

**DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIOLOGÍA**

**COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE
HORMIGAS DEL SUELO (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN
SITIOS CON DISTINTO GRADO DE PERTURBACIÓN EN LA
RESERVA DE LA BIOSFERA "EL CIELO", TAMAULIPAS, MÉXICO**

TESIS

**Para obtener el grado de
Doctora en Ciencias en Biología**

Presenta

M.C. ITZEL RUBÍ RODRÍGUEZ DE LEÓN

No. control: G-14380997

DIRECTOR DE TESIS

DR. JORGE VÍCTOR HORTA VEGA

COMITÉ TUTORIAL

DR. CRYSTIAN SADIEL VENEGAS BARRERA

(Co-Director)

DR. MIGUEL VÁSQUEZ BOLAÑOS

DR. ALFONSO CORREA SANDOVAL

DRA. MADAI ROSAS MEJÍA

CIUDAD VICTORIA, TAMAULIPAS

Diciembre, 2019

RESUMEN

El efecto borde provoca cambios en la estructura de la vegetación y en las condiciones climáticas las cuales determinan la estructura de la comunidad de formícidos. El objetivo del presente estudio fue analizar la respuesta de la riqueza, estructura y composición de la comunidad y la actividad de formícidos ante las condiciones ambientales en un gradiente antropogénico en La Reserva de La Biosfera “El Cielo”. La evaluación se realizó en sitios con distinto grado de perturbación delimitados con escenas satelitales Landsat. Las variables ambientales evaluadas fueron la temperatura, porcentaje de dosel, humedad relativa, huecos de luz, materia orgánica, rocas, vegetación y suelo desnudo. Los formícidos se obtuvieron con trampas pitfall con 24 horas de exposición con una réplica de tres días consecutivos en un periodo antes y después de lluvias. La evaluación de la actividad diurna se realizó de 8:00 a 18:00 cada hora, durante cuatro días consecutivos en agosto de 2016. El análisis de k-medias determinó cinco ambientes en la temporada antes de lluvias y cuatro ambientes después de lluvias. En la temporada antes de lluvias los ambientes con temperaturas extremas obtuvieron la mayor riqueza. La estructura de la comunidad de formícidos fue diferente en función del ambiente. Se corroboró que las especies de hábitos generalistas tienen una mayor asociación con el ambiente perturbado. Por otro lado, se determinó que la comunidad de formícidos responde de manera significativa a las variables ambientales evaluadas en los gradientes de perturbación, siendo la temperatura, la luz y el porcentaje de rocas las variables que explicaron la separación de las especies de formícidos, ya que presentaron los valores más altos de correlación. La actividad diurna de los formícidos fue variable durante el día a lo largo del gradiente de perturbación. Estos resultados sugieren que la variabilidad ambiental en un gradiente de perturbación determina la riqueza, estructura y composición de las especies.

ÍNDICE

1.INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Efecto borde	4
2.2. Formicidae ante efecto de borde	6
2.3. La Reserva de la Biosfera “El Cielo”	9
3. HIPÓTESIS	11
4. OBJETIVOS	12
4.1. General.....	12
4.2. Específicos	12
5. MÉTODOS	13
5.1. Área de estudio	13
5.2. Delimitación del área y evaluación de las especies.....	14
5.3. Muestreos de formícidos asociados a variables ambientales	14
5.3. Medición de las variables ambientales	14
5.5. Muestreo de la actividad diurna de formícidos	15
5.6. Limpieza y análisis del material biológico	15
5.6. Análisis de los datos	16
5.6.1 Agrupación de los sitios de evaluación.....	16
5.6.1.1 Características ambientales.....	16
5.6.1.2 Abundancia especies.....	21
5.6.2 Riqueza específica.....	21
5.6.3 Relación características ambientales y la diversidad alfa	22
5.6.3.1 Índices de diversidad	22
5.6.4 Diferencias entre ambientes	23
5.6.5 Especies indicadoras	23
5.6.6 Relación características ambientales con la abundancia	24
5.6.7 Actividad diurna de los formícidos	24
6. RESULTADOS.....	25
6.1. Distribución de la mirmecofauna.....	25
6.2. Riqueza	27

6.3. Estructura de la comunidad	32
6.4. Diferencias en la Estructura de las Comunidades	36
6.5. Especies indicadoras	37
6.7. Relaciones de las especies con las variables ambientales.....	39
6.8. Actividad diurna	44
7. DISCUSIÓN	45
8. CONCLUSIÓN	52
9. LITERATURA CITADA	54

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de los ambientes obtenidos a partir del análisis de K-medias de la temporada antes de lluvias.....	17
Tabla 2. Resumen de los ambientes obtenidos a partir del análisis de K-medias de la temporada después de lluvias.....	19
Tabla 3. Lista de especies de hormigas recolectados en el gradiente de perturbación en la Reserva de la Biósfera el Cielo, Tamaulipas. Abundancia de cada especie en los ambientes caracterizados en la temporada antes de lluvias.....	25
Tabla 4. Lista de especies de hormigas recolectados en el gradiente de perturbación en la Reserva de la Biósfera el Cielo, Tamaulipas. Abundancia de cada especie en los ambientes caracterizados en la temporada después de lluvias.....	26
Tabla 5. Riqueza observada, esperada y representatividad de formícidos en cada ambiente en la temporada antes de lluvias.....	28
Tabla 6. Riqueza observada, esperada y representatividad de formícidos en cada ambiente en la temporada después de lluvias.....	28
Tabla 7. Análisis de PERMANOVA en la comparación de los cinco ambientes de muestreo en función de la abundancia de especies de formícidos en la temporada antes de lluvias.....	36
Tabla 8. Análisis de PERMANOVA en la comparación de los cinco ambientes de muestreo en función de la abundancia de especies de formícidos en la temporada después de lluvias.....	37
Tabla 9. Resumen del análisis del valor indicador (IndVal) de las especies de hormigas presentes en los ambientes en la temporada antes y después de lluvia en la Reserva de la biósfera el cielo, Tamaulipas, México.....	37
Tabla 10. Análisis de marginalidad de 36 especies de formícidos en dos sitios con diferente grado de perturbación... ..	40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitio de estudio en la Reserva de la biosfera “El cielo”, en el municipio de Gómez Farías, Tamaulipas..	13
Figura 2. Disposición espacial de las veinticuatro trampas pitfall colocadas en los dos sitios de estudio en la temporada antes de lluvias...	18
Figura 3. Disposición espacial de las veinticuatro trampas pitfall colocadas en los dos sitios de estudio en la temporada antes de lluvias...	29
Figura 5. Correlación de los índices de diversidad con las variables ambientales. Variables: Humedad relativa promedio (Hr), Coeficiente de variación de la humedad (Hcv), Temperatura promedio (Tp), Coeficiente de variación de la temperatura (Tcv), Materia orgánica en luz (Mos) y en sombra (Mol), Rocas en luz (Rl) y en sombra (Rs), Suelo desnudo en luz (Sdl) y en sombra (Sds), Vegetación en luz (VI) y en sombra (Vs) en la temporada antes de lluvias.....	30
Figura 6. Valor de R^2 de la asociación lineal de las especies y los diferentes tipos de ambientes en la temporada después de lluvias. A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).....	31
Figura 7. Correlación de los índices de diversidad con las variables ambientales. Variables: Humedad relativa promedio (Hr), Coeficiente de variación de la humedad (Hcv), Temperatura promedio (Tp), Coeficiente de variación de la temperatura (Tcv), Materia orgánica en luz (Mos) y en sombra (Mol), Rocas en luz (Rl) y en sombra (Rs), Suelo desnudo en luz (Sdl) y en sombra (Sds), Vegetación en luz (VI) y en sombra (Vs) en la temperatura después de lluvias.....	32
Figura 8. Análisis de Correspondencia Múltiple para la frecuencia de las especies de hormigas capturadas en los distintos ambientes (A1, A2, A3, A4 y A5). A1 = ambiente 1 (perturbado), A2 = ambiente 2 (perturbado/borde), A3 = ambiente 3 (borde), A4 = ambiente 4 (Conservado interior cerrado), A5 = ambiente 5 (Conservado interior abierto).....	34
Figura 9. Análisis de Correspondencia Múltiple para la frecuencia de las especies de hormigas capturadas en los distintos ambientes. A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).....	35
Figura 10. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable temperatura. Las curvas indican la temperatura. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4).....	42
Figura 11. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable rocas luz. Las curvas indican el porcentaje de rocas con luz. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4).....	43

Figura 12. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable luz. Las curvas indican el porcentaje de luz. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4)..... 44

1. INTRODUCCIÓN

La perturbación de los ecosistemas (Santos y Tellería, 2006) que afecta la vegetación nativa conlleva a la generación de límites de bordes entre las áreas nativas y las perturbadas, creando cambios en la humedad, viento, radiación solar y temperatura (Kapos *et al.*, 1997) que afectan la estructura de la vegetación y las comunidades de las especies (Laurence *et al.*, 2006). Este fenómeno es uno de los temas centrales en ecología, dada la importancia que presenta el borde sobre la estructura de comunidades (Fletcher, 2005; Santos y Tellería, 2006; Urrutia y Armbrrecht, 2013;).

Los estudios de efecto borde han propuesto modelos predictivos de la respuesta de las especies con respecto a la distancia borde (Ries *et al.*, 2004). Sin embargo, más que usar la distancia en sí misma en el análisis del efecto borde, el uso de los factores ambientales y de la vegetación como variables, permite una caracterización más precisa para evaluar la respuesta de las comunidades a la perturbación y los procesos de recuperación (Jellinek *et al.*, 2004). En este sentido, la riqueza y abundancia de las especies está determinada por la disponibilidad de recursos que satisfacen los requerimientos de nicho que directamente dependen de tales variables (Brown, 2000; Chantásig–Vaca *et al.*, 2011).

Un buen modelo biológico para evaluar las respuestas de las comunidades ante una situación de borde por perturbación son las hormigas. Esto se fundamenta por presentar alta abundancia, diversidad, variedad de funciones en el ecosistema, respuestas rápidas a los cambios ambientales, facilidad de muestreo y gran parte de su taxonomía es bien conocida lo que permite que sus poblaciones sean definidas adecuadamente (Andersen, 1990; Alonso y Agosti, 2000). En hormigas se predice que las especies más afectadas por los procesos de bordes son las de uso de recurso restringido, es decir, aquellas especies especializadas en sus hábitats o en el recurso alimenticio (Lawton 1995) y con rangos geográficos restringidos (Lawton 1995; Lozano *et al.*, 2009). En cambio, las especies que son abundantes, con hábitos generalistas y que soportan ciertos niveles de perturbación, posiblemente no se verán afectadas significativamente por los bordes perturbados

(Suárez *et al.* 1998). La distribución de la riqueza y estructura de formícidos se ha asociado a variables ambientales, principalmente a la temperatura, ya que las hormigas son consideradas un grupo termófilo y a pesar de presentar especies tolerantes a los cambios de perturbación, sus comunidades pueden verse afectadas a temperaturas superiores a los 40 °C. La radiación solar es una variable que la han relacionado como orientadora para el forrajeo de las hormigas (Andersen, 2000). En estudios recientes se ha mostrado que la estructura de la vegetación (Rivera y Armbrrecht, 2005), la humedad y el volumen de hojarasca (Kaspari y Weiser 2000) tienen efectos importantes en las comunidades de hormigas, ya que son variables que se modifican en un gradiente de perturbación (Andersen, 2000).

Los estudios sobre los efectos de borde en hormigas han generado resultados variables, ya que no siempre se observa una disminución en la riqueza (Armbrrecht y Ulloa-Chacón, 1999). Esto puede atribuirse a que si un área perturbada presenta una sucesión ecológica conforme se incrementa el tiempo, la complejidad estructural del ecosistema tenderá a aumentar, ya que las condiciones abióticas se vuelven aptas para el incremento de riqueza y diversidad de especies (Bustos y Ulloa-Chacón 1996-1997; Estrada y Fernández, 1999). Sin embargo cualquier decremento de especies de hormigas podría tener efectos en el funcionamiento de los ecosistemas, afectando principalmente su participación en la dispersión de semillas (Hölldobler y Wilson, 1990), en la modificación de la estructura de ambientes terrestres (Lawton, 1984), en el reciclaje de nutrientes, así como en la descomposición de materia orgánica (Andersen y Sparling, 1997) y en la alteración de las interacciones biológicas (Redolfi *et al.* 2004).

El rol ecológico que tienen las hormigas en los ecosistemas condujo a que se utilicen como especies indicadoras, para el monitoreo del manejo de tierra del ecosistema para la conservación (Crist, 2009). Con base a ello, el asociar las variables ambientales que cambian a través del tiempo en un gradiente de perturbación, con la riqueza, composición y estructura de los formícidos, permitirá detectar las condiciones particulares en las que cada especie puede habitar. Además, de determinar el estado de perturbación de una localidad mediante las características que presenta la composición y estructura de la comunidad de formícidos.

El presente estudio propone analizar la respuesta de la composición, y estructura de las especies ante las condiciones ambientales en bordes que han presentado distintos tiempos de perturbación (<5 años y 12 años) en la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, en Tamaulipas, México.

2. ANTECEDENTES

La perturbación antropogénica es una de las causas principales de la pérdida de vegetación (Lozano, 2009; Laurence et al., 2000). Las zonas límites contiguas entre las áreas conservadas y alteradas interactúan generando un proceso de transición conocido como efecto borde (Ries et al., 2004; López-Barrera 2004). El resultado de este fenómeno es la generación de un gradiente de ambientes con distintas características abióticas y bióticas (Tizón et al., 2010), que a su vez influyen significativamente de manera positiva o negativa en las especies (Andersen, 2000; Cerdá, 2001). Por lo tanto, el efecto borde es un fenómeno que permite tanto evaluar el nivel de estrés ambiental a consecuencia de la perturbación, como caracterizar la respuesta de las distintas comunidades de especies (Coelho & Ribeiro, 2006).

2.1. Efecto borde

El estudio del efecto borde constituye un tema de interés en la actualidad, ya que la perturbación tanto inducida como natural hoy en día afecta los bosques nativos, generando la creación de bordes (López, 2004). Los bordes son provocados por el proceso de perturbación en los ambientes, no es azaroso, las áreas con mayor potencial de productividad, es decir aquellas que no han sido alteradas y que cuentan con fácil acceso para ser explotadas, son las primeras en utilizarse para el beneficio del hombre (Primack, 1998). El incremento de la frontera agrícola, la ganadería (Aguilar et al., 2000), la extracción forestal (Palacio-Prieto et al., 2000) y los asentamientos humanos son las principales actividades que conllevan a la pérdida del ambiente original, mayor aislamiento y reducción del tamaño de áreas remanentes y un incremento en la proporción del ambiente de borde (Laurence et al., 2000; Lozano, 2009).

Los efectos primarios de la creación de bordes son reflejados en cambios en las condiciones ambientales. Estos cambios, se originan a partir de las modificaciones que se presentan entre la estructura de la vegetación del ambiente conservado y la vegetación de la matriz circundante a consecuencia de la creación de bordes (Murcia, 1995). La existencia de características ambientales contrastadas entre dos áreas, producen un gradiente ambiental, desde el borde hasta el interior del bosque,

donde la temperatura, radiación solar, evapotranspiración y la velocidad del viento disminuyen, mientras que la humedad del suelo se incrementa hacia el interior del bosque (Tizón *et al.*, 2010).

Estos cambios en el ambiente físico pueden ocasionar efectos indirectos en la composición y abundancia de muchas especies, debido a que pueden alterar interacciones biológicas tales como, el mutualismo, depredación, competencia o la polinización (Bustamante y Grez, 1995). Por otra parte, los cambios microclimáticos generados por la creación de límites entre dos ambientes adyacentes, origina una pérdida de recursos genéticos, incrementa la ocurrencia de plagas, disminuye la polinización de cultivos, altera los procesos de formación y mantenimiento de los suelos y los ciclos biogeoquímicos (Sobrinho y Schoereder, 2007). Además, favorece el establecimiento de especies invasoras que pueden llegar a desplazar a especies características de un ambiente (Sobrinho y Schoereder, 2007). Este fenómeno ha sido frecuentemente documentado en bosques tropicales, los cuales luego de ser perturbados han sido colonizados por especies invasoras (Bustamante y Grez, 1995; Pauchard *et al.*, 2009).

Las consecuencias de la perturbación de ecosistemas para la fauna son complejas, debido a que las especies responden de manera diferente a la pérdida de ambiente natural (Lozano *et al.*, 2009). Existen especies se ven favorecidas por el efecto borde, las cuales suelen ser especies muy abundantes y tolerantes a los cambios bruscos en los ambientes (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Pero, las especies más especializadas en su hábitat, alimento y distribución suelen ser las más susceptibles a los cambios en el ambiente (Álvarez, *et al.*, 2008). Tradicionalmente, estas respuestas de las especies ante dicho efecto han sido evaluadas a partir de la distancia de borde en muchos estudios (Bolger, 2007; López-Barrera y Newton, 2005; Ries *et al.*, 2004), lo cual, se puede atribuir a que es un método sencillo y económico. Sin embargo, el análisis de la distancia de borde no es el mejor modelo para analizar las respuestas de las especies, ya que es dependiente en los ambientes del tiempo transcurrido después de la creación del borde, tamaño, forma, orientación y aislamiento (Sobrinho y Schoereder, 2006, Kapos *et al.*, 1997). Por lo tanto, debido al requerimiento de nicho que presenta cada una de las especies, se

considera que los factores ambientales y estructura de la vegetación, más que la distancia, pueden determinar las respuestas de las comunidades y poblaciones de especies, tal como son las especies de la familia Formicidae, donde algunas especies suelen presentar una alta sensibilidad a las perturbaciones del ambiente (Vasconcelos *et al.*, 2006).

2.2. Formicidae ante efecto de borde

Las hormigas, que constituyen la familia Formicidae (Hymenoptera), se les reconoce por su gran éxito evolutivo, sus hábitos eusociales y sus adaptaciones (Grimaldi y Agosti, 2000; Rojas-Fernández, 2001). Fueron el primer grupo de insectos sociales con hábitos depredadores, que vivieron y forrajearon en la hojarasca (Hölldobler y Wilson, 1990; Rojas-Fernández, 2001). Dicha capacidad facilita la lucha por la sobrevivencia, permitiéndoles una eficiencia en la búsqueda de alimento, así como una mejora en las oportunidades de defenderse contra depredadoras y competidoras, e incluso facilita en algunos casos el cuidado de las crías y la construcción de refugios (Jaffe *et al.*, 1993). Los formícidos juegan un papel muy importante dentro de los ecosistemas, participando en diversos procesos ecológico como dispersión de semillas (Hölldobler y Wilson, 1990), en el reciclaje de nutrientes, así como en la descomposición de materia orgánica (Andersen y Sparling, 1997). Además, fuera de las actividades que realizan dentro de los nidos, las hormigas polinizan plantas como cactus y orquídeas (Hölldobler y Wilson, 1990) y también intervienen en una gran diversidad de interacciones tróficas, presentan un amplio espectro de alimentación y se asocian con numerosas especies de plantas y animales (Ramírez *et al.*, 2001). Debido a toda esta importancia que presentan los formícidos en los diferentes ambientes es necesario realizar más estudios sobre el efecto de las perturbaciones que ejerce en sus comunidades y poblaciones.

