



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**IMPACTO DE GRADIENTES AMBIENTALES EN EL FORRAJE
SOCIAL DE FORMICIDAE, EN LA REGIÓN CENTRAL DE VERACRUZ**

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
BETZAYDE ORTIZ HERNÁNDEZ

DIRECTOR: **DR. ROGER E. GUEVARA HERNÁNDEZ**
CO-DIRECTORA: **M. C. ANA LUCÍA CASTILLO MEZA**

JULIO, 2023



AGRADECIMIENTOS

Primeramente, quiero expresar mi gratitud a mi familia. A mis padres, les estoy eternamente agradecida, me siento tan afortunada de contar siempre con ustedes. Reconozco y valoro demasiado el apoyo y amor incondicional que siempre me han otorgado, gracias por confiar en mí, así como también por darme la oportunidad para lograr esto. De igual manera, mi agradecimiento es a un pilar importante en mi vida, mi abuelita. Son el sostén de lo que soy, así como un motivo del por qué hago las cosas. Asimismo, a quien le expreso mi agradecimiento es a mi hermano Diego, quien también formo parte de este proceso. Por último, mi gratitud es a mis acompañantes de varias desveladas realizando trabajos, a balón y a estrella. ¡Gracias a todos!

Le agradezco al Dr. Roger Guevara, mi director de tesis, por brindarme la oportunidad de participar en su laboratorio, además por su acompañamiento y ayuda en los análisis estadísticos de este trabajo, asimismo como en las salidas a campo. A la M. C. Ana Lucía Castillo, gracias por aceptar ser participe del proyecto, su participación en él es valiosa porque desde que la conozco admiro su vocación en la enseñanza y en la ciencia. A ambos, les agradezco el tiempo que proporcionaron en mí y, por el conocimiento que me dieron en el transcurso de este ciclo.

Este escrito no hubiera sido posible sin la participación y ayuda de varias personas en mi travesía en el INECOL. Agradezco el apoyo por parte de los integrantes del laboratorio (LEEI) que durante varias ocasiones me acompañaron en el trabajo de campo. También agradezco al Dr. Jorge E. Valenzuela, al Dr. Gibran R. Pérez Toledo y a la Biól. Doris Martínez Tlapa por la identificación de las especies de hormigas de mi trabajo. En especial, estoy en deuda por la disposición en otorgarme el espacio y tiempo para la enseñanza desde cero de la mirmecología, desde el montaje de hormigas hasta la identificación de las mismas. Asimismo, mi agradecimiento es al Biól. Fernando Escobar Hernández por la ayuda y disposición en el uso del microscopio para la toma de fotografías de las hormigas.

Agradezco al Dr. Juan García Chávez y al Dr. César A. Sandoval por los comentarios y sugerencias que me brindaron en la revisión de la tesis para mejorar el escrito.

Finalmente, gracias a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla por la formación académica, de la misma forma a los docentes que laboran en ella por la educación recibida, y por formar parte del camino de lo maravilloso de la biología.

Gracias eternas...

DEDICATORIA

A
MI ABUELITA
Y MIS PADRES
Gracias por estar siempre conmigo.

I Think...
Charles Darwin.

Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución.
-Theodosius Dobzhansky

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
Área de estudio.....	15
Gradiente estacional.....	16
Trabajo de campo.....	16
Análisis de datos.....	17
RESULTADOS.....	19
Estructura y Composición.....	19
<i>Gradiente de elevación</i>	19
<i>Gradiente estacional</i>	22
<i>Gradiente vertical</i>	24
Forrajeo social.....	25
<i>Gradiente de elevación</i>	26
<i>Gradiente estacional</i>	28
<i>Gradiente vertical</i>	30
DISCUSIÓN.....	32
CONCLUSIONES.....	37
PERSPECTIVAS.....	37
REFERENCIAS.....	38
ANEXOS.....	45

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de gradiente de elevación Cofre de Perote-Golfo de México.....	12
Figura 2. Relación entre la abundancia y riqueza de especies con la elevación...	17
Figura 3. Correlaciones entre la distancia geográfica y distancia ambiental	17
Figura 4. Mapa de calor de gradiente de elevación	19
Figura 5. Mapa de calor de gradiente estacional	21
Figura 6. Escalamiento dimensional no paramétrico de gradiente de elevación...	24
Figura 7. Escalamiento dimensional no paramétrico de gradiente estacional.....	26
Figura 8. Escalamiento dimensional no paramétrico de estratificación vertical.....	28

