



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**“ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS EN HOJARASCA A TRAVÉS DE
UN GRADIENTE DE ELEVACIÓN EN EL NORESTE DE MÉXICO”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JACQUELINE HERNÁNDEZ MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MILAN JANDA
ENES, UNIDAD MORELIA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
ENES, UNIDAD JURIQUILA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO
ENES, UNIDAD MORELIA, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN, OCTUBRE 2023.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**“ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS EN HOJARASCA A TRAVÉS DE
UN GRADIENTE DE ELEVACIÓN EN EL NORESTE DE MÉXICO”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JACQUELINE HERNÁNDEZ MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MILAN JANDA
ENES, UNIDAD MORELIA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
ENES, UNIDAD JURIQUILA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO
ENES, UNIDAD MORELIA, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN, OCTUBRE 2023.

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO: CGEP/CPCB/ENESMO/351/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de octubre de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **HERNÁNDEZ MARTÍNEZ JACQUELINE** con número de cuenta **415064275** con la tesis titulada **“Estudio de la comunidad de hormigas en hojarasca a través de un gradiente de elevación en el noreste de México”**, realizada bajo la dirección del **DR. MILAN JANDA** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA
Vocal: DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO
Vocal: DRA. MADAI ROSAS MEJÍA
Secretario: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 24 de abril de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/JHP/EARR/jhp



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por darme la oportunidad y el apoyo para llevar a cabo mis estudios de maestría y concluirlos satisfactoriamente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa de Becas Nacionales para Estudios de Posgrado, por la beca de maestría, que me permitió desarrollar el proyecto de investigación, así como la maestría con éxito.

Agradezco también al proyecto CONACyT (DICB No. 282471-CONACYT) denominado “Ecología y evolución de las hormigas a lo largo de gradientes ambientales: un enfoque integrativo” y al proyecto PAPIIT No. IN206818-UNAM, por financiar las salidas a campo, así como los materiales y el equipo de trabajo.

A mi tutor principal, el Dr. Milan Janda y a los miembros de mi comité tutor, la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses y el Dr. Jorge Contreras Garduño. Gracias por la empatía, la comprensión, el apoyo y sus aportaciones al proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. Milan Janda por abrirme las puertas de su laboratorio en un momento tan crítico a nivel personal y profesional. Gracias por confiar en mí y en mis capacidades; por apoyarme, por tu paciencia, y por toda la experiencia y el conocimiento que compartes conmigo. Gracias por hacerme creer en mí de nuevo. Estar en tu laboratorio y tenerte como tutor, ha sido una de las experiencias más significativas en mi vida.

A todos los miembros del laboratorio, especialmente a Fátima, a Damián y a Efraín. Sin su apoyo y todo su conocimiento, habría sido imposible continuar con esta tesis. Son increíbles maestros y amigos, los admiro muchísimo

También agradezco a mi jurado, la Dra. Ek del Val, la Dra. Gabriela Castaño, la Dra. Alicia Callejas, la Dra. Leticia Ríos-Casanova y la Dra. Madai Rosas Mejía. Todas sus sugerencias fueron muy valiosas y nutrieron esta tesis.

A mis amigas y roomies de la selva, Diana, Mijal y Daniela. Gracias por todo el apoyo y la contención en momentos tan vulnerables. Gracias por las risas y por todas las experiencias en campo y en nuestra casa. Las quiero mucho.

A mi familia, mi mamá Martha, mi papá Enrique, a Fina, Nano, Sofi, y Grace I. Gracias por estar presentes siempre y alentar cada paso que he dado. A Jesús, Mary, Pame, Rod, Wichita y Kala, por el apoyo y cariño que me han brindado.

A Jesús y a Yalli. Gracias por acompañarme en otra aventura y gracias por darme soporte y tanto amor. Los amo con todo mi ser.

Esta maestría ha representado una etapa crucial para mi desarrollo profesional y espiritual, ha sido un camino duro, muy gratificante y extremadamente amoroso. Agradezco a cada uno de los seres que estuvieron presentes y me enseñaron a creer, crear, crecer, amar y soñar.

GRACIAS, GRACIAS, GRACIAS.

Índice

• RESUMEN	1
• ABSTRACT	2
• INTRODUCCIÓN	3
• OBJETIVOS	9
• ANTECEDENTES	9
• METODOLOGÍA	12
• Sitio de estudio	12
• Diseño experimental	13
• Análisis estadístico	17
• RESULTADOS	18
• DISCUSIÓN	28
• CONCLUSIONES	32
• REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34
• APÉNDICES	43

- RESUMEN

Explorar la riqueza y los patrones de distribución de los organismos en ambientes montañosos puede ayudarnos a comprender cómo las diferentes condiciones afectan la historia ecológica y evolutiva de las especies. En este estudio, caracterizamos la riqueza y composición de una comunidad de hormigas de hojarasca a lo largo de un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera "El Cielo" en Tamaulipas, México. Evaluamos los factores bióticos y abióticos asociados con la diversidad de hormigas de hojarasca que pueden estar modulando su riqueza y composición y analizamos la afinidad biogeográfica de las hormigas para determinar si este es un factor limitante en su distribución. Encontramos que el gradiente de riqueza de especies alcanza su punto máximo a ~400 m. s. n. m. A medida que aumenta la elevación, la riqueza disminuye, produciendo una curva de riqueza en forma de joroba. Los factores que modulan la riqueza en este ecosistema son la temperatura y la precipitación. Finalmente, encontramos que el rango de distribución de las especies a lo largo del gradiente está algo ligado a sus afinidades biogeográficas e historia. Sin embargo, se requiere un análisis más extenso y datos filogenéticos para una conclusión más robusta.

- ABSTRACT

Exploring the richness and distribution patterns of organisms in mountainous environments can help us understand how different conditions affect species' evolutionary and ecological history. In this study, we characterized the richness and composition of a leaf litter ant community across an altitudinal gradient in "El Cielo" Biosphere Reserve in Tamaulipas, Mexico. We evaluated the biotic and abiotic factors associated with leaf litter ant diversity that may be modulating their richness and composition and analyzed the ants' biogeographic affinity to determine if this is a limiting factor in their distribution. We found that the gradient of specie richness peaks at ~400 m a.s.l. As elevation increases, richness decreases, producing a hump-shaped richness curve. The factors that modulate richness in this ecosystem are temperature and precipitation. Finally, we found that the species distribution range along the gradient is somewhat linked to their biogeographic affinities and history. However, a more extensive analysis and phylogenetic data are required for a more robust conclusion.

• INTRODUCCIÓN

Los gradientes altitudinales comprenden variaciones en componentes del entorno y del clima (p.ej. temperatura, precipitación, humedad, biología del suelo y perturbación), respecto a la altitud en una escala geográfica pequeña (Lomolino, 2001; Moses et al., 2020), condicionando la distribución y riqueza de las especies en tiempo y espacio (Guerrero y Sarmiento, 2010). Esto ha generado en muchos biólogos el interés en el estudio de diversos organismos a través de gradientes altitudinales, ya que dichos gradientes actúan como filtros naturales (Murga-Orrillo et al., 2021). En este sentido, los sistemas montañosos han sido una excelente oportunidad para estudiar patrones de riqueza y distribución de plantas, vertebrados e invertebrados (Lomolino, 2001), así como procesos macro-evolutivos y ecológicos a pequeña escala (Moses et al., 2020).

Linneo, Willdenow, von Humboldt, Wallace y Darwin fueron de los primeros naturalistas en observar variaciones en la riqueza y distribución de las especies, en respuesta a cambios altitudinales y latitudinales (Lomolino, 2001, McCain y Grytnes, 2010, Jaime- Escalante et al., 2016). Describieron un patrón general en el cual, la riqueza de algunos organismos descendía conforme la elevación aumentaba y lo atribuyeron a factores ambientales, así como a procesos evolutivos e históricos (Lomolino, 2001). Durante aproximadamente dos siglos, este patrón fue bien reconocido para todos los grupos taxonómicos (Lomolino, 2001, McCain y Grytnes, 2010). Sin embargo, tras el estudio de diferentes organismos en distintas cadenas montañosas en todo el mundo, se ha identificado que además de la disminución de

la riqueza de especies con el aumento de la elevación, hay organismos que presentan un patrón, donde la riqueza de especies alcanza su punto máximo en elevaciones medias o se presenta un patrón con una meseta en elevaciones bajas y un pico en elevaciones medias (McCain y Grytnes, 2010). Siendo el pico en elevaciones medias, el patrón más común para diferentes organismos hasta ahora (McCain, 2005, Ferro y Barquez, 2014, Pérez-Toledo et al., 2021). Las hipótesis planteadas para dar respuesta a estos patrones están basadas en el clima, el espacio, los procesos bióticos y abióticos, y factores históricos (Lomolino, 2001, McCain y Grytnes, 2010).

Las hipótesis basadas en el clima sostienen que, principalmente, la temperatura y la precipitación, son factores relevantes para la distribución y riqueza de las especies (Lomolino, 2001, McCain y Grytnes, 2010). Se ha observado que la precipitación tiene un efecto indirecto sobre los organismos, ya que se vincula con la disponibilidad de los recursos, pues condiciona la distribución de especies vegetales, y, por tanto, de especies animales y todas las interacciones que implica (McCain y Grytnes, 2010). Sin embargo, no es igual para todos los sistemas montañosos, pues la precipitación depende en gran medida de las condiciones climáticas y el régimen de precipitación no es igual en todas las regiones del mundo (McCain y Grytnes). Pero en términos generales, la precipitación en sistemas tropicales húmedos, es un factor poco relevante, porque todo el sistema tiene abundante agua; mientras que, en sistemas desérticos, la precipitación es el factor más relevante porque genera limitaciones para las especies (McCain y Grytnes, 2010, Hawkins et al., 2003). En cuanto a la temperatura, se ha documentado que,

en las montañas, la temperatura disminuye conforme aumenta la elevación aproximadamente 0.6 °C cada 100 m en ascenso (Barry, 2008) condicionando la distribución de las especies al limitar su rango de tolerancia a ciertas temperaturas (McCain, 2009). En el año 2007, M. McCain propuso el Modelo Climático Altitudinal (MCA a partir de aquí). Este modelo, plantea que la riqueza de especies alcanza su punto máximo en elevaciones cálidas y húmedas (McCain, 2007, Szewczyk y McCain, 2016). Sugiere que, en montañas áridas, la mayor concentración de especies se encuentra en elevaciones medias ya que la limitación de agua en la montaña restringe la diversidad hacia la base, mientras que la limitación en temperatura, restringe la diversidad hacia la cima (McCain, 2007, Szewczyk y McCain, 2016). En montañas húmedas, la mayor concentración de especies se espera en la base, con un decremento mientras disminuye la temperatura, ya que, en estas montañas, la temperatura es la principal limitante (McCain, 2007, Kaspari et al., 2000).

