idealizada. Modificado de Rojas (1991).

Otro rasgo característico es su polimorfismo, que es la existencia de dos o más castas funcionales diferentes dentro de un mismo sexo. En el caso de las hormigas es el sexo femenino el que se diferencia en castas y pueden ser mayores, medias o menores (Wilson 1971).

Las hormigas típicamente anidan en el suelo, aunque algunas lo hacen en los árboles, y, en menor proporción, algunas forman sus nidos en las ramas muertas que han caído del dosel. Los primeros dos tipos de nidos son mucho más estables temporal y espacialmente, mientras que las ramas son mucho más cambiantes, ya que son un recurso que está distribuido en parches y se descompone rápidamente, por lo que frecuentemente las colonias de hormigas se mudan de una rama a otra (Byrne 1994).

En cuanto a sus hábitos alimenticios, las hormigas tienen un espectro bastante amplio, ya que existen especies omnívoras, carnívoras, granívoras, micófagas y algunas parásitas (Hölldobler y Wilson 1990).

Las termitas son insectos ortopteroides, pertenecientes al orden Isoptera que posee alrededor de 2,750 especies descritas para el mundo y 95 especies para México (Canello y Myles 2000).

Al igual que las hormigas, las termitas son animales eusociales. Sus colonias consisten en individuos reproductivos funcionales (la pareja reproductora), obreras, soldados e individuos inmaduros (Krishna 1969, Wilson 1971, Thorne & Traniello 2003).

Morfológicamente tienen un plan corporal simple y generalizado, cuatro alas membranosas de igual tamaño, mandíbulas masticadoras y una placa molar trituradora, la castas obreras y soldados son ápteros (Fig. 2) (Canello y Myles 2000).

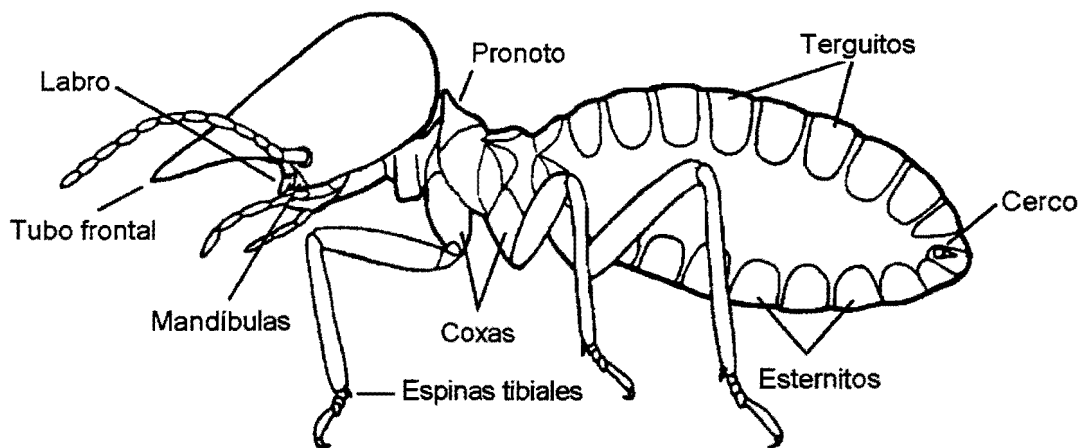


Figura 2. Esquema de una termita soldado del género *Nasutitermes*. Modificado de Constantino (2002).

Las termitas se distribuyen en su mayoría en las regiones tropicales, tanto en selvas, como pastizales, y un menor número en zonas templadas (Krishna 1969). Sus nidos pueden encontrarse en piezas de madera, sobre el suelo (epigeos), en los árboles (arborícolas) y debajo del suelo (subterráneos) (Bignell & Eggleton 2000).

Su alimentación está basada principalmente en materiales lignocelulósicos provenientes de plantas muertas, aunque algunas especies atacan árboles vivos, convirtiéndose en plagas forestales (Krishna 1969, Cibrián *et al.* 1995).



Las termitas se alimentan de 6 tipos de materiales: a) suelo, b) suelo y madera, c) madera, d) hojarasca, e) pasto y f) hongos (Wood 1969, Bignell & Eggleton 2000). Debido a este tipo de alimentación, las termitas son organismos muy importantes, puesto que reincorporan al suelo la materia vegetal, siendo así determinantes en los procesos de reciclamiento de nutrientes (Wood 1969, Brown *et al.* 2001).

#### **4.4 Las ramas de la hojarasca como recurso para las hormigas y las termitas**

La disponibilidad de ramas como recurso para las termitas y las hormigas varían temporal y espacialmente, y ellas pueden tener acceso a ellas dependiendo de dos factores claves: 1) la cantidad de ramas que caen en un momento determinado y 2) el grado de descomposición de cada rama.

La caída de hojarasca, incluyendo las ramas, es muy variable en el espacio y en el tiempo, aunque se pueden detectar patrones; por ejemplo Álvarez-Sánchez y Guevara (1985) encontraron dos periodos de mayor caída en una selva tropical lluviosa: uno durante la época de “nortes” y otro durante la de secas.

Por otro lado, el grado de descomposición de la madera puede ser determinante para que sea ocupada o no por alguno de estos grupos de insectos, ya que las comunidades desintegradoras de este recurso siguen un patrón de sucesión (Swift 1977, Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003,).

Así, tenemos que las termitas ocuparán madera menos descompuesta mientras que las hormigas sólo podrán anidar en ramas que tengan perforaciones previamente elaboradas por organismos de la biota desintegradora u otros agentes físicos o químicos, pero evitarán madera altamente descompuesta.

Se han realizado pocos estudios con las especies de hormigas y termitas que habitan las ramas que forman parte de la hojarasca y sólo algunos de ellos se han llevado a cabo en selvas tropicales:

Brühl *et al.* (1998) estudiaron las hormigas de 3 estratos (hojarasca, vegetación baja y dosel) en Borneo, donde observaron que el 25% de las especies está

restringido a un sólo estrato. Además, encontraron preferencia a nivel de subfamilia por estratos, siendo en la hojarasca Myrmicinae y Ponerinae las subfamilias predominantes. Al nivel de género, los más abundantes fueron *Pheidole*, *Strumigenys* e *Hypoponera*, para este mismo estrato.

Byrne (1994), estudiando las hormigas que anidan en pequeñas ramas en el suelo en Costa Rica, encontró que los nidos de hormigas de las ramas tienen densidades más bajas que los de las hormigas que anidan en el suelo y en los árboles. También encontró una correlación positiva entre el ancho de la rama y la densidad del nido (número de hormigas por rama). Además, concluyó que el recurso no es limitante ya que las hormigas utilizan solamente un 6.4% de las ramas disponibles, y que el movimiento de las colonias de una rama a otra era frecuente (entre 35 y 146 días). Las hormigas más abundantes fueron las omnívoras del género *Pheidole*. Conductualmente, observó que las hormigas estudiadas no son territoriales.

Kaspari (1996) estudió la dinámica de la perturbación en poblaciones de hormigas que viven en la hojarasca a escala de 1m<sup>2</sup>, en el cual encontró que las hormigas fundadoras aladas y los nidos satélites sin reina, tienen mayor capacidad para colonizar los sitios perturbados en comparación con las colonias adultas, a las que les toma mayor tiempo moverse. Observó también que los niveles de humedad deben influenciar las tasas de ocupación de nuevas ramas, ya que al disminuirse puede impedir la actividad de las hormigas.

Longino y Nadkarni (1990) hicieron una comparación entre las hormigas del suelo y las del dosel. Observaron diferencias en la composición taxonómica de las comunidades de estos dos estratos, aunque, las abundancias relativas de las especies de cada estrato fueron similares. Como en otros estudios, Myrmicinae fue la subfamilia que dominó en la mayoría de las muestras, siendo la mirmecofauna del suelo la dominante en cuanto a riqueza de especies.

También se han realizado diversos estudios con termitas que habitan las ramas, no obstante estos han sido abordados desde el punto de vista de la productividad, por ejemplo, Yamada *et al.* (2003) realizaron un estudio de abundancia y biomasa en madera muerta en Tailandia y observaron que las ramas de diámetros  $\geq 5\text{cm}$  tienen menor frecuencia, pero albergan mayor biomasa de termitas. También encontraron que sólo el 15% de las ramas encontradas está habitado por estos insectos. Once especies fueron recolectadas, de las cuales 2 fueron las más abundantes.

Hasta donde sabemos, no existen estudios sobre las comunidades de termitas y hormigas que se encuentran conviviendo en este ambiente tan particular.

#### **4.5 Interacciones entre hormigas y termitas**

Una comunidad se define como un conjunto de especies interactuantes que se encuentran en un sitio o localidad particular, además de que pueden ser reconocidas como entidades definidas desde el punto de vista taxonómico. Siguiendo esta definición, las especies que conforman una comunidad ecológica deben interactuar en un sentido en el que puedan ser consideradas como miembros de la misma (Morin 1999). Las interacciones ecológicas pueden influir en las especies de manera determinante en su morfología, conducta y ecología, ya que producen fuerzas selectivas que causan cambios evolutivos en los organismos (Thompson 2003).

Tanto las hormigas como las termitas sostienen una gran cantidad de interacciones con otros organismos y pueden ser de tres tipos: a) positivas, b) negativas y c) neutras (Begon *et al.* 1986):

a) Interacciones positivas.- Una interacción positiva se presenta cuando la relación resulta en un aumento de la adecuación de una o de las dos partes involucradas, como en el mutualismo y el comensalismo.

Por ejemplo, algunas hormigas sostienen interacciones mutualistas con acacias, en donde tanto la hormiga como la planta reciben beneficio y aumentan su

adecuación (Schultz & McGlynn. 2000). La mayoría de las termitas albergan simbioses (bacterias y protozoarios) en el tracto digestivo, que les permiten digerir la celulosa, interacción positiva para ambos organismos (Breznak & Brune 1994).

b) Interacciones negativas.- Una interacción negativa se presenta cuando la relación resulta en un decremento de la adecuación de una o de las dos partes involucradas, como en la depredación y la competencia.

Por ejemplo, varias especies de hormigas del género *Eciton* son depredadoras de poblaciones de artrópodos del suelo, los cuales se ven afectados al producirse esta interacción (Rojas y Cartas 1997). Por otro lado, algunas especies de termitas del género *Heterotermes* causan daños irreversibles en algunos árboles al alimentarse del tronco; en este caso el árbol se perjudica de esta interacción y disminuye su adecuación (Cibrián *et al.* 1995, Sayap 1999).

c) Interacciones neutras.- Una interacción neutra se presenta cuando la relación no produce cambios en la adecuación, como es el caso del amensalismo.

## V. Zona de estudio

### 5.1 Localización

El estudio se llevó a cabo en La Reserva Natural de La Mancha localizada entre los 19° 35' 12" a 19° 36' 18" N y 96° 22' 18" a 96° 23' 24" O, a 30 km al noreste de Ciudad José Cardel, en el municipio de Actopan, Veracruz (Fig. 3) (Castillo-Campos y Medina 2002).

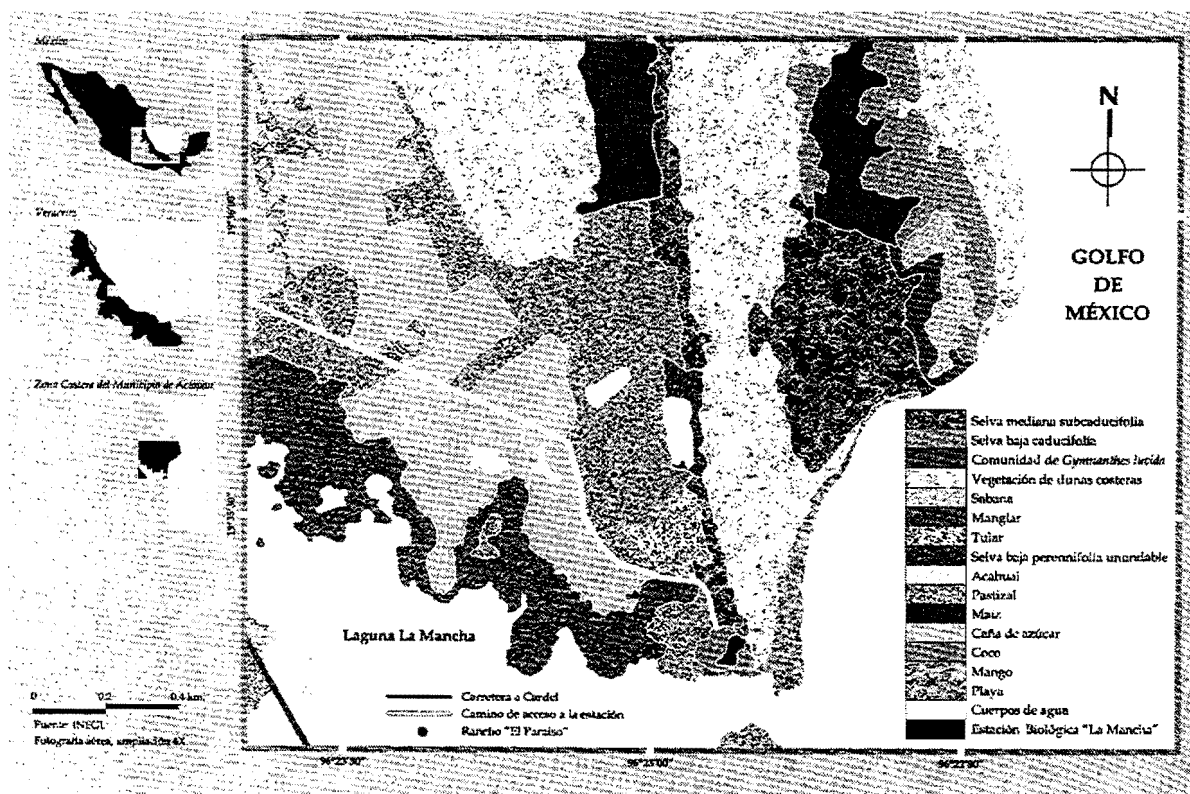


Figura 3. Mapa de localización, vegetación y uso del suelo de la Reserva Natural de la Mancha, Veracruz.  
Escala 1:37,500 tomado de Castillo-Campos y Medina (2002).

