



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDADE) ASOCIADAS A UN PAISAJE  
ANTROPOGÉNICO TROPICAL COSTERO DEL ESTADO DE OAXACA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. JAVIER MARTÍNEZ TOLEDO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ACEVEDO**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
**DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO OCTUBRE 2023**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDADE) ASOCIADAS A UN PAISAJE  
ANTROPOGÉNICO TROPICAL COSTERO DEL ESTADO DE OAXACA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. JAVIER MARTÍNEZ TOLEDO**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ACEVEDO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO OCTUBRE 2023**

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
OFICIO: CGEP/CPCB/FESI/0674/2023  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de enero de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **MARTÍNEZ TOLEDO JAVIER** con número de cuenta **412061718** con la tesis titulada **“Hormigas (Hymenoptera : Formicidae) asociadas a un paisaje antropogénico tropical costero del Estado de Oaxaca”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ACEVEDO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR  
Vocal: DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO  
Vocal: DR. FRANCISCO ALBERTO RIVERA ORTÍZ  
Vocal: DR. MILAN JANDA  
Secretario: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 28 de agosto de 2023

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/GGM/EARR/ggm



## **Agradecimientos Institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme permitido adquirir nuevos conocimientos que deseo sean útiles en la resolución de problemas ambientales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado para la realización de esta investigación.

A la Dra., Sandra Luz Gómez Acevedo, así como al Comité tutor: Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses y Dra. Leticia Ríos Casanova por sus observaciones, guía y apoyo para la culminación de este proyecto.

## **Agradecimientos personales**

A mis padres por el apoyo incondicional que me brindan, sus palabras de aliento y motivación han sido vitales para la culminación de este proyecto.

A mis hermanos que los amo. Gracias por compartir la vida conmigo.

A cada uno de mis sobrinos, siempre los mantengo en mi corazón.

A la Dra., Sandra por la dedicación, paciencia, apoyo y amistad desde hace años en diferentes proyectos que hemos realizado.

Dr. Miguel Vásquez Bolaños gracias por ser una guía para mí en el estudio de la familia Formicidae y por recibirme siempre en su lugar de trabajo cálidamente.

Al Dr. Gerardo por haberme permitido realizar este estudio en el laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, así como a los maestros Yolanda y Miguel.

A los profesores del Posgrado en Ciencias Biológicas de quienes aprendí nuevos enfoques y/o términos que me hacen saber que aún desconozco demasiado, especialmente quedan en mis recuerdos el Dr. Santiago A. Ramírez Barahona, Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, así como a la Dra. Gabriela Castaño Meneses y el Dr. Enrique Cantoral.

A la Familia Nieto Toscano por abrirme nuevamente las puertas de su casa, sobre todo por el cálido recibimiento que he tenido en su hogar en cada llegada, muchas gracias, amigo Luis F. Nieto, Adelina Toscano, Eva Toscano, Balam, Mario y Ángel Toscano.

A Madaí quien ha permanecido en mi vida de manera inalterable, así como lo ha hecho Aurora Rivero y Adri.

A mis amigos poetas con quienes he vivido momentos más que apreciables; Maestro Eduardo Cerecedo, Karla Páez, Eva Rasgado, y Maricarmen Díaz.

A Misael Mijares, este proyecto de vida se terminó gracias al soporte que me brindaste. Abrazo la apertura que has tenido conmigo, la humanidad es uno de tus valiosos tesoros.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUCCIÓN .....	5
JUSTIFICACIÓN .....	12
HIPÓTESIS .....	13
OBJETIVOS .....	14
MATERIALES Y MÉTODOS .....	14
FASE DE LABORATORIO .....	19
ANÁLISIS DE DATOS .....	20
RESULTADOS .....	22
DISCUSIÓN .....	35
CONCLUSIONES .....	43
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	44

## Resumen

Las hormigas son insectos importantes en los sistemas terrestres por las múltiples funciones ecológicas que realizan, además por su rápida respuesta a los disturbios antrópicos son empleadas como modelo de estudio. Los disturbios antrópicos afectan de manera distinta los atributos de las comunidades de hormigas, por ejemplo, algunas especies invasoras incrementan su abundancia en sitios intervenidos. Aunado a lo anterior, los sistemas naturales que enfrentan una rápida degradación como los bosques secos requieren estudios rápidos que permitan identificar cómo responden los organismos ante las intervenciones humanas para implementar mejores planes de manejo, por tanto, en el presente estudio se tiene por objetivo analizar las diferencias entre algunos atributos de las comunidades de hormigas de un bosque seco inmerso en un paisaje agropecuario con tres diferentes tipos de hábitats en dos temporadas.

En relación con el objetivo planteado se compararon algunos atributos de las comunidades de hormigas como la diversidad alfa, beta, así como los grupos funcionales de tres sitios con diferentes coberturas vegetales; bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y Pastizales (P) durante la época seca y de lluvias en la Costa del Estado de Oaxaca.

En cuanto al análisis de datos, se determinó la eficiencia del muestreo empleando el estadístico Chao2. Por otra parte, se elaboraron curvas de rango abundancia con el fin de conocer la distribución de las abundancias. Para analizar la diversidad alfa se contó el número de especies por sitio y se calculó la diversidad verdadera como el número efectivo de especies en el programa SpadeR (para  $q=1$  y  $q=2$ ). Para evaluar el efecto del sitio y la temporada en relación con la riqueza de especies y frecuencia se realizó un ANOVA de dos vías con en el programa PAST 4.02, previamente se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk). Con el fin de conocer si la riqueza específica y las frecuencias de captura estaban relacionadas con la cobertura vegetal y la textura del suelo realizamos una correlación de Spearman en el programa PAST 4.02. Finalmente, se determinó la diversidad beta verdadera como una medida de similitud para múltiples comunidades en SpadeR para  $q=0$  y  $q=1$ . Los grupos funcionales se organizaron con base en el estudio de Fontenla y Alfonso-Simoneti (2018).

Respecto a la riqueza específica no se encontraron diferencias estadísticas entre sitios ( $F_{(2,2)}:8.7, P>0.05$ ) ni temporadas ( $F_{1,2}:1.7, P>0.05$ ), el valor más alto se registró en la época seca y lluviosa en el bosque secundario (BS) y bosque primario (BP) respectivamente. Las curvas de acumulación indicaron que el sitio menos completo fue BP (73%) mientras que el más completo fue el pastizal (P), (88%). La frecuencia mostró diferencia estadística entre temporadas ( $F_{1,2}=42.8; P<0.05$ ) y entre sitios ( $F_{2,2}=40.3, P<0.05$ ). La especie dominante en BP fue *Ectatomma ruidum* en ambas temporadas, en BS: *Forelius damiani*, durante la época lluviosa, finalmente en P: *F. damiani*; en ambas temporadas, esta última ha sido asociada a sitios perturbados por su tolerancia a espacios abiertos.

La correlación de Spearman ( $r_s$ ), indicó una relación positiva significativa entre la proporción de limos y la riqueza específica durante la temporada de lluvias ( $p=0.03$ ), de igual manera se encontró una relación positiva significativa ( $p=0.03$ ) entre la cobertura y riqueza sólo durante la temporada de lluvia, sin embargo, entre la frecuencia y cobertura se mostraron relaciones positivas no significativas.  $D^1$  y  $D^2$  mostraron valores más altos en BS seguido de BP en la época seca mientras que en la época lluvia se posicionó BP sobre BS. Estudios previos indican que una mayor cobertura ofrece más microhábitats que conducen a una riqueza más alta. En cuanto a la diversidad beta los sitios más similares fueron BS y P durante la época de lluvias cuando  $q=0$ , los más disímiles BP y BS, durante la temporada de lluvias cuando  $q=1$  fue más similar BP y BS mientras que los más disímiles fueron BP y P.

Los pastizales registraron el menor número de grupos funcionales mientras que el mayor número fue encontrado en BP en donde se registró una mayor frecuencia de grupos especializados. Por tanto, concluimos que la pérdida de la cobertura arbórea modifica los atributos de las comunidades de hormigas y en consecuencia los planes de manejo deben implementar áreas con menores extensiones de pastizales; puesto que estos sitios resguardan menos especies, y tienen valores de diversidad alfa, beta y grupos funcionales más bajos. De igual manera es importante considerar la temporalidad para comprender los cambios que se registran en relación con los atributos de las comunidades.

## **Abstract**

Ants are important insects in terrestrial systems due to the multiple ecological functions they perform, but because of their rapid response to anthropogenic disturbances, they are used as models. Anthropogenic disturbances affect the attributes of ant communities in different ways; for example, some invasive species increase their abundance in disturbed sites. In addition, natural systems facing rapid degradation such as dry forests require rapid studies to identify how organisms respond to human interventions in order to implement better management plans. Therefore, the present study aims to analyze the differences between some attributes of ant communities in a dry forest immersed in an agricultural landscape with three different habitat types in two seasons.

In relation to the proposed objective, some attributes of the ant communities were compared, such as alpha and beta diversity, as well as the functional groups of three sites with different vegetation covers: primary forest (BP), secondary forest (BS) and grasslands (P) during the dry and rainy seasons on the coast of the State of Oaxaca.

**Data analysis:** sampling efficiency was determined using the Chao2 statistic. On the other hand, rank abundance curves were elaborated in order to know the distribution of abundances. To analyze alpha diversity, the number of species per site was counted and the true diversity was calculated as the effective number of species in SpadeR software (for  $q=1$  and  $q=2$ ). To evaluate the effect of site and season in relation to species richness and frequency, a two-way ANOVA was performed in PAST 4.02, previously normality tests (Shapiro-Wilk) were performed. In order to know if specific richness and capture frequencies were related to vegetation cover and soil texture, we performed a Spearman correlation in the PAST 4.02 software. Finally, true beta diversity was determined as a similarity measure for multiple communities in SpadeR for  $q=0$  and  $q=1$ . Functional groups were organized based on the study of Fontenla and Alfonso-Simoneti (2018).

Regarding specific richness, no statistical differences were found between sites ( $F_{2,2}=8.7$ ,  $P>0.05$ ) or seasons ( $F_{1,2}=1.7$ ,  $P>0.05$ ), the highest value was recorded in the dry and rainy season in the secondary forest (BS) and primary forest (BP) respectively. The accumulation curves indicated that the least complete site was BP (73%) while the most complete was the

pasture (P), (88%). Frequency showed statistical difference between seasons ( $F_{1,2}=42.8$ ;  $P<0.05$ ) and between sites ( $F_{2,2}=40.3$ ,  $P<0.05$ ). The dominant species in BP was *Ectatomma ruidum* in both seasons, BS: *Forelius damiani*, during the rainy season, finally in P: *F. damiani*; in both seasons, the latter has been associated with disturbed sites due to its tolerance to open spaces.

Spearman's correlation ( $r_s$ ) indicated a significant positive relationship between the proportion of silt and specific richness during the rainy season ( $p=0.03$ ). Similarly, a significant positive relationship ( $p=0.03$ ) was found between cover and richness only during the rainy season; however, no significant positive relationship was found between frequency and cover.

$D^1$  and  $D^2$  showed higher values for BS followed by BP in the dry season while in the rainy season BP was positioned over BS. Previous studies indicate that higher cover provides more microhabitats leading to higher richness. In terms of beta diversity, the most similar sites when  $q=0$  were BS and P during the rainy season, the most dissimilar were BP and BS. During the rainy season when  $q=1$  BP and BS were the most similar sites while the most dissimilar were BP and P.

Non-native grasslands recorded the lowest number of functional groups while the highest number was found in BP where the highest frequency of specialized groups was recorded. Therefore, we conclude that the loss of tree cover modifies the attributes of ant communities and, consequently, management plans should be implemented in areas with smaller extensions of grasslands since these sites harbor a lower number of species, in addition to their lower alpha, beta and functional group diversity values. It is also important to consider temporality in order to understand the changes that occur in relation to community attributes.

## **Introducción**

Las hormigas son insectos eusociales con una amplia distribución en el mundo, actualmente se conocen alrededor de 16,557 especies de hormigas clasificadas dentro de la familia Formicidae en el orden Hymenoptera (Antweb, 2022). Son de gran importancia ecológica en los sistemas terrestres por la diversidad de funciones que realizan, como la dispersión de semillas, la modificación de la estructura del suelo induciendo cambios en sus condiciones fisicoquímicas, su estructura, porosidad, la disponibilidad de nutrientes y el contenido de materia orgánica (Leal et al., 2007; Farji-Brener y Tadey, 2009). Además, participan en interacciones con diversas especies de plantas, animales, microorganismos y hongos (Chomicki y Renner, 2017).

La familia Formicidae comprende organismos altamente sensibles a las transformaciones del hábitat, por ello, son un modelo eficaz para el estudio de los cambios en los ecosistemas terrestres, aunado a sus rápidas respuestas que son predecibles, fáciles de detectar y analizar (Philpott et al., 2006; Philpott et al., 2010). A través de su estudio se genera información útil en la evaluación de prácticas de manejo dirigidas a la conservación, dado que en ocasiones los cambios en las comunidades de hormigas se relacionan con los que ocurren en otros invertebrados o incluso con los de las comunidades vegetales, asimismo, ofrecen información valiosa en la detección de especies invasoras, tendencias entre especies amenazadas o en peligro de extinción, tendencias entre especies clave, para evaluar los cambios a largo plazo del ecosistema, así como para el monitoreo de ecosistemas perturbados por actividades humanas (Philpott et al., 2006; Underwood y Fisher, 2006; Philpott et al., 2010).

Andersen (2019) menciona que los efectos más importantes de la alteración del hábitat para las hormigas suelen ser indirectos, a través de sus efectos sobre la estructura del hábitat, el microclima, la disponibilidad de recursos e interacciones competitivas, además establece que las respuestas de las especies de hormigas a las perturbaciones están determinadas en gran medida por la apertura de claros puesto que las comunidades de hormigas responden de manera diferente a la misma perturbación en función de la composición funcional y su historia biogeográfica relacionada con la apertura de claros.

En relación con la respuesta de las hormigas a diversos tipos de disturbios antrópicos como la contaminación industrial (Blinova y Dobrydina, 2019), el pastoreo y ganadería (Verzero-Villalba et al., 2014), minería (Andersen et al., 2003); crecimiento urbano (Buczowski y Richmond, 2012), agricultura (Philpott et al., 2006), tala y deforestación (Dunn, 2004; Tanaka et al., 2007) se han encontrado cambios principalmente en la riqueza, abundancia, composición y la estructura de grupos funcionales.

Los atributos de las comunidades de hormigas que proveen información sobre la estructura y dinámica de los paisajes modificados por las actividades humanas son: abundancia, composición y riqueza específica. Estos atributos varían según el tipo de disturbio, su intensidad e/o frecuencia, de igual forma, los grupos funcionales (grupos de especies dentro de un ensamblaje con rasgos ecológicos y estrategias de vida similares) indican el grado de disturbio de un sitio dado, tal es el caso de las hormigas especialistas de clima cálido que han mostrado mayor preferencia por sitios abiertos intervenidos (Arcila y Lozano-Zambrano, 2003; Pla et al., 2012; Carvalho, 2020).

Otro elemento muy importante para la valoración de la biodiversidad en sitios con disturbio antrópico es la variación en la distribución espacial y temporal de las hormigas, que se encuentra determinada por la complejidad estructural de la vegetación, el grado de disturbio, (Coelho y Ribeiro, 2006; Marques et al., 2017) por factores abióticos (Vargas et al., 2007), los gradientes altitudinales (Guerrero y Sarmiento, 2010), las interacciones biológicas, entre otros factores (Mera et al., 2010).

Entre los factores abióticos que pueden modificar la distribución espacio-temporal de las hormigas se encuentra la precipitación, por ejemplo; en las selvas secas durante la temporada de sequía se suele registrar un mayor número de especies (contrario a otros sistemas tropicales) que se relaciona con un incremento en el forrajeo; esto quiere decir que las hormigas tienden a incrementar su área de forrajeo cuando hay menos recursos disponibles en los sitios más cercanos por lo que se incrementa la probabilidad de ser capturadas en trampas entomológicas (Gove et al., 2005; Siqueira de Castro et al., 2012; Marques et al., 2017).