Los efectos de borde a causa de la alteración del suelo y la modificación drástica de la vegetación generan cambios microclimáticos en los ambientes (Beever y Herrick, 2006). Estos efectos son responsables de la modificación o disminución del recurso alimenticio y espacial de las especies, lo que favorece la propagación de especies invasoras (Tizón *et al.*, 2010), las cuales son responsables de la reducción de

riqueza de especies nativas (Álvarez, *et al.*, 2008). La modificación del microclima cercano al suelo, es decir, desde la superficie del suelo hasta lo más alto del dosel vegetal, son factores que provocan alteraciones en la riqueza, diversidad, abundancia y actividad de las hormigas (Monger y Bestelmeyer, 2006). Por ejemplo, las hormigas que construyen sus nidos en el suelo tienen requerimientos temporales, espaciales y alimenticios específicos por lo que, pueden verse afectadas positiva o negativamente por los cambios microambientales en un gradiente de perturbación (Vasconcelos *et al.*, 2006).

El factor microclimático que ha sido considerado el más importante para este grupo es la temperatura ya que, las hormigas son consideradas un grupo termófilo, donde pueden controlar activamente el clima dentro de los nidos y amortiguarlo, aislando o reteniendo el calor a través de sus características estructurales (Bollazzi y Roces, 2007). Es por ello que al presentarse bajas temperaturas su actividad puede limitarse. La temperatura, junto al grado de insolación del suelo, también influye en la distribución de las hormigas (Rojas-Fernández, 2001). La humedad del suelo es otro factor que influye significativamente en el forrajeo y el desarrollo de larvas y pupas (Rojas-Fernández, 2001). Por otro lado, la disponibilidad de luz es un factor importante, ya que puede influir en el aumento de la diversidad de hábitats en los ambientes (Dáttilo y Dyer, 2014). Al presentarse variación en los niveles de luz afecta el crecimiento y supervivencia de muchas plantas, creando un mosaico de comunidades vegetales representadas por diferentes estructuras y etapas de sucesión (Montgomery, 2004). Estos efectos de heterogeneidad en la estructura de las plantas influyen en el nicho espacial de muchas hormigas. Además, las hormigas para buscar su alimento deben orientarse correctamente tanto para llegar al alimento como para regresar al nido, lo cual lo realizan por medio del ángulo de polarización de la luz, conjuntamente con un reloj interno, el cual les ayuda a corregir el ángulo de su rumbo con respecto al sol, a medida que avanza el día y la posición del sol en el firmamento (Klaus, 1993). El volumen de hojarasca es un factor que se ha asociado con algunos patrones de distribución general como la disminución o incremento de diversidad de algunos formícidos (Ward, 2000). Esto, debido a que la capa de hojarasca está llena de vida, la cual proporciona tanto alimento como

albergue (Johnson y Kefyn, 2005) para los formícidos. Es importante destacar que a pesar de que los formícidos dependen de estos factores ambientales, existen especies con gran tolerancia fisiológica a climas extremos y con un amplio rango de alimentación (Tizón *et al.*, 2010), llegando a tolerar las constantes modificaciones en el ambiente, siendo escasas en bosques tropicales muy sombreados, mientras que en zonas abiertas son muy abundantes (Rojas-Fernández, 2006).

Las hormigas han permitido cuantificar la magnitud de estrés y las condiciones del hábitat (Chanatásig *et al.*, 2011), debido a que son un grupo abundante, diverso, son fáciles de capturar, responden rápido a los cambios ambientales y gran parte de su taxonomía es bien conocida (Underwood y Fisher, 2006; Andersen, 1990). Además, las han agrupado en grupos funcionales de acuerdo a como responden al estrés y disturbios en distintos ambientes en América (Andersen, 2000), lo cual es de gran utilidad para estudios posteriores. Este rol ecológico que presentan las hormigas en los ecosistemas ha permitido obtener información de interés para el monitoreo del manejo de tierra del ecosistema para la conservación (Crist, 2009) a corto o largo plazo. Es por ello, que los formícidos son considerados un buen modelo biológico para evaluar sus respuestas ante los cambios ambientales que se presentan a través del tiempo a consecuencia de las perturbaciones, permitiéndonos detectar las condiciones particulares de cada especie, así como, el grado de perturbación de diferentes sitios.

México, es considerado uno de los países más diversos a nivel mundial (Chapin *et al.*, 2000), reportándose 927 especies de hormigas. Sin embargo, la acelerada transformación de los ambientes naturales en las últimas décadas (Challenger y Dirzo, 2008; Aguilar *et al.*, 2000) en donde se ha registrado tasas de deforestación de hasta 746 mil ha por año (Aguilar, 2000)) constituye una amenaza significativa para la biodiversidad de los organismos terrestres, donde los formícidos no son la excepción (Del Toro *et al.*, 2009). En el Noreste de México, la conversión de áreas naturales a campos agrícolas y ganaderos ha sustituido grandes superficies de vegetación natural (Cuevas *et al.*, 2010). En el estado de Tamaulipas se han presentado altas tasas de deforestación (Aguilar *et al.*, 2000), debido a esto es de gran importancia estudiar las respuestas de los organismos ante los cambios

ambientales provocados por dichas perturbaciones. Un sitio en particular que contempla ciertas características es la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, la cual es considerada un área natural protegida, por su gran diversidad de microambientes que albergan un gran número de especies, pero también ha presentado pérdidas de cobertura vegetal.

2.3. La Reserva de la Biosfera “El Cielo”

La Reserva de la Biosfera “El Cielo” se localiza en el suroeste del estado de Tamaulipas, México y tiene una extensión de 144,530 ha, de las cuales el 79% pertenecen a propiedad ejidal (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005). Está limitada al norte por el Río Guayalejo en Llera, al sur por el municipio de Ocampo, al Oriente por el Río Sabinas y por la zona semidesértica del Valle del municipio de Jaumave (Flores-Maldonado, 2000). La Reserva se encuentra bajo la categoría de Área Natural Protegida, sus características ecológicas hacen posible la existencia de varios ecosistemas de transición, con la presencia de elementos característicos de las zonas tropicales, coexistiendo con las regiones templadas (Flores-Maldonado, 2000).

El clima en la región corresponde a semicálido subhúmedo con lluvias en verano (A)C(w), con menos del 5% de lluvias en invierno; con la temperatura máxima promedio de 28.5°C y una temperatura mínima de 18°C (CONAGUA, 2010). La temperatura media anual varía de 14 y 26 °C (INEGI, 2010) y la precipitación media anual es de 1,852 mm. En la temporada de verano suele presentarse una sequía estival, donde la humedad relativa es del 90% de saturación (Flores-Maldonado, 2000). La vegetación comprendida entre los 200-800 msnm está constituida por bosque tropical subcaducifolio, caracterizado por árboles con altura promedio de 12 m. Los árboles más representativos son; *Bursera simaruba*, *Brosimum alicastrum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Mirandaceltis monoica*, *Cedrela mexicana*, *Leucaena pulverulenta*, y *Phoebe tampicensis* (Sánchez *et al.*, 1990).

La Reserva de la Biosfera “El Cielo” cuenta con alta diversidad de especies, donde muchas de ellas son endémicas (SINAP, 2001). Esta gran diversidad se debe a que se localiza entre la región Neártica y Neotropical, lo cual conlleva a un área de

solapamiento entre faunas. Los estudios de fauna que destacan en “El Cielo” son principalmente los trabajos de felinos y otros mamíferos como el oso negro (*Ursus americanus*) y el coatí (*Nasua nasua*), seguidos de las aves y la herpetofauna (Guzmán, 2014; Gómez-Pompa & Dirzo, 1995). Sin embargo, existen muchos grupos como los invertebrados que no han presentado la atención suficiente a pesar de que tienen funciones importantes dentro de los ecosistemas. Los Himenópteros son los más estudiados hasta el momento dentro de la Reserva (SINAP, 2001), con un total de 43 familias (Ruíz-Cancino *et al.*, 2010). La familia Formicidae se encuentra dentro de los himenópteros, la cual ha sido estudiada muy poco dentro de la Reserva. Además, los estudios sobre formícidos han sido enfocados al área taxonómica (Ruíz-Cancino *et al.*, 2010), existen pocos estudios de formícidos asociados al grado de perturbación que presentan los ambientes (Flores-Maldonado & González-Hernández, 2005).

La región ha estado desde tiempo atrás sujeta a las actividades antropogénicas debido a que algunas zonas son de fácil acceso, se ha incrementado la frontera agrícola, siendo los cultivos de nopal y mango los más empleados para sus recursos económicos (Flores-Maldonado, 2000). La producción de pino y encino, así como el turismo (INAFED, 2010) son otras de las actividades que se llevan a cabo en la cabecera municipal y sobre todo en sus alrededores. Estas principales actividades junto con los asentamientos humanos han sido responsables del cambio de uso de suelo, así como de la pérdida de vegetación y fauna en todas las reservas de la biosfera de México (Halffter, 2011). Por todo lo anterior y considerando que en la reserva de la biosfera “El Cielo” existen muchas especies con prioridad de conservación (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA-FCF-UANL. 2007) se considera un área adecuada para analizar las respuestas de formícidos ante las condiciones ambientales en bordes que han presentado distintos tiempos de perturbación.

3. HIPÓTESIS

3.1. Los formícidos tienen un requerimiento de nicho específico que no es constante a lo largo del ecotono. Es por ello que se espera que los atributos ambientales asociados con las hormigas presenten una mayor correlación que la distancia borde.

3.2. La perturbación antropogénica modifica las condiciones microclimáticas del sitio perturbado y adyacente. Si la convergencia de ambientes genera una mayor cantidad de recursos que permiten la ocurrencia de especies que responden diferencialmente a las mismas variaciones ambientales, pero las hormigas incrementan su actividad en ambientes que oscilan entre los 19°C y 45°C con humedades intermedias, entonces se esperaría encontrar la mayor riqueza específica en el borde, mientras que la mayor actividad en el ambiente perturbado.

4. OBJETIVOS

4.1. General

Analizar la respuesta de la riqueza, composición y estructura de formícidos ante un gradiente de perturbación antropogénico temporal y espacial en La Reserva de la Biósfera "El Cielo", Tamaulipas.

4.2. Específicos

- Comparar la riqueza, composición y estructura de especies de formícidos en función de las condiciones ambientales.
- Identificar las especies indicadoras de cada ambiente en la temporada antes y después de lluvias.
- Identificar las condiciones ambientales asociadas a la abundancia de especies de hormigas en un gradiente de perturbación temporal y espacial.
- Analizar los cambios en la actividad diurna de las especies de hormigas a lo largo de un gradiente de perturbación.

5. MÉTODOS

5.1. Área de estudio

La Reserva de La Biosfera “El Cielo” se localiza en el suroeste del estado de Tamaulipas, el cual abarca las vertientes de la Sierra Madre Oriental. Tiene una extensión de 144,530 ha, de las cuales el 36,538 ha están delimitadas como zona núcleo (medio ambiente sin perturbaciones) (Flores-Maldonado, 2000; Flores-Maldonado y González-Hernández, 2005). En la reserva la vegetación se extiende entre los 200 y 1600 msnm, en donde se reconocen cuatro tipos de vegetación, siendo el bosque templado quien ocupa la mayor extensión. Se evidencia que en 27 años el mayor cambio en la cobertura de suelo se presentó en las selvas tropicales, siendo en los alrededores de la cabecera municipal de Gómez Farías en donde se ubica la mayor pérdida de este tipo de vegetación. En dicha área se predice una alta diversidad de especies, con una prioridad de conservación (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA-FCF-UANL, 2007) (Figura 1).

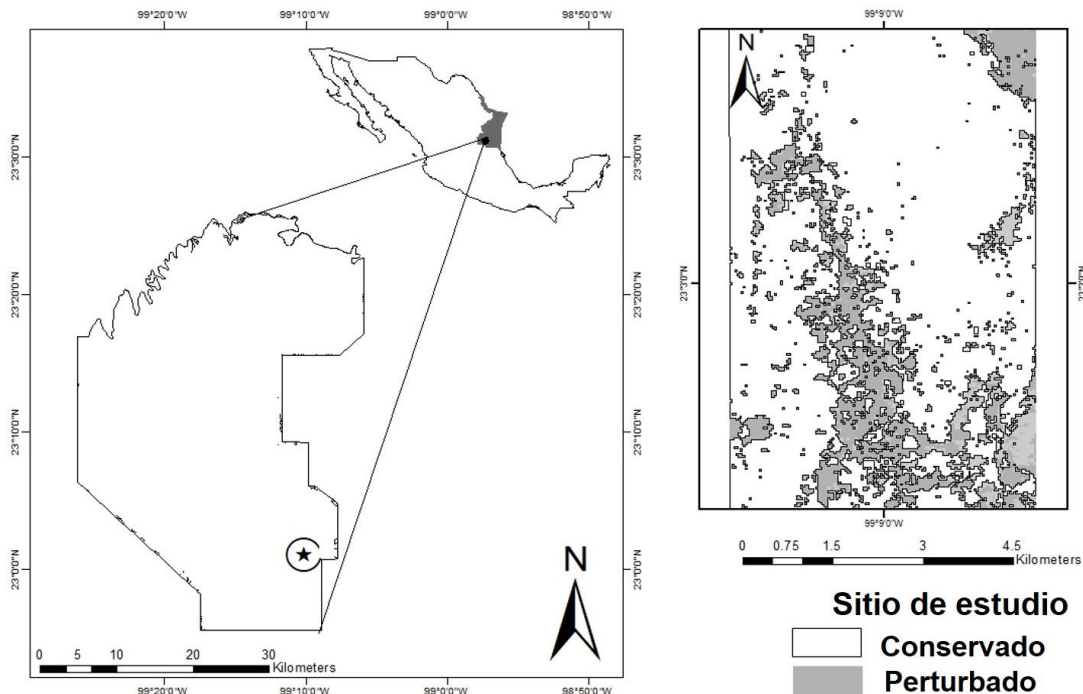


Figura 1. Sitio de estudio en la Reserva de la biosfera “El cielo”, en el municipio de Gómez Farías, Tamaulipas.

5.2. Delimitación del área y evaluación de las especies

Las evaluaciones de la riqueza, abundancia y composición de especies de formícidos se realizaron en áreas con diferentes tiempos de perturbación, áreas no perturbadas los últimos 13 años y áreas con perturbación reciente entre 1 y 5 años, estando adyacentes a áreas que se han mantenido sin cambio los últimos 40 años. Las áreas se delimitaron por la clasificación supervisada de escenas satelitales LANSAT, MSS, ETM y OLI de los años 1986, 1996, 2009 Y 2014 en el programa IDRISI 17.0 (Clark Labs, 1987-2012). La identificación de los sitios en las escenas satelitales entre estos años evidenció el tiempo en que sucedieron los cambios dentro del municipio de Gómez Farías. Los sitios seleccionados presentaron características similares en superficie (mayor a una hectárea), adyacentes a áreas conservadas con una pendiente menor a 10°. En cada sitio seleccionado se establecieron tres transectos de 95 m de longitud con una distancia de 15 m entre los mismos del interior al exterior.

5.3. Muestreos de formícidos asociados a variables ambientales

Los muestreos se realizaron en la temporada antes y después de lluvias por medio de trampas pitfall terrestres, también conocidas como trampas de caída, diseñadas para la captura de individuos que forrajean en el suelo (Alonso y Agosti, 2000). Las trampas consisten en depósitos de plástico con capacidad $\frac{1}{2}$ litro teniendo 11 cm de diámetro x 8 cm de largo, las cuales contienen ~150 ml de agua con detergente líquido. Estas se colocaron al nivel de suelo dentro de tubos de PVC con una profundidad de 8 cm. Las trampas se colocaron a una escala exponencial ocho trampas por transecto del exterior al interior del bosque. Los períodos de activación de las trampas, es decir, el tiempo de exposición fue de 24 horas, cada colecta consta de tres repeticiones. En total se obtuvieron 864 muestras (2 sitios x 24 trampas x 3 repeticiones x 6 recolectas).

5.3. Medición de las variables ambientales

Los sitios de muestreo fueron caracterizados en función de trece variables ambientales que incluyeron la temperatura, humedad relativa, el porcentaje de luz y sombra de materia orgánica, rocas, vegetación y suelo desnudo, así como el

porcentaje de la cobertura de dosel. La temperatura y la humedad relativa fueron obtenidas a partir de registradores para exteriores HOBO Pro v2 (OnSet) en intervalos de 15 minutos. En cada sitio de estudio se colocaron 13 registradores HOBO, dos en el exterior y 2 en el interior del bosque en cada uno de los transectos extremos y cinco en el transecto intermedio, dos en el interior y tres en el exterior del bosque. La distancia entre transectos es de 40 m. La abertura del dosel fue la proporción de cielo abierto registrada en una imagen semiesférica desde la ubicación de cada trampa, la cual fue obtenida con una cámara digital con un lente de pez (EF 8-15 mm f/4L) y procesadas con el software ImageJ (Abramof *et al.*, 2004). El porcentaje de suelo desnudo, sotobosque, materia orgánica y rocas se determinaron a partir del procesamiento de fotografías obtenidas en un cuadrante de 1 x 1 m, donde el centro de la imagen era la trampa. Los valores porcentuales se obtuvieron de la clasificación supervisada de imágenes con el algoritmo de máxima verosimilitud en el programa Idrisi Selva (Clark Labs, 2012).

5.5. Muestreo de la actividad diurna de formícidos

La actividad diurna de los formícidos será evaluó en el área de perturbación reciente (5 años). En el área de trabajo, se trazaron tres transectos perpendiculares al borde del área perturbada, los cuales tuvieron una longitud de 95 m. Las recolectas se efectuaron cada hora de las 08:00 a las 18:00, durante cuatro días consecutivos. Las hormigas fueron capturadas con trampas pitfall terrestres (Alonso y Agosti, 2000). La temperatura ambiental, humedad relativa, abertura del dosel, y el porcentaje alrededor de cada trampa de suelo desnudo, sotobosque, materia orgánica y rocas fueron evaluadas para identificar sus patrones de actividad asociados al requerimiento de las diferentes variables ambientales.

5.6. Limpieza y análisis del material biológico

El material biológico recolectado en campo fue preservado en frascos con alcohol al 70 %, para posteriormente hacer revisión y separación de cada una de las muestras. Los ejemplares representativos de cada taxa se montaron y etiquetaron para la correspondiente identificación. La determinación específica se realizó con las revisiones taxonómicas de los géneros obtenidos (Cuezzo, 2000; Wilson, 2003;

Longino, 2007; MacGown, 2014). La totalidad del material biológico se depositó en la colección zoológica del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas, para conservar como material de referencia.