La relación especie-área o SAR, predice una relación positiva entre el área y la riqueza de especies (McCain, 2009). Plantea que, mientras el área de estudio tenga una superficie mayor, mayor será la riqueza de especies, puesto que hay mayor superficie para contenerlas (McCain, 2009, McCain y Grytnes, 2010). Generalmente, las bases de las montañas tienen mayor superficie que las cimas, por lo que se esperaría un patrón decreciente conforme aumenta la elevación. Sin embargo, también se ha documentado que hay montañas en las que la mayor proporción de área se encuentra a la mitad (McCain, 2007), por lo que podría esperarse un patrón con un pico de riqueza en elevaciones medias o una meseta

con pico en elevaciones medias (McCain y Grytnes, 2010). Asimismo, el Efecto de Dominio Medio (EDM) es un modelo nulo (los modelos nulos imitan la realidad excluyendo los factores de interés), que pretende explicar picos de riqueza en elevaciones medias (McCain y Grytnes, 2010, Colwell et al., 2004). Este modelo sugiere que tanto la base, como la cima, generan restricciones geométricas, por lo que la mayor cantidad de especies se concentra en elevaciones medias por la superposición de rangos (Szewczyk y McCain, 2016). En general, cuando las especies de estudio tienen rangos amplios, el EDM tiene mayor poder explicativo que cuando las especies tienen rangos pequeños (Colwell et al., 2004). Sin embargo, este modelo ha sido ampliamente criticado ya que en ningún sistema existe un solo factor que determine la distribución de las especies (Coldwell et al., 2004). En este sentido, los procesos biológicos y ecológicos como el efecto ecotono, la competencia y la heterogeneidad y complejidad del hábitat han sido un punto fundamental para poder explicar la diversidad de las especies en diferentes sistemas naturales (McCain y Grytnes, 2010). Específicamente, el efecto ecotono predice picos de diversidad en las zonas de transición biológica donde, debido a las óptimas condiciones ambientales, se genera un solapamiento de rangos de especies (Terborg 1985, Lomolino, 2001, McCain y Grytnes, 2010). Y mientras que la competencia predice una relación negativa con la diversidad (ya que es un reductor de la misma), la heterogeneidad y complejidad del hábitat predicen una relación positiva, pues impulsan la diversidad biológica (McCain y Grytnes, 2010).

Respecto a los factores históricos, los modelos evolutivos, el conservadurismo de nicho y los tipos de colonizaciones, tienen fuerte influencia en

los patrones de diversidad (Longino y Branstetter, 2018, Lobo y Halffter, 2000). El conservadurismo de nicho también pretende explicar picos en elevaciones medias (Colwell et al., 2016, Longino et al., 2019). Sostiene que, las especies se reúnen en regiones del gradiente que tienen las condiciones óptimas del ancestro común (mayormente tropicales) del cual diversificó (Longino et al., 2019). Asimismo, los modelos evolutivos sugieren que la diversidad será mayor en zonas de la montaña que tengan las condiciones óptimas para generar especiación y disminuir la extinción (McCain y Grytnes, 2010).

Finalmente, se han documentado modelos de colonización estrechamente relacionados con las dos grandes regiones biogeográficas (neártica y neotropical), que también intentan explicar la diversidad y distribución de la biota en las montañas (Lobo y Halffter, 2000, Joaqui et al., 2021). Existen dos modelos, el modelo de colonización vertical (asociado a biota del neotrópico) y el modelo de colonización horizontal (asociado a biota del neártico) (Lobo y Halffter, 2000). Según el modelo de colonización vertical, en las montañas, hay linajes que se originan en las partes bajas de la montaña (en la misma latitud); donde las condiciones son óptimas para su desarrollo, hecho que limita su distribución a partes más altas por efecto de las condiciones ambientales (especialmente la temperatura) (Escobar et al., 2007, Joaqui et al., 2021). Se caracteriza por generar mayor diversidad en elevaciones bajas y por un bajo recambio de linajes (Halffter y Morrone, 2017). El modelo de colonización horizontal, asume una colonización de norte a sur o de este a oeste (Halffter y Morrone, 2017) y existe un recambio de linajes neotropicales en altitudes

bajas por linajes neárticos en altitudes elevadas (Halffter y Morrone, 2017, Joaquín et al., 2021).

Los organismos que han sido estudiados a través de gradientes altitudinales incluyen plantas, vertebrados e insectos (Szewczyk y McCain, 2016, Longino et al., 2019). Las hormigas, particularmente, han sido consideradas un buen modelo para evaluar patrones de riqueza y distribución, ya que tienen un papel sumamente importante dentro de los ecosistemas al estar involucradas en múltiples interacciones ecológicas como la depredación, dispersión de semillas, descomposición y la polinización (por mencionar algunas). Representan una porción considerable de la biomasa en sistemas terrestres tropicales y subtropicales (Moses et al., 2021, Aguilar-Méndez et al., 2021); teniendo un impacto considerable en la renovación del suelo, la descomposición de nutrientes y la creación de hábitats, ya que son ingenieras de los ecosistemas (Schultheiss et al., 2022). Particularmente, en la hojarasca, podemos encontrar una gran diversidad de hormigas y sus distribuciones tienen limitaciones ligadas al clima (Pérez-Toledo et al., 2021). Esto se debe a que las tasas de caída y descomposición de la hojarasca, están determinadas por el clima, la estacionalidad, la distribución de especies arbóreas y vegetales, así como las condiciones edafológicas (Moses et al., 2021). Asimismo, para su estudio, cuentan con protocolos estandarizados (Fichaux et al., 2021) que permiten reconocer y comparar patrones de biodiversidad a distintas escalas espaciales y ambientales, por lo que son consideradas excelentes indicadores de la biodiversidad y la salud de los ecosistemas (LaPolla et al., 2007, Moses et al., 2021).

- **OBJETIVOS**

Los objetivos del presente trabajo fueron los siguientes: 1) Determinar la diversidad y la composición de la comunidad de hormigas en la hojarasca dentro de un bosque en el norte de México. 2) Evaluar los factores bióticos y abióticos asociados con la diversidad y composición de los ensamblajes de hormigas a lo largo del gradiente altitudinal. 3) Analizar la composición del ensamblaje de hormigas desde la perspectiva de su afinidad biogeográfica y evaluar si reflejan su distribución contemporánea a lo largo del gradiente altitudinal.

- **ANTECEDENTES**

Los estudios que se han realizado con hormigas a través de gradientes altitudinales, han mostrado diversos patrones de diversidad en diferentes partes del mundo (Szewczyk y McCain, 2016). El primer patrón presenta una disminución en la riqueza de especies conforme aumenta la elevación; el segundo, un pico en elevaciones medias y finalmente, una meseta en elevaciones bajas con un pico a elevaciones medias (Szewczyk y McCain, 2016). El primer patrón (decreciente), se ha documentado en Madagascar (Fisher, 1996), Borneo (Malsch et al., 2008), USA y Austria (Machac et al., 2011), China (Lui et al., 2018) y Ecuador (Mendoza-Viteri et al., 2022). El segundo patrón (pico de riqueza en elevaciones medias), se ha reportado en Madagascar (Fisher, 1998,1999), USA (Sanders, 2002, Sanders et al., 2007, Szewczyk y McCain, 2019), Costa Rica, México y Panamá (Olson, 1994, Longino y Colwell, 2011; Longino et al., 2014; Longino y Branstetter, 2019; Pérez-

Toledo et al., 2021). Szewczyk y McCain en 2016, realizaron una revisión de patrones de diversidad en hormigas y encontraron que, de manera general, la temperatura y la precipitación impulsan conjuntamente la diversidad. Sin embargo, no es determinante, ya que como se mencionó anteriormente, la riqueza y distribución de las especies son el resultado de la combinación de una serie de factores climáticos (temperatura, precipitación, humedad, nubosidad y productividad), biológicos (efecto ecotono, mutualismo, competencia, heterogeneidad y complejidad del hábitat) e históricos (especiación, extinción, conservadurismo de nicho) interactuando simultáneamente donde la temperatura y la precipitación, son factores comunes (Szewczyk y McCain en 2016, Pérez-Toledo et al., 2021).

Este estudio se desarrolló en la Reserva de la Biósfera “El Cielo” (en adelante, RBC), Tamaulipas, México. La RBC se ubica en el sur del trópico de cáncer dentro de las laderas de la Sierra Madre Oriental, abarcando un gradiente que va de los 100 m a los 2300 m de altura (Steinberg et al., 2014). Se caracteriza por contener gran diversidad, la cual se atribuye a los cambios de elevación generados por la Sierra Madre Oriental, así como a los patrones de precipitación orográfica de la misma Sierra y debido a su latitud, convergen anualmente ambientes templados y tropicales (Steinberg et al., 2014). Aunado a esto, se encuentra en una zona de transición donde convergen biotas de diversos orígenes (Morrone, 2020). Esta zona de transición lleva por nombre: Zona de Transición Mexicana (en adelante, ZTM). En la ZTM existe una superposición entre los linajes neártico y neotropical, donde se sugiere que estos dos linajes se han sometido a las

mismas presiones ecológicas, representando una excelente oportunidad para reconocer patrones y factores asociados a la composición comunitaria de las hormigas en una zona de convergencia biogeográfica (Joaqui et al., 2021, Morrone, 2020).

Los estudios en la RBC se han enfocado en taxones de vertebrados, pese a que los invertebrados (especialmente insectos) tienen una mayor sensibilidad a la variación ambiental (Ruíz-Cancino et al., 2010; Jones et al., 2012). Entre los trabajos con insectos usando hormigas como modelo biológico, destacan algunos inventarios (Flores- Maldonado et al., 1999), así como proyectos para estimar el efecto de borde, el tiempo de disturbio y la actividad diurna (Rodríguez-de León et al., 2017, 2018), así como la influencia del cambio de uso de suelo y los sistemas agroforestales en las comunidades de formícidos (Lara-Villalón et al., 2015; Rosas-Mejía et al., 2020, 2021). La mayoría de estos trabajos fueron realizados en las regiones bajas (elevaciones menores a 400 m), cercanas a los asentamientos humanos, utilizando métodos convencionales para la captura de organismos (ej. colecta manual, trampas de cebo, trampas de caída, etc.). No obstante, considerando los antecedentes presentados en regiones tropicales cercanas como Cofre de Perote, el Corredor Mesoamericano y Costa Rica (Pérez-Toledo et al., 2021, Longino et al., 2014; Longino y Branstetter, 2019), la comunidad de formícidos que se puede estudiar al muestrear hojarasca, puede presentar patrones notablemente distintos que podrían resolver preguntas dirigidas en pro de la conservación (Pérez-Toledo et al., 2021). Así como generar conocimiento relevante

sobre el comportamiento de las especies bajo escenarios de cambio climático y así crear modelos predictivos.

