



Universidad Veracruzana

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FORESTALES

Región Xalapa

Maestría en Ciencias en Ecología Forestal

Respuesta de los patrones de alfa y beta taxonómica a la  
variación de ambientes representativos de la microcuenca  
del río Naolinco, Veracruz

Tesis para obtener el grado de Maestro en  
Ciencias en Ecología Forestal

Presenta:

**Rafael Sánchez Gregorio**

Directora:

Dra. Claudia Álvarez Aquino

Co-Director:

Dr. Jorge E. Valenzuela González

Asesores:

Dr. Gibran R. Pérez Toledo

Dra. Luz A. Sánchez Landero

Octubre de 2024

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”



Universidad Veracruzana

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FORESTALES  
Región Xalapa

Maestría en Ciencias en Ecología Forestal

*Respuesta de los patrones de alfa y beta taxonómica a la variación  
de ambientes representativos de la microcuenca del río Naolinco,  
Veracruz*

Tesis para obtener el grado de Maestro en  
Ciencias en Ecología Forestal

Presenta:  
Rafael Sánchez Gregorio

Directora:  
Dra. Claudia Álvarez Aquino

Co-Director:  
Dr. Jorge E. Valenzuela González

Asesores:  
Dr. Gibran R. Pérez Toledo  
Dra. Luz A. Sánchez Landero


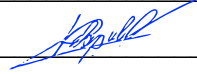




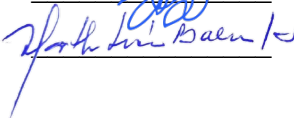


Universidad Veracruzana  
Instituto de Investigaciones Forestales

Aprobación del documento final de tesis de grado:

**“Respuesta de los patrones de alfa y beta taxonómica a la variación de ambientes representativos de la microcuenca del río Naolinco, Veracruz”**

Realizada por el alumno C. Rafael Sánchez Gregorio, bajo la dirección del Comité particular de tesis y aprobada por el Comité Revisor. Ha sido aceptada como requisito parcial para obtener el grado de: **Maestro en Ciencias en Ecología Forestal.**

	<b>Nombre</b>	<b>Firma</b>
<b>Co-Directora Interna</b>	Dra. Claudia Álvarez Aquino	 _____
<b>Co-Director Externo</b>	Dr. Jorge E. Valenzuela González	 _____
<b>Asesores</b>	Dr. Gibran R. Pérez Toledo	 _____
	Dra. Luz A. Sánchez Landero	 _____
<b>Comisión Revisora</b>	Dra. Beatriz del S. Bolívar Cime	 _____
	Dr. Miguel Ángel García Martínez	 _____
	Dra. Martha Lucia Baena Hurtado	 _____

Xalapa, Ver. enero del 2025



Universidad Veracruzana  
Instituto de Investigaciones Forestales

---

## DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Rafael Sánchez Gregorio como estudiante de la Maestría en Ciencias entre agosto del 2022 y enero del 2025, bajo la supervisión de la Dra. Claudia Álvarez Aquino y Dr. Jorge E. Valenzuela González.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Rafael Sánchez Gregorio

Co-Director de tesis: Dra. Claudia Álvarez Aquino

Co-Director de tesis: Dr. Jorge E. Valenzuela González



# **Acta de aprobación de tesis**

## **Derechos de autor**

## **Agradecimientos**

A mis directores, Dra. Claudia Álvarez Aquino y Dr. Jorge E. Valenzuela González, por aceptar este reto junto a mí, por su guía constante y por ayudarme a superar cada desafío que surgió durante esta investigación.

A mis asesores, Dr. Gibran R. Pérez Toledo y Dra. Luz A. Sánchez Landero, por sus valiosas aportaciones, su paciencia infinita y su pasión por compartir conocimiento, lo que enriqueció profundamente este proyecto.

Al M. C. Javier Tolome Romero, por su indispensable apoyo en campo; a la Biol. Dora L. Martínez Tlapa, por su orientación en la identificación de especies y a ambos por las inolvidables experiencias vividas durante las colectas.

A la M.C. Claudia Gallardo Hernández, por su valiosa contribución en la realización del listado florístico de los diferentes ambientes estudiados.

A la I. Q. Daniela Cela Cadena y Q. F. B. Ariadna Martínez Virués, por su asesoramiento en laboratorio, el cual fue esencial para este proyecto.

A la Dra. Viridiana Vega Badillo, por brindarme su apoyo y facilitarme el acceso a la colección entomológica, espacio clave para la realización de este proyecto.

A mi mascota, Tery, por ser un apoyo emocional constante en los momentos más retadores.

A todos ustedes, mi más sincero agradecimiento por ser una parte esencial de mi formación profesional y personal.

# Índice

Acta de aprobación de tesis.....	3
Derechos de autor .....	3
Agradecimientos.....	3
Resumen.....	8
1. Introducción .....	9
2. Marco teórico .....	12
2.1 Coberturas forestales y uso de suelo de la microcuenca de Naolinco.....	12
2.2 Medidas de biodiversidad como herramienta en estudios de fragmentación .....	16
2.3 Hormigas como organismos bioindicadores en ecosistemas fragmentados .....	19
3. Pregunta de investigación.....	21
4. Hipótesis.....	21
5. Objetivo general y específicos .....	21
5.1 Objetivo general.....	21
5.2 Objetivos específicos.....	21
Objetivo 1:.....	21
Objetivo 2:.....	21
Objetivo 3:.....	22
Objetivo 4:.....	22
6. Materiales y métodos .....	22
6.1 Sitio de estudio.....	22
6.2 Caracterización vegetal y edáfica de los ambientes .....	24
6.3 Muestreo de Hormigas .....	27
6.4 Análisis de datos.....	29
6.4.1 Diferencias en la estructura vegetal y edáfica entre ambientes.....	29
6.4.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas .....	29
6.4.3 Relación de las variables estructurales con la diversidad de hormigas.....	31
7. Resultados .....	33
7.1 Composición vegetal y cambios estructurales entre los cuatro ambientes .....	33
7.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas .....	37
7.3 Relación de las variables estructurales con la diversidad de hormigas.....	42
7.4 Hormigas como bioindicadores de hábitat.....	50

8. Discusión .....	52
8.1 Composición vegetal y estructural .....	53
8.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas .....	55
8.3 Efectos de los parámetros ambientales sobre la diversidad de hormigas .....	60
8.4 Hormigas como bioindicadores de hábitat .....	63
9. Conclusiones .....	65
Referencias .....	67
Anexos .....	80

## Índice de figuras

Figura 1. Mapa de sitio con la distribución de los diferentes ambientes encontrados en la microcuenca del río Naolinco.....	24
Figura 2. Relación de los ambientes entre los parámetros locales basados en distancias euclidianas. ....	35
Figura 3. Boxplot para parámetros ambientales locales en diferentes ambientes (BMM, VS, PC, Pt): estructura forestal (a), estructura edáfica y altitud (b). ....	37
Figura 4. Gráfico de intersección de especies de hormigas presentes en cuatro tipos de ambientes dentro de la microcuenca del río Naolinco.....	38
Figura 5. Comparaciones de tres niveles de diversidad alfa taxonómica de hormigas entre diferentes ambientes. ....	39
Figura 6. Dendrograma de disimilitud basado en el índice de Sørensen para las comunidades de hormigas en distintos ambientes. ....	40
Figura 7. Contribuciones relativas de los componentes de recambio y anidamiento para la diversidad beta taxonómica de Sørensen entre ambientes.....	41
Figura 8. Biplot de análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando los parámetros ambientales de los sitios como matriz explicativa.....	43
Figura 9. Regresión lineal entre la riqueza estimada de hormigas (Jackknife I) y parámetros de la estructura vegetal, edáfica y altitud.....	44



Figura 10. Regresión lineal entre la diversidad de orden 1 ( $q^1$ ) y parámetros de la estructura vegetal, edáfica y altitud. ....	46
Figura 11. Regresión lineal entre la dominancia de hormigas ( $q^2$ ) y parámetros de la estructura forestal, edáfica y altitud. ....	48

## Índice de tablas

Tabla 1: Características de los ambientes de estudio: fragmentos de Bosques mesófilos (BMM), Vegetación secundaria (VS), plantaciones de Ciprés (PC) y Potreros (Pt). ....	22
Tabla 2: Especies dominantes por ambiente: calculados por el Índice del valor de importancia (IVI). Para la plantación de cipreses (PC) solo se menciona el número de individuos en los transectos y para los potreros (Pt) el número y especie de los individuos presentes. ....	33
Tabla 3. Modelo de regresión lineal para la estimación de la riqueza de especies de hormigas (Jackknife 1) en función de parámetros ambientales locales y altitud. ....	44
Tabla 4: Modelo de regresión lineal para la estimación de la diversidad de orden 1 ( $q^1$ ) en función de parámetros ambientales locales y altitud. ....	47
Tabla 5: Modelo de regresión para la estimación de la diversidad de orden 2 ( $q^2$ ) en función de parámetros ambientales locales y altitud. ....	48
Tabla 6. Valor indicador "IndVal" para especies de hormigas en cuatro ambientes (BMM, VS, PC, Pt). ....	50

## Resumen

La fragmentación del hábitat y el cambio de uso de suelo son problemas ecológicos críticos que afectan la biodiversidad, especialmente en ecosistemas tropicales. La conversión de biomas nativos hacia coberturas más simplificadas altera la estructura del paisaje y modifica las comunidades biológicas. El objetivo del estudio se centró en evaluar el impacto de los cambios en la cobertura vegetal sobre las comunidades de hormigas en la microcuenca del río Naolinco, utilizando índices de diversidad taxonómica: alfa (riqueza, equidad y dominancia) y beta (recambio y anidamiento). También se analizaron parámetros de la estructura vegetal, edáfica y la altitud con el fin de evaluar su efecto sobre las comunidades de hormigas. Se analizó la fidelidad y especificidad de las especies de hormigas para identificar posibles bioindicadores de hábitat. Los resultados mostraron que los remanentes de bosque mesófilo de montaña (BMM) y los potreros presentaron los mayores valores de riqueza, aunque difirieron en equidad y dominancia. Las áreas de vegetación secundaria se posicionaron con valores intermedios, mientras que las plantaciones de ciprés fueron los ambientes más pobres y con mayor dominancia. En términos de diversidad beta, la disimilitud fue mayor entre el BMM y el resto de los ambientes, especialmente con los potreros. La altitud fue el factor ambiental más relevante, modelando los tres niveles de diversidad taxonómica. El estudio resalta cómo la fragmentación y los cambios en las coberturas vegetales impactan sobre la estructura y composición de las comunidades de hormigas en la microcuenca del río Naolinco. Los resultados indican que los remanentes de bosque, como el BMM, actúan como refugios clave para la biodiversidad, mientras que los potreros y las plantaciones de ciprés tienden a simplificar las comunidades de hormigas, favoreciendo especies generalistas. Estos hallazgos resaltan la importancia del manejo de los cambios de coberturas vegetales en ambientes fragmentados, enfatizando la importancia de preservar la conectividad ecológica y los manejos de reforestación.

# I. Introducción

La pérdida de hábitat, impulsada principalmente por actividades antropogénicas, ha transformado los paisajes naturales en mosaicos de áreas con diferente cobertura vegetal. Esta transformación afecta significativamente a las comunidades bióticas, tanto a nivel local como paisajístico, y constituye una problemática documentada en numerosos países, incluyendo México (Driscoll *et al*, 2013; Lasmar *et al*, 2021). Los cambios en la extensión y la estructura de la vegetación no solo alteran la composición de los ecosistemas, sino que también influyen en las respuestas de las comunidades de organismos y en sus interacciones ecológicas (Martín-Devasa *et al*, 2022). En el caso de Veracruz, un estado reconocido por su alta biodiversidad, con 18 tipos de vegetación diferentes, muchos de ellos con especies endémicas es un claro ejemplo de esta problemática (CONABIO, 2021). Sin embargo, en los últimos 30 años se ha observado una marcada fragmentación y cambio de uso de suelo, los cuales han reducido la cobertura vegetal original, dando lugar a remanentes dispersos en el paisaje (Hernández-Pérez *et al*, 2022).

Un caso representativo de esta situación se encuentra en la microcuenca del río Naolinco, localizada en la región montañosa del centro de Veracruz. Este paisaje, antes dominado por una cobertura de bosque mesófilo de montaña, se encuentra actualmente transformado en un mosaico dinámico con diferentes usos de suelo, tanto forestales como agrícolas y urbanos (Juan-Rodríguez, 2024; Espinoza-Guzmán *et al*, 2018). Estos cambios reflejan procesos globales, como la conversión en el uso de suelo y el abandono de tierras, resultado de la migración de la población hacia el extranjero (Barrera-Bernal *et al*, 2024). Este fenómeno de migración ha favorecido procesos de restauración pasiva, permitiendo la regeneración de bosques secundarios, comúnmente dominados por *Alnus acuminata* Kunth 1817, en áreas previamente deforestadas (Trujillo-Miranda *et al*, 2021). Estos nuevos parches forestales, aunque con menor composición florística que el bosque original, contribuyen a la conectividad del paisaje y ofrecen refugio temporal para diversas especies (Pérez-Cardenas *et al*, 2021). Sin embargo, la falta de manejo planificado y la presión sobre otros usos del suelo limitan su potencial para mitigar completamente los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat.

Como consecuencia de este proceso, ha surgido la necesidad de medir el efecto de la fragmentación sobre la biodiversidad. Sin embargo, esto representa un gran desafío dado que los diferentes ambientes albergan una enorme cantidad de taxones y estudiar cada uno de ellos sería una tarea casi imposible. En este contexto, es más eficaz seleccionar organismos con mayor capacidad de respuesta a los cambios dentro del hábitat, como en el caso insectos (Parmar *et al*, 2016; Rohyani, 2020). Entre estos organismos, las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) destacan por presentar una alta biomasa en ambientes tropicales, agregando su papel como ingenieros del suelo, así como su participación en complejas redes tróficas (Hölldobler & Wilson., 1990). Estas características, sumadas a su capacidad para responder rápidamente a los cambios ambientales, las convierten en indicadores ecológicos efectivos para evaluar los efectos de la fragmentación y el cambio en el uso de suelo (Costa & Schmidt, 2022).

Dado su papel clave como bioindicadores, las hormigas pueden facilitar el análisis de la diversidad taxonómica entre fragmentos de vegetación, ofreciendo una visión más precisa del impacto de la fragmentación a nivel local (Arnan *et al*, 2015). Partiendo de ello, se han empleado diferentes herramientas para estimar el efecto de estos cambios sobre la diversidad biológica, la cual se mide comúnmente mediante estimadores como la diversidad alfa y beta, ampliamente utilizados en estudios de ecología de paisajes (Moreno *et al*, 2009). La diversidad alfa, que describe la riqueza de especies dentro de un ambiente o paisaje específico, proporcionando una medida de la biodiversidad local (Willis, 2019). Por otro lado, la diversidad beta evalúa la variación en la composición de especies entre distintos ambientes, reflejando la heterogeneidad paisajística y las diferencias entre comunidades (Moreno *et al*, 2009). Este segundo índice puede dividirse en dos componentes, recambio y anidamiento, los cuales miden la sustitución de especies entre ambientes, mientras que el anidamiento evalúa la ganancia o pérdida de especies en función de la superposición entre comunidades (Baselga, 2010).

El presente estudio tiene como objetivo evaluar cómo la fragmentación del paisaje y los cambios en la cobertura vegetal afectan la diversidad alfa y beta taxonómica de las comunidades de hormigas en la microcuenca del río Naolinco. Los resultados esperados no solo buscan contribuir al entendimiento de los patrones de diversidad en paisajes

fragmentados, sino también proporcionar información clave para la conservación y el manejo de estos ecosistemas vulnerables.

## **2. Marco teórico**

### **2.1 Coberturas forestales y uso de suelo de la microcuenca de Naolinco**

Los bosques mesófilos de montaña (BMM) son ecosistemas tropicales que, a nivel global, se distribuyen en América Central, África y la región Asia-Pacífico, comúnmente a altitudes entre 1,500 y 2,500 msnm (Karger *et al.*, 2021). En México, los BMM se localizan principalmente a lo largo de la Sierra Madre Oriental y las laderas del Pacífico en Chiapas (Rojas-Soto *et al.*, 2012). Estos ecosistemas cubren aproximadamente el 1% del territorio nacional (CONABIO, 2010) y se caracterizan por su notable biodiversidad, albergando una alta variedad de plantas vasculares, vertebrados e insectos, muchos de ellos endémicos y poco estudiados (CONABIO, 2010; Gelviz-Gelvez *et al.*, 2023). En Veracruz, los BMM destacan por su alta humedad, derivada de la constante presencia de nubes, lo que contribuye significativamente a la regulación hídrica de las cuencas (Bruijnzeel *et al.*, 2011). A pesar de su limitada extensión, los BMM mexicanos desempeñan un papel crítico en la conservación de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos esenciales (López-Arce *et al.*, 2019). Sin embargo, éstos enfrentan amenazas por el cambio de uso de suelo que comprometen su integridad y funcionalidad ecológica (Palacio *et al.*, 2020).

En las últimas décadas, el BMM ha enfrentado una creciente presión debido a la fragmentación y el cambio climático, lo que ha reducido significativamente su extensión, especialmente en el sureste del país (Helmer *et al.*, 2019; Navarrete *et al.*, 2016). En estados como Veracruz, esta problemática se ha intensificado con la conversión de estos bosques para la producción de cultivos como café y caña de azúcar, así como para pastos destinados a la ganadería (López-Ramírez *et al.*, 2020; Williams-Linera & Vizcaíno-Bravo, 2016). Como resultado, el hábitat se ha fragmentado, amenazando su biodiversidad y dejando los remanentes de bosque inmersos en paisajes dominados por actividades humanas (Corrado *et al.*, 2017). Este aislamiento disminuye la conectividad entre los remanentes, lo que limita la movilidad de las especies y reduce tanto la diversidad local como los servicios ecosistémicos asociados a estos bosques (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017a).

No obstante, la fragmentación y el cambio climático intensifica la degradación del BMM, lo que ha reducido significativamente su extensión, especialmente en el sureste del país (Navarrete et al., 2016). En estados como Veracruz, esta problemática se ha intensificado con la conversión de estos bosques para la producción de cultivos como café y caña de azúcar, así como para pastos destinados a la ganadería (López-Ramírez *et al.*, 2020; Williams-Linera & Vizcaíno-Bravo, 2016). Como resultado, el hábitat se ha fragmentado, dejando los remanentes de bosque inmersos en paisajes dominados por actividades humanas (Corrado *et al.*, 2017). Este aislamiento disminuye la conectividad entre los remanentes, lo que limita la movilidad de las especies y reduce tanto la diversidad local como los servicios ecosistémicos asociados a estos bosques (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017b).

Considerando estos aspectos, en estos ecosistemas, la conversión del uso de suelo para ganadería ha resultado en una marcada fragmentación y pérdida de cobertura del BMM, comprometiendo su biodiversidad y funcionalidad ecológica (Sánchez-Ramos & R. Dirzo, 2014). Los potreros (Pt), surgidos por la conversión de bosques a zonas de pastoreo, son ambientes extensivos dominados por gramíneas y con escasa presencia de árboles, que generan un impacto significativo sobre la biodiversidad (Yang *et al.*, 2020). Este cambio reduce la riqueza de especies especializadas y favorece a aquellas generalistas y adaptables, como las que toleran condiciones ambientales variables o poseen plasticidad en su dieta y comportamiento (Rojas & Fragoso, 2021). En matrices paisajísticas, los potreros actúan como barreras que dificultan el movimiento de ciertos grupos taxonómicos, como insectos terrestres y pequeños mamíferos, limitando su dispersión y colonización (Vasconcelos et al., 2020). Sin embargo, estas barreras no aplican de igual manera a todas las especies; por ejemplo, para algunas aves con mayor movilidad pueden no ser limitantes (Pretelli *et al.*, 2018).

A su vez, el abandono de tierras en paisajes tropicales deforestados ha promovido la sucesión ecológica, convirtiendo las áreas de vegetación secundaria (VS) como una cobertura común en matrices agrícolas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). En México, estos ambientes, conocidos como "acahuales", brindan diferentes servicios ecosistémicos como captación de carbono, aporte de materia orgánica al suelo, constituyendo hábitats para diversos artrópodos (Román-Dañobeytia *et al.*, 2014). Su establecimiento puede depender de la configuración del

paisaje, la proximidad de bancos de semillas y la intensidad del uso previo del suelo, factores que influyen en la llegada de propágulos, la colonización por especies pioneras para la regeneración del hábitat (Toledo-Aceves *et al*, 2012). La dinámica de regeneración de las áreas de vegetación secundaria está dada por tres etapas, según el tiempo de sucesión, y con presencia de especies como: *Alnus acuminata* Kunth, *Cecropia spp.*, *Lippia sp.* y *Myrsine sp.* para etapas tempranas (Jakova *et al.*, 2021). En etapas intermedias, el establecimiento de algunas especies como *Trema micrantha* (Roem. & Schult) y *Trichospermum mexicanum* Baill, estabilizan las condiciones del ambiente para la presencia de árboles más longevos, en los que podemos encontrar al género *Quercus* L, indicativo de etapas maduras y con mayor estabilidad ecológica (Martínez-Ramos *et al*, 2021). La regeneración de estos bosques aumenta la diversidad de nichos para la recolonización de varios grupos de artrópodos que se integran a diferentes redes tróficas (Cole *et al*, 2016; Díaz-García *et al*, 2022). Sin embargo, se ha observado que, aunque la riqueza de artrópodos aumenta conforme avanzan las etapas de sucesión, la composición y la abundancia de especies tiende a ser diferente en comparación al bioma nativo (Catterall, 2018).

A diferencia de los bosques generados por sucesión pasiva, los inducidos por reforestación tienden a generar una menor complejidad estructural y diversidad ecológica, como en el caso de las plantaciones de ciprés (PC). Este género *Cupressus* L. (Cupressaceae), perteneciente a las Gymnospermas, incluye árboles perennes distribuidos principalmente en el hemisferio norte de América, Europa y Asia (Little, 2006). Para Norte América, la especie *Cupressus benthamii*, se ha descrito como agregada a los bosques templados de pino, con una distribución en elevaciones entre 2400 y 3300 m.s.n.m. en la parte central y del noroeste de México (Guzmán-Mendoza *et al*, 2020). Su uso se ha dado principalmente para extractos fitoquímicos de uso industrial y como especie de reforestación (Guzmán-Mendoza *et al*, 2020). Durante las décadas de los 80's y 90's, especies de ciprés y pino se utilizaron para reforestar grandes áreas de bosque talado, debido a la disponibilidad de plántula y para reducir la erosión hídrica y eólica en suelos forestales de zonas templadas (Flores-García *et al*, 2020; Castruita-Esparza *et al*, 2023). Estas plantaciones pueden ofrecer coberturas forestales extensas, sin embargo, su composición monoespecífica y la falta de diversidad en el sotobosque limitan la diversidad de organismos como artrópodos (Dampney *et al*, 2023). Para la microcuenca de Naolinco, estas plantaciones se han adaptado al clima de la zona,



generando que formen parte del mosaico paisajístico, sin embargo, al ser especies introducidas su contribución a la entomofauna del suelo es menor comparada con el bosque nativo (Karamian *et al*, 2023).