### 5.2 Clima

El clima de la zona es de tipo  $Aw_1 (w)(i)gw''$ , cálido subhúmedo con lluvias en verano y un cociente precipitación/temperatura (P/T) de 43.2 a 55.3, con un porcentaje de lluvia invernal menor de 5. La temperatura máxima extrema es de

34°C, la mínima extrema es de 16°C y la media anual varía entre 22 y 26°C. La precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Fig. 4) (García 1981, Gómez-Pompa 1972 citado por Castillo-Campos y Medina 2002).

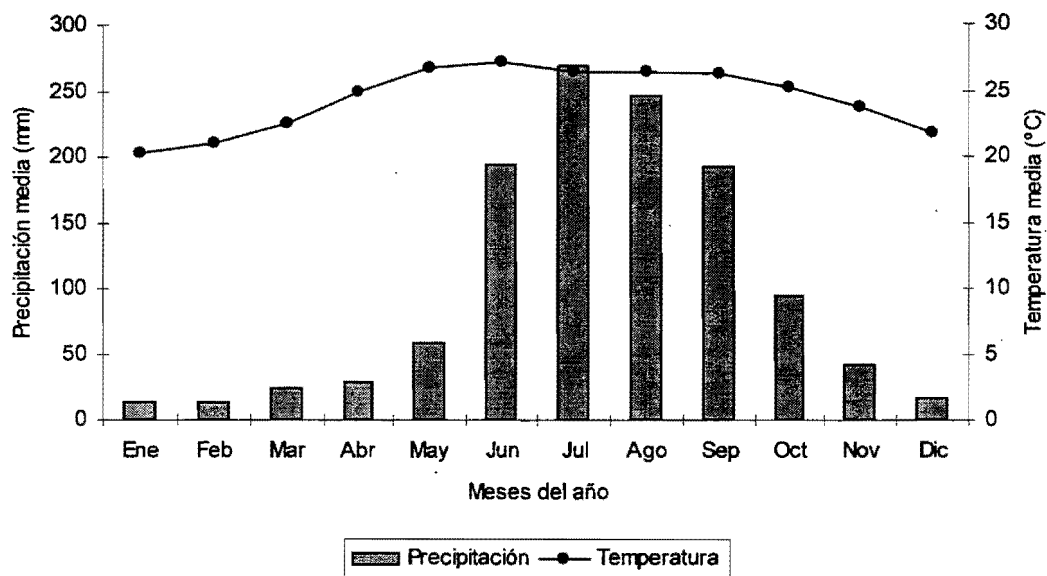


Figura 4. Climograma de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz.

### 5.3 Geología

Desde el punto de vista geomorfológico, la zona de la Reserva Natural de La Mancha corresponde a una sección de la planicie costera Sur del Golfo de México, en contacto con el macizo montañoso del Eje Neovolcánico Transversal.

El sitio de estudio se extiende sobre dunas transversales recientes, las cuales desplazaron a los antiguos cordones litorales y dunas parabólicas. Los suelos son rojizos, areno-arcillosos y profundos (CICOLMA, Geissert y Dubroeuq 1995 citado por Castillo-Campos y Medina 2002).

## 5.4 Vegetación

El tipo de vegetación corresponde a una selva mediana subcaducifolia, según la clasificación de Miranda y Hernández (1963), y constituye uno de los últimos relictos de selvas desarrolladas sobre suelos arenosos.

Esta comunidad vegetal se encuentra en la hondonada más plana y antigua de la Reserva, en un sustrato de suelo pardo-rojizo de los cordones de las dunas más antiguas. Tiene una superficie de 32 ha y los árboles predominantes son: *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Cedrela odorata*, *Ficus obtusifolia*, *Ginoria nudiflora*, *Gyrocarpus jatrophifolius*, *Tabebuia rosea* y *T. chrysantha*. (Novelo 1978, CICOLMA, Castillo-Campos y Medina 2002).

## 5.5 Fauna

Por su ubicación, la Reserva Natural de La Mancha, tiene una gran importancia zoogeográfica, ya que se encuentra situada en la vertiente sur de las cadenas montañosas que marcan los límites de distribución de algunos vertebrados. La porción costera, que en este lugar disminuye significativamente, constituye también un filtro para la distribución de otros vertebrados terrestres, sobre todo anfibios, reptiles, y mamíferos pequeños. Esta barrera ha sido considerada por algunos autores como el límite de la provincia Biótica Veracruzana (CICOLMA). En ella se presentan importantes especies de artrópodos, entre los cuales destacan por su participación en diversos procesos ecológicos las hormigas (110 especies registradas hasta el momento) y el cangrejo rojo *Gecarcinus lateralis*, importante consumidor de la hojarasca. Además, se han registrado en la Reserva un total de 345 especies de vertebrados (seis anfibios, 26 reptiles, 288 aves y 25 mamíferos). (CICOLMA).

## VI. Métodos

### 6.1 Trabajo de Campo

#### 6.1.1 Colectas

El trabajo de campo consistió en dos muestreos, uno durante la temporada de lluvias (septiembre de 2002) y otro durante la época seca (abril de 2003).

Dentro de la selva se trazaron 3 transectos paralelos de 100m, separados entre sí por 20m. En cada transecto se marcaron 10 cuadros de 1m<sup>2</sup> a intervalos de 10m. Este diseño se utilizó para unificar los protocolos de colecta propuestos por Jones y Eggleton (2000) para termitas y Agosti y Alonso (2000) para hormigas.

Se recogieron todas las ramas que cayeron dentro de cada cuadro, registrándose de cada una los siguientes parámetros: longitud, diámetro y grado de descomposición, este último fue arbitrario y tuvo tres categorías: I: poco o nada descompuesto, la madera estaba dura y no podía romperse fácilmente con las manos, se necesitaba usar una navaja, poseía la corteza, II: medianamente descompuesto, en el caso en el que la madera presentaba algunas perforaciones y no poseía corteza y III: muy descompuesto, cuando la rama era muy frágil y se rompía fácilmente sin el uso de herramientas y además poseía gran cantidad de perforaciones.

Una vez medidas todas las ramas del cuadrante, se procedió a romperlas en busca de hormigas y termitas, las cuales se recolectaron en frascos de 10ml con alcohol al 70%.

Extraída la fauna, se guardó la leña en bolsas de plástico para posteriormente secarla en el laboratorio a 70°C para obtener el peso seco, hasta que el peso se estabilizó. El peso seco se obtuvo de manera independiente para cada cuadrante.

Con el fin de hacer una caracterización general del sitio se tomaron muestras de herbario de los árboles que contribuyen con la mayor cantidad de hojarasca al suelo a lo largo de los transectos.



## 6.1.2 Factores abióticos

Como parte de la caracterización del sitio y para explorar la posible relación de las variaciones estacionales encontradas con la presencia de hormigas y termitas en las ramas entre temporadas se midieron en cada cuadrante los siguientes factores abióticos: temperatura ambiental y la humedad relativa (con un termohigrómetro Mannix® Modelo PTH8708) la luminosidad (con un luxímetro Lutron® Modelo LX-101) y la temperatura del suelo (con un termómetro Digital-Pocket® Modelo N19Q1452).

## 6.2 Trabajo de laboratorio

### 6.2.1 Procesamiento de material

Las hormigas recolectadas se montaron en seco en alfileres entomológicos en series por cada especie de hormiga. Se identificaron a nivel de género utilizando las claves de Bolton (1994) y Mackay & Mackay (1989). Posteriormente se identificaron, cuando fue posible, a nivel de especie por comparación con las hormigas previamente identificadas por especialistas de la colección del Departamento Biología de Suelos del Instituto de Ecología, A.C.

Las termitas se conservaron en alcohol y fueron identificadas a nivel de género utilizando las claves de Constantino (1999, 2002). De igual forma, se identificaron a nivel de especie por comparación con el material previamente identificado.

Se procedió a investigar en la literatura los hábitos tróficos de cada una de las especies de hormigas y termitas.

Todos los ejemplares se depositaron en la colección de hormigas y termitas del Departamento de Biología de Suelos del Instituto de Ecología, A.C., con sede en Xalapa, Veracruz.

Las especies de árboles se identificaron utilizando la clave de Castillo-Campos y Medina (2002).

## 6.2.2 Análisis estadísticos de los datos

Con los datos obtenidos se elaboraron hojas de cálculo para posteriormente realizar los análisis correspondientes.

El promedio de nidos por cuadrante se calculó, de manera independiente para cada época, utilizando la siguiente fórmula:

$$X = \frac{\sum Xi}{30}$$

Donde: X es el promedio de nidos por m<sup>2</sup> y  $\sum xi$  es la sumatoria del número de nidos encontrados en los tres transectos de cada época.

Para probar si existen diferencias en los factores ambientales medidos, y en la cantidad de ramas y su peso entre temporadas, se utilizaron análisis de varianza de una vía.

Se utilizaron las siguientes herramientas estadísticas para comprobar las hipótesis postuladas:

La validez de la hipótesis 1 se probó mediante el uso de Tablas de Contingencia y una prueba de  $\chi^2$ .

La validez de la hipótesis 2 se probó calculando el coeficiente de correlación de la longitud de la rama y la diferencia entre las ramas observadas y esperadas por cada intervalo de clase a partir de las frecuencias obtenidas.

La validez de la hipótesis 3 se probó mediante una prueba de  $\chi^2$  para las frecuencias de ocupación de los fragmentos de madera de cada uno de los grados de descomposición.

La validez de la hipótesis 4 se probó mediante pruebas de  $\chi^2$ .

## VII. Resultados

### 7.1 Estructura de la comunidad y patrones estacionales

#### 7.1.1 Riqueza y Composición

La comunidad de hormigas estuvo representada por 3 subfamilias, 16 géneros y 30 especies. Myrmicinae fue la subfamilia dominante con más de la mitad de las especies encontradas; *Pheidole* fue el género más común con 6 especies.

La comunidad de termitas estuvo conformada por 3 familias, 4 géneros y 5 especies. Solamente el género *Incisitermes* tuvo 2 especies (Tabla 1).

El número de especies de hormigas disminuye drásticamente en la época de secas, ya que de las 29 especies encontradas en lluvias sólo 7 estuvieron presentes en la época seca de las cuales sólo una especie fue diferente entre ambas temporadas, mientras que el número de especies de termitas se mantuvo igual en ambas temporadas (Tabla 2).

Tabla 1. Lista de especies de hormigas y termitas encontradas anidando en las ramas en la selva de La Mancha. Clasificación de acuerdo a Bolton (1995) y Constantino (2002).

Orden	Familia	Subfamilia	Especie
Hymenoptera	Formicidae	Ponerinae	<i>Hypoponera</i> aff. vana <i>Hypoponera nitidula</i> Emery 1890 <i>Hypoponera opacior</i> Forel 1893 <i>Odontomachus laticeps</i> Roger 1861 <i>Pachycondyla harpax</i> Fabricius 1804 <i>Pachycondyla stigma</i> Fabricius 1804 <i>Platythyrea punctata</i> F. Smith 1858
		Formicinae	<i>Camponotus atriceps</i> F. Smith 1858 <i>Camponotus linnaei</i> Forel 1886 <i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr 1870 <i>Camponotus planatus</i> Roger 1863 <i>Paratrechina</i> aff. <i>melanderi</i>
		Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola 1851 <i>Monomorium floricola</i> Jerdon 1851 <i>Myocepurus smithii</i> Forel 1893 <i>Pheidole punctatissima</i> Mayr 1870 <i>Pheidole</i> sp. 1 <i>Pheidole</i> sp. 2 <i>Pheidole</i> sp. 3 <i>Pheidole</i> sp. 4 <i>Pheidole</i> sp. 5 <i>Sericomyrmex aztecus</i> Forel 1885 <i>Solenopsis</i> sp. 1 <i>Solenopsis</i> sp. 2 <i>Solenopsis</i> sp. 3 <i>Solenopsis</i> sp. 4 <i>Stenamma</i> sp. <i>Strumygenys ludia</i> Mann 1922 <i>Trachymyrmex</i> sp. <i>Wasmannia auropunctata</i> Roger 1863
Isoptera	Kalotermitidae		<i>Incisitermes</i> sp. 1 <i>Incisitermes</i> sp. 2
		Rhinotermitidae	<i>Heterotermes aureus</i> (Snyder) 1920
	Termitidae		<i>Amitermes cryptodon</i> Light 1930 <i>Microcerotermes</i> sp.

Tabla 2. Número de nidos y abundancia relativa de las especies encontradas en las dos épocas en la Selva de La Mancha.

Especie	No. de nidos totales	Abundancia en lluvias (%)	Abundancia en secas (%)
<b>Hormigas</b>			
<i>Solenopsis</i> sp. 1	35	16.02	14.29
<i>Hypoponera nitidula</i>	34	16.02	7.14
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	25	12.14	0
<i>Pheidole punctatissima</i>	27	10.19	42.86
<i>Wasmannia auropunctata</i>	13	6.31	0
<i>Paratrechina aff. melanderi</i>	10	4.85	0
<i>Pachycondyla harpax</i>	9	4.37	0
<i>Pheidole</i> sp. 5	8	3.88	0
<i>Solenopsis</i> sp. 2	8	3.88	0
<i>Camponotus novogranadensis</i>	7	2.43	14.29
<i>Trachymyrmex</i> sp.	5	2.43	0
<i>Camponotus atriceps</i>	4	1.46	7.14
<i>Camponotus planatus</i>	4	1.94	0
<i>Pheidole</i> sp. 4	4	1.94	0
<i>Mycocarpus smithii</i>	3	1.46	0
<i>Platythyrea punctata</i>	3	1.46	0
<i>Pheidole</i> sp. 2	3	1.46	0
<i>Hypoconerops aff. vana</i>	2	0.97	0
<i>Monomorium floricola</i>	2	0.49	7.14
<i>Hypoconerops opacior</i>	2	0.97	0
<i>Odontomachus laticeps</i>	2	0.97	0
<i>Pheidole</i> sp. 3	2	0.97	0
<i>Pachycondyla stigma</i>	1	0.49	0
<i>Camponotus linnei</i>	1	0.49	0
<i>Pheidole</i> sp. 1	1	0.49	0
<i>Señcomyrmex aztecus</i>	1	0.49	0
<i>Solenopsis</i> sp. 3	1	0.49	0
<i>Solenopsis</i> sp. 4	1	0.49	0
<i>Strumigenys ludia</i>	1	0.49	0
<i>Stenamma</i> sp.	1	0	7.14
<b>Termitas</b>			
<i>Amitermes cryptodon</i>	28	40.91	37.03
<i>Heterotermes aureus</i>	15	20.45	22.22
<i>Microcerotermes</i> sp.	10	15.91	11.11
<i>Incisitermes</i> sp. 1	7	6.82	14.81
<i>Incisitermes</i> sp. 2	8	9.09	14.81

### 7.1.2 Abundancia y Espectro Trófico

Las especies de hormigas con mayor número de nidos en las ramas fueron *Solenopsis* sp. 1, *Hypoponera nitidula*, *Pheidole punctatissima* y *Cyphomyrmex rimosus*, todas ellas presentaron abundancias mayores al 10% (Tabla 2).