5.6. Análisis de los datos

5.6.1 Agrupación de los sitios de evaluación

5.6.1.1 Características ambientales

Los sitios de muestreo fueron agrupados en función de las variables ambientales evaluadas, para ello se utilizó el análisis de K-medias generalizado a través del programa STATISTICA (StatSoft Inc. 2007). El análisis de K-medias es considerado como un análisis de varianza inverso, que aglomera las observaciones en K grupos que minimicen la variabilidad dentro de los grupos y maximicen la variabilidad entre los grupos con diferencias estadísticamente significativas (Legendre & Legendre, 2003). El agrupamiento fue el reflejo de las variaciones microclimáticas a lo largo de los gradientes de perturbación que puede influir en la abundancia de las especies de hormigas. En el análisis se incluyó solo a las condiciones ambientales de las trampas presentes desde el borde al interior del bosque, debido a que las variaciones en el ambiente perturbado fueron mayores a lo no perturbado y su inclusión en el análisis enmascara a las variaciones dentro del área no perturbada. El análisis sugirió cuatro ambientes en la temporada antes de lluvias, además del ambiente perturbado (ambiente 1). El ambiente 2 (perturbado/borde) se caracterizó por un alto porcentaje de suelo desnudo con rocas en sombra, mientras que en el ambiente 3 (Borde) se presentó baja humedad con alto porcentaje de rocas, suelo desnudo y materia orgánica en luz. El ambiente 4 (Conservado interior cerrado) se caracterizó por ser el ambiente con mayor cantidad de materia orgánica y menor porcentaje de rocas y suelo desnudo en luz. Por otro lado, el ambiente 5 (Conservado interior abierto) se caracterizó por presentar las temperaturas más bajas y humedades más altas (Tabla 1; Figura 2).

Tabla 1. Resumen de los ambientes obtenidos a partir del análisis de K-medias de la temporada antes de lluvias.

	A2	A3	A4	A5	df	F	valor-p
Tp	25.74	25.74	24.84	24.61	32	32.57	0.00
Hp	70.14	69.87	74.59	77.40	32	18.43	0.00
Tcv	16.38	16.50	14.19	13.67	32	40.08	0.00
Hcv	26.08	26.23	22.54	22.08	32	42.04	0.00
VI	2.58	4.37	1.30	5.03	32	1.26	0.30
Vs	19.34	2.71	14.50	2.81	32	7.29	0.00
RI	2.35	39.13	0.37	0.00	32	185.33	0.00
Rs	19.70	6.94	15.58	1.15	32	4.15	0.01
Sdl	1.59	21.99	1.33	23.72	32	8.98	0.00
Sds	27.06	0.00	12.11	14.27	32	3.87	0.02
Mol	2.61	24.84	3.00	34.05	32	21.81	0.00
Mos	24.77	0.00	51.41	18.97	32	13.96	0.00
Luz	40.01	42.40	34.93	43.79	32	1.19	0.33

Las medias de cada ambiente (A2, A3, A4 y A5). Las trece variables: Temperatura promedio (Tp), humedad promedio (Hp), coeficiente de variación de la temperatura (TCV), coeficiente de variación de la humedad (HCV), vegetación en luz (VI) y sombra (Vs), rocas en luz (RI) y sombra (Rs), suelo desnudo en luz (Sdl), suelo desnudo sombra (Sds), materia orgánica en luz (Mol) y sombra (Mos) y Luz.

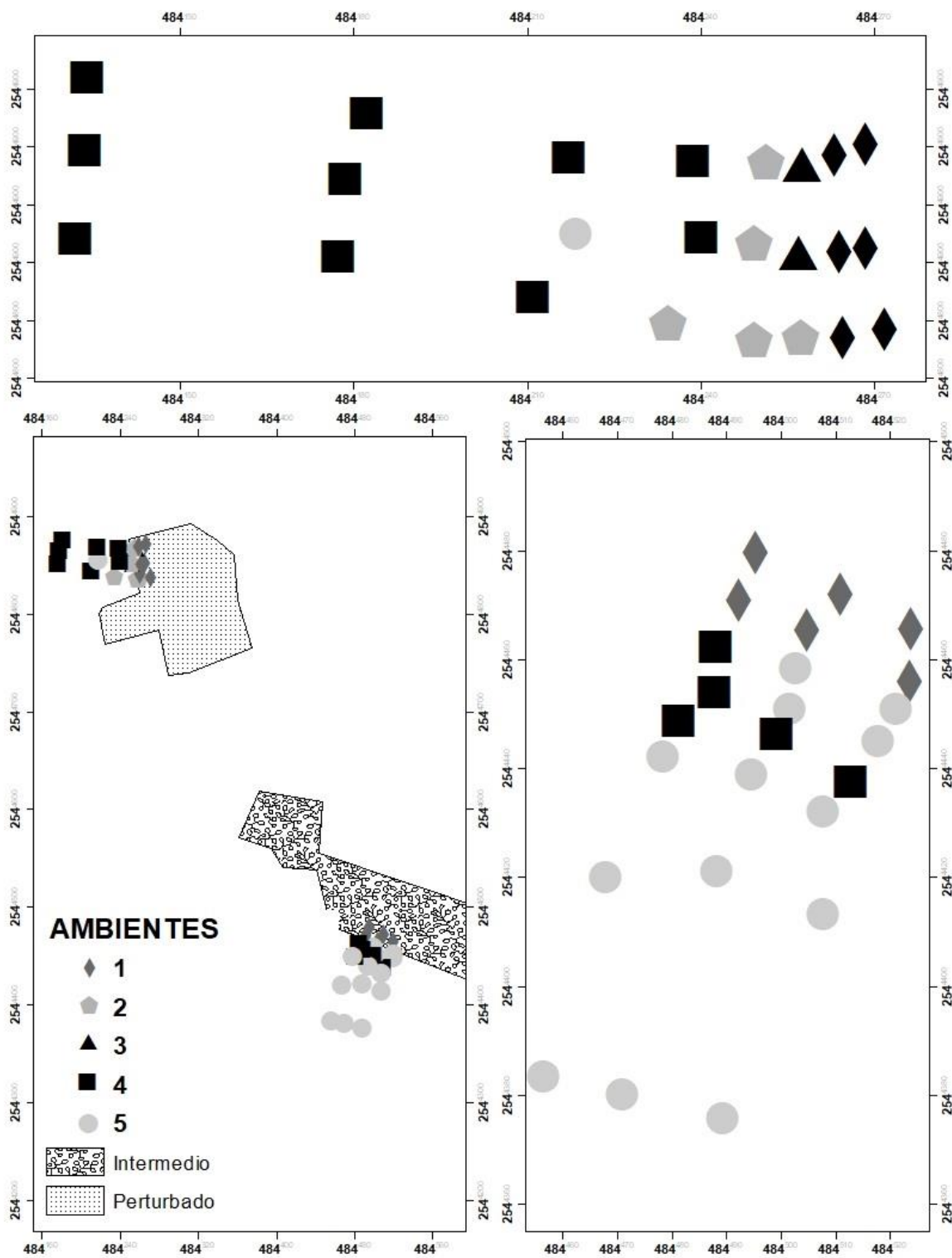


Figura 2. Disposición espacial de las veinticuatro trampas pitfall colocadas en los dos sitios de estudio en la temporada antes de lluvias.

En la temporada después de lluvias el análisis sugirió tres ambientes, además del perturbado (ambiente 1), lo cual representa un mosaico microambiental. El ambiente 3 (Borde) se caracterizó por presentar alta temperatura e incidencia de luz, pero baja humedad relativa. El ambiente 4 (Conservado interior cerrado) estuvo representado por poca luz, bajas temperaturas, alta humedad relativa y materia orgánica y rocas en sombra. El ambiente 2 (Conservado interior abierto) se caracterizó por ser húmedo con luz. Además, se presentaron valores intermedios del resto de las variables ambientales que también caracterizaron el ambiente ($p < 0.05$) (Tabla 2 y Figura 3).

Tabla 2. Resumen de los ambientes obtenidos a partir del análisis de K-medias de la temporada después de lluvias.

	A2	A3	A4	df	F	p value
Tp	25.19	26.31	24.89	33	109.03	0.00
Hp	94.47	89.78	98.12	33	269.22	0.00
Tcv	8.93	9.98	6.27	33	433.44	0.00
Hcv	10.55	13.02	2.27	33	1238.66	0.00
VI	1.85	5.77	2.40	33	1.60	0.22
Vs	19.14	24.22	21.50	33	0.31	0.73
RI	1.56	0.88	0.51	33	0.49	0.61
Rs	21.93	22.18	1.26	33	27.60	0.00
Sdl	1.03	0.00	9.33	33	2.08	0.14
Sds	19.14	30.85	19.12	33	1.42	0.25
Mol	3.27	0.00	7.92	33	3.97	0.03
Mos	35.40	20.34	37.96	33	2.97	0.07
Luz	32.25	50.33	13.69	33	50.46	0.00

Las medias de cada ambiente (A2, A3 y A4). Las trece variables: Temperatura promedio (Tp), humedad promedio (Hp), coeficiente de variación de la temperatura (TCV), coeficiente de variación de la humedad (HCV), vegetación en luz (VI) y sombra (Vs), rocas en luz (RI) y sombra (Rs), suelo desnudo en luz (Sdl), suelo desnudo sombra (Sds), materia orgánica en luz (Mol) y sombra (Mos) y Luz.

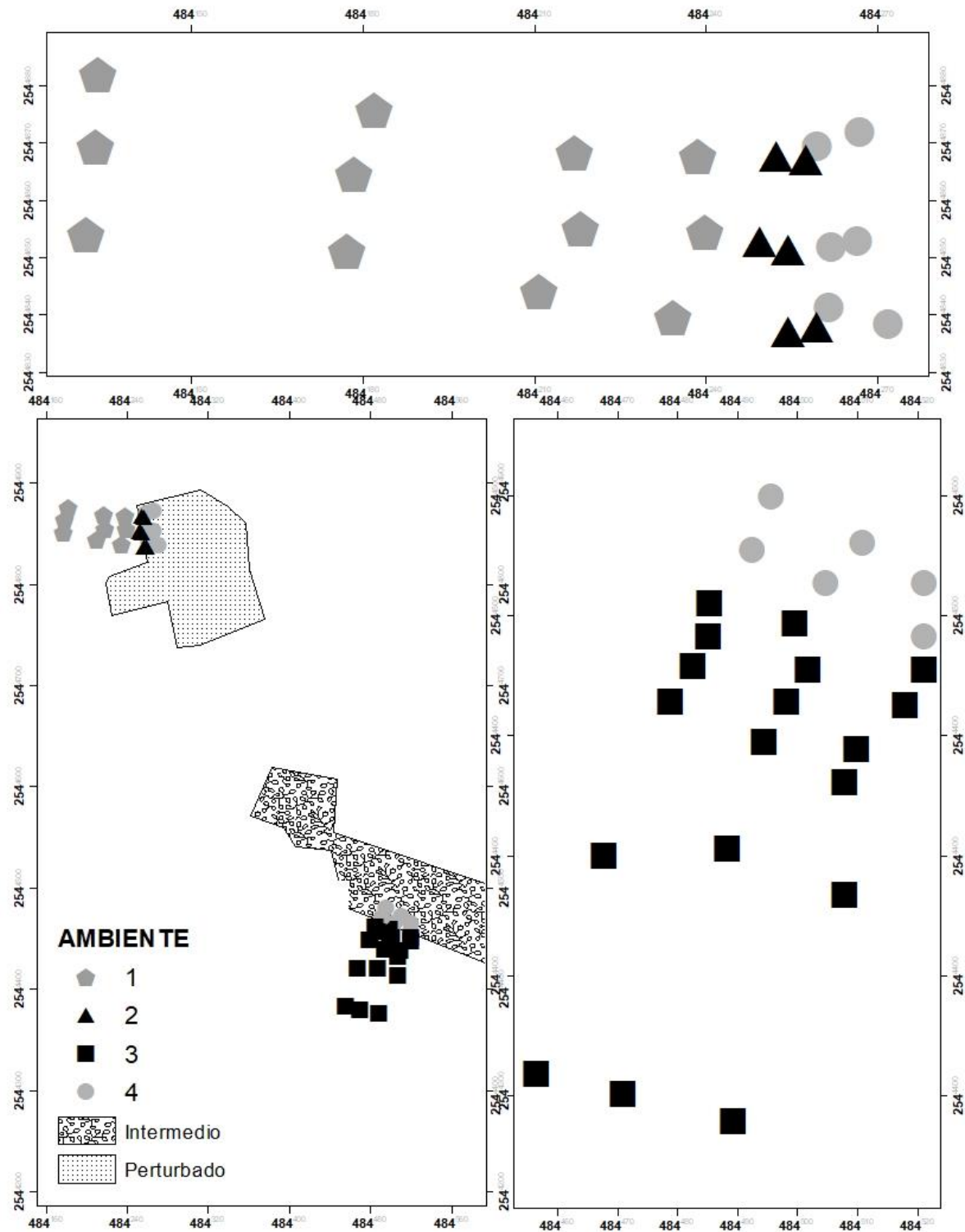


Figura 3. Disposición espacial de las veinticuatro trampas pitfall colocadas en los dos sitios de estudio en la temporada después de lluvias.

5.6.1.2 Abundancia especies

La variación en la abundancia de las especies de hormigas capturadas por trampa fue analizada por la identidad de la especie y el tipo de ambiente generado en el análisis de K-media para la temporada antes y después de lluvia. La asociación de la abundancia de las especies de hormigas con los diferentes tipos de ambientes se realizó con el análisis de correspondencia múltiple a través del programa STATISTICA (ver 12, STATSOFT). El análisis es una modificación de la prueba de Chi cuadrada y consiste en la reducción de las dimensiones numéricas a un espacio con varias dimensiones para visualizar la posición relativa de las categorías de las variables (Sourial *et al.*, 2010). El análisis se utilizó para crear diagramas cartesianos basados en el nivel de asociación de la abundancia entre los diferentes tipos de ambientes (A1, A2, A3, A4 y A5 en la temporada antes de lluvias y A1, A2, A3 y A4 en la temporada después de lluvias).

5.6.2 Riqueza específica

La riqueza de cada ambiente en la temporada antes y después de lluvias fue estimada con las curvas de acumulación de especies con el programa EstimateS Win910 (Colwell, 1994-2017), extrapolando curvas hasta 1500 muestras. Las curvas de acumulación permiten estimar el número de especies potencialmente que se pueden capturar (Halffter *et al.*, 2001). El análisis permite evaluar que tan completo está el inventario, así como estimar el esfuerzo de colecta para obtener un porcentaje deseable de especies en un área y comparar la riqueza entre ambientes (Gotelli y Collwell, 2001; Halffter *et al.*, 2001). El estimador Chao 2 fue seleccionado debido a que es considerado el de menor sesgo para muestras pequeñas (Moreno, 2001). El porcentaje de representatividad se obtuvo a partir de la división de la riqueza observada entre la esperada y multiplicando por 100 (Halffter *et al.*, 2001).

5.6.3 Relación características ambientales y la diversidad alfa

5.6.3.1 Índices de diversidad

La abundancia de las especies de hormigas fueron utilizados para estimar distintos índices de diversidad alfa, los cuales fueron obtenidos den el programa PAST 3.15 (Hammer *et al.*, 2001). Los índices incluyeron al de Margalef (el cual supone que existe una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos), el índice de Menhinick (basado en la relación entre el número de especies y el total de individuos observados, que incrementa al aumentar el tamaño de la muestra), el índice de Simpson (D) así como su valor complementario de diversidad (1-D), el índice de Shannon-Winner el cual mide el grado promedio de incertidumbre en la predicción de cual es la especie a la que pertenece un individuo seleccionado al azar; el valor de equidad del índice de Hill de 2° orden; el valor de Berger-Parker, para estimar la proporción de las especies con mayor número de individuos en cada uno de los ambientes en ambas temporadas (Magurran, 2004); el índice de Brillouin (para muestra sesgadas) (Alcolado, 1998); Fisher-alpha (modelo de abundancia que se desprende de una serie logarítmica y emplea sólo el número de especies y el número total de individuos) y el índice de Chao-1 (estimador basado en abundancias) (Juárez-Agis *et al.*, 2007) también se emplearon para el análisis de correlación.

La correlación entre las variables ambientales y los índices de diversidad se obtuvo para identificar las características ambientales que determinan la diversidad local de las especies con una regresión de cuadrados mínimos parciales (partial least squares regression, PLS regression), mediante el programa PAST 3.15. Los cuadrados mínimos parciales es una extensión de la regresión múltiple que correlaciona dos conjuntos de variables que tienen diferente unidades de medida y que es menos sesgado cuando se presentan pocas muestras. El eje de mayor aporte en cada caso fue utilizado para gráficar y obtener el índice R de correlación entre las características ambientales y la diversidad alfa. La correlación entre cada índice de diversidad y cada variable ambiental con respecto al componente principal se realizo mediante la estructura de factores.

5.6.4 Diferencias entre ambientes

La estructura de las especies de hormigas en los diferentes tipos de ambiente en las dos temporadas de evaluación se comparó con el análisis de varianza multivariado permutacional de una vía (one-way PERMANOVA) en el programa PAST 3.15 empleando el número de permutaciones predeterminadas por el programa (9999) (Hammer *et al.*, 2001). El análisis de permanova es una prueba no paramétrica que compara la variación dentro y entre grupos de la distancia multidimensional, la cual es similar a la prueba de ANOVA, pero para datos que no se ajustan a una distribución normal (Anderson, 2001). La comparación de la estructura de especies se realizó con la medida de distancia de Bray-Curtis (abundancia), debido a que existen especies de hormigas con altas variaciones de abundancia (Krebs, 1998). La regla de decisión se define por el valor de p , donde $p > 0.05$ significa que existen diferencias de la composición entre los ambientes.

5.6.5 Especies indicadoras

Las especies indicadoras de cada ambiente en la temporada antes y después de lluvias se determinaron por el método de valor indicador de especies (IndVal) propuesto por Dufrêne y Legendre (1997). Este método se basa en el grado de especificidad (A_{ij}) a un ambiente en particular y en el grado de fidelidad (B_{ij}) medida con la frecuencia de ocurrencia dentro del mismo ambiente. Ambos se evalúan de manera independiente para cada especie por medio de la fórmula $\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$. El valor indicador se obtuvo mediante 10,000 simulaciones de Monte Carlo, donde al obtener un valor $p < 0.05$ y un porcentaje mayor al 50 % se considera a una especie como indicadora del sitio o hábitat, mientras que las especies con valor IndVal menor a 50 (Dufrêne y Legendre, 1997), pero mayor o igual a 25 % se consideran como detectoras (Tejeda-Cruz *et al.*, 2008). El método se realizó con las funciones de “IndVal” utilizando el paquete “labdsv” de la librería de R (Roberts, 2016).

5.6.6 Relación características ambientales con la abundancia

La relación entre las variables microclimáticas con respecto a la abundancia de las especies se estimó con el índice de marginalidad media (OMI). El análisis relacionó las abundancias de las especies de hormigas registradas en las trampas con respecto a las variables ambientales registradas en las dos temporadas de muestreo. El análisis marginalidad permite separar la variación de la abundancia de las especies de hormigas entre las trampas (inercia) en tres parámetros del nicho, la marginalidad, tolerancia y tolerancia residual. La marginalidad es definida por la desviación en la distribución uniforme de cada especie (centroide) con respecto al promedio de todas las trampas (centro de gravedad), por lo que valores muy bajos de marginalidad indican una distribución uniforme cercana a las condiciones promedio de todas las trampas, mientras que valores muy altos representan una distribución alejada al promedio y por lo tanto asociada a condiciones particulares. La tolerancia constituye una medida de la amplitud de condiciones en donde fue registrada la especie, equivalente a la amplitud del nicho de las especies. Los valores de tolerancia residual representan la proporción de la variabilidad en el ambiente que no es explicada por la marginalidad y la tolerancia (Dolédec *et al.*, 2000). La probabilidad de que el centroide de la especie fuera similar al centro de gravedad se obtuvo de la proporción de 10,000 simulaciones de Monte Carlo similares a lo observado, donde el umbral de rechazo fue menor a 0.05 y se realizó para cada especie. El análisis se realizó con el programa ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

5.6.7 Actividad diurna de los formícidos

En el sitio que tuvo 12 años de haber sido perturbado se analizó la Actividad diurna de la familia formicidae (hymenoptera) en un gradiente de perturbación en la reserva de la Biósfera “El Cielo”, Tamaulipas. Anexos.