## 2.2 Medidas de biodiversidad como herramienta en estudios de fragmentación

La biodiversidad es un término amplio que abarca los múltiples taxones que componen un ambiente o ecosistema, así como el estado de éste (Anderson *et al.*, 2021). Para su análisis, se han desarrollado diversos índices que actúan como herramientas cuantitativas para estudiar y comparar la variación ecológica, especialmente en zonas con perturbación (Parmar *et al.*, 2016). Entre las medidas más comunes se encuentra la diversidad alfa, representada por la riqueza de especies, que es el número total de taxones en un área específica (Jost, 2006). Sin embargo, la riqueza por sí sola no captura la complejidad de la heterogeneidad en el ecosistema, por lo que se complementa con otros índices que consideran la abundancia relativa y la distribución de las especies, como los índices clásicos de Shannon y Simpson (Roswell *et al.*, 2021). Aunque estas métricas son ampliamente utilizadas, presentan ciertas limitaciones, como su sensibilidad a la abundancia relativa y la dependencia del tamaño de la muestra, lo que puede llevar a subestimaciones en la riqueza ecológica (Kim *et al.*, 2018). Además, su interpretación puede ser compleja debido a que las unidades resultantes no son intuitivas desde un punto de vista biológico, lo que dificulta comparaciones ecológicas consistentes (Chao *et al.*, 2014).

Con el fin de superar estas limitaciones en los índices tradicionales de diversidad, se desarrollaron enfoques con mayor aplicabilidad en la ecología de la conservación, como los propuestos por Hill (1973), que ajustan los componentes de la diversidad a través de parámetros denominados "q" (Roswell *et al.*, 2021). El parámetro "q" permite evaluar diferentes aspectos de la diversidad:  $q=0$  considera solo la riqueza de especies,  $q=1$  ajusta el índice de Shannon, dando un peso proporcional a las especies comunes, y  $q=2$  modifica el índice de Simpson para enfatizar las especies dominantes (Hsieh *et al.*, 2016). No obstante, la precisión de estas métricas depende en gran medida del tamaño y la cobertura del muestreo, lo cual puede complicarse en estudios paisajísticos donde las áreas de cobertura vegetal varían significativamente (Chao *et al.*, 2014). Para abordar estas limitaciones, diferentes autores han propuesto el uso de estimadores no paramétricos de riqueza, particularmente útiles en casos de muestreos incompletos o con una alta proporción de especies poco comunes (Omayio & Mzungu, 2019; John Alroy, 2020; Alcocer *et al.*, 2022). Estos estimadores, como

los desarrollados por Chao *et al.*, (2009), utilizan la ocurrencia de especies raras y comunes para proporcionar estimaciones más precisas de la riqueza de especies.

Sin embargo, si bien es importante cuantificar la diversidad local (alfa) dentro de cada uno de los elementos del paisaje, es igualmente crucial examinar la interacción entre los diferentes parches del paisaje. En este sentido, la diversidad beta ofrece una perspectiva más amplia al capturar las diferencias en la composición de las comunidades entre distintos fragmentos (Zhao *et al.*, 2021). Aunque el concepto de diversidad beta es amplio y depende del enfoque ecológico, su propósito principal es particionar la diversidad, reflejando los cambios en las composiciones de las comunidades mediante medidas de similitud o disimilitud (Costa & Schmidt, 2022). Entre las medidas más utilizadas para analizar estos cambios destacan los índices de Jaccard (Jaccard, 1912), Simpson (Simpson, 1943), Sørensen (Sorensen, 1948) y Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). Estas métricas son herramientas clave para evaluar las dinámicas de las comunidades biológicas, ya sea considerando únicamente la presencia/ausencia de especies (e.g., Jaccard, Simpson y Sørensen) o incorporando información sobre su abundancia relativa (e.g., Bray-Curtis) a medida que los ecosistemas se simplifican (Carvalho *et al.*, 2020).

Actualmente se reconoce que la diversidad beta surge de dos componentes: el recambio (sustitución de especies entre diferentes comunidades) y el anidamiento (subconjunto de especies basada de comunidades más diversas) (Baselga, 2010). El recambio, generalmente calculado mediante el índice de Simpson, describe el reemplazo de especies de una comunidad por especies diferentes de otra comunidad, es decir, la proporción de especies sustituidas entre sitios. En contraste, el anidamiento refleja en qué medida las comunidades menos diversas son subconjuntos de aquellas más ricas en especies, siendo la disimilitud entre comunidades atribuida a la pérdida o ganancia de especies (Baselga, 2010). Varios factores impulsan estos componentes, entre los cuales se encuentran los gradientes ambientales y la capacidad de dispersión de las especies (Su Jiahui *et al.*, 2024). Por ejemplo, en ambientes fragmentados, las diferencias en las condiciones ambientales promueven el recambio de especies, ya que facilitan el establecimiento de comunidades distintas en hábitats específicos, adaptadas a las particularidades ecológicas de cada fragmento (Oliveira *et al.*, 2024). Por otro lado, el anidamiento suele ser más frecuente en ambientes con baja

conectividad y áreas reducidas, donde la dispersión limitada y la pérdida de recursos pueden conducir a extinciones locales, dejando a las comunidades menos diversas como subconjuntos de las más ricas (Gianuca *et al*, 2017). Analizar ambos componentes de la diversidad beta proporciona una herramienta analítica para entender los cambios en la estructura de las comunidades en paisajes fragmentados, permitiendo identificar los procesos subyacentes que moldean la biodiversidad en estos ecosistemas (Ienco *et al.*, 2020).

## 2.3 Hormigas como organismos bioindicadores en ecosistemas fragmentados

Los organismos bioindicadores juegan un papel fundamental en la evaluación de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad (Yirigui *et al.*, 2019). La selección de estas especies se basa en varios criterios, destacando su sensibilidad a las perturbaciones ambientales, ya que no todas las especies son indicadores efectivos de los cambios ecológicos tempranos (Parmar *et al.*, 2016). Además, los bioindicadores deben ser fácilmente identificables, sensibles a las alteraciones, económicamente viables para recolectar y encontrarse en una amplia variedad de ambientes (Cordier *et al.*, 2021).

En estudios de fragmentación, los grupos taxonómicos utilizados como bioindicadores suelen seleccionarse según la escala espacial, temporal y de acuerdo con la pregunta de investigación (Parmar *et al.*, 2016). A escalas amplias, como paisajes completos, se emplean especies leñosas y aves debido a su capacidad para reflejar patrones de fragmentación a gran escala, mientras que a escalas más pequeñas, como parches de hábitat, se analizan organismos con menor movilidad como los insectos, cuya respuesta es más localizada (Gerlach *et al.*, 2013). Sin embargo, cada grupo enfrenta limitaciones específicas, como la alta especialización ecológica, restricciones de movilidad, tiempos de respuesta prolongados y niveles variables de interacción ecológica (Sperlea *et al.*, 2022). Bajo este panorama, las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) han demostrado ser un modelo efectivo debido a su notable diversidad y abundancia (Andersen & Majer, 2004). Estos insectos se destacan especialmente en los ecosistemas tropicales, con 16 subfamilias, 346 géneros y aproximadamente 14,278 especies validadas (AntWeb, 2024). Su distribución en los ambientes abarca diferentes estratos, desde el dosel hasta el subsuelo, por lo que los cambios en el microclima humedad y temperatura, así como modificaciones en la estructura vegetal pueden afectar su comportamiento de forrajeo y composición poblacional (Kim *et al.*, 2018; Parr & Bishop, 2022). Estas modificaciones al hábitat pueden ser por eventos naturales, así como actividades humanas, lo que genera transiciones ecológicas por un filtrado ambiental, debido a la especificidad de hábitat que pueden presentar algunas especies (Queiroz *et al.*, 2013). Estas diferencias en los requerimientos ecológicos permiten que las hormigas sean

bioindicadores de hábitat efectivos en paisajes con mosaicos de diferentes ambientes (Lutinski., 2024).

En ecorregiones tropicales como Centroamérica, las hormigas se han utilizado ampliamente como modelos bioindicadores en estudios de restauración ecológica a lo largo de diferentes etapas de sucesión, así como para evaluar los efectos de los cambios en el uso del suelo (Neves *et al*, 2013; Sanabria *et al*, 2022). La composición de sus comunidades proporciona información valiosa sobre el estado del hábitat, como en el caso de la selva tropical de Veracruz, se ha observado que la riqueza de hormigas de dosel está influenciada por la densidad y la riqueza de árboles (Ahuatzin *et al*, 2019). En contraste, en ambientes simplificados como pastizales inducidos, la riqueza de especies disminuye, así como la diversidad filogenética (Pérez-Toledo *et al*, 2024). En cuanto a la diversidad taxonómica, se ha observado una marcada disimilitud en ambientes contrastantes, atribuida principalmente al recambio de especies, reflejando el impacto directo del cambio de uso de suelo (Ramos-Ortega *et al*, 2023).

En este estudio se busca comprender cómo la fragmentación del paisaje y los distintos tipos de cobertura vegetal afectan los patrones de diversidad alfa y beta taxonómica en las comunidades de hormigas en la microcuenca del río Naolinco.

Aunque se ha investigado la fragmentación en diversos taxones, los procesos subyacentes que impulsan estos patrones, como el filtrado ambiental generado por variaciones en los parámetros locales de cada ambiente, siguen siendo poco comprendidos. Este estudio pretende analizar cómo las diferencias estructurales y edáficas de los parches vegetativos influyen en la diversidad y composición de las comunidades de hormigas, elementos clave en la funcionalidad del ecosistema. Este enfoque no solo busca complementar parte del vacío en la literatura sobre el papel de las hormigas en matrices paisajísticas, sino también generar herramientas útiles para el diseño de estrategias de conservación en paisajes fragmentados y en riesgo.

### 3. Pregunta de investigación

¿Cómo influyen la estructura, composición forestal y edáfica, así como la altitud de diferentes ambientes sobre los patrones de diversidad alfa y beta taxonómica de comunidades de hormigas en la microcuenca del río Naolinco?

### 4. Hipótesis

Las diferencias en la estructura forestal, las características del suelo y la fragmentación del paisaje tendrán influencia en la diversidad alfa y beta taxonómica de las comunidades de hormigas, por lo cual se espera que los ambientes con mayor complejidad estructural y edáfica presenten una mayor riqueza y diversidad de especies (diversidad alfa), mientras que las diferencias estructurales entre estos ambientes incrementarán el recambio de especies (diversidad beta) y modificarán la composición taxonómica de las comunidades, lo que permitirá identificar especies indicadoras de hábitat.

### 5. Objetivo general y específicos

#### 5.1 Objetivo general

Evaluar los patrones alfa y beta taxonómicos de las comunidades de hormigas entre cuatro ambientes característicos de la microcuenca del río Naolinco (bosque mesófilo, vegetación secundaria, plantaciones de ciprés y potreros) en relación con la estructura vegetal, las características edáficas y la altitud, considerando la identificación de especies de hormigas indicadoras de hábitat.

#### 5.2 Objetivos específicos

**Objetivo 1:** Caracterizar los cuatro ambientes representativos de la microcuenca del río Naolinco: fragmentos de bosque mesófilo (BMM), vegetación secundaria (VS), plantaciones de cipreses (PC) y potreros (Pt), a través de la caracterización de variables relacionadas con la estructura y composición vegetal, características edáficas y la altitud de los sitios.

**Objetivo 2:** Comparar la variación en la diversidad alfa en términos de riqueza estimada (Jackknife 1) diversidad ( $q^1$ ) y dominancia ( $q^2$ ) entre los cuatro ambientes de estudio, así como

la diversidad beta (disimilitud composicional), determinando la importancia relativa de sus dos componentes: recambio y anidamiento.

**Objetivo 3:** Determinar el efecto de las variables de estructura vegetal (densidad, riqueza y altura de árboles, área basal y cobertura del dosel), de la estructura edáfica (peso de hojarasca, densidad aparente y real, textura, temperatura, pH del suelo y materia orgánica), así como de la altitud, sobre los diferentes patrones de alfa diversidad.

**Objetivo 4:** Identificar especies de hormigas cuyas abundancias presenten mayor especificidad y frecuencia en relación con un tipo de hábitat particular en los distintos ambientes de la microcuenca del río Naolinco, con el fin de determinar su potencial como bioindicadores de hábitat.

## 6. Materiales y métodos

### 6.1 Sitio de estudio

La zona de estudio se ubica en la microcuenca del río Naolinco, localizada en la región montañosa central de Veracruz, a altitudes entre los 1,500 y 2,100 msnm, la cual abarca los municipios de Acatlán, Landero y Coss, Tonayán, Naolinco de Victoria y Miahuatlán. El uso de suelo está compuesto principalmente por potreros, zonas agrícolas, urbanas, aunque también se observa diferentes tipos de coberturas forestales (Tabla 1). La vegetación original de la región correspondía al bosque mesófilo de montaña, aunque actualmente su extensión se ha reducido a pequeños remanentes inmersos en un mosaico de áreas con diferentes coberturas vegetales (Juan-Rodríguez, 2022).

Tabla 1: Características de los ambientes de estudio: fragmentos de Bosques mesófilos (BMM), Vegetación secundaria (VS), Plantaciones de Ciprés (PC) y Potreros (Pt).

Ambientes	Municipio	Latitud (N) y Longitud (O)	Altitud (m.s.n.m.)	Tipo de vegetación
(BMM)	Naolinco	19° 39' 55.9", 96° 52' 42.2"	1,551	Fragmentos aislados entre potreros, zonas de
	Miahuatlán	19° 42' 43.7", 96° 53' 26.2"	1,850	cultivo con presencia de especies leñosas de



	Acatlán	19° 40' 48.1", 96° 51' 9.4"	1,925	( <i>Quercus spp.</i> , <i>Fagus sp.</i> , <i>Carpinus sp.</i> , <i>Turpinia sp.</i> , <i>Cleta sp.</i> ) entre otras.
(VS)	Naolinco	19° 40' 50.5", 96° 51' 1.4"	1,820	Áreas de regeneración natural con dominancia
	Miahuatlán	19° 42' 38.1", 96° 52' 32.6"	1,784	de árboles de Ílite ( <i>Alnus acuminata</i> ) y sotobosque
	Acatlán	19° 40' 52.0", 96° 51' 3.5"	1,848	con dominancia por ( <i>Piper spp.</i> )
(PC)	Naolinco	19° 39' 47.7", 96° 51' 7.4"	1,564	Plantaciones monoespecíficas de
	Miahuatlán	19° 42' 41.7", 96° 52' 34.5"	1,808	ciprés ( <i>Cupressus benthamii</i> ) y sotobosque
	Acatlán	19° 40' 52.1", 96° 51' 49.6"	1,769	compuesto por diferentes especies arbustivas de ( <i>Pipper sp</i> y <i>Carpinus sp.</i> )
(Pt)	Naolinco	19° 40' 13.8", 96° 52' 38.1"	1,596	Áreas utilizadas para el pastoreo de ganado con
	Miahuatlán	19° 41' 3.2", 96° 51' 49.3"	1,768	dominancia de pastos y algunos árboles aislados
	Acatlán	19° 40' 32.1", 96° 51' 7.3"	1,756	de ( <i>Acacia sp</i> ) y cercas vivas compuestas por árboles maduros, (por ejemplo, <i>Sambucus nigra</i> , <i>Quercus sp.</i> <i>Bursera simaruba</i> ).

Actualmente los potreros se han expandido en la microcuenca debido a la demanda de leche para la industria láctea y en un lapso de 26 años, varios terrenos destinados a cultivos se transformaron en potreros, para el 2021 ocupan el 60% de la microcuenca, mientras que

las áreas de cultivo disminuyeron de un 30% en 1995 a un 2% en 2021 (Juan-Rodríguez., 2024) (Figura 1).

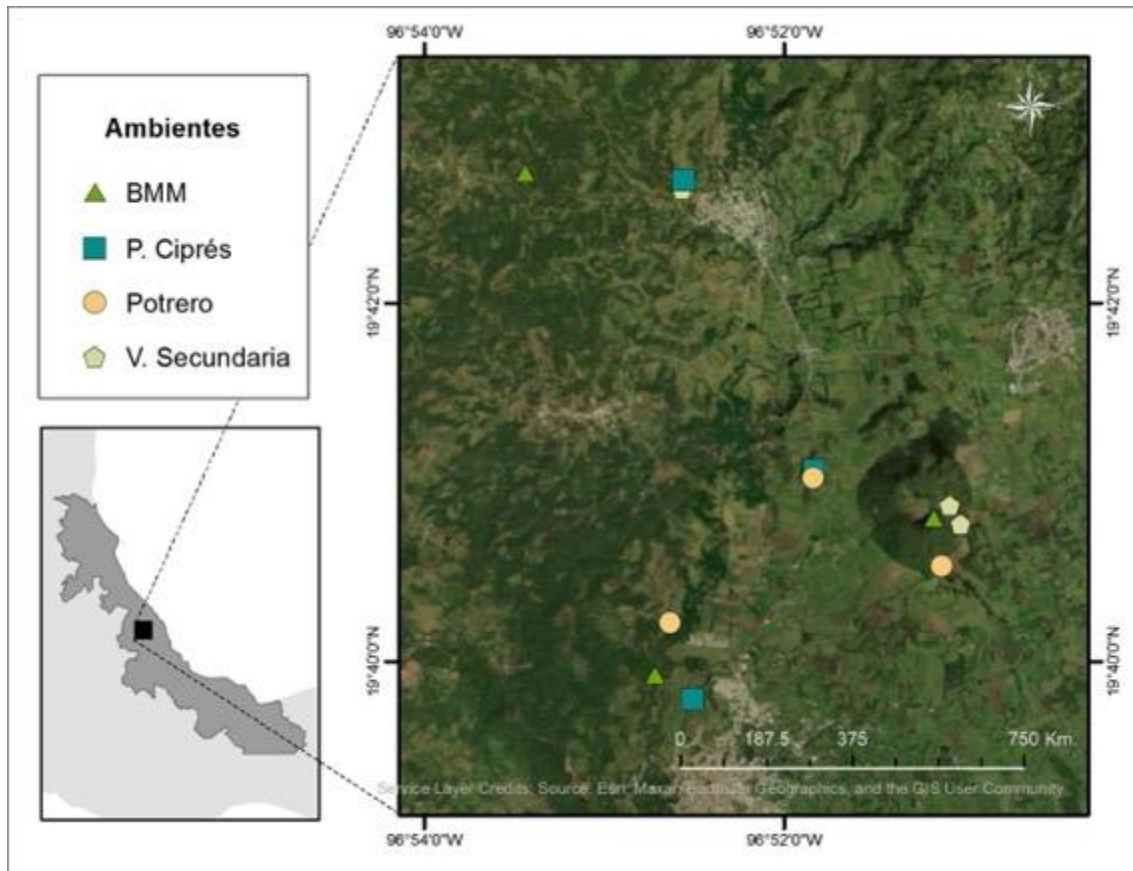


Figura 1. Mapa de sitio con la distribución de las diferentes coberturas vegetales encontrados en la microcuenca del río Naolinco.

## 6.2 Caracterización vegetal y edáfica de los ambientes

La caracterización de los cuatro tipos de ambientes se llevó a cabo mediante tres repeticiones por ambiente, lo que dio un total de 12 sitios de estudio. En cada uno de estos ambientes, se caracterizó la estructura vegetal mediante tres transectos lineales de 50 metros de largo, 2 metros de ancho con una separación de 10 metros entre cada transecto, excepto en el caso de la cobertura del dosel. Para la caracterización de la estructura edáfica, algunos valores se tomaron en campo y otros se determinaron en laboratorio, mediante muestras compuestas de suelo de aproximadamente 500 gramos. Para ello, se establecieron cinco puntos de muestreo en cada sitio, al igual que la cobertura del dosel, distribuidos con una separación de 10 metros entre ellos y 10 metros del perímetro de cada tipo de vegetación,

siguiendo las recomendaciones de Murcia (1995) para minimizar el efecto de borde. Ambos tipos de datos fueron seleccionados por su relevancia para las hormigas, ya que influyen directamente en la disponibilidad de sitios de nidificación y recursos alimenticios (Queiroz *et al*, 2013; Staab *et al*, 2014).

A continuación, se detallan los parámetros *in situ* considerados para el estudio:

## 1.- Estructura vegetal

**Densidad de árboles (individuos/ha):** Se contabilizó el número de individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm, medido a 1.30 metros sobre el nivel del suelo, dentro del área muestreada de 300 m<sup>2</sup> que se obtuvo con los tres transectos por sitio.

**Riqueza de especies de árboles (Spp/ha):** Se registraron el número de especies arbóreas presentes en el área generada por los transectos, los cuales contaron con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm, medidos a 1.30 metros sobre el nivel del suelo.

**Altura de árboles (m):** La altura de los árboles se midió en metros utilizando un clinómetro (Sunto, Tandem-360). Los valores se calcularon mediante la fórmula  $H = (\tan \theta \cdot b) + a$ , donde  $\theta$  es el ángulo medido entre la copa del árbol y el observador a una distancia horizontal conocida (b).

**Área basal (m<sup>2</sup>/ha):** Se calculó utilizando la fórmula  $\text{Área basal} = \left(\frac{\pi \cdot (\text{DAP}/2)^2}{100}\right)$ , tomando los datos del diámetro a la altura del pecho (1.3 m) de los individuos con DAP mayores a 5 cm, medidos con una cinta diamétrica. Los resultados se estandarizaron a metros cuadrados por hectárea.

**Cobertura del dosel (%):** Se determinó utilizando un densiómetro esférico convexo (Forestry Suppliers, modelo C) en cinco puntos distribuidos a 10 metros de distancia entre sí en cada sitio. En cada punto se realizaron cuatro lecturas (una en cada dirección cardinal), cuyos valores promediados se multiplicaron por una constante de 1.04 para obtener el porcentaje de cobertura.