En el presente trabajo estudiamos los patrones de riqueza y composición de hormigas en la hojarasca, así como los factores bióticos y abióticos que pueden estar modulando dichos patrones a lo largo de un gradiente altitudinal. Se espera encontrar patrones de distribución ligados a las diferencias en el reemplazo, ganancia y pérdida de especies; así como diferencias explicadas por la afinidad biogeográfica. Gran parte del noreste de México es un área parcialmente desconocida (Aguilar-Méndez et al., 2021), por lo que con el presente proyecto se generarán datos novedosos y relevantes para regiones vulnerables como la RBC y en sí misma la ZTM.

- **METODOLOGÍA**

- **Sitio de estudio**

La RBC se ubica en el sur del estado de Tamaulipas, México (23°15'N, 99°50'O). Abarca un área de 144,530 hectáreas y su altitud máxima son 2,320 msnm (Sánchez-Ramos et al., 2005). La vegetación incluye bosques tropicales caducifolios y semicaducifolios que van de los 150 m a los 800 m; bosques mesófilos desde los 800 m a los 1500 m; bosque de pino-encino desde los 1200 a 1900 m y finalmente, bosque de pino de los 1800 m a 2200 m (González-Medrano, 2005). La RBC tiene características particulares, como un gradiente de vegetación tropical-xérico, así como su ubicación dentro de la ZTM que, como se mencionó

anteriormente, lo distinguen biológicamente al albergar una alta diversidad de ecosistemas y especies.

▪ **Diseño experimental**

Se realizó un muestreo estratificado estableciendo dos transectos altitudinales en 2019, en los municipios de Gómez Farías y Jaumave dentro de la RBC en Tamaulipas, México (Figura 1.) El transecto uno se orientó en dirección este-oeste desde 23.036889N, -99.131611O hasta 23.041389N, -99.267139O. El transecto dos, se orientó en dirección este-oeste desde 23.098444N, -99.158806O hasta 23.185056N, -99.245333O. A lo largo de cada transecto se establecieron parcelas con un área de 20 x 20 m (400 m²). Las parcelas se situaron cada 200 m, a partir de los 200 m hasta los 2000 m de elevación (10 pisos) con dos réplicas (Figura 1.). Obteniendo 20 parcelas de colecta que fueron muestreados entre el 8 de julio y el 21 de octubre de 2019.

En cada parcela se tomaron muestras de hojarasca de 1 m² cada 5 m, obteniendo un total de 15 muestras por parcela, 30 muestras por nivel de elevación y 300 muestras por transecto. Cada muestra de hojarasca se tamizó, y la materia tamizada se colocó y colgó en extractor mini-Winkler dejándolas secar por tres días. Los frascos de las trampas con los insectos colectados (que previamente habían sido llenados con etanol absoluto al 99.8%) fueron retirados y etiquetados con lugar y fecha de extracción. Posteriormente fueron llevados a LANASE en la Escuela Nacional de Estudios Superiores, UNAM, Morelia, para su procesamiento.

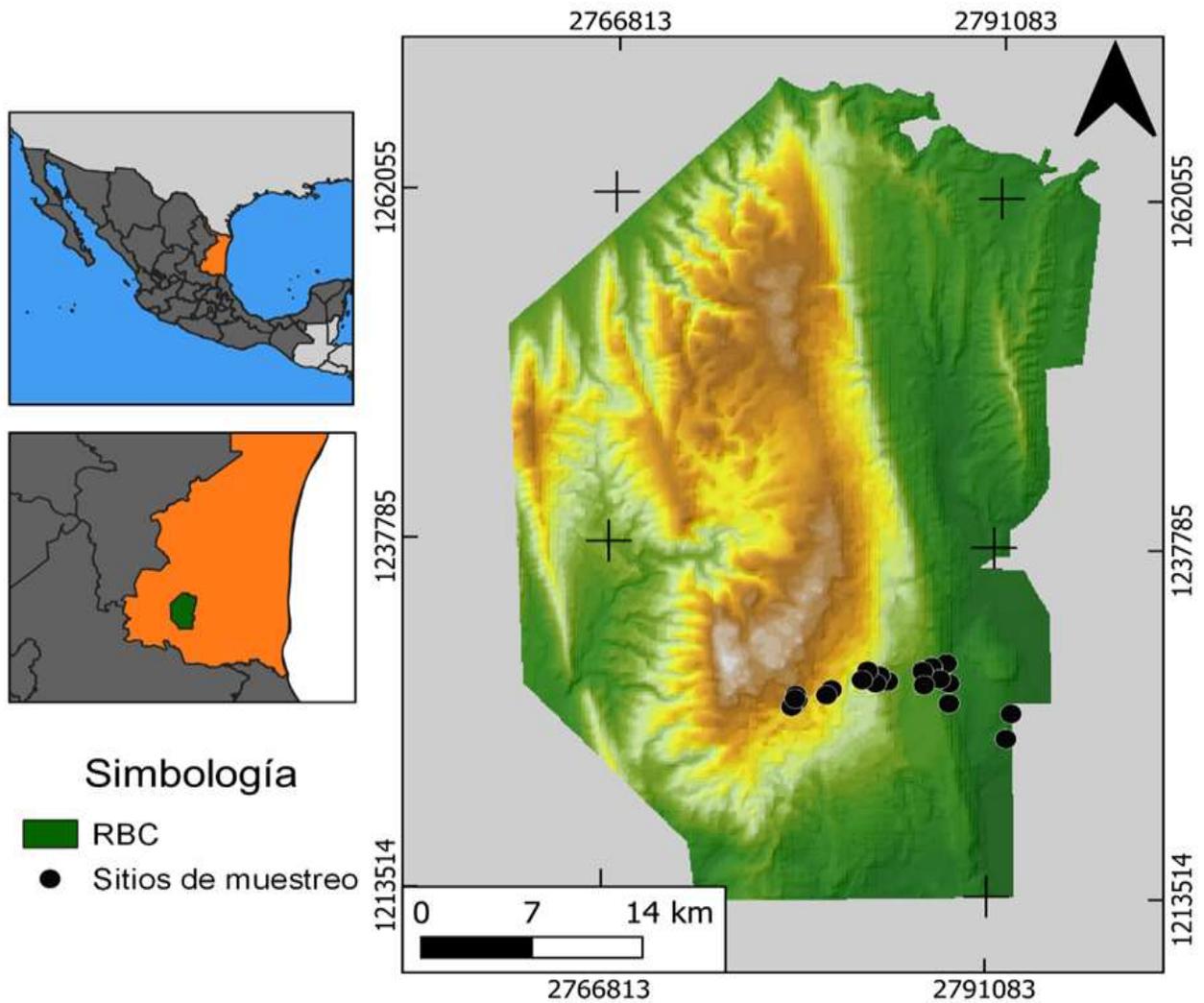


Figura 1. Sitios de muestreo en la Reserva de la Biósfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. Los círculos color negro representan cada plot.

De cada muestra se extrajeron todas las hormigas y se separaron por especie o morfoespecie mediante inspección visual utilizando un microscopio estereoscópico Olympus SZ2-ILST con aumentos desde 10 X hasta 90 X. Para identificar a las especies se utilizaron claves taxonómicas especializadas (Fisher y Cover, 2007), bases de datos especializadas (AntWiki, 2022, AntWeb, 2022), así como comparación morfológica y corroboración por especialistas. Algunos

individuos representativos de cada especie fueron montados con alfileres entomológicos en puntos de opalina, siguiendo el método de Triplehorn y Johnson (2005). Éstos fueron etiquetados y revisados para su determinación al mayor nivel taxonómico posible.

En cada parcela se midieron variables microclimáticas mediante una estación meteorológica portátil Kestrel 4000 que se dejó durante un lapso de 10 minutos en cuatro puntos de la parcela (40 minutos por parcela). La medición de las variables microclimáticas se realizó una vez por la mañana y una segunda por la tarde y se utilizó el valor promedio de todas las mediciones. Las variables tomadas fueron: velocidad máxima del viento (km/h), humedad relativa (%), temperatura (°C), índice de calor (°C), punto de rocío (°C) y punto de evaporación (°C). Además, se registraron las especies arbustivas y arbóreas, el volumen de hojarasca y la cobertura del dosel. Asimismo, se contabilizaron las especies arbóreas para conocer la riqueza de árboles, así como su abundancia por parcela y se calcularon las proporciones de pino y de encino. También, se utilizaron las variables correspondientes a temperatura (BIO1) y precipitación (BIO12) de Worldclim (2022) ya que son relevantes en la determinación de la distribución de las especies (Ignazi et al., 2019). La afinidad biogeográfica de las morfoespecies se clasificó en neártica, neotropical, mesoamericana y desconocida (para algunas morfoespecies) utilizando la información disponible en las bases de datos especializadas (AntWiki, 2022 y AntWeb, 2022). Se clasificaron como hormigas con afinidad “neártica” a todas aquellas que tuvieran un rango de distribución del norte de México, al sur de Estados Unidos, aunado a la información disponible en las bases de datos donde ya se

clasificaban como neárticas. Se consideró como hormigas con afinidad “neotropical” a todas aquellas especies que se encontraran del norte de México hacia el sur del continente americano, aunado a la clasificación disponible en las bases de datos. Las hormigas con clasificación “mesoamericana” se consideraron cuando su distribución se encontraba exclusivamente en el sureste de Puebla, Guerrero, Veracruz, Oaxaca, Yucatán, Campeche, Quintana Roo, Tabasco y Chiapas, Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, El Salvador, Costa Rica y Panamá y Colombia. Finalmente, la clasificación “desconocida” aplicó para la mayoría de las morfoespecies, de las cuales se tenía nula información y, por tanto, no se pudieron clasificar en alguna de las anteriores.

Tabla 1. Precipitación anual, promedio de temperatura anual, tipo de vegetación y rango de porcentaje de humedad relativa por piso altitudinal.

Elevación	Humedad relativa (%)	Precipitación anual (mm)	Promedio de temperatura anual (°C)	Tipo de vegetación
200	72.93 - 73.25	1496	23.49	Bosque tropical caducifolio y semicaducifolio
400	73.36 - 77.74	1050	21.13	Bosque tropical caducifolio y semicaducifolio
600	83.39 - 83.50	1050	21.13	Bosque tropical caducifolio y semicaducifolio
800	83.58 - 88.01	1050	21.13	Bosque tropical caducifolio y semicaducifolio
1000	82.26 - 84.85	1050	21.13	Bosque mesófilo
1200	84.90 - 87.14	974	19.13	Bosque mesófilo, bosque de pino-encino
1400	85.95 - 91.03	974	19.13	Bosque mesófilo, bosque de pino-encino
1600	87.18 - 93.49	974	19.13	Bosque de pino-encino
1800	86.59 - 87.04	741	17.48	Bosque de pino
2000	62.81 - 68.90	741	17.48	Bosque de pino

▪ **Análisis estadístico**

Previo a los análisis estadísticos, la base de datos fue depurada excluyendo todos los ejemplares de casta reproductora que no fueron identificados o agrupados dentro de una especie o morfoespecie, esto a fin de evitar una sobrestimación de la diversidad. Para conocer el valor del esfuerzo de muestreo o la completitud del inventario, se utilizaron métodos basados en muestras a partir de curvas de acumulación de especies y estimadores no paramétricos basados en la presencia/ausencia de las especies. Se calculó la cobertura de la muestra (Chao & Jost, 2012), utilizando los estimadores de riqueza Chao 2 y Jackknife 1, ya que Jones et al., en 2012 reportaron un buen desempeño de estos estimadores con datos de artrópodos. Los estimadores de riqueza y diversidad alfa (α), fueron calculados con el software EstimateS v.8.2. (Colwell, 2009), y graficados con el software estadístico R v.4.1.0 (R Core Team, 2019).