De éstas, sólo *P. punctatissima* mantuvo una abundancia alta durante la temporada seca.

Por otra parte, las termitas más frecuentes durante ambas temporadas fueron *Amitermes cryptodon* y *Heterotermes aureus*, las cuales tuvieron abundancias mayores al 20% (Tabla 2).

Las hormigas más abundantes fueron *Solenopsis* sp. 1 e *H. nitidula*, ambas especies de hábitos depredadores. *C. rimosus* es una especie cultivadora de hongos y *P. punctatissima* es omnívora y, en ocasiones cuando su abundancia es elevada, se les considera plaga (Hölldobler & Wilson 1990).

Las especies más abundantes de termitas (*Amitermes cryptodon* y *Heterotermes aureus*) se caracterizan por alimentarse de trozos de madera y anidar principalmente en el suelo. *H. aureus* está considerada como una especie plaga a nivel forestal (Cibrián *et al.* 1995).

En cuanto al promedio de especies por m<sup>2</sup> y el promedio de nidos por m<sup>2</sup>, las diferencias son menos marcadas para las termitas que para las hormigas (Fig. 5 y 6).

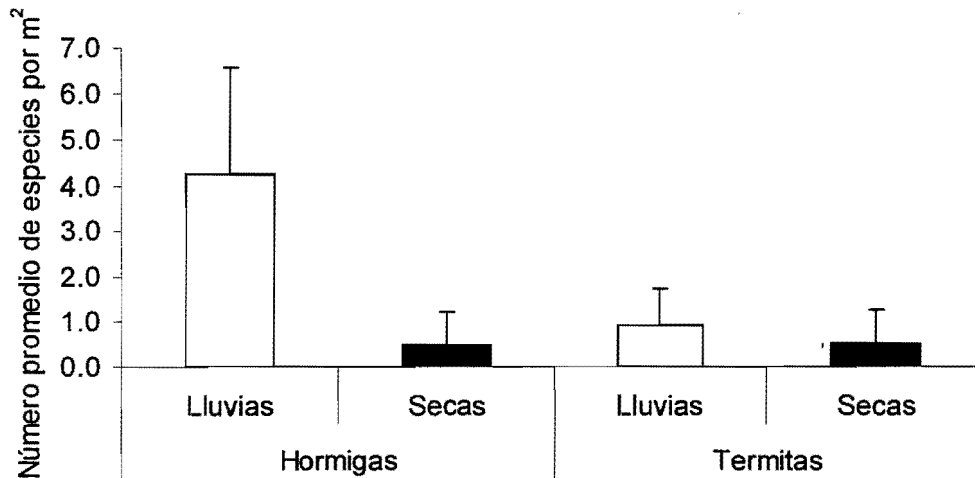


Figura 5. Promedio de especies por m<sup>2</sup> de hormigas y termitas en las dos épocas en la Selva de La Mancha.

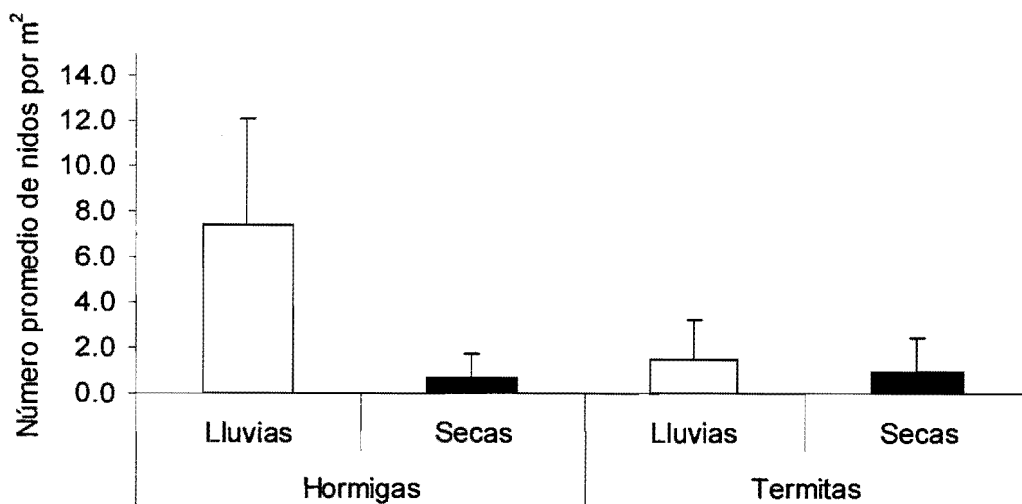


Figura 6. Promedio de nidos por m<sup>2</sup> de hormigas y termitas en las dos épocas en la Selva de La Mancha.

## 7.2 Abundancia del recurso

En total se colectaron y revisaron 1,032 ramas, de las cuales 716 corresponden a la época de lluvias y sólo 316 a la de secas.

Esta reducción en el número de ramas en la época seca es de un 55.8%, y es significativa (ANOVA,  $F=50.76$ ;  $P>0.0001$ ). Sin embargo, la disminución no se vio

reflejada de manera drástica en términos de peso seco, puesto que en lluvias se obtuvo un peso de 22.49 Kg y en secas de 19.99 Kg lo que representa una disminución, no significativa, de solo 11.11% (ANOVA,  $F=0.390$ ;  $P= 0.5413$ ) (Fig. 7).

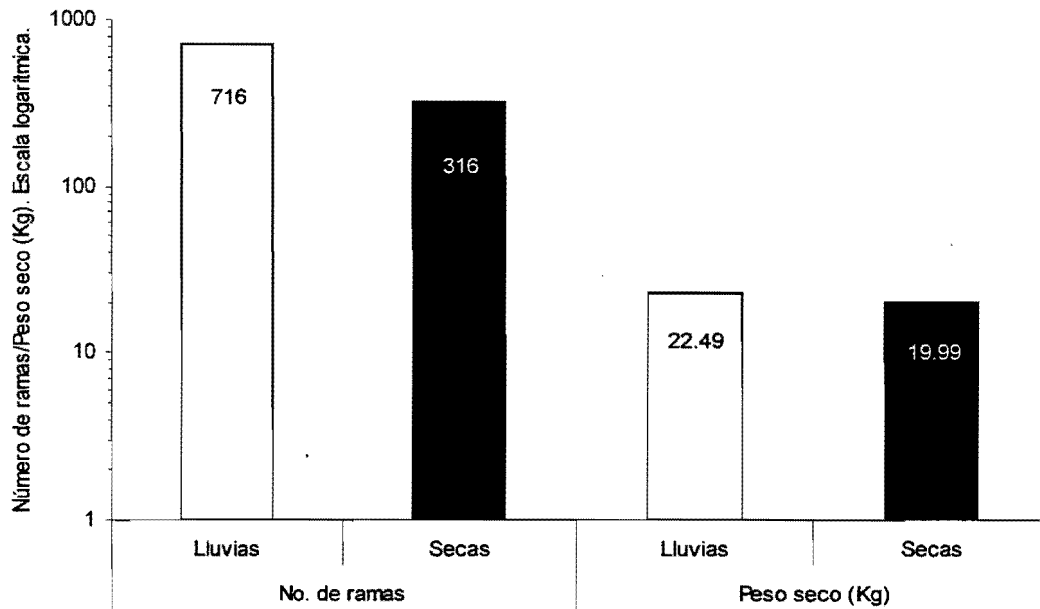


Figura 7. Comparación entre el número de ramas encontradas y su peso seco en las dos épocas en la Selva de La Mancha.

La leña como recurso no parece ser limitante, ya que a pesar de que la cantidad total de ramas encontradas fue muy alta, la cantidad de ramas que contienen nidos de hormigas y/o termitas es reducida en ambas épocas (Fig. 8).



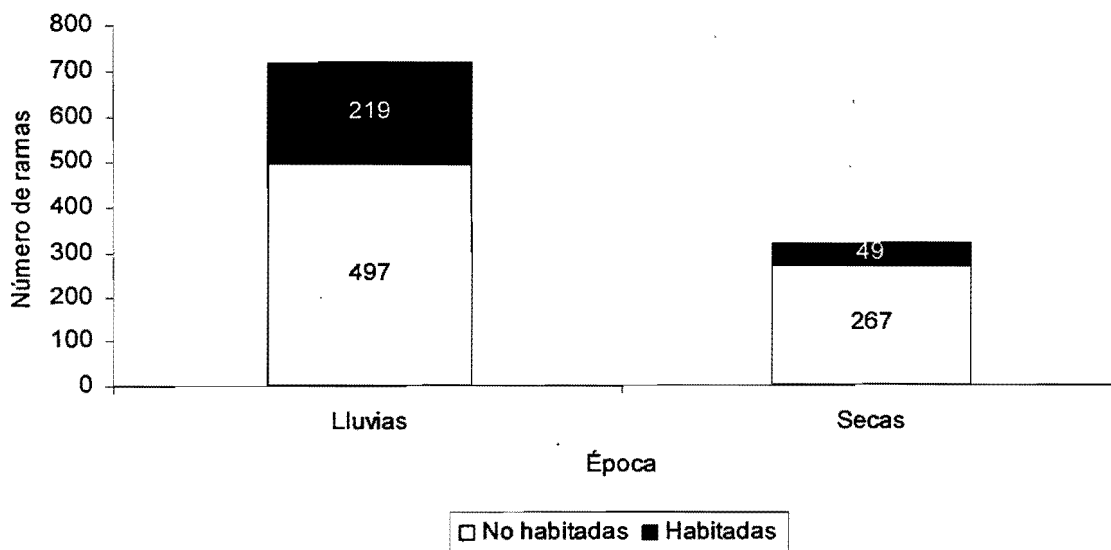


Figura 8. Número de ramas no habitadas y habitadas por hormigas y termitas en las 2 épocas en la Selva de La Mancha.

Se observó una variación estacional en el número de ramas habitadas, en lluvias fueron 219 ramas (30%) mientras que en secas sólo 49 (15.5%) (Fig. 8) (Apéndice 1). Esta diferencia en el número de ramas habitadas entre épocas es significativa ( $\chi^2=25.93$ ;  $P= 0.01$ ).

Tanto hormigas como termitas presentaron una disminución en el número de nidos de la época de lluvias a la de secas. En el caso de las hormigas la reducción observada fue significativa ( $\chi^2=60.08$ ;  $P=0.01$ ); sin embargo, para las termitas no lo fue ( $\chi^2=3.61$ ;  $P=0.05$ ).

La proporción de nidos de hormigas y termitas en las dos épocas muestreadas se invierte, siendo mayor para las hormigas y menor para las termitas en lluvias y al contrario en secas (Fig. 9). Este intercambio de proporciones entre temporadas por cada grupo es significativo ( $\chi^2=50.74$ ;  $P=0.01$ ), por lo que lo postulado en la hipótesis 4 se cumple, pues postulaba que existiría mayor número de nidos de hormigas durante la época de lluvias y de termitas en secas.

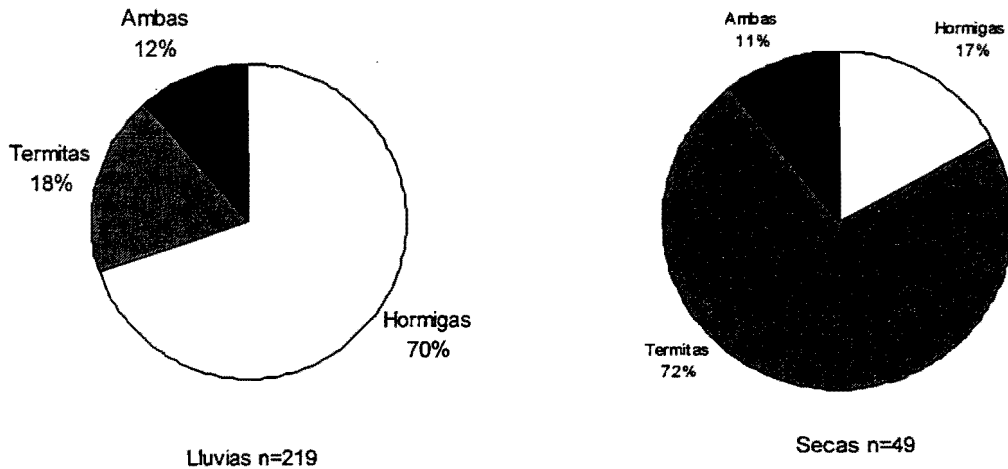


Figura 9. Porcentaje de ramas habitadas y cohabitadas por hormigas y termitas en las 2 épocas en la Selva de La Mancha.

### 7.3 Convivencia de los grupos

La hipótesis 1 planteaba que ambos grupos no convivirían en la misma rama o lo harían en una proporción baja; esto se cumplió, puesto que el porcentaje de las ramas cohabitadas fue menor al 12% en ambas épocas (Fig. 9).