**Dominancia de especies arbóreas:** La dominancia de especies se determinó mediante el cálculo del Índice de Valor de Importancia (IVI) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Se

identificaron las especies dominantes en el bosque mesófilo de montaña y en la vegetación secundaria. Para los potreros, se mencionaron únicamente las especies de árboles que quedaron para sombra del ganado o como cerca viva. En el caso de las plantaciones de ciprés, no se consideró el cálculo del IVI, ya que estas áreas son monoespecíficas. El IVI se calculó sumando los valores relativos de la densidad, dominancia y frecuencia:

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad absoluta por cada especie}}{\text{Densidad absoluta de todas las especies}} \times 100$$

*Densidad absoluta de todas las especies*

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Dominancia por especie}}{\text{Dominancia de todas las especies}} \times 100$$

*Dominancia de todas las especies*

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia absoluta por cada especie}}{\text{Frecuencia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

*Frecuencia absoluta de todas las especies*

## 2.- Estructura Edáfica:

**Peso de la capa de hojarasca (g):** Se recolectó el volumen de hojarasca en una cuadrícula de 30x30 cm con cinco repeticiones al azar distribuidas dentro de cada sitio. Las muestras se secaron en un horno a una temperatura de 60°C durante 72 horas con el fin de eliminar la humedad y determinar su peso seco.

**Densidad aparente del suelo (g/cm<sup>3</sup>):** Determinada mediante la recolección de cinco muestras de suelo por sitio utilizando una pala de jardín, extrayendo material hasta una profundidad de 20 cm. Las muestras se secaron en un horno de convección a 70 °C durante 48 horas para obtener el peso del suelo seco. Posteriormente, se utilizó el método de la probeta para calcular la densidad aparente, que representa la relación entre la masa del suelo seco y el volumen total ocupado, incluyendo los espacios porosos (FAO, 2003).

**Densidad real del suelo ( $\text{g/ cm}^3$ ):** Determinada mediante una muestra compuesta de suelo por cada sitio. Este parámetro fue calculado en laboratorio utilizando un picnómetro, que mide la relación entre la masa del suelo seco y el volumen de partículas sólidas, excluyendo los espacios porosos (NOM-021-SEMARNAT-2000).

**Textura del suelo:** Se determinó mediante la técnica de Bouyoucos (1936) para la clasificación de la clase textural en porcentaje de arcilla, limo y arena, utilizando un diagrama triangular de las clases básicas del suelo. Se consideró una muestra compuesta por ambiente.

**Temperatura del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ):** Se registró en grados Celsius con un termómetro de acero inoxidable (TFA Dostmann) en cinco puntos por sitio, distribuidos uniformemente.

**pH del suelo:** Se analizó con cinco muestras de suelo tomadas en campo y analizadas en laboratorio mediante una suspensión sobrenadante en una mezcla de suelo 1:2, utilizando un potenciómetro Thermo Scientific (NOM-021-SEMARNAT-2000).

**Materia orgánica (%):** Se determinó siguiendo el proceso AS-07 (NOM-021), mediante una muestra compuesta de suelo y calculada en porcentaje de carbono orgánico usando el método Walkley y Black (1934), (NOM-021-SEMARNAT-2000).

**Altitud (msnm):** Se determinó en cada sitio de muestreo, buscando una zona media de cada sitio mediante el uso de un GPS portátil marca Garmin modelo eTrex.

### **6.3 Muestreo de Hormigas**

El muestreo de hormigas se llevó a cabo durante un año, dividiéndose en dos períodos distintos. El primer muestreo se realizó durante la temporada seca (abril-junio), mientras que el segundo tuvo lugar durante la temporada de lluvias (agosto-septiembre) del año 2023. Este enfoque temporal permitió una mejor caracterización de las comunidades de hormigas al capturar la variabilidad estacional en la actividad y composición de estas comunidades (Agosti, 2000). Paralelamente al muestreo de hormigas, se registraron los valores de los diferentes parámetros de la estructura vegetal y edáfica para caracterizar los ambientes de estudio.

Los sitios de muestreo se colocaron en diez puntos aleatorios dentro de cada ambiente, asegurando una separación mínima de 20 metros entre cada punto para evitar el muestreo de individuos de la misma colonia, lo cual podría generar pseudoréplicas en el estudio (Hurlbert, 1984). Se emplearon trampas de caída tipo "pitfall", las cuales consisten en recipientes plásticos de 500 mL de capacidad, cada trampa se llenó hasta la mitad con propilenglicol diluido al 50% con agua. Las trampas fueron enterradas a nivel del suelo y cubiertas con platos de plástico para protegerlas de la lluvia y la caída de hojarasca (Agosti *et al*, 2000). Todas las trampas permanecieron expuestas en el campo durante 72 horas.

Con el objetivo de capturar especies de hormigas que forrajean y nidifican en suelo y en la hojarasca del sotobosque, se recolectaron cinco muestras de hojarasca con una separación de 10 metros en un área de 1 m<sup>2</sup> dentro de cada sitio. Estas muestras se tamizaron en el campo con un cernidor de 1 cm de apertura y se colocaron en bolsas de manta para su transporte al laboratorio. Posteriormente, las muestras tamizadas se introdujeron en sacos mini-Winkler durante 72 horas para la extracción de las hormigas (Agosti, 2000).

El material biológico recuperado se preservó en tubos viales con alcohol al 70% y posteriormente, los individuos se separaron, contabilizaron y montaron a nivel de morfoespecie utilizando un microscopio estereoscópico. Para la identificación, se utilizó la clave de géneros de hormigas en México (Mackay & Mackay, 1989), y para la identificación a nivel de especie se emplearon diversas claves según los géneros involucrados. Una vez identificadas, las muestras se resguardaron en cajas entomológicas y se depositaron en la colección entomológica del Instituto de Ecología, A. C. (IEXA; registro SEMARNAT VER.IN.0480198).

## **6.4 Análisis de datos**

### **6.4.1 Diferencias en la estructura vegetal y edáfica entre ambientes**

Con el fin de caracterizar los diferentes tipos de cobertura estudiados en función de los parámetros locales de estructura vegetal, edáfica y altitud, se realizó un análisis multivariado de coordenadas principales (PCoA). Este enfoque descriptivo permitió reconocer patrones generales en los datos y las agrupaciones de los distintos tipos de cobertura. Posteriormente, los parámetros locales se analizaron mediante un análisis inferencial haciendo uso de un análisis de varianza (ANOVA). Sin embargo, al no cumplirse los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, se empleó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis, el cual evalúa diferencias en las medianas entre grupos. Para identificar las diferencias significativas de los parámetros entre las coberturas, se aplicó una prueba post hoc de Dunn con corrección de Bonferroni, ajustada para controlar el error de tipo I.

### **6.4.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas**

La abundancia de las hormigas se midió a través de la frecuencia de incidencia de capturas, un método que evita la sobreestimación de una especie al considerar únicamente la presencia o ausencia en las trampas, en lugar de su número absoluto. Este enfoque es comúnmente utilizado en estudios de insectos sociales, donde la frecuencia de incidencia se calcula dividiendo el número de trampas en las que se encontró una especie particular por el número total de trampas establecidas en el muestreo (Gotelli & Colwell, 2001). Para la visualización del número de especies exclusivas y compartidas entre cada ambiente se utilizó la función "Upset" del paquete "UpSetR" (Gehlenborg, 2019). Para los análisis posteriores se eliminaron las hormigas reinas encontradas en el muestreo, debido a la poca información de claves taxonómicas para esta casta y diferente ecología que presentan con las castas menores, sin embargo, estas permanecieron en el listado taxonómico de cada ambiente.

La diversidad alfa se estimó mediante los números de Hill, los cuales permiten una evaluación más precisa de la diversidad, considerando tanto la riqueza como la abundancia relativa de las especies. Para el estudio, se emplearon dos órdenes de Hill:  $q^1$ , equivalente al índice exponencial de Shannon-Wiener, que da más importancia a las abundancias relativas

de las especies, proporcionando una medida más equilibrada de la diversidad; y  $q^2$ , equivalente al recíproco del índice de Simpson, que captura la dominancia de las especies en un hábitat, resaltando aquellas más abundantes en la comunidad (Chao *et al.*, 2014). Para evaluar la suficiencia del muestreo y la completitud del inventario, se utilizaron curvas de rarefacción y extrapolación basadas en el tamaño de la muestra y la cobertura de muestreo, duplicando el tamaño de las muestras de referencia con menor cobertura. Para evaluar si existían diferencias en los valores de  $q^1$  y  $q^2$  de las comunidades de los diferentes ambientes, se utilizaron intervalos de confianza generados mediante el método *bootstrap*. El no traslape de estos intervalos de confianza detonan diferencias en el parámetro de diversidad evaluado.

Con la finalidad de evaluar la suficiencia del muestreo y la completitud del inventario, se utilizaron curvas de rarefacción y extrapolación basadas en el tamaño de la muestra y la cobertura de muestreo, duplicando el tamaño de las muestras de referencia para extrapolar los valores de diversidad y garantizar una comparación estandarizada. En los casos donde la cobertura de muestreo fue adecuada (>90%), se emplearon los valores observados; mientras que, en ambientes con menor cobertura, se incorporaron los valores extrapolados hasta alcanzar una cobertura comparable entre ambientes. Para evaluar si existían diferencias en los valores de  $q^1$  y  $q^2$  de las comunidades de los diferentes ambientes, se utilizaron intervalos de confianza generados mediante el método *bootstrap*. El no traslape de estos intervalos de confianza indicaría diferencias significativas en el parámetro de diversidad evaluado.

En el bosque mesófilo de montaña (BMM), se registró una alta proporción de "singletons", es decir, especies representadas por un solo individuo en el muestreo. Estas especies constituyeron el 30% de la mirmecofauna total en este ambiente (BMM). Este patrón de baja detectabilidad de especies raras hace que " $q^0$ ", que representa la riqueza de especies, sea menos adecuado debido a su sensibilidad a estas observaciones esporádicas (Chao *et al.*, 2009). Debido a esto, se decidió reemplazar " $q^0$ " por un índice no paramétrico Jackknife de primer orden, que es más robusto frente al sesgo por submuestreo y proporciona una estimación más precisa de la riqueza de especies en este contexto (Gomes *et al.*, 2008). Este enfoque no reemplaza a " $q^0$ " como concepto, sino como una aproximación estadística de la riqueza efectiva. De acuerdo con la literatura, los tres primeros ordenes de los números de Hill deben ser comparables, de acuerdo con el principio de equivalencia de Jost (2006). Sin embargo, este índice no paramétrico Jackknife 1 no altera esta comparabilidad, ya que



representa una solución metodológica como estimación corregida de la riqueza efectiva del orden 0 (Seber *et al*, 2023; Roswell *et al*, 2021).

La diversidad beta se estimó siguiendo la metodología propuesta por Baselga (2010), empleando tres componentes para analizar la disimilitud entre comunidades. En primer lugar, se evaluó la disimilitud total entre los ambientes utilizando índice de Sørensen ( $\beta_{Sør}$ ) mediante comparaciones por pares. Posteriormente, la disimilitud total se descompuso en dos componentes: recambio de especies, evaluado mediante la disimilitud de Simpson ( $\beta_{sim}$ ), y el componente de anidamiento ( $\beta_{nes}$ ), calculado mediante la diferencia entre ( $\beta_{Sør} - \beta_{sim}$ ). Finalmente, se calcularon la beta proporcional ( $\beta_{ratio}$ ), que representan la contribución relativa del recambio de especies a la disimilitud total ( $\beta_{ratio} = \frac{\beta_{sim}}{\beta_{Sør}}$ ).

Los análisis de diversidad de este trabajo fueron realizados utilizando los paquetes "iNEXT" (Hsieh *et al*, 2024), "betapart" (Baselga & Orme, 2012), "vegan" (Oksanen, 2022) y "SpadeR" (Chao *et al*, 2016).

### **6.4.3 Relación de las variables estructurales con la diversidad de hormigas**

Para evaluar la influencia de los parámetros locales de cada ambiente sobre la composición taxonómica de las comunidades de hormigas, se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) como análisis exploratorio, utilizando el paquete "vegan" (Oksanen *et al*, 2019). Adicionalmente, se aplicaron modelos lineales para evaluar de manera inferencial el efecto de cada parámetro sobre los distintos niveles de la diversidad alfa taxonómica (Jackknife 1,  $q^1$  y  $q^2$ ). En estos modelos, los valores de los estimadores se utilizaron como variables dependientes, mientras que los parámetros de la estructura vegetal, edáfica y altitud fueron introducidos en los modelos como variables predictoras. El análisis se inició con un modelo completo que incluía todos los parámetros locales, los cuales se optimizaron mediante un proceso de selección paso a paso ("stepwise"), basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC) utilizando el paquete "stats" (R Core Team, 2024). Este enfoque equilibra la complejidad del modelo con su capacidad de ajuste, garantizando un balance entre precisión y simplicidad, y minimizando el riesgo de sobredispersión.

#### **6.4.4 Hormigas como bioindicadores de tipos de ambiente**

Para identificar qué especies de hormigas tienen el potencial de ser bioindicadores de los diferentes ambientes, se aplicó un análisis de especies indicadoras utilizando el Valor del Indicador "IndVal" del paquete "labdsv" (Dufrière & Legendre, 1997). Este método cuantifica dos aspectos clave: la especificidad, que es la probabilidad condicional de que encontrar una especie indique la presencia del hábitat específico, midiendo su abundancia relativa en comparación con otros ambientes; y la fidelidad, que es la probabilidad condicional de que la especie se encuentre consistentemente en el hábitat determinado, basada en su frecuencia de aparición en las muestras. Los valores de "IndVal" se expresan en un intervalo de 0 a 100%, donde valores superiores al 50% y un nivel de significancia estadística de  $p < 0.05$  indican una fuerte asociación de la especie con el tipo de ambiente, lo que la califica como un potencial bioindicador. Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico R (R Core Team, 2024).

## 7. Resultados

### 7.1 Composición vegetal y cambios estructurales entre los cuatro ambientes

Se identificaron 385 individuos de especies leñosas, pertenecientes a 24 familias, 29 géneros y 48 especies en total (Anexo 1). La familia Fagaceae mostró la mayor diversidad con ocho especies, una del género *Fagus* y siete del género *Quercus*. El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) albergó la mayor diversidad con 36 de las 48 especies encontradas en el estudio. Las especies dominantes en el BMM incluyeron a *Quercus lancifolia*, *Liquidambar styraciflua* y *Fagus mexicana*. Para los fragmentos de vegetación secundaria *Alnus acuminata* fue la especie mayormente dominante y *Cupressus benthamii* en las plantaciones de Ciprés (Tabla 2).

Tabla 2: Especies dominantes por ambiente: calculados por el Índice del Valor de Importancia (IVI). Para la plantación de cipreses (PC) solo se menciona el número de individuos en los transectos y para los potreros (Pt) el número y especie de los individuos presentes.

Ambiente	Municipio	Especie dominante
BMM	Naolinco	<i>Quercus lancifolia</i> (23.77), <i>Liquidambar styraciflua</i> (18.13), <i>Carpinus tropicalis</i> (10.09)
	Miahuatlán	<i>Carpinus tropicalis</i> (16.21), <i>Ostrya virginiana</i> (15.80), <i>Quercus affinis</i> (9.41), <i>Quercus xalapensis</i> (6.54), <i>Ternstroemia sylvatica</i> (6.27)
	Acatlán	<i>Fagus grandifolia</i> (23.50), <i>Ocotea psychotroides</i> (14.37) <i>Oreopanax xalapensis</i> (9.53), <i>Quercus affinis</i> (7.80)
VS	Naolinco	<i>Alnus acuminata</i> (100)
	Miahuatlán	<i>Alnus acuminata</i> (66.27)
	Acatlán	<i>Alnus acuminata</i> (69.18)

	Naolinco	32 árboles de <i>Cupressus benthamii</i>
PC	Miahuatlán	63 árboles de <i>Cupressus benthamii</i>
	Acatlán	56 árboles de <i>Cupressus benthamii</i>
	Naolinco	4 árboles aislados, todos <i>Acacia sp</i>
Pt	Miahuatlán	10 árboles aislados y 2 como cerca viva, <i>Quercus candicans</i> (2), <i>Alnus acuminata</i> (6), <i>Prunus serótina</i> (1) <i>Lippia sp</i> (2-cerca viva).
	Acatlán	4 árboles aislados, todos <i>Alnus acuminata</i>

El análisis de coordenadas principales (PCoA) logró explicar el 58% de la variabilidad total, siendo el primer eje el que capturó cerca de la mitad de la variabilidad de los datos con un 43.27%. Este eje está influenciado principalmente por la densidad aparente, pH y temperatura del suelo, las cuales mostraron valores positivos. En comparación, las variables asociadas a la estructura vegetal, como cobertura, riqueza, densidad de árboles y peso de hojarasca obtuvieron un mayor peso inverso. Estos resultados nos sugieren que los sitios agrupados sobre los valores positivos del eje 1, como los son los sitios de Pt, están caracterizados por ser ambientes con una estructura vegetal reducida, en comparación con BMM, situados en dirección opuesta. Sobre el eje 2, se explicó sólo el 15.27% de la variabilidad y aunque es menor al eje 1, éste explica la variación adicional que no fue capturada sobre el primer eje. En este eje, la altura de árboles y altitud fueron variables que más contribuyeron con cargas negativas, por lo que, los sitios con valores positivos en este eje tienden a tener árboles más bajos y menor altitud.

Las áreas de PC mostraron una distribución sobre el eje 1 y ligeramente en el eje 2 del biplot, reflejando variaciones sobre la estructura vegetal y condiciones del suelo entre las plantaciones. Las áreas vegetación secundaria, no obtuvieron una agrupación clara, distribuyéndose entre ambos ejes y de forma opuesta, indicando que, aunque son sitios con un proceso sucesión vegetal en la composición de especies, cada uno presenta diferentes condiciones ambientales y procesos de maduración y perturbación (Figura 2). Aunque la clase textural del suelo de los diferentes ambientes, no se utilizó en este análisis, su

caracterización estuvo dada por ser del tipo franco con ligeras variaciones en porcentajes de arcilla y arena en todos los ambientes.

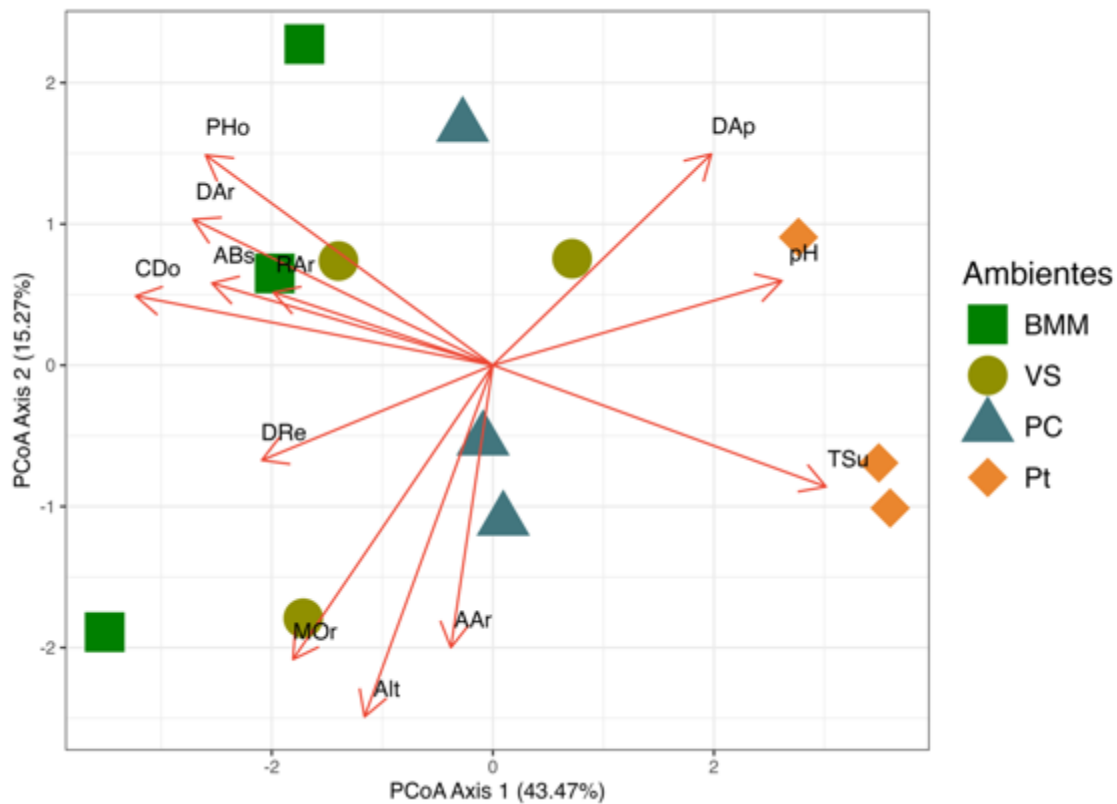


Figura 2. Relación de los diferentes ambientes con los parámetros locales basados en distancias euclidianas. Los ejes de PCoA (Eje 1 y Eje 2) representan las principales dimensiones de variación entre los sitios. CDo: Cobertura del dosel, TSu: Temperatura del suelo, PHo: Peso hojarasca, AAr: Altura del árbol, ABs: Área basal, DRe: Densidad de árboles, pH: pH del suelo, DAp: Densidad aparente, DRe: Densidad real, MOr: Materia orgánica, RAr: Riqueza de árboles, Alt: Altitud.

Los parámetros de la estructura vegetal que mostraron diferencias significativas entre ambientes fueron: riqueza de árboles ( $H_3 = 8.94$ ,  $p = 0.03$ ) y área basal ( $H_3 = 9.39$ ,  $p = 0.02$ ). Sin embargo, en las comparaciones por pares las diferencias estuvieron dadas principalmente por BMM/Pt, mientras que BMM/VS /PC fueron similares entre sí (Figura 3a). Para los parámetros de cobertura ( $H_3 = 7.51$ ,  $p = 0.05$ ) y densidad de árboles ( $H_3 = 7.67$ ,  $p = 0.05$ ), las diferencias en el análisis fueron marginalmente significativas. En el caso de altura ( $H_3 = 3.21$ ,  $p = 0.36$ ) y peso de la hojarasca ( $H_3 = 6.61$ ,  $p = 0.08$ ), aunque visualmente se observan

diferencias entre ambientes, en la prueba estadística no se obtuvieron resultados significativos.