Asimismo, hay otros factores que pueden moldear la distribución de los grupos funcionales como el tipo de suelo, la distancia a los centros urbanos o el tamaño de la población humana cercana a las áreas de estudio por lo que, caracterizar el suelo nos ayuda a comprender los cambios en la estructura de la biodiversidad asociada al suelo, y provee información valiosa asociada a la riqueza de nutrientes que mantiene la productividad de los ecosistemas (Crowther et al., 2014). Por ejemplo, se ha visto que el suelo arcilloso está relacionado con actividades humanas más intensas y puede ser un factor determinante que favorece la presencia de las hormigas de fuego (*Solenopsis* spp.), las mirmicinas generalistas y/u oportunistas (Oliveira et al., 2017).

Diversos grupos de científicos han empleado a las hormigas como un modelo de estudio para evaluar el impacto humano en los paisajes antropizados, valorar su grado de conservación y planificar programas de manejo integrales a través de la identificación de las variables que modifican los atributos de las comunidades de hormigas bajo disturbio antrópico.

Uno de los paisajes que actualmente necesita ser evaluado, a corto, largo plazo y de manera urgente, son los bosques secos, considerados como el tipo de vegetación más amenazado en todo el mundo, principalmente por cambios en el uso del suelo entre los que se destaca la agricultura, los incendios, la influencia del cambio climático, así como la fragmentación del hábitat (Miles et al., 2006; Dirzo et al., 2011). En México, estas áreas se han destinado principalmente al cultivo de maíz, frijol, garbanzo, ajonjolí, mango, papaya, sandía, jitomate y chile, así como a la siembra de pastizales con fines ganaderos (Rzedowski, 2006; Castillo et al., 2009).

Estas conversiones conducen a la deforestación de los bosques secos, con una tasa anual estimada de 1.4% en México, a su vez el avance de la frontera agrícola está generando cambios importantes en la distribución y extensión de los bosques secos que se refleja en la reducción, fragmentación y/o degradación de estos (Trejo y Dirzo, 2000; Prieto-Torres et al., 2016; Balzotti et al., 2020). Como consecuencia, México es uno de los países con mayor porcentaje de vegetación degradada (Armenteras et al., 2016). De tal forma que, los bosques secos representan actualmente sólo el 11.26% de la superficie del país, de la cual 7.93 millones de hectáreas están en condición primaria y 14.19 millones en condición secundaria (Challenger y Soberón, 2008).

La rápida degradación de los bosques secos sitúa a la biodiversidad adyacente en un fuerte peligro por la pérdida de hábitats y por ello se vuelve necesario hacer inventarios que recopilen información sobre la gran diversidad de flora y fauna asociada a ellos, así como del alto número de especies endémicas que ahí se encuentran (Meave et al., 2012) con el fin de comprender los patrones de diversidad, los factores que los determinan y emplear planes de manejo eficaces (Pérez- Hernández y Zaragoza-Caballero, 2015).

Dado que la mayor parte de los bosques tropicales del mundo se encuentran modificados la conservación de la biodiversidad en paisajes antrópicos depende tanto de los sitios intervenidos como de la cobertura original de los bosques (Chazdon, 2014). Por lo tanto, una conservación eficaz de las especies debe integrar los paisajes modificados como reservorios de diversidad, establecer áreas protegidas efectivas y asegurar la conectividad entre ellas tomando en cuenta la heterogeneidad espacial y temporal relacionadas con las diferencias regionales en la vulnerabilidad biótica y los legados antropogénicos, los sistemas humano-ecológicos así como la influencia del cambio climático (Gove et al., 2005; Gardner et al., 2009; DeClerck et al., 2010).

En el trópico, un ejemplo del monitoreo de áreas con disturbio antrópico empleando hormigas es el estudio realizado por García-Martínez et al. (2015), quienes sugieren que las áreas con disturbio, circundante a las áreas protegidas deben ser incluidas en las prácticas de manejo, puesto que constituyen un reservorio importante de la biodiversidad.

Sin embargo, también se ha observado que el mantenimiento de los bosques primarios es importante, puesto que ahí se encuentra una mayor frecuencia de hormigas especializadas, así como una mayor riqueza de especies, dicha respuesta está relacionada con la complejidad estructural de la vegetación de los bosques primarios que ofrecen un mayor número de microhábitats por lo que sitios de uso agropecuario tienden a tener valores de riqueza y diversidad de hormigas más bajos (García-Martínez et al., 2015; Pérez- Toledo et al., 2016; Júnior et al., 2020).

Diversos estudios realizados en los bosques secos muestran que algunas especies de hormigas se benefician mientras que otras se ven afectadas negativamente en relación con su abundancia y ocurrencia, como las cortadoras de hojas que tienden a aumentar su abundancia

en sitios con mayor disturbio de origen humano o más cercanos a la matriz agrícola en un bosque seco de Brasil, que a su vez merman la regeneración de las plantas circundantes a sus nidos (Barrera et al., 2015; Ribeiro-Neto et al., 2016; Siqueira et al., 2017)

En bosques secos suele ocurrir una homogenización en la composición de especies de hormigas derivado de los disturbios de origen humano que se relaciona con la homogeneidad de los recursos de los que dependen las hormigas, sobre todo aquellas de hábito arborícolas o aquellas muy especializadas, el resultado es una disminución de hormigas exclusivas y la disminución de la diversidad alfa (Gove et al., 2005; Hernández-Flores et al., 2020).

La composición de especies de hormigas puede cambiar significativamente en función del tiempo de recuperación de sitios abandonados por actividades humanas (estadios sucesionales), sin embargo, ni la temporalidad ni los estadios afectan de manera significativa la riqueza de especies de hormigas en este tipo de vegetación (Neves et al., 2010).

En un paisaje antrópico asociado a una selva seca de Veracruz, García-Martínez et al. (2015) observaron que los sitios con mayor disturbio tienden a tener un menor número de grupos funcionales de hormigas, y ello lo relacionaron con la disminución de la complejidad estructural, así mismo, notaron una sustitución de especies especializadas por hormigas generalistas y omnívoras en los sitios con mayor disturbio, ya que las actividades humanas reducen la complejidad del hábitat.

De igual manera se ha visto que las hormigas que habitan en troncos en descomposición o en el estrato arbóreo suelen ser más vulnerables a la disminución de la superficie en la que se distribuyen mientras que otros grupos pueden ser más resilientes ante dicho factor como las hormigas cazadoras solitarias o las que cultivan hongos (Lozano-Zambrano et al., 2009).

Por lo que, para comprender integralmente el estado actual de conservación en paisajes antropogénicos en este caso los bosques secos, y predecir las tendencias futuras, se necesita un estudio profundo de la biodiversidad en paisajes rurales, así como de los ensamblajes de especies presentes en dichos ambientes (Ballam-Ballote y León-Cortés, 2010). Estudiar la composición, estructura y grupos funcionales de las comunidades biológicas inmersas en los paisajes humanos aunados a la variación temporal, nos ayuda a comprender su dinámica y a

conocer las respuestas de los ensamblajes a la transformación del hábitat (Clarke y Gorley, 2001; Groc et al., 2014).

Un primer acercamiento para comprender la dinámica de las especies es a través del estudio de su diversidad. Dentro de las comunidades podemos hablar de la diversidad alfa, ésta se refiere al número de especies presentes en un lugar y se asocia con los factores ambientales que ocurren a nivel local y con las interacciones entre las poblaciones de un determinado lugar como la competencia interespecífica. La diversidad beta se refiere al recambio de especies y mide las diferencias entre las especies de dos puntos, dos comunidades o dos paisajes, tiene que ver mayormente con la distancia en el tiempo y el espacio entre los muestreos y la heterogeneidad ambiental (Moreno, 2001; Moreno et al, 2011).

Un parámetro importante de la diversidad alfa es la abundancia relativa de cada especie que permite identificar aquellas especies que dada su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles o susceptibles a las perturbaciones ambientales, es por eso que al identificar un cambio en la diversidad a través del número de especies, en la distribución de la abundancia de las especies o en la dominancia podemos inferir la presencia de procesos que ponen en riesgo a la biodiversidad (Magurran, 1988).

Por su parte la diversidad beta permite conocer cómo cambia la composición de especies entre dos puntos espaciales o temporales, una forma de medirla es a través de índices de similitud que pueden medir el recambio de especies o bien las diferencias en el número de especies (anidamiento), en ambientes tropicales el reemplazo suele ser alto aunque no existan cambios fuertes en los parámetros ambientales de los sitios estudiados, para ello la regla de Rapoport explica que las especies tropicales tienden a tener rangos de distribución pequeños derivados de algunos factores como heterogeneidad ambiental, la historia geológica. (Rapoport, 1975, Condit et al., 2002; Halffter y Moreno, 2005; Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

Medir la biodiversidad es un aspecto importante para comprender parte de las dinámicas que ocurren a nivel de comunidades, algunos índices muy utilizados como el de Shannon o Gini-Simpson miden de manera razonable la complejidad biológica, es decir, la entropía, y sus valores están dados en unidades (nats, bits, decits), que no permiten hacer comparaciones

adecuadas entre dichos índices y los valores de riqueza específica (Jost y González-Oreja, 2012).

Al emplear la diversidad verdadera a través del número efectivo de especies se puede comparar directamente (linealmente) la magnitud de la diferencia entre dos o más comunidades y/o entre los resultados de diversos estudios, este parámetro toma en cuenta la abundancia proporcional y está sujeto también a las propiedades matemáticas relacionadas con el concepto de diversidad (Jost, 2006; Moreno et al., 2011; Jost y González-Oreja, 2012).

Analizar el número de grupos funcionales nos ayuda a conocer la resiliencia de un hábitat puesto que, al encontrarse un mayor número en una determinada comunidad, la interacción entre grupos tiende a ser mayor, lo que se traduce en una comunidad con capacidad para absorber alteraciones manteniendo su misma estructura y funcionamiento (Herrera-Valdivia et al., 2016).

Para explicar los cambios que surgen en relación con los disturbios antrópicos se han descrito anteriormente los aportes de diversos estudios, sin embargo, es importante considerar la hipótesis del disturbio intermedio que considera que en sitios con perturbación intermedia la riqueza de especies y biodiversidad tiende a ser más alta por procesos de recolonización, competencia y dispersión (Roxburgh et al., 2004; Connell, 1978).

En nuestro país, el estado de Oaxaca está considerado como una de las entidades con mayor biodiversidad, sin embargo, cerca del 50% de los bosques secos que ahí se distribuyen se encuentran alterados principalmente por la agricultura, que influye sobre los atributos de las comunidades de hormigas (Meave et al., 2012; Corona et al., 2016) por ello es necesario identificar como responden las comunidades de hormigas ante las intervenciones humanas, sin embargo, se han realizado pocos estudios relacionados con la familia Formicidae en la entidad y de estos pocos integran información sobre la ecología de las hormigas en sitios intervenidos (García-Martínez et al., 2015; Gómez-Acevedo et al., 2015; Vásquez-Bolaños, 2015; Varela-Hernández et al., 2016; Martínez, 2017; Murguía-González et al., 2018; Jiménez-Vargas y Martínez-Toledo, 2019; Gómez-Acevedo y Martínez-Toledo, 2021), por lo que uno de los objetivos de la presente investigación es ampliar el conocimiento que se tiene sobre dicho taxón en la entidad y, por otro lado, estudiar las comunidades de hormigas

en dos localidades ubicadas en la región Costa del Estado de Oaxaca, esperando encontrar cambios en los atributos comunitarios en relación con los cambios del uso de suelo.

Con el fin de cumplir estos objetivos, se analizó y comparó la diversidad alfa y beta, así como los grupos funcionales entre hábitats con diferentes porcentajes de cobertura (bosque primario, bosque secundario y pastizales) aunados a la variación temporal (época de lluvias y sequía) en un paisaje antropogénico tropical para conocer las respuestas de las comunidades de hormigas en un bosque tropical seco y poder contribuir a la planificación de un mejor manejo en dichos paisajes.

### **Justificación**

Los bosques secos tropicales son el tipo de vegetación más amenazado en todo el mundo por las actividades humanas como la agricultura (Dirzo et al., 2011; Castillo et al., 2009). Derivado de ello actualmente tenemos un paisaje mayormente modificado y México se encuentra entre los países con mayor porcentaje de bosques secos degradados por sus tasas de deforestación anual (Dirzo et al., 2011; Armenteras et al., 2016). Es importante tener en cuenta que con la pérdida de los bosques secos también se compromete el hábitat de una fauna muy diversa y con alto grado de endemismo, aunado a la pérdida de los servicios ecosistémicos como la provisión de bienes entre los que destacan las maderas (Meave et al., 2012).

Estos escenarios indican que es necesario identificar cómo responden los organismos ante los cambios de origen humano a través del estudio de su composición y estructura con el fin de contribuir con información que derive en mejores planes de manejo que integren tanto la conservación en los remanentes de vegetación como en sitios antropizados, para ello las hormigas son un modelo adecuado por las rápidas respuestas se pueden generar relacionadas con su gran importancia ecológica en los sistemas terrestres (Hölldobler y Wilson, 1990).

## Hipótesis

La pregunta planteada para este trabajo fue ¿qué cambios experimentan las comunidades de hormigas en tres sitios con diferente uso de suelo en dos temporadas climáticas distintas?

Por definición los hábitats estudiados difieren en su cobertura y textura que a su vez está asociada con la composición y estructura de los organismos de un determinado lugar esperamos encontrar diferencias en las respuestas de las comunidades de hormigas en algunas propiedades de las comunidades como la riqueza específica, abundancia, diversidad alfa, beta, así como entre grupos funcionales. A su vez las variaciones temporales durante la época de lluvias y sequía pueden marcar cambios en la cobertura vegetal por lo que se espera que los cambios antes mencionados difieran también en relación con las variaciones climáticas de las dos temporadas referidas.

Por tanto, se pusieron a prueba la siguiente hipótesis:

- Si los sitios difieren en el porcentaje de cobertura vegetal se espera que los que tengan un mayor valor alberguen más especies de hormigas, mayor número de grupos funcionales, así como un mayor número efectivo de especies, en cuanto a su frecuencia se espera poca dominancia de hormigas generalistas y/o oportunistas.
- Si la textura del suelo es diferente se espera que los que sean arcillosos por estar relacionados con actividades antrópicas más intensas alberguen un mayor número de especies de hormigas generalistas y por tanto menor número de grupos funcionales y un menor número efectivo de especies, así como una mayor frecuencia de hormigas generalistas, oportunistas o introducidas.
- Si los sitios difieren en sus porcentajes de cobertura y textura del suelo se espera que la composición de especies sea diferente y por tanto exista un recambio de especies alto.
- Dado que la precipitación es un factor que modula la riqueza de especies en las selvas secas, se espera una composición de hormigas diferente entre la temporada lluviosa y seca. En la temporada seca, se espera un mayor número de especies de hormigas y por tanto un mayor número de grupos funcionales-

## **Objetivos**

### Objetivo general

Analizar y comparar la diversidad alfa, beta y grupos funcionales de hormigas de dos localidades con tres diferentes hábitats en dos temporadas (lluviosa y seca) en un paisaje antropogénico tropical en la Costa de Oaxaca.

### Objetivos particulares

- 1) Elaborar un listado taxonómico de las especies de hormigas encontradas en los sitios de muestreo.
- 2) Analizar la diversidad alfa de tres diferentes hábitats; bosque primario, bosque secundario y pastizales, de un paisaje antropogénico tropical durante la temporada lluviosa y seca.
- 3) Comparar la frecuencia de hormigas entre los diferentes hábitats de las localidades estudiadas durante la temporada de lluvias y sequía.
- 4) Comparar la diversidad beta entre las comunidades de hormigas presentes en los tres diferentes tipos de hábitats bajo la temporada de lluvia y sequía.
- 5) Examinar los diferentes grupos funcionales encontrados en los sitios de muestreos en la temporada lluviosa y seca.