Para evaluar la variación de diversidad beta (β) en la composición de especies a través del gradiente altitudinal, se utilizaron medidas de disimilitud (Baselga, 2010) empleando el índice de Sørensen que utiliza una matriz de presencia/ausencia de especies y calcula matrices de disimilitud $\beta_{sør}$ (disimilitud total), β_{sim} (disimilitud por recambio) y β_{sne} (disimilitud por anidación). La diversidad β fue calculada con el paquete betapart v.1.5.4 (Baselga & Orme, 2012) en el software estadístico R v.4.1.0 (R Core Team, 2019).

Para conocer las variables ambientales asociadas a la comunidad de hormigas en la hojarasca, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG)

para los sitios de cada transecto, utilizando las variables ambientales como variables explicativas, y la riqueza de hormigas en la hojarasca y la disimilitud total media (β sør media) como variables de respuesta. Las variables ambientales utilizadas para realizar los análisis fueron las variables bioclimáticas del proyecto WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans, 2017), específicamente BIO1 (temperatura media anual) y BIO12 (precipitación media anual). También se incluyó la elevación, temperatura promedio, humedad relativa, profundidad de la hojarasca, humedad de la hojarasca (tomadas in situ), promedio de cobertura de dosel, abundancia de árboles, riqueza de árboles y la proporción de pinos. Para todas las variables se comprobó la colinealidad y se eligieron las que tuvieron un factor de inflación de la varianza <1.5 (de acuerdo con Zuur et al., 2009). También se realizó Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), para ilustrar de mejor forma el efecto de las variables ambientales sobre la comunidad de hormigas en la hojarasca.

• RESULTADOS

En total colectamos 300 muestras de hojarasca de 20 parcelas a lo largo del gradiente altitudinal de la RBC, generando 2065 registros de especies de hormigas (ocurrencia de especies de hormigas) pertenecientes a 9 subfamilias, 42 géneros y 91 morfoespecies (ver Apéndice. 1). Los géneros con un mayor número de especies o morfoespecies fueron: *Hypoponera* (9), *Pheidole* (9), *Strumigenys* (9), *Brachymyrmex* (5) y *Octostruma* (5). Las especies con un mayor número de registros fueron *Solenopsis brevicornis* (Emery, 1888) (164), *Nylanderia steinheili* (Forel, 1893) (116), *Octostruma tithrix* (Forel, 1912) (107), *Strumigenys brevicornis*

(Longino, 2013) (105) y *Monomorium cyanemun* (Wheeler, W.M., 1914) (100) (ver Apéndice. 1). En cuanto a la completitud del inventario, los valores de los estimadores Chao 2 y Jackknife 1 indican que se logró una completitud del inventario del 88% y el 84% respectivamente. Asimismo, el estimador de cobertura basado en la incidencia o ICE, ACE, singletons y doubletons alcanzan la asíntota, ratificando una buena completitud del inventario.

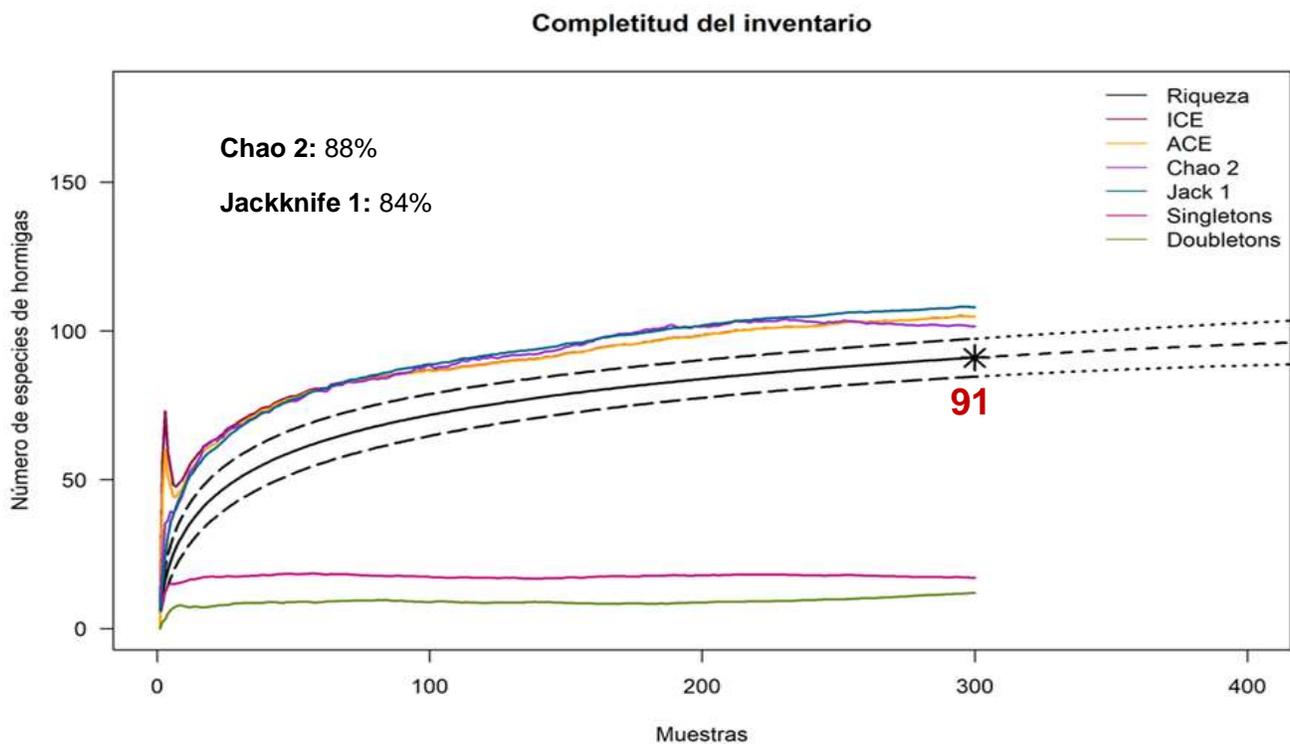


Figura 2. Curva de acumulación de especies basada en especies de hormigas para la reserva de la biósfera “El Cielo” con riqueza extrapolada e intervalos de confianza al 95%. El asterisco indica la riqueza de especies observada (91 especies). Asimismo, muestra estimadores no paramétricos de riqueza de especies ICE, ACE, Chao 2, Jackknife 1, “singletons” y “doubletons”, alcanzando la

En cuanto a la riqueza de hormigas a través del gradiente altitudinal, se encontró que es mejor explicada por un modelo cuadrático donde en los 200 metros, hay una riqueza media de 36 especies de hormigas, luego hay un pico en los 400 m con 54 especies de hormigas, posteriormente disminuye en los 600 metros con 48 especies, y consecutivamente sigue disminuyendo mientras aumenta la elevación. En términos generales, la riqueza de las hormigas en la hojarasca mostró un claro patrón en forma de joroba.

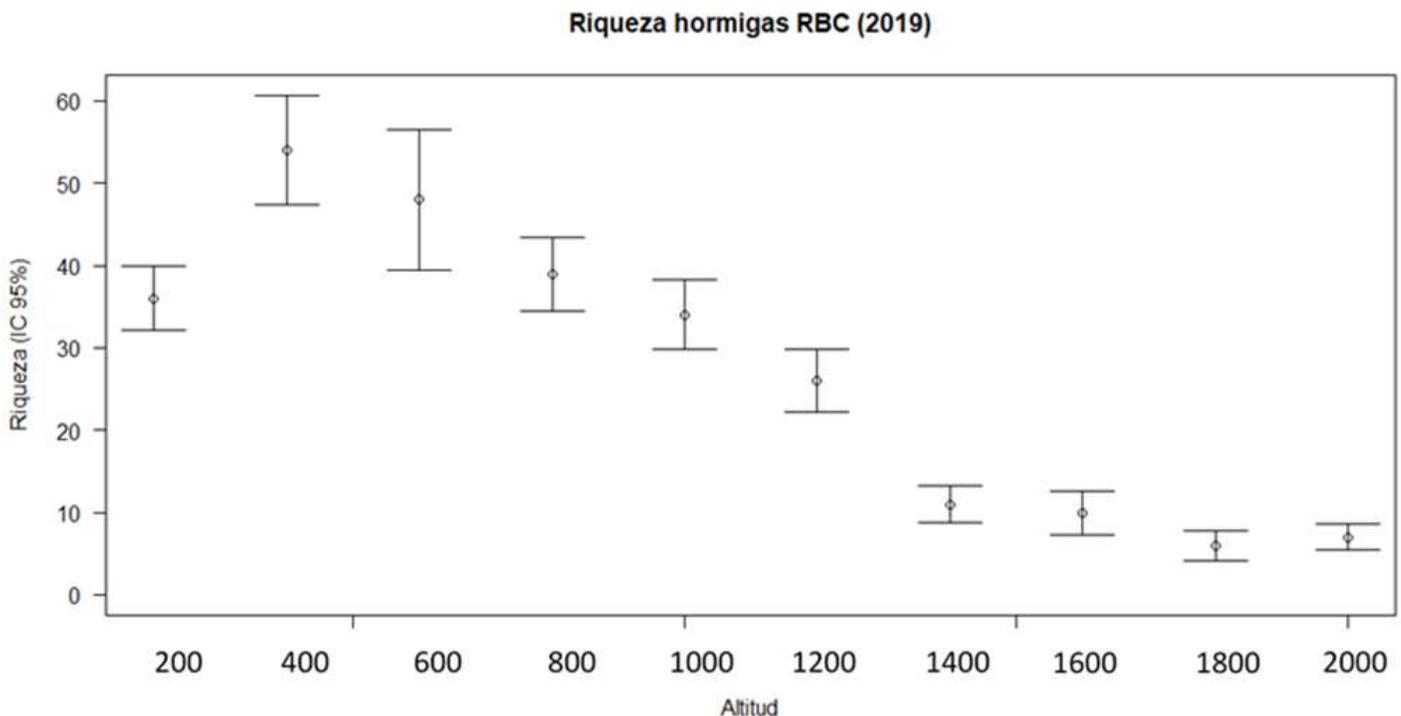


Figura 3. Riqueza media de hormigas de hojarasca por elevación con intervalos de confianza al 95%. El círculo medio indica la riqueza media las especies de hormigas encontradas en cada piso altitudinal.