Acorde con lo planteado en la hipótesis 2, la convivencia de estos grupos aumentó al aumentar la longitud. Cuando las ramas son de longitudes  $\leq 90\text{cm}$ , las hormigas y las termitas se encuentran cohabitando en mucho menor proporción de ramas de lo que se esperaría tomando en cuenta sus frecuencias (Fig.10). El coeficiente de correlación obtenido fue  $r=0.95$ .

Como se esperaba, no se observó una correlación entre el diámetro y las ramas cohabitadas, debido a que las termitas sólo se encuentran en ramas  $\leq 6\text{cm}$  de diámetro.

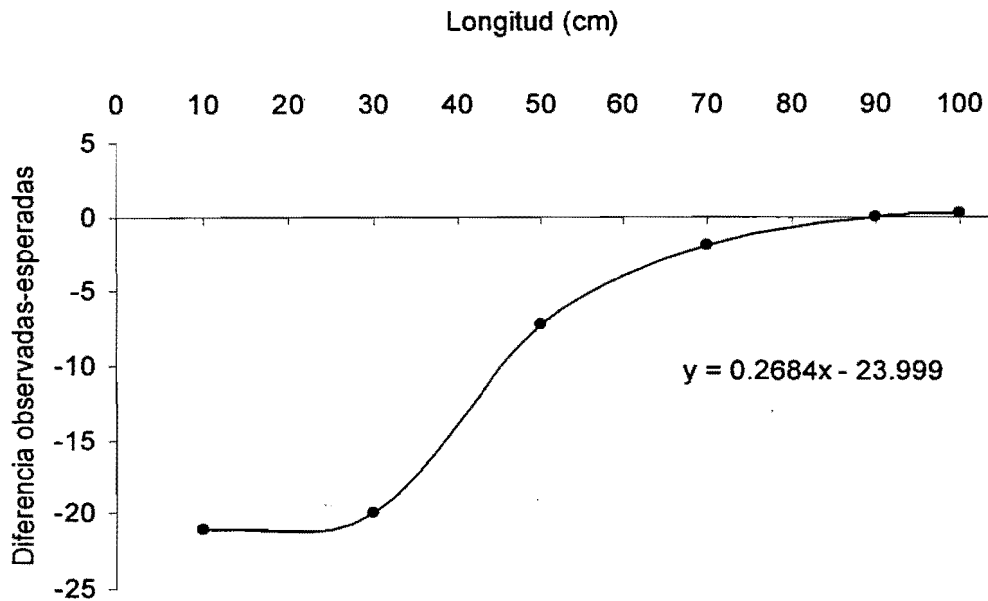


Figura 10. Correlación de la longitud de la rama y la convivencia de hormigas y termitas en la selva de La Mancha.

En cuanto a la identidad de las especies, se observó que *Hypoponera nitidula* y *Solenopsis* sp. 1 fueron las hormigas que se encontraron con 3 diferentes especies de termitas.

*Amitermes cryptodon* fue la especie de termita que se encontró cohabitando mayor número de veces, con 8 diferentes especies de hormigas (Tabla 3).

Tabla 3. Número de ramas en las que se encontraron conviviendo especies de hormigas y termitas en la Selva de La Mancha.

Hormigas	Termitas				
	<i>Incisitermes</i> sp.1	<i>Incisitermes</i> sp. 2	<i>Heterotermes</i> <i>aureus</i>	<i>Amitermes</i> <i>cryptodon</i>	<i>Microcerotermes</i> sp.
<i>Hypoponera nitidula</i>	-	1	3	1	-
<i>Pachycondyla harpax</i>	-	1	-	1	-
<i>Pachycondyla stigma</i>	-	-	-	1	-
<i>Camponotus novgranadensis</i>	1	-	-	-	1
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-	1	-	-	1
<i>Pheidole punctatissima</i>	1	-	-	1	-
<i>Pheidole</i> sp. 6	-	-	-	-	1
<i>Solenopsis</i> sp. 1	-	2	2	1	-
<i>Solenopsis</i> sp. 2	-	1	-	-	-
<i>Stenamma</i> sp.	-	-	-	1	-
<i>Trachymyrmex</i> sp.	-	-	-	1	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	-	-	-	2	-

## 7.4 Atributos de las ramas y ocupación

### 7.4.1 Grado de descomposición

La hipótesis 4 planteaba que existirían mayor cantidad de ramas del grado III en lluvias y de las del grado I en secas; este planteamiento se cumplió, ya que se observó la variación esperada (Fig. 11). Esta variación es significativa ( $\chi^2=18.74$ ;  $P=0.01$ ).

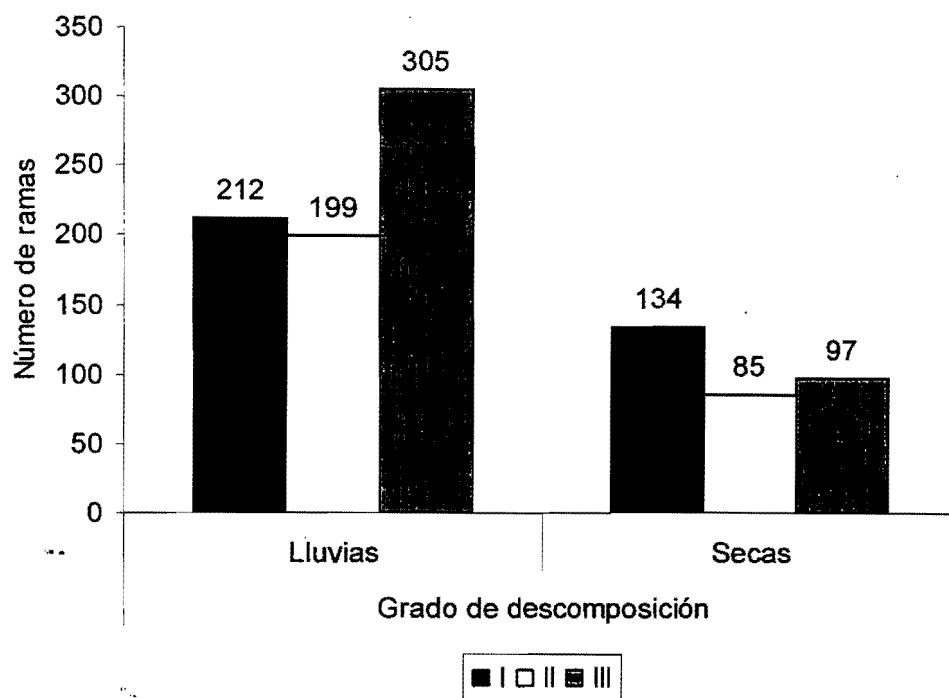


Figura 11. Número de ramas de cada grado de descomposición en las dos épocas en la Selva de La Mancha.

En cuanto a la hipótesis 3 y aunque la cantidad de ramas de cada grado de descomposición fue la esperada, no se observaron preferencias por parte de las hormigas y las termitas al grado de descomposición de la leña, siendo la proporción de ramas ocupadas por termitas o por hormigas similar en los 3 grados de descomposición. De esta manera la hipótesis 3 no se cumplió (Figs. 12 y 13).

El número de nidos de hormigas en las ramas del grado III con respecto de los grados I y II no es significativamente mayor ( $\chi^2 = 5.2$ ;  $P = 0.05$ ).

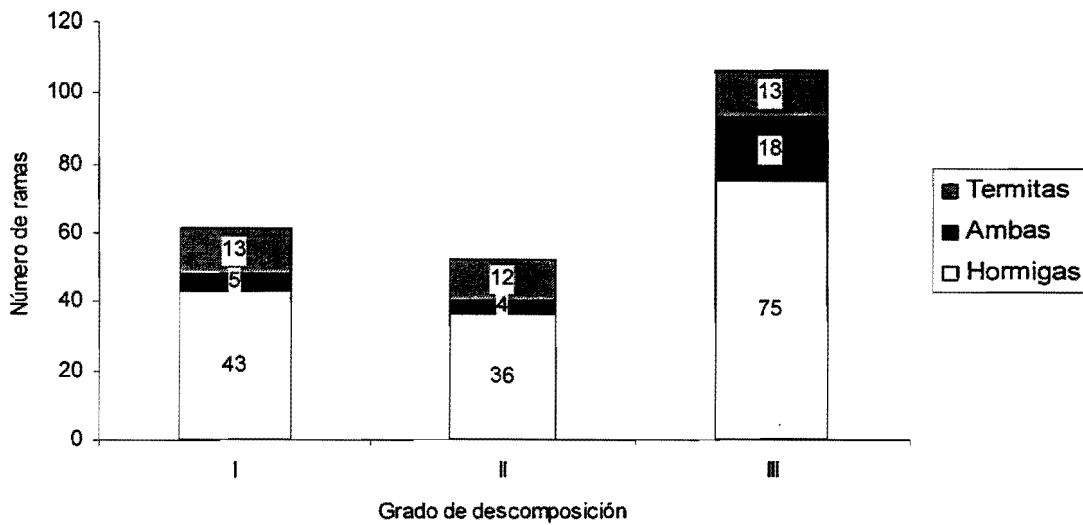


Figura 12. Ramas habitadas y cohabitadas por hormigas y termitas, en cada grado de descomposición en la época de lluvias en la selva de La Mancha.

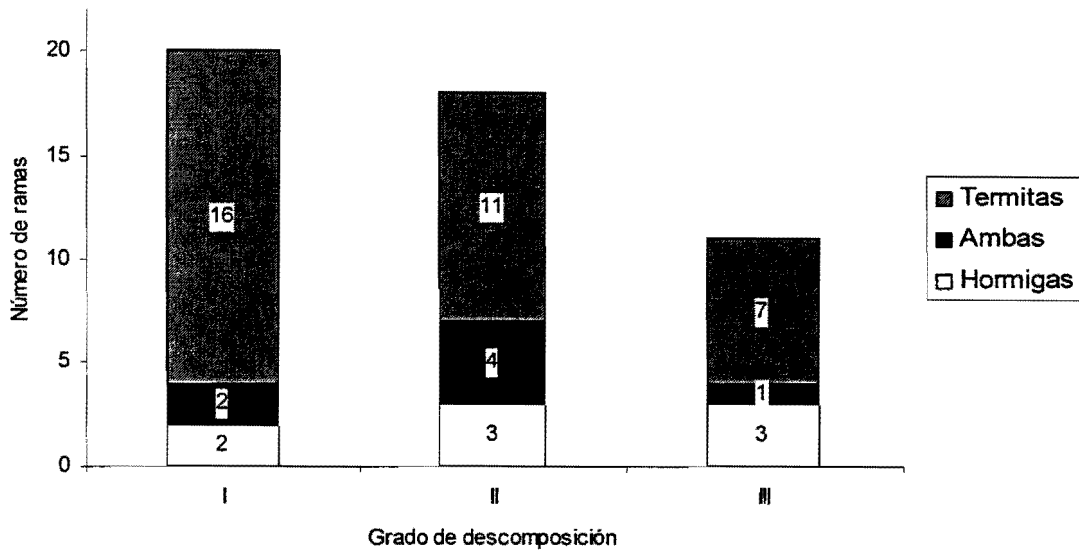


Figura 13. Ramas habitadas y cohabitadas por hormigas y termitas, en cada grado de descomposición en la época de secas en la selva de La Mancha.

Con las termitas el patrón que se observó es que existe un mayor número de nidos de termitas en las ramas más abundantes, en lluvias fue en las del grado III y en secas en las del grado I. Esta diferencia es significativa ( $\chi^2=8.6$ ;  $P=0.01$ ), no obstante no respalda la validez de la hipótesis 3 (Tabla 4).

Tabla 4. Comparación entre las ramas observadas habitadas por termitas y las esperadas en cada grado de descomposición, durante las dos épocas en la Selva de La Mancha.

Grado de descomposición	Observadas		Esperadas	
	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas
I	18	18	22.08	13.92
II	16	15	19.01	11.99
III	31	8	23.92	15.08

#### 7.4.2 Longitud

La distribución de las ramas de acuerdo a su tamaño, mostró que la mayoría son de longitudes que van de 3.5 a 60 cm, agrupándose en los tres primeros intervalos de clase utilizados. De éstas, la gran mayoría no presentan nidos de hormigas ni de termitas (Figs. 14 y 15).

En los intervalos consecutivos ( $\geq 61$ cm) el número de ramas encontradas es menor, pero por el contrario la proporción de ramas con nidos aumenta (Figs. 14 y 15).

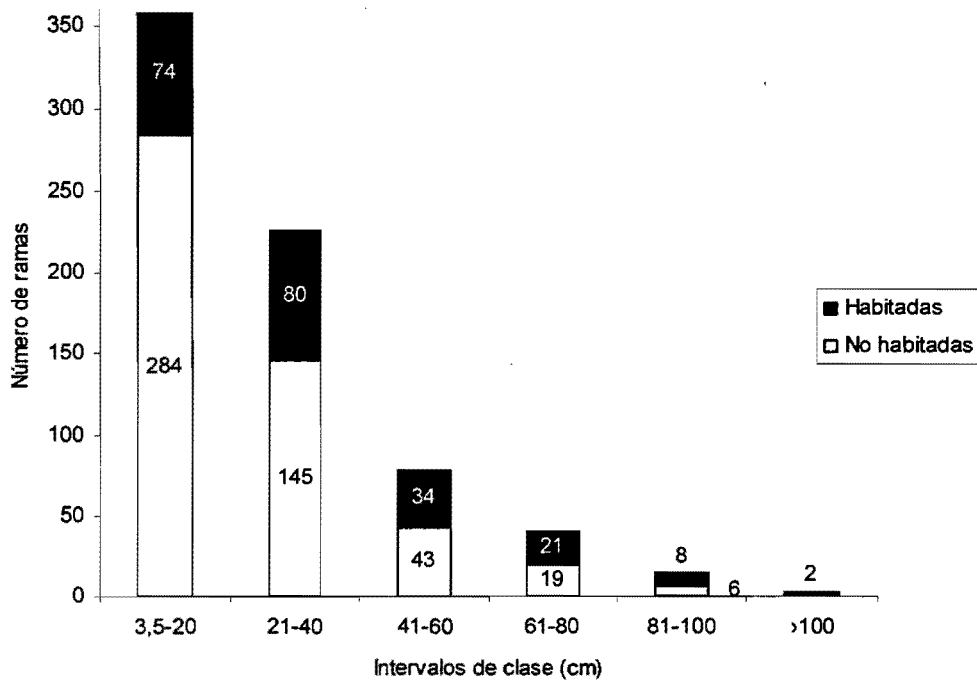


Figura 14. Ramas no habitadas y habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de longitud en la época de lluvias en la Selva de La Mancha.