## **Materiales y métodos**

### **Área de estudio**

El trabajo de campo se desarrolló en dos localidades: El Ranchito y Rancho el Santo, pertenecientes al Municipio de Pinotepa Nacional que se localiza en la región Costa del Estado de Oaxaca (Figura 1), entre los paralelos 16°06' y 16°29' de latitud norte; los meridianos 97°57' y 98°20' de longitud oeste; este municipio se encuentra ubicado en la provincia fisiográfica Sierra Madre del Sur, así como en la subprovincia Costas del sur (INEGI, 2005, 2010).



**Figura 1.** Ubicación de las localidades donde se encuentran los sitios de estudio dentro del municipio de Santiago Pinotepa Nacional en la región Costa del Estado de Oaxaca. Elaborado por Javier Martínez Toledo.

### Colecta de hormigas

La colecta de hormigas se realizó en dos temporadas: durante la época de sequía (diciembre de 2018), que en la selva seca abarca regularmente de noviembre a abril y en la época de lluvias (agosto de 2019) que comprende desde mayo a octubre (Trejo, 2005).

Se seleccionaron tres tipos hábitats dentro del paisaje antropogénico los cuales fueron: bosque primario (BP), bosque secundario (BS) y pastizal (P). Se estableció un transecto por tipo de hábitat, de tal manera que tres correspondieron a la localidad del Ranchito y tres a Rancho El Santo en cada temporada. El transecto lineal tuvo una longitud de 180 m, se colocaron trampas pitfall a intervalos de 20 metros, por lo que cada sitio contó con 10 trampas de caída. Las trampas consistieron en frascos de 5.5 cm de diámetro por 7.1 cm de altura con capacidad de 120 ml, los cuales contuvieron 50 ml de etanol al 70% (Ríos-Casanova et al., 2004). En campo las trampas estuvieron cerradas previamente por 24 horas para aminorar los efectos de la excavación, posteriormente se abrieron y se mantuvieron en campo por 48 horas (Ríos-Casanova et al., 2004).

En términos de textura del suelo y coberturas vegetales las localidades fueron similares al realizar pruebas de ANOVA de dos factores con una muestra por grupo (Anexos 1 y 2). Al no encontrar diferencias estadísticas las localidades fueron tratadas como réplicas.

**Cuadro 1.** Datos geográficos y cobertura arbórea de las localidades del Ranchito y Rancho el Santo. La cobertura es el valor promedio de cada tipo de hábitat en las dos temporadas, n=4.

<b>Localidad</b>	<b>Vegetación</b>	<b>Coordenadas</b>	<b>Altitud</b>	<b>Cobertura</b>
<b>El Ranchito</b>	BP	16:22:9.49N, -98:9:33.24O	196	88.20%±1
	BS	16:22:10.78N, -98:9:34.62O	210	74.50%±3.54
	P	16:22:24.74N, -98°09'39.08	236	8.81%±0.3
<b>Rancho El Santo</b>	BP	16:21:45.97N, -98:10:27.79O	218	91.80%±0.3
	BS	16:22:3.87N, -98:10:34.9O	196	87.15%±3
	P	16:21:51.27N, -98:10:25.74O	204	41.00%±1.4

### **Caracterización del clima**

Pinotepa se caracteriza por un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano; su temperatura anual oscila entre los 26 a 28°C y la precipitación pluvial va de los 1000 a 2000 mm; la región hidrológica correspondiente es Costa chica-Río verde (INEGI 2005, 2010).

Los datos climáticos registrados durante las temporadas de colecta se observan en el cuadro 2. Fueron obtenidos de la EMA 16A15698 a través de la Plataforma de Información Climática de la CONANP. Se escogió esta estación porque contenía los datos más completos y recientes en relación con las localidades y fechas de colecta. Los valores presentados son el promedio de los datos obtenidos cada día del tiempo de colecta de cada estación a excepción de la precipitación pluvial cuyo valor fue obtenido como la sumatoria del mes correspondiente a cada colecta.

**Cuadro 2.** Valores climáticos correspondientes a las temporadas de estudios obtenidos de la estación EMA 16A15698 (Lagunas de Chacahua). Temporada seca: temperatura, humedad con n= 5; precipitación con n= 23. Temporada lluviosa Temperatura y humedad con n=6; precipitación con n=28.

<b>Temporada</b>	<b>Temperatura mínima promedio</b>	<b>Temperatura máxima promedio</b>	<b>Humedad relativa Promedio</b>	<b>Precipitación mensual total</b>
<b>Seca</b>	22.12 °C±0.72	33.32 °C±0.35	82.39% ±1.34	0 mm
<b>Lluviosa</b>	24.35 °C ±0.35	34.32 °C ±2.43	79.24% ±5.65	87.2 mm ±8.9

### **Caracterización del suelo**

Se tomó en campo una muestra de suelo por cada punto de colecta (transectos) y se calculó el promedio de los porcentajes de la proporción de arena, limo y arcilla de cada tipo de hábitat (Cuadro 3), a fin de obtener la textura a través de la técnica propuesta por la FAO (2020) que consiste en agregar 5cm de suelo en una frasco más la adición de agua hasta llenarlo, cerrar el frasco y agitar , al lapso de una hora se sedimentan los granos y se mide la ocupación de cada capa formada, el fondo es arena, por encima se encuentran los limos y en la parte superior las arcillas.

**Cuadro 3.** Textura promedio ± desviación estándar de los tres tipos de hábitat estudiados en Pinotepa Nacional, Oaxaca.

	<b>BP</b>	<b>BS</b>	<b>P</b>
<b>Arena n=4</b>	67.44±4.22	70.60±13.4	83.75±2.8
<b>Limo n=4</b>	24.50±2.5	18.40±5	11.60±1.6
<b>Arcilla</b>	11.00±3	4.65±8.6	8.06±1.8
<b>Textura</b>	Franco arenoso	Franco arenoso	Franco arenoso

### **Caracterización de la vegetación**

En los bosques secos (vegetación primaria) de Oaxaca se ha visto que las familias Fabaceae, Rubiaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae y Bignoniaceae tienen la mayor diversidad, entre las especies más dominantes se encuentran *Leucaena lanceolata* S. Watson, *Lonchocarpus lanceolatus* Benth., *Lysiloma microphyllum* Benth., *Piptadenia obliqua*

(Pers.) J.F. Macbr. , *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Jacaratia mexicana* A. DC. , *Cordia elaeagnoides* A.DC., *Crateva tapia* L., *Havardia campylacanthus* (L.Rico & M.Sousa) Barneby & J., *Piscidia carthagenensis* Jacq., *Senna atomaria* (L.) H.S. Irwin & Barneby, por mencionar algunas; la altura del dosel oscila entre 6 a 8 m, aunque algunas especies llegan a medir 16 m mientras que el estrato arbustivo puede alcanzar los 5 m de altura; abundan las hierbas y los bejucos delgados, algunas especies representativas son *Capparis verrucosa* Jacq., *Cnidoscolus multilobus* (Pax) I.M. Johnst., *Croton niveus* Jacq., *Diospyros salicifolia* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Euphorbia schlechtendalii* Boiss., *Hyperbaena mexicana* Miers, *Malpighia ovata* Rose, *Zapoteca Formosa* (Kunth) H.M. Hern., entre otras. (Salas-Morales et al., 2007; Silva-Aparicio et al., 2018).

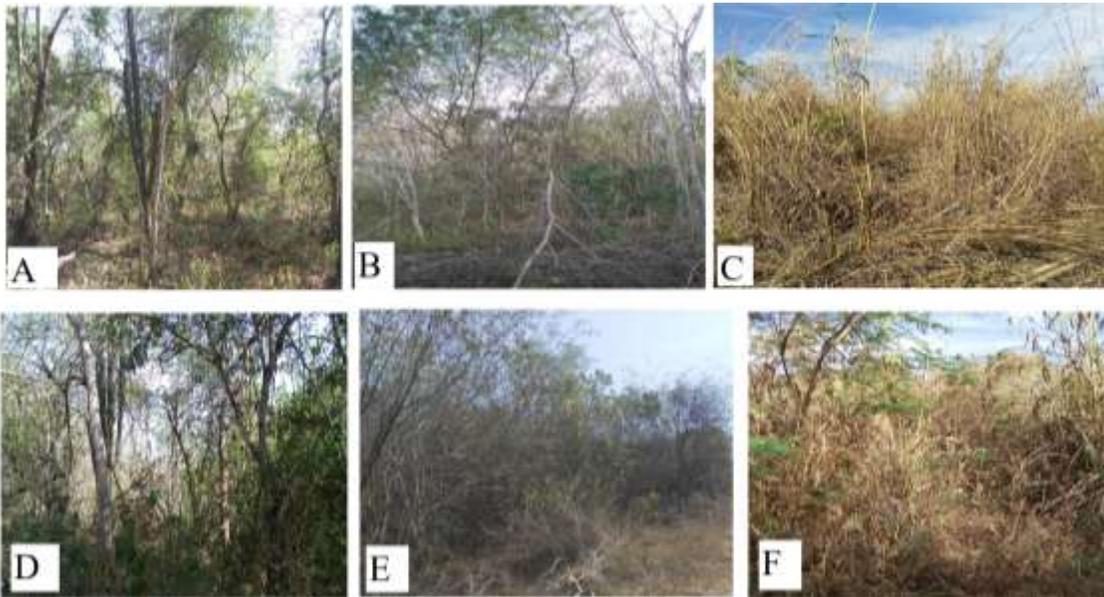
En los remanentes de vegetación las formas de vida mejor representada son árboles, mientras que en los sitios intervenidos por el hombre la forma de vida arbustiva suele ser más dominante, pero con una diversidad menor que la matriz original, sobre todo en el caso de los sitios agropecuarios, en donde se ha registrado el menor número de especies vegetales en comparación con la matriz original o franjas de vegetación (Muñoz-Jiménez et al., 2019).

En las selvas secas las especies más importantes en relación con su área basal (IVI) por su gran tamaño suelen ser *Phyllostylon* sp Schüch Capan. ex Benth. & Hook. f., *Jacaratia mexicana*, *Pterocarpus rohrii* Vahl, *Allophylus cominia* (L.) Sw., *Simira rhodoclada* (Standl.) Steyererm., mientras que en la matriz agropecuaria resaltan en importancia *Sabal mexicana*, *Vachellia farnesiana* Mart., y *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger, otras especies presentes en las formaciones secundarias son *Guazuma ulmifolia* Lam., *Mimosa acantholoba* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir., *M. antioquiensis* Killip ex Rudd, *Cnidoscolus multilobus* (Pax) I.M. Johnst., *Senna uniflora* (Mill.) H.S. Irwin & Barneby, *Heliotropium curassavicum* L., y *Aniseia martinicensis* (Jacq.) Choisy (Muñoz-Jiménez et al., 2019).

Respecto a los pastizales, algunos ejemplares fueron colectados y corresponde a la especie *Panicum maximum* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs, la cual puede alcanzar más de 2 m de altura (Figura 2). En la zona se le conoce como zacate de guinea, y se supone que fue introducida en el continente americano desde África (McVaugh, 1983). Actualmente su presencia es muy importante para la alimentación del ganado vacuno en la región.

## Coberturas vegetales

El porcentaje de las coberturas de la vegetación fue estimado en el programa Qgis a través de un mapa base a una escala de 1: 1250m, se establecieron cuadrículas de 3x3 metros para contar los cuadros en los que se visualizaba vegetación contra los cuadros en los que no había con el fin de determinar la proporción de suelo con cubierta forestal.



**Figura 2.** Tipos de hábitat presentes en los sitios de muestreo. A) bosque primario, B) bosque secundario y C) pastizales, corresponde a la localidad del Ranchito; D) bosque primario E) bosque secundario y F) Pastizales pertenecen a Rancho El Santo. Las fotografías fueron tomadas durante la temporada seca. Fotografía: Javier Martínez Toledo.

## Fase de laboratorio

En el laboratorio se realizó la separación del material y se montaron algunos ejemplares para la identificación taxonómica, también se tomaron en cuenta las muestras contenidas en alcohol para complementar las identificaciones taxonómicas.

Los géneros de hormigas fueron determinados con las claves de MacKay y MacKay (1989), así como la clave de géneros de hormigas neotropicales de Fernández y Palacio (2003). Para

la determinación a nivel de especie se consultaron distintas claves, además se contó con la ayuda del Dr. Miguel Vásquez Bolaños (Colección de Entomología, Universidad de Guadalajara), quien corroboró e identificó algunas de las especies encontradas en este trabajo.

## **Análisis de datos**

### *Diversidad alfa*

La riqueza de especies se midió como el número de especies totales de cada tipo de hábitat (BP, BS y P) en las dos temporadas de estudio.

Para conocer la eficiencia de los muestreos se realizaron curvas de acumulación de especies, en este estudio se eligió el estadístico Chao 2, que estima el número de especies esperadas a partir de las colectas realizadas a través de la relación entre el número de especies únicas y el número de especies duplicadas además se basa en la incidencia por lo que es adecuado para el estudio de insectos sociales como las hormigas (Colwell y Coddington, 1994) y se representa a través de la siguiente fórmula:

$$Chao\ 2 = S_{obs} + \frac{L^2}{2M}$$

Donde:

$S_{obs}$  = número de especies observadas.

L = número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”)

M = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras

El análisis de Chao 2 se realizó en el programa Estimates 9.1.0. para Windows, con un número de 100 iteraciones (Colwell, 2013).

Con el fin de conocer las especies dominantes y visualizar la distribución de la abundancia relativa de las especies en los diferentes ambientes se usaron *curvas de rango abundancia*, para ello se empleó la frecuencia relativa de cada especie de hormiga por cada temporada y por sitios. Las curvas de rango abundancia son uno de los métodos más informativos para visualizar la distribución de las especies de las comunidades, las especies se ordenan de los valores más altos a los más bajos horizontalmente en el eje x y sus abundancias son graficadas

en el eje y, cuando son muchas especies se puede visualizar fácilmente los valores de abundancia con este tipo de gráficos (Magurran, 2004).

Para evaluar el efecto del sitio y la temporada en relación con la riqueza de especies y frecuencia de captura se realizó un ANOVA de dos vías con en el programa PAST 4.02 para Windows, previamente se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk), una vez que se corroboró la normalidad de los datos de riqueza y frecuencias de captura.

Con el fin de conocer si la riqueza específica y las frecuencias de captura estaban relacionadas con la cobertura vegetal y la textura del suelo (proporción del tamaño de partículas) realizamos una correlación de Spearman en el programa PAST 4.02 (Hammer et al., 2001).

La segunda manera en que expresamos la diversidad alfa fue a través del número efectivo de especies que es una medida de la diversidad alfa verdadera y se calcula a través de los números de Hill, que ponderan la abundancia relativa de las especies estudiadas, los números más representativos de la serie son  $q^0$  = número total de especies o riqueza específica,  $q^1$  = número de especies abundantes; es igual al exponente del índice de Shannon-Wiener ( $e^H$ ) y  $q^2$  = número de especies muy abundantes que se calcula como el recíproco del índice de Simpson ( $1/\lambda$ ) (Hill, 1973; Moreno, 2001; Fontenla, 2018).

los valores de diversidad verdadera como números efectivos de especies fueron calculados en el programa SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R), para  $q=1$  y  $q=2$  desarrollado por Chao et al. (2015) y para ello se usó la frecuencia de captura de las especies de hormigas de cada uno de los tipos de hábitats estudiados.

### ***Diversidad Beta***

Se determinó la diversidad beta verdadera como una medida de similitud para múltiples comunidades en el programa SpadeR para  $q=0$  y  $q=1$  (Chao et al., 2015). Cuando  $q=0$  la similitud composicional emplea el índice de Sorensen ( $C_{0N}$ ). El índice de Sorensen cuantifica la proporción promedio efectiva de las especies que se comparten en todas las comunidades (Chao et al., 2015). SpadeR incorpora el índice de Horn cuando  $q=1$ , en este caso se ponderan las especies por sus abundancias relativas (Jost et al., 2011). Para los anteriores análisis se emplearon datos de incidencias con 100 bootstraps.