En el sitio de reciente perturbación se analizó la Richness, community structure and diurnal activity of the ants along a disturbance gradient in the “El Cielo” biosphere reserve, Tamaulipas, México. Anexos.

6. RESULTADOS

6.1. Distribución de la mirmecofauna

En total se capturaron 13,887 hormigas, las cuales pertenecieron a 36 especies, 26 géneros y siete subfamilias. La subfamilia Myrmicinae fue la que presentó el mayor número de géneros y especies en ambas temporadas, lo cual equivale al 50% de los géneros y el 52.3% de las especies recolectadas. El género con mayor número de especies fue *Pheidole*. Por otro lado, los géneros más abundantes fueron *Solenopsis* (5,920) y *Forelius* (4,230) en la temporada antes y después de lluvias (Tabla 3 y 4).

Tabla 3. Lista de especies de hormigas recolectados en el gradiente de perturbación en la Reserva de la Biósfera el Cielo, Tamaulipas. Abundancia de cada especie en los ambientes caracterizados en la temporada antes de lluvias.

Subfamilia	Especie	1	2	3	4	5
Dolichoderinae	<i>Azteca seriseasur</i> (As)	0	14	0	18	0
	<i>Forelius pruinosus</i> (Fp)	1815	17	119	0	1
Dorylinae	<i>Eciton burchellii</i> (Eb)	0	0	0	38	0
Ectatomminae	<i>Ectatomma ruidum</i> (Er)	1	52	4	38	20
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Et)	1	13	2	30	16
Formicinae	<i>Brachymyrmex depilis</i> (Bd)	6	4	2	0	0
	<i>Camponotus excisus</i> (Ce)	0	3	2	2	5
	<i>Camponotus planatus</i> (Cp)	0	2	1	5	1
	<i>Camponotus</i> sp. 1 (C1)	0	0	0	0	2
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Cem)	21	2	1	7	14
	<i>Crematogaster pilosa</i> (Cpi)	0	3	1	0	0
	<i>Crematogaster</i> sp. 2 (C2)	0	4	2	0	0
	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Cr)	2	3	0	4	1
	<i>Monomorium floricola</i> (Mf)	18	10	5	8	13
	<i>Monomorium minimum</i> (Mm)	63	35	7	15	46
	<i>Mycetosoritis</i> sp. (Mp)	1	2	0	5	0
	<i>Mycocepurus smithii</i> (Ms)	3	2	0	1	5
	<i>Pheidole bilimeki</i> (Pb)	5	38	10	0	27
	<i>Pheidole punctatissima</i> (Pp)	0	0	0	35	6
	<i>Pheidole</i> sp. 1 (P1)	2	0	0	4	0
	<i>Pheidole</i> sp. 2 (P2)	0	1	0	5	4
	<i>Sericomyrmex opacus</i> (So)	6	0	0	1	7

	<i>Solenopsis geminata</i> (Sg)	722	710	904	0	99
	<i>Strumigenys</i> sp. (Ss)	0	0	0	3	0
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Wa)	40	119	9	123	74
	<i>Xenomyrmex floridanus</i> (Xf)	3	0	0	12	9
Ponerinae	<i>Neoponera villosa</i> (Nv)	0	0	0	1	2
	<i>Odontomachus laticeps</i> (Ol)	0	0	0	3	7
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Ph)	0	3	0	3	4
	<i>Platythyrea</i> sp. (Pls)	0	0	0	0	4
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex brunneus</i> (Pbr)	5	0	0	25	13
	<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Ppa)	0	0	0	4	3
Total por ambiente		2715	1039	1072	394	388
Total por temporada		5608				

Tabla 4. Lista de especies de hormigas recolectados en el gradiente de perturbación en la Reserva de la Biósfera el Cielo, Tamaulipas. Abundancia de cada especie en los ambientes caracterizados en la temporada después de lluvias.

Subfamilia	Especie	1	2	3	4
Dolichoderinae	<i>Azteca seriseasur</i> (As)	0	56	0	118
	<i>Forelius pruinosus</i> (Fp)	1910	0	123	245
Dorylinae	<i>Eciton burchellii</i> (Eb)	0	2	1	6
	<i>Labidus praedator</i> (Lp)	54	234	0	430
Ectatomminae	<i>Ectatomma ruidum</i> (Er)	0	31	30	69
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Et)	2	18	8	23
Formicinae	<i>Brachymyrmex depilis</i> (Bd)	21	0	4	0
	<i>Camponotus excisus</i> (Ce)	0	1	3	24
	<i>Camponotus planatus</i> (Cp)	4	0	10	4
	<i>Camponotus</i> sp. 1 (C1)	1	0	3	8
	<i>Nylanderia broessi</i> (Nb)	22	2	0	0
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Cem)	45	2	23	24
	<i>Crematogaster pilosa</i> (Cpi)	0	0	11	3
	<i>Crematogaster</i> sp. 1 (Cs1)	0	1	1	2
	<i>Crematogaster</i> sp. 2 (C2)	2	3	4	3
	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Cr)	2	3	9	10
	<i>Monomorium floricola</i> (Mf)	49	9	16	30
	<i>Monomorium minimum</i> (Mm)	36	20	22	53
	<i>Mycetosoritis</i> sp. (Mp)	1	1	8	4
	<i>Mycocepurus smithii</i> (Ms)	0	3	13	9
	<i>Pheidole bilimeki</i> (Pb)	37	4	75	68
	<i>Pheidole punctatissima</i> (Pp)	0	1	8	19
	<i>Pheidole</i> sp. 1 (P1)	2	0	6	8

	<i>Pheidole</i> sp. 2 (P2)	0	3	0	4
	<i>Sericomyrmex opacus</i> (So)	9	0	0	10
	<i>Solenopsis geminata</i> (Sg)	1460	0	1801	224
	<i>Strumigenys</i> sp. (Ss)	0	3	0	0
	<i>Trachymyrmex turrifex</i> (Tt)	0	13	1	1
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Wa)	64	97	26	295
	<i>Xenomyrmex floridanus</i> (Xf)	1	3	2	18
Ponerinae	<i>Neoponera villosa</i> (Nv)	1	11	0	7
	<i>Odontomachus laticeps</i> (Ol)	0	9	1	11
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Ph)	0	9	1	11
	<i>Platythyrea</i> sp. (Pls)	0	2	1	6
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex brunneus</i> (Pbr)	4	0	0	29
	<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Ppa)	0	0	1	13
Total por ambiente		3728	543	2215	1793
Total por temporada					8279

6.2. Riqueza

Temporada antes de lluvias

En el ambiente con alto porcentaje de luz con rocas y materia orgánica (A1) y en el ambiente con temperaturas bajas y altas humedades (A5) se presentó la mayor riqueza específica, mientras que la menor riqueza se presentó en el ambiente con mayor cantidad de materia orgánica y menor porcentaje de rocas y suelo desnudo en luz (A4). La mayor representatividad de riqueza se encontró en el ambiente perturbado (A1), mientras que en el ambiente rocoso con alto porcentaje de materia orgánica se presentó el menor porcentaje de riqueza de formícidos (A3, Tabla 5).

Tabla 5. Riqueza observada, esperada y representatividad de formícidos en cada ambiente en la temporada antes de lluvias.

	Riqueza observada	Riqueza esperada			Porcentaje de riqueza representado
		M	ICI	ICS	
Ambiente 1	23	23.24	23.01	27.64	98.97
Ambiente 2	16	18.13	16.25	34.11	88.25
Ambiente 3	21	26.78	22.14	50.48	78.42
Ambiente 4	14	15.33	14.17	24.24	91.32
Ambiente 5	23	27.38	23.48	62.9	84.00

M = media, ICI = intervalo de confianza inferior y ICS = intervalo de confianza superior. A1 = ambiente 1 (perturbado), A2 = ambiente 2 (perturbado/borde), A3 = ambiente 3 (borde), A4 = ambiente 4 (Conservado interior cerrado), A5 = ambiente 5 (Conservado interior abierto).

Temporada después de lluvias

La mayor riqueza específica de formícidos se presentó en el ambiente con mayor humedad y menor temperatura (A4), mientras que en el ambiente húmedo con luz (A2) se presentó la menor riqueza específica. El ambiente mejor representado fue el ambiente perturbado (A1). Por el contrario, la menor representatividad de riqueza se presentó en el ambiente húmedo con rocas en sombra (A2) (Tabla 6).

Tabla 6. Riqueza observada, esperada y representatividad de formícidos en cada ambiente en la temporada después de lluvias.

	Riqueza observada	Riqueza esperada			Porcentaje de riqueza representada
		M	ICI	ICS	
Ambiente 1	28	28.12	28.01	30.87	99.57
Ambiente 2	21	26.78	22.14	50.48	78.42
Ambiente 3	27	33.21	28.32	56.09	81.30
Ambiente 4	29	32.94	29.63	53.49	88.04

M = media, ICI = intervalo de confianza inferior y ICS = intervalo de confianza superior. A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).

La relación entre la riqueza específica y la distancia a los diferentes tipos de ambientes presentaron una correlación modesta en la temporada antes de lluvias con un valor de $R=0.52$ ($R^2=0.272$) (Figura 4) y después de lluvias con un valor de $R=0.43$ ($R^2=0.196$) (Figura 6).

Temporada antes de lluvias

Los cambios en la diversidad alfa fueron explicados en un 27.2% por las variaciones en las características ambientales de los sitios en donde fueron registradas ($R^2 = 0.272$). Los sitios con mayor cantidad de luz combinado con alto porcentaje de suelo desnudo, rocas y materia orgánica (ambiente 2 y 5) presentaron el mayor número de individuos. La dominancia y el índice de Berger-Parker fue mayor en ambientes con altas temperaturas y porcentaje de vegetación con luz (ambiente 1, 4 y 5). La riqueza de Menhinick y la equidad de Hill se correlacionaron positivamente con la materia orgánica en sombra (ambiente 4 y 5). Por otro lado, el índice de Margalef, Fisher alpha, equidad de Simpson y Shannon-Winner se relacionaron negativamente con el coeficiente de variación tanto de la humedad como la temperatura, y con las rocas en incidencia solar (ambiente 2). (Figura 5).

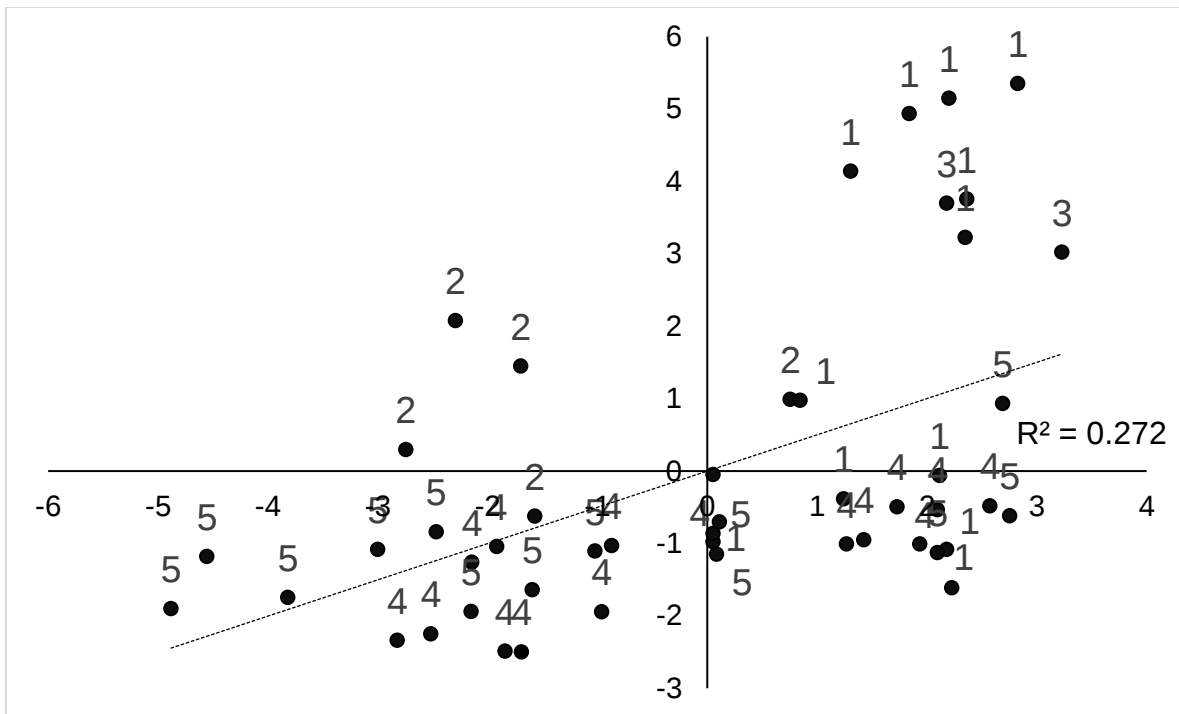


Figura 4. Valor de R^2 de la asociación lineal de las especies y los diferentes tipos de ambientes. A1 = ambiente 1 (perturbado), A2 = ambiente 2 (perturbado/borde), A3 = ambiente 3 (borde), A4 = ambiente 4 (Conservado interior cerrado), A5 = ambiente 5 (Conservado interior abierto).

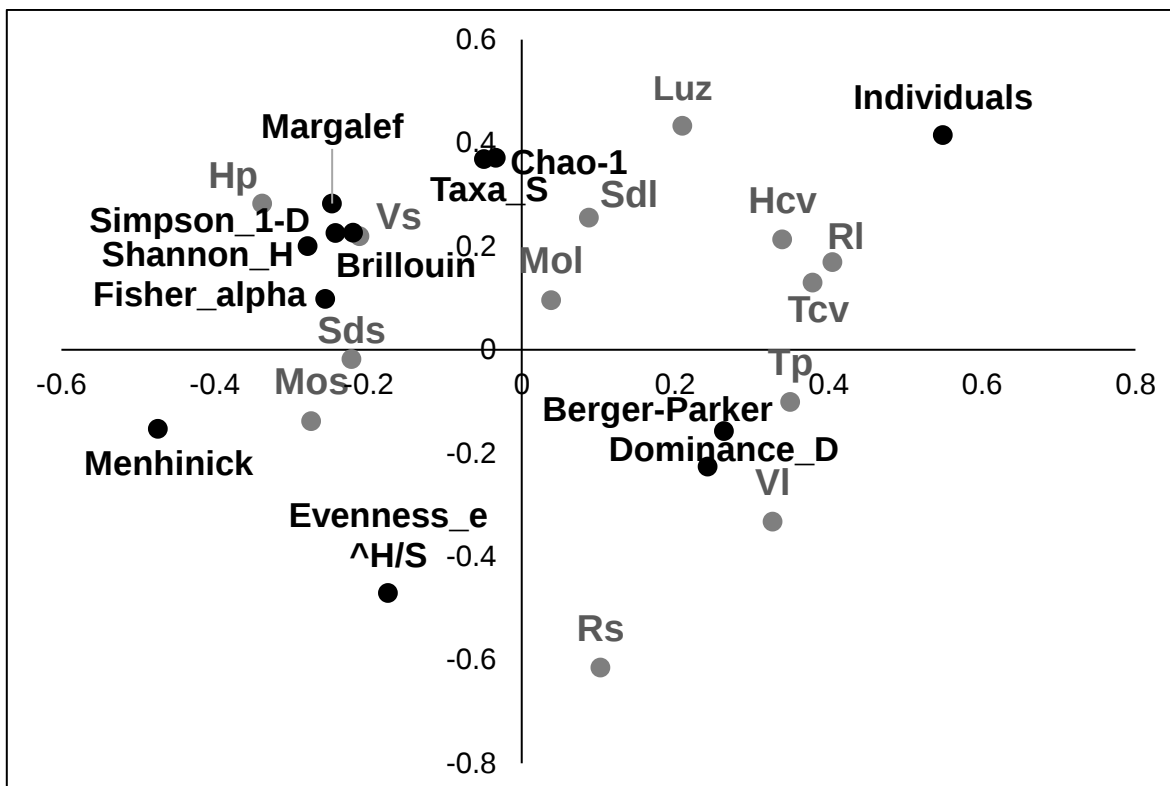


Figura 5. Correlación de los índices de diversidad con las variables ambientales. Variables: Humedad relativa promedio (Hr), Coeficiente de variación de la humedad (Hcv), Temperatura promedio (Tp), Coeficiente de variación de la temperatura (Tcv), Materia orgánica en luz (Mos) y en sombra (Mol), Rocas en luz (RI) y en sombra (Rs), Suelo desnudo en luz (Sdl) y en sombra (Sds), Vegetación en luz (VI) y en sombra (Vs).

Temporada después de lluvias

La variación fue explicada principalmente por el primer eje el cual aportó el 19.6% ($R^2 = 0.1968$). La riqueza observada y esperada, los índices de Margalef y Menhinick y los índices de equidad (Simpson-1-D, Brillouin, Shannon-Winner y Hill) se correlacionaron positivamente con un alto porcentaje de vegetación, materia orgánica y rocas en ambientes húmedos (A2 y 4). La dominancia y el índice de Berger-Parker de las especies fue mayor en sitios con ambientes de luz con alto porcentaje de suelo desnudo y materia orgánica (ambiente 1). El número de individuos se asoció positivamente con la alta temperatura, rocas, vegetación y el coeficiente de variación (temperatura y humedad) en ambientes con luz (Figura 7).

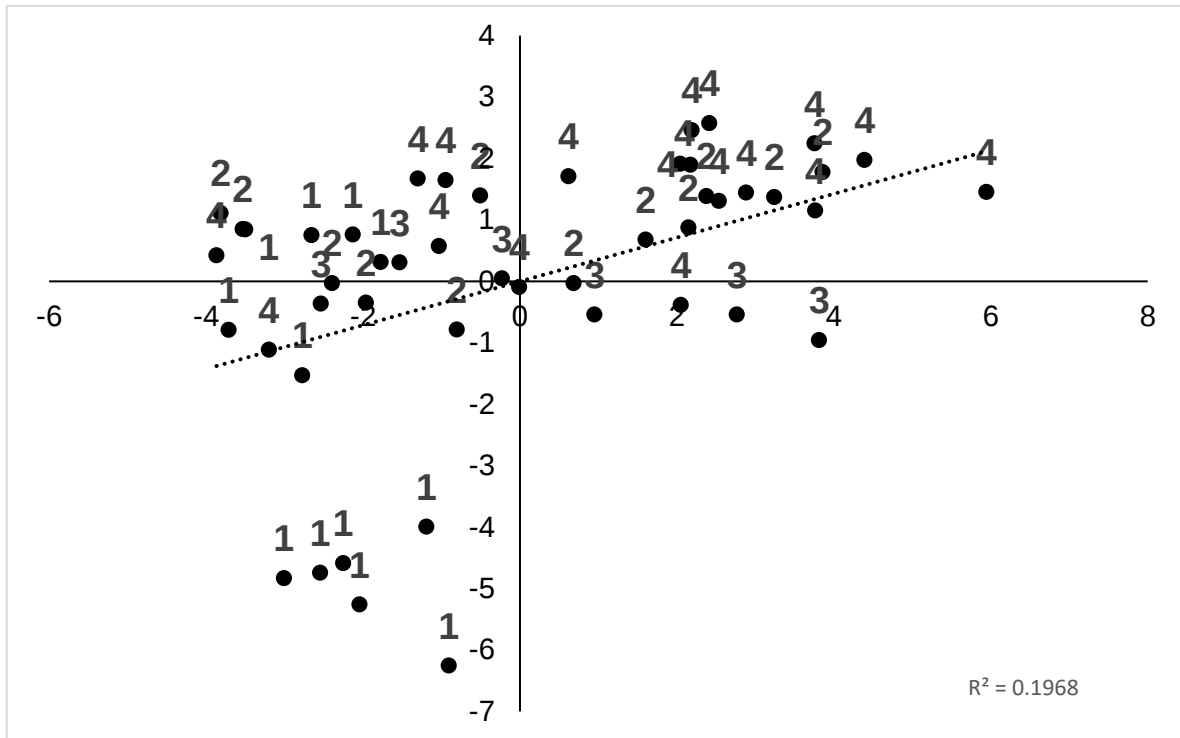


Figura 6. Valor de R^2 de la asociación lineal de las especies y los diferentes tipos de ambientes en la temporada después de lluvias. A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).