En la estructura edáfica, el pH fue significativo ( $H_3 = 8.33$ ,  $p = 0.03$ ), con diferencias entre BMM/VS, así como PC/Pt. La densidad real también fue significativa ( $H_3 = 8.29$ ,  $p = 0.04$ ), mostrando diferencias entre BMM y potreros, sin embargo, VS y PC fueron similares. La temperatura del suelo fue marginalmente significativa ( $H_3 = 7.00$ ,  $p = 0.05$ ), con diferencias entre BMM y PT. Finalmente, para el caso de densidad aparente ( $H_3 = 4.63$ ,  $p = 0.20$ ), materia orgánica ( $H_3 = 3.95$ ,  $p = 0.26$ ) y altitud ( $H_3 = 3.36$ ,  $p = 0.34$ ), no se obtuvieron valores de significancia en las pruebas estadísticas (Figura 3b).

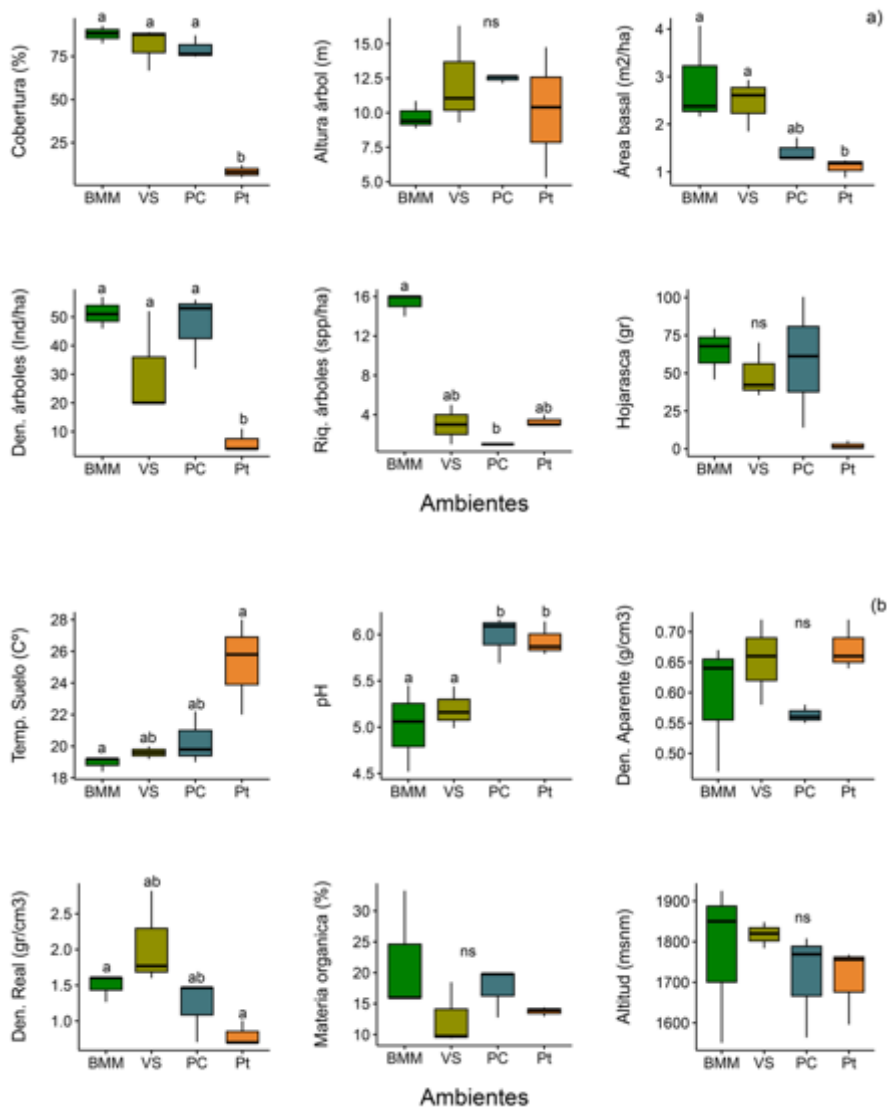


Figura 3. Boxplot para parámetros ambientales locales en diferentes ambientes (BMM, VS, PC, Pt): estructura forestal (a), estructura edáfica y altitud (b). Se muestran las medianas y los rangos intercuartílicos para cada ambiente. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los grupos por pruebas post hoc de Dunn con corrección de Bonferroni. Letras "ns", indican que no hubo diferencias significativas ( $p > 0.05$ ).

## 7.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas

Con relación a la diversidad de hormigas, se registraron un total de 4,638 individuos en los 12 sitios de muestreo, los cuales se determinaron en siete subfamilias, 28 géneros y 43 especies. La subfamilia Myrmicinae fue la más diversa (21 especies, 48.83% del total), seguida por Formicinae (ocho especies) y Ponerinae (siete especies). En conjunto, estas tres subfamilias representan el 78.7% de especies recolectadas. Los ambientes con mayor riqueza de especies fueron BMM y Pt, ambos con 27 y 26 especies, seguidos por VS con 21 especies y finalmente el ambiente con menor riqueza fue PC, con 11 especies (Anexo 2). Los sitios de Pt en conjunto presentaron la mayor abundancia de captura, con 2,149 individuos recolectados, seguido por BMM, con 1,213 individuos. Del total de trampas pitfalls colocadas (240), y muestras de hojarasca (120), las especies con mayor frecuencia de capturas fueron *Solenopsis geminata* (98), *Stenamamma vexator* (55) y *Nylanderia austroccidua* (45).

En la composición de las comunidades de hormigas entre los cuatro ambientes, (BMM) presentó el mayor número de especies exclusivas, con 11 especies (40.74% de su diversidad), seguido por Pt, con 10 especies exclusivas (38.46%). Las áreas VS mostraron únicamente una especie exclusiva. Por otro lado, VS compartió 15 especies tanto con BMM como con Pt, además de un número adicional de especies con PC. Estos resultados evidencian un patrón de intercambio de especies entre los ambientes estudiados (Figura 4).

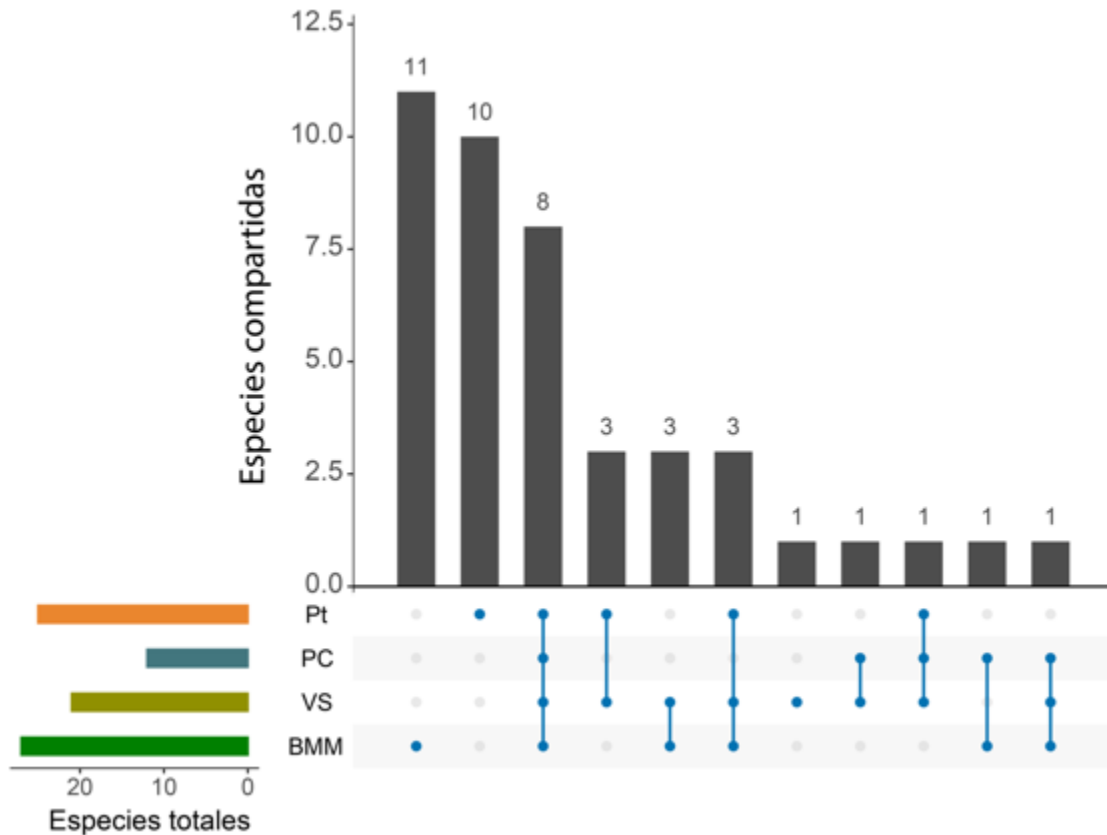


Figura 4. Gráfico UpSet con el número de especies exclusivas, compartidas y totales de cada ambiente dentro de la microcuenca del río Naolinco. Las barras superiores muestran el número de especies exclusivas o compartidas en combinaciones específicas de ambientes, indicadas por los puntos inferiores. Los puntos simples sin línea indican las especies exclusivas por ambiente, mientras que los puntos conectados por líneas representan especies compartidas entre dos o más ambientes. Las barras laterales muestran el tamaño de cada conjunto (número total de especies registradas en cada ambiente).

La cobertura del muestreo (SC) mostró coberturas mayores al 90% en todos los ambientes, siendo Pt el que presentó la mayor completitud de muestreo ( $SC=96.72$ ,  $S_{obs}=25$ ), seguido de PC ( $SC=96.19$ ,  $S_{obs}=12$ ), VS ( $SC=94.44$ ,  $S_{obs}=21$ ) y BMM ( $SC=93.48$ ,  $S_{obs}=27$ ). Los valores más altos tanto de riqueza estimada como de diversidad de órdenes 1 y 2 se observaron en BMM, seguido por VS. Las áreas de PC fueron el ambiente con los valores más bajos para los diferentes estimadores, mientras que Pt obtuvo valores intermedios. Las comparaciones de riqueza estimada no revelaron diferencias significativas entre BMM y Pt,



pero sí entre estos dos ambientes, VS y PC (Figura 5a). En cuanto a la diversidad de orden 1, BMM no presentó diferencias significativas con VS, pero sí con PC y Pt (Figura 5b). Finalmente, la diversidad de orden 2 mostró diferencias significativas entre los ambientes boscosos (BMM, VS y PC), mientras que Pt solo difirió significativamente de BMM (Figura 5c).

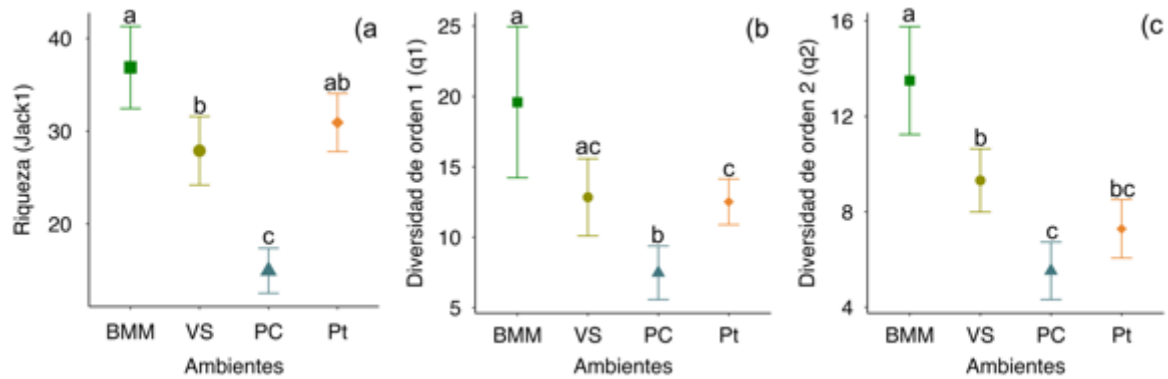


Figura 5. Comparaciones de tres niveles de diversidad alfa taxonómica de hormigas entre diferentes ambientes. (a) Riqueza de especies estimada mediante el índice Jackknife de primer orden (Jack1). (b) Diversidad de orden 1 ( $q^1$ ). (c) Diversidad de orden 2 ( $q^2$ ). Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% y letras diferentes representan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

El análisis jerárquico agrupó a los ambientes PC, VS y Pt en un mismo clúster, con valores de disimilitud beta de Sørensen que oscilan entre 0.30 y 0.37, lo que indica una baja disimilitud en las comunidades de hormigas entre estos ambientes. En contraste, el BMM se distinguió del resto de los ambientes, con una composición de especies mayormente exclusiva. Este ambiente mostró los valores de disimilitud más altos en comparación con Pt (0.57), el ambiente más contrastante (Figura 6).

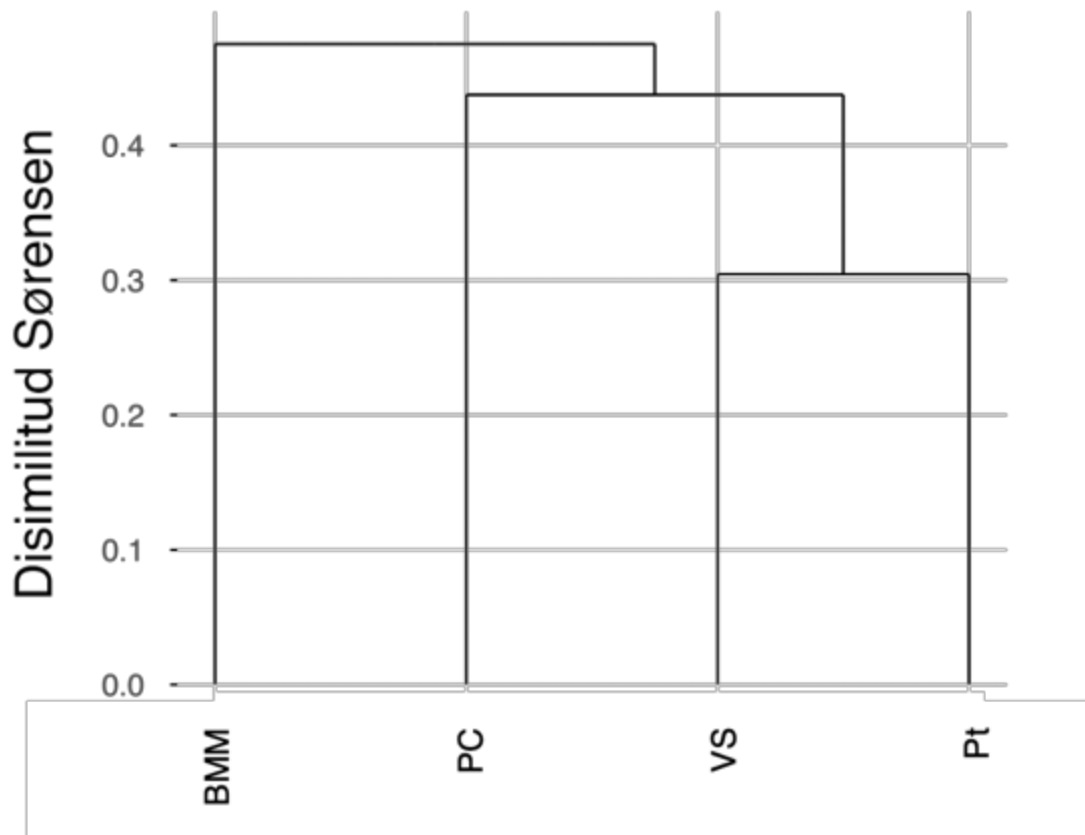


Figura 6. Dendrograma de disimilitud basado en el índice de Sørensen para las comunidades de hormigas en distintos ambientes.

Los resultados del análisis de diversidad beta taxonómica, expresados como disimilitud de Sørensen, mostraron que los ambientes más disímiles fueron BMM y Pt con un valor de ( $\beta_{sor} = 0.57$ ), seguido por Pt y PC ( $\beta_{sor} = 0.50$ ) y BMM-PC ( $\beta_{sor} = 0.47$ ). También se observó que, de las seis combinaciones por pares de los ambientes, la mitad de la disimilitud está atribuida al recambio y la otra mitad al anidamiento de especies. La comparación de BMM y Pt, mostró que la disimilitud entre estos está dada casi en su totalidad por el recambio de especies ( $\beta_{ratio} = 0.97$ ). En cuanto a la disimilitud atribuida al anidamiento ( $\beta_{ratio} < 0.5$ ), se observó que estuvo dada en todas las comparaciones que incluían a PC (Figura 7).

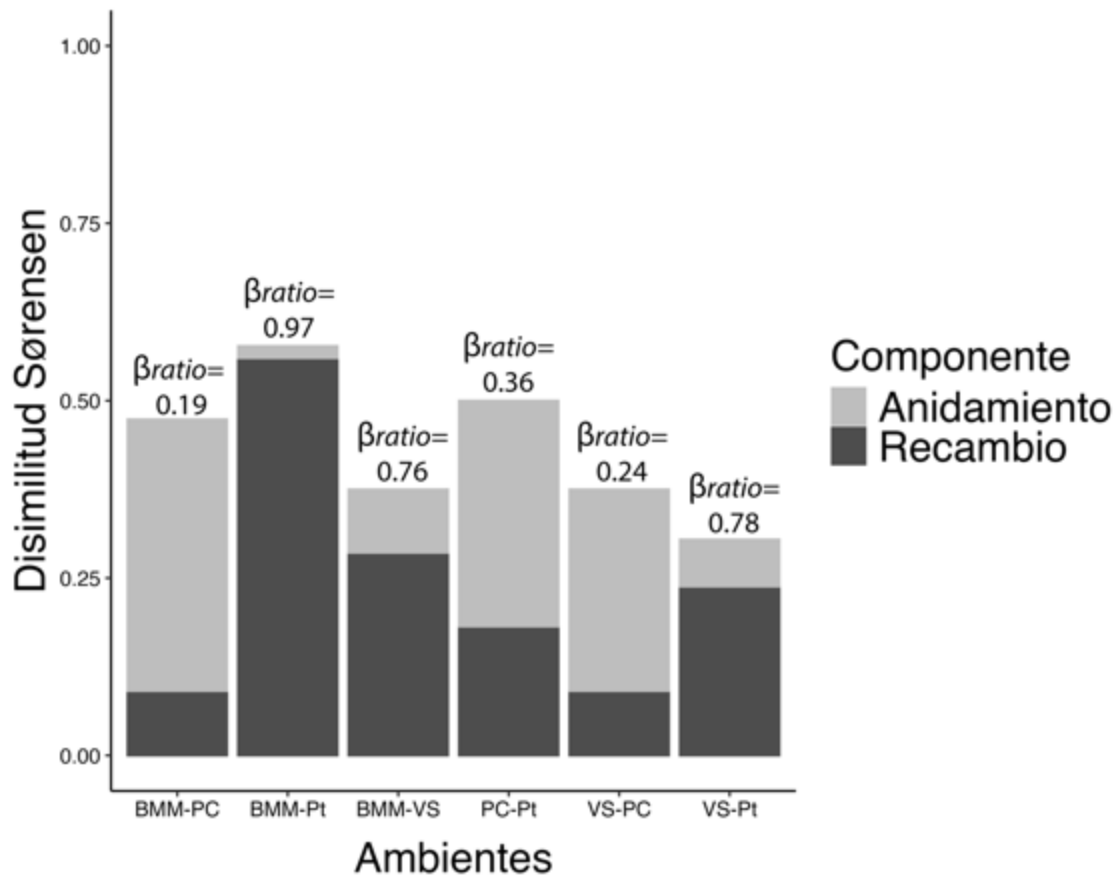


Figura 7. Contribuciones relativas de los componentes de recambio (gris oscuro) y anidamiento (gris claro) para la diversidad beta taxonómica de Sørensen entre ambientes. El  $\beta_{ratio}$  representa la proporción del componente recambio sobre la disimilitud total. Valores de  $\beta_{ratio}$  mayores a 0.5 indican que la disimilitud total es atribuible principalmente al recambio de especies, mientras que valores de  $\beta_{ratio}$  menores a 0.5 indican que la disimilitud es atribuible principalmente al anidamiento.

### 7.3 Relación de las variables estructurales con la diversidad de hormigas

El análisis de correspondencia canónica (CCA) explicó el 41.56% de la variación en la composición taxonómica de hormigas en los dos primeros ejes. El primer eje (CCA1) presentó un valor propio de 0.4562, explicando el 24.73% de la variación total, mientras que el segundo eje (CCA2) tuvo un valor propio de 0.3104, aportando el 16.83%. En conjunto, estos dos ejes capturaron el porcentaje más representativo de la variación total (41.55%). Aunque añadir un tercer eje habría aportado proporción adicional de la variación explicada (15.23%), se decidió excluir para evitar una sobrecarga interpretativa, ya que los dos primeros ejes capturaron la mayor parte de la variación. Para este análisis, las variables de la estructura edáfica tuvieron una mayor influencia sobre el primer eje (CCA1), explicando un 49.69% de la varianza, mientras que las variables de la estructura forestal contribuyeron un 47.01%. En el segundo eje (CCA2), las variables de la estructura forestal fueron predominantes, explicando un 58.94% de la varianza, frente al 40.47% de las variables edáficas.

El biplot del CCA muestra visualmente cómo los vectores que caracterizan principalmente a la estructura edáfica como temperatura, pH y densidad aparente del suelo, tienen una orientación opuesta al grupo de vectores de la estructura vegetal, mostrando una relación negativa entre ambos conjuntos de parámetros. Los sitios de Pt se agruparon hacia la dirección de los vectores edáficos, lo que sugiere que las especies de hormigas asociadas a estos sitios están principalmente influenciadas por factores edáficos. Algunas especies incluyen *Monomorium ebeninum*, *Pheidole flavens*, y *Brachymyrmex cordemoyi* en dos de los potreros, mientras que en un tercer potrero destacan especies como *Cyphomyrmex rimosus*, *Solenopsis sp1*, *Cheliomyrmex morosus*, *Crematogaster formosa*, y *Odontomachus laticeps* (Figura 8).

En contraste, los sitios de BMM se agruparon hacia el conjunto de vectores de la estructura forestal, indicando que las especies de hormigas de estos sitios están más influenciadas por factores forestales. Entre las especies asociadas a estos ambientes se encuentran *Temnothorax striatulus*, *Holcoperona strigata*, *Nylanderia sp2*, y *Ponera pennsylvanica*. Finalmente, las áreas de VS y PC se distribuyeron en posiciones intermedias a lo largo del gradiente entre las variables edáficas y forestales, lo que sugiere que estos

ambientes se caracterizan por una combinación de condiciones ambientales intermedias entre parámetros forestales y edáficos (Figura 8).