### ***Grupos funcionales***

Los grupos funcionales se organizaron con base en el estudio de Fontenla y Alfonso-Simoneti (2018), en el cual se reconocen 11 grupos que se enlistan a continuación: 1) omnívoras dominantes de suelo y vegetación, 2) oportunistas de suelo y vegetación, 3) omnívoras y carroñeras de suelo, 4) poneroides depredadores especialistas, 5) mirmicinos depredadores especialistas, 6) ponerinos depredadores epigéicos grandes, 7) especialistas de hábitats abiertos, 8) arborícolas especialistas, 9) cortadoras de hojas cultivadoras de hongos, 10) no cortadoras de hojas cultivadoras de hongos y 11) carsifílicas. Para graficar los grupos funcionales se sumaron las frecuencias relativas de las hormigas que integran las agrupaciones antes referidas. La frecuencia relativa es adecuada para el análisis de las comunidades de hormigas debido a su carácter social que puede conducir a sesgos, este parámetro se refiere a la proporción que existe entre la frecuencia de una especie y la frecuencia total de todas las especies del sistema estudiado (Sarmiento-M, 2003; Ramírez, 2006).

### **Resultados**

Se capturaron un total de 3231 organismos: 589 (frecuencia de captura = 166) en bosque primario, 1024 (frecuencia =197) en bosque secundario y 1618 (frecuencia=178) en pastizales, que corresponden a 49 especies, 29 géneros y 7 subfamilias (Cuadro 4).

De las 49 especies registradas durante el año de estudio sin considerar la división de hábitats, en la época de sequía se encontraron 37, mientras que en la época de lluvias se registró un valor de 35. La riqueza específica anual arrojó una riqueza para el bosque primario de 34 spp., seguido del bosque secundario (30 spp.), mientras que el menor valor fue encontrado en el pastizal (19 spp.).

Las subfamilias con mayor número de taxa fueron Myrmicinae con 12 géneros y 22 especies, en segunda posición se encontró a Formicinae con 5 géneros y 7 especies. A nivel de género, el mayor número de especies se registraron para *Pheidole* (6), *Pseudomyrmex* (4) y *Camponotus* (3) (Cuadro 4).

Los valores máximo y mínimo de riqueza específica durante la temporada seca fueron registrados para el bosque secundario y pastizal con 25 y 16 especies respectivamente; mientras que en la época lluviosa el mayor valor se registró en el bosque primario (25 spp.) y el menor en el pastizal (13 spp.), sin embargo, no hubo diferencias estadísticas entre temporadas ( $F_{1,2}:1.7, P>0.05$ ), ni entre sitios ( $F_{2,2}:8.7, P>0.05$ ).

Referente a las especies encontradas, en este estudio se registra por primera vez la presencia de *Labidus spininodis* y *Dorymyrmex brunneus* para México. Asimismo, también se incluyen registros de 11 especies reportadas por primera vez para el estado de Oaxaca, las cuales son: *Acropyga smithii*, *Carebara intermedia*, *Cyphomyrmex flavidus*, *Forelius damiani*, *F. pruinosus*, *Leptogenys chamela*, *Mycetomoellerius squamulifer*, *Neivamyrmex leonardi*, *Nesomyrmex wilda*, *Nylanderia guatemalensis*, *Solenopsis conjurata*.

**Cuadro 4.** Listado taxonómico de hormigas y grupos funcionales (Gf) encontrados en tres tipos de hábitats en Pinotepa Nacional, Oaxaca durante diciembre de 2018 (Época seca) y agosto de 2019 (lluvias). BP (bosque primario), BS (bosque secundario) y P (pastizal). AE (arborícolas especialistas), EHA (especialistas de hábitats abiertos), PDE (poneroides depredadores especialistas), OSV (oportunistas de suelo y vegetación), OCS (omnívoras y carroñeras de suelo) y MDE (mirmicinos depredadores especialistas).

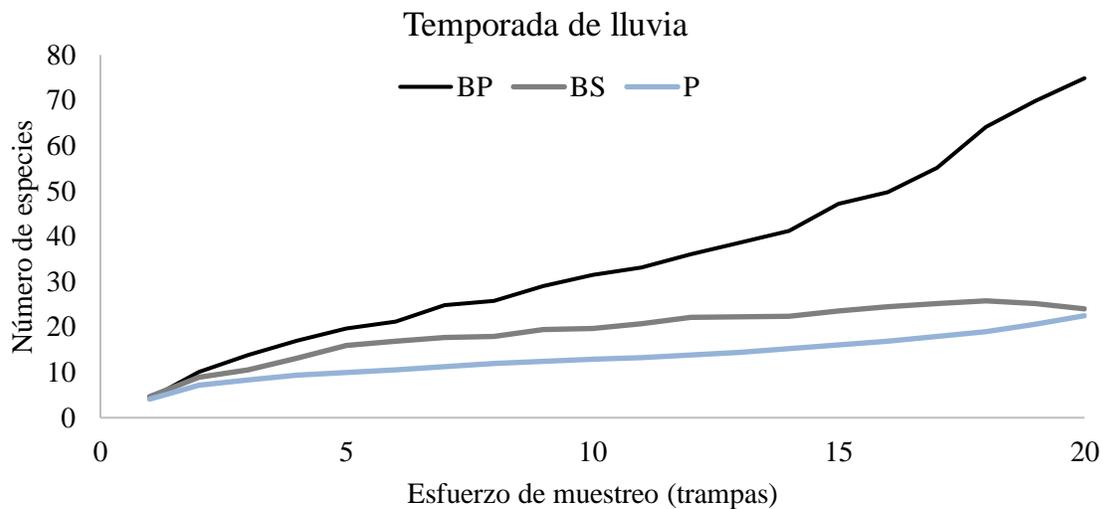
Listado de especies	Gf	Temporada seca			Temporada de lluvia		
		BP	BS	P	BP	BS	P
<b>Dolichoderinae</b>							
<b>Leptomyrmecini</b>							
<i>Azteca sericea</i> (Mayr, 1866)	AE	x					
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908	EHA		x	x		x	x
<i>Forelius damiani</i> Guerrero & Fernández, 2008	EHA	x	x	x	x	x	x
<i>Forelius pruinosus</i> (Roger, 1863)	EHA				x		x
<b>Tapinomini</b>							
<i>Tapinoma litorale</i> Wheeler, 1905	EHA		x				
<b>Dorylinae</b>							
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	PDE						x
<i>Labidus spininodis</i> (Emery, 1890)	PDE	x			x		
<i>Neivamyrmex leonardi</i> (Wheeler, 1915)	PDE		x		x		

<b>Ectatomminae</b>							
<b>Ectatommini</b>							
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860)	PDE	x	x			x	
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	PDE	x	x	x		x	x
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, 1858)	PDE	x					
<b>Formicinae</b>							
<b>Camponotini</b>							
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	AE		x				
<i>Camponotus conspicuus</i> Emery, 1894	OSV	x					
<i>Camponotus rectangularis</i> Emery, 1890	AE					x	
<b>Plagiolepidini</b>							
<i>Acropyga smithii</i> Forel, 1893	OCS	x					
<b>Myrmelachistini</b>							
<i>Brachymyrmex musculus</i> Forel, 1899	OSV	x	x	x		x	x
<b>Lasiini</b>							
<i>Nylanderia guatemalensis</i> (Forel, 1885)	OSV		x	x			x
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	OSV		x	x			
<b>Myrmicinae</b>							
<b>Crematogastrini</b>							
<i>Carebara intermedia</i> Fernández, 2004	MDE	x					
<i>Crematogaster crinosa</i> Mayr, 1862	OCS	x		x			
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862	OCS					x	
<i>Nesomyrmex wilda</i> (Smith, 1943)	AE					x	
<i>Temnothorax sp.1</i>	OCS						x
<i>Temnothorax sp.2</i>	OCS		x				x
<i>Temnothorax subditivus</i> (Wheeler, 1903)	OCS		x				
<i>Tetramorium spinosum</i> (Pergande, 1896)	OSV						x
<b>Attini</b>							
<i>Acromyrmex octospinosus</i> (Reich, 1793)	CCH		x			x	
<i>Cyphomyrmex flavidus</i> Pergande, 1896	NCCH	x	x	x		x	x
<i>Mycetomoellerius squamulifer</i> (Emery, 1896)	NCCH					x	
<i>Octostruma balzani</i> (Emery, 1894)	OCS	x					
<i>Pheidole skwarrae</i> Wheeler, 1934	ODSV		x	x			x
<i>Pheidole sp.1</i>	ODSV	x	x	x		x	x
<i>Pheidole sp.2</i>	ODSV	x	x	x		x	x
<i>Pheidole sp.3</i>	ODSV	x	x	x		x	x
<i>Pheidole sp.4</i>	ODSV	x	x	x		x	
<i>Pheidole sp.5</i>	ODSV	x					
<b>Solenopsidini</b>							
<i>Monomorium ebeninum</i> Forel, 1891	OSV	x	x	x		x	x
<i>Monomorium minimum</i> (Buckley, 1866)	OSV		x			x	
<i>Solenopsis conjurata</i> Wheeler, 1925	ODSV	x	x	x		x	x
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	ODSV	x	x	x		x	x
<b>Ponerinae</b>							

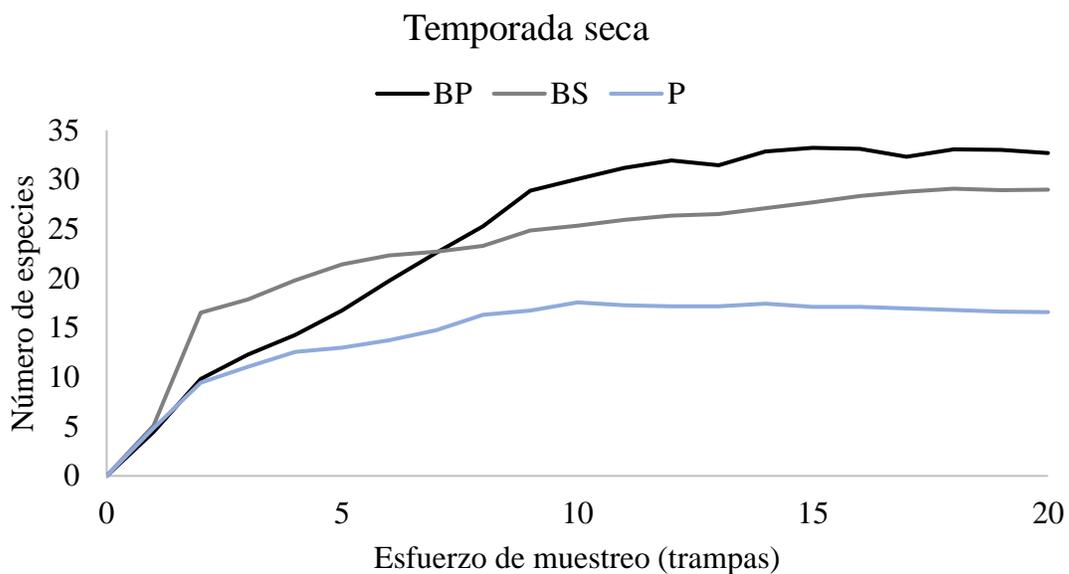
<b>Platythyreini</b>							
<i>Platythyrea punctata</i> (Smith, 1858)	PDEG	x			x		x
<b>Ponerini</b>							
<i>Leptogenys chamela</i> Lattke, 2011	PDEG	x			x		
<i>Leptogenys quirozi</i> Lattke, 2011	PDEG						x
<i>Odontomachus laticeps</i> Roger, 1861	PDEG	x					
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	PDEG		x				
<b>Pseudomyrmecinae</b>							
<b>Pseudomyrmecini</b>							
<i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)	AE		x		x		
<i>Pseudomyrmex major</i> (Forel, 1899)	AE						x
<i>Pseudomyrmex mixtecus</i> Ward, 1993	AE						x
<i>Pseudomyrmex simplex</i> (Smith, 1877)	AE				x		
<b>Riqueza específica</b>		24.00	25.00	16.00	25.00	19.00	13.00

### *Curvas de acumulación de especies*

La completitud promedio del bosque primario fue del 73%  $\pm$ 15 (n=4), en el caso del bosque secundario se obtuvo un valor promedio del 78%  $\pm$  9 (n=4) y para el pastizal el 88%  $\pm$  13 (n=4). El pastizal muestra menos especies esperadas con el estimador de Chao 2 en ambas temporadas por lo que fue el sitio más completo, aunque durante la temporada de lluvias se indica un ligero repunte, de igual manera el bosque primario tiene un repunte durante la época de lluvias (**Figura 3 y 4**).



**Figura 3.** Curvas de acumulación de especies esperadas para tres tipos de habitas (temporada de lluvia) donde BP = Bosque primario, BS = Bosque secundario y P = Pastizal

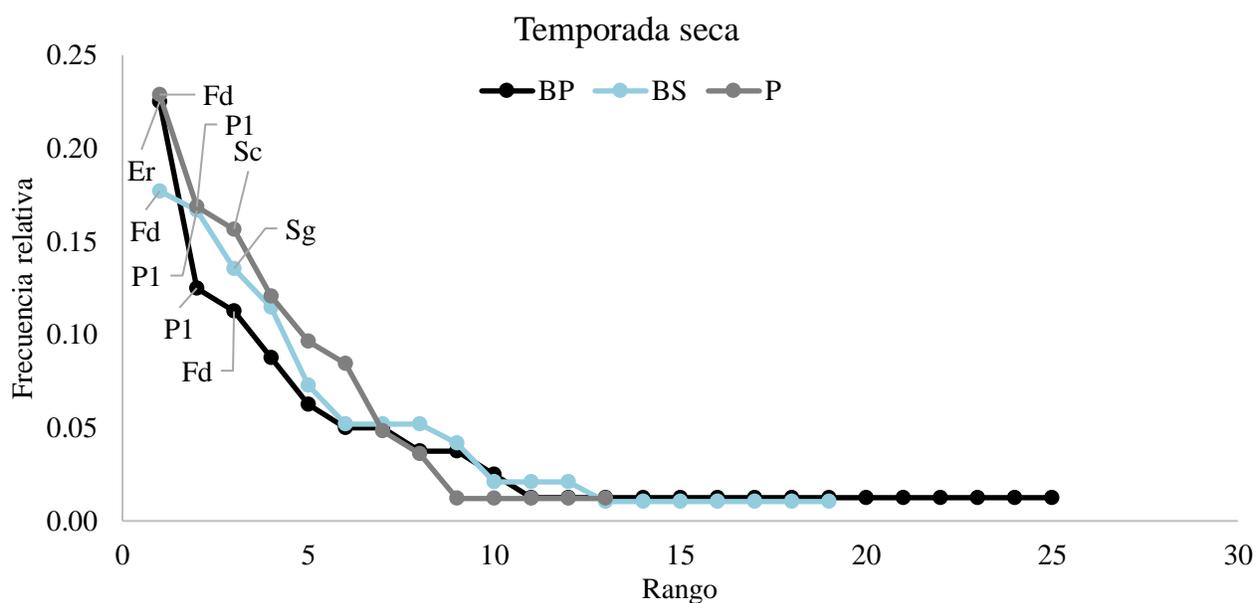


**Figura 4.** Curvas de acumulación de especies esperadas para tres tipos de habitas (temporada seca) donde BP = Bosque primario, BS = Bosque secundario y P = Pastizal.