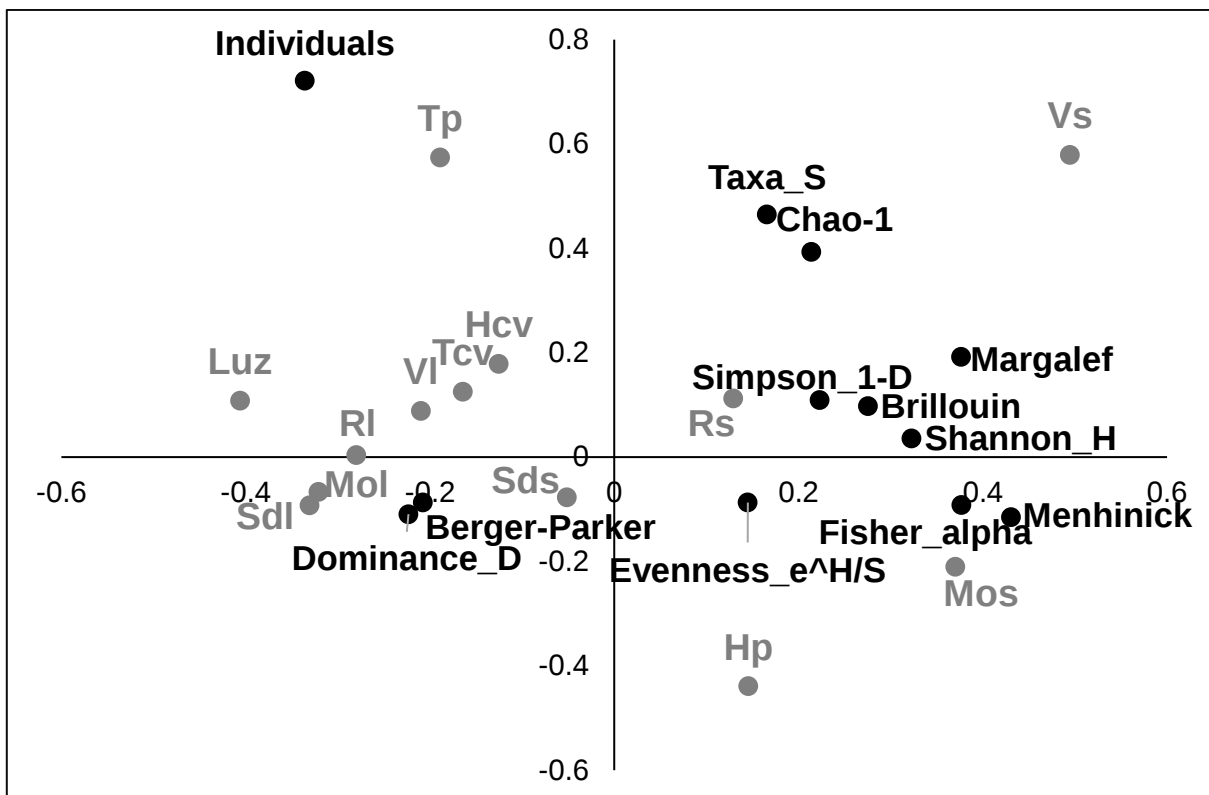


Figura 7. Correlación de los índices de diversidad con las variables ambientales. Variables: Humedad relativa promedio (Hr), Coeficiente de variación de la humedad (Hcv), Temperatura promedio (Tp), Coeficiente de variación de la temperatura (Tcv), Materia orgánica en luz (Mos) y en sombra (Mol), Rocas en luz (RI) y en sombra (Rs), Suelo desnudo en luz (Sdl) y en sombra (Sds), Vegetación en luz (VI) y en sombra (Vs).

6.3. Estructura de la comunidad

Temporada antes de lluvias

La variación de la abundancia de hormigas capturadas por trampa en la temporada antes de lluvias fue de 80.86% por las especies y 19.13% por el tipo de ambiente en el que fueron capturadas ($X^2_{gl\ 1296} = 20,7748$. $p \leq 0.0001$). La frecuencia de hormigas de las especies *S. opacus* (Ss), *Eciton burchellii* (Eb), *Pheidole punctatissima* (Pp), *Pseudomyrmex pallidus* (Ppa), *Pheidole* sp. 1. (P1), *X. floridanus* (Xf), *Mycetosoritis* sp (M1), *Pheidole* sp. 2 (P2), *E. tuberculatum* (Et), *Azteca seriseasur* (As), *Cyphomyrmex rimosus* (Cr) estuvo asociada con el ambiente de sombra con temperaturas bajas y humedades altas (A4). En el

ambiente con menor porcentaje de humedad y con alto porcentaje de rocas en sombra (A2) se presentaron las especies *Pheidole bilimeki*, *Crematogaster* sp. 2 y *Crematogaster pilosa*. Las especies *Camponotus excisus*, *Camponotus* sp. 1 y *Pachycondyla harpax* (Ph) fueron más frecuentes en el ambiente que presentó las temperaturas más bajas y humedades más altas (A5). La especie *F. pruinosa* fue más frecuente en el ambiente perturbado (A1), mientras que *S. geminata* presentó una asociación con el ambiente de baja humedad con alto porcentaje de rocas, suelo desnudo y materia orgánica en luz (A3). La frecuencia de captura de las especies *B. depilis*, *Cardiocondyla emeryi* (Cem), *Serycomymex opacus* (SO), *M. minimum* (Mm), *Mycocepurus smithii* (Ms) careció de una preferencia por alguno de los ambientes, pero si presentaron una tendencia por alguno de los ambientes. Las especies *Cardiocondyla emeryi* (Cem), *Serycomymex opacus* (SO), *M. minimum* (Mm), *Mycocepurus smithii* (Ms) la tendencia de asociación fue con ambiente de temperaturas bajas y humedades altas (A5), mientras que *B. depilis* presentó una tendencia al asociarse con el ambiente de baja humedad con rocas, suelo desnudo y materia orgánica en luz (A3) (Figura 8).

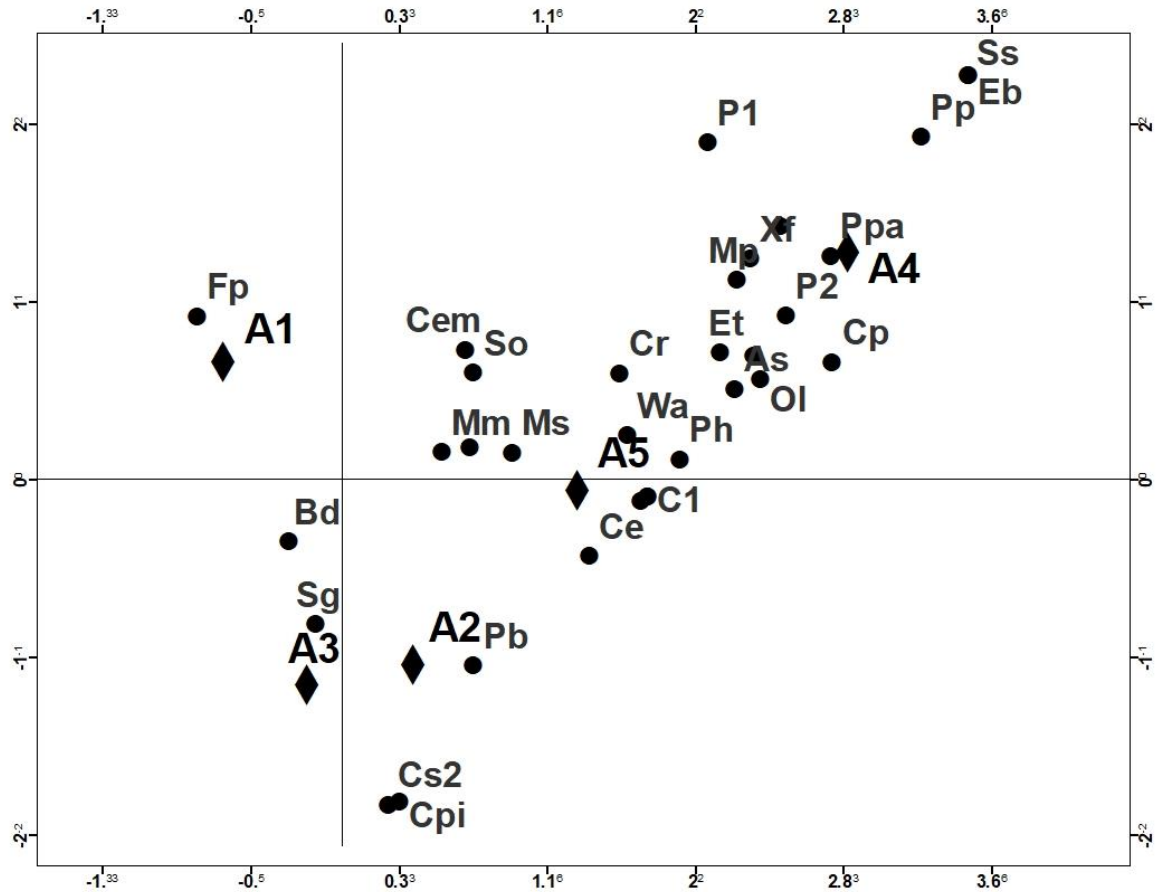


Figura 8. Análisis de Correspondencia Múltiple para la frecuencia de las especies de hormigas capturadas en los distintos ambientes (A1, A2, A3, A4 y A5). A1 = ambiente 1 (perturbado), A2 = ambiente 2 (perturbado/borde), A3 = ambiente 3 (borde), A4 = ambiente 4 (Conservado interior cerrado), A5 = ambiente 5 (Conservado interior abierto).

Temporada después de lluvias

En la temporada después de lluvias la variación de la abundancia de hormigas capturadas por trampa fue de 50% por las especies y 50% por el tipo de ambiente en que fueron capturadas ($\chi^2_{gl\ 1444} = 31,9530$. $p \leq 0.0001$). La abundancia de las especies *Pseudomyrmex brunneus* (Pbr), *W. auropunctata* (Wa), *Xenomyrmex floridanus* (Xf), *Pseudomyrmex pallidus* (Ppa) y *L. praedator* (Lp) presentaron una mayor asociación con el ambiente de temperaturas bajas y humedades altas (A4). Las especies *Nylanderia broessi* (Nb), *F. pruinosis* (Fp) y *B. depilis* (Bd) fueron más frecuentes en el ambiente perturbado (A1). Las especies *Neoponera villosa* (Nv),

Pachycondyla harpax (Ph), *Odontomachus laticeps* (Ol), *Pheidole* sp. 2, *Trachymyrmex turrifex* (Tt), *Strumigenys* sp. (Ss) se asociaron con el ambiente de alta humedad y rocas en sombra (A2). En el ambiente de alta incidencia de luz con temperaturas altas y humedades bajas (A3) las especies *C. planatus* (Cp), *Pheidole* sp 1. (P1) y *Crematogaster pilosa* (Cpi) fueron más frecuentes. Las especies *M. floricola* (Mf), *Cardiocondyla emeryi* (Cem), *M. minimum* (Mm), *S. geminata* (Sg) y *Pheidole bilimeki* (Pb) carecieron de una asociación exclusiva con alguno de los ambientes. En el ambiente de borde caracterizado por una gran cantidad de luz, alta temperatura y baja humedad, se encontró el resto de las especies (Figura 9).

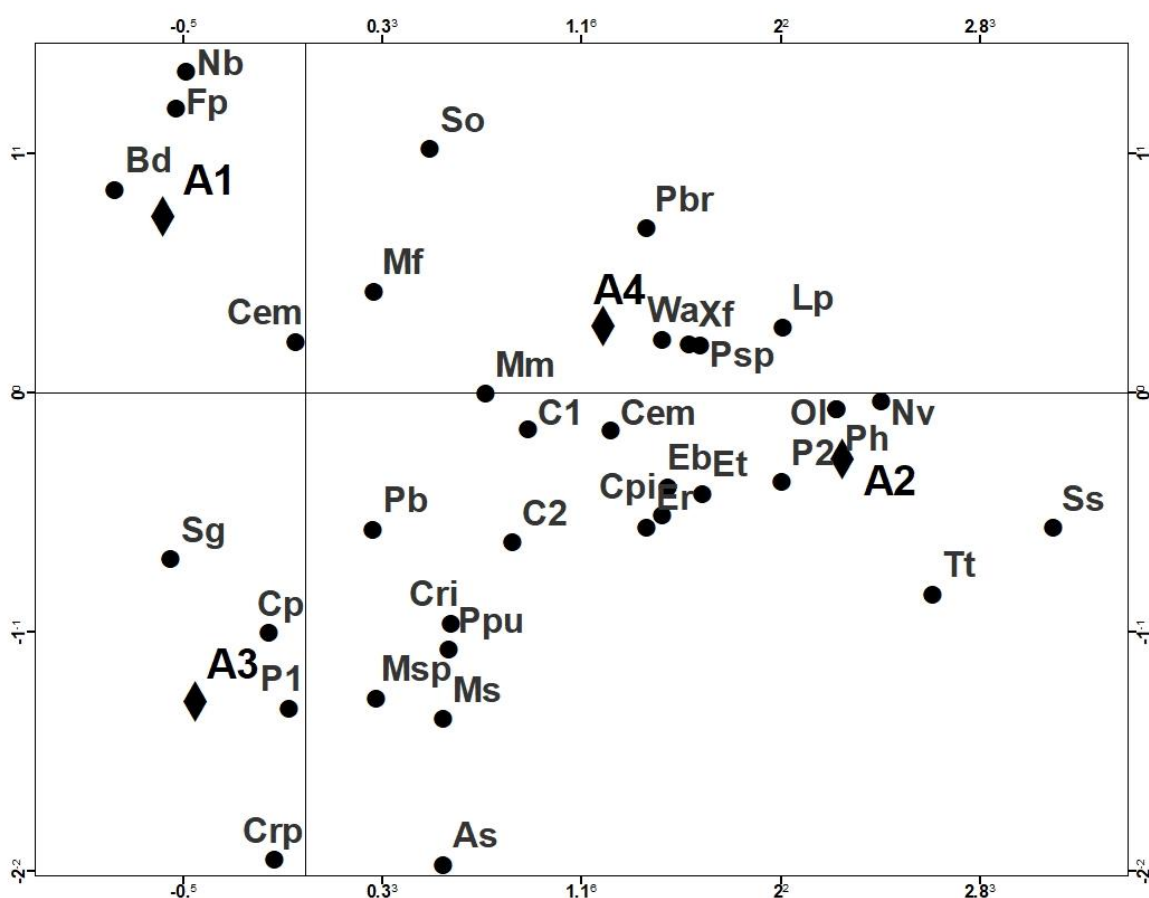


Figura 9. Análisis de Correspondencia Múltiple para la frecuencia de las especies de hormigas capturadas en los distintos ambientes. A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).

6.4. Diferencias en la Estructura de las Comunidades

La estructura de la comunidad de hormigas dependiendo del ambiente en que fue registrado tanto en la temporada de lluvia ($P = 0.0001$) como después de lluvias ($P = 0.0001$). En el ambiente antes de lluvias la estructura de la comunidad del ambiente 1 fue diferente con respecto al ambiente 2, 4 y 5, mientras que el ambiente 3 fue diferente al ambiente 4 y 5 (Tabla 7). *A. sericeasur*, *E. burchelli*, *L. praedator*, *C. excisus*, *C. planatus*, *Camponotus* sp.1, *N. broessi*, *C. pilosa*, *Crematogaster* sp 1 y 2, *Mycetosoritis* sp., *M. smithii*, *P. punctatissima*, *Pheidole* sp 1 y 2, *S. opacus*, *X. floridanus*, *N. villosa*, *O. laticeps*, *P. harpax*, *Platythyrea* sp., *P. brunneus* y *P. pallidus* son las especies que determinaron las diferencias entre los ambientes. En la temporada después de lluvias la estructura de la comunidad de hormigas fue diferente entre ambientes, a excepción del ambiente 4 y 2 (Tabla 8).

Tabla 7. Análisis de PERMANOVA en la comparación de los cinco ambientes de muestreo en función de la abundancia de especies de formícidos en la temporada antes de lluvias.

	A1	A2	A3	A4	A5
A1		0.0022	0.0713	0.0001	0.0001
A2	0.0022		0.2466	0.0617	0.1299
A3	0.0713	0.2466		0.0171	0.0182
A4	0.0001	0.0617	0.0171		0.4406
A5	0.0001	0.1299	0.0182	0.4406	

Valores de P (diagonal superior) y F (diagonal inferior). A1 = ambiente 1 (perturbado), A2 = ambiente 2 (perturbado/borde), A3 = ambiente 3 (borde), A4 = ambiente 4 (Conservado interior cerrado), A5 = ambiente 5 (Conservado interior abierto).

Tabla 8. Análisis de PERMANOVA en la comparación de los cuatro ambientes de muestreo en función de la abundancia de especies de formícidos en la temporada después de lluvias.

	A1	A2	A3	A4
A1		0.0002	0.0075	0.0001
A2	0.0002		0.0067	0.2465
A3	0.0075	0.0067		0.0395
A4	0.0001	0.2465	0.0395	

Valores de *P* (diagonal superior) y *F* (diagonal inferior). A1 = ambiente 1 (perturbado) A2 = ambiente 2 (interior conservado abierto), A3 = ambiente 3 (alta temperatura e incidencia de luz y baja humedad relativa), A4 = ambiente 4 (interior conservado cerrado).

6.5. Especies indicadoras

Las especies que tuvieron una alta frecuencia de ocurrencia por alguno de los ambientes ($\text{Indval} > 50\%$, $p < 0.05$) fueron *F. pruinosus* en el ambiente 1, *E. ruidum* en el ambiente 2 y *S. geminata* en el ambiente 3, por lo que son especies indicadoras de estos ambientes en la temporada antes de lluvias. Las especies que presentaron un alto valor indicador ($\text{IndVal} > 50\%$, $p < 0.005$) en dos de los cuatro ambientes de la temporada después de lluvia fueron *F. pruinosus*, *B. depilis*, *C. emeryi* y *M. floricola* en el ambiente 1, mientras que *C. pilosa*, *E. ruidum*, *M. smithii* y *Pheidole* sp. 1 en el ambiente 3. En el ambiente 2 y 4 no hubo presencia de especies indicadoras. Sin embargo, en el ambiente 2 se presentaron especies consideradas como detectoras (*Trachymyrmex turrifex*) con un valor de IndVal cercano al 40% ($p < 0.05$) (Tabla 9).