RESUMEN

Los procesos y mecanismos que facilitan la coexistencia de las especies son fundamentales para mantener la diversidad de las comunidades. La partición de recursos en el forrajeo es un proceso que facilita la coexistencia por medio de disyuntivas que en general están entre descubrir los recursos de manera temprana o ser dominante, es decir, tomar control del recurso aun cuando fue previamente ocupado por otras especies. Alternativamente, se ha postulado que cambios en la disponibilidad de recursos y estructura del hábitat podrían derivar en una estrategia de descubrir-defender. La familia Formicidae (hormigas), es un modelo útil para entender los procesos que determinan la coexistencia de las especies. En este grupo se ha documentado la disyuntiva descubrimiento-dominancia en el forrajeo social. Sin embargo, para el dosel de los bosques hay evidencia del comportamiento descubrir-defender. En este estudio, usando cebos atrayentes, se estimó el efecto de gradientes ambientales (elevación: 4–3500 m; estratificación vertical: suelo–dosel; y estacional: tres temporadas) sobre el forrajeo social de Formicidae en la región central del estado de Veracruz. Se colectaron 3257 individuos de cinco subfamilias, 19 géneros y 44 especies. Myrmicinae fue la subfamilia mejor representada, dominada por el género *Pheidole*. Las tres altitudes más bajas (4 m, 671 m y 922 m) concentraron el 95.1% de los registros de hormigas. La mayor frecuencia de captura fue en la época húmeda, seguido de la época seca y por último la época fría del año. En la estratificación vertical, el suelo fue el estrato con mayor colecta de hormigas. Los datos muestran que las especies en las comunidades de hormigas coexisten principalmente al hacer uso del recurso en diferentes tiempos: disyuntiva descubrir-dominar. Sin embargo, en el dosel, la especie que descubrió el recurso fue la misma especie que lo monopolizó: estrategia descubrimiento-defensa, todo esto es congruente con otros estudios. No obstante, también se observó la estrategia descubrimiento-defensa en la elevación de 922 m para lo cual no existen antecedentes previos. Se destaca la necesidad de nuevas investigaciones para reconocer las características ambientales o bióticas que promueven la estrategia descubrir-defender en este sitio, lo que representa el primer reporte de este comportamiento fuera del dosel de los bosques.

Palabras clave: Coexistencia, disyuntiva, hormigas, partición de recursos.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades ecológicas están integradas por poblaciones de diferentes especies cuyos individuos interactúan entre sí directa o indirectamente en un espacio geográfico y tiempo determinados (Vellend, 2012). Las propiedades emergentes de la comunidad tales como la composición de especies, diversidad y estructura dependen de procesos ecológicos que permiten a las diferentes especies coexistir aun cuando uno o más recursos son limitantes para el desarrollo individual y poblacional (Brauer et al., 2012). En este contexto, comprender los mecanismos que hacen posible la coexistencia de las especies es una tarea fundamental de la ecología de comunidades (Gordon, 2000; Achury et al., 2020; Klunk & Pie, 2021).

Varios estudios referentes a los procesos que permiten la coexistencia de las especies parten de la premisa del reparto del nicho disponible y la partición de los recursos (Schoener, 1974) permitiendo que las especies de una comunidad compartan dimensiones del mismo nicho ecológico, pero no se sobrepongan en su totalidad. Se ha planteado que la separación al menos de manera parcial del nicho y la división de los recursos en el espacio-tiempo puede ser resultado de respuestas de selección a través de la competencia interespecífica (Walter, 1991; Gordon, 2000). Dicha competencia, favorece la prevalencia de especies con diferencias en sus atributos funcionales, al permitirles hacer uso de un mismo recurso en forma y tiempos distintos a otras especies, minimizando las interacciones antagonistas entre ellas (Bazzaz & Catovsky, 2001).

La búsqueda de recursos alimenticios esenciales para la supervivencia, desarrollo, y reproducción de los individuos, el forrajeo, es quizá uno de los comportamientos que propicia el mayor número de encuentros antagónicos entre las especies (Pearce-Duvet et al., 2011), y como tal, existe un amplio cúmulo de conocimiento sobre la partición de recursos dentro de las comunidades de animales en diversos ecosistemas (Smythe, 1986; Fossette et al., 2017; Pringle et al., 2021). La competencia interespecífica durante el forrajeo presupone limitaciones en la disponibilidad de los recursos alimenticios, por lo que el resultado de la interacción entre las especies debe tener costos directos en la adecuación (Davies et al., 2012). Las interacciones interespecíficas que se generan dentro de una comunidad durante el forrajeo conllevan disyuntivas entre quienes interactúan a través de los comportamientos de búsqueda y localización de recursos, comportamientos de

agresión y la capacidad de defender o arrebatar recursos que organismos de otras especies estén utilizando. Las disyuntivas pueden ser vistas como adaptaciones que maximizan los beneficios a la par que se reducen los costos, por lo que el balance costo-beneficio resulta favorable para los interactuantes y favorece la coexistencia de las especies (Grime & Pierce, 2012).