### ***Frecuencia relativa***

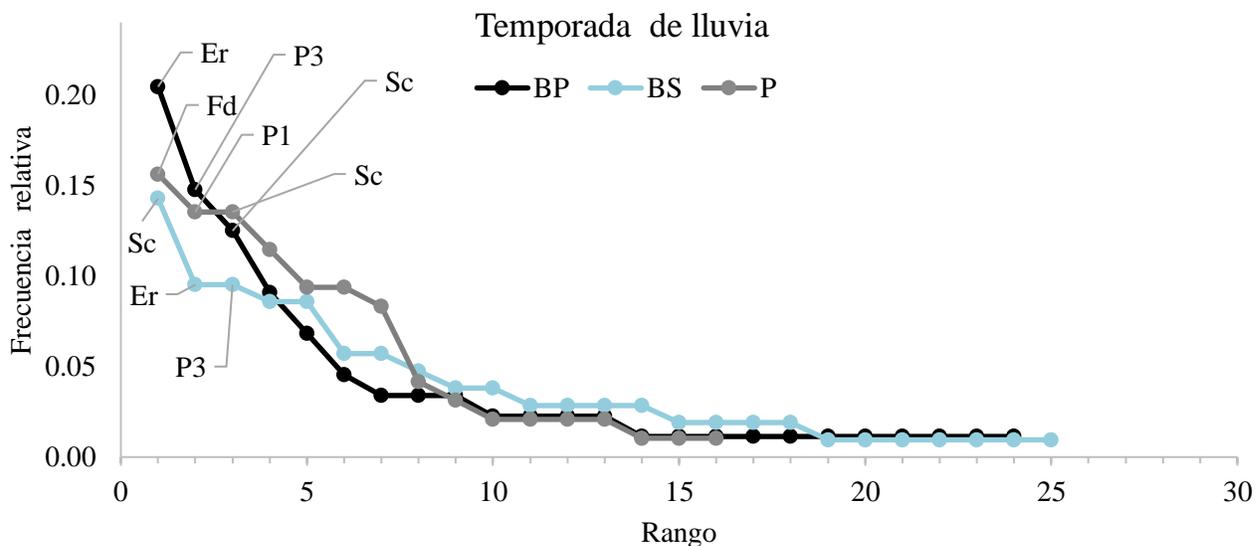
Se encontraron diferencias significativas entre las temporadas ( $F_{1,2}=42.8$ ;  $P<0.05$ ) pero no entre sitios ( $F_{2,2}=40.3$ ,  $P<0.05$ ) en relación con la frecuencia de captura.

Las especies más dominantes durante la temporada seca fueron *Ectatomma ruidum*, *Pheidole* sp.3 y *Solenopsis conjurata* en el bosque primario, mientras que para el bosque secundario los valores más altos se registraron para *Solenopsis conjurata*, *Ectatomma ruidum* y *Pheidole* sp.3. En el caso del pastizal las especies más dominantes fueron *Forelius damiani*, *Pheidole* sp.1 y *Solenopsis conjurata* (**Figura 5**).



**Figura 5.** Curvas de rango abundancia de tres diferentes hábitats de la temporada seca, Er= *Ectatomma ruidum*, Fd= *Forelius damiani*, P1= *Pheidole* sp.1, P.3= *Pheidole* sp.3, Sc= *Solenopsis conjurata*

En la temporada de lluvias para el bosque primario se registraron para *Ectatomma ruidum* y *Pheidole sp.1* y *Forelius damiani* como las especies más dominantes, en el bosque secundario las especies más dominantes fueron *Forelius damiani*, *Pheidole sp.1* y *Solenopsis geminata*, en el caso del pastizal sobresalen *Forelius damiani*, *Pheidole sp.1* y *Solenopsis conjurata* (Figura 6).



**Figura 6.** Curvas de rango abundancia de tres diferentes hábitats de la temporada lluviosa, Er= *Ectatomma ruidum*, Fd= *Forelius damiani*, P1= *Pheidole sp.1*, Sc= *Solenopsis conjurata* y Sg= *Solenopsis geminata*

### Correlación de Spearman

Con el análisis de correlación de Spearman ( $r_s$ ) se obtuvo en ambas temporadas una correlación positiva entre la cobertura vegetal y la riqueza de especies, durante la época seca el valor de correlación fue del 42% y no fue significativa  $n=6$ , mientras que en la temporada de lluvias sí se registró una significancia ( $p=0.03$ ) en la correlación determinada del 88% con  $n=6$ .

Al medir la relación entre la frecuencia y la cobertura no se encontró una significancia durante las dos temporadas, para la época seca  $r_s = 0.43$  ( $p>0.05$ )  $n=6$ ; para la temporada de lluvia  $r_s = 0.31$  ( $p>0.05$ )  $n=6$ .

La relación entre los componentes del suelo y la riqueza específica se comportó de la siguiente manera, las correlaciones más altas se registraron durante la temporada de lluvia, aunque solo fue significativa para los limos, mientras que en esta temporada también se observa que hay una relación negativa importante entre la riqueza y la proporción de arena. **(Cuadro 5).**

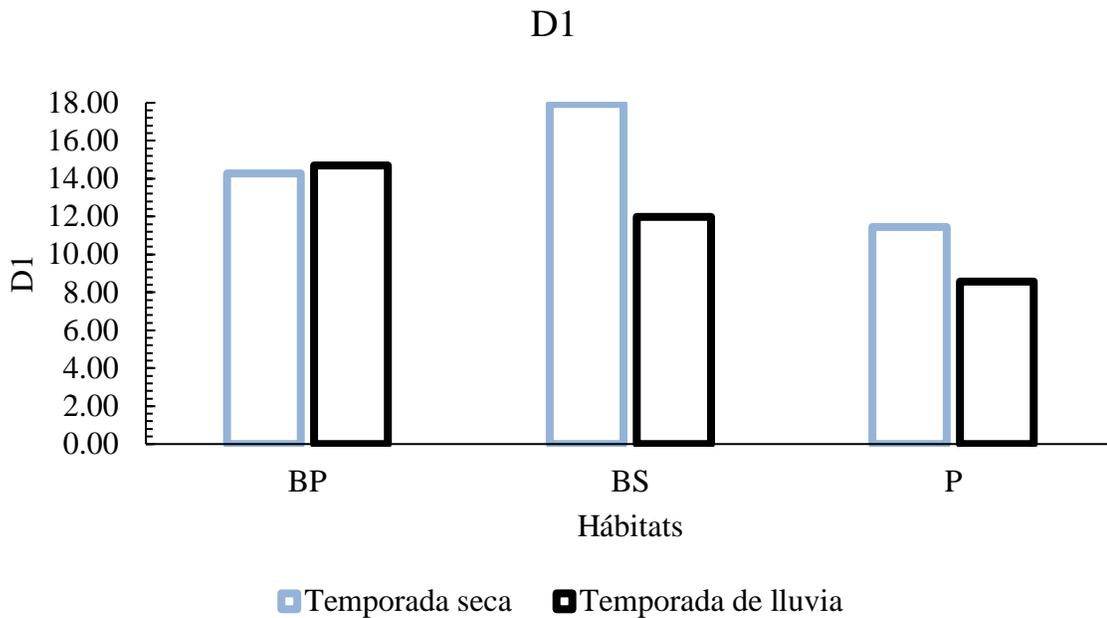
**Cuadro 5.** Coeficientes de correlación de Spearman entre la riqueza específica y componentes del suelo en dos temporadas de estudio. Entre paréntesis se muestra el valor de p de cada coeficiente calculado. \* Indica un resultado con significancia estadística del 95 %.

<b>Temporada de estudio</b>	<b>Arena</b>	<b>Limo</b>	<b>Arcilla</b>
<b>Temporada seca n= 6</b>	0.35 (P=0.51)	0.014(P=0.9)	-0.037(P=0.47)
<b>Temporada de lluvia n= 6</b>	-0.77(P=0.10)	0.88 (P=0.03) *	0.75(P=0.11)

En relación con **el cuadro 5**, la proporción de arena fue mayor en P, el valor más bajo se encontró en BP, en cuanto a los limos y arcillas los valores más altos se encontraron en BP y los más bajos en P.

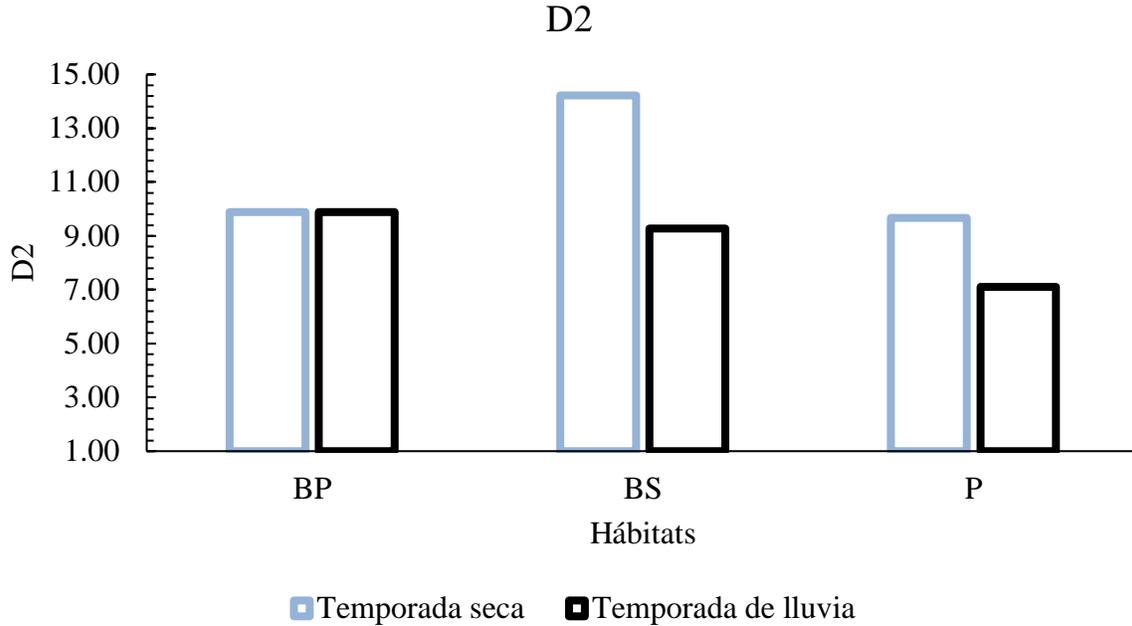
### ***D<sup>1</sup> y D<sup>2</sup>***

Durante la temporada seca, el valor más alto para D<sup>1</sup> se registró en el bosque secundario con 17.9 especies efectivas, seguido del bosque primario con 14.3 mientras que el valor más bajo fue de 11.4 en el pastizal. En la temporada de lluvias el valor de D<sup>1</sup> para el bosque primario fue de 14.7 especies efectivas seguido del bosque secundario con 12 especies efectivas, mientras que el valor más bajo se registró en el pastizal con 8.6 especies efectivas **(Figura 7)**. De los valores previamente observados se aprecia que el bosque secundario tiene el registro más alto de todos los hábitats durante la época seca mientras que el más bajo se encuentra en los pastizales durante la temporada de lluvias.



**Figura 7.** Diversidad de orden <sup>1</sup> para tres diferentes tipos de hábitats (BP= bosque primario; BS=bosque secundario y P=pastizales) en las temporadas seca y lluviosa.

Al analizar las especies más abundantes ( $D^2$ ) de la temporada seca, el valor más alto se registró en el bosque secundario con 14.2 especies efectivas seguido del bosque primario con 9.9 y por último se ubicó el pastizal con un valor de 9.7 especies efectivas. Durante la temporada de lluvias el sitio más diverso fue el bosque primario con un 9.9, seguido del bosque secundario con 9.3 especies efectivas, y el valor más bajo se encontró en el pastizal (7.1) (**Figura 8**).



**Figura 8.** Diversidad de orden <sup>2</sup> para tres diferentes tipos de hábitats (BP= bosque primario; BS=bosque secundario y P=pastizales) en las temporadas seca y lluviosa.

### *Diversidad Beta*

Durante la temporada seca la similitud entre el bosque primario y secundario cuando  $q=0$  fue de 0.356, mientras que entre el bosque primario y el pastizal se apreció una similitud de 0.518, finalmente entre el bosque secundario y pastizal la similitud fue de 0.634 (**Cuadro 6**). En la temporada de lluvia se registraron los siguientes valores: entre el bosque primario y secundario la similitud fue de 0.349, en el caso del bosque primario y el pastizal se obtuvo un valor de 0.183, finalmente el valor de similitud entre el bosque secundario y pastizal fue de 0.404 (**Cuadro 7**). Se apreció un descenso en los valores de similitud entre la temporada seca y la temporada de lluvias entre todos los pares de hábitats comparados.

**Cuadro 6.** Similitud  $C_{0N}$  cuando  $q=0$  (Sorensen) por pares de hábitats estudiados donde BP= bosque primario, Bs = bosque secundario y P= pastizal. Se muestra el error del estimador entre paréntesis.

<b>q=0</b>							
<b>Temporada seca</b>				<b>Temporada de lluvias</b>			
	BP	BS	P		BP	BS	P
<b>BP</b>	--	0.356 (0.09)	0.518 (0.17)	BP	--	0.349 (0.18)	0.183 (0.13)
<b>BS</b>		--	0.634 (0.1)	BS		--	0.404 (0.09)
<b>P</b>			--	P			--

Cuando  $q=1$  la similitud entre el bosque primario y secundario fue de 0.737, mientras que entre el bosque primario y el pastizal se apreció una similitud de 0.652, finalmente entre el bosque secundario y pastizal la similitud fue de 0.829 (**Cuadro 6**). En la temporada de lluvia se registraron los siguientes valores: entre el bosque primario y secundario la similitud fue de 0.742, en el caso del bosque primario y el pastizal se obtuvo un valor de 0.667, finalmente el valor de similitud entre el bosque secundario y pastizal fue de 0.859 (**Cuadro 7**).

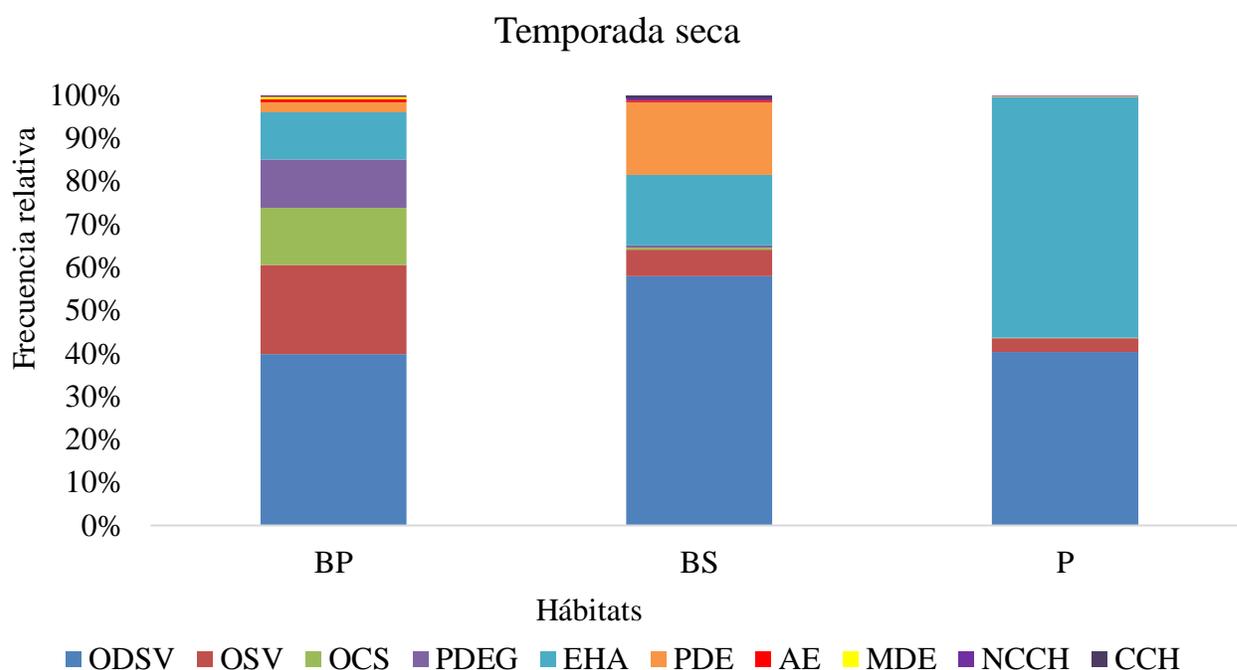
**Cuadro 7.** Similitud  $C_{1N}$  cuando  $q=1$  (Hom) por pares de hábitats estudiados donde BP= bosque primario, Bs = bosque secundario y P= pastizal. Se muestra el error del estimador entre paréntesis.