Tabla 9. Resumen del análisis del valor indicador (IndVal) de las especies de hormigas presentes en los ambientes en la temporada antes y después de lluvia en la Reserva de la biósfera el cielo, Tamaulipas, México.

Especies	A1		A2		A3		A4		A5	Tem 1 - <i>p</i>	Tem 2 - <i>p</i>
<i>Azteca seriseasur</i>	0.00	0.00	0.10	0.04	0.00	0.00	0.03	0.02	0.00	0.740	1
<i>Brachymyrmex depilis</i>	0.19	0.81	0.08	0.00	0.19	0.11	0.00	0.00	0.00	0.385	0.000

<i>Camponotus excisus</i>	0.00	0.00	0.08	0.00	0.25	0.07	0.01	0.18	0.03	0.249	0.327
<i>Camponotus planatus</i>	0.00	0.08	0.09	0.00	0.19	0.42	0.07	0.01	0.00	0.428	0.018
<i>Camponotus</i> sp. 1	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.05	0.08	1.000	0.554
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0.39	0.56	0.02	0.00	0.04	0.35	0.01	0.02	0.04	0.075	0.005
<i>Crematogaster pilosa</i>	0.00	0.00	0.17	0.00	0.25	0.76	0.00	0.00	0.00	0.221	0.000
<i>Crematogaster</i> sp. 1	NA	0.00	NA	0.02	NA	0.11	NA	0.02	NA	NA	0.487
<i>Crematogaster</i> sp. 2	0.00	0.04	0.13	0.01	0.30	0.32	0.00	0.01	0.00	0.128	0.042
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	0.09	0.02	0.14	0.01	0.00	0.38	0.04	0.05	0.00	0.715	0.040
<i>Eciton burchellii</i>	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.06	0.15	0.07	0.00	0.331	0.863
<i>Ectatomma ruidum</i>	0.00	0.00	0.57	0.15	0.13	0.52	0.07	0.18	0.05	0.018	0.002
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	0.00	0.03	0.11	0.20	0.07	0.29	0.21	0.10	0.08	0.629	0.234
<i>Forelius pruinosus</i>	0.83	0.90	0.00	0.00	0.16	0.04	0.00	0.01	0.00	0.003	0.000
<i>Labidus praedator</i>	NA	0.03	NA	0.17	NA	0.00	NA	0.12	NA	NA	0.530
<i>Monomorium floricola</i>	0.23	0.51	0.13	0.00	0.28	0.24	0.02	0.02	0.03	0.250	0.009
<i>Monomorium minimum</i>	0.36	0.35	0.16	0.03	0.07	0.18	0.01	0.05	0.03	0.126	0.105
<i>Mycetosoritis</i> sp.	0.03	0.01	0.06	0.00	0.00	0.47	0.10	0.01	0.00	0.723	0.007
<i>Mycocepurus smithii</i>	0.06	0.00	0.04	0.02	0.00	0.64	0.00	0.04	0.07	0.942	0.002
<i>Neoponera villosa</i>	0.00	0.02	0.00	0.28	0.00	0.00	0.03	0.07	0.10	0.508	0.153
<i>Nylanderia broessi</i>	NA	0.32	NA	0.01	NA	0.00	NA	0.00	NA	NA	0.043
<i>Odontomachus laticeps</i>	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.03	0.02	0.10	0.11	0.446	0.454
<i>Pachycondyla harpax</i>	0.00	0.00	0.16	0.18	0.00	0.03	0.02	0.13	0.05	0.505	0.541
<i>Pheidole bilimeki</i>	0.03	0.13	0.22	0.00	0.18	0.37	0.00	0.04	0.04	0.392	0.071
<i>Pheidole punctatissima</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.26	0.13	0.06	0.01	0.641	0.112
<i>Pheidole</i> sp. 1	0.09	0.03	0.00	0.00	0.00	0.51	0.04	0.04	0.00	0.789	0.005
<i>Pheidole</i> sp. 2	0.00	0.00	0.03	0.10	0.00	0.00	0.07	0.05	0.08	0.874	0.606
<i>Platythyrea</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.06	0.00	0.07	0.15	0.328	0.861
<i>Pseudomyrmex brunneus</i>	0.04	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.34	0.08	0.806	0.074
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.09	0.26	0.07	0.608	0.141
<i>Sericomyrmex opacus</i>	0.31	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.08	0.083	0.022
<i>Solenopsis geminata</i>	0.17	0.40	0.06	0.00	0.65	0.35	0.00	0.00	0.00	0.015	0.056
<i>Strumigenys</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.338	0.080
<i>Trachymyrmex turrifex</i>	NA	0.00	NA	0.41	NA	0.03	NA	0.00	NA	NA	0.017

<i>Wasmannia auropunctata</i>	0.12	0.24	0.29	0.11	0.05	0.08	0.08	0.18	0.04	0.284	0.588
<i>Xenomyrmex floridanus</i>	0.04	0.02	0.00	0.04	0.00	0.05	0.07	0.15	0.05	0.956	0.639

Las especies indicadoras son aquellas con valor de IndVal mayor a 50 ($p < 0.05$; prueba de significancia de Monte Carlo). Valores de p en temporada antes lluvias = Tem 1 – p . y después de lluvias = Tem 2 – p .

6.7. Relaciones de las especies con las variables ambientales

Los dos primeros ejes del índice de marginalidad media explicaron el 54.5% de la varianza (Eje 1 = 36.3%; Eje 2 = 18.2%). La marginalidad global fue significativa (prueba de Montecarlo, $p = 0.00$), por lo que las variables ambientales en las muestras se relacionaron con las variaciones en la abundancia de las especies de hormigas. La temperatura promedio, las rocas en el ambiente con luz y la luz fueron las variables de mayor aporte. En forma particular, 18 de 36 especies respondieron de forma significativa (valores de p en negritas, Tabla 10).

Las especies *Nylanderia broessi*, *Brachymyrmex depilis* y *S. geminata* se encontraron particularmente en ambientes abiertos conformados principalmente de rocas ($> 17\%$), con un alto porcentaje de luz ($> 60\%$) y temperaturas mayores a 26 °C (Figura 10, 11 y 12). Por otro lado, *Labidus praedator* y *Trachymyrmex turrifex* se presentaron exclusivamente en ambientes con temperaturas por debajo de los 25 °C, con un bajo porcentaje de rocas y luz. Las especies *F. pruinosis*, *Odontomachus laticeps*, *Pseudomyrmex brunneus*, *Ectatoma ruidum*, *E. tuberculatum*, *P. pallidus* y *Wasmannia auropunctata* se encontraron más asociadas a ambientes donde se presentan desde un bajo hasta un intermedio porcentaje de luz (20 a 50%), con poco porcentaje de rocas (1 a 5%) y temperaturas que oscilan entre los 25 y 26 °C. Los valores de tolerancia sugieren que *Nylanderia broessi*, *Brachymyrmex depilis*, *S. geminata*, *F. pruinosis* y *T. turrifex* tuvieron una mayor amplitud de nicho que *E. ruidum*, *L. praedator*, *Pheidole bilimeki*, *Sericomyrmex opacus*, *Xenomyrmex floridanis*, *Strumigenys* sp., *Pheidole* sp.2, *Cyphomyrmex rimosus* y *Azteca seriseasur* (Tabla 10). El valor bajo de OMI y alto de tolerancia sugirió a la especie *F. pruinosis* como generalista, mientras que la especie *L. praedator* se consideró de hábitos especialistas a partir del valor alto de OMI y bajo de tolerancia (Tabla 10). Las especies *C. pilosa*, *S. opacus* y *C. planatus* se

encontraron asociadas a ambientes de temperaturas cálidas > 26 °C y porcentaje intermedio de luz con pocas rocas (2 a 5%), así como a valores promedios para todas las variables (Figura 10, 11 y 12).

Tabla 10. Análisis de marginalidad de 36 especies de formícidos en dos sitios con diferente grado de perturbación.

Especie	InerO	OMI	T1	T2	D2*	T1*	T2*	P
<i>Azteca seriseasur</i>	9.07	3.50	0.12	5.44	387	14	600	0.3736
<i>Brachymyrmex depilis</i>	19.67	6.92	3.33	9.42	352	169	479	0
<i>Camponotus excisus</i>	12.75	1.45	3.71	7.60	113	291	596	0.1
<i>Camponotus planatus</i>	14.99	1.34	2.24	11.41	90	150	761	0.1233
<i>Camponotus sp. 1</i>	13.84	3.30	2.74	7.80	239	198	564	0.1051
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	14.44	0.74	1.93	11.77	51	134	815	0.064
<i>Crematogaster pilosa</i>	14.61	3.48	2.22	8.91	238	152	610	0.0441
<i>Crematogaster sp. 1</i>	10.44	6.50	0.48	3.46	623	45	332	0.0554
<i>Crematogaster sp. 2</i>	16.99	1.95	1.61	13.43	115	95	790	0.1508
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	13.44	1.16	2.53	9.75	86	188	726	0.0457
<i>Eciton burchellii</i>	12.53	3.89	1.69	6.95	310	135	555	0.0728
<i>Ectatomma ruidum</i>	11.26	0.99	1.66	8.61	88	148	764	0.0002
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	11.58	0.67	2.05	8.86	58	177	765	0.0085
<i>Forelius pruinosus</i>	17.80	2.75	4.39	10.66	154	246	599	0
<i>Labidus praedator</i>	11.92	4.60	1.05	6.26	386	88	525	0.0009
<i>Monomorium floricola</i>	15.45	0.49	2.53	12.44	32	164	805	0.1151
<i>Monomorium minimum</i>	13.60	0.24	0.88	12.49	18	65	918	0.5736
<i>Mycetosoritis sp.</i>	14.99	2.68	2.41	9.90	179	161	661	0.018
<i>Mycocetopus smithii</i>	13.15	1.09	2.98	9.08	83	227	690	0.1051
<i>Neoponera villosa</i>	10.74	2.81	2.25	5.67	262	210	528	0.0056
<i>Nylanderia broessi</i>	25.99	15.30	6.59	4.10	589	253	158	0.0055
<i>Odontomachus laticeps</i>	12.29	2.86	2.13	7.30	233	173	594	0.0047
<i>Pachycondyla harpax</i>	10.17	1.54	2.62	6.00	152	258	591	0.0363
<i>Pheidole bilimeki</i>	14.09	0.41	2.14	11.54	29	152	819	0.4736
<i>Pheidole punctatissima</i>	10.97	1.44	1.47	8.06	131	134	735	0.4252

<i>Pheidole sp. 1</i>	12.88	1.55	2.46	8.88	120	191	689	0.1403
<i>Pheidole sp. 2</i>	9.77	0.83	0.14	8.80	85	14	901	0.6152
<i>Platythyrea sp.</i>	10.68	2.56	2.57	5.55	240	240	520	0.0972
<i>Pseudomyrmex brunneus</i>	11.90	2.67	1.14	8.09	224	96	680	0.0005
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	12.65	2.74	2.88	7.03	217	228	556	0.0187
<i>Sericomyrmex opacus</i>	13.14	2.84	0.77	9.53	216	58	726	0.0131
<i>Solenopsis geminata</i>	20.16	6.12	3.84	10.20	304	190	506	0
<i>Strumigenys sp.</i>	6.84	2.42	0.59	3.83	354	87	560	0.4447
<i>Trachymyrmex turrifex</i>	9.54	5.44	0.22	3.88	570	23	407	0.0073
<i>Wasmannia auropunctata</i>	12.06	0.62	2.52	8.92	51	209	740	0.0109
<i>Xenomyrmex floridanus</i>	12.98	1.48	1.76	9.74	114	135	751	0.0863

Iner0 = Inercia total; OMI = índice de marginalidad media (OMI); Tol = índice de tolerancia; TolR = tolerancia residual; d2* = aporte de la marginalidad a la inercia; Tol* = aporte de la tolerancia a la inercia; TolR* = aporte de la tolerancia residual a la inercia; valores de P, indicando con negritas los valores significativos.

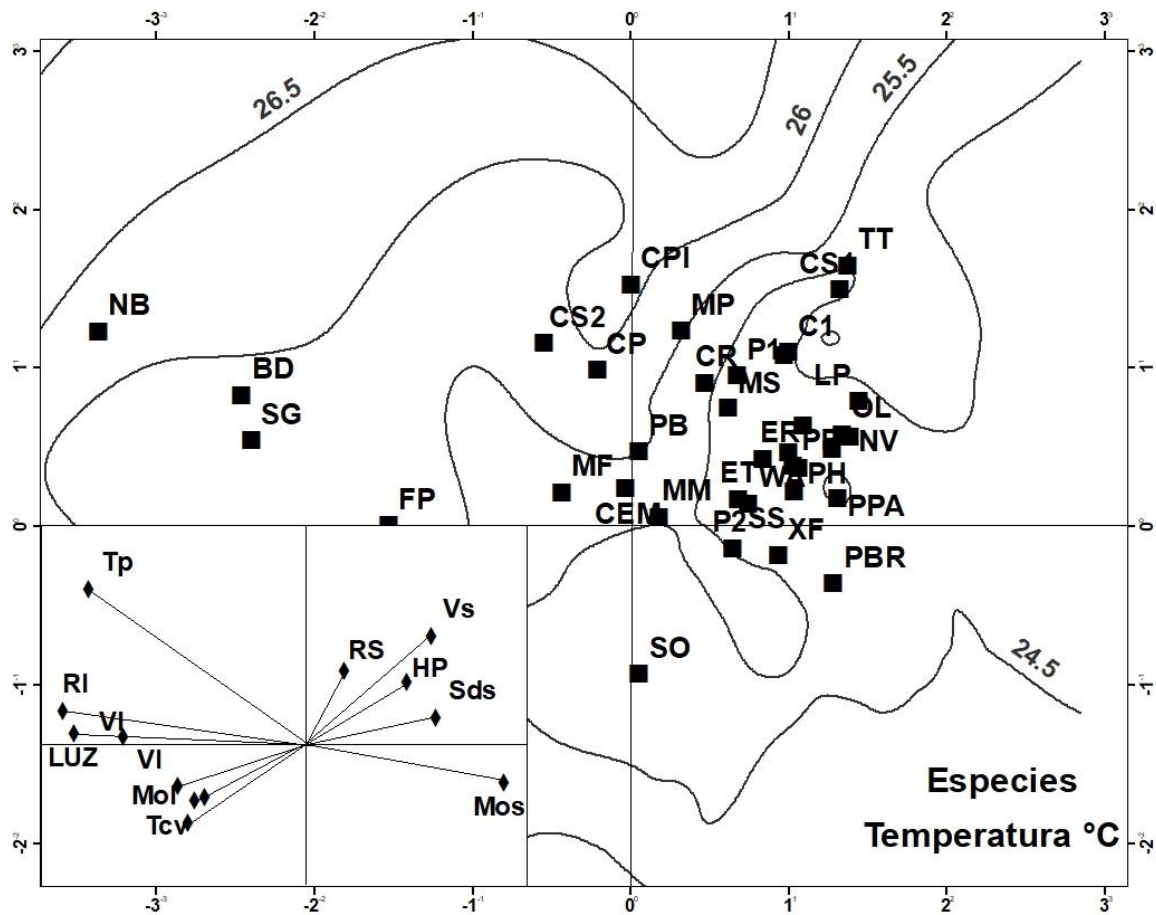


Figura 10. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable temperatura. Las curvas indican la temperatura. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4).

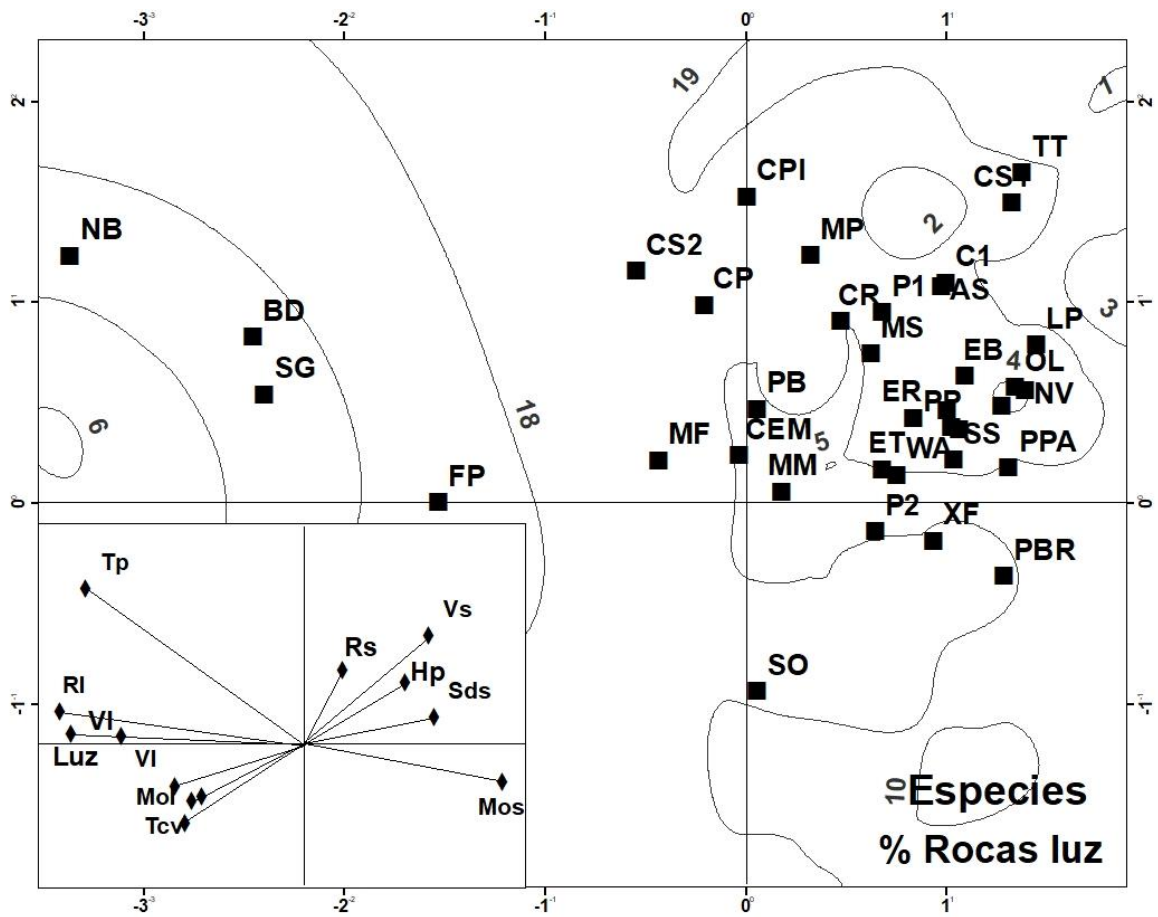


Figura 11. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable rocas luz. Las curvas indican el porcentaje de rocas con luz. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4).