Tal como sucede con la riqueza media de hormigas de hojarasca, cuando se utiliza la ocurrencia, se muestra un patrón en forma de joroba. Sin embargo, en

este patrón, el pico de ocurrencias se encuentra en los 600 m con 401 registros de 41 especies. Conforme aumenta la elevación, el número de registros por altitud descende hasta los 58 registros de 9 especies en los 2000 metros.

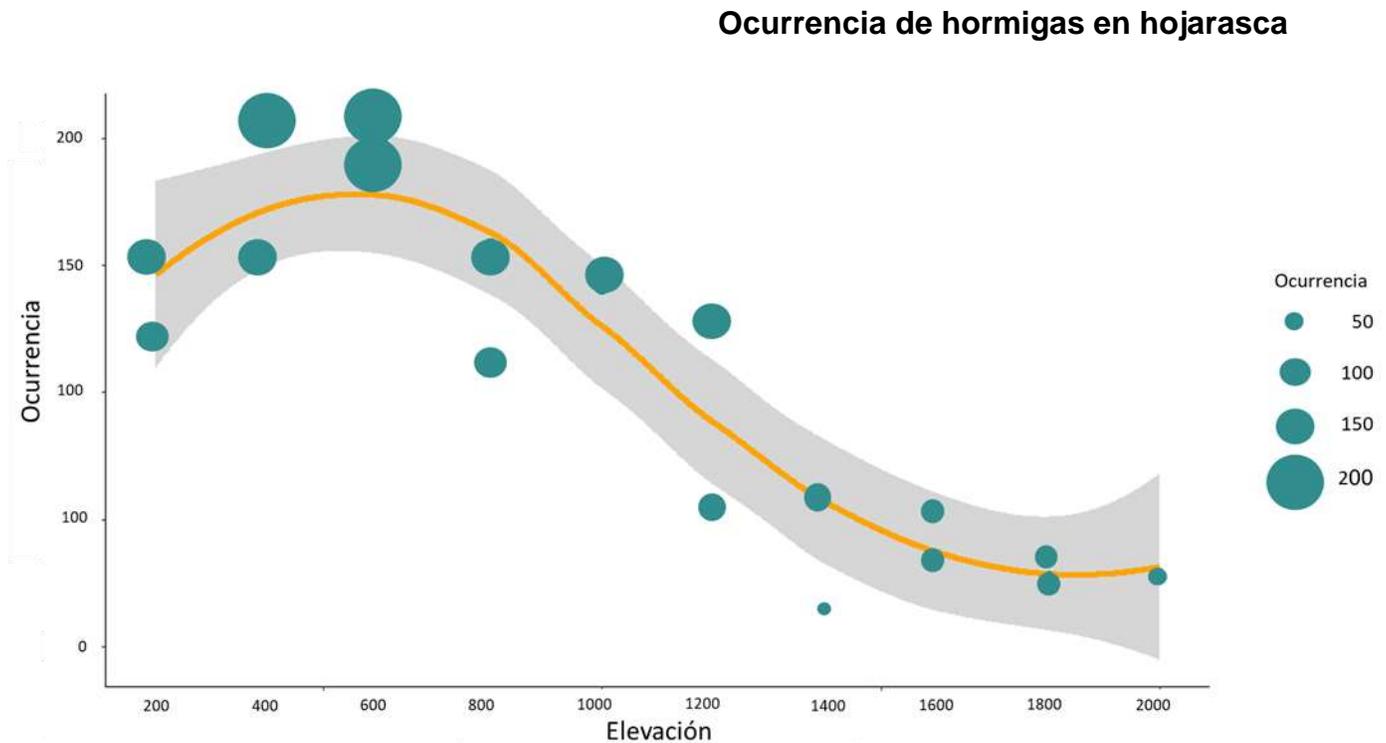


Figura 4. Ocurrencia de hormigas de hojarasca a través del gradiente de elevación. Muestra el total del número de ocurrencias de todas especies contenidas en todas las muestras, de todas las parcelas, por piso altitudinal. Cada elevación tiene asociados dos círculos y cada uno corresponde a una parcela. El tamaño del círculo corresponde a la cantidad de especies contenidas.

La disimilitud de especies de hormigas de la hojarasca fue alta a lo largo del gradiente: $\beta_{s\sigma r}$ o disimilitud total= 0.808, β_{sim} o recambio= 0.612 y β_{sne} o anidamiento= 0.195. En estos resultados se puede observar que hay una disimilitud

alta, dada principalmente por el recambio más que por el anidamiento, señalando que nuestros sitios son distintos entre sí.

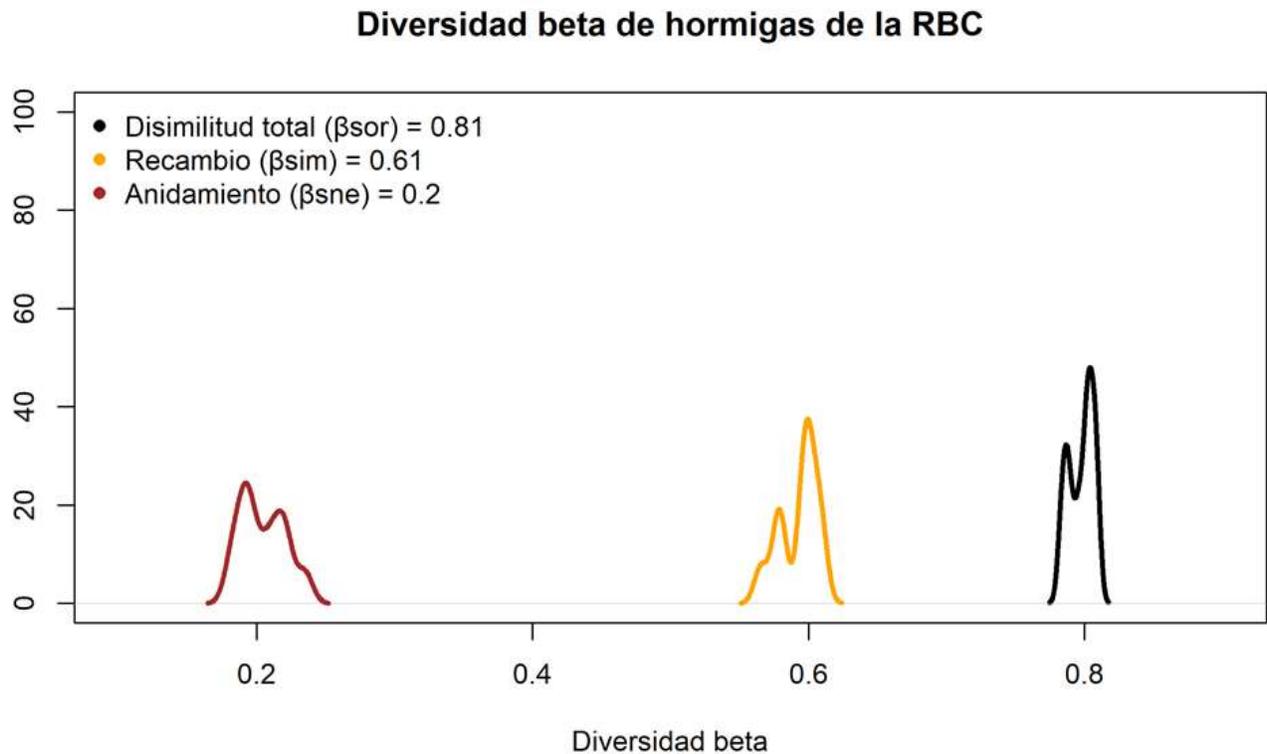


Figura 5. Diversidad beta de hormigas en hojarasca basada en el índice de Sørensen. Los picos observados en el gráfico hacen referencia a la disimilitud dada por el anidamiento (color rojo) y por el recambio (amarillo), así como también muestra la disimilitud total (color negro). En el eje x se muestran los valores de β , y en el eje Y, las muestras.

En cuanto a la afinidad biogeográfica de las hormigas, se puede observar que hay una mayor cantidad de especies con afinidad neotropicales (57), concentradas en elevaciones que van desde los 200 m hasta los 1200 m. Sin embargo, hay especies como *Strumigenys brevicornis*, que pese a ser una hormiga

con esta afinidad, está distribuida en todo el gradiente, aunque con menor incidencia de los 1400 a los 2000 m. Las especies de hormigas con afinidad Neártica (14), presentaron un mayor número de registros y una mayor concentración de los 800 a los 2000 m. Y, así como hay registros de hormigas neotropicales, hay hormigas con afinidad neártica que se encuentran a lo largo del gradiente de elevación (con excepción de los 200 m) como *Stenamma huachucanum*. La hormiga neártica *Proceratium mexicanum* curiosamente mostró un comportamiento en el cual tiene presencia de los 400 a los 1200 m, lo cual no esperábamos ya que es una especie con afinidad neártica. Finalmente, las especies mesoamericanas (8) se encuentran distribuidas de los 200 m, hasta los 1800 m.

Afinidad biogeográfica

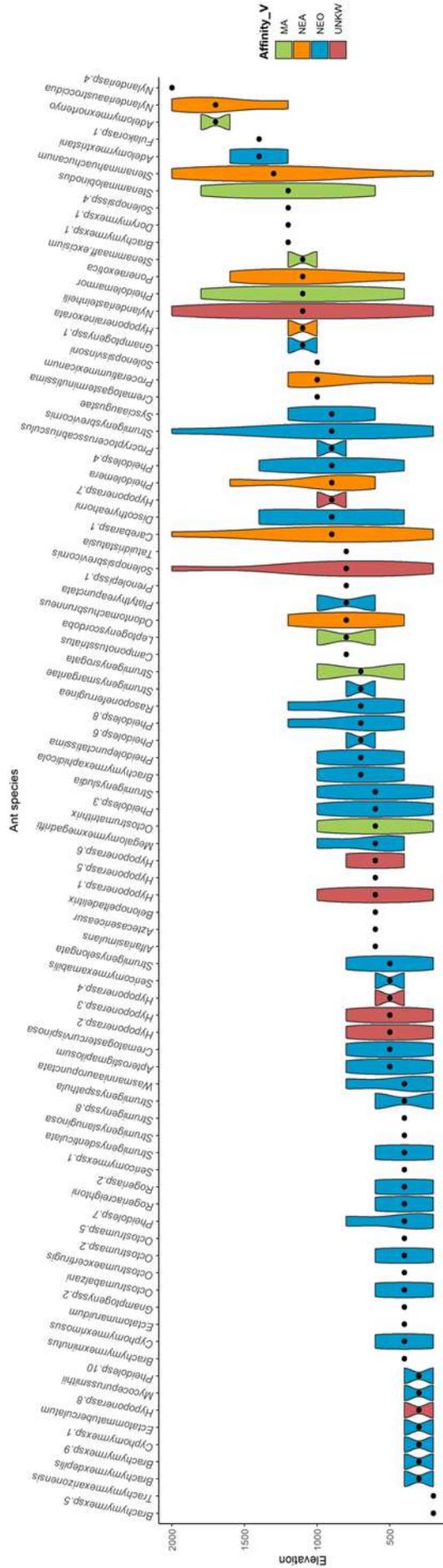


Figura 6. Afinidad biogeográfica por especie y por elevación. Donde Ma (color verde), se refiere a las hormigas que tienen afinidad biogeográfica mesoamericana; NEA (color naranja) hormigas con afinidad biogeográfica neártica; NEO (color azul), neotropical y UNKW (color rojo) se refiere a las hormigas de las que se desconoce su afinidad biogeográfica.