<b>q=1</b>							
<b>Temporada seca</b>				<b>Temporada de lluvias</b>			
	BP	BS	P		BP	BS	P
<b>BP</b>	--	0.737 (0.06)	0.652 (0.06)	BP	--	0.742 (0.08)	0.667 (0.06)
<b>BS</b>		--	0.829 (0.05)	BS		--	0.859 (0.03)
<b>P</b>			--	P			--

### Grupos funcionales

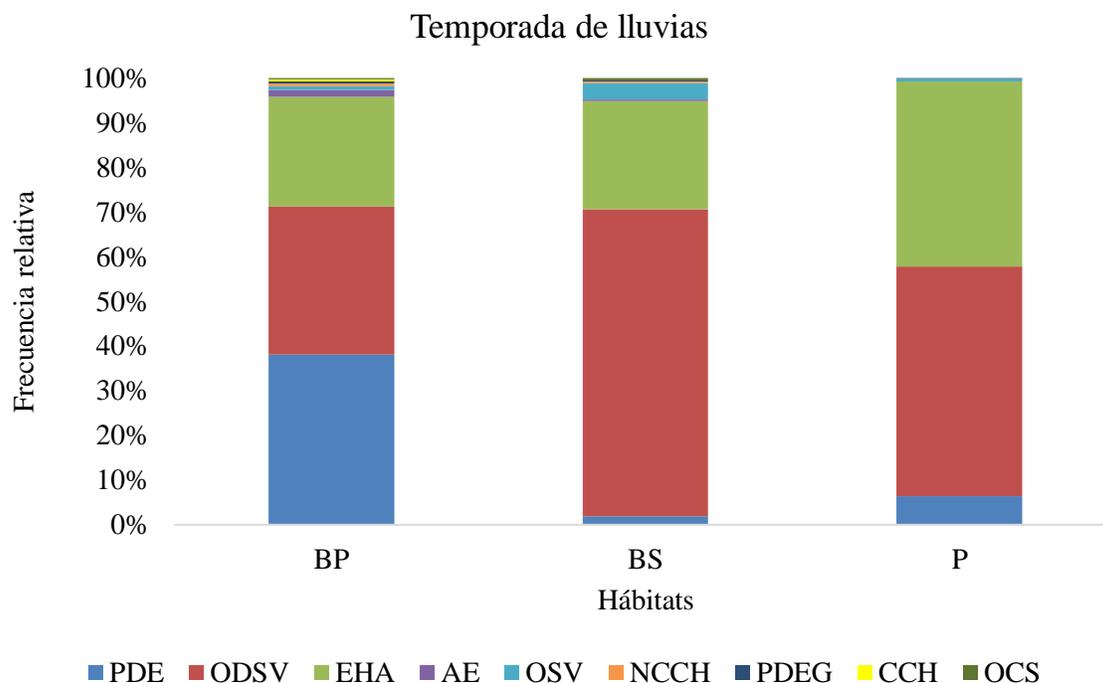
Durante la temporada seca se encontraron 10 grupos funcionales en total. BP y BS registraron el mayor número de grupos funcionales (9), mientras que en P se registraron 6.

Durante la temporada seca en BP destacaron las hormigas ODSV con el 39.8 % de las frecuencias registradas, seguido de OSV con el 20.7 %, en BS el mayor valor registrado fue dado por ODSV con el 57.9 %, seguido de PDE con el 16.9 %, en P se tuvo un valor máximo en EHA (56) y ODSV con el 40.3 % (**Figura 9**).



**Figura 9.** Grupos funcionales de hormigas de tres diferentes hábitats durante la temporada seca. BP=Bosque primario, BS=Bosque secundario y P= Pastizal. PDEG= ponerinas depredadoras epigéicas grandes, PDE=poneroides depredadoras especialistas, OSV= oportunistas de suelo y vegetación, ODSV= omnívoras dominantes de suelo y vegetación, OCS= omnívoras y carroñeras de suelo, NCCH= no cortadoras de hojas cultivadoras de hongos, MDE= mirmicinas depredadoras

En la temporada de lluvias se tuvo un total de 9 grupos funcionales, donde el bosque primario registró 9 grupos funcionales, el bosque secundario 8 y el pastizal con 5 (**Figura 10**). En BP los mayores porcentajes lo obtuvieron PDE (38.14%) y ODSV con 33.03 %; en BS, ODSV y EHA tuvieron los mayores porcentajes con 69.7 y 24.2 respectivamente %, finalmente en P los mayores porcentajes se presentaron para ODSV y EHA con 51.4 % y 41.5% cada uno (**Figura 10**).



**Figura 10.** Grupos funcionales de hormigas de tres diferentes hábitats durante la temporada de lluvias. BP=Bosque primario, BS=Bosque secundario y P= Pastizal. PDEG= ponerinas depredadoras epigéicas grandes, PDE=poneroides depredadoras especialistas, OSV= oportunistas de suelo y vegetación, ODSV= omnívoras dominantes de suelo y vegetación, OCS= omnívoras y carroñeras de suelo, NCCH= no cortadoras de hojas cultivadoras de hongos, MDE= mirmicinas depredadoras.

## Discusión

Las 49 especies de hormigas registradas en este estudio representan el 22.8 % de las 215 especies reportadas para el Estado de Oaxaca por Dáttilo et al. (2020), sin embargo, con los 14 nuevos registros de este trabajo, la riqueza específica para el Estado de Oaxaca tendría un nuevo valor de 234. La riqueza total de la presente investigación es menor en comparación con la realizada por García-Martínez et al. (2015)  $n=89$  spp., en una selva mediana subcaducifolia (selva seca) en el estado de Veracruz, en dicho trabajo se emplearon unidades de muestreo complejas combinando distintas metodologías de captura que quizá marquen las diferencias encontradas al comparar la riqueza específica con los resultados aquí obtenidos.

Los resultados de riqueza total son similares a los reportados por Castaño-Meneses et al. (2009) y Castaño-Meneses (2014) con  $n=46$  spp. y  $n=48$  spp., respectivamente en un bosque seco (selva baja) de Chamela, Jalisco, en estas investigaciones también se utilizó un solo método de captura para hormigas al igual que en el presente escrito.

Por otra parte, en un bosque seco de Morelos, Vergara-Torres et al. (2017) registraron un valor de riqueza más bajo ( $n=27$  spp.) que el del presente escrito a pesar de usar dos métodos de colecta; uno para el estudio de las hormigas del estrato arbóreo y otro para las hormigas que viven en el suelo.

La subfamilia Myrmicinae registró el mayor número de las especies colectadas (45%), mientras que la familia Formicinae tuvo el 14%, estas dos subfamilias han sido también reportadas como las más diversas en la mayoría de los estudios realizados sobre mirmecofauna en diversas partes del mundo (Ward, 2000; Vásquez-Bolaños, 2011 y Dáttilo et al., 2020) Los géneros *Pheidole*, *Camponotus* y *Pseudomyrmex* son algunos de los más diversos en el planeta, *Pheidole* por su parte es el género más dominante en el Nuevo Mundo (Wilson, 2003; Dáttilo et al., 2020), esto coincide con nuestros datos donde el mayor número de especies registradas para cada género se corresponde con los patrones antes referidos.

El registro de *Paratrechina longicornis* en las dos zonas con menor cobertura vegetal (bosque secundario y los pastizales) aporta información sobre su grado de disturbio, esta hormiga es considerada como una especie exótica común en ambientes antropizados (Wetterer, 2008) y

al igual que en el presente trabajo, no se encuentra regularmente en sitios muy conservados. *P. longicornis* puede conducir a impactos ecológicos graves cuando invade a la fauna nativa, se alimenta de ella o la desplaza, de esta manera se generan cambios en la composición faunística local (Wetterer et al., 1999; Murguía-González et al., 2018).

En relación con la temporalidad, aunque no hubo diferencia significativa el mayor número de especies de todos los puntos de colecta fue encontrado durante la temporada seca, esta tendencia también se ha observado en los estudios de Castaño-Meneses (2014) y Marques et al., (2017). Una de las explicaciones que se ha dado para este suceso es que con la llegada de la época seca disminuye la disponibilidad de recursos y, por tanto, las hormigas aumentan su actividad de forrajeo en busca de recursos que a su vez incrementa la probabilidad de ser capturadas en las trampas; dando como resultado una mayor cantidad de especies en los estudios ecológicos (Marqués et al., 2017). Otra explicación se relaciona con los cambios en la fenología de los bosques secos durante la época de sequía; como la caída de las hojas, lo que propicia menor humedad y sombra en el suelo, de esta manera pueden establecerse un mayor número de nidos que a su vez favorece la probabilidad de capturar un mayor número de hormigas (Lassau y Hochuli, 2004; Sousa-Soto et al., 2016; Marques et al., 2017).

Algunos estudios muestran que la riqueza de especies de hormigas en bosques secos está positivamente relacionada con los sitios mejor conservados (Vasconcelos, 1999; Silva et al., 2007; García-Martínez et al., 2015), en ellos el mayor número de especies se registró en los bosques primarios o maduros, seguido de la vegetación secundaria y por último en los pastizales agropecuarios tal como se observó en el presente estudio cuando se analiza la riqueza de especies total por tipo de hábitat al finalizar el año de estudio.

De tal forma que la cobertura en los sitios estudiados es determinante para el establecimiento de un mayor o menor número de especies, los bosques primarios generalmente tienen una mayor complejidad en términos de cobertura y densidad, lo anterior, así como otras características como la cantidad de hojarasca en este tipo de hábitats propician un mayor número de microhábitats y conducen a un incremento del número de especies (Suazo-Orduño et al., 2015).

Nuestros datos muestran una mayor cobertura para BP que en BS o P al igual que en estudios previos en bosques secos (García-Martínez, 2015), esta diferencia podría estar dada por las diferencias en el número de estratos que se pueden identificar en bosques secos y sitios intervenidos, por ejemplo, Salas-Morales et al. (2007) y Silva-Aparicio et al. (2018) reconocen estratos arbustivos y arbóreos para selvas bajas en Oaxaca mientras que en bosques secundarios dominan los estratos arbustivos (Muñoz-Jiménez et al., 2019).

Los bosques secundarios pueden carecer hasta del 90% de su cobertura original (Emrich et al., 2000) y en los pastizales ganaderos generalmente se eliminan los estratos arbustivos y arbóreos o tienen valores muy bajos de cobertura como los observados en este trabajo (menos del 42%). En el caso de este estudio la riqueza específica se correlaciona positivamente con el aumento de la cobertura arbórea, nuestros datos son similares a los encontrados por García-Martínez et al. (2015) puesto que observamos que el bosque primario y secundario al tener más del 70% de cobertura albergan también el mayor número de especies de hormigas.

Las curvas de acumulación mostraron que es necesario incrementar el esfuerzo de muestreo, una de las posibles soluciones es incorporar unidades de muestreo con diferentes técnicas de capturas complementarias como en el estudio de García-Martínez et al., 2015 que al combinar diferentes métodos obtiene valores de completitud mayores a los del presente estudio, aunque su ejecución requiere una mayor inversión de tiempo, dinero y/o capital humano. De igual forma los valores más bajos de completitud presentes en el bosque primario puede deberse a que con las trampas pitfall se colectaron mayormente hormigas que forrajean en el suelo, por lo que una combinación de técnicas como trampas Malaise especializadas en registrar organismos con hábitos arbóreos contribuirán a tener un listado más completo.

En relación con la frecuencia, tanto en los pastizales como en el bosque secundario se detectó la presencia de especies que han sido reportadas como dominantes en sitios con disturbio antrópico como: *Solenopsis geminata*, *Dorymyrmex brunneus* y *Forelius damiani*, con frecuencias altas que pueden estar determinadas por su tolerancia a la insolación en hábitats abiertos que se ha observado en diferentes investigaciones (Lutinski et al., 2014, 2018; García-Martínez et al., 2015; Rocha-Ortega y Castaño-Meneses et al., 2015; García-Cárdenas et al., 2018; Rodríguez- de León et al., 2018).

*Forelius damiani* y *Solenopsis geminata* se detectaron también en el bosque primario, con frecuencias muy bajas, aumentando sus valores en los sitios con menor cobertura arbórea, este comportamiento puede apreciarse también en el estudio de García-Martínez et al. (2015), quienes sólo se colectaron estas especies de hormigas en un bosque secundario y potreros en una selva seca, aunque también en otros sistemas como los bosques mesófilos se ha podido documentar a esta especie en los sitios con la menor cobertura arbórea y con mayor compactación del suelo (García-Martínez et al., 2016).

La especie con mayor frecuencia en el bosque primario en ambas temporadas fue *Ectatomma ruidum*, se puede encontrar tanto en sitios conservados como en sitios con intervención humana, *E. ruidum* prefiere sitios con temperaturas menores a 28°C y alta humedad, su frecuencia disminuye en los sitios con mayor disturbio donde las temperaturas son más altas por la falta de cobertura arbórea (García-Cárdenas et al., 2018; Rodríguez-de León et al., 2018), en ambos estudios hemos encontrado a *E. ruidum* en sitios con algún grado de disturbio, pero no la registramos para los pastizales que es donde el sol incide de manera más directa sobre el suelo al registrar la menor cobertura arbórea. Cabe resaltar que *E. ruidum* sólo fue detectada en BS durante la temporada seca, una posible explicación es que durante esta temporada podría aumentar su área de forrajeo en busca de recursos en sitios intervenidos como previamente se ha reportado para áreas con pastizales para ganado en donde las garrapatas se vuelven un recurso atractivo para *E. ruidum* (Santamaría et al., 2009).

*Gnamptogenys striatula* también fue registrada con alta frecuencia en el bosque primario por lo que es un indicio del grado de conservación de este hábitat puesto que ha sido asociada de manera positiva a los sitios con menor grado de disturbio antrópico e incluso ha sido propuesta como una especie bioindicadora (Lutinski et al., 2014, 2018).

La textura del suelo es un factor que puede modular la riqueza de un sitio, en algunos sistemas tiene mayor peso que la vegetación en términos de número de especies, por ejemplo, en pastizales y en bosques secos (Caatinga) se ha registrado una mayor riqueza de hormigas en suelos con alta cantidad de arena que en aquellos con alto contenido de arcillas (Boulton et al., 2005; Oliveira et al., 2017), esta tendencia es diferente a los datos encontrados en el presente estudio, el cual además contempla una valoración del efecto del porcentaje de los diferentes tamaños de grano en dos temporadas sobre la riqueza de especies, contrario a los

estudios antes referidos. Nuestros datos muestran correlaciones no significativas durante la temporada seca, sin embargo, la correlación más alta se encontró entre la riqueza y el porcentaje de arenas de manera positiva, esto indica que durante la época seca el tipo de suelo no es un predictor de la riqueza específica, sin embargo en la época de lluvia aunque no se aprecian correlaciones significativas en relación con la arena y arcilla, los limos muestran una correlación positiva significativa con la riqueza de especies, de esta manera se contraponen la tendencia descrita para sistemas de pastizales y bosques secos de Caatinga puesto que la relación entre la riqueza específica y la arena es de carácter negativa.