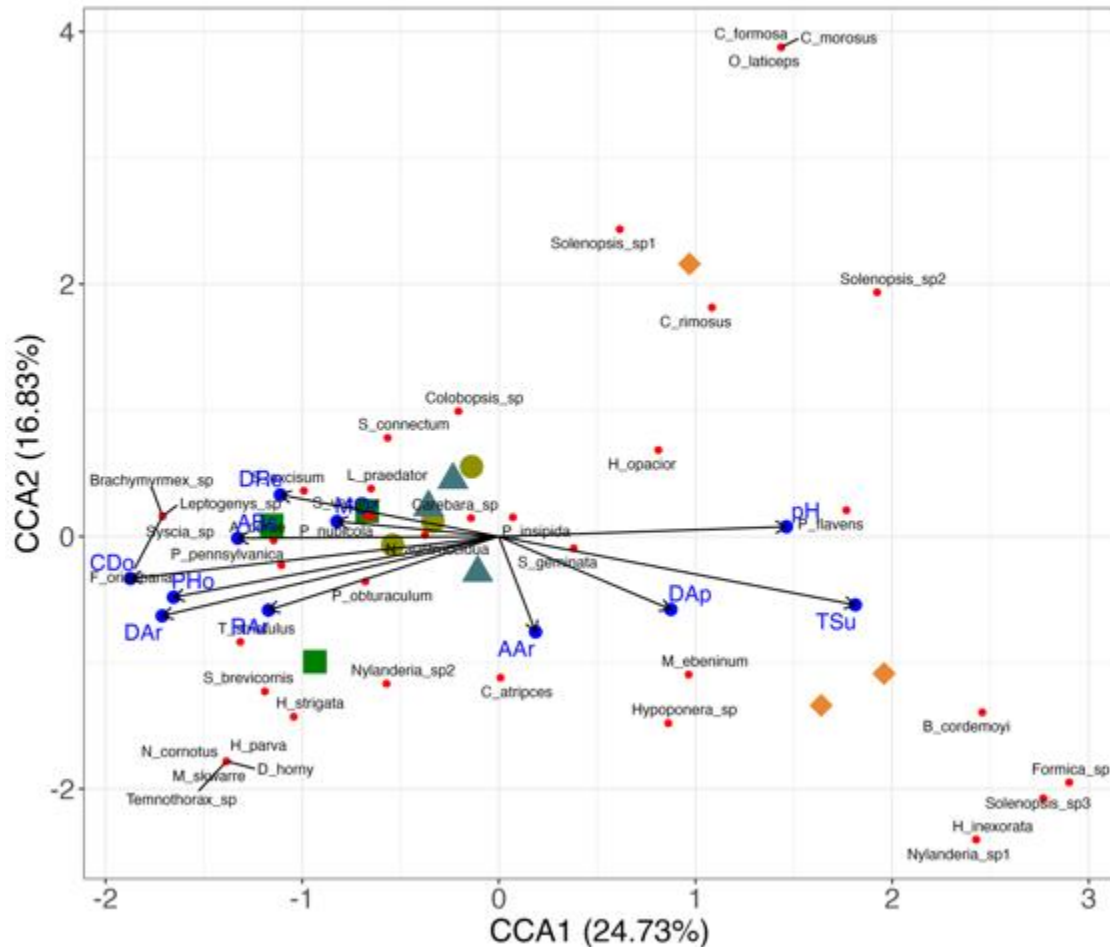


Figura 8. Biplot de análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando los parámetros ambientales de cada ambiente como matriz explicativa. Los ejes CCA1 (24.73%) y CCA2 (16.83%) representan las principales dimensiones de variación en los datos. Ambientes: Cuadrados: BMM, Círculos: VS, Triángulos: PC, Rombo: Pt. CDo: Cobertura del dosel, TSu: Temperatura del suelo, PHo: Peso hojarasca, AAr: Altura del árbol, ABs: Área basal, DEr: Densidad de árboles, pH: pH del suelo, DAp: Densidad aparente, DRe: Densidad real, MOR: Materia orgánica, RAr: Riqueza de árboles.

La selección de variables predictoras por pasos (forward-backward) basada en el Criterio de Información de Akaike (AIC) seleccionó tres variables del modelo completo como mejor combinación para predecir la riqueza estimada de hormigas (Jackknife 1)

(Figura 9). Estas variables fueron: la cobertura del dosel, el pH y la altitud. El modelo ajustado fue estadísticamente significativo ( $F = 7.371$ ,  $gl = 3, 8$ ,  $p = 0.01$ ) logrando explicar el 73.43% de la variabilidad de los datos. Las líneas de regresión ajustadas indican una relación negativa entre la riqueza estimada y las tres variables, mostrando patrones de disminución en la riqueza a medida que aumentan la cobertura, pH y altitud (Tabla 3).

En cuanto a la variación de la riqueza estimada de especies entre los diferentes ambientes representados por los puntos de colores, se observa que el ambiente Pt, caracterizado por una menor cobertura vegetal, presenta una mayor riqueza de hormigas en comparación con los demás ambientes. Asimismo, la riqueza es mayor en suelos más ácidos, como los de BMM y VS, y en sitios a altitudes más bajas.

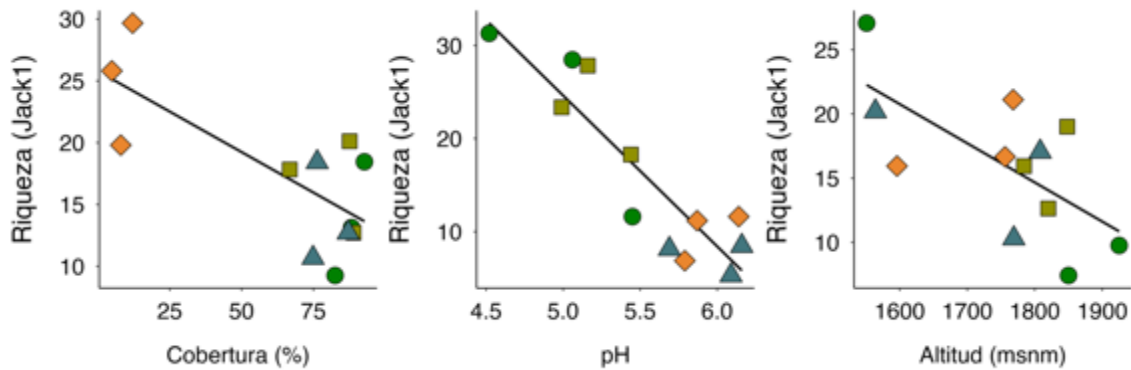


Figura 9. Regresión lineal entre la riqueza de especies estimada de hormigas (Jackknife1) y las variables de cobertura del dosel (%), pH y altitud. Se muestran únicamente las variables seleccionadas por el método *stepwise*. La línea sólida refleja el modelo de regresión ajustado para cada variable con pendiente (beta) significativa ( $p < 0.05$ ). Ambientes: Cuadrados: BMM, Círculos: VS, Triángulos: PC, Rombos: Pt.

Tabla 3. Modelo de regresión lineal múltiple para la estimación de la riqueza de especies de hormigas (Jackknife 1) en función de parámetros ambientales locales y altitud.

Variable predictora	Coefficiente ( $\beta$ )	Error Estándar (E.S.)	t valor	IC 95%
Intercepto	170.20	35.87	4.75 **	(91.45, 248.96)



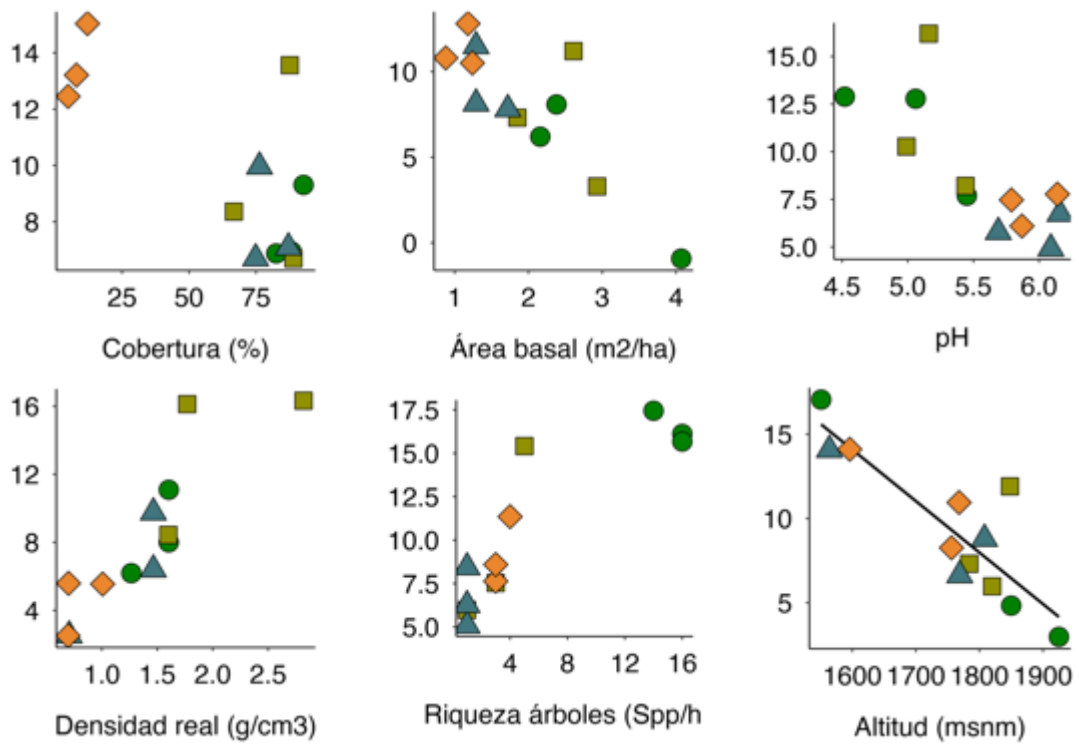


Figura 9. Regresión lineal entre la diversidad de orden 1 ( $q_1$ ) y parámetros de la estructura forestal, edáfica y altitud. Se muestran únicamente las variables seleccionadas por el método *stepwise*. La línea sólida refleja el modelo de regresión ajustado para cada variable con pendiente (beta) significativa. Ambientes: Cuadrados: BMM, Círculos: VS, Triángulos: PC, Rombos: Pt.





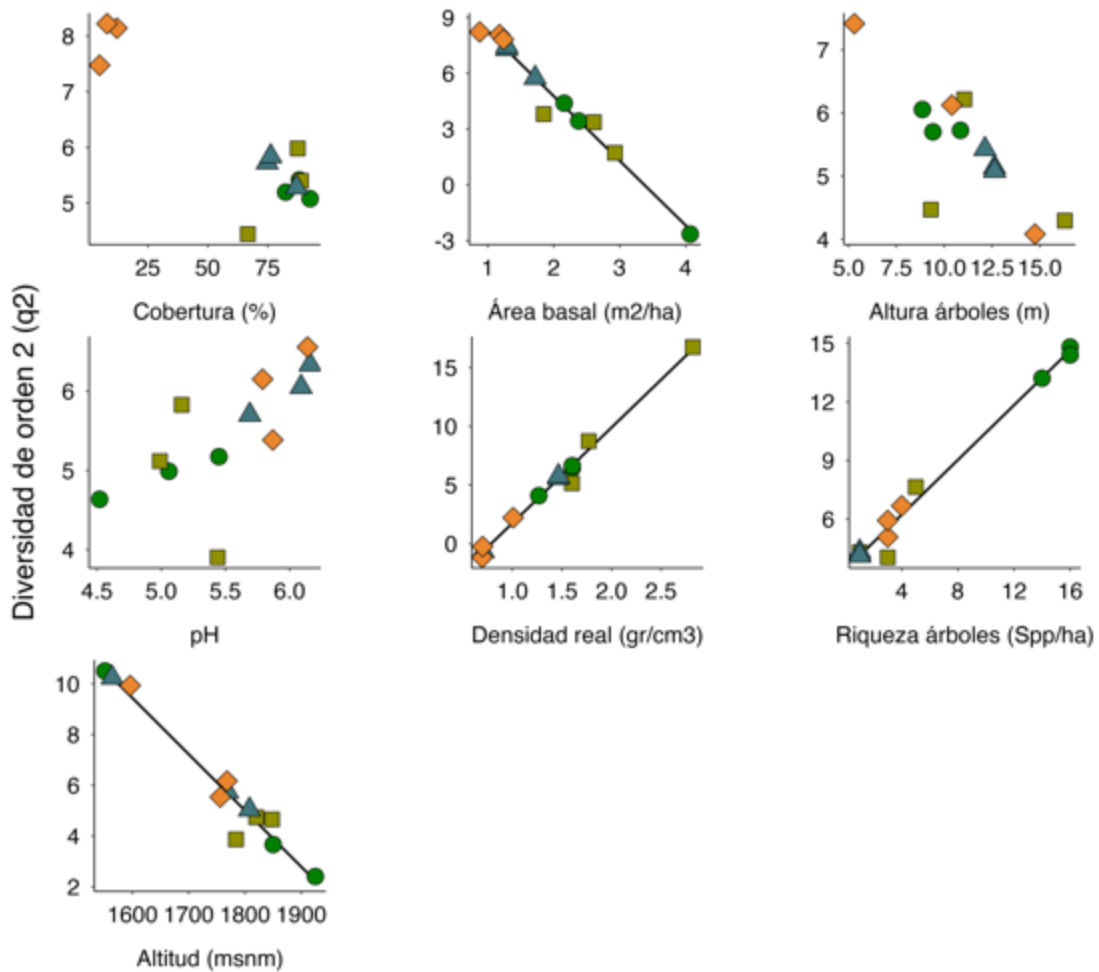


Figura 10. Relación entre la dominancia de hormigas ( $q_2$ ) y parámetros de la estructura forestal, edáfica y altitud. Se muestran únicamente las variables seleccionadas por el método *stepwise*. La línea sólida refleja el modelo de regresión ajustado para cada variable con pendiente (beta) significativa. Ambientes: Cuadrados: BMM, Círculos: VS, Triángulos: PC, Rombos: Pt.

Tabla 5: Modelo de regresión lineal múltiple para la estimación de la diversidad de orden 2 ( $q^2$ ) en función de parámetros ambientales locales y altitud.

Variable predictora	Coficiente ( $\beta$ )	Error Estándar (E. S.)	t valor	IC 95%
Intercepto	36.89	8.81	4.19 *	(13.14, 60.65)







## 8. Discusión

Los resultados de este estudio mostraron diferencias significativas en algunos parámetros de la estructura forestal y edáfica entre los diferentes ambientes de la microcuenca del río Naolinco, así como en la composición taxonómica y en los diferentes niveles de diversidad de las comunidades de hormigas. Aunque en general los hallazgos apoyan nuestra hipótesis planteada, se observan algunos cambios que no se consideraron en la hipótesis inicial. Los remanentes de BMM, ambientes con mayor complejidad estructural, presentaron los valores más altos de riqueza estimada y diversidad de hormigas, sin embargo, los sitios de Pt, a pesar de carecer de una estructura vegetal compleja, mostraron una riqueza similar. En contraste, las áreas de PC, aunque tienen alta cobertura forestal, mostraron una riqueza de hormigas significativamente baja en comparación de los demás ambientes.

En términos de beta diversidad, la disimilitud total fue intermedia entre los tipos de vegetación, con valores cercanos al 50% de disimilitud Sørensen entre ambientes. De esta disimilitud total, la descomposición reveló un claro recambio de especies entre los ambientes BMM, VS y Pt, con valores ( $\beta_{\text{ratio}}$ ) superiores al 70%, sin embargo, el anidamiento fue el componente dominante entre PC con el resto de los ambientes, mostrando las diferencias ecológicas de cada ambiente.

Aunque planteamos que la estructura forestal en conjunto tendría efectos positivos sobre la riqueza y diversidad de hormigas, nuestros resultados mostraron una relación significativa y negativa entre la cobertura del dosel y la riqueza de especies (Jackknife1), pero no para los valores de diversidad  $q_1$  y  $q_2$ . Por otro lado, observamos que los valores más altos de riqueza de especies se encontraron en suelos con pH ácido, comúnmente relacionado con la acumulación de ácidos húmicos derivados de la materia orgánica. Sin embargo, el pH no tuvo un efecto significativo sobre los valores de diversidad  $q_1$  y  $q_2$ . Finalmente, la altitud, un parámetro externo a la estructura forestal, mostró un efecto constante y significativo en los modelos generados para los tres niveles de diversidad.

Por último, se observó que algunas especies de hormigas, como *Temnothorax striatulus* y *Brachymyrmex cordemoyi*, mostraron potencial como bioindicadores de hábitats específicos para BMM y Pt, respectivamente, lo que ofrece oportunidades interesantes para estudios futuros en términos de conservación y manejo de estos ecosistemas.

## 8.1 Composición vegetal y estructural

La diversidad de especies leñosas que se encontró en los remanentes de BMM fue muy similar al de otros estudios dentro de la región centro del estado de Veracruz y otros estados (Olvera-Vargas *et al*, 2021; Toledo-Aceves *et al*, 2014; Williams-Linera & Vizcaíno-Bravo, 2016), donde se reportaron listados de 27 a 43 especies para áreas fragmentadas, resaltando la importancia de los remanentes para preservar la diversidad. Observamos que en nuestros sitios de BMM, la composición florística, así como las especies con mayor dominancia relativa varió para cada remanente, aun estando ubicados en la misma matriz paisajística. Como ya se había reportado anteriormente por Williams-Linera *et al*, (2013), estos ecosistemas tienden a mostrar una alta heterogeneidad local, con especies restringidas, como lo fue el caso de *Fagus grandifolia*, especie endémica de BMM, pero observada solo para el remanente con mayor altitud.

Para nuestras áreas de VS, hubo cierta variabilidad en las composiciones florísticas, sin embargo, se observó que *Alnus acuminata* fue la especie mayormente dominante en estos. Estos resultados muestran una mayor simplificación en la composición florística en comparación de otros estudios, donde reportan especies típicas de bosques secundarios como *Heliocarpus spp*, *Trema micranta* y *Lippia spp* (Williams-Linera *et al*, 2016, 2021). Sin embargo, desconocemos el tiempo de abandono de estos sitios, por lo que es probable que aún se encuentren en etapas de sucesión temprana, dado que *Alnus acuminata* es una especie característica de esta etapa (Cano-Arboleda *et al*, 2022). Esta alta predominancia de *A. acuminata* indica que las condiciones actuales de estos ambientes aún no son favorables para el establecimiento de especies de etapas más avanzadas de sucesión (Coelho *et al.*, 2022; López-Sampson *et al.*, 2021).

Para el caso de nuestros ambientes más simplificados, observamos que las áreas de PC presentaron una composición monoespecífica al ser plantaciones forestales que datan de los años 70's. Esto como producto de reforestaciones masivas por programas gubernamentales, donde utilizaban especies forestales de los géneros *Cupressus* y *Pinus* con fines maderables y como barreras para la erosión de tierras (Torres Rojo, 2021). Aunque esta especie no está asociada a ecorregiones de distribución del BMM, si es nativa de México y Norte América, donde puede formar bosques maduros asociados a especies de *Pinus* y

*Quercus* (Rushforth *et al*, 2003). Diferentes países de Sudamérica también han introducido esta especie como árbol para reforestación debido a su fácil propagación y rápido crecimiento (Dobner Jr., 2021). A su vez, los potreros, que ocupan actualmente el 60% de la microcuenca, la composición florística se ha reducido drásticamente en comparación con otros ambientes. Aunque algunos árboles se conservan como sombra para el ganado o como cercas vivas, esta práctica está disminuyendo debido al uso creciente de cercados eléctricos (Barrera-Bernal *et al*, 2024).

Se observó que los parámetros de la estructura vegetal y edáfica influyeron de manera diferenciada en cada uno de los ambientes estudiados, caracterizando a cada ambiente con condiciones ambientales distintas. Como se esperaba, los ambientes boscosos fueron más influenciados por factores relacionados con la estructura vegetal, mientras que los sitios de Pt estuvieron más condicionados por características edáficas (Domínguez-Yescas *et al.*, 2020). Aunque no hubo diferencias estadísticas en varios parámetros de la estructura vegetal, a excepción de la riqueza de árboles, lo que muestra los cambios en la composición entre diferentes etapas de conservación entre coberturas (Sánchez-Reyes *et al*, 2021). En cuanto a la caracterización edáfica, el pH fue un parámetro que distinguió a los sitios mejor estructurados, como BMM y VS, de los ambientes menos complejos como PC y Pt (Amorim *et al.*, 2020). Los suelos con un pH más bajo en BMM y VS están asociados a una mayor descomposición de la hojarasca de especies leñosas, que libera ácidos húmicos y acidifica el suelo (Shahbaz *et al*, 2017). En comparación, Pt al ser pastizales, carecen de hojarasca en descomposición y aunque PC presenta cantidades similares de hojarasca a los BMM, ésta está compuesta mayormente por acículas de lenta descomposición, lo que limita este proceso acidificante (Getaneh *et al*. 2022)



## 8.2 Diversidad y disimilitud en comunidades de hormigas

La riqueza total observada (43 spp) de nuestro estudio fue menor a lo reportado por otros autores, donde incluyen remanentes de BMM en paisajes antropizados de la región Centro de Veracruz (47 spp) Díaz-García *et al*, (2022), (75 spp) García-Martínez *et al*, (2017). No obstante, esto pudo estar influenciado por diferentes técnicas de muestreo y estratos que no se incluyeron en el estudio, tales como estratos subterráneos y de dosel. Sin embargo, el alto número de *singletons* para este ambiente (BMM) nos marca una mayor riqueza de especies de la observada. Estas especies con un solo registro pudieron deberse por un bajo esfuerzo de muestreo o por el uso exclusivo de extractores Winkler y trampas pitfalls. Tales técnicas de colecta fuera el gremio de las hormigas arborícolas, las cuales aportaron mayor diversidad a los estudios anteriores.