Una de las disyuntivas más comúnmente reportadas en diferentes taxa (*eg.* peces, plantas, insectos) es el “descubrimiento-dominancia” o competencia–colonización (Bin et al., 2019; Ferzoco & McCauley, 2023). De forma general, en esta disyuntiva, las características funcionales de las especies que favorecen el descubrimiento de los recursos (alta movilidad, capacidad de dispersión, entre otros) dotan a las especies con baja capacidad de dominar, competir o defender el recurso. Por el contrario, las especies con alta capacidad de dominar, competir o defender el recurso tienen atributos que limitan su capacidad de búsqueda y tasa de descubrimiento de recursos. De esta manera, en las comunidades donde se observa la disyuntiva de descubrir-dominar, las especies se pueden clasificar como dominantes o subordinadas, siendo estas últimas las especies con mayor capacidad de descubrir los recursos y por lo tanto con mayor probabilidad hacen uso de los recursos previo a que las especies dominantes arriben.

Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) destacan por su diversidad y presencia en casi todos los ecosistemas terrestres (exceptuando Antártida), desde el nivel del mar hasta los 4000 m de elevación (Lach et al., 2010). Además, en conjunto, las hormigas son los animales más abundantes y con mayor biomasa, 15–20% de la masa total en el planeta (Schultz, 2000) con una marcada concentración de la riqueza de especies, diversidad y abundancia de hormigas en las zonas tropicales (Economio et al., 2018). Además, a diferencia de muchos otros animales que forrajean de manera solitaria, las hormigas forrajean en grupos (forrajeo social) lo que añade comportamientos que favorecen ya sea el descubrimiento de los recursos a través de mantener múltiples rutas de búsqueda y comunicación una vez localizado el recurso, así como el reclutamiento de obreras para dominar un recurso. En conjunto, las hormigas son consideradas un buen modelo para explorar la disyuntiva descubrimiento-dominancia (Adler et al., 2007; Antoniazzi et al., 2021).

Funcionalmente, las hormigas son organismos cruciales en los ecosistemas terrestres, se encuentran dentro de los principales depredadores de insectos, también se localizan entre los principales grupos de herbívoros y granívoros, participan en la

dispersión de semillas, en la polinización y por su abundancia, son importantes en los ciclos de nutrientes (Vásquez-Bolaños & Quiroz-Rocha, 2013).

Las hormigas se caracterizan principalmente por ser eusociales, siendo consideradas como el grupo de insectos con la organización social más compleja conocida (Vásquez-Bolaños & Quiroz-Rocha, 2013). En la definición de eusocialidad se incluye coexistencia de múltiples generaciones, comportamientos cooperativos, jerarquías de dominancia bien definidas y castas con funciones especializadas, lo que da como propiedad emergente la división del trabajo (Fernández, 1999). Una colonia de hormigas se constituye por una o varias reinas (dependiendo de la especie), siendo los únicos individuos femeninos fértiles dentro de la colonia, su rol es reproducirse y dejar descendencia. Por otra parte, están las obreras que mayoritariamente presentan una variedad de tamaños, dependiendo de si son obreras *major* (mayor) o *minor* (menor) clasificadas así por la talla del cuerpo. El papel de las obreras contempla el mantenimiento de la colonia, cuidado de las crías, defensa y protección del nido (Wilson, 1971). Además, las obreras participan en el forrajeo social, que comprende la búsqueda de recursos de manera grupal.

Entre las hormigas se reportan hábitos de alimentación nectarívoros, omnívoros, granívoros, micófagos y depredadores (Blüthgen & Feldhaar, 2010). No obstante, muchas especies exhiben hábitos generalistas, por lo tanto, se presentan nichos tróficos superpuestos lo que ha llevado a explorar los mecanismos que facilitan la coexistencia de diferentes especies de hormigas, especialmente en zonas de alta riqueza de especies, encontrando apoyo a la existencia de la disyuntiva descubrimiento-dominancia, permitiendo a diferentes especies acceder a los mismos recursos alimenticios de manera efectiva y minimizando los encuentros antagónicos (Adler et al., 2007; Antoniazzi et al., 2021).