Las diferencias de las relaciones entre la textura y la riqueza de especies se han atribuido a diversos factores; en parte a la afinidad y capacidad que tienen las hormigas para anidar en ciertos tipos de suelo, por ejemplo, los suelos arcillosos suelen ser menos atractivos para las comunidades de hormigas a causa del pobre drenaje del agua y que son propensos a encharcamientos (Andersen et al. 2015), nuestros datos indican una relación positiva no significativa con las arcillas y positiva significativa con los limos por lo que son factores que pueden favorecer o modular la riqueza de especies de hormigas en la época de lluvias, por tanto proponemos una explicación para este comportamiento: En un suelo franco arenoso como los registrados en los tres tipos de hábitats se encuentran diferentes porcentajes de arena, limos y arcillas, estos dos últimos contienen la mayor cantidad de nutrientes (López y Estrada, 2015) que pueden ser asimilados por la vegetación de los bosques secos cuando el agua no representa un factor limitante y pueden emplearlos en el crecimiento o para la reproducción cuyos valores más altos precisamente se registran con el inicio de la época lluviosa (Markesteyn, et al 2008; Espinosa et al., 2012). Es por eso que la alta productividad de los bosques secos para sitios más conservados con mayor número de especies son quizá una fuente de recursos más atractiva para las hormigas en la época lluviosa y por tanto se relaciona positivamente con las arcillas y limos. Apoyando este punto nuestros datos muestran que los hábitats con los mayores porcentajes de arcilla y limos fueron el bosque primario y secundario que a su vez registraron los valores de cobertura más altos que puede deberse a un contenido más alto de nutrientes derivado de las concentraciones de limos y arcillas.

Las  $D^0$ ,  $D^1$  y  $D^2$  mostraron que el bosque secundario es el hábitat más diverso al analizar los valores locales apoyando la hipótesis del disturbio intermedio que indica que los sitios con perturbaciones intermedias tienden a tener el mayor número de especies en un momento dado independientemente si se puede mantener a largo plazo (Roxburgh et al., 2004) sin embargo esta hipótesis no distingue la contribución de las hormigas invasoras o exóticas.

Al igual que sucede con la riqueza específica la diversidad suele tener valores más altos en los sitios más conservados como indica Wang y Foster, (2015) por algunos atributos estructurales de la vegetación como la cobertura y la densidad de árboles (García- Martínez et al., 2015; Suazo-Orduño et al., 2015).

Un aspecto importante por considerar en la evaluación de la diversidad alfa en las comunidades de hormigas es la presencia de hormigas invasoras como *Paratrechina longicornis* que fue encontrada en el pastizal y bosque secundario estas, por ello es importante valorar el aporte de la frecuencia y abundancia de dichas especies sobre los valores de diversidad local.

BP, BS y P compartieron el 30% de las especies registradas durante la temporada seca (11 especies) y el 20% (7 especies) durante la temporada lluviosa, algunas las especies compartidas entre todos los hábitats fueron del género *Pheidole*. Este género está clasificado como ODSV que incluye a hormigas de amplia distribución tanto en sitios intervenidos como en sitios con alta cobertura vegetal (Fontenla y Simonetti, 2018).

Tanto en la temporada seca como en la lluviosa hubo un alto recambio de especies cuando  $q=0$ , se observa, el menor valor de similitud registrado fue entre BP y P en la temporada de lluvias y el más alto entre BS y P en la época seca, sin embargo la mayor parte los valores registrados sugieren que cada tipo de hábitat es importante a nivel de paisaje para el mantenimiento de la biodiversidad, el alto recambio de especies se puede deber a patrones registrados previamente como explica la Regla de Rapoport: las especies tropicales tienden a tener rangos de distribución más pequeños por la heterogeneidad ambiental (Rapoport, 1982).

Cuando  $q=1$  el recambio de especies es más bajo puesto que se considera a las especies más comunes, por lo tanto, se evidencia que las diferencias en el recambio de especies esta dado

principalmente las especies raras, BP y P son los menos similares mientras que BS y P son los hábitats más parecidos.

El bosque primario tuvo el mayor número de grupos funcionales (10), esto se puede explicar en parte porque su estructura es más compleja y ofrece microhábitats que algunas especies pueden usar, (Suazo-Orduño et al., 2015), en el caso de las hormigas especialistas de hábitats abiertos registraron altos valores de frecuencia en los sitios intervenidos, sobre todo en los pastizales.

Aunque la representatividad de las hormigas especialistas de hábitats abiertos no es alta en el bosque primario, sí indica un grado de disturbio dentro del bosque primario, por lo tanto, podemos inferir que el sitio muestreado está recibiendo presión por parte de las actividades antrópicas. Los datos arrojan un aumento del porcentaje de las omnívoras dominantes de suelo y vegetación y especialistas de hábitats abierto, conforme se agrava el disturbio de los sitios estudiados, las segundas se asocian más fuerte con sitios con mayor disturbio antrópico (Fontenla y Alfonso-Simonetti, 2018).

Por el contrario, algunos grupos funcionales tienden a disminuir su porcentaje conforme aumenta el grado de disturbio, tal es el caso de las especialistas arbóreas, ponerinas depredadoras epigéicas, y las no cortadoras de hojas cultivadoras de hongos, también podemos ver que se pierden algunos grupos funcionales conforme aumenta la transformación de los sitios, por ejemplo el bosque secundario tiene 9 de los 10 grupos funcionales registrados, es decir ya no cuentan con las mirmicinas depredadoras especialistas las cuales son más frecuentes en sitios con mayor cantidad de hojarasca y suelos más húmedos (Fontenla y Alfonso-Simonetti, 2018) y por tanto los bosques secundarios al tener menor cobertura que los bosques primarios muchas veces retienen menos humedad y producen una menor biomasa de hojas. Esto coincide con el remplazo de hormigas especialistas por generalistas que ha sido observado en otros ecosistemas, el cual a medida que incrementa el disturbio desaparecen los grupos de hormigas muy especializadas (Hoffmann y Andersen, 2003; Leal et al., 2012; Oliveira et al., 2017).

En el pastizal se pierden además otros dos grupos 1) arborícolas especialistas y 2) cortadoras de hojas cultivadoras de hongos, en el caso de las primeras se explica porque en campo observamos que los pastizales casi no contaban con un estrato arbustivo y/o arbóreo que es

donde estas hormigas forrajea y anidan (Fontenla y Alfonso-Simonetti, 2018). Por otro lado, Rocha-Ortega y Castaño-Meneses (2015) observaron en un estudio que el mayor número de grupos funcionales se encuentra en los sitios con disturbio intermedio en un bosque seco, mientras que en nuestro estudio se ubican dentro del bosque primario.

## **Conclusiones**

Se capturaron un total de 3231 organismos que corresponden a 49 especies, 29 géneros y 7 subfamilias. La mayor riqueza se registró en ambas temporadas en el bosque primario y secundario, mientras que los valores más bajos estuvieron presentes en el pastizal por lo que se sugiere que la riqueza está relacionada con cambio de uso de suelo de cada sitio puesto que su cobertura arbórea va disminuyendo y con ello hay un menor número de microhábitats disponibles, sin embargo, los valores de diversidad de orden 1 indican un valor mayor para el bosque secundario, aunque dentro de este valor se debe considerar la presencia de especies invasoras encontradas que pudieran estar modificando los valores de diversidad a través de su frecuencia y abundancia. En cuanto a los grupos funcionales vemos una disminución de los grupos funcionales conforme disminuye la cobertura vegetal de los sitios estudiados, perdiendo grupos asociados fuertemente a la cobertura arbórea en los pastizales por lo que en los bosques secos debería evitarse tener grandes extensiones de pastos que contribuyen con la mayor pérdida de grupos funcionales, especies, y favorece el establecimiento de las especies invasoras. A nivel de paisaje algunas especies asociadas a perturbación sugieren que incluso en el bosque primario hay un grado de disturbio que pudiera estar relacionado con las actividades humanas circundantes. El bosque primario y el bosque secundario comparten un mayor número de especies, sin embargo, conforme aumenta la transformación del hábitat también cambia la composición de los sitios y estos sitios son más parecidos entre sí que con los bosques primarios.

## Referencias bibliográficas

- Andersen A.N. 2019. Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, 88: 350-362.
- Andersen, A. N., Del Toro, I. y Parr, C. L. 2015. Savanna ant species richness is maintained along a bioclimatic gradient of decreasing rainfall and increasing latitude in northern Australia. *Journal of Biogeography*, 42: 2313–2322.
- Andersen, A.N., Hoffmann, B.D., y Somes, J. 2003. Ants as indicators of minesite restoration: community recovery at one of eight rehabilitation sites in central Queensland. *Ecological Management and Restoration*, 4:12-9.
- Antweb. <https://www.antweb.org>. Última consulta: 18/07/2022
- Arcila, A.M., y Lozano-Zambrano, F.H. 2003. Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo en: Fernández F. (ed.). Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. Pp: 424.
- Armenteras, D., González, T.M., Retana, J., y Espelta, J.M. (eds). 2016. Degradación de bosques en Latinoamérica: Síntesis conceptual, metodologías de evaluación y casos de estudio nacionales. IBERO-REDD. Pp:56.
- Ballam-Ballote, Y. R. y León-Cortés, J. L. 2010. Forest management and biodiversity: a study of an indicator insect group in Southern Mexico. *Interciencia*, 35: 526-533.
- Balzotti, C.S., Asner, G.P., Adkins, E.D., y Parsons, E.W. 2020 Spatial drivers of composition and connectivity across endangered tropical dry forests. *Journal of Applied Ecology*, 57 (8): 1-12.
- Barrera, C.A., Buffa, L.M., y Valladares, G. 2015. Do leaf-cutting ants benefit from forest fragmentation? Insights from community and species-specific responses in a fragmented dry forest. *Insect Conservation and Diversity*, 8:456–463.
- Blinova, S. V., y Dobrydina, T. I. 2019. The study of bioindicators possibilities of ants (Hymenoptera: Formicidae) under the conditions of industrial pollution. *Earth and Environmental Science*, 2240:12034.

- Boulton, A.M., Davies, K.F., y Ward, P.S. 2005. Species richness, abundance, and composition of ground-dwelling ants in Northern California grasslands: Role of plants, soil, and grazing. *Environmental Entomology*, 34:96-104.
- Buczkowski G., y Richmond, D.S. 2012. The Effect of Urbanization on Ant Abundance and Diversity: A Temporal Examination of Factors Affecting Biodiversity. *PLOS ONE* ,7(8): e41729.
- Calderón-Patrón, JM., y Moreno, C.E. 2019. Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En: Moreno, C.E. (Ed) La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México. Pp: 203-222.
- Carvalho, R. L., Andersen, A. N., Anjos, D. V., Pacheco, R., Chagas, L., y Vasconcelos, H. L. 2020. Understanding what bioindicators are actually indicating: Linking disturbance responses to ecological traits of dung beetles and ants. *Ecological Indicators*, 108:105764.
- Castaño-Meneses, G. 2014. Trophic guild structure of a canopy ants community in a mexican tropical deciduous forest. *Sociobiology*, 61: 35-42.
- Castaño-Meneses, G., Betty, B., y Palacios, V. J.G. 2009. Diversity and Temporal Variation of Ants (Hymenoptera: Formicidae) From Malaise Traps in a Tropical Deciduous Forest. *Sociobiology*, 54 (2): 633-645.
- Castillo, A., Godínez, C., Schroeder, N., Galicia, C., Pujadas-Botey, A., y Martínez, L. 2009. Los bosques tropicales secos en riesgo: conflictos entre uso agropecuario desarrollo turístico y provisión de servicios ecosistémicos en la costa de Jalisco México: *Interciencia*, 34(12):844-850
- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: Capital natural de México, Volumen 1, conocimiento de la biodiversidad, J. Sarukhán (Ed.). CONABIO, México. Pp: 87-108.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. y Chiu, C. H. 2015 Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). Program and User's Guide published at [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/).

- Chazdon, R.L. 2014. Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. The University of Chicago Press, USA. Pp: 449.
- Chomicki, G., y Renner, S.S. 2017. The interactions of ants with their biotic environment. *Proceedings of the Royal Society*, 284: 20170013.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. 2001. PRIMER Versión 6.1.16 User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- Coelho, I. R. y S. P. Ribeiro. 2006. Environment heterogeneity and seasonal effects in ground-dwelling ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in the Parque Estadual de Rio Doce, MG, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35: 19-29.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published en: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 345: 101–118.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nuñez, P., Aguilar S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. y Hubbell, S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- Connell, H.J. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- Corona, R., Galicia, L., Palacio-Prieto, J.L., Bürgi, M., y Hersperger, A. 2016. Local deforestation patterns and their driving forces of tropical dry forest in two municipalities in Southern Oaxaca, Mexico (1985-2006). *Investigaciones Geográficas*, 91: 86-104.
- Crowther, T.W., Maynard, D.S., Leff, J.W., Oldfield, E.E., McCulley, R.L., Fierer, N. y Bradford, M.A. 2014. Predicting the responsiveness of soil biodiversity to deforestation: a cross-biome study. *Global Change Biology*, 20: 2983-2994.
- Dáttilo, W., Vásquez-Bolaños, M., Ahuatzin, D.A., Antoniazzi, R., Chávez-González, E., Corro, E. et al., 2020. Mexico ants: incidence and abundance along the Nearctic-Neotropical interface. *Ecology*, 101(4): e02944.
- DeClerck, F. A., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martínez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., y Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in

human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological conservation*, 143(10): 2301-2313.

- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., y Ceballos, G. 2011. Seasonally dry tropical forest, ecology and conservation. Island Press, Washington D.C. Pp: 392.
- Diserud, O.H., y Ødegaard, F. 2007. A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, 3:20–22.
- Dunn, R.R. 2004. Managing the tropical landscape: a comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds and Lepidoptera. *Forest Ecology and Management*, 191:215–24.
- Emrich, A., Pokorny, B., y Sepp, C. 2000. Importancia del manejo de los bosques secundarios para la política de desarrollo. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. Alemania, Pp: 98.
- Espinosa, C.I., De la Cruz, M., Luzuriaga, A.L., y Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* (1-2): 167-179.
- FAO. [http://www.fao.org/tempref/FI/CDrom/FAO\\_Training/FAO\\_Training/General/x6706s/x6706s06.html](http://www.fao.org/tempref/FI/CDrom/FAO_Training/FAO_Training/General/x6706s/x6706s06.html). Última consulta: 07/07/2020.
- Farji-Brener, A.G. y Tadey, M. 2009. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: causes and consequences en: Lucero, D.P., y Boggs, J.E. (Eds.) *Soil Fertility*, Capítulo 6. Nova Science Publishers, USA. Pp: 81–91
- Fernández, F., y Palacio, E.E. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humbolt. (3ed). Colombia. Pp: 424.
- Fontenla, J.E. 2018. Entre diversidades ecológicas. *Poeyana*, 507:23-39.
- Fontenla, J.E. y Alfonso-Simonetti, J. 2018. Classification of cuban ants (Hymenoptera: Formicidae) into functional groups. *Poeyana*, 506: 21-30.
- García-Cardenas, R., Montoya-Lerma., J., y Armbrecht, I. 2018. Ant diversity under three coverages in a Neotropical coffee landscape. *Revista de Biología Tropical*, 66(4):1373-1389.
- García-Martínez, M.A., Martínez-Tlapa, D.L., Pérez-Toledo, G.R., Quiroz-Robledo, L.N., Castaño-Meneses, G., Laborde, J., y Valenzuela-González, J.E. 2015.

Taxonomic, species and functional group diversity of ants in a tropical anthropogenic landscape. *Tropical Conservation Science*, 8 (4): 1017-1032.