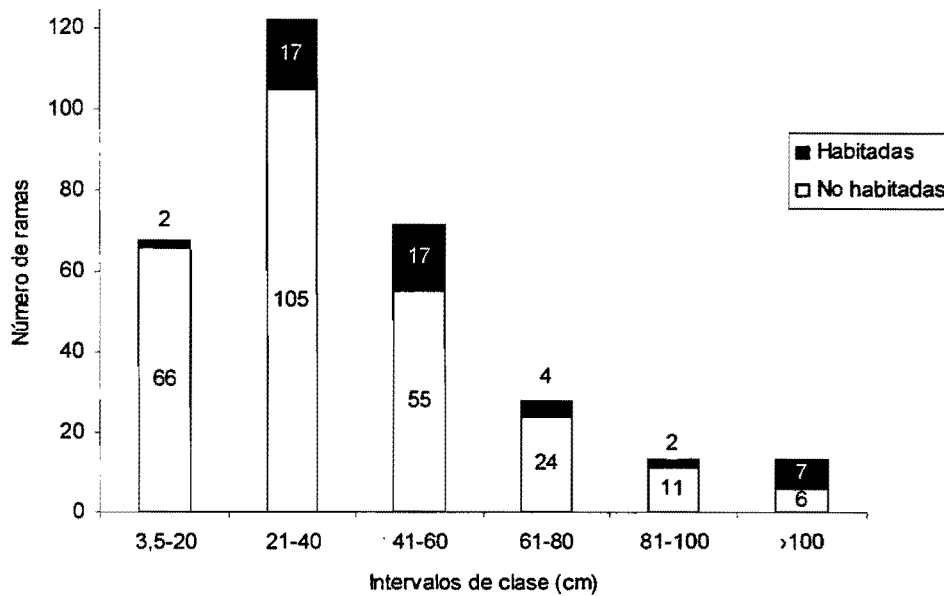


Figura 15. Ramas no habitadas y habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de longitud en la época de secas en la Selva de La Mancha.



Las hormigas no presentaron ninguna preferencia por algún tamaño específico, ya que tuvieron una presencia continua a lo largo de todas las longitudes (Figs. 16 y 17).

Las termitas por el contrario, exhibieron la tendencia a preferir ramas de mayores longitudes, ya que conforme aumenta el largo de la rama el porcentaje de ocupación por parte de este grupo también se incrementa (Figs. 16 y 17).

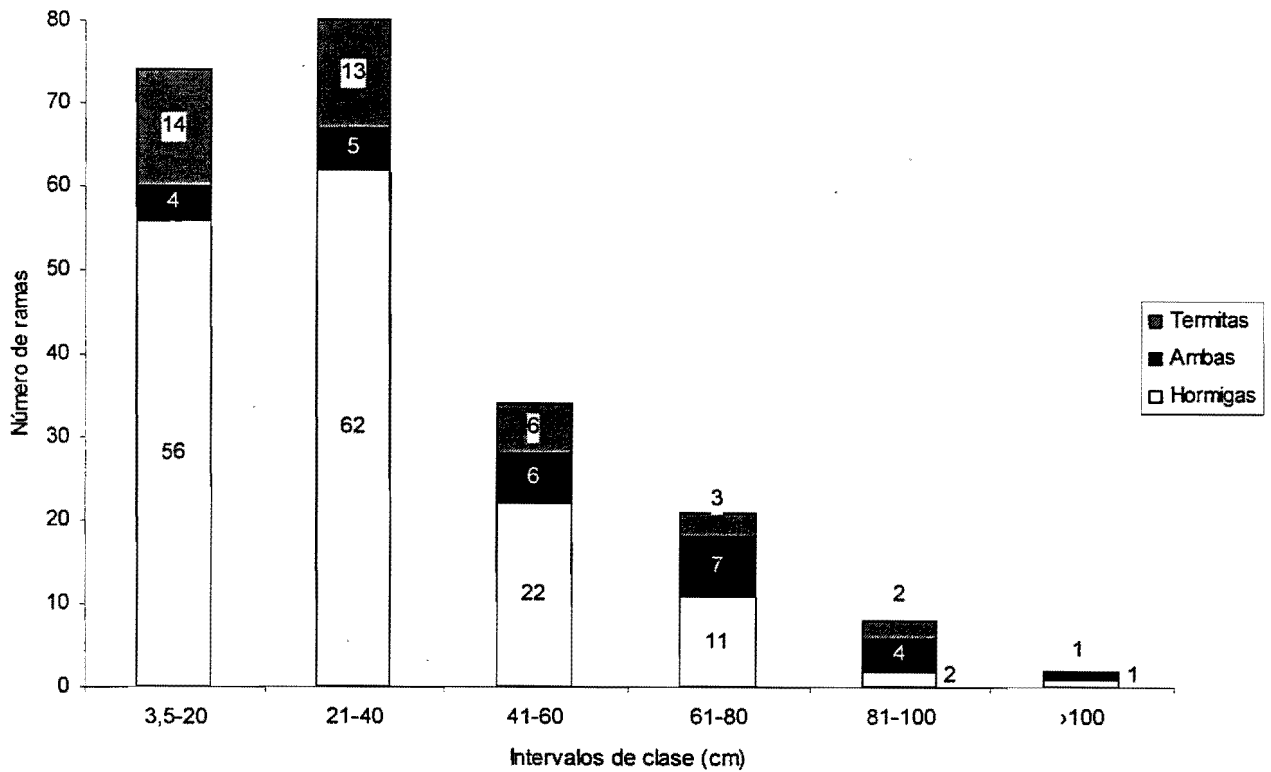


Figura 16. Ramas habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de longitud en la época de lluvias en la selva de La Mancha.

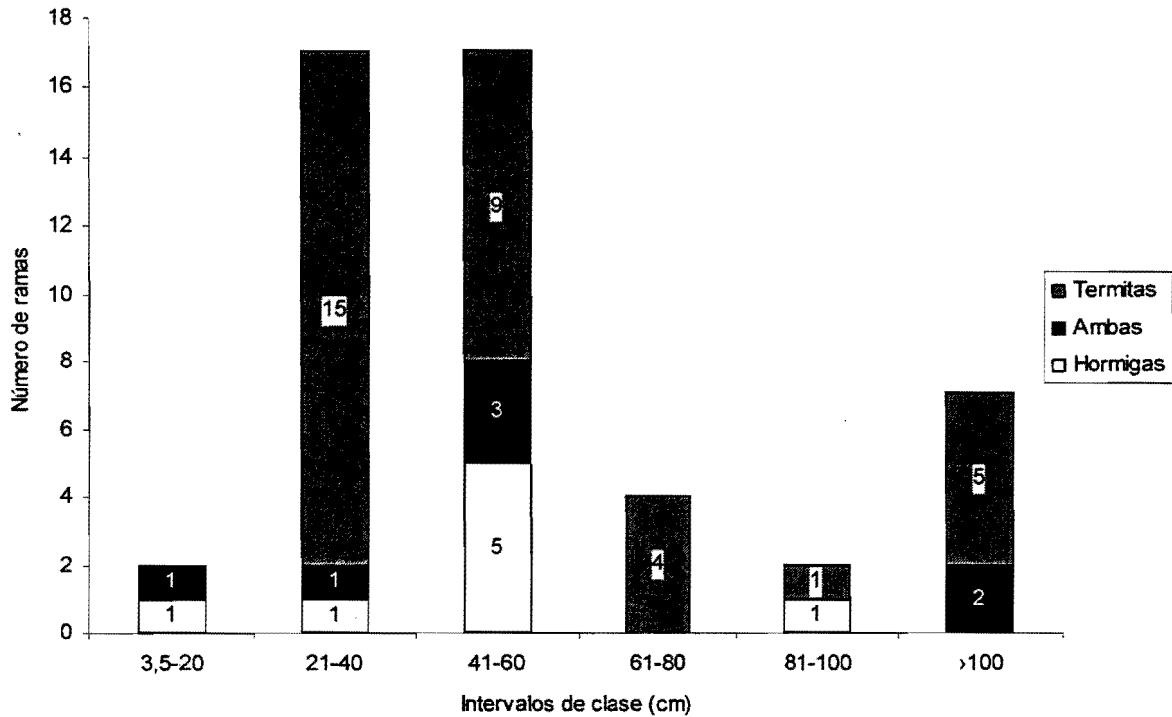


Figura 17. Ramas habitadas por hormigas y termitas en cada intervalo de longitud en la época de secas en la selva de La Mancha.

### 7.4.3 Diámetro

El diámetro de las ramas fue el tercer parámetro cuantificado y respecto a él se observó que en ambas épocas la mayoría de las ramas son  $\leq 3$ cm, es decir pertenecientes al primer intervalo. De manera similar a la longitud, la mayoría no alberga nidos de hormigas ni de termitas.

Se observó un aumento en la proporción de ramas habitadas de cada intervalo conforme aumenta el diámetro, patrón similar al encontrado con la longitud (Figs. 18 y 19).

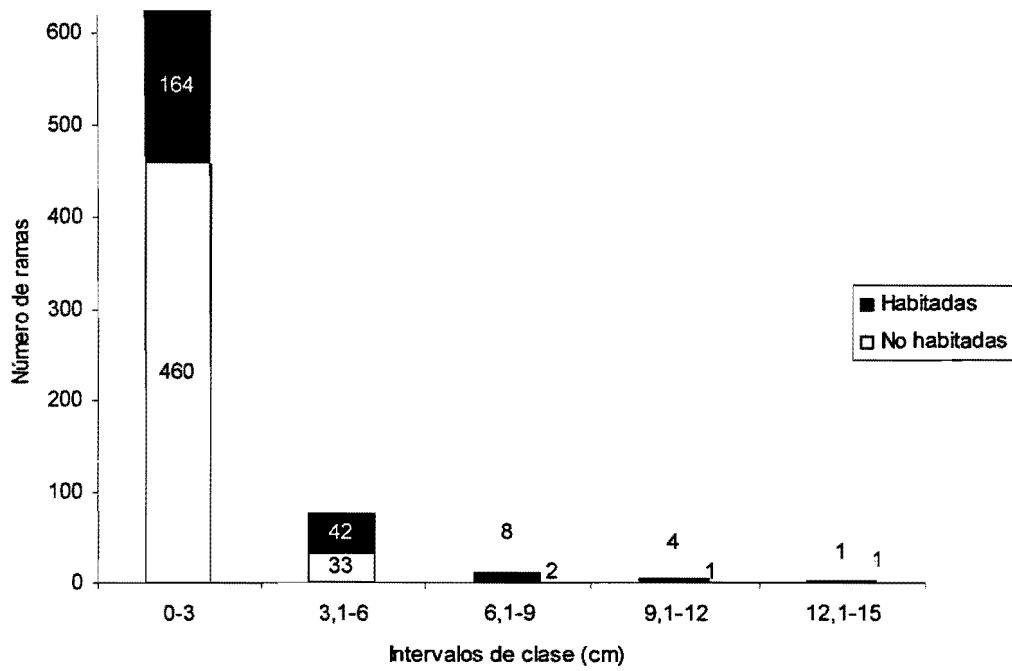


Figura 18. Ramas no habitadas y habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de diámetro en la época de lluvias en la Selva de La Mancha.

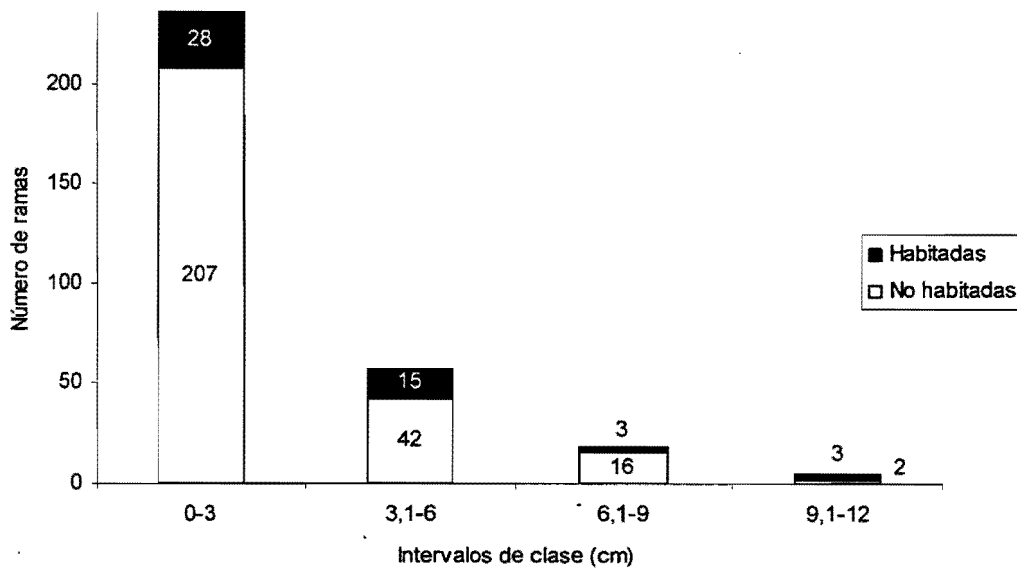


Figura 19. Ramas no habitadas y habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de diámetro en la época de secas en la Selva de La Mancha.

Las hormigas presentaron una tendencia a preferir ramas de diámetros mayores, ya que conforme el diámetro aumenta, la proporción de ramas ocupadas por hormigas también aumenta (Figs. 20 y 21).

En el caso de las termitas se encontró que principalmente anidan en ramas de  $\leq 6$ cm, es decir, en los dos primeros intervalos (lluvias 95.4% y secas 92.7) (Figs. 20 y 21).