De las 16 variables utilizadas para generar el MLG, 9 se excluyeron por colinealidad, encontrando que el mejor ajuste para la riqueza de hormigas incluyó sólo 7 variables ambientales (Tabla 1.). Donde BIO12 (precipitación anual) y BIO1 (promedio de temperatura anual) explicaron más del 80% de la variación en el número de especies.

Tabla 2. Efectos predichos por el modelo lineal generalizado más simple en la riqueza de hojarasca. Modelo McFadden $pseudo-R^2 = 0.92$.

Variable explicativa	(R2 ajustada)	F	P
Promedio de temperatura anual (BIO1)	17.2	5.5105	0.001
Precipitación anual (BIO12)	9.5	3.2524	0.002
Humedad relativa (HR)	5	2.2412	0.006

Al realizar el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), encontramos que al igual que el MLG, la composición de hormigas en el gradiente altitudinal es explicada por la precipitación anual, temperatura media anual y la humedad relativa (HR).

Tabla 3. Resultados del análisis CCA más parsimonioso, sobre las variables explicativas significativas (seleccionadas con $P < 0.05$ con 999 permutaciones) de todas las parcelas que explican la composición de especies hormigas a través del gradiente. Las variables explicativas mostradas explican el 33.4% de la varianza total ajustada.

Variab les	PseudoR²	p
Humedad relativa (HR)	0.015	0.893
Precipitación anual (BIO12)	0.240	0.000
Promedio de temperatura anual (BIO1)	0.559	0.000
Profundidad de la hojarasca	0.028	0.558
Abundancia de árboles por plot	0.028	0.012
Riqueza de árboles por plot	0.004	0.323
Proporción de pino por plot	0.011	0.165

Análisis de Correspondencia Canónica para hormigas en un gradiente de elevación

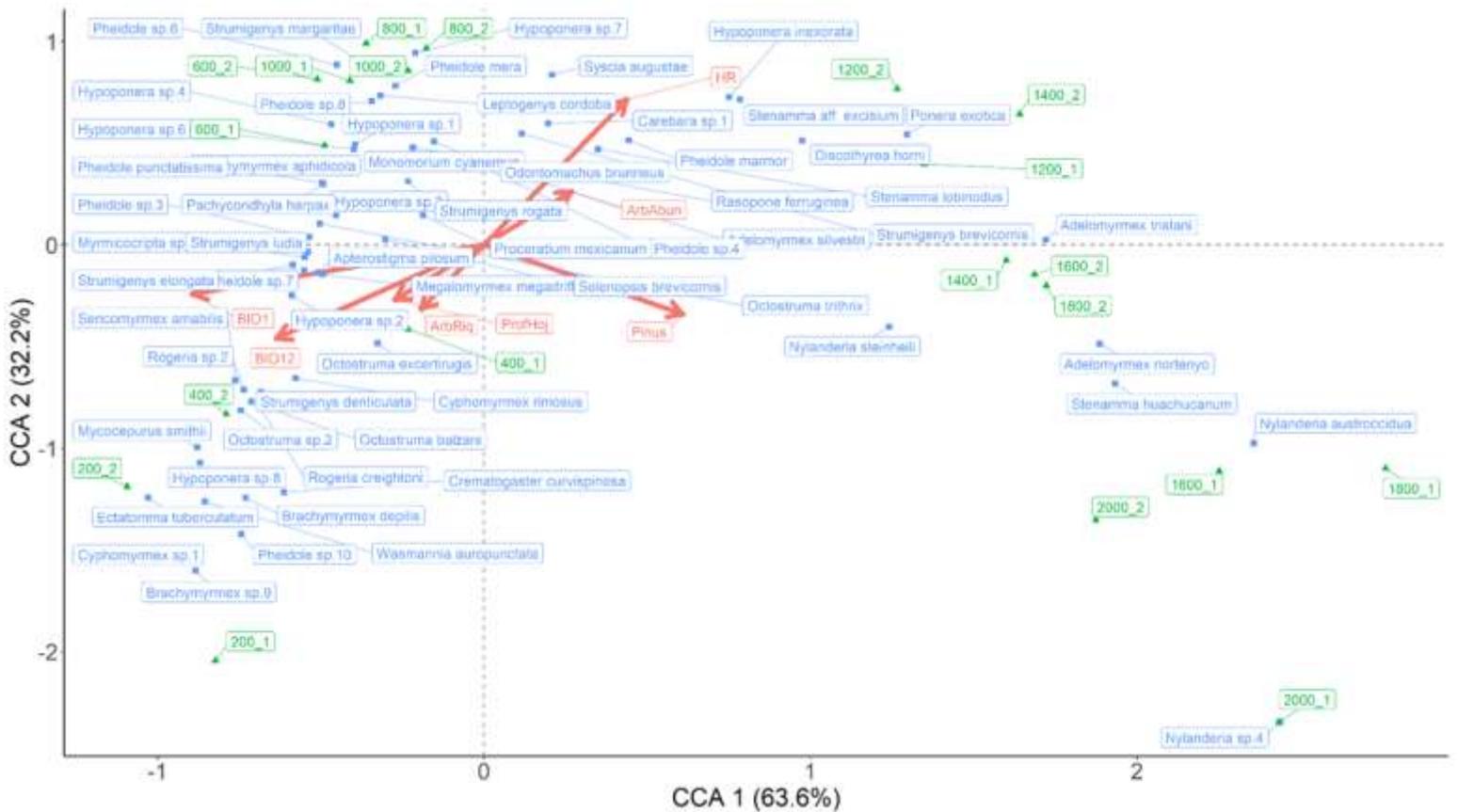


Figura 7. Gráfico de ordenación de los dos primeros ejes canónicos de CCA, que explica la variación en la composición de la comunidad de hormigas por humedad relativa (HR), profundidad de la hojarasca (ProfHoj), abundancia de árboles (ArbAbun), riqueza de árboles (ArbRiq), proporción de pinos (Pinus), temperatura media anual (BIO1) y precipitación anual (BIO12). Los plots de estudio están representados en verde y las morfoespecies y especies de hormigas en azul (las etiquetas de hormigas muestran los nombres de las especies y morfoespecies).

• DISCUSIÓN

En este estudio, se encontró que la riqueza de especies de hormigas en la hojarasca exhibe un patrón en forma de joroba con un pico de diversidad en los 400 m. Encontramos también, que la disimilitud total está dada por el recambio más que por el anidamiento y que los factores que principalmente están modulando el patrón de diversidad son la temperatura y la precipitación anual, asimismo encontramos que el origen biogeográfico tiene relevancia en la distribución de las especies a lo largo del gradiente altitudinal. El patrón de diversidad en forma de joroba ya ha sido documentado en estudios de diversidad de hormigas a través de gradientes altitudinales en México (p.ej. Pérez-Toledo et al., 2021, Longino y Branstetter, 2019 y Szewczyk y McCain, 2016), y en otros grupos de artrópodos, como en polillas (Beck et al., 2016) y escarabajos (Joaqui et al., 2021).

Especialmente, el trabajo con hormigas de Pérez-Toledo y colaboradores en 2021, tiene especial relevancia para este estudio, ya que también se realizó dentro de la ZTM (en Cofre de Perote, Veracruz). En dicho estudio, se encontró un patrón en forma de joroba con un pico de riqueza entre los 500 y 1000 m, además de un patrón de disimilitud dado principalmente por el recambio. En general, sus hallazgos apoyan que el filtrado de hábitat, donde la temperatura y de cierta manera, la perturbación (aunque no se estudia específicamente) son los principales moduladores de los patrones observados. En el presente trabajo, además de la temperatura, se encontró que la precipitación es un modulador relevante para los patrones observados. Los datos disponibles muestran que la RBC tiene un clima

húmedo a lo largo de todo el gradiente y según el modelo climático altitudinal, la temperatura en estas montañas debería ser la única variable que determina la riqueza. Sin embargo, la RBC tiene una fuerte estacionalidad, por lo que la precipitación también juega un papel importante para la diversidad. Longino y Branstetter en 2019, también reportaron un pico de diversidad a ~400 m y sugieren que este patrón surge por la combinación de diversos factores, que incluye el desgaste biótico de tierras bajas, así como transiciones entre ecotonos por efectos del cambio climático y el conservadurismo de nicho. Explican que las especies concentradas en tierras bajas, comenzaron a colonizar partes más altas consecuencia de la perturbación y el cambio climático, encontrando en los ~400 m el clima óptimo ancestral, y en elevaciones más bajas temperaturas anormalmente altas (Longino y Branstetter, 2019). Lo cual tiene sentido para nuestro estudio, ya que de manera descriptiva encontramos que existe un solapamiento de especies en los ~400 m y el cambio de temperatura entre una elevación a otra es elevado (2.36°C). Y aunque en nuestro estudio no evaluamos los efectos de la perturbación y el cambio climático, elevaciones bajas encontramos géneros oportunistas como *Wassmannia*, que suele indicar modificaciones antrópicas (Mendoza-Viteri et al., 2022).

Al momento de evaluar la ocurrencia, se muestra un patrón similar en forma de joroba, pero el pico máximo se concentra en los 600 m. Entonces hay más riqueza de especies en los 400 m, pero más ocurrencia de especies en los 600 m. Esto se puede explicar porque en la parcela 1 de los 600 m, hay especies como *Strumigenys brevicornis* que aumenta considerablemente su número de registros

en las muestras, y como *Stenammina lobinodus*, que en esta elevación hace su primera aparición con un número considerable de registros (25/30). Es importante señalar que, en los 600 m, la humedad relativa aumenta (ver Tabla 1.), por lo que tiene sentido que *Strumigenys brevicornis* aumente su ocurrencia, ya que esta especie habita en zonas húmedas (AntWiki).

El recambio de especies ($\beta_{sim} = 0.612$) tuvo una mayor contribución a la disimilitud total ($\beta_{s\sigma r} = 0.808$) en comparación con el componente de anidamiento ($\beta_{sne} = 0.195$). Estos resultados, también han sido ampliamente reportados en sistemas montañosos tropicales en México (p. ej. Pérez-Toledo et al., 2021, Nunes et al., 2020 y García-Martínez, 2013) y sugieren que las comunidades a través del gradiente son diferentes en cuanto a su composición. Además, el hecho de que el recambio predomine sobre el anidamiento permite inferir que gran parte de las especies de hormigas están restringidas a ciertas elevaciones (Pérez-Toledo et al., 2021).