- García-Martínez, M.A., Martínez-Tlapa, D.L., Pérez-Toledo, G.R., Quiroz-Robledo, L.N., y Valenzuela-González, J.E. 2016. Myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) response to habitat characteristics of tropical montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *Florida Entomologist*, 99 (2): 248-256.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., y Sodhi, N. S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology letters*, 12(6): 561-582.
- Gómez-Acevedo, S.L., y Martínez-Toledo, J. 2021. Ant species richness variation mediated by seasonality in two ant-acacias from Oaxaca, Mexico. *Open Journal of Ecology*, 11: 24-31.
- Gómez-Acevedo, S., Trujillo, C.O., Castaño-Meneses, G., Martínez, T.J., Callejas-Chavero, A., Cueva del Castillo, M.R. y Tapia, P.F. 2015. Mirmecofauna asociada a acacias mirmecófilas en Veracruz y Oaxaca, México en Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-Heredia, J.L., Quiroz-Rocha, G.A., y Alcalá-Martínez, I. Avances de Formicidae de México (Eds.). México. Pp: 171-176.
- Gove, A. D., Majer, J.D. y Rico-Gray, V. 2005. Methods for conservation outside of formal reserve systems: The case of ants in the seasonally dry tropics of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 126: 328-338.
- Groc, S., Delabie, J.H.C., Fernández, F. Leponce, M., Orivel, J., Silvestre, R., H. L. Vasconcelos, H.L. y Dejean, A. 2014. Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rain-forest: stable functional structure versus high species turnover. *Myrmecological News*, 19: 43-51.
- 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 Zoológica Mexicana n.s.*, 26(2): 279-302.
- Halffter G. y Moreno C.E. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma en: Halffter G., Soberón J., Koleff P y Melic A. (Eds). Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Monografías Tercer Milenio, España. Pp:18.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hernández-Flores, J., Flores-Palacios, A., Vásquez-Bolaños, M., Toledo-Hernández, V.H., Sotelo-Caro, O., Ramos-Robles, M. 2020. Effect of forest disturbance on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity in a Mexican tropical dry forest canopy. *Insect Conservation and Diversity*, 14(3): 393-402.
- Herrera-Valdivia, E., López-Martínez, J., Castillo, V. S., y García-Juárez, A.R. 2016. Diversidad taxonómica y funcional en la comunidad de peces de la pesca de arrastre de camarón en el norte del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 64 (2): 587-602.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54:427–432.
- Hoffmann, B. D., y Andersen, A. N.2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28: 444–464.
- Hölldobler, B., y Wilson, E. O. 1990. The ants. Harvard University Press, USA. Pp: 732.
- INEGI, 2005. Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Clave geoestadística 20482.
- INEGI, 2010. Compendio de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Clave geoestadística 20482.
- Jiménez-Vargas, C.E y Martínez-Toledo, J. 2019. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Huatulco, Oaxaca, México. *Entomología Mexicana*, 6:598-603.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113:363-375.
- Jost, L., Chao, A., y Chazdon, R. L. Compositional similarity and  $\beta$  (beta) diversity. 2011. Pp:63 in: Biological diversity frontiers in measurement and assesment. Eds: Magurran, A.E., and McGill, B.J.
- Jost, L., y González-Oreja, J. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56(1-2):3-14.

- Júnior, E. J. B., Rocha, E. C., Jesus, F. G., Oliveira, M. A., y Araújo, M. S. 2020. Dry forest fragmentation in Brazilian Cerrado and its effects on communities of ground foraging ants. *The Florida Entomologist*, 103(3): 384–391.
- Lassau, S. A., y Hochuli, D. F. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, 27: 157-164.
- Leal, I. R., Filgueiras, B. K. C., Gomes, J. P., Iannuzzi, L. y Andersen, A. N. 2012. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 1687–1701.
- Leal, I. R., Wirth, R., y Tabarelli, M. 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany*, 99: 885-894.
- López, D. M., y Estrada, M.H. 2015. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo. *Bioagrocencias*, 8: 3-11.
- Lozano-Zambrano, F.H., Ulloa-Chacón, P., y Armbrrecht, I. 2009. Hormigas: Relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical. *Neotropical Entomology*, 38: 044-054.
- Lutinski, J. A., Lutinski, C. J., Beling, J.F., Busato, M.A., y Corralo, V. 2018. Ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) associated to environments of a rural property in the extreme western region of the state of Santa Catarina. *Brazilian Journal of Environmental Sciences (Online)*, 47:12-23.
- Lutinski, J. A., Lutinski, C. J., Lopes, B. C., y Morais, A. B. B. 2014. Estrutura da comunidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em quatro ambientes com diferentes níveis de perturbação antrópica. *Ecología Austral*, 24(2):229-237.
- MacKay, W. P. y MacKay, E.E., 1989. Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae. II Simposio Nacional de Insectos Sociales (México), Pp: 1-82.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, USA. Pp:179.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing. Reino Unido. Pp:256.
- Markesteijn, L., Poorter, L., y Yanguas-Fernández, E. 2008. La disponibilidad hídrica estacional y topográfica en un bosque seco y húmedo tropical y la variación en la

morfología de plántulas arbóreas. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 24:27-42.

- Marques, T., Espirito-Santo, M.M., Neves, F.S., y Schoereder, J.H. 2017. Ant assemblage structure in a secondary tropical dry forest: the role of ecological succession and seasonality. *Sociobiology*, 64 (3): 261-275.
- Martínez, T.J. 2017. Hormigas asociadas a *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii* (LEGUMINOSA-MIMOSOIDEAE) en Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Tesis de licenciatura. FESI-UNAM. Pp: 42.
- McVaugh, R., 1983. Graminea en: Anderson, W.R. (Ed.). *Flora Novo-Galiciana: a descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*, Vol. 14. The University of Michigan Press, USA.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Salas-Morales, S.H., Pérez-García, E.A., y Gallardo-Cruz, J.A. 2012. Diversity, threats and opportunities for tropical dry forest conservation in Oaxaca State, Mexico. *Ecosistemas*, 21(1-2): 85-100.
- Mera, V. Y.A., Gallego, R., M.A., Armbrecht, I. 2010. Interacciones entre hormigas e insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca-Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 36: 116-126
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., y Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of biogeography*, 33(3):491-505.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1.Zaragoza (España), Pp 84.
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N.P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1249:1261.
- Muñoz-Jiménez, O., López-Acosta, J. C., y Villegas-Patracá, R. 2019. Diversidad y estructura vegetal en un paisaje antropizado de La Venta, Juchitán, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 126: e1413.
- Murguía-González, J., Leyva, O. O.R., Galindo, T. M.E., Landero, T. I., Llarena, H. R.C., y García, M. M.A. 2018. Nuevos registros de hormigas para Oaxaca, México: Su importancia agrícola en cultivos de caña de azúcar. *Agrociencia*, 52(3): 379-391.

- Neves, F.S., Braga, R.F., Espírito-Santo, M.M., Delabie, J.H.C., Fernandez, G.W., y Sánchez-Azofeita, G. A. 2010. Diversity of Arboreal Ants In a Brazilian Tropical Dry Forest: Effects Of Seasonality and Successional Stage. *Sociobiology*, 56: 1-18.
- Oliveira, M. P.F., Ribeiro-Neto, J.D., ANDERSEN, A.N., y LEAL, I.R. 2017. Chronic Anthropogenic Disturbance as a Secondary Driver of Ant Community Structure: Interactions with Soil Type in Brazilian Caatinga. *Environmental Conservation*, 44(2): 115–123.
- Pérez-Hernández, C.X., y Zaragoza-Caballero, S. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86 (3):771:781.
- Pérez-Toledo, G.R., Valenzuela-González, J.E., Flores-Galván, C., Gallardo-Hernández, C., Vásquez-Reyes, V., y García-Martínez-M.A. 2016. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a tres tipos de vegetación de un paisaje agropecuario en Veracruz. *Entomología mexicana*, 3: 582–588.
- Philpott, M. S., Perfecto, I., Armbrrecht, I. y Parr, C. L. 2010. Ant diversity and function in disturbed and changing habitats en: Lach, L., Parr, C. L., y Abbott, K. L. (Eds.). *Ant Ecology*. Oxford University Press, USA. Pp. 137-156.
- Philpott, S. M., Perfecto, I., y Vandermeer, J. 2006. Effects of management intensity and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 15: 139-155.
- Pla, L., Casanoves, F., y Di Rienzo, J. 2012: Quantifying functional biodiversity. Springer, Berlin. Pp:98.
- Prieto-Torres, D. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Santiago-Alarcon, D., y Rojas-Soto, O. R. 2016. Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. *Global change biology*, 22(1):364-379.
- QGIS.org, 2022. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Ramírez, G. A. 2006. Ecología: métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Pontificia Universidad Javeriana, Colombia. Pp:273.

- Rapoport, E.H. 1982. Areography. Geographical strategies of species. The Fundación Bariloche Series. Pergamon Press, Oxford. Pp. 269.
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., y Leal, I. R. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and conservation*, 25(5):943-956.
- Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A., y Rico-Gray, V. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana* n.s., 20(1): 37-54.
- Rocha-Ortega, M., y Castaño-Meneses, G. 2015. Effects of urbanization on the diversity of ant assemblages in tropical dry forests, Mexico. *Urban ecosystems*, 18: 1373-1388.
- Rodríguez-de León, I.R., Venegas-Barrera, C.S., Vásquez-Bolaños, M., Correa-Sandoval, A., y Horta-Vega, J.V. 2018. Richness, Community Structure, and Diurnal Activity of Species of Ants along a Disturbance Gradient at El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(4): 919-938,
- Roxburgh, S. H., Shea, K. y Wilson, J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85(2):359-371.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 504pp. Disponible en: [https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Con\\_t.pdf](https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Con_t.pdf)
- Santamaría, C., Armbrrecht, I., y Lachaud, J.P. 2009. Nest Distribution and Food Preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in Shaded and Open Cattle Pastures of Colombia. *Sociobiology*, 53 (2B): 517-541.
- Salas-Morales, S.H., Schibli, L., Nava-Zafra, A., y Saynes Vásquez, A. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 101-130.
- Sarmiento-M., C.E. 2003. 2003. Capítulo 12: Metodologías de captura y estudios de las hormigas. En Fernández F. (Ed.). Introducción a las Hormigas de la región

Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. 404 PP.

- Silva-Aparicio, Marisa., Castro-Ramírez, A.E., Castillo-Campos, G., y Perales Rivera, H. 2018. Estructura de la vegetación leñosa en tres áreas con Selva Baja Caducifolia en el Istmo-Costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(2): 863-879.
- Silva, R. R., Feitosa, R. S. M., y Eberhardt, F. 2007. Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecological Management*, 240: 61-69.
- Siqueira de Castro, F., Bahia, G.A., Amorin, C.P de T., y Pontes, R., S. 2012. Annual and Seasonal Changes in the Structure of Litter-Dwelling Ant Assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in Atlantic Semideciduous Forests. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012:1-12.
- Siqueira, F. F., Ribeiro-Neto, J. D., Tabarelli, M., Andersen, A. N., Wirth, R., y Leal, I. R. 2017. Leaf-cutting ant populations profit from human disturbances in tropical dry forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 33(5): 337-344.
- Sousa-Souto, L., Figueiredo, P.M.G., Ambrogi, B.G., Oliveira, A.C.F., Ribeiro, G.T., y Neves, F.S. 2016. Composition and Richness of Arboreal Ants in Fragments of Brazilian Caatinga: Effects of Secondary Succession. *Sociobiology*, 63(2): 762-769.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Mendoza, E., López-Toledo, L., Lara-Uribe, N., Márquez-Camargo, C., Paz-Gutiérrez, J. G. y Rangel-Orozco, J. D. 2015. High resilience of herpetofaunal communities in a human modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8 (2): 396-423.
- Tanaka, H.O., Yamane, S., Nakashizuka, T., Momose, K., e Itioka, T. 2007. Effects of deforestation on mutualistic interactions of ants with plants and hemipterans in tropical rainforest of Borneo. *Asian Myrmecology*, 1:31– 50.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México en: Halfpeter G., Soberón J., Koleff P y Melic A. (Eds.) Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Monografías Tercer Milenio vol 4, España. Pp:5–18.

- Trejo, I., y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation*, 94(2): 133-142.
- Underwood, E. C., y Fisher, B. L. 2006. The role of ants in conservation monitoring: if, when, and how. *Biological conservation*, 132(2):166-182.
- Varela-Hernández, F., Riquelme, F., Reyes-Prado, H., y Jones, R.W. 2016. New records of ants from Oaxaca, southern Mexico. *Southwestern Entomologist*, 41(3): 705-714.
- Vargas, A B., Mayhé-Nunes, A J., Queiroz, J. M., Souza, G. O., y Ramos, E. F. 2007. Efeitos da fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de restringa no Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Neotropical Entomology*, 36:28-37.
- Vasconcelos, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8: 409-420.
- Vásquez, B.M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana*, 18(1): 94-133.
- Vásquez-Bolaños, M. 2015. Taxonomía de Formicidae (Hyemenoptera) para México. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 10(1): 1-53.
- Vergara-Torres, C.A., Vásquez-Bolaños, M., Corona-López, A.M., Toledo-Hernández, V.H., y Flores-Palacios, A. 2017. Ant (Hymenoptera: Formicidae) Diversity in the Canopy of a tropical dry forest in Tepoztlan, Central Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 110 (2):197–203.
- Verzero-Villalba, F.I., Sgargi, Carolina, A., Culebra-Mason, S., y Ricci, M.E. 2014. Grupos funcionales dominantes de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en pastizales naturales con y sin pastoreo del noroeste de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 113 (2): 107-113.
- Wang, W.Y., y Foster, W.A. 2015. The effects of forest conversion to oil palm on ground-foraging ant communities depend on beta diversity and sampling grain. *Ecology and Evolution*, 5(15): 3159–3170.
- Ward, P.S. 2000. Broad-Scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. En: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E., y Schultz, T.R. [eds.], *Ants: Standard Methods*

for Measuring and Monitoring Biodiversity. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.

- Wetterer, J.K. 2008: Worldwide spread of the longhorn crazy ant, *Paratrechina longicornis*. *Myrmecological News*, 11:137-149.
- Wetterer, J.K., Miller, S.E., Wheeler, D.E., Olson, C.A., Polhemus, D.A., Pitts, M., Ashton, I.W., Himler, A.G., Yopsin, M.M., Helms, K.R., Harkem, E.L., Gallaher, J., Dunning, C.E., Nelson, G., Litsinger, J., Southern, A., y Burgess, T.L. 1999. Ecological dominance by *Paratrechina Longicornis* (Hymenoptera: Formicidae), an invasive tramp ant, in Biosphere 2. *Florida entomologist*, 82(3): 381-388.
- Wilson, E.O. 2003. Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus. *Revista de Biología Tropical*, 53(1-2):297-304.

## Anexos

**Anexo 1** ANOVA de dos factores para comparar el porcentaje de arena, limo y arcillas entre tres tipos de hábitats (BP, BS, P) y dos localidades de colecta (Rancho El Santo y El Ranchito).

<b>Temporada seca</b>				
<b>Tipo de grano</b>	<b>Arena</b>	<b>Limo</b>	<b>Arcilla</b>	<b>Gl</b>
<b>Entre localidades</b>	F=0.12(p=0.75)	F=0.42(p=.57)	F=0.02(p=0.88)	1,2
<b>Entre hábitats</b>	F=1.15(p=0.46)	F=4.5(p=0.18)	F=0.22(p=0.81)	2,2
<b>Temporada de lluvia</b>				
<b>Entre localidades</b>	F=0.25 (p=0.66)	F=0.25(p=0.66)	F=0.37(p=0.60)	1,2
<b>Entre hábitats</b>	F=1.07(p=0.48)	F=1.07(p=0.48)	F=0.55(p=0.64)	2,2

**Anexo 2.** ANOVA de dos factores para comparar la cobertura vegetal entre tres tipos de hábitats (BP, BS, P) y dos localidades (Rancho El Santo y El Ranchito).

<b>Temporada seca</b>		
	<b>Cobertura vegetal</b>	<b>Grados de libertad</b>
<b>Entre localidades</b>	F=3.16(p=0.21)	1,2
<b>Entre hábitats</b>	F=20.6(p=0.04)	2,2
<b>Temporada de lluvias</b>		
<b>Entre localidades</b>	F=4.28(p=0.17)	1,2
<b>Entre hábitats</b>	F=26.58(p=0.03)	2,2