Como se mencionó, las comunidades en las que prevalece la disyuntiva descubrimiento-dominancia, se compone de especies subordinadas, que están especializadas en descubrir y hacer uso de los recursos de manera rápida, y especies dominantes, que monopolizan el recurso y excluyen a las especies subordinadas por medio de comportamientos de agresión (Fellers, 1987). Se atribuye que la disyuntiva de descubrimiento-dominancia permite la coexistencia dentro de una comunidad a través de los caracteres fenotípicos particulares que presenta cada especie. Las especies subordinadas cuentan con caracteres morfológicos como, patas largas y cuerpos livianos, además de respuestas de reclutamiento rápidos, que les permite

desplazarse ágilmente y tener una tasa elevada de descubrimiento de recursos. Por otra parte, las especies dominantes se caracterizan por tener patas fuertes, mandíbulas robustas y, al mismo tiempo exhiben comportamientos de agresividad y territorialidad que utilizan para desplazar a otras hormigas una vez que llegan a los recursos (Fellers, 1987; Camarota et al., 2018).

Dada la alta frecuencia de eusocialidad entre las hormigas, en la disyuntiva de descubrimiento-dominancia se han reconocido tres tipos de dominancia. Dominancia numérica, referido al número total de individuos de una especie en una colonia de hormigas. Dominancia de comportamiento, relacionado con el número de encuentros antagónicos de una especie y dominancia ecológica que es la combinación de la dominancia de comportamiento y la dominancia numérica (Davidson, 1998).

A pesar del apoyo conceptual y evidencia empírica de la disyuntiva descubrimiento-dominancia en las comunidades de hormigas, algunos estudios refutan la disyuntiva al documentar un comportamiento estratégico de descubrir y defender (Davidson, 1998; Klunk & Pie, 2021). Es decir, las especies de hormigas que descubren el recurso alimenticio tienen también la capacidad de mantener el control total del mismo mediante la protección y defensa del recurso, por medio de conductas agresivas y altas tasas de reclutamiento (Davidson, 1998; Camarota et al., 2018). A esta estrategia se le denomina descubrimiento-defensa, medio conductual por el cual las especies de una comunidad pueden coexistir porque tienen las mismas oportunidades de monopolizar el recurso alimenticio, lo cual elimina la clasificación de las especies en dominantes y subordinadas porque todas tendrían la posibilidad de dominar el recurso. De acuerdo con Andersen (2008), la estrategia de descubrimiento-defensa, es un proceso que minimiza la exclusión competitiva, también llamado Principio de Gause (Gause, 1932), que implica la posible extinción o extirpación de especies con baja capacidad competitiva.

Si bien la disyuntiva descubrimiento-dominancia y la estrategia descubrimiento-defensa son dos alternativas que pueden modular las interacciones entre las especies es importante considerar que durante el forrajeo, la capacidad de descubrir, dominar o defender los recursos puede estar bajo la influencia de factores ambientales (Parr & Gibb, 2012; Castillo-Guevara et al., 2019; Achury et al., 2020).

Los gradientes ambientales en el espacio y tiempo representan cambios continuos de las condiciones que enfrentan los organismos y pueden ser determinantes de las conductas y estrategias de forrajeo de las hormigas. Por lo tanto, es relevante

entender cómo los gradientes ambientales pueden influir en las disyuntivas y estrategias de forrajeo en las comunidades de hormigas. Dentro de las zonas tropicales, los gradientes ambientales más evidentes incluyen, el gradiente de elevación, el gradiente estacional y la estratificación vertical en los bosques.

Los gradientes de elevación son un modelo natural que presenta cambios ambientales (e.g. climáticos, geográficos y ecológicos) en escalas relativamente pequeñas (Lomolino, 2001), conllevan una amplia gama de variaciones en la composición y abundancia de las comunidades, lo que a su vez puede derivar en la alteración en las disyuntivas o estrategias de forrajeo social en las hormigas. En general, la riqueza y abundancia de las especies es mayor a altitudes bajas (McCain & Arvid, 2010). La temperatura, humedad y precipitación son elementos del clima que juegan un papel importante en el comportamiento de las hormigas que al ser organismos ectotermos, responden directamente a los cambios ambientales (Traniello, 1989). De esta manera la temperatura interviene directamente sobre las interacciones, procesos de alimentación y fisiología de las hormigas (eg. supervivencia, crecimiento, reproducción) (Roeder et al., 2021; Kwon et al., 2022).

De forma similar, los comportamientos