Respecto a clasificación biogeográfica de las hormigas a través del gradiente de elevación, encontramos de manera visual que sí existe un agrupamiento de afinidades biogeográficas. Las especies con afinidad neotropical se concentran entre los 200 y los 1200 m, aunque *Strumigenys brevicornis* ha aparecido también en los 2000 m. Sin embargo, en los 1200 m se registraron un mayor número de registros (22) y después fue disminuyendo hasta llegar a un registro en los 2000 m, lo cual coincide con lo descrito por Longino (AntWiki), ya que describe su distribución desde el nivel del mar hasta los 2600 m. Una de las especies con afinidad neártica que se puede encontrar a lo largo de todo el

gradiente es *Stenamma huachucanum*, que también está ampliamente distribuida (Antwiki, 2022). Y similar, pero de manera contraria a lo que sucede con *S. brevicornis*, *Stenamma huachucanum* tiene el pico de incidencia a los 1800 m con 27 registros que disminuyen hasta llegar a un registro en los 200 m.

Al encontrar la mayor concentración de afinidades en elevaciones medias (400-600 m), se podría inferir que el patrón de diversidad de hormigas en la RBC, responden al modelo de colonización vertical y horizontal propuesto por Lobo y Halffter (2000). Donde el mayor número de especies pertenecientes al linaje neotropical se concentran en elevaciones bajas y muchas de ellas se restringen sólo a la parte inferior del gradiente (colonización vertical), como gran parte del género *Brachymyrmex* y *Strumigenys*; asimismo, hay especies pertenecientes al linaje neártico que se restringen a la parte superior del gradiente (colonización horizontal), como *Stenamma* y *Nylanderia*.

El MLG mostró que las variables ambientales que más tienen influencia en el comportamiento del patrón de riqueza son la temperatura y la precipitación. Se sabe que éstas son variables moduladoras de la diversidad en gradientes altitudinales (por ejemplo, McCain, 2009 y Pérez-Toledo et al., 2021). Las hormigas, al ser organismos ectotermos dependen directamente de la temperatura por lo que generalmente, los picos de riqueza para este grupo se encuentran en elevaciones donde la temperatura permite tener una buena productividad (McCain y Grytnes, 2010; Szweczyk y McCain, 2016). De acuerdo al análisis de correspondencia canónica, en el eje 1 la mayor variación está proporcionada por la temperatura anual, la precipitación anual, la proporción de pino y en menor medida, la riqueza

de árboles y la profundidad de la hojarasca. También se puede observar que dichas variables tienen influencia tanto en elevaciones bajas (200 y 400 m), como en elevaciones altas (1400, 1600, 1800 y 2000 m), sin embargo, la mayor influencia de estas variables es en elevaciones bajas y, por tanto, en especies mayormente neotropicales. En el eje 2, la mayor variación está dada por la humedad relativa y en menor medida, por la abundancia de árboles.

El comportamiento de este modelo es interesante, ya que tanto la temperatura, como la precipitación, muestran ser fuertes moduladores de diversidad. Existe una mayor concentración de especies de hormigas que, aparentemente, muestran respuesta a la precipitación anual, la temperatura anual, la humedad relativa y en menor medida (pero no menos importante) la profundidad de la hojarasca y la abundancia y riqueza de árboles que están directamente relacionadas con atributos de la hojarasca.

• CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio, muestran un patrón de diversidad en forma de joroba con pico de riqueza de especies a los 400 m y un pico de abundancia a los 600 m. Las variables que principalmente modulan este patrón son la temperatura, la precipitación y la humedad relativa. Lo cual sugiere que en los 400-600 m (consideradas elevaciones medias) las condiciones ambientales son óptimas para el desarrollo de las hormigas en la hojarasca. Además, el traslape de rangos de afinidades también puede explicar el pico de riqueza en esta elevación. Conocer los factores que pueden estar modulando patrones de diversidad es

relevante y necesario para mejorar nuestra comprensión sobre la organización de las comunidades biológicas. Este proyecto aporta información relevante a los datos disponibles de estudios sobre patrones de diversidad en gradientes altitudinales, ya que integra factores ambientales e históricos en cierta medida, y muestra un patrón que cada vez se repite más en estudios ecológicos en sistemas montañosos tropicales.

● REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

-
- Aguilar-Méndez, M. J., Rosas-Mejía, M., Vásquez-Bolaños, M., González-Hernández, G.A., Janda, M. (2021) New distributional records for ants and the evaluation of ant species richness and endemism patterns in Mexico. *Biodiversity Data Journal* 9: e60630, 00, 1-22.
- AntWeb (2022) All AntWeb, en AntWeb. Disponible en: <https://www.antweb.org/> (última consulta en diciembre 2022).
- AntWiki (2022) All AntWiki, en Antwiki. Disponible en: <https://www.antweb.org/> (última consulta en diciembre 2022).
- AntWiki (sf). *Strumigenys brevicornis*. enero, 2013. https://www.antwiki.org/wiki/Strumigenys_brevicornis
- Barry, R. (2008). *Mountain Weather and Climate*. 3 ed. Cambridge University.Press.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812.
- Cardoso, D. C., & Schoereder, J. H. (2014). Biotic and abiotic factors shaping ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in Brazilian coastal sand dunes: The case of restinga in Santa Catarina. *Florida Entomologist*, 97(4): 1443-1450.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
- Colwell, R. K. (2009). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C.L., Gilman, A. C. y Longino, J.T. (2008). Calentamiento global, cambios en el rango de altitud y desgaste biótico de las tierras bajas en los trópicos húmedos. *Ciencia*, 322 (5899), 258–26
- Colwell, R. K., Gotelli, N. J., Ashton, L. A., Beck, J., Brehm, G., Fayle, T. M., Fiedler, K., Forister, M. L., Kessler, M., Kitching, R. L., Klimes, P., Kluge, J., Longino, J. T., Maunsell, S. C., McCain, C. M., Moses, J., Noben, S., Sam, K., Sam, L., ... Novotny, V. (2016). Midpoint attractors and species richness: Modelling the interaction between environmental drivers and geometric constraints. *Ecology Letters*, 19(9), 1009–1022.
- Colwell, R. K., Rahbek C., y Gotelli, N.J. (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *Am Nat*, 163(3), 1-23.
- *Ecography*, 25, 25–32.
- Escobar, F., Lobo, J. M., y Halffter, G. (2005). Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*. 14: 327-337
- Fichaux, M., Vleminckx, J., Courtois, E. A., et al. (2020). Environmental determinants of leaf litter ant community composition along an elevational gradient. *Biotropica*, 00, 1–13.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315.
- Fisher, B. L. (1996). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Naturelle Integrate d' Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, 85, 93-108.
- Fisher, B. L. (1998). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, 90, 39–67.

- Fisher, B. L. (1999). Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology* 94, 129–147
- Fisher, B. L., & Cover, S. P. (2007) *Ants of North America: A Guide to the Genera*.
- Flores-Maldonado, K. Y., Phillips, A. S. Jr., & Sánchez-Ramos, G. (1999). The Myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) along an Altitudinal Gradient in the Sierra Madre Oriental of Northeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 44(4), 457-461.
- García-Martínez M., Martínez-Tlapa D., Quiroz-Robledo L. y Valenzuela-González J. (2013). Diversidad alfa y beta de los ensambles de hormigas en un paisaje montano de Veracruz. *FORMICIDAE DE MÉXICO*
- García-Martínez, M., Martínez-Tlapa, D., Quiroz-Robledo, L. y Valenzuela-González, J. (2013). Diversidad alfa y beta de los ensambles de hormigas en un paisaje montano de Veracruz. *FORMICIDAE DE MÉXICO*, 67-74
- genérica de grupos funcionales de hormigas de varios hábitats del bosque húmedo tropical. *Green World Journal*, 5(3), 039.
- González-Medrano, F. (2005). Capítulo 7. La vegetación. In G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo, & R. Dirzo (Eds.), *Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México* (pp. 88–105). Universidad Autónoma de Tamaulipas.
- González-Oreja, J. A., Fuente-Díaz-Ordaz, A. A., Hernández-Satín, L., Buzo-Franco, D., y Bonanche-Regidor, C. (2010). Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33.1: 31–45.
- Guerrero, R. J., y Sarmiento, C. E. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de

la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zool. Mex.* 26(2): 279-30

- Hawkins, B. A., Porter, E. E. y Felizola Diniz-Filho, J. A. (2003). Productivity and History as Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. *Ecology*, 84 (6), 1608-1623.
- Ignazi, G., Mathiasen, P. y Premoli, A. C. (2019). Gradientes climáticos modelan la diversidad genética en especies leñosas de amplia distribución: el caso de *Nothofagus pumilio* en los Andes del sur. *Ecosistemas*, 28(1), 35-47.
- Joaqui, T., Cultid-Medima, C., Dáttilo, W., y Escobar, F. (2021). Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 00: 1-12.
- Jones, R. W., Niño-Maldonado, S. & Luna-Cozar, J. (2012). Diversity and biogeographic affinities of Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) along an altitudinal gradient in El Cielo Biosphere Reserve of northeastern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 100-109.
- Kaspari, M., O'Donnell, S., Kercher, J.R (2000). Energía, densidad y restricciones a la riqueza de especies: ensamblajes de hormigas a lo largo de un gradiente de productividad. *Soy Nat.* 155: 280–293.
- Kaspari, M., y Weiser, M. D. (2000). Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest. *Biotropica*, 32, 703–711.
- Korner, C. (2007). El uso de 'altitud' en la investigación ecológica. *Tendencias en Ecología y Evolución*, 22(11), 569-574
- LaPolla, J. S., Suman, T., Sosa-Calvo, J., y Schultz, T. R. (2007). Leaf litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and Conservation*, 16: 491-510
- Lara-Villalón, M., Rosas-Mejía, M., Rojas-Fernández, P., & Reyes-Castillo, P. (2015). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) Asociadas a *Palma Camedor* (*Chamedorea radicalis* mart.) en el bosque

tropical, Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 31(2), 270-274.

- Liu, C., Dudley, Z.-H. Xu y Economo, E.P. (2018) Mountain metacommunities: Climate and spatial connectivity shape ant diversity in a complex landscape *Ecography*, 41, 101-112.
- Lomolino, M.V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, 10, 3-13.
- Longino, J. T., & Branstetter, M. G. (2019). The truncated bell: an enigmatic but pervasive elevational diversity pattern in Middle American ants. *Ecography*, 42(2), 272–283.
- Longino, J. T., Branstetter, G. M., y Ward, P. S. (2019). Ant diversity patterns across tropical elevation gradients: effects of sampling method and subcommunity. *ECOSPHERE*, 10(8), 1-10.
- Longino, J. T., y Colwell, R. K. (2011). Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, 2, art29.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R. R., y Sanders, J. N. (2011). Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34, 364-371.
- Malsch, A. K. F., Fiala, B.; Maschwitz, U., Mohamed, M., Nais, J., y Linsenmair, K. E. (2008). An analysis of declining ant species richness with increasing elevation at Mount Kinabalu, Sabah, Borneo. *Asian Myrmecology*, 2, 33-49.
- McCain, C. M. (2007). Could Temperature and Water Availability Drive Elevational Species Richness Patterns? A Global Case Study for Bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1–13. <http://www.jstor.org/stable/4139403>.
- McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 346–360.