Los valores más altos de riqueza se obtuvieron en BMM y PT, lo que resulta inesperado de acuerdo con teorías ecológicas clásicas, como la heterogeneidad de nichos y la hipótesis de la complejidad estructural (Hamm & Drossel, 2017). En estas teorías, los ambientes mayormente conservados como el BMM deberían ofrecer una mayor diversidad de recursos, mientras que ambientes más simples como los Pt, con menor diversidad de nichos y mayor exposición solar, deberían limitar la riqueza de especies. Sin embargo, en altitudes mayores, como en las que se encuentran nuestros sitios de muestreo, las condiciones de mayor exposición solar probablemente están favoreciendo el establecimiento de especies con afinidades tropicales, como en el caso de algunas especies de los géneros *Solenopsis* y *Monomorium*. Estudios previos también han documentado patrones similares. Por ejemplo, Schonberg *et al* (2004) encontraron que los remanentes de bosque mantenían una riqueza comparable de hormigas arborícolas a la de los pastizales inducidos, mientras que Klunk *et al* (2018) observaron una tendencia similar en hormigas epigeas en Brasil. En ambientes abiertos, como señalaron Ribeiro-Neto *et al* (2016), las especies generalistas prosperan al beneficiarse de la mayor exposición a la luz y temperaturas más cálidas, especialmente en altitudes elevadas. Estas condiciones favorecen la coexistencia de especies oportunistas que toleran variaciones ambientales y colonizan rápidamente áreas abiertas, tal como se observó en el estudio (Parr & Bishop, 2022; Queiroz *et al*, 2013).

Para las áreas de VS, se anticipaba que la riqueza estimada y la composición comunitaria fueran similares a las del BMM, dado su papel como ambientes de transición ecológica y su estructura vegetal comparable con la de estos remanentes. Sin embargo, y contrariamente a lo esperado, su riqueza mostró diferencias significativas con el BMM y el PC, pero no con los Pt adyacentes, a pesar de la ausencia de una estructura vegetal compleja en este último ambiente. Estas diferencias nos podrían indicar que estas áreas de VS aún se encuentran en etapas tempranas de transición y con ciertas influencias de perturbación externa, como la cercanía con áreas agrícolas y el corte de leña por parte de los locatarios (observación personal). En el caso de las PC, la riqueza de especies fue significativamente menor en comparación con el resto de los ambientes. Este resultado coincide con estudios previos, donde los monocultivos forestales generan condiciones poco favorables para la proliferación de hormigas, debido a la homogeneidad en la composición florística y la ausencia de plantas con nectarios florales (Cavigliasso *et al* 2023; da Cunha *et al.*, 2021; Munévar *et al.*, 2022).

En cuanto a los niveles de diversidad que incluyen la equidad y la dominancia de especies, se observó que a diferencia de la riqueza estimada, BMM no se diferenció con VS, pero sí con respecto a los Pt. Esto indica que, aunque BMM y Pt sostienen riquezas similares, la distribución en las abundancias de las hormigas dentro de sus comunidades no es similar. Los sitios de Pt tienden a favorecer especies que se vuelven dominantes, por ejemplo, *Solenopsis geminata*, *Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, probablemente por condiciones de perturbación (baja cobertura vegetal, menor disponibilidad de recursos y microclimas extremos) (Santos *et al.*, 2021). En contraste, el BMM mantiene una composición más balanceada, lo que favorece una mayor diversidad efectiva en términos de equidad. Estos resultados concuerdan con teorías de diversidad que sostienen que los ambientes conservados promueven una mayor equidad comunitaria (Stirling & Wilsey, 2001; Herrera *et al.*, 2023). Asimismo, coinciden con lo reportado por Pérez-Toledo *et al.*, (2024), quienes documentaron que la simplificación del hábitat no afecta directamente la riqueza, pero sí influye sobre la equidad y la dominancia de las comunidades de hormigas entre pastizales inducidos y bosques de encino. En lo que respecta a las áreas de vegetación secundaria, estas se posicionan en valores intermedios entre los BMM y pastizales, un patrón inducido por las distintas etapas de sucesión de los bosques secundarios (Hethcoat *et al.*, 2019; Hoenle *et al.*, 2022).

En el caso de las áreas de PC, se observó una baja equidad comunitaria y una alta dominancia de especies, un patrón similar al observado en los Pt, por lo que este tipo de monocultivo está limitando significativamente la diversidad de hormigas. A diferencia de los ecosistemas forestales nativos, donde la complejidad estructural promueve una mayor diversidad al ofrecer un mayor número de nichos y reducir las interacciones competitivas en las comunidades (Gray *et al.*, 2018), los monocultivos forestales generan condiciones homogéneas que actúan como filtros ambientales. Estas condiciones favorecen únicamente a especies altamente adaptables a entornos con recursos limitados, como en el caso de *Nylanderia austroccidua*, una especie exótica de Sudamérica (Fowler *et al.*, 2014). En ambientes perturbados, la reducción de recursos intensifica la exclusión competitiva, lo que permite que unas pocas especies adaptadas a hábitats degradados dominen el espacio (Achury *et al.*, 2020). Este fenómeno también ha sido documentado por Chiles *et al.* (2022) y Queiroz *et al.* (2020) en plantaciones forestales de *Eucalyptus* y *Pinus* en la selva amazónica del Brasil. En estos estudios, aunque los monocultivos de estos géneros brindan una amplia cobertura forestal, su homogeneidad reduce drásticamente la diversidad de nichos disponibles para las hormigas, limitando la diversidad al restringir la variedad de recursos y microhábitats necesarios para sustentar comunidades más diversas.

Para la diversidad beta, observamos una disimilitud marcada en la composición de las comunidades de hormigas entre los remanentes de BMM con el resto de los ambientes, posiblemente porque los BMM aún mantienen parte de la composición florística original. Este estado de conservación provee recursos importantes para la nidificación y la creación de nichos especializados, lo que permite el establecimiento de especies crípticas, como *Discothyrea horny*, *Myrmelachista skwarre*, *Fulakora orizabana*, especies de hojarasca que no pueden prosperar en hábitats con mayor perturbación (Warne *et al.*, 2020). El resto de los ambientes obtuvieron valores menores de disimilitud, sobre todo para VS y Pt ( $\beta_{sor} = .30$ ). Al igual que en los tres niveles de diversidad alfa, VS y Pt se mantuvieron agrupados, lo cual puede atribuirse a la resiliencia de especies generalistas pertenecientes a las zonas de pastoreo adyacentes como *Carebara sp.*, *Pheidole flavens*, *Solenopsis geminata* y a la baja composición florística en las etapas tempranas de sucesión (Longino, 2004). En el caso de PC, su agrupamiento también podría estar influenciado por ser generalmente manchones forestales inmersos en una matriz circundante de áreas extensivas de potreros, donde las comunidades de hormigas de las áreas de pastoreo tendrían la posibilidad de penetrar como

especies turistas en este tipo de plantaciones forestales (Assis *et al*, 2018; Martello *et al*, 2022).

En cuanto a los resultados de la partición de la diversidad beta, observamos que el recambio de especies fue el principal impulsor de la disimilitud en las comunidades de hormigas entre BMM, VS y Pt. Esto puede atribuirse a la existencia de diferencias microclimáticas entre los diferentes ambientes, que propician la instalación de grupos particulares de especies y evitan el establecimiento de otras (Silva *et al*, 2017). Estos patrones de disimilitud son consistentes en matrices de ambientes fragmentados, donde la presencia de restricciones climáticas limita el establecimiento de especies y aumenta la heterogeneidad en la composición de especies entre los distintos tipos de hábitat (Arroyo-Rodríguez *et al*, 2017b). Aunque BMM y Pt mantienen casi la misma riqueza, su disimilitud estuvo impulsada en un 97% por el recambio de especies, lo que refleja que las condiciones de conservación del BMM permite una composición única en la región, incluso actuando como refugio para especies especialistas (Wint *et al*, 2024; García-Martínez *et al*, 2017). La disimilitud entre VS y Pt fue baja ( $\beta_{sor} = .30$ ), posiblemente por la cercanía espacial de estos ambientes y la plasticidad ecológica de algunas especies de hormigas, como *Camponotus atriceps*, *Nylanderia austroccidua*, *Solenopsis geminata*, entre otras (Hernández-Flores *et al*, 2021). Sin embargo, esta disimilitud también se debió al recambio, lo que podría sugerir que, proyectando el avance en las etapas de sucesión. En estas etapas las especies generalistas de hormigas presentes en los Pt se ven remplazadas por especies más propias de etapas de sucesión más avanzadas, tales como *Adelomyrmex dorae*, *Ponera pensylvanica*, *Strumigenys brevicornis*. Estas especies de hormigas se observaron en los interceptos de VS-BMM, pero desaparecieron en los interceptos de VS-Pt.

Finalmente, se observó que en las comparaciones que involucraron las áreas de PC con el resto de los ambientes, el anidamiento fue el componente que impulsó la disimilitud. Como se mencionó, el anidamiento representa un patrón en el cual los ensamblajes menos diversos están compuestos por subconjuntos de los ensamblajes más diversos (Baselga, 2015), lo cual indicaría que PC alberga un subconjunto de especies presentes en los demás ambientes circundantes. Este fenómeno podría deberse a ciertas limitaciones que enfrentan las comunidades de hormigas en PC. La falta de nichos adecuados limita la proliferación de hormigas con mayores requerimientos de hábitat, generando un filtro ecológico. Debido a

esto, solo algunas especies con mayor tolerancia provenientes de otros ambientes, tales *Holcaponera strigata*, *Pheidole obturaculum*, *Momomorium ebeninum*, *Cyphomyrmex rimosus*, entre otras puedan ocupar estos cultivos forestales, impulsando la anidación en comunidades de hormigas (Neves *et al*, 2021). Este patrón también ha sido documentado por Hill *et al.* (2011) en estudios con aves, hormigas de hojarasca y polillas, donde fragmentos pequeños inmersos en matrices agrícolas presentaron una mayor tendencia al anidamiento en paisajes fragmentados.

### 8.3 Efectos de los parámetros ambientales sobre la diversidad de hormigas

Inicialmente, planteamos la hipótesis de que la riqueza de hormigas estaría positivamente relacionada con el aumento de los parámetros de la estructura vegetal y edáfica. Sin embargo, los resultados mostraron lo contrario: la riqueza estimada (Jackknife 1) disminuyó con el incremento en la cobertura del dosel, una variable que representa la estructura de los bosques, así como con el pH del suelo y la altitud (Fang *et al.*, 2021). Aunque un dosel más denso generalmente implica una mayor disposición de árboles y recursos para las hormigas (Adams *et al.*, 2017), esta relación puede variar según el tipo de ambiente y los gremios ecológicos a los que pertenecen las especies. En algunos casos, un dosel cerrado puede reducir la diversidad, especialmente en ambientes donde las especies dependen de microclimas cálidos y soleados (Queiroz & Ribas, 2016). El aumento en la cobertura del dosel reduce la entrada de luz y la temperatura del microclima en los ecotonos (Muhammad *et al.*, 2021). Esto puede afectar a especies epigeas a veces especializadas en pastizales como *Odontomachus* o *Cheliomyrmex*, que dependen de microclimas cálidos y abiertos, por lo tanto, doseles densos pueden restringir su rango de distribución (Queiroz *et al.*, 2020). Un patrón similar se observó con el pH del suelo, lo cual concuerda con lo reportado por Jílková *et al.*, (2011), quienes relacionaron la disminución del pH del suelo a la acumulación de materia orgánica presente en áreas con mayores densidades de nidos de hormigas.

La altitud tuvo un efecto significativo sobre los tres niveles de diversidad alfa (Jackknife 1, q1 y q2). Aunque el gradiente altitudinal estudiado fue relativamente corto (1,500-1,900 msnm), este parámetro emergió como un predictor constante frente a las características locales de los ambientes. Observamos una relación negativa entre la altitud y la diversidad de hormigas, consiste con estudios previos en gradientes altitudinales en montañas tropicales, donde los picos de diversidad suelen registrarse en elevaciones intermedias (1,000-1,500 msnm) y disminuyen por encima de los 2,000 msnm (Longino *et al.*, 2014; Pérez-Toledo *et al.*, 2022). Los factores climáticos asociados al aumento de la altitud, como el descenso de la temperatura y el incremento de la humedad por condensación, impactan las comunidades de hormigas (Marathe *et al.*, 2020). Como organismos ectotérmicos, su metabolismo y actividades esenciales, como el forrajeo y la reproducción,

dependen directamente de la temperatura ambiental (Hölldobler & Wilson, 1990; Parr & Bishop, 2022). En este sentido, a mayores altitudes, las bajas temperaturas limitan la actividad de los nidos, favoreciendo únicamente a especies adaptadas a climas templados y reduciendo así la diversidad (Heinze & Rueppell, 2014).

Para el análisis de  $q_1$  (diversidad de orden 1), el hecho de que ésta sólo se viera influenciada por la altitud y no por los parámetros locales, podría deberse a que las comunidades de hormigas están más condicionadas por el gradiente altitudinal que por las características locales del hábitat (Bharti *et al.*, 2013, Marathe *et al.*, 2021). Esto coincide con lo reportado por Longino *et al.* (2014), quienes documentaron que los picos de diversidad efectiva suelen ocurrir alrededor de los 1,500 msnm, disminuyendo gradualmente a mayores altitudes. Esto sugiere que la diversidad efectiva está más influenciada por factores regionales, como la altitud y la precipitación, que por las características estructurales o edáficas locales de cada sitio.

En cuanto a la diversidad de orden 2 ( $q^2$ ), observamos un incremento asociado al aumento en los valores del área basal y la altitud, mientras que la dominancia tendió a disminuir con valores más altos de densidad real del suelo y riqueza de árboles. Este patrón indica que, en bosques con mayor biomasa y una estructura más compleja, la diversidad de nichos también aumenta, promoviendo una mayor equidad comunitaria al ofrecer una mayor disponibilidad de refugios y recursos variados, lo que favorece la coexistencia de especies. Aunque la dominancia generalmente se asocia con ambientes perturbados y con baja estructura forestal (Pérez-Toledo *et al.*, 2024), las áreas de PC destacaron por presentar una mayor dominancia debido posiblemente a su baja composición florística y la reducción de microhábitats. Este resultado coincide con estudios previos, como los de Queiroz *et al.* (2020) y Mthimunye & Munyai (2022), que documentaron cómo la introducción de monocultivos de especies forestales no nativas de *Pinus* y *Eucalyptus* en selvas amazónicas del Brasil redujeron la estructura de las comunidades de hormigas en comparación de las selvas aledañas.

Partiendo de los resultados encontrados, podemos observar que las plantaciones forestales mono específicas como PC, pueden tener implicaciones significativas sobre la diversidad de hormigas y otros taxones de insectos en ecosistemas naturales. Para el caso de las hormigas, observamos que a pesar de que este ambiente ofrece una estructura forestal madura, su

homogeneidad en los recursos puede restringir las interacciones entre especies y la disponibilidad de nichos ecológicos, resultando en una menor diversidad alfa y beta en comparación con bosques naturales más complejos. Estos efectos son cruciales al considerar la conservación y restauración de paisajes fragmentados, ya que las plantaciones de especies no nativas o de monocultivos pueden contribuir a la homogeneización de la fauna y flora, reduciendo la resiliencia de los ecosistemas frente a cambios ambientales.



## 8.4 Hormigas como bioindicadores de hábitat

De las cuatro especies de hormigas que se identificaron como indicadores de hábitat, tanto en ambientes conservados como perturbados, observamos patrones específicos de asociación con sus respectivos hábitats, agregando que su comportamiento ecológico refleja las condiciones del hábitat. La información de estas especies indicadoras nos brinda herramientas para comprender el efecto de la perturbación por fragmentación y cambio de uso de suelo en la gama de ambientes de la microcuenca del río Naolinco.

Observamos que *Temnothorax striatulus* (Stitz, 1937) fue la única especie indicadora para los remanentes de BMM. Aunque este ambiente fue el más diverso y se registraron otras especies crípticas, estas aparecieron solo como "singletons", por lo que no influyeron significativamente en el análisis. Sin embargo, la presencia de estas especies refleja la complejidad estructural de este ambiente. Este resultado coincide con la distribución conocida del género, que se encuentra en el hemisferio norte a elevaciones medias y altas (Guénard *et al*, 2016), y con datos reportados en bases de datos como AntWeb, (2024), donde se ha registrado principalmente en bosques mesófilos de montaña y bosques de encino-latifoliados, con alta abundancia de hojarasca, un microhábitat donde esta especie anida y forrajea (Prebus, 2017).

En los potreros, identificamos a tres especies indicadoras: *Brachymyrmex cordemoyi* Forel, 1895, *Pheidole flavens* Roger, 1863 y *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), las cuales mostraron mayores abundancias en este tipo de hábitat. El origen de estas especies está dado en regiones neotropicales, principalmente en América Central y Sudamérica, aunque su distribución actual abarca regiones tropicales de Asia, África, Oceanía e islas del Pacífico, donde se han reportado como especies invasoras (Calcaterra *et al*, 2016).

Entre las especies especies mencionadas anteriormente, *B. cordemoyi* destacó por su marcada afinidad hacia los potreros, lo que se refleja en su comportamiento y patrones ecológicos. Esta especie se ha reportado como exótica y generalista de pequeño tamaño, que nidifica en el suelo, bajo piedras o en ramas huecas, mostró la mayor fidelidad hacia los potreros entre las tres especies indicadoras, siendo una especie exclusiva de este ambiente en el estudio. Esto coincide con lo reportado con otros autores, donde se observó su afinidad por ambientes perturbados como áreas urbanas, pastizales o bosques fragmentados (Hernández-

Teixidor *et al*, 2020; Larrea *et al*, 2024). A diferencia de otras especies del mismo género como *B. obscurior* o *B. patagonicus*, esta no es considerada como una especie plaga y su comportamiento no es agresivo con otras especies de hormigas, como en el caso de *S. geminata*, lo que le permite coexistir con otras especies en ambientes fragmentados.

En el caso de *Pheidole flavens*, observamos que su distribución estuvo concentrada predominantemente en los potreros, aunque también fue registrada con una única frecuencia de captura en áreas de PC y VS. Sin embargo, en la literatura, esta especie no se ha reportado como indicadora de ambientes abiertos, sino más bien de hábitats cerrados y húmedos, como pantanos (Fichaux *et al*, 2019). Incluso en regiones donde ha sido introducida, *P. flavens* muestra una preferencia por anidar en ambientes boscosos y húmedos, generalmente en elevaciones por encima de los 900 m.s.n.m. donde construye nidos en ramas huecas, troncos y ocasionalmente bajo piedras (Herrera *et al*, 2020; Lubertazzi, 2019). Sin embargo, esta especie también es reconocida por su capacidad de adaptación y amplios rangos de forrajeo, lo que podría haber facilitado su captura en hábitats abiertos, como los Pt en nuestro caso. Por lo tanto, aunque esta especie tiene preferencias ecológicas documentadas por ambientes cerrados, su plasticidad ecológica le permite extenderse a otros ambientes en respuesta a factores como la conectividad del paisaje.

Aunque en nuestro estudio *Solenopsis geminata* mostró una asociación marginalmente no significativa con Pt, en otras investigaciones ha sido identificada como una especie predominante en zonas de pastoreo y ambientes erosionados (Perfecto & Vandermeer, 2011; Van der Merwe *et al*, 2020). En México, su distribución se concentra principalmente en las regiones centro y sur, abarcando sitios con un amplio rango de temperaturas (14 °C - 35 °C). Además, esta especie ha sido reconocida como indicadora de zonas urbanas dada su naturaleza generalista y su alta tolerancia, confiriéndole una amplia adaptación a una variedad de ambientes (Rodríguez-deLeón *et al*, 2024; Baena *et al*, 2020). Para el caso de nuestro estudio, *S. geminata* estuvo presente en todos los ambientes evaluados, lo que puede explicar su especificidad media hacia los potreros, a diferencia de otros estudios. Este comportamiento generalista al igual que su agresividad hacia otras especies y su alta competitividad por recursos, le generan un alto potencial para excluir a otras especies del entorno en el que habita (Lai *et al*, 2015).

## 9. Conclusiones

Los resultados obtenidos en este estudio revelan cómo los diferentes ambientes de la microcuenca del río Naolinco (BMM, VS, PC y Pt) están influenciados por distintas variables estructurales y edáficas. Los ambientes forestales como BMM, VS y PC mostraron una relación significativa con parámetros estructurales de la vegetación, como la altura, densidad de árboles y cobertura del dosel, destacando al BMM por su mayor riqueza florística, mientras que los sitios de Pt presentaron una afinidad más clara con la estructura edáfica.

A pesar de que no se observaron cambios significativos en la riqueza de especies entre el BMM y Pt, se encontraron diferencias notables en la equidad ( $q_1$ ) y la dominancia ( $q_2$ ) de las comunidades de hormigas. La conversión del BMM a PC tuvo un impacto más fuerte en la diversidad taxonómica que la conversión a Pt, siendo PC un ambiente con baja riqueza, baja equidad y alta dominancia. En contraste, el ambiente de VS se mantuvo intermedio, sugiriendo su rol como un ecosistema de transición. Además, el análisis de la diversidad beta reveló que el recambio de especies fue el principal factor de disimilitud entre ambientes, con una mayor disimilitud entre BMM y Pt, mientras que las comunidades de VS seguían relacionadas con las de Pt, lo que indica un proceso de sucesión aún temprano. Sin embargo, resaltamos el anidamiento por parte de las áreas de PC y su falta de capacidad para mantener la diversidad de los ambientes cercanos.

La altitud fue el factor más consistente en la explicación de la diversidad alfa en los tres niveles (Jackknife 1,  $q_1$  y  $q_2$ ), indicando la influencia de los gradientes climáticos sobre las comunidades de hormigas. El nivel de diversidad  $q_1$ , se modeló exclusivamente por la altitud, sugiriendo que las comunidades de hormigas responden más a factores regionales que a las características locales del ambiente. En cuanto a la cobertura del dosel, el área basal y el pH del suelo, estos parámetros también influyeron en la dominancia y composición de las comunidades, con un patrón de mayor dominancia en ambientes más simplificados y mayor equidad en aquellos con más heterogeneidad estructural.

Este estudio resalta el potencial de las hormigas como bioindicadores clave en investigaciones sobre fragmentación y cambio de uso del suelo. Las cuatro especies identificadas como indicadores mostraron una fuerte afinidad por sus respectivos hábitats, lo que subraya su utilidad en la evaluación del estado de conservación y el monitoreo de

ambientes en matrices paisajísticas. Aunque el bajo número de repeticiones por ambiente representa una limitación que podría afectar la representatividad regional de la diversidad, los hallazgos proporcionan una base sólida para futuras investigaciones y acciones de conservación, con énfasis en la restauración y manejo de hábitats fragmentados.