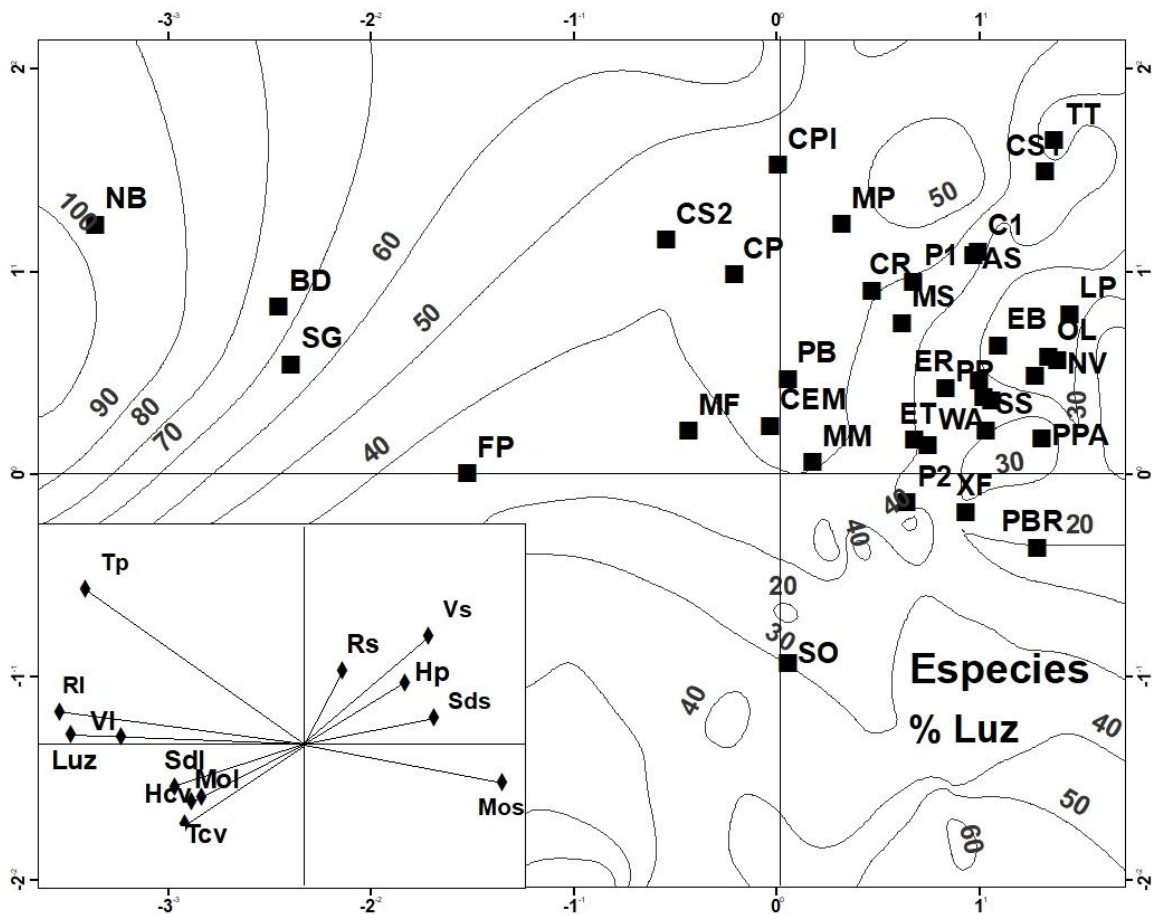


Figura 12. Respuesta de las especies de formícidos ante la variable luz. Las curvas indican el porcentaje de luz. Los cuadros indican la ordenación de las especies (La abreviación de las especies en la tabla 3 y 4).

6.8. Actividad diurna

Los resultados del estudio de la Actividad diurna de la familia Formicidae (Hymenoptera) en un gradiente de perturbación en la reserva de la Biósfera “El Cielo”, Tamaulipas se encuentran en la sección de anexos.

Los resultados de la investigación titulada Richness, community structure and diurnal activity of the ants along a disturbance gradient in the “El Cielo” biosphere reserve, Tamaulipas, México se localiza en la sección de Anexos.

7. DISCUSIÓN

Los datos presentados en esta investigación revelan que las especies de hormigas del suelo de bosque tropical subcaducifolio conforman comunidades de gran heterogeneidad en función de la variabilidad ambiental que se presenta en los gradientes con diferente tiempo de perturbación. Esto se demostró con una colecta de 13,887 ejemplares de 36 diferentes especies. Cada una de las especies presentó distintas variaciones de riqueza, abundancia y actividad entre los distintos ambientes, que se generan en un gradiente de perturbación.

La mayor riqueza específica de formícidos en la temporada antes de lluvias se obtuvo en los ambientes de mayor temperatura con baja humedad (A1) y en el ambiente húmedo con la menor temperatura (A5). Este resultado es consistente con otros estudios, donde algunos autores indican que se presenta la mayor riqueza en ambientes conservados (Calle *et al.* 2013; Gallego-Ropero & Salguero-Rivera, 2015), mientras que otros señalan que en ambientes de disturbio (Lachaud y García, 1999; Rojas-Fernández, 2001; Gallego-Ropero *et al.*, 2009). Sin embargo, el ambiente húmedo ocupó la mayor extensión del gradiente, lo cual pudo haber influido en el resultado. En el ambiente perturbado (A1) se sugiere el máximo de riqueza que se puede encontrar, mientras que en el ambiente de borde (A3) se esperaría obtener un incremento en el número de especies con un mayor esfuerzo de muestreo. En la temporada después de lluvias el patrón de riqueza en los ambientes fue consistente con el de la temporada anterior, a excepción del ambiente que fue exclusivo del sitio de reciente perturbación que presentó alta temperatura e incidencia de luz con baja humedad (A2), ya que tuvo la menor representatividad. Esto sugiere que con un esfuerzo mayor de muestreo se puede obtener hasta 5 especies.

La riqueza y abundancia se correlaciona fuertemente con la variabilidad ambiental. Por ejemplo, los ambientes de baja humedad pueden incrementar la desecación de muchas especies de hormigas tropicales (Kaspari & Weiser, 2000). Lo anterior se corroboró en la temporada antes de lluvias, donde la riqueza y la equidad se incrementaron en ambiente húmedos con alto porcentaje de suelo desnudo y materia orgánica, y disminuyeron con temperaturas altas y humedades bajas.

Aunque, también existen especies que presentan predilección por ambientes abiertos y expuestos al sol (Torres-Contreas y Vásquez, 2004; MacGown y Lockley, 2009; Chanatasig-Vaca, 2011). Esto se reflejó en la alta dominancia que se presentó en ambientes rocosos con alto porcentaje de incidencia de luz con variación en la temperatura y la humedad. La relación fue más estrecha con el ambiente perturbado, donde se presentan especies de alta tolerancia al impacto ambiental que presentan colonias con gran número de individuos (Torres, 1984; Rojas-Fernández, 2001) como la especie *F. pruinus* (Cuezzo, 2000). En la temporada después de lluvias, el mayor número de individuos no se relacionó con algún ambiente en particular. Esto puede deberse a que la variabilidad microclimática en los gradientes fue más homogénea, ya que compartieron algunas características ambientales que pueden favorecer las colonias de las diferentes especies. La dominancia presentó el mismo patrón que en la temporada pasada, donde se incrementó principalmente en el ambiente perturbado, pero disminuyó en ambientes sombreados con alta humedad. Por otra parte, la mayor riqueza y equitatividad de los formícidos se relacionó con ambientes sombreados y alta humedad, pero principalmente con el ambiente de mayor humedad con alto porcentaje de vegetación, materia orgánica y rocas (A4). Este patrón se debe a que la riqueza y la equidad aumenta conforme se regenera y se incrementa la cobertura vegetal (Domínguez-Haydar y Armbrrecht, 2011; Calle *et al.* 2013), lo que proporciona una mayor cantidad de recursos que favorecen las necesidades de las diferentes especies de hormigas (Coelho y Ribeiro, 2006).

Las especies de hormigas a lo largo de un gradiente de perturbación difieren en abundancia dependiendo de las condiciones microclimáticas que determinan los diferentes ambientes en diferente estacionalidad. En la temporada antes de lluvias (primavera y verano) se presentaron las especies *C. excisus* (Ce), *P. bilimeki* (Pb), *C. pilosa* (Cpi) y *F. pruinus* (Fp) que son descritas como especies generalistas o con un amplio rango de tolerancia a la variabilidad ambiental, las cuales son caracterizadas por habitar en zonas abiertas y perturbadas (Rojas-Fernández, 2001; Mehdiabadi & Schultz, 2010; Sánchez-Peña, 2011; Ward, 2013). Estos datos se corroboraron en esta investigación, en donde dichas especies se asociaron con

ambientes que presentaron un grado de perturbación (ambiente 1, 2 y 3) y que se localizaron en los primeros 25 metros en el gradiente del sitio de reciente perturbación y exclusivamente en los primeros 10 metros del sitio que fue perturbado hace 13 años. La especie *S. gemina* se asoció con el ambiente de borde, lo cual es consistente con su biología, ya que habita principalmente en zonas abiertas o alteradas donde se presentan temperaturas altas y humedades intermedias (Rojas-Fernández, 2001; Ward, 2013; Rodríguez-dLeón *et al.*, 2019). En el caso de la asociación de las especies *S. opacus*, *Eciton burchellii* (Eb), *Pheidole punctatissima* (Ppu), *Pseudomyrmex pallidus* (Ppa), *Pheidole* sp. 1. (P1), *X. floridanus* (Xf), *Mycetosoritis* sp (M1), *Pheidole* sp. 2 (P2), *E. tuberculatum* (Et), *Azteca seriseasur* (As), *Cyphomyrmex rimosus* (Cr), *Strumigenys* sp.1, *Camponotus planatus*, *Pachycondyla harpax* y *Wasmania auropunctata* con ambientes de alta humedad que presentan alto porcentaje de materia orgánica y bajo porcentaje de rocas, es consistente con la descripción de que habitan en bosques húmedos o en ambientes con sombra (Santamaría *et al.*, 2009; Longino, 2007; Ward, 2013).

En la temporada después de lluvias (otoño-invierno) la presencia de las especies *Pseudomyrmex brunneus* (Pbr), *W. auropunctata* (Wa), *Xenomyrmex floridanus* (Xf) y *L. praedator* (Lp) en el ambiente interior abierto determina que son especies que tienen preferencias por ambientes sombreados con humedades altas y temperaturas bajas (Monteiro *et al.*, 2008, Ward, 2013). Sin embargo, estas especies se han reportado tanto en ambientes conservados como en ambientes perturbados (Flores-Maldonado y González-Hernández, 2005; Monteiro *et al.*, 2008; Salguero *et al.*, 2011; Ward, 2013). Las especies *Nylanderia broessi*, *Forelius pruinosus* y *Brachymyrmex depilis* son especies características de ambientes perturbados (Rojas-Fernández, 2001; Gúzman-Mendoza *et al.*, 2010; Salguero *et al.*, 2011; Ward, 2013), lo cual se corroboró en el presente estudio. Por otro lado, *Solenopsis geminata* (Sg), *Pheidole* sp. 1 (P1) y *Camponotus planatus* (Cp) se asociaron con el ambiente de borde. Lo anterior corrobora que el borde es una zona de transición donde se presentan características de ambientes adyacentes (López, 2004), que favorecen las necesidades de *S. geminata* y *C. planatus*, ya que habitan principalmente en ambientes perturbados con temperaturas altas y humedades

intermedias (Rojas-Fernández, 2001; Ward, 2013; Rodríguez-dLeón *et al.*, 2019) como las que se presentaron en los bordes en ambas temporadas. El resto de las especies estuvieron asociadas con ambientes de alta humedad y luz. En general estas especies habitan preferentemente en ambientes húmedos con diferente grado de perturbación (Phillips *et al.*, 2005; Flores-Maldonado y González-Hernández, 2005, Lozano-Zambrano *et al.*, 2009; Santarúa *et al.*, 2009; Ward, 2013). En el presente estudio, estas especies se asociaron principalmente con el ambiente interior abierto, pero también se les ha reportado en ambientes perturbados (Phillips *et al.*, 2005; Flores-Maldonado y González-Hernández, 2005, Ward, 2013), a excepción de *Azteca sericeasur* que es exclusiva de ambientes húmedos (Longino, 2007).

La estructura de la comunidad de hormigas presento variabilidad entre ambientes. En la temporada antes de lluvias la estructura de la comunidad de formícidos varió entre el 50% de los ambientes. Los ambientes que presentaron una mayor variación en la estructura son los ambientes perturbados caracterizados por presentar alto porcentaje de luz con altas temperaturas y alto porcentaje de rocas con respecto a ambientes sombreados con alta humedad y bajo porcentaje de rocas. Por otro lado, la estructura de la comunidad de formícidos fue similar entre el ambiente 2 con respecto al 3, 4 y 5. Esta similitud se le atribuye a que fue un ambiente donde se presentó una combinación de las características ambientales de los otros ambientes. Lo anterior sugiere que este ambiente puede ser considerado como una zona de transición conocida como borde, ya que se presentan características de diferentes ambientes, generando un gradiente de ambientes con distintas características abióticas y bióticas (Ries *et al.*, 2004; López-Barrera 2004; Tizón *et al.*, 2010), que a su vez influyen significativamente en las especies de formícidos (Andersen, 2000; Cerdá, 2001). En la temporada después de lluvias, la estructura de los formícidos fue diferente entre los ambientes, a excepción del ambiente 2 y 4. Esto corrobora la variabilidad ambiental que se presenta en un gradiente de perturbación, que a su vez favorece el establecimiento y la actividad de muchas especies (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Rodríguez-dLeón *et al.*, 2018). Por otra parte, la similitud de la estructura de la comunidad de formícidos se debe a que son

ambientes que comparten algunas características ambientales, como la alta incidencia de luz y temperatura, así como baja humedad.

En cuanto a las especies indicadoras en la temporada antes de lluvias, *F. pruinus* y *S. geminata* fueron indicadoras de ambientes con alto porcentaje de suelo desnudo y rocas con sombra. Esto se debe a que es un ambiente con una mezcla de perturbación y borde, lo que favorece la actividad de dichas especies, ya que se caracterizan por presentarse en ambientes con diferente grado de perturbados (Cuezco, 2000; Phillips *et al.*, 2005). La especie *E. ruidum* fue indicadora en el ambiente representado por poca luz con alta humedad relativa y materia orgánica y rocas con sombra, lo cual corresponde con su descripción de especie característica de bosques húmedos (Santamaría *et al.*, 2009). Las especies *F. pruinus*, *B. depilis*, *C. emeryi* y *M. floricola* son características de ambientes perturbados donde se presenta escasa cobertura vegetal y altas temperaturas (Cuezco, 2000; Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010; Ward, 2013). Esto se corroboró en el presente estudio, ya que fueron especies indicadoras del ambiente perturbado. La presencia de *Monomorium floricola* sugiere una alerta a los ambientes adyacentes, ya que es una especie exótica, que tiene un impacto importante al ser depredadoras de huevos de mariposas nativas (ISSG, 2000) y de gusanos de seda (Wetterer, 2009). Las especies *C. pilosa*, *E. ruidum* y *M. smithii* son indicadoras de ambientes representados en ambientes con sombra donde se presenta alta humedad relativa y rocas. En el caso de *C. pilosa* anida en una variedad de hábitats, que incluyen bosques mésicos y montanos, debajo de rocas y en tallos de plantas (Lokin & Oliver, 2016), mientras que *M. smithii* se encuentra desde áreas abiertas y perturbadas, bosques húmedos, bosques tropicales sub-decíduos (Mackay *et al.*, 2004). *E. ruidum* también se encuentra en una variedad de hábitats con humedad. El estudio refuerza el conocimiento que se tiene sobre las preferencias de ambientes de estas tres especies.

Los estudios sobre la variación ambiental reportan que la temperatura es el parámetro más importante para la comunidad de Formicidae (Rojas-Fernández, 2001; Bollazi & Roces, 2007; Chong & Lee, 2009), lo cual se corroboró en el presente estudio. Sin embargo, en este trabajo se mostró que la luz y el porcentaje

de rocas también son determinantes para algunas especies de hormigas. En el caso de la luz es consistente con algunos trabajos donde señalan que es importante dicha variable para la respuesta del forraje de las hormigas, ya puede influir en el aumento de la diversidad de hábitats en los ambientes (Dáttilo y Dyer, 2014). Al presentarse variación en los niveles de luz afecta el crecimiento y supervivencia de muchas plantas, creando un mosaico de comunidades vegetales representadas por diferentes estructuras y etapas de sucesión (Montgomery, 2004). Estos efectos de heterogeneidad en la estructura de las plantas influyen en el nicho espacial de muchas hormigas. Por otra parte, las rocas han sido poco estudiadas con la asociación de las hormigas, a pesar de que es una variable fundamental para muchas de las especies que tienen sus nidos bajo rocas o cercas de estas e incluso se ha observado que muchas hormigas anidan preferentemente debajo de rocas planas en ambientes con temperaturas bajas, porque tienen un calor específico bajo cuando están secas calentándose más rápido que el suelo circundante (Lindgren & MacIsaac, 2002). Estas tres variables ambientales fueron significativas para 18 especies de hormigas, es decir que su estructura se asoció con alguna o varias variables.

Las especies *Nylanderia broessi*, *Brachymyrmex depilis* y *S. geminata* caracterizadas exclusivamente en ambientes abiertos estuvieron asociadas principalmente con rocas (> 17%), con un alto porcentaje de luz (> 60%) y temperaturas mayores a 26 °C. Esta asociación se le atribuye a que son especies características de climas cálidos con tolerancia a la perturbación del ambiente (Rojas-Fernández, 2001; Gúzman-Mendoza *et al.*, 2010; Salguero *et al.*, 2011; Ward, 2013). Las especies *Odontomachus laticeps*, *Pseudomyrmex brunneus*, *Ectatoma ruidum*, *E. tuberculatum*, *P. pallidus* y *Wasmannia auropunctata* son generalistas, presentándose en ambientes con diferentes grados de perturbación (Ward, 2013; Salguero *et al.*, 2011; Bhatkar, 1992; Fontalvo-Rodríguez & Domínguez-Haydar, 2009). El estudio corroboró que son especies generalistas, pero determinó que están asociadas principalmente a ambientes donde se presentan desde un bajo hasta un intermedio porcentaje de luz (20 a 50%), con poco porcentaje de rocas (1 a 5%) y temperaturas que oscilan entre los 25 y 26 °C.

La especie *F. pruinosus* fue determinada como generalista y se asoció con ambientes de altas temperaturas que oscilan entre los 25 y 26, pero que presentan bajo porcentaje de rocas. Esto corrobora su biología ya que se caracteriza por habitar en ambientes áridos y semiáridos con preferencias en zonas de poca cobertura vegetal (Cuezco, 2000), así como en sistemas agrícolas (Phillips & Sánchez-Ramos, 2005; Flores-Maldonado & González-Hernández, 2005). Además, es una especie con una gran tolerancia a las altas temperaturas (Fitzpatrick *et al.*, 2014), raramente se llegan a presentar en regiones muy húmedas (Cuezco, 2000). Por otro lado, la especie *Labidus praedator* se determinó de hábitos especialistas, ya que está asociada principalmente con ambientes de temperaturas por debajo de los 25 °C, con un bajo porcentaje de rocas y luz. Esto no es consistente con su biología, ya que es considerada una especie generalista que se encuentra en diversos ambientes, desde pastizales abiertos hasta bosques (Monteiro *et al.*, 2008). Esta especie con dispersión nómada, es correlacionada con la baja humedad ambiental (Monteiro *et al.*, 2008). Además, la temperatura parece ser el principal factor limitante para la colonización y forrajeo de las hormigas cazadoras, ya que abandonan o desvían los senderos cuando las temperaturas son extremas (Meisel, 2006). Lo anterior indica que aún es necesario realizar más estudios para determinar con mayor exactitud la biología de la especie.