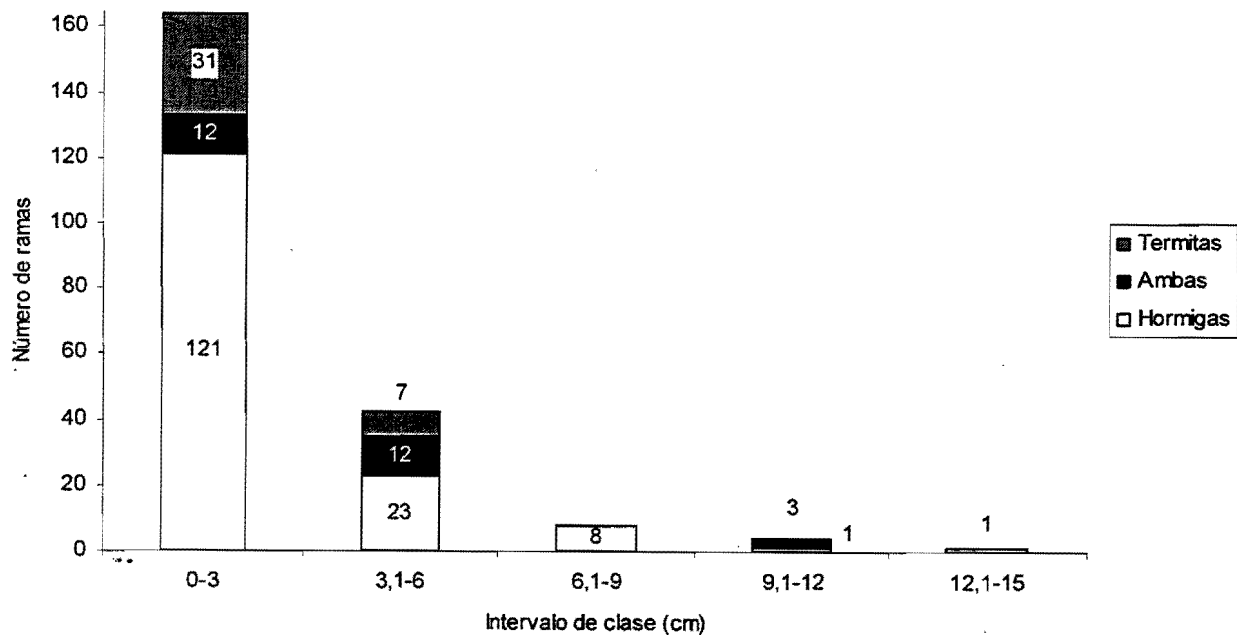


Figura 20. Ramas habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de diámetro en la época de lluvias en la selva de La Mancha.

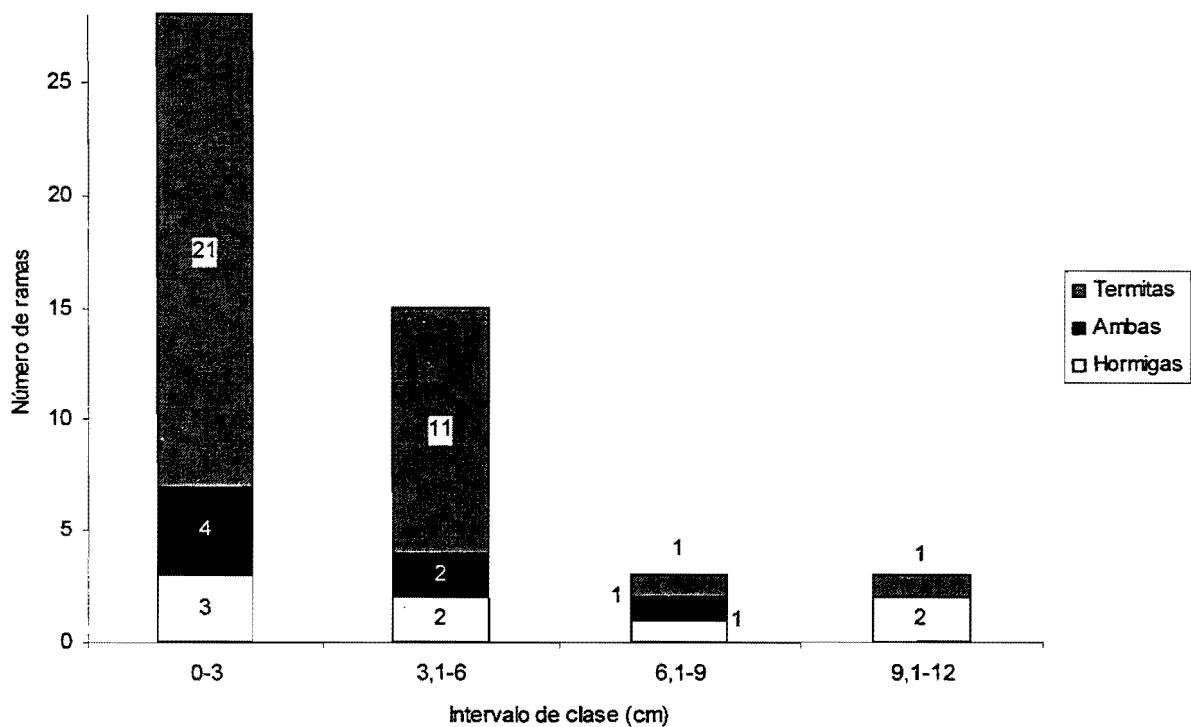


Figura 21. Ramas habitadas por hormigas y termitas, en cada intervalo de diámetro en la época de secas en la selva de La Mancha.

## 7.5 Descripción del sitio

A lo largo de los tres transectos se localizaron 64 árboles que se observó aportan la mayor cantidad de ramas a los cuadrantes. Estos árboles pertenecen a 18 especies (Apéndice 2), de las que *Cedrela odorata* tuvo la mayor presencia en los transectos con 29 individuos. Esto repercutió en el aumento de la luminosidad observada durante la época de secas, ya que este árbol pierde la totalidad de sus hojas durante esta época, lo que conlleva a que se abran varios claros en la selva (Vázquez-Yanes *et al.* 1999).

Para cada cuadrante el número de árboles que aportaron las ramas fue generalmente de 2 ó 3.

De manera general se observó que cuando aumenta el número de árboles que rodean al cuadrante, también el número de ramas y su peso seco aumentan (Fig. 22 y 23).

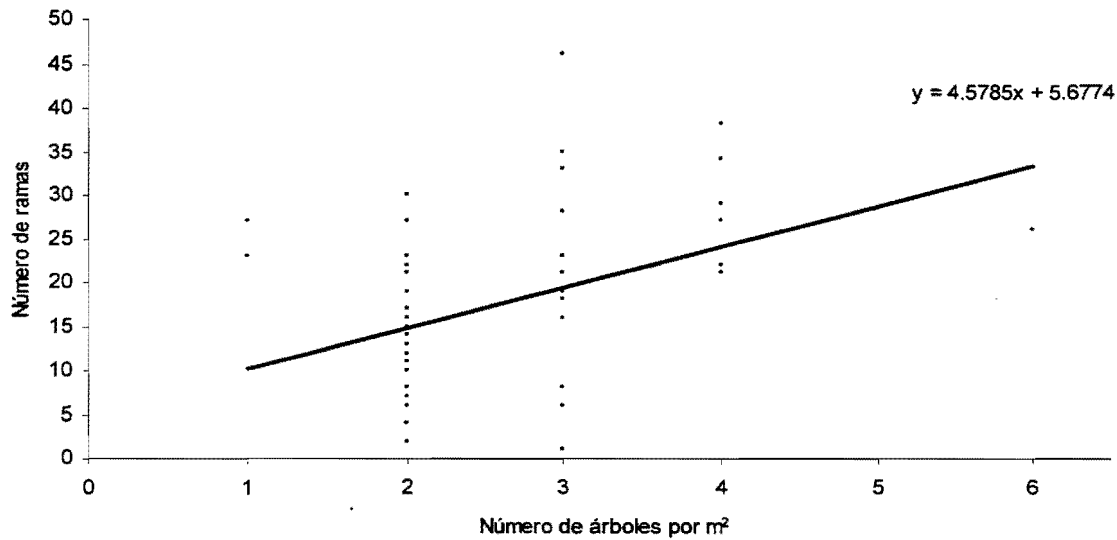


Figura 22. Relación entre el número de árboles y el número de ramas por m<sup>2</sup> en la Selva de La Mancha.

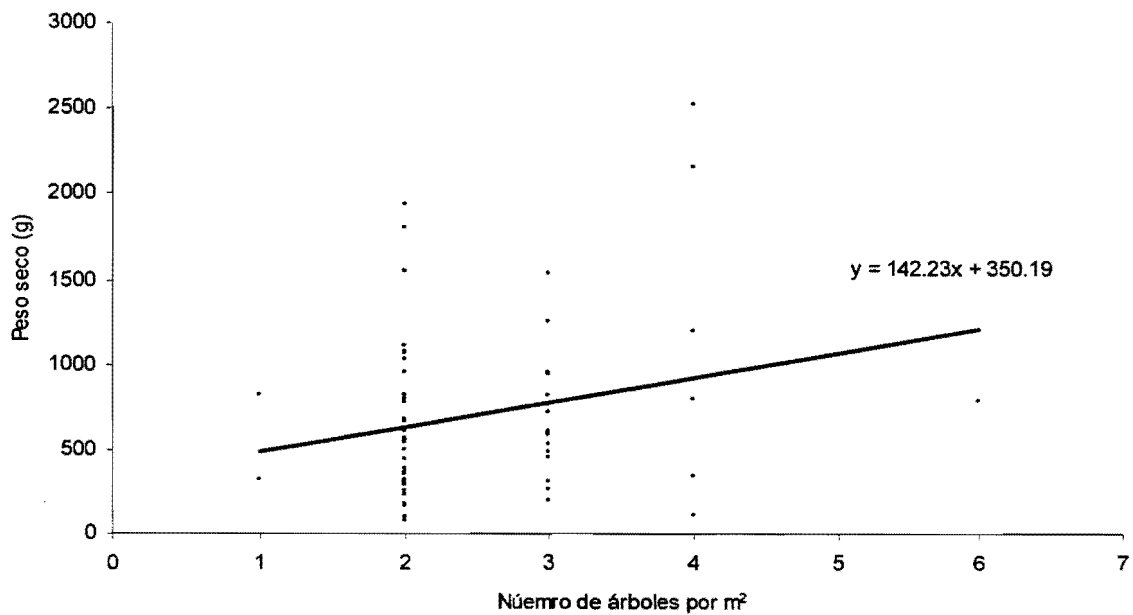


Figura 22. Relación entre el número de árboles y el número de ramas por m<sup>2</sup> en la Selva de La Mancha.

## 7.6 Factores abióticos

El sitio de estudio presenta en general condiciones ambientales homogéneas durante una temporada, ya que con los datos obtenidos de la medición de los parámetros ambientales no se observaron diferencias significativas para la humedad relativa (ANOVA,  $F=0.268$ ;  $P=0.7662$ ), temperatura ambiental (ANOVA,  $F=0.407$ ;  $P=0.6679$ ) y del suelo (ANOVA,  $F=0.103$ ;  $P=0.9027$ ) entre cada.

Sin embargo, durante la época seca, la luminosidad fue el factor que si presentó gran variación aun entre cuadrantes, esta diferencia fue significativa (ANOVA,  $F=1.165$ ;  $P=0.0265$ ).

Existe una gran variación estacional en los factores abióticos cuantificados de la temporada de lluvias a la de secas.

Durante la época seca la luminosidad (ANOVA,  $F=24.076$ ;  $P>0.0001$ ), la temperatura ambiental (ANOVA,  $F=431.712$ ;  $P>0.0001$ ) y la del suelo (ANOVA,  $F=209.034$ ;  $P>0.0001$ ) alcanzaron valores más altos que durante la época de lluvias, estas diferencias fueron significativas.

Mientras que en la época de lluvias la humedad obtuvo valores más elevados que durante la época seca, esta diferencia fue significativa (ANOVA,  $F=1662.513$ ;  $P>0.0001$ ) (Tabla 5)(Apéndice 3).

Tabla 5. Promedio y desviación estándar de los parámetros ambientales en la Selva de La Mancha, Veracruz.

	LUMINOSIDAD (Luxes)		HUMEDAD RELATIVA (%)		TEMP. SUELO (°C)		TEMP. AMBIENTAL (°C)	
	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.
Lluvias	592.77	±700.85	88.97	±1.49	26.47	±0.27	30.05	±0.33
Secas	11558.66	±12220.73	52.27	±4.69	31.13	±1.74	36.32	±1.61

La luminosidad y la temperatura fueron los factores que se relacionaron positivamente, mientras que la luminosidad y la humedad lo hicieron negativamente (Figs. 28 y 29).

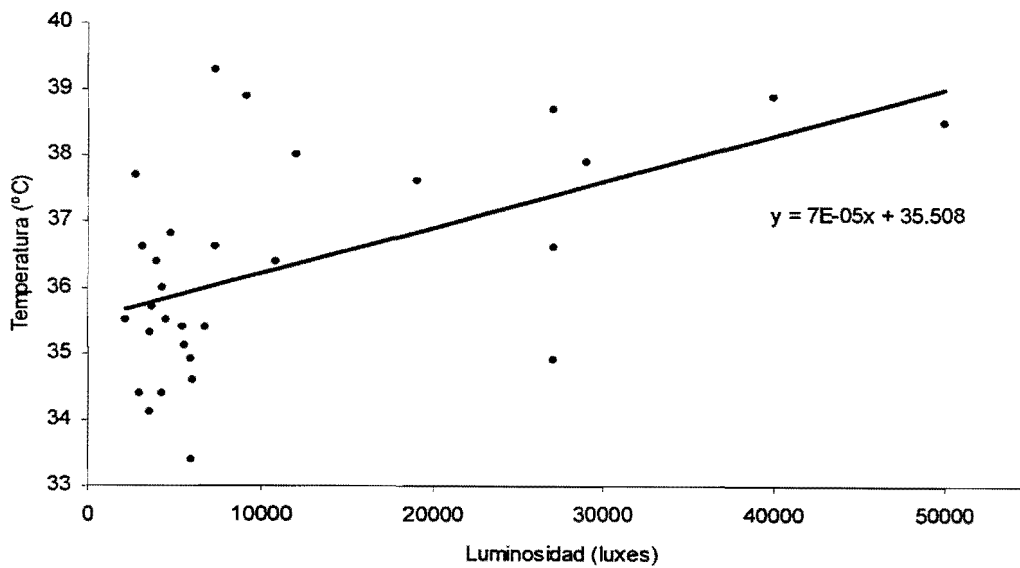


Figura 28. Tendencia de correlación positiva entre la temperatura ambiental y la luminosidad en la Selva de La Mancha.