## Referencias

- Achury, R., Chacón de Ulloa, P., Arcila, Á., & Suarez, A. V. (2020). Habitat disturbance modifies dominance, coexistence, and competitive interactions in tropical ant communities. *Ecological Entomology*, 45(6), 1247-1262. <https://doi.org/10.1111/een.12908>
- Adams, B. J., Schnitzer, S. A., & Yanoviak, S. P. (2017). Trees as islands: Canopy ant species richness increases with the size of liana-free trees in a Neotropical forest. *Ecography*, 40(9), 1067-1075. <https://doi.org/10.1111/ecog.02608>
- Agosti, D. (Ed.). (2000). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Ahuatzin, D. A., Corro, E. J., Jaimes, A. A., Valenzuela González, J. E., Feitosa, R. M., Ribeiro, M. C., Acosta, J. C. L., Coates, R., & Dáttilo, W. (2019a). Forest cover drives leaf litter ant diversity in primary rainforest remnants within human-modified tropical landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 28(5), 1091-1107. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01712-z>
- Alcocer, I., Lima, H., Sugai, L. S. M., & Llusia, D. (2022). Acoustic indices as proxies for biodiversity: A meta-analysis. *Biological Reviews*, 97(6), 2209–2236. <https://doi.org/10.1111/brv.12890>
- Alroy J. On four measures of taxonomic richness. *Paleobiology*. 2020;46(2):158-175. doi:10.1017/pab.2019.40
- Amorim, H. C., Ashworth, A. J., Moore Jr, P. A., Wienhold, B. J., Savin, M. C., Owens, P. R., ... & Xu, S. (2020). Soil quality indices following long-term conservation pasture management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301, 107060. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107060>
- Anderson, S. C., Elsen, P. R., Hughes, B. B., Tonietto, R. K., Bletz, M. C., Gill, D. A., ... & Veríssimo, D. (2021). Trends in ecology and conservation over eight decades. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(5), 274-282. <https://doi.org/10.1002/fee.2320>
- AntWeb. Version 8.112. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 22 November 2024.
- Apolinário, L. D. C. M. H., Almeida, Â. A. D., Queiroz, J. M., Vargas, A. B., & Almeida, F. S. (2019). Diversity and Guilds of Ants in Different Land-Use Systems in Rio de Janeiro State, Brazil. *Floresta e Ambiente*, 26(4), e20171152. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.115217>
- Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2015). Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241. <https://doi.org/10.7717/peerj.1241>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research: Multiple successional pathways. *Biological Reviews*, 92(1), 326-340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Assis, D. S., Dos Santos, I. A., Ramos, F. N., Barrios-Rojas, K. E., Majer, J. D., & Vilela, E. F. (2018). Agricultural matrices affect ground ant assemblage composition inside forest fragments. *PLOS ONE*, 13(5), e0197697. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197697>
- Baena, M.L., Escobar, F. & Valenzuela, J.E. Diversity snapshot of green–gray space ants in two Mexican cities. *Int J Trop Insect Sci* 40, 239–250 (2020). <https://doi.org/10.1007/s42690-019-00073-y>

- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., & Leprieur, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1069-1079. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12388>
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Bharti H, Sharma YP, Bharti M, Pfeiffer M. (2013). Ant species richness, endemism and functional groups, along an elevational gradient in the Himalayas. *Asian Myrmecology*. 2013;5: 79-101.
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 27: 325-349
- Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns: Hydrometeorology of tropical montane cloud forest. *Hydrological Processes*, 25(3), 465-498. <https://doi.org/10.1002/hyp.7974>
- Cano-Arboleda, L. V., Villegas, J. C., Restrepo, A. C., & Quintero-Vallejo, E. (2022). Complementary effects of tree species on canopy rainfall partitioning: New insights for ecological restoration in Andean ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 507, 119969. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119969>
- Carvalho, R. L., Andersen, A. N., Anjos, D. V., Pacheco, R., Chagas, L., & Vasconcelos, H. L. (2020). Understanding what bioindicators are actually indicating: Linking disturbance responses to ecological traits of dung beetles and ants. *Ecological Indicators*, 108, 105764. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105764>
- Castruita-Esparza, L. U., Gutiérrez, M., Olivas-García, J. M., & Rubio-Arias, H. O. (2023). The Pine-Oak Forest of the Rio Conchos Basin, Mexico: Key to Rain Production and Soil Erosion Control. *Environments*, 10(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/environments10030037>
- Catterall, C. P. (2018). Fauna as passengers and drivers in vegetation restoration: A synthesis of processes and evidence. *Ecological Management & Restoration*, 19(S1), 54-62. <https://doi.org/10.1111/emr.12306>
- Cavelier, J., & Tobler, A. (1998). The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soils and regeneration of a tropical montane rain forest in Colombia. *Biodiversity & Conservation*, 7(3), 335-347. <https://doi.org/10.1023/A:1008829728564>
- Cavigliasso, P., González, E., Scherf, A. et al. Landscape configuration modulates the presence of leaf-cutting ants in eucalypt plantations. *Sci Rep* 13, 13130 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-40426-9>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30). <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Chao A, Ma KH, Chiu TCH and CH. SpadeR: Species-Richness Prediction and Diversity Estimation with R [Internet]. 2016 [cited 2021 Oct 8]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=SpadeR>
- Chao, A., Chiu, C.-H., & Jost, L. (2014). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 297-324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>

- Chao, A., Colwell, R. K., Lin, C.-W., & Gotelli, N. J. (2009). Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology*, 90(4), 1125-1133. <https://doi.org/10.1890/07-2147.1>
- Chiles, C. R., Melo, R. S., Otto, M. S. G., Zanini, A. M., Godoy, W. A. C., & Ferraz, S. F. D. B. (2022). How can structure and composition of Eucalyptus plantation landscape reduce leaf-cutting ants? *Forest Ecology and Management*, 518, 120250. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120250>
- Coelho, A. J. P., Matos, F. A. R., Villa, P. M., Heringer, G., Pontara, V., de Paula Almado, R., & Meira-Neto, J. A. A. (2022). Multiple drivers influence tree species diversity and above-ground carbon stock in second-growth Atlantic forests: Implications for passive restoration. *Journal of Environmental Management*, 318, 115588. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115588>
- Cole, R. J., Holl, K. D., Zahawi, R. A., Wickey, P., & Townsend, A. R. (2016). Leaf litter arthropod responses to tropical forest restoration. *Ecology and Evolution*, 6(15), 5158-5168. <https://doi.org/10.1002/ece3.2220>
- CONABIO. 2010. Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad
- CONABIO. 2021. Catálogo de autoridades taxonómicas de especies de flora y fauna con distribución en México. Base de datos SNIB-CONABIO, México.
- Cordier, T., Alonso-Sáez, L., Apothéloz-Perret-Gentil, L., Aylagas, E., Bohan, D. A., Bouchez, A., Chariton, A., Creer, S., Frühe, L., Keck, F., Keeley, N., Laroche, O., Leese, F., Pochon, X., Stoeck, T., Pawlowski, J., & Lanzén, A. (2021). Ecosystems monitoring powered by environmental genomics: A review of current strategies with an implementation roadmap. *Molecular Ecology*, 30(13), 2937-2958. <https://doi.org/10.1111/mec.15472>
- Corrado, C., Naranjo-Luna, F., Clark-Tapia, R., Campos, J., Rojas-Soto, O., Luna-Krauletz, M., Bodenhorn, B., Gorgonio-Ramírez, M., & Pacheco-Cruz, N. (2017). Effects of Environmental Changes on the Occurrence of *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae) in a Biodiversity Hotspot Cloud Forest. *Forests*, 8(8), 261. <https://doi.org/10.3390/f8080261>
- Costa, M. M. S. da, & Schmidt, F. A. (2022). Gamma, alpha, and beta diversity of ant assemblages response to a gradient of forest cover in human-modified landscape in Brazilian Amazon. *Biotropica*, 54(2), 515-524. <https://doi.org/10.1111/btp.13073>
- Cunha, J. R., Gualberto, A. V. S., Vogado, R. F., de Souza, H. A., & Leite, L. F. C. (2021). Epigeal invertebrate fauna in monoculture and integrated systems in the Cerrado biome Piauí. *Research, Society and Development*, 10(4), e9910413888-e9910413888.
- Dampney, F. G., Opuni-Frimpong, E., Nsor, C. A., Addai, J., Debrah, D. K., Schnerch, B., Bentsi-Enchill, F., & Korjus, H. (2023). Taxonomic and community composition of epigeal arthropods in monoculture and mixed tree species plantations in a deciduous forest of Ghana. *Journal of Forestry Research*, 34(3), 641-653. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01508-y>
- Díaz-García, J. M., López-Barrera, F., Toledo-Aceves, T., Andresen, E., Moreno, C. E., & Pineda, E. (2022). Functional diversity and redundancy of amphibians, ants, and dung beetles in passive and active cloud forest restoration. *Ecological Engineering*, 185, 106806. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106806>
- Dobner Jr., M. (2021). Growth and yield of even-aged *Cupressus lusitanica* plantations in southern Brazil. *Floresta*, 51(4), 980. <https://doi.org/10.5380/rf.v51i4.75135>

- Domínguez-Yescas, R., Vázquez-García, J. A., Muñiz-Castro, M. Á., Hernández-Vera, G., Salcedo-Pérez, E., Rodríguez-Pérez, C., & Gallardo-Yobal, S. I. (2020). Small-scale environmental drivers of plant community structure and diversity in neotropical montane cloud forests harboring threatened *Magnolia dealbata* in Southern Mexico. *Diversity*, 12(12), 444. <https://doi.org/10.3390/d12120444>
- Driscoll, D. A., Banks, S. C., Barton, P. S., Lindenmayer, D. B., & Smith, A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(10), 605-613. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.06.010>
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Espinoza Guzmán, M. A., Prieto Balan, S., Cerdán Cabrera, C. R., Paéz Rodríguez, M., & Ortiz Ceballos, G. (2018). Alerta en el bosque mesófilo de montaña veracruzano. *UVserva*, (6). <https://doi.org/10.25009/uvs.v0i6.2587>
- Fang, H., Li, S., Zhang, Y., Wei, S., & Wang, Y. (2021). New insights of global vegetation structural properties through an analysis of canopy clumping index, fractional vegetation cover, and leaf area index. *Science of Remote Sensing*, 4, 100027. <https://doi.org/10.1016/j.srs.2021.100027>
- Fichaux, M., Béchade, B., Donald, J., Weyna, A., Delabie, J. H. C., Muriene, J., Baraloto, C., & Orivel, J. (2019). Habitats shape taxonomic and functional composition of Neotropical ant assemblages. *Oecologia*, 189(2), 501-513. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04341-z>
- Flores García, A., Romero-Sánchez, M. E., Pérez-Miranda, R., & Moreno-Sánchez, F. (2020). Potencial de restauración de bosques de coníferas en zonas de movimiento de germoplasma en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 12(63). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i63.813>
- Fowler, D., Lessard, J.-P., & Sanders, N. J. (2014). Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*, 83(4), 943-952. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12188>
- García-Martínez, M. Á., Valenzuela-González, J. E., Escobar-Sarria, F., López-Barrera, F., & Castaño-Meneses, G. (2017). The surrounding landscape influences the diversity of leaf-litter ants in riparian cloud forest remnants. *PLOS ONE*, 12(2), e0172464. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172464>
- Gelviz-Gelvez, S. M., Ramírez-Hernández, A., Barragán, F., Flores-Cano, J. A., & Amador-Cázares, S. G. (2023). Diversity and composition of beetle assemblages attracted to dung in cloud forests under active and passive restoration practices. *Environmental Entomology*, 52(3), 341-349.
- Gerlach, J., Samways, M., & Pryke, J. (2013). Terrestrial invertebrates as bioindicators: An overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 831-850. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9565-9>
- Getaneh S, Honnay O, Desie E, Helsen K, Couck L, Shibru S, Muys B (2022) Impact of tree litter identity, litter diversity and habitat quality on litter decomposition rates in tropical moist evergreen forest. *For Ecosyst* 9:100023. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100023>
- Gianuca, A. T., Declerck, S. A. J., Lemmens, P., & De Meester, L. (2017). Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of  $\beta$ -diversity. *Ecology*, 98(2), 525-533. <https://doi.org/10.1002/ecy.1666>



- Gomes, M. I., Hall, A., & Miranda, M. C. (2008). Subsampling techniques and the Jackknife methodology in the estimation of the extremal index. *Computational Statistics & Data Analysis*, 52(4), 2022-2041. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2007.06.023>
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379-391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Gray, R. E. J., Ewers, R. M., Boyle, M. J. W., Chung, A. Y. C., & Gill, R. J. (2018). Effect of tropical forest disturbance on the competitive interactions within a diverse ant community. *Scientific Reports*, 8(1), 5131. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23272-y>
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1), 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Guénard, B., Shik, J. Z., Booher, D., Lubertazzi, D., & Alpert, G. (2016). Extreme polygyny in the previously unstudied subtropical ant *Temnothorax tuscaloosae* with implications for the biogeographic study of the evolution of polygyny. *Insectes Sociaux*, 63(4), 543-551. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0498-7>
- Guzmán-Mendoza, R., Calzontzi-Marín, J., Salas-Araiza, M. D., & Leyte-Manrique, A. (2020). Changes in vegetation diversity of temperate forests in central Mexico under different levels of reforestation. *Forestist*, 70(2), 69-76.
- Hamm, M., & Drossel, B. (2017). Habitat heterogeneity hypothesis and edge effects in model metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 426, 40-48. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.05.022>
- Heinze, J., & Rueppell, O. (2014). The frequency of multi-queen colonies increases with altitude in a Nearctic ant. *Ecological Entomology*, 39(4), 527-529. <https://doi.org/10.1111/een.12119>
- Helmer, E. H., Gerson, E. A., Baggett, L. S., Bird, B. J., Ruzycki, T. S., & Voggesser, S. M. (2019). Neotropical cloud forests and páramo to contract and dry from declines in cloud immersion and frost. *PLoS one*, 14(4), e0213155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213155>
- Hernández-Flores, J., Flores-Palacios, A., Vásquez-Bolaños, M., Toledo-Hernández, V. H., Sotelo-Caro, O., & Ramos-Robles, M. (2021). Effect of forest disturbance on ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity in a Mexican tropical dry forest canopy. *Insect Conservation and Diversity*, 14(3), 393-402. <https://doi.org/10.1111/icad.12466>
- Hernández-Pérez, E., García-Franco, J. G., Vázquez, G., & Cantellano De Rosas, E. (2022). Cambio de uso de suelo y fragmentación del paisaje en el centro de Veracruz, México (1989 – 2015). *Madera y Bosques*, 28(1), e2812294. <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2812294>
- Hernández-Teixidor, D., Pérez-Delgado, A. J., Suárez, D., & Reyes-López, J. (2020). Six new non-native ants (Formicidae) in the Canary Islands and their possible impacts. *Journal of Applied Entomology*, 144(6), 434-441. <https://doi.org/10.1111/jen.12751>
- Herrera HW, Baert L, Dekoninck W, Causton CE, Sevilla CR, Pozo P, Hendrickx F (2020) Distribution and habitat preferences of Galápagos ants. (Hymenoptera: Formicidae). *Belgian Journal of Entomology*, 93: 1–60.
- Herrera, A. M., Riera, R., & Rodríguez, R. A. (2023). Alpha species diversity measured by Shannon's H-index: Some misunderstandings and underexplored traits, and its key role in exploring the trophodynamic

- stability of dynamic multiscapes. *Ecological Indicators*, 156, 111118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111118>
- Hethcoat, MG, King, BJ, Castiblanco, FF et al. El impacto de la regeneración del bosque secundario en las comunidades de hormigas que habitan en el suelo en los Andes tropicales. *Oecologia* 191 , 475–482 (2019). <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04497-8>
- Hill, J. K., Gray, M. A., Khen, C. V., Benedick, S., Tawatao, N., & Hamer, K. C. (2011). Ecological impacts of tropical forest fragmentation: How consistent are patterns in species richness and nestedness? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1582), 3265-3276. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0050>
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notion and its consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- Hoenle, P. O., Donoso, D. A., Argoti, A., Staab, M., Von Beeren, C., & Blüthgen, N. (2022). Rapid ant community reassembly in a neotropical forest: Recovery dynamics and land-use legacy. *Ecological Applications*, 32, 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.2559>
- Hölldobler, B., & Edward O., W. (1990). *The ants*.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 187-211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Ienco, A., Dapporto, L., Greco, S. et al.  $\beta$ -Diversity partitioning of moth communities within and between different forest types. *Sci Nat* 107, 8 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00114-020-1665-2>
- Jaccard, P. (1912). The distribution of the flora in the alpine zone. I. *New phytologist*, 11(2), 37-50.
- Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R. C., & Bongers, F. (2021). The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews*, 96(4), 1114-1134. <https://doi.org/10.1111/brv.12694>
- Jílková, V., Matějček, L., & Frouz, J. (2011). Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 47(1), 72-76. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.002>
- Jost, L. (2007). Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Juan Rodríguez Y.G. (2024). Evaluación de los impactos del cambio de uso de suelo en el balance hídrico de la microcuenca del río Naolinco. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana.
- Karamian, M., Mirzaei, J., Heydari, M. et al. Non-native and native tree species plantations and seasonality could have substantial impacts on the diversity of indigenous soil fauna in a semi-arid forest ecosystem. *Environ Monit Assess* 195, 1268 (2023). <https://doi.org/10.1007/s10661-023-11873-8>
- Karger, D. N., Kessler, M., Lehnert, M., & Jetz, W. (2021). Limited protection and ongoing loss of tropical cloud forest biodiversity and ecosystems worldwide. *Nature Ecology & Evolution*, 5(6), 854-862. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01450-y>

- Kim, T. N., Bartel, S., Wills, B. D., Landis, D. A., & Gratton, C. (2018). Disturbance differentially affects alpha and beta diversity of ants in tallgrass prairies. *Ecosphere*, 9(10). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2399>
- Klunk, C. L., Giehl, E. L. H., Lopes, B. C., Marcineiro, F. R., & Rosumek, F. B. (2018). Simple does not mean poor: Grasslands and forests harbor similar ant species richness and distinct composition in highlands of southern Brazil. *Biota Neotropica*, 18(3). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2017-0507>
- Lai, L.-C., Hua, K.-H., & Wu, W.-J. (2015). Intraspecific and interspecific aggressive interactions between two species of fire ants, *Solenopsis geminata* and *S. invicta* (Hymenoptera: Formicidae), in Taiwan. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(1), 93-98. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2014.09.003>
- Larrea, D. D., Damborsky, M. P., & Dufek, M. I. (2024). Structure of ant assemblages and effect of environmental conditions in gallery forests with different conservation status in the Humid Chaco ecoregion of Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 28(4), 675-687. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00585-0>
- Lasmar, C. J., Queiroz, A. C. M., Rosa, C., Carvalho, N. S., Schmidt, F. A., Solar, R. R. C., Paolucci, L. N., Cuissi, R. G., & Ribas, C. R. (2021). Contrasting edge and pasture matrix effects on ant diversity from fragmented landscapes across multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, 36(9), 2583-2597. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01258-y>
- Longino, J. T., Branstetter, M. G., & Colwell, R. K. (2014). How Ants Drop Out: Ant Abundance on Tropical Mountains. *PLoS ONE*, 9(8), e104030. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104030>
- López-Arce, L., Ureta, C., Granados-Sánchez, D., Rodríguez-Esparza, L., & Monterroso-Rivas, A. (2019). Identifying cloud forest conservation areas in Mexico from the potential distribution of 19 representative species. *Heliyon*, 5(3).
- López-Sampson, A., Chesnes, M., & Baral, H. (2021). Mixed species plantations and their potential role in innovative production systems for forest restoration. Lessons from Latin America, sub-Saharan Africa, South and Southeast Asia. <https://doi.org/10.17528/cifor/008448>
- López-Ramírez, S. M., Sáenz, L., Mayer, A., Muñoz-Villers, L. E., Asbjornsen, H., Berry, Z. C., Looker, N., Manson, R., & Gómez-Aguilar, L. R. (2020). Land use change effects on catchment streamflow response in a humid tropical montane cloud forest region, central Veracruz, Mexico. *Hydrological Processes*, 34(16), 3555-3570. <https://doi.org/10.1002/hyp.13800>
- Lubertazzi, D. (2019). The ants of hispaniola. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 162(2), 59. <https://doi.org/10.3099/MCZ-43.1>
- Lutinski, J. A., Lutinski, C. J., Serena, A. B., Busato, M. A., & Mello Garcia, F. R. (2024). Ants as Bioindicators of Habitat Conservation in a Conservation Area of the Atlantic Forest Biome. *Sociobiology*, 71(1), e9152. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v71i1.9152>
- Marathe, A., Priyadarsanan, D. R., Krishnaswamy, J., & Shanker, K. (2020). Spatial and climatic variables independently drive elevational gradients in ant species richness in the Eastern Himalaya. *PLOS ONE*, 15(1), e0227628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227628>
- Marathe, A., Shanker, K., Krishnaswamy, J., & Priyadarsanan, D. R. (2021). Species and functional group composition of ant communities across an elevational gradient in the Eastern Himalaya. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(4), 1244-1250. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.08.009>
- Martello, F., Andriolli, F. S., Medeiros, H. R., Barão, T., & Ribeiro, M. C. (2022). Edge contrast modulates ant community responses to edge distance in agricultural landscapes. *Agricultural and Forest Entomology*, 24(3), 289-300. <https://doi.org/10.1111/afe.12492>