- McCain, C. M., & Grytnes, John-Arvid. (2010) Elevational Gradients in Species Richness. En: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd, 00, 1-10.
- Mendoza-Viteri, E. M., Ríos, Guayasamín, P. D., y Ávila-Andrade, A. (2022). Distribución, riqueza y composición
- Morrone, J. J. (2020). The Mexican Transition Zone. In The Mexican Transition Zone.
- Moses, J., Fayle, T. M., Novotny, V., Klimes, P. (2021). Elevation and leaf litter interact in determining the structure of ant communities on a tropical mountain. *Biotropica*, 53, 906– 919.
- Moses, J., Fayle, T.M., Novotny, V., Klimes, P. (2021). Elevation and leaf litter interact in determining the structure of ant communities on a tropical mountain. *Biotropica*.53: 906– 919.
- Murga-Orrillo, H., Coronado, Jorge., Manuel, F., Abanto-Rodríguez, Carlos., y Almeida-Lobo, F. (2021). Gradiente altitudinal y su influencia en las características edafoclimáticas de los bosques tropicales. *Madera y bosques*, 27(3).
- Nunes, C. A., Castro, F. S., Brant, H. S. C., Powell, S., Solar, R., Fernandes, G. W., y Neves, F. S. (2020). High Temporal Beta Diversity in an Ant Metacommunity, With Increasing Temporal Functional Replacement Along the Elevational Gradient. *Front. Ecol. Evol.* 8:57439.
- Olson, D. M. (1994). The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 129-150.
- Olson, D.M. (1991). A Comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Tropical Wet Forest, Costa Rica. *Biotropica*, 23: 166-172.
- Olson, D.M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 129-150.

- Pérez-Toledo, G. R., Valenzuela-González, J. E., Moreno, C. E., Villalobos, F., & Silva, R. R. (2021). Patterns and drivers of leaf-litter ant diversity along a tropical elevational gradient in Mexico. *Journal of Biogeography*, 48, 2512–2523.
- Pérez-Toledo, G., Villalobos, F., Silva, R., Moreno, C., Pie, M., Valenzuela-González, J. (2021). Phylogenetic α - and β -Diversities Jointly Reveal Leaf-Litter Ant Community Assembly Mechanisms Along a Tropical Elevational Gradient. *Research Square*, 1-24.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing (3.6.1). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- richness: area, geometry, and Rapoport's rule.
- Rodríguez-deLeón I. R., Horta-Vega J. V., Venegas-Barrera C. S., Vásquez-Bolaños, M., & Correa-Sandoval, A. (2017). Actividad diurna de la familia formicidae (hymenoptera) en un gradiente de perturbación en la reserva de la biosfera “el cielo”, tamaulipas. *Entomología mexicana*, 4, 455–461.
- Rodríguez-deLeón, I. R., Venegas-Barrera, C. S., Vásquez-Bolaños, M., Correa- Sandoval, A., & Horta-Vega, J. V. (2018). Richness, Community Structure, and Diurnal Activity of
- Rosas-Mejía, M., Gaona-García, G., Hernández, C. C., Julio, Mora-Ravelo, S., & Vanoye-Eligio, V. (2020). Four New Occurrences of Fungus-Growing Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Agroecosystems of Tamaulipas State in Northeastern Mexico. *Journal of Entomological Science*, 55(3), 433-435.
- Rosas-Mejía, M., Guénard, B., Aguilar-Méndez, M.J., Ghilardi, A., Vásquez-Bolaños, M., Economo, E.P., & Janda, M., (2021). Alien ants (Hymenoptera: Formicidae) in Mexico: the first database of records. *Biological Invasions* 23, 1669–1680.
- Ruíz-Cancino, E., Kasparyan, D. R., Coronado-Blanco, J. M., Myartseva, S. N., Trjapitzin, V. A., Hernández-Aguilar, S. G. &

García-Jiménez, J. (2010). Himenópteros de la Reserva “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Dugesiana*, 17(1), 53-71.

- Sánchez-Ramos, G., Reyes-Castillo, P., & Dirzo, R. (2005). Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. 732 p.
- Sanders, N. J. (2002). Elevational gradients in ant species
- Sanders, N. J., Lessard, J. P., Fitzpatrick, M. C., y Dunn, R. R. (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 640-649.
- Sanders, N. J., Lessard, J.-P., Fitzpatrick, M. C., and Dunn, R. R. (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 640-649
- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K. L., Brassard, F., Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 119(40).
- Species of Ants along a Disturbance Gradient at El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(4), 919-938.
- Springer.
- Szewczyk, T., & McCain, C. M. (2016) Una revisión sistemática de los impulsores globales de la diversidad en altura de las hormigas. *PLoS ONE*, 11(5), 1-18.
- Terborg, J. (1985). The role of ecotones in the distribution of andean birds. *Ecology*, 66(4), 1237-1246.
- Triplehorn, C. A. & N. F. Johnson (2005). Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. 7 ed. Thomson Brooks/Cole, Learning Inc., USA. University of California Press, Oakland.

- Worldclim (2022) Bioclimatic variables, en Worldclim. Disponible en: <https://www.worldclim.org/data/bioclimate.html> (última consulta en julio 2022).
- Zuur, A. F., Elena N. L., y Graham M. S. (2007) Analyzing ecological data. Springer, 680, New York.

• APÉNDICES

Apéndice 1. Resumen de Subfamilias, Género, Especies y su respectiva proporción de ocurrencias dentro del gradiente.

Subfamilia	Género	Especies	Proporción (%)
Agrocomyrmeceinae	Tatuidris	<i>Tatuidris tatusia</i>	3
Amblyoponinae	Fulakora	<i>Fulakora sp.1</i>	3
Dolichoderinae	Azteca	<i>Azteca sericeasur</i>	3
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex sp.1</i>	3
Dorylinae	Syscia	<i>Syscia augustae</i>	20
Ectatomminae	Alfaria	<i>Alfaria simulans</i>	3
Ectatomminae	Ectatomma	<i>Ectatomma ruidum</i>	3
Ectatomminae	Ectatomma	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	10
Ectatomminae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys sp.1</i>	7
Ectatomminae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys sp.2</i>	3
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex aphidicola</i>	20
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex depilis</i>	13
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex minutus</i>	3
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex sp.1</i>	3
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex sp.5</i>	3
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex sp.9</i>	10
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus striatus</i>	3
Formicinae	Nylanderia	<i>Nylanderia austroccidua</i>	17
Formicinae	Nylanderia	<i>Nylanderia sp.4</i>	3
Formicinae	Nylanderia	<i>Nylanderia steinheili</i>	53
Formicinae	Prenolepis	<i>Prenolepis sp.1</i>	3
Myrmicinae	Adelomyrmex	<i>Adelomyrmex norteno</i>	10
Myrmicinae	Adelomyrmex	<i>Adelomyrmex silvestrii</i>	40
Myrmicinae	Adelomyrmex	<i>Adelomyrmex tristani</i>	20
Myrmicinae	Apterostigma	<i>Apterostigma pilosum</i>	23
Myrmicinae	Carebara	<i>Carebara sp.1</i>	47
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster curvispinosa</i>	13
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster minutissima</i>	3
Myrmicinae	Cyphomyrmex	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	17
Myrmicinae	Cyphomyrmex	<i>Cyphomyrmex sp.1</i>	10
Myrmicinae	Megalomyrmex	<i>Megalomyrmex megadrifti</i>	13
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium cyaneum</i>	43
Myrmicinae	Mycocepurus	<i>Mycocepurus smithii</i>	7
Myrmicinae	Myrmicocrypta	<i>Myrmicocrypta sp.1</i>	13
Myrmicinae	Octostruma	<i>Octostruma balzani</i>	20

Myrmicinae	Octostruma	<i>Octostruma excertirugis</i>	7
Myrmicinae	Octostruma	<i>Octostruma sp.2</i>	10
Myrmicinae	Octostruma	<i>Octostruma sp.5</i>	3
Myrmicinae	Octostruma	<i>Octostruma trithrix</i>	33
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole marmor</i>	40
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole mera</i>	23
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole punctatissima</i>	17
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.10</i>	10
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.3</i>	33
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.4</i>	27
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.6</i>	7
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.7</i>	13
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole sp.8</i>	17
Myrmicinae	Procryptocerus	<i>Procryptocerus scabriusculus</i>	7
Myrmicinae	Rogeria	<i>Rogeria creightoni</i>	17
Myrmicinae	Rogeria	<i>Rogeria sp.2</i>	13
Myrmicinae	Sericomyrmex	<i>Sericomyrmex amabilis</i>	7
Myrmicinae	Sericomyrmex	<i>Sericomyrmex sp.1</i>	3
Myrmicinae	Solenopsis	<i>Solenopsis brevicornis</i>	47
Myrmicinae	Solenopsis	<i>Solenopsis sp.4</i>	3
Myrmicinae	Solenopsis	<i>Solenopsis vinsoni</i>	3
Myrmicinae	Stenamma	<i>Stenamma aff. excisium</i>	10
Myrmicinae	Stenamma	<i>Stenamma huachucanum</i>	40
Myrmicinae	Stenamma	<i>Stenamma lobinodus</i>	43
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys brevicornis</i>	43
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys denticulata</i>	17
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys elongata</i>	27
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys lanuginosa</i>	3
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys ludia</i>	33
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys margaritae</i>	7
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys rogata</i>	7
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys sp.8</i>	3
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys spathula</i>	7
Myrmicinae	Temnothorax	<i>Temnothorax sp.1</i>	3
Myrmicinae	Trachymyrmex	<i>Trachymyrmex arizonensis</i>	3
Myrmicinae	Wasmannia	<i>Wasmannia auropunctata</i>	17
Ponerinae	Belonopelta	<i>Belonopelta delitrix</i>	3
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera inexorata</i>	13
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.1</i>	27
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.2</i>	27
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.3</i>	23
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.4</i>	10
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.5</i>	3
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.6</i>	13

Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.7</i>	7
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera sp.8</i>	10
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys cordoba</i>	7
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys rufa</i>	7
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus brunneus</i>	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla harpax</i>	30
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla sp.1</i>	3
Ponerinae	Platythyrea	<i>Platythyrea punctata</i>	7
Ponerinae	Ponera	<i>Ponera exotica</i>	30
Ponerinae	Rasopone	<i>Rasopone ferruginea</i>	17
Proceratiinae	Discothyrea	<i>Discothyrea horni</i>	17
Proceratiinae	Proceratium	<i>Proceratium mexicanum</i>	20