## VIII. Discusión

### 8.1 Estructura de la comunidad

El patrón de riqueza por subfamilias del presente estudio, concuerda con otros trabajos (Longino y Nadkarni 1990, Brühl et al. 1998).

El número de especies de hormigas encontradas, así como la cantidad de nidos por m<sup>2</sup> son similares a lo encontrado por Byrne (1994), sin embargo, la comunidad que estudió presentó 10 especies abundantes, contrastando con las 4 especies del presente.

En el caso de las termitas la riqueza es parecida a la encontrada por Yamada *et al.* (2003).

Las hormigas más abundantes en la leña fueron las de hábitos depredadores (*Solenopsis* sp. 1 e *H. nitidula*) en contraste con lo encontrado por Byrne (1994) quien observó que las especies más abundantes fueron de hábitos omnívoros. Esta diferencia puede deberse a que exista una evitación de la competencia por el alimento entre hormigas por diferenciación del nicho, en este caso, expresado en preferencias tróficas distintas (Hölldobler y Wilson 1990).

### 8.2 Descripción del recurso

La variación observada en la cantidad de ramas encontradas entre épocas, obedece a los patrones estacionales de caída de hojarasca que se presentan en las selvas tropicales mexicanas (Álvarez-Sánchez y Guevara 1985, Sánchez y Álvarez-Sánchez 1995 y Harmon *et al.* 1995).

La variación observada en el número de ramas no parece repercutir en la disponibilidad del recurso, pues sólo algunas de las ramas están ocupadas por hormigas o termitas en ambas temporadas, lo que parece indicar que la leña como recurso no es limitante, de manera que, al menos en principio, no existe competencia por las ramas entre hormigas y termitas.

Resultados similares encontraron Byrne (1994), quien calculó que sólo el 6.4% de las ramas disponibles se encuentran habitadas por hormigas en una selva tropical lluviosa y Yamada *et al.* (2003), quienes encontraron que sólo un 15.06% de las ramas totales presentaron termitas en una selva seca perennifolia.

Sin embargo, esto no es concluyente, pues a pesar de que en principio exista gran cantidad de ramas “disponibles”, podría ser que otros factores determinen si la rama puede ser ocupada, tales como la composición química de la madera, la presencia de otros organismos desintegradores, principalmente hongos y bacterias, etc. (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003).

### **8.3 Proceso de coexistencia**

Los principales depredadores de las termitas en las selvas tropicales son las hormigas (Hölldobler y Wilson 1990), por lo que en la hipótesis 1 se planteó que estos dos grupos no convivirían en las ramas.

Los resultados obtenidos reflejan la evitación entre ambos grupos en este recurso, pues el porcentaje de convivencia es muy bajo.

En el caso de encontrarlos juntos, la hipótesis 2 sugería que al aumentar la longitud de la rama la probabilidad de convivencia también aumentaría.

Esta hipótesis se cumplió, indicando que es posible la convivencia de estos dos grupos, siempre y cuando exista una distancia mínima de por medio entre ellos, la cual se calcula que es de aproximadamente 70cm (Fig. 10).

Por otra parte, no se pudo correlacionar el diámetro en la misma forma que se hizo con la longitud, ya que la mayoría de las termitas se ubicaron en un sólo intervalo ( $\leq 6$ cm).

### **8.4 Atributos de las ramas**

La humedad juega un papel muy importante en el proceso de descomposición de la madera, pues regula la supervivencia de gran parte de los organismos desintegradores (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003), así, se esperaba que

en la época de secas, al disminuir el porcentaje de humedad relativa en el ambiente y con ella las poblaciones de desintegradores, las ramas más abundantes serían las del grado I (poco o nada descompuestas), mientras que en la época de lluvias, serían las del grado III (muy descompuestas), patrón que se observó, cumpliéndose parte del planteamiento de la hipótesis 4.

El patrón observado respecto al tamaño de las ramas encontradas, es decir, mayor cantidad de ramas pequeñas tanto en longitud como en diámetro obedece a los patrones de caída de hojarasca, que plantean que cuando es mayor el tamaño de la rama menos frecuente es su desprendimiento del dosel (Van Der Meer & Bongers 1996).

## **8.5 Patrones de preferencia**

### **8.5.1 Hormigas**

La preferencia de las hormigas por ocupar ramas más descompuestas (grado III) respalda la validez de la hipótesis 3 y puede explicarse con lo planteado en la misma, es decir, como la mayoría de las especies de hormigas son incapaces de perforar la madera, tienden a ocupar madera que tenga oquedades hechas previamente por la biota desintegradora, principalmente otros insectos, como larvas de coleópteros, termitas, etc.

Aunado a esto se observó una segunda tendencia a ocupar ramas con mayor diámetro; esto puede estar relacionado con el tipo de uso que le dan las hormigas a las ramas, como sitio de anidación. Quizás la ventaja que ofrece una rama más ancha es que permite contar con un mayor número de cámaras, las cuales pueden utilizarse como cámara real, crianza de larvas, almacén de alimento, entre otras, además de que puede albergar una colonia más numerosa (Hölldobler y Wilson 1990).

### 8.5.2 Termitas

En la hipótesis 3 se planteó que las termitas preferirían ramas del grado I, sin embargo esto no se cumplió, pues este grupo ocupa las ramas más abundantes independientemente del grado de descomposición. Esto, puede estar relacionado con el uso que las termitas le dan a las ramas, es decir, como alimento, de manera que independientemente del número de ramas existentes, este grupo acapará la mayor cantidad de ramas de acuerdo con la época.

Otras dos preferencias se observaron, y fueron: tendencia a ocupar ramas de mayor longitud y tendencia a ocupar ramas de diámetros  $\leq 6$ cm.

La preferencia por ocupar ramas de mayor longitud puede explicarse debido a que una rama más larga se traduce en mayor cantidad de alimento, y el recurso tendrá mayor duración que una rama pequeña; además, el trasladarse de una rama a otra aumenta las probabilidades de ser depredadas, por lo que al conseguir una rama más larga, el número de traslados será menor que si habitan ramas más pequeñas, reduciendo indirectamente la tasa de mortalidad debida a la depredación (R. Constantino, com. pers.). También puede ser que prefieren ramas más largas porque en ellas han evitado la depredación por parte de las hormigas (de acuerdo con lo encontrado acerca de la convivencia de ambos grupos en las ramas más largas).

La tercera preferencia por ocupar ramas de diámetro  $\leq 6$ cm, puede estar relacionada con que en ramas de diámetros mayores podrían introducirse animales de mayor tamaño, entre los cuales podrían entrar depredadores o competidores y quizás el utilizar ramas de diámetro pequeño evita o minimiza esas interacciones negativas. Resultados similares encontraron Yamada *et al.* (2003), quienes observaron que existe mayor número de termitas anidando en las ramas  $\geq 5$ cm.

El planteamiento de la hipótesis 4, es decir, que las hormigas serían más abundantes que las termitas en lluvias, y las termitas serían más abundantes en secas se cumplió. Sin embargo, como se observó anteriormente la disminución en el número de nidos de termitas en la temporada seca no es significativa.

## 8.6 Variación estacional

Acorde con lo planteado inicio del estudio, se esperaba encontrar variación estacional en los patrones encontrados (objetivo 5). Esta variación se hizo presente en gran cantidad de resultados como se vio en los apartados anteriores. Como se mencionó en el apartado "Descripción del sitio", *Cedrela odorata* fue el árbol más abundante en el sitio donde se marcaron los transectos. Este árbol durante la época seca pierde en su totalidad las hojas, de manera que donde únicamente estos árboles rodeaban el cuadro la luminosidad alcanzó valores muy elevados, esto se vio reflejado en la gran variación de este factor (Fig. 27)

La variación estacional en los factores físicos ha sido considerada como un factor de estrés ambiental al cual los organismos tienen que responder (Begon *et al.* 1986). En nuestro sitio de estudio Kavanagh y Kellman (1992) observaron que las plantas responden rápido y de manera oportunista a un incremento de la humedad del suelo, proliferando sus raíces con el inicio de las lluvias, lo cual representa un componente importante para sobrevivir en este sitio extremo desde el punto de vista hidrológico.

En otro estudio relacionado con la gran estacionalidad de la selva de La Mancha, Kellman y Delfosse (1993) encontraron que los cangrejos rojos (*Gecarcinus lateralis*), permanecen dentro de cavidades debajo de la superficie del suelo durante la época seca y comienzan su actividad inmediatamente después de las lluvias.

De manera que es muy probable que la reducción tan drástica que se observó en las comunidades de termitas y hormigas en el periodo de secas, se deba a este estrés ambiental, en especial para el caso de estos insectos se piensa que el factor determinante es la reducción de la humedad ambiental.

Levings y Windsor (1984) encontraron resultados similares al estudiar la distribución y abundancia de los artrópodos de la hojarasca en una selva estacional en Panamá, donde observaron que la humedad es el factor limitante en la abundancia de varios grupos de artrópodos, principalmente hormigas, coleópteros, homópteros, isópodos, milpiés y ácaros.

## IX. Conclusiones

1. La composición de la comunidad estuvo representada por 30 especies de hormigas y 5 de termitas.
2. Las especies más abundantes fueron: *H. nitidula* y *Solenopsis* sp.1 para hormigas y *A. cryptodon* y *H. Aureus* para termitas.
3. El gremio trófico de las especies más abundantes fue el depredador para las hormigas y alimentación a base de madera el de las termitas.
4. El patrón de distribución de la comunidad de hormigas y termitas en las ramas se expreso de tres formas:
  - a) Frecuencia de hormigas y termitas. De las ramas habitadas las hormigas presentan abundancias del 76% en lluvias disminuyendo al 24% en secas.  
Las termitas presentan abundancias del 23.5% en lluvias aumentando al 76.5% en secas.
  - b) Convivencia de hormigas y termitas. Las termitas y las hormigas se evitan en las ramas menores a 70cm de longitud.
  - c) Preferencias por ciertas ramas por parte de hormigas y termitas. Las hormigas tienden a preferir ramas más descompuestas (Grado III) y de mayores diámetros.  
Las termitas tienden a preferir las ramas más abundantes independientemente del grado de descomposición, a ocupar ramas de mayor longitud y de diámetros  $\geq 6$ cm
5. Las ramas como sitio de anidación y/o alimentación no son un recurso limitado, por lo que no existe competencia por el recurso entre hormigas y termitas.

6. El sitio de estudio presenta grandes variaciones estacionales que repercuten directamente en la disminución del número de nidos de hormigas y termitas de las ramas durante la época seca.



## **X. Perspectivas**

Los datos obtenidos de la literatura muestran que las hormigas y termitas son insectos muy importantes en los ecosistemas tropicales, por lo que la necesidad de iniciar nuevas investigaciones con ellos es evidente.

En México ambos grupos han sido muy poco estudiados, y los escasos trabajos que existen tratan principalmente de aspectos taxonómicos, por lo que se deben realizar nuevos estudios desde el punto de vista ecológico.

En particular en el sitio de estudio se sugiere incursionar en proyectos que evalúen las consecuencias que tiene la disminución de las poblaciones de hormigas en la selva durante la época seca en las de otros artrópodos del suelo.

También sería importante realizar estudios de descomposición a largo plazo para ver como varía este proceso y su biota asociada a lo largo del tiempo en una selva tan estacional como la de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz.

En particular, el proyecto del que esta investigación forma parte continuará utilizando a las especies más abundantes, relacionándolas a la rama que ocupan, a la cual se le harán análisis químicos para evaluar con más precisión el grado de descomposición de ésta, principalmente valorando la cantidad de celulosa, hemicelulosa y lignina, y de ésta forma identificar si existen patrones de preferencia a nivel específico.

## XI. Literatura citada

- Agosti, D. & L. Alonso. 2000. The ALL protocol. A standard protocol for the collection of ground-dwelling ants. PP. 204-206. *In: Agosti, D., J. D. Mayer, L. E. Alonso and T. R. Schultz. Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press. USA.
- Álvarez-Sánchez, J. y S. Guevara. 1985. Caída de hojarasca en la selva. PP.171-189 *In: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México II.* INIREB, Ed. Alambra Mexicana S.A. de C.V. México.
- Álvarez-Sánchez, J., F., G. Sánchez, I. Sánchez y J. A. González. 1992. *Métodos para el estudio de la productividad primaria y la descomposición en comunidades terrestres.* Cuadernos de Ecología. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 52 Pp.
- Álvarez- Sánchez, J. y M. E. Harmon. 2003. Descomposición de hojarasca: hojas y madera. PP. 108-122. *In: Álvarez-Sánchez J. y E. Naranjo. (eds.). Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México.* Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México.
- Barajas-Gúzman, G. y J. Álvarezg-Sánchez. 2003. La comunidad de desintegradores en una selva húmeda tropical PP. 162-184. *In: Álvarez-Sánchez J. y E. Naranjo. (eds.). Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México.* Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Towsend. 1986. *Ecology.* Blackwell Sci. Publ. Oxford. 1068 Pp.
- Bignell, D. & P. Eggleton. 2000. Termites in ecosystems. *In: Abe T., D. E. Bignell & M. Higashi (eds). Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology.* Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 466 Pp.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world.* 2nd Printing. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.222 Pp.