- Martín-Devasa, R., Martínez-Santalla, S., Gómez-Rodríguez, C., Crujeiras, R. M., & Baselga, A. (2022). Species range size shapes distance-decay in community similarity. *Diversity and Distributions*, 28(7), 1348-1357. <https://doi.org/10.1111/ddi.13550>
- Martínez-Ramos, M., Gallego-Mahecha, M. del M., Valverde, T., Vega, E., & Bongers, F. (2021). Demographic differentiation among pioneer tree species during secondary succession of a Neotropical rainforest. *Journal of Ecology*, 109(10), 3572-3586. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13738>
- Moreno, C., Castillo-Campos, G., & Verdú, J. R. (2009). Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(5), 935-943. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01094.x>
- Moreno, C., Zuria, I., García-Zenteno, M., Sánchez-Rojas, G., Castellanos, I., Martínez-Morales, M., & Rojas-Martínez, A. (2006). Trends in the measurement of alpha diversity in the last two decades. *Interciencia*, 31(1), 67-71.
- Mthimunye, T. A., & Munyai, T. C. (2022). Can Monoculture Timber Plantations Conserve More Ant Communities Than Adjacent Natural Forests? *Diversity*, 14(6), 430. <https://doi.org/10.3390/d14060430>
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974). *Vegetation types: a consideration of available methods and their suitability for various purposes.*
- Muhammad, F. N., Rizali, A., & Rahardjo, B. T. (2022). Diversity and species composition of ants at coffee agroforestry systems in East Java, Indonesia: Effect of habitat condition and landscape composition. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 23(7).<https://orcid.org/0000-0002-6673-6198>
- Munévar, A., Cardoso, P., & Zurita, G. A. (2022). From forest to forestry: Reassembly of spider communities after native forest replacement by pine monocultures. *Ecological Entomology*, 47(3), 400-410.<https://doi.org/10.1111/een.13125>
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 58-62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
- Navarrete, D., Sitch, S., Aragão, L. E. O. C., & Pedroni, L. (2016). Conversion from forests to pastures in the Colombian Amazon leads to contrasting soil carbon dynamics depending on land management practices. *Global Change Biology*, 22(10), 3503-3517. <https://doi.org/10.1111/gcb.13266>
- Neves, F. D. S., Da Silva, P. G., Solar, R., Nunes, C. A., Beirão, M. D. V., Brant, H., Castro, F. S. D., Dáttilo, W., Guevara, R., & Fernandes, G. W. (2021). Habitat generalists drive nestedness in a tropical mountaintop insect metacommunity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(2), 577-586. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa059>
- Oksanen, J. (2022). *Vegan: community ecology package.* R package version 2.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira, P. S., Falcão, L. A., Almeida, J. S., Fernandes, G. W., Reis Júnior, R., Nunes, Y. R., ... & do Espírito Santo, M. M. (2024). Diversity patterns along ecological succession in tropical dry forests: a multi-taxonomic approach. *Oikos*, 2024(4), e09653. <https://doi.org/10.1111/oik.09653>
- Olvera-Vargas, M., Figueroa-Rangel, B. L., & Solís Robles, C. (2021). Floristic composition, structure and environmental characterization of *Cyathea costaricensis* population in a remnant cloud forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 69(3), 1079-1097. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i3.47359>

- Omayio D, Mzungu E (2019) Modification of shannon-wiener diversity index towards quantitative estimation of environmental wellness and biodiversity levels under a non-comparative Scenario. *J Environ Earth Sci* 9:46–57
- Palacio, R. D., Kattan, G. H., & Pimm, S. L. (2020). Bird extirpations and community dynamics in an Andean cloud forest over 100 years of land-use change. *Conservation Biology*, 34(3), 677-687. <https://doi.org/10.1111/cobi.13423>. <https://doi.org/10.1111/cobi.13423>
- Parmar, T. K., Rawtani, D., & Agrawal, Y. K. (2016). Bioindicators: The natural indicator of environmental pollution. *Frontiers in Life Science*, 9(2), 110-118. <https://doi.org/10.1080/21553769.2016.1162753>
- Parr, C. L., & Bishop, T. R. (2022). The response of ants to climate change. *Global Change Biology*, 28(10), 3188-3205. <https://doi.org/10.1111/gcb.16140>
- Pérez-Cárdenas, N., Mora, F., Arreola-Villa, F., Arroyo-Rodríguez, V., Balvanera, P., Flores-Casas, R., Navarrete-Pacheco, A. & Ortega-Huerta, M. A. (2021). Effects of landscape composition and site land-use intensity on secondary succession in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 482, 118818. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118818>
- Pérez-Toledo, G. R., Villalobos, F., Silva, R. R., Moreno, C. E., Pie, M. R., & Valenzuela-González, J. E. (2022). Alpha and beta phylogenetic diversities jointly reveal ant community assembly mechanisms along a tropical elevational gradient. *Scientific Reports*, 12(1), 7728. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11739-y>
- Pérez-Toledo, G., Cuautle, M., Castillo-Guevara, C., & Miguelena, J. G. (2024). Habitat simplification affects functional group structure along with taxonomic and phylogenetic diversity of temperate-zone ant assemblages over a ten-year period. *Oikos*, 2024(6), e10472. <https://doi.org/10.1111/oik.10472>
- Perfecto, I., & Vandermeer, J. (2011). Discovery Dominance Tradeoff: The Case of Pheidole Subarmata and Solenopsis Geminata (Hymenoptera: Formicidae) in Neotropical Pastures. *Environmental Entomology*, 40(5), 999-1006. <https://doi.org/10.1603/EN10190>
- Prebus, M. (2017). Insights into the evolution, biogeography and natural history of the acorn ants, genus *Temnothorax* Mayr (hymenoptera: Formicidae). *BMC Evolutionary Biology*, 17(1), 250. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1095-8>
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A. 2018. Species-area relationships of specialist versus opportunistic pampas grassland birds depend on the surrounding landscape matrix. *Ardeola* 65: 3–23. <https://doi.org/10.13157/arla.65.1.2018.ra1>
- Queiroz, A. C. M. de, Ribas, C. R., & França, F. M. (2013). Microhabitat Characteristics That Regulate Ant Richness Patterns: The Importance of Leaf Litter for Epigaeic Ants. *Sociobiology*, 60(4), 367-373. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i4.367-373>
- Queiroz, A. C. M., & Ribas, C. R. (2016). Canopy cover negatively affects arboreal ant species richness in a tropical open habitat. *Brazilian Journal of Biology*, 76, 864-870. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.02015>
- Queiroz, A. C. M., Rabello, A. M., Braga, D. L., Santiago, G. S., Zurlo, L. F., Philpott, S. M., & Ribas, C. R. (2020). Cerrado vegetation types determine how land use impacts ant biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 29(6), 2017-2034. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1379-8>
- R Core Team (2024). *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

- Rabello, A. M., Parr, C. L., Queiroz, A. C., Braga, D. L., Santiago, G. S., & Ribas, C. R. (2021). Taxonomic and functional approaches reveal different responses of ant assemblages to land-use changes. *Basic and Applied Ecology*, 54, 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.04.001>
- Ramos Ortega, L. M., & Guerrero, R. J. (2023). Spatial turnover and functional redundancy in the ants of urban fragments of tropical dry forest. *Diversity*, 15(7), 880. <https://doi.org/10.3390/d15070880>
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 25(5), 943-956. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1099-5>
- Rodríguez-deLeón, I. R., Vásquez-Bolaños, M., Venegas-Barrera, C. S., Vega, J. V. H., Aguilar-Méndez, M. J., García-Martínez, M. A., & Rosas-Mejía, M. (2024). Indicator ants (Hymenoptera: Formicidae) of disturbance in Mexico. *Insectes Sociaux*. <https://doi.org/10.1007/s00040-024-00993-0>
- Rohyani, I. S. (2020). Community structure analysis of soil insects and their potential role as bioindicators in various ecosystem types in Lombok, West Nusa Tenggara, Indonesia. *Biodiversitas*, 21(9), 4221-4227. DOI: 10.13057/biodiv/d210937
- Rojas, P., and C. Fragoso. 2021. A regional approach shows differences among invasive ants *Solenopsis geminata* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) within its native range of distribution. *J. Insect Sci.* 21: 12. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab039>
- Román-Dañobeytia, F., Levy-Tacher, S., Macario-Mendoza, P., & Zúñiga-Morales, J. (2014). Redefining Secondary Forests in the Mexican Forest Code: Implications for Management, Restoration, and Conservation. *Forests*, 5(5), 978-991. <https://doi.org/10.3390/f5050978>
- Roswell M, Dushoff J, Winfree R. A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*. 2021;130:321–38. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Roswell M, Dushoff J, Winfree R. A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*. 2021;130:321–38. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Roswell, M., Dushoff, J., & Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, 130(3), 321-338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Rushforth, K., Adams, R. P., Zhong, M., Ma, X. -qiang, & Pandey, R. N. (2003). Variation among *Cupressus* species from the eastern hemisphere based on Random Amplified Polymorphic DNAs (RAPDs). *Biochemical Systematics and Ecology*, 31(1), 17-24. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(02\)00073-X](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(02)00073-X)
- Sanabria, C., Barot, S., Fonte, S. J., & Dubs, F. (2022). Do morphological traits of ground-dwelling ants respond to land use changes in a neotropical landscape? *Geoderma*, 418, 115841. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115841>
- Sánchez-Ramos, G., & Dirzo, R. (2014). El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema prioritario amenazado. En M. Gual-Díaz y A. Rendón-Correa, Comps. *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (pp. 109-139). México, D. F.: Conabio.
- Sánchez-Reyes, U.J., Niño-Maldonado, S., Barrientos-Lozano, L. et al. Structural changes of vegetation and its association with microclimate in a successional gradient of low thorn forest in northeastern Mexico. *Plant Ecol* 222, 65–80 (2021). <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01088-z>
- Santos, J.C., Anjos, D.V., de Almeida, W.R. et al. Ground-dwelling ant diversity in Amazonian secondary forests and neighboring pastures. *Trop Ecol* 62, 279–287 (2021). <https://doi.org/10.1007/s42965-021-00146-5>

- Schmidt, F. A., Ribas, C. R., Sobrinho, T. G., Ubaidillah, R., Schoederer, J. H., Clough, Y., & Tschardtke, T. (2017). Similar alpha and beta diversity changes in tropical ant communities, comparing savannas and rainforests in Brazil and Indonesia. *Oecologia*, 185(3), 487-498. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3960-y>
- Schonberg, L. A., Longino, J. T., Nadkarni, N. M., Yanoviak, S. P., & Gering, J. C. (2004). Arboreal Ant Species Richness in Primary Forest, Secondary Forest, and Pasture Habitats of a Tropical Montane Landscape. *Biotropica*, 36(3), 402-409. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00333.x>
- Seber, G.A.F., Schofield, M.R. (2023). Species Methods. In: Estimating Presence and Abundance of Closed Populations. *Statistics for Biology and Health*. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-39834-6\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-031-39834-6_5)
- Seber, G.A.F., Schofield, M.R. (2023). Species Methods. In: Estimating Presence and Abundance of Closed Populations. *Statistics for Biology and Health*. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-39834-6\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-031-39834-6_5)
- Shahbaz, M., Kuzakov, Y., & Heitkamp, F. (2017). Decrease of soil organic matter stabilization with increasing inputs: Mechanisms and controls. *Geoderma*, 304, 76-82. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.05.019>
- Silva, L., Souza, R., Solar, R., & Neves, F. (2017). Ant diversity in Brazilian tropical dry forests across multiple vegetation domains. *Environmental Research Letters*, 12. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5f2a>
- Sorensen, T. A. (1948): A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. – *K dan Vidensk Selsk Biol Skr* 5: 1-34.
- Sperlea, T., Heider, D., & Hattab, G. (2022). A theoretical basis for bioindication in complex ecosystems. *Ecological Indicators*, 140, 109050. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109050>
- Staab, M., Schuldt, A., Assmann, T., & Klein, A.-M. (2014). Tree diversity promotes predator but not omnivore ants in a subtropical Chinese forest: Tree diversity promotes predator ants. *Ecological Entomology*, 39(5), 637-647. <https://doi.org/10.1111/een.12143>
- Stirling, G., & Wilsey, B. (2001). Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *The American Naturalist*, 158(3), 286-299. <https://doi.org/10.1086/321317>
- Su, J., Mazei, Y.A., Tsyganov, A.N. et al. Multi-scale beta-diversity patterns in testate amoeba communities: species turnover and nestedness along a latitudinal gradient. *Oecologia* 205, 691–707 (2024). <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05602-2>
- Toledo-Aceves, T., García-Franco, J. G., Williams-Linera, G., MacMillan, K., & Gallardo-Hernández, C. (2014). Significance of Remnant Cloud Forest Fragments as Reservoirs of Tree and Epiphytic Bromeliad Diversity. *Tropical Conservation Science*, 7(2), 230-243. <https://doi.org/10.1177/194008291400700205>
- Torres Rojo, J. M. (2021). Factores ambientales y físicos que afectan la supervivencia de siete especies forestales en el Estado de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 12(64). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i64.831>
- Trujillo-Miranda, A.L., Toledo-Aceves, T., López-Barrera, F. et al. Tree diversity and timber productivity in planted forests: *Pinus patula* versus mixed cloud forest species. *New Forests* 52, 177–195 (2021). <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09787-1>

- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T. O., Dormann, C. F., Ewers, R. M., Fründ, J., Holt, R. D., Holzschuh, A., Klein, A. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Laurance, W., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661-685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Van der Merwe, S. S., Swart, V. R., Bredenhand, E., & Haddad, C. R. (2020). Soil-dwelling arthropods as indicators of erosion in a South African grassland habitat. *Pedobiologia*, 80, 150647. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2020.150647>
- Von Thaden, J., Salazar-Arteaga, H., Laborde, J., Estrada-Contreras, I., & Romero-Urbe, H. (2022). Arboreal elements of the agricultural matrix as structural connecting devices in fragmented landscapes – A case study in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve. *Ecological Engineering*, 179, 106633. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106633>
- Warne, C. P. K., Hallwachs, W., Janzen, D. H., & Smith, M. A. (2020). Functional and genetic diversity changes through time in a cloud forest ant assemblage. *Biotropica*, 52(6), 1084-1091. <https://doi.org/10.1111/btp.12882>
- Wassenaar, T., Gerber, P., Verburg, P. H., Rosales, M., Ibrahim, M., & Steinfeld, H. (2007). Projecting land use changes in the Neotropics: The geography of pasture expansion into forest. *Global Environmental Change*, 17(1), 86-104. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.03.007>
- Williams-Linera, G., & Vizcaino-Bravo, Q. (2016). Cloud forests on rock outcrop and volcanic soil differ in indicator tree species in Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1265-1274. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.003>
- Williams-Linera, G., Alvarez-Aquino, C., & Pedraza, R. A. (2011). Forest restoration in the tropical montane cloud forest belt of central Veracruz, Mexico. En L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, & L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests* (1.a ed., pp. 618-627). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.067>
- Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M., & López-Barrera, F. (2016). Tropical cloud forest recovery: The role of seed banks in pastures dominated by an exotic grass. *New Forests*, 47(3), 481-496. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9526-8>
- Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M., López-Barrera, F., & Tolome, J. (2021). Litterfall, vegetation structure and tree composition as indicators of functional recovery in passive and active tropical cloud forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 493, 119260. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119260>
- Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M., & Hernández, C. G. (2013). How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico? *Plant Ecology*, 214(5), 685-701. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0199-5>
- Willis, A. D. (2019). Rarefaction, alpha diversity, and statistics. *Frontiers in microbiology*, 10, 2407. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02407>
- Wint, F. C., Oorts, D., Branstetter, M. G., De Graaf, D., Dekoninck, W., Jocque, M., Martin, T. E., Sudworth, J., Van Osselaer, R., & Hamer, M. T. (2024). Ants in the clouds: A preliminary checklist of the ant (Hymenoptera, Formicidae) fauna of a Honduran cloud forest ecosystem, featuring a key to country genera. *Neotropical Biology and Conservation*, 19(2), 157-185. <https://doi.org/10.3897/neotropical.19.e119775>



- Wolfersberger, J., Delacote, P., & Garcia, S. (2015). An empirical analysis of forest transition and land-use change in developing countries. *Ecological Economics*, 119, 241-251. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2015.08.018>
- Yang, Y., Wang, K., Liu, D., Zhao, X., & Fan, J. (2020). Effects of land-use conversions on the ecosystem services in the agro-pastoral ecotone of northern China. *Journal of Cleaner Production*, 249, 119360. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.119360>
- Yirigui Y, Lee S-W, Nejadhashemi AP, Herman MR, Lee J-W (2019) Relationships between riparian forest fragmentation and biological indicators of streams. *Sustainability*. <https://doi.org/10.3390/su11102870>
- Zhao, Y., Sanders, N. J., Liu, J., Jin, T., Zhou, H., Lu, R., Ding, P., & Si, X. (2021).  $\beta$  diversity among ant communities on fragmented habitat islands: The roles of species trait, phylogeny and abundance. *Ecography*, 44(10), 1568-1578. <https://doi.org/10.1111/ecog.05723>

## Anexos

Anexo 1. Listado taxonómico de especies leñosas (DAP  $\geq$  5 cm) registradas en cuatro ambientes representativos de la microcuenca del río Naolinco, Veracruz.

Ambiente	Familia	Género	Especie	
BMM	Altingiaceae	<i>Liquidambar</i>	<i>sp</i>	
	Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>tolucana</i>	
	Araliaceae	<i>Oreopanax</i>	<i>liebmannii</i>	
		<i>Oreopanax</i>	<i>xalapensis</i>	
		<i>Oreopanax</i>	<i>sp</i>	
	Betulaceae	<i>Alnus</i>	<i>acuminata</i>	
		<i>Carpinus</i>	<i>tropicalis</i>	
		<i>Ostrya</i>	<i>virginiana</i>	
	Clethraceae	<i>Clethra</i>	<i>glauca</i>	
	Cornaceae	<i>Cornus</i>	<i>excelsa</i>	
	Ericaceae	<i>Vaccinium</i>	<i>leucanthum</i>	
	Fagaceae	<i>Fagus</i>	<i>grandifolia</i>	var. mexicana
			<i>affinis</i>	
		<i>Q.</i>	<i>corrugata</i>	
		<i>Q.</i>	<i>glabrescens</i>	
		<i>Q.</i>	<i>lancifolia</i>	
		<i>Q.</i>	<i>pinnativenulosa</i>	
		<i>Q.</i>	<i>sartorii</i>	
		<i>Q.</i>	<i>sp.</i>	
		<i>Q.</i>	<i>xalapensis</i>	
Lauraceae		<i>Cinamomun</i>	<i>sp</i>	
	<i>Ocotea</i>	<i>sp</i>		
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>capuli</i>		
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia</i>	<i>sylvatica</i>		
Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i>	<i>reichei</i>		

	Primulaceae	<i>Rapanea</i>	<i>myricoides</i>
	Rosaceae	<i>Prunus</i>	<i>serotina</i>
		<i>Crataegus</i>	<i>monogyna</i>
	Rubiaceae	<i>Chiococca</i>	<i>pachyphylla</i>
	Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>sp</i>
	Salicaceae	<i>Xilosma</i>	<i>sp</i>
	Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>sp</i>
	Staphyleaceae	<i>Turpinia</i>	<i>sp</i>
	Verbenaceae	<i>Lippia</i>	<i>sp</i>
	Verbenaceae	<i>Verbena</i>	<i>espiga</i>
Vegetación secundaria	Betulaceae	<i>Alnus</i>	<i>acuminata</i>
	Primulaceae	<i>Rapanea</i>	<i>myricoides</i>
	Rhamnaceae	<i>Frangula</i>	<i>sp</i>
	Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>aphyodendron</i>
	Verbenaceae	<i>Lippia</i>	<i>sp</i>
Plantaciones Ciprés	Cupressaceae	<i>Cupressus</i>	<i>benthamii</i>
Potrero	Betulaceae	<i>Alnus</i>	<i>sp</i>
	Burseraceae	<i>Bursera</i>	<i>simaruba</i>
	Fagaceae	<i>Quercus</i>	<i>candicans</i>
	Rosaceae	<i>Prunus</i>	<i>serotina</i>
	Verbenaceae	<i>Lippia</i>	<i>Verbenaceae</i>
	Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>sp</i>
	Adoxaceae	<i>Sambucus</i>	<i>nigra</i>

Anexo 2. Listado taxonómico con frecuencias de captura para hormigas de cuatro amb (BMM, VS, PC, Pt) representativos del río Naolinco, Veracruz.

Subfamilia/especie	BMM	V. Secundaria	P. Ciprés	Potrero	Total
<b>Amblyoponinae</b>					
<i>Fulakora orizabana</i>	1	0	0	0	1
<b>Dorylinae</b>					
<i>Cheliomyrmex morosus</i>	0	0	0	3	3

<i>Labidus praedator</i>	6	1	1	2	10
<i>Neivamyrmex cornotus</i>	1	0	0	0	1
<i>Syscia sp</i>	1	0	0	0	1
<b>Ectatomminae</b>					
<i>Holcoponera strigata</i>	3	0	1	0	4
<b>Formicinae</b>					
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	0	0	0	11	11
<i>Brachymyrmex sp.</i>	1	0	0	0	1
<i>Camponotus atriceps</i>	5	3	0	3	11
<i>Colobopsis sp.</i>	0	1	0	0	1
<i>Formica sp.</i>	0	0	0	21	21
<i>Nylanderia austroccidua</i>	15	22	3	5	45
<i>Nylanderia sp 1.</i>	0	0	0	2	2
<i>Nylanderia sp 2.</i>	4	1	0	1	6
<b>Myrmicinae</b>					
<i>Adelomyrmex doriae</i>	5	3	0	0	8
<i>Atta mexicana</i>	0	0	0	4	4
<i>Carebara sp.</i>	10	3	17	5	35
<i>Crematogaster formosa</i>	0	0	0	2	2
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	0	2	0	5	5

<i>Monomorium ebeninum</i>	0	1	0	1	2
<i>Myrmelachista skwarre</i>	1	0	0	0	1
<i>Pheidole insipida</i>	9	13	6	10	38
<i>Pheidole nubicola</i>	13	16	2	1	32
<i>Pheidole obturaculum</i>	5	4	4	0	13
<i>Pheidole flavens</i>	0	1	1	11	13
<i>Solenopsis geminata</i>	14	14	25	45	98
<i>Solenopsis sp 1.</i>	0	2	0	2	4
<i>Solenopsis sp 2.</i>	0	0	0	3	3
<i>Solenopsis sp 3.</i>	0	0	0	4	4
<i>Stenamma connectum</i>	13	6	8	3	30
<i>Stenamma excisum</i>	1	0	0	0	1
<i>Stenamma vexator</i>	26	22	5	2	55
<i>Strumigenys brevicornis</i>	2	1	0	4	7
<i>Temnothorax striatulus</i>	3	0	0	0	3
<i>Temnothorax sp</i>	6	0	0	0	6
<b>Ponerinae</b>					
<i>Hypoponera inexorata</i>	0	0	0	1	1
<i>Hypoponera opacior</i>	0	4	0	3	7
<i>Hypoponera parva</i>	1	0	0	0	1
<i>Hypoponera sp</i>	1	1	0	2	4
<i>Leptogenys sp</i>	1	0	0	0	1
<i>Odontomachus laticeps</i>	0	0	0	3	3
<i>Ponera pensylvanica</i>	4	4	0	0	8
<b>Proceratiinae</b>					
<i>Dyscothyrea horny</i>	1	0	0	0	1

---

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”

[www.uv.mx](http://www.uv.mx)