El análisis de nicho ecológico a través de la medición simultánea de variables ambientales en un gradiente de perturbación permite definir ambientes favorables para las especies. Estos modelos al combinarse con predicciones climáticas, permiten estimar la dinámica poblacional de las hormigas en otros sitios, con el objetivo de analizar los efectos de la variación ambiental en las comunidades (Pulliam, 2000) de hormigas. Sin embargo, es necesario poner a prueba la respuesta de las especies de la familia Formicidae en otros ambientes similares, para determinar la existencia de más especies que se pueden emplear como indicadores de los cambios de perturbación, como en el caso de *S. geminata*, *Nylanderia broessi*, *Brachymyrmex depilis* y *F. pruinosus* en el presente estudio.

8. CONCLUSIÓN

En conclusión, esta investigación corrobora que la biología de cada especie determina la estructura y la actividad de la comunidad de hormigas en función de su respuesta a la variabilidad microclimática que se presenta en un gradiente de perturbación.

La mayor riqueza de especies se presentó en ambientes más extremos en temperatura y humedad. Esto fue más notable en la temporada antes de lluvias.

La dominancia es más alta en ambientes con luz y temperaturas altas, mientras que la diversidad es mayor en ambientes sombreados con alta humedad. Esto fue evidente en ambas temporadas climáticas.

En la temporada seca la especie *Forelius pruinosus* fue exclusiva de ambientes perturbados. Esto se confirmó con el valor indicador. En consistencia con estudios previos, la especie *Azteca seriseasur* solo se capturó en ambientes húmedos.

Después de lluvias otras dos especies (*Brachymyrmex depilis* y *Nylanderia broessi*) se asociaron con el ambiente perturbado.

La especie *Solenopsis geminata* fue la habitante mejor representada en ambientes de borde. Esto se confirmó con el valor indicador.

La estructura de la comunidad de los formícidos presentó un contraste mayor entre ambientes después de las lluvias.

La especie *Ectatomma ruidum* en temporada seca fue indicadora de frontera con ambientes conservados.

Después de lluvias se incrementó el número de especies indicadoras entre los diferentes ambientes. Además, se presentaron especies detectoras.

Esta investigación reafirma que la temperatura y la luz son las variables más importantes para las comunidades de formícidos. El porcentaje de rocas es una variable que también influyó significativamente en la respuesta de las hormigas, inclusive mayor que la luz.

La actividad diurna de las especies presento variaciones asociadas a los diferentes microclimas que se presentan a lo largo de un gradiente de perturbación.

9. LITERATURA CITADA

- Aguilar, C., E. Martínez y L. Arriaga. 2000. Deforestación y fragmentación de ecosistemas: qué tan grave es el problema en México. CONABIO. Biodiversitas 30: 7-11.
- Álvarez, J., R.A. Medellín, A. Oliveras, H. Gómez y O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México una amenaza para la biodiversidad. CONABIO, Instituto de Ecología-UNAM, SEMARNAT. México, DF. 503 p.
- Alonso, L. E. y J. D. Agosti. 2000. Biodiversity studies monitoring, and ants: An Overview, 18 p. en D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds. Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Smithsonian Institution Press.
- Andersen, A. N. 2000. The Ants of Northern Australia: A Guide to the Monsoonal Fauna Collingwood, Victoria: CSIRO Publishing. Australia. 106 p.
- Andersen, A. N. y G. P. Sparling. 1997. Ants as Indicators of Restoration Success: Relationship with Soil Microbial Biomass in the Australian Seasonal Tropics. Restoration Ecology, 5(2): 109-114.
- Andersen, A. N. 1990. The use of ant communities to evaluate change I Australian terrestrial ecosystems: a review and recipe. Ecol. Soc. Australia 16: 347-357.
- Ambrecht, I. y P. Ulloa-Chacón. 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombiano y sus matrices. Biotropica, 31(4): 646-653.
- Bhatkar, A. P. 1992. Mating success in *Monomorium minimum* (Hymenoptera: Formicidae). J. Kansas Entomol. Soc. 65: 244-250.
- Beever, E. A. y Herrick, J. E. 2006. Effects of feral horses in Great Basin landscapes on soils y ants: direct and indirect mechanisms. Journal of Arid Environments 66(1): 96-112.
- Beh, E. J. 2000. Simple correspondence analysis: a bibliographic review. International Statistical Review, 72(2), 257-284.
- Bolger, D. T. 2007. Spatial and temporal variation in the Argentine ant edge effect: Implications for the mechanism of edge limitation. Biological Conservation 136, 295-305.
- Bollazzi, M. y Roces, F. 2007. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. Animal Behaviour 74(5): 1349-1355.
- Brown, J. S. 2000. Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. pp. 181-214. In: Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J.

- A. The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell 105 Science Ltd. Oxford, Inglaterra.
- Bustamante, R.O. y A. A Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo*. 11(1): 58-63.
- Bustos J., P. y Ulloa-Chacón. 1996-1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de biología tropical*, 45(1): 259-266.
- Calle, Z., N. Henao-Gallego, C. Giraldo, y I. Armbrecht. 2013. A Comparison of vegetation and ground-dwelling ants in abandoned and restored gullies and landslide surfaces in the western Colombian Andes. *Restoration Ecology* 21: 729-735.
- Cerdá, X. 2001. Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etologia* 9: 15-27.
- Chanatásig-Vaca, C. I., E. Huerta-Lwanga, P. Rojas-Fernández, A. Ponce-Mendoza, J. Mendoza-Vega, A. Moron-Ríos, H. Van der Wal y B. B. Dzib-Castillo. 2011. Efecto del uso del suelo en las hormigas (Formicidae: Hymenoptera) de Tikinmul, Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 27:441-461.
- Challenger, A., R. Dirzo. 2008. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, p. 37-73.
- Chapin, S. F., S. Zavaleta, V. Eviners, R. Naylor, P. Vitousek, H. Reynolds, D. Hooper, S. Lavorel, O. Sala, S. Hobbie, M. Mack y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chong, K. F., and C. Y. Lee. 2009. Influences of temperature, relative humidity and light intensity on the foraging activity of field populations of the longlegged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 54: 531-539.
- CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA-FCF-UANL. 2007. Análisis de vacío y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura A.C, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- CONAGUA. 2010. Comisión Nacional del Agua. Servicio Meteorológico Nacional. Proyecto bases de datos climatológicos. Gómez Farías. Consultado: 15/10/2015 en

http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=166:tamaulipas&catid=14&Itemid=2

- Crist, T. O. 2009. Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecological News* 12: 3-13.
- Cuevas, M. L., A. Garrido, J. L. Pérez D. y D. I. González. 2010. Procesos de cambio de uso de suelo y degradación de la vegetación natural. Pp. 96-103 In: Cotler Á. H. (coordinadora). Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y Priorización. SEMARNAT, INE. México.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology*, 35:197-277.
- Dáttilo, W. y L. Dyer. 2014. Canopy Openness Enhances Diversity of Ant-Plant Interactions in the Brazilian Amazon Rain Forest. *Biotropica*, 46(6): 712-719.
- Del Toro, I.M. Vázquez, W.P. Mackay, P. Rojas y R. Zapata-Mata. 2009. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Tabasco: explorando la diversidad de la mirmecofauna en las selvas tropicales de baja altitud. *Dugesiana*, 16(1): 1-14.
- Dolédec, S., D. Chessel, y C. Gimaret. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81: 2914–2927.
- Dominguez-Haydar, Y. y I. Armbrrecht. 2010. Response of Ants and Their Seed Removal in Rehabilitation Areas and Forest at El Cerrejón Coal Mine in Colombia. *Restoration Ecology* 19(201): 178-184.
- Estrada, C.M. y F.C. Fernández. 1999. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). *Rev. Biol. Trop.* 47: 189-201.
- Fitzpatrick, G., M. C. Lanan, and J. L. Bronstein. 2014. Thermal tolerance affects mutualist attendance in an ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 176: 129-138.
- Fletcher, R.J. Jr., 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74: 342-352.
- Flores-Maldonado, K.Y. 2000. Mirmecofauna de Huertos en Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Edo. De México. 97 p.
- Flores-Maldonado, K. Y. y H. González-Hernández, 2005. La mirmecofauna en árboles de mango. pp. 483-488. In: G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (Eds.). Historia natural de la reserva de la biosfera El cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas, México.

- Fontalvo-Rodríguez, L., y Y. Domínguez-Haydar. 2009. *Ectatomma ruidum* (Roger) como indicadora de diversidad de hormigas cazadoras (Hymenoptera: Formicidae) y relación con estructura vegetal en parches de bosque seco del Caribe colombiano. *Intropica* 4: 29-39.
- Frazer, G. W., C. D. Canham y K. P. Lertzman. 1999, Gap Light Analyzer (GLA), Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gallego, M. C., J. Montoya & I. Armbrrecht. 2009. ¿Es la sombra benéfico para la diversidad de hormigas y peso del café? Una experiencia en Pescador, Cauca, Colombia. ISSN 0123 – 3068. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 13 (2): 106-116
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la Biosfera y otras áreas protegidas de México. Publicación de SEMARNAP y CONABIO. México. 159 p.
- Gallego-Ropero, M. C. y B. Salguero. Ensamblaje de hormigas del bosque seco tropical, jardín botánico de Cali. *Colombia Forestal*, 18(1): 139-150.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicinae in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(25): 13678-13683.
- Halffter, G. 2011. Reservas de la Biosfera: Problemas y Oportunidades en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27(1): 177-189.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 355 p.
- IMTA, Conabio, GECI, Aridamérica, The Nature Conservancy. 2007. Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad. Prioridades en México, Jiutepec, Morelos. 72 p.
- INAFED, 2010. Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. SEGOB Secretaría de Gobernación. Consultado: 1/11/2015 en <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM28tamaulipas/municipios/28011a.html>
- INEGI. 2010. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Consultado: 28/04/2015 en <http://cuéntame.inegi.org.mx/monografias/información/tam/población/default.aspx?tema=me&e=28>

- Invasive Species Specialist Group (ISSG). 2000. Global Invasive Species Database. *M. floricola*. Consultado: 28/12/2018 en <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=1755>
- Jaffe, K. J. Lattke y E. Pérez. 1993. El mundo de las hormigas. Ed. Equinoccio, Universidad Simón Bolívar, Caracas Venezuela. 196 p.
- Jellinek, S., D. A., Driscoll y J. B. Kirkpatrick, 2004. Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral Ecology* 29: 294–304.
- Johnson, E. A. y K.M. Catley. 2005. Life in the Leaf Litter. Center for Biodiversity and Conservation, American Museum of Natural History, New York. 25 p.
- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo y J.L., Ganade, G., 1997. Edge related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. In: Laurance, W.F., Bierregard, R.O. (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. 33-54 p.
- Kaspari, M. y M. D. Weiser. 2000. Ant activity along moisture gradients in a neotropical forest. *Biotropica* 32(4a): 703-711.
- Lachaud, J. P. & García, J. A. 1999. “Biodiversidad de la mirmecofauna (Hymenoptera:Formicidae) en los agroecosistemas de café y cacao en Chiapas, México: Enfoque sobre las subfamilias Ponerinae y Cerapachyinae”, XXXIV Congreso Nacional de Entomología. 79–82 pp.
- Laurence, W. F., H. E. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, J. E. Ribeiro, J. P. Giraldo, y S. D'Angelo. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(50): 19010-19014.
- Laurence, W.F. 2000. Mega-development trends in the Amazon: implications for global change. *Environmental Monitoring and Assessment*, 61: 113-122.
- Lawton, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong, D.R. Jr., Simberloff, D., Abele, L.G. and Thistle, A.B. eds. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp. 67-101.
- Lawton, J. H. 1995. Population dynamic principles, p.147-163. In J. H. Lawton, R M May (eds) *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford. 248 p.
- Lindgren, B. S., and A. MacIsaac. 2002. A preliminary study of ant diversity and of ant dependence on dead wood in central interior British Columbia, pp. 111-119. In P. J. Shea, W. F. Laudenslayer, B. Valentine, C. P. Weatherspoon, and T. E. Lisle [eds.], *Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. USDA Forest Service

General Technical Report PSW-GTR-181. Department of Agriculture Forest Service, Albany, CA.

- Longino, J. T. 2007. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the aurita group. *Zootaxa* 1491: 1-63.
- López-Barrera, F. y A.C. Newton. 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 217(1): 67-79.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* 13(1): 67-77.
- Lozano, F.H., P. Ulloa y I. Armbrrecht. 2009. Hormigas: Relaciones Especies-área en Fragmentos de Bosque Seco Tropical. *Neotropical Entomology* 38(1):044-054.
- Mackay, W. P., E. E. Mackaey, J. F. Perez, L. I. Valdez y P. Vielma. 1985. Las hormigas del estado de Chihuahua, México: El género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 11(1): 39-54.
- MacGown, J. A. & T. T. Lockley. 2009. Ants of Horn Island, Jackson County, Mississippi. In: *Ants (Formicidae) of the Southeastern United States*. MacGown, J.A. Mississippi Entomological Museum. <http://mississippientomologicalmuseum.org.msstate.edu/Researchtaxapages/Formicidaepages/faunal.lists/HornIsland.Ants.htm>
- MacGown, J.A. 2013. *Ants (Formicidae) of the Southeastern United States*. http://mississippientomologicalmuseum.org.msstate.edu/Researchtaxapages/Formicidaepages/Identification.Keys.htm#.VkQab_kvflU.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford, United Kingdom. 256 p.
- Mehdiabadi, N. J., and T. R. Schultz. 2010. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Myrmecol. News*. 13: 37-55.
- Meisel, J. E. 2006. Thermal ecology of the neotropical army ant *Eciton burchellii*. *Ecol. Appl.* 16: 913-922.
- Monger, H. C. y Bestelmeyer, B. T. 2006. The soil-geomorphic template and biotic change in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 65(2): 207-218.
- Monteiro, A. F., E. R. Sujii, and H. C. Morais. 2008. Chemically based interactions and nutritional ecology of *Labidus praedator* (Formicidae: Ecitoninae) in an agroecosystem adjacent to a gallery forest. *Rev. Bras. Zool.* 25: 674-681.

- Montgomery, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology*, 24 (155-167).
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- Pacheco, J.A. 2007. The new world thief ants of the genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae). Ph. D. Thesis, University of Texas at El Paso, Texas.
- Palacio-Prieto, J.L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vásquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo, F. González. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Invest. Geog.* 43: 183-203. ISSN 0188-4611.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L.A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B.J., Parks, C.G., Rew, L.J. & Seipel, T. (2009) Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7: 479-486.
- Phillips, Jr., S., G. Sánchez-Ramos, and R. Jusino-Atresino. 2005. Hormigas indicadoras de disturbio., pp. 489-496. *In* G. Sanchez-Ramos, P. Reyes-Castillo and R. Dirzo [eds.], *Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México*. Universidad Autónoma de Tamaulipas, México.
- Primack, R.B., D. H.A. Galleti y I. Ponciano. 1998. *Timer, Tourists and Temples*. Island Press, Washington, DC. 426 p.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- Ramírez, M., Chacon, P., Armbrrecht, I. & Calle, Z. 2001. Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. *Caldasia*. 23(2), 523-536.
- Redolfi, I., A. Tinaut, F. Pascual y M. Campos. 2004. Densidad de nidos de la comunidad de hormigas (Formicidae) en tres olivares con diferente manejo agronómico en Granada, España. *Ecología Aplicada*, 3(1): 73-81.
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. y Sisk, T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491–522.

- Rivera, L., y I. Ambrecht. 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, sol y bosques de Risaralda. *Rev. Colomb. Entomol.* 31: 89-96.
- Rodríguez-dLeón, I., C. S. Venegas-Barrera., M. Vásquez-Bolaños, A. Correa-Sandoval y J. V. Horta-Vega. 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.
- Rojas-Fernández, P. 2001. Las Hormigas del suelo en México: Diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), Número especial (1): 189-238.
- Ruiz C, E., D. R. Kasparyan, J. M. Coronado B, S. N. Myartseva, V. A. Trjapitzin, S. G. Hernández A, and J. García J. 2010. Himenópteros de la Reserva “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Dugesiana* 17(1):53–71.
- Santamaría, C., Y. Domínguez-Hayder y I.Ambrecht. 2009. Cambios en la distribución de nidos y abundancia de la hormigas *Ectatomma ruidum* (Roger 1861) en dos zonas de Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10(2): 10-18.
- Salguero, B., I. Ambrecht, and H. Hurtado. 2011. *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae): ¿Unicolonial o multicolonial?: en el valle geográfico del río Cauca. *Rev. Colomb. Entomol.* 37: 279-288.
- Sánchez-Ramos, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo. 2005. Historia natural de la reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas, 732 pp.
- Sánchez-Ramos, G., E. González-Hernández, A.C. Sepúlveda-Lerma y H. Zamora-Treviño. 1990. La Reserva de la biosfera “El Cielo” plan de administración y programa de investigación científica. *BIOTAM*. 2: 1-9.
- Santos, T. y J. L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15(2): 3-12.
- SINAP, 2001. SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES. Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas. Consultado: 23/09/2015 en <http://viveelcielo.tamaulipas.gob.mx/reserva/>
- Sobrinho T.G. y J. H. Schoereder. 2007. Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodivers Conserv* 16: 1459-1470.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. Available from: www.statsoft.com.

- Suarez, A.V., D.T. Bolger, y T. J. Case. 1998. The effects of fragmentation and invasion on the native ant community in coastal southern California. *Ecology* 79: 2041–2056.
- Tizón, F., V.D. Peláez & O. R. Elía. 2010. Efecto de los cortafuegos sobre el ensamble de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en una región semiárida, Argentina. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 100(3): 216-22.
- Torres, J. 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 16: 296-303.
- Torres-Contreras, H. y R. A. Vásquez. 2004. A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 51(3): 265-270.
- Underwood, E. y B.L. Fisher. 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132(2): 166-182.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez y V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological conservation* 132(1): 61-75.
- Urrutia-Escobar, M.X. y I. Armbricht. 2013. Effect of two agroecological management strategies on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity on coffee plantations in southwestern Colombia. *Environ. Entomol.* 42(2): 194-203.
- Vasconcelos, L.H., M.S. J. Vilhena, W. E. Magnusson y A. L. K. Albernaz. 2006. Long-term effects of forest fragmentation on Amazonia ant communities. *Journal of Biogeography* 33, 1348-1356.
- Ward, P. S. 2000. Broad scale patterns of diversity in Leaf Litter ants communities. En: Agosti, D. J., D. Majer, L. E. Alonso & T. R. Schultz (Eds). *Ants: Standards methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. p 99-121.
- Ward, P. S., 2013. AntWeb: Ants of California. Consultado: 23/08/2018. <https://www.antweb.org/>
- Wetterer, J. K. 2009. Worldwide spread of the flower ant, *Monomorium floricola* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 13: 19-27.