- Bolton, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press. USA. 504 Pp.
- Breznak, J. A. & A. Brune. 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annual Review of Entomology* 39:453-487.
- Brown, W. 2000. Diversity of Ants. PP. 45-79 *In*: Agosti, D., J. D. Mayer, L. E. Alonso and T. R. Schultz. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. USA.
- Brown, G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. Patrón, J. Bueno, A. Moreno, P. Lavelle, V. Ordaz y C. Rodríguez. 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana. (n.s.)* Número especial 1:79-110.
- Brühl, C., G. Gunsalam & K. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*. 14:285-297.
- Byrne, M.M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26: 61-72.
- Cancello, E. & T. Myles. 2000. Isoptera. PP. 295-315. *In*: Llorente, J., A. García & E. González. *Biodiversidad, Taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una nueva síntesis de su conocimiento* Vol. II.. CONABIO, UNAM, Facultad de Ciencias. México.
- Castillo-Campos, G. y Ma. E. Medina A. 2002. *Árboles y Arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver. 144 Pp.
- Cibrián D, J. T. Méndez, R. Campos, H. O. Yates III y J. E. Flores. 1995. *Insectos Forestales de México*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 453 Pp.
- CICOLMA (Centro de Investigaciones Costeras La Mancha). <http://www.ecologia.edu.mx/cicolma/>. Fecha de consulta: Febrero 2004.
- Constantino, R. 1999. Chave ilustrada para identificação dos generos de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 40: 387-448.

- Constantino, R. 2002. An Illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa* 67: 1-40.
- Dajoz, R. 1978. Los insectos xilófagos y su papel en la degradación de la madera muerta. Pp. 267-315. *In: Pesson, P. Ecología forestal*. Mundiprensa. Madrid.
- Eggleton, P., D. Bignell, W. Sands, B. Waite, T. Wood and J. Lawton. 1995. the species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. 11:85-98.
- Fittkau, E. & H. Klinge. 1973. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3ª. Ed. México. 252 Pp.
- Geissert, D. y D. Dubroeuq. 1995. Influencia de la geomorfología en la evolución de los suelos de dunas costeras en Veracruz, México. *Investigaciones Geográficas UNAM*, Núm. Esp. 3 :37-51.
- Golley, F. B. 1979. Production primaire brute et nette paramètres de croissance. PP. 252-290. *In: UNESCO. Recherches sur les ressources naturelles: PNE-FAO*. Paris
- Gomez-Pompa, A. 1972. *Estudio preliminar de la vegetación y flora en la región de Laguna Verde, Veracruz*. Informe final. Instituto de Biología, UNAM-Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México, D.F. 278 Pp.
- Harmon, M., D. Whigham, J. Sexton & I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27:305-316.
- Hiodo, F., I. Tayaso, J. Azoma, N. Kirtibutr & T. Abe. 2001. Effect of the soil-feeding termite *Dicuspidermes makhamensis*, on soil carbon structure in seasonal tropical forest as revealed by CP/MAS BCNMR. *Sociobiology* 38 No. 3A.
- Hölldobler, B. & E. Wilson. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 732 Pp.

- Holt, J. & M. Lepage. 2000. Termites and soil properties. PP.389-407. *In: Abe T., D. E. Bignell & M. Higashi (eds). Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology.* Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 466 Pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1994. *Ampliación 4x de fotografía aérea.* Escala 1:37,500. México D.F.
- Jones, D. & P. Eggleton. 2000. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Tropical Ecology.* 37: 191-203.
- Kaspari, M. 1996. Litter ant patchiness at the 1m<sup>2</sup> scale: disturbance dynamics in three neotropical forests. *Oecologia.* 107:265-273.
- Kaspari, M. & J. Majer. 2000. Using ants to monitor environmental change. PP. 89-98. *In: Agosti, D., J. D. Mayer, L. E. Alonso and T. R. Schultz. Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press. USA.
- Kavanagh, T. & M. Kellman. 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24: 157-165.
- Kellman, M. & B. Delfosse. 1993. Effect of the red land crab (*Gecarcinus lateralis*) on leaf litter in a tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 55-65.
- Krishna, K. 1969. Introduction. PP. 1-17. *In: Krishna, K. & F. Weesner (Eds). Biology of termites.* Vol. I. Academic Press. NY. USA.
- Levings, S. & D. Windsor. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16: 125-131.
- Longino, J. & N. Nadkarni. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97:81-93.
- Mackay W.P. y E. Mackay. 1989. *Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera:Formicidae).* PP. 1-157. Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales. Oaxtepec, Morelos.

- Mackay, W.P., M.A. Rebeles, H.C. Arredondo, A.D. Rodriguez, D. A. Gonzalez & S. B. Vinson. 1991. Impact of the slashing and burning of a tropical rain forest on the native ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 18:257-268.
- Márquez, J. 1996. Las hormigas "arrieras" *Atta* spp. (Hymenoptera: Formicidae) de México. *Dugesiana*. 3:33-45.
- Méndez, J. y A. Equihua. 2001. Diversidad y manejo de los termes de México (Hexapoda, Isoptera). *Acta Zoológica Mexicana (n.s)* Número especial 1:173:187
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28:29-179.
- Morin, P. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science. USA. 424 Pp.
- Muñoz, M & J. Álvarez-Sánchez. 1995. Branchfall variation in space and time in mexican tropical rainforest. *Brenesia* 43-44:1-7.
- Novelo, A, 1978. La vegetación de la estación biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3:9-12.
- Palacios, D. 2003. Monitoreo de la restauración ecológica en una mina de roca caliza utilizando como bioindicadores a las hormigas del suelo (Hymenoptera: Formicidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. 88 Pp.
- Parks, C. & Shaw, D. 1996. Death and decay: a vital part of living canopies. *Northwest Science*. Vol.70 Special Issue. 46-53.
- Rojas, P. 1991. Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Dgo". Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 87 Pp.
- Rojas, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera). PP. 483-500. In: Llorente, J., A. García & E. González. *Biodiversidad, Taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una nueva síntesis de su conocimiento*. CONABIO, UNAM, Facultad de Ciencias. México.

- Rojas, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* Número especial 1:189-238.
- Rojas, P. 2003. El papel de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la dinámica edáfica. PP.197-216. *In: Álvarez-Sánchez J. y E. Naranjo. (eds.). Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México.* Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México.
- Rojas, P. y A. Cartas. 1997. Ecitoninae. PP. 349-353. *In: González, E., R. Dirzo & R. Vogt. (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas.* Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México.
- Rosenzweig, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist.* 102:67-74.
- Sánchez, G. & J. Álvarez-Sánchez. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* 36:191-201.
- Sayap, A. 1999. Detection of foraging activity of *Coptotermes curvignathus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in an *Hevea brasiliensis* plantation in Malaysia. *Sociobiology* 33:137-144.
- Schultz, T. R. & T. P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms. PP. 35-44. *In: Agosti, D., J. D. Mayer, L. E. Alonso and T. R. Schultz. Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press. USA.
- Swift, M. 1977. The ecology of wood decomposition. *Sci. Prog., Oxf.* 64, 175-199.
- Swift, M., L. Boddy & I.N. Healey. 1984. Wood decomposition in an abandoned beech and oak coppiced woodland in SE England. II. The standing crop of wood on the forest floor with particular reference to its invasion by *Tipula flavolineata* and other animals. *Holarctic ecology* 7: 218-228.
- Thompson, J.N. 2003. *El proceso coevolutivo.* Traducción de Roberto Elier. Fondo de Cultura Económica. 1a. Edición en español. México. 418 Pp.
- Thorne, B. & J. Traniello. 2003. Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. *Annual Reviews of Entomology.* 48:283-306.

- Van Der Meer, P. & F. Bongers. 1996. Patterns of tree-fall Branco-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84: 19-29.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis Muñoz, M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz y C. Sánchez Dirzo. 1999. *Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, UNAM.
- Vitousek, P.M.1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*. 119: 553-572.
- Vitousek, P.M.1984. Literfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*. 65: 285-298.
- Wilson, E. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press. Cambridge. 548Pp.
- Wolters, V. 2001. Biodiversity of soil animals and its function. *European journal of soil Biology*. 37:221-227.
- Wood, T. 1969. Food and feeding habits of termites. In: Krishna, K. & F. Weesner (Eds). *Biology of termites*. Vol. I. Academic Press. NY. USA.
- Yamada, A., T. Inoue, A. Sugimoto, Y. Takematsu, T. Kumai, F. Hyodo, A. Fujita, I. Tayasu, C. Klangkaew, N. Kirtibutr, T. Kudo and T. Abe. 2003. Abundance and biomass of termites (Insecta: Isoptera) in dead wood in a dry evergreen forest in Thailand. *Sociobiology* 42:569-585.

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**



## **XII. Apéndices**

Apéndice 1. Número de ramas totales, habitadas y su peso seco por cuadrante, en la Selva de La Mancha.

TRANSECTO	CUADRANTE	LLUVIAS						SECAS					
		PESO DE LA LEÑA (g)	RAMAS TOTALES	RAMAS HABITADAS	RAMAS CON HORMIGAS	RAMAS CON TERMITAS	RAMAS CON AMBAS	PESO DE LA LEÑA (g)	RAMAS TOTALES	RAMAS HABITADAS	RAMAS CON HORMIGAS	RAMAS CON TERMITAS	RAMAS CON AMBAS
1	1	2162	29	12	6	6	0	672	10	0	0	0	0
	2	1191	21	12	10	0	2	602	8	0	0	0	0
	3	95.5	23	4	3	1	0	366	13	3	0	3	0
	4	2526	38	13	6	4	3	824	6	2	1	1	0
	5	950	18	3	2	0	1	568	6	1	1	0	0
	6	323	23	4	1	3	0	546	12	3	0	2	1
	7	341	34	9	8	1	0	204	8	1	0	1	0
	8	307	23	8	7	1	0	610	13	2	2	0	0
	9	111	22	2	2	0	0	350	10	0	0	0	0
	10	449	33	9	8	1	0	1026	13	0	0	0	0
2	1	231	27	7	6	0	1	1078	19	1	1	0	0
	2	1942	15	6	5	0	1	550	16	10	0	8	2
	3	442	22	10	9	0	1	294	11	3	2	1	0
	4	501	30	4	2	0	2	944	6	0	0	0	0
	5	817	27	16	11	4	1	1104	8	3	0	3	0
	6	765	28	10	7	3	0	1800	12	0	0	0	0
	7	1538	1	1	0	0	1	324	14	1	0	1	0
	8	531	16	5	4	1	0	1254	8	1	0	1	0
	9	661	14	4	3	0	1	390	6	0	0	0	0
	10	669	16	4	4	0	0	78	6	2	1	1	0
3	1	725	33	15	12	3	0	312	17	0	0	0	0
	2	613	35	6	0	6	0	286	2	1	0	1	0
	3	591	46	7	6	1	0	180	4	2	0	2	0
	4	781	26	7	1	6	1	250	7	0	0	0	0
	5	801	27	8	7	1	0	822	8	1	0	1	0
	6	269	21	8	6	1	1	488	23	4	1	2	1
	7	771	19	8	5	3	0	766	19	3	0	2	1
	8	1065	15	8	8	0	0	1552	6	1	0	0	1
	9	161	13	4	4	0	0	954	8	3	0	3	0
	10	163	21	2	2	0	0	802	17	1	0	1	0

Apéndice 2. Lista de los árboles ubicados en los transectos en la Selva de La Mancha.

Familia	Especie
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.
Capparidaceae	<i>Crataeva tapia</i> (L.) Sarg.
Flacourtiaceae	<i>Casearia guevarana</i> (Castillo-Campos & Medina)
Lauraceae	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Ness
Leguminosae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb
Lythraceae	<i>Ginoria nudiflora</i> (Hemsl.) Koehne
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> (L.) Sarg.
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers
Polygonaceae	<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau
Rhamnaceae	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Romer & Schultes) Zucc.
Rubiaceae	<i>Randia monantha</i> Benth.
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen
Verbenaceae	<i>Citharexylum berlandieri</i> B. L. Rob

Apéndice 3. Factores abióticos de cada cuadrante en la Selva de La Mancha.

Transecto	Cuadrante	LLUVIAS				SECAS			
		Luminosidad	Humeda relativa (%)	Temperatura del suelo (°C)	Temperatura ambiente (°C)	Luminosidad	Humeda relativa (%)	Temperatura del suelo (°C)	Temperatura ambiente (°C)
1	1	670	88	27.1	29.6	4600	48	29.3	35.5
	2	300	88	26.3	29.9	4800	48	30.9	36.8
	3	200	89	26.3	30	12000	46	31.8	38
	4	200	89	26.6	30.2	9200	50	30.2	38.9
	5	349	89	26.4	30.4	3180	52	29.4	36.6
	6	365	91	26.5	30.4	7400	52	30.5	36.6
	7	303	91	26.6	30.4	10900	53	32.4	36.4
	8	600	91	26.3	30.3	27000	56	31.7	36.6
	9	1600	89	27	30	27000	55	30.9	34.9
	10	490	89	26.3	30	3100	55	29.1	34.4
2	1	333	91	26.1	29.7	2200	57	29.2	35.5
	2	290	89	26.5	29.7	3600	57	29	35.3
	3	316	91	26.6	29.7	3650	59	30	34.1
	4	4000	91	26.7	29.8	5700	58	30.4	35.1
	5	410	89	26.8	30.1	5600	59	31.9	35.4
	6	300	90	26.7	30.3	4000	58	31.7	36.4
	7	850	89	26.5	30.4	6900	53	31.8	35.4
	8	650	86	26.7	30.5	3800	55	31.1	35.7
	9	400	86	26.9	30.2	6000	54	33.3	34.9
	10	717	89	26.5	30.3	6100	57	34.3	34.6
3	1	383	86	26.1	28.8	50000	53	36.6	38.5
	2	590	91	26.2	30.1	19000	50	30.7	37.6
	3	700	88	26.2	30	7430	47	30.2	39.3
	4	397	88	26.3	30.3	27000	42	33.8	38.7
	5	166	87	26.2	30.1	29000	45	30.7	37.9
	6	413	89	26.2	30	40000	48	30.3	38.9
	7	740	89	26.3	30.1	2800	45	31.8	37.7
	8	377	88	26.2	30.1	4400	48	29.6	36
	9	213	89	26.2	30.1	4400	52	29	34.4
	10	461	89	26.8	30.1	6000	56	32.4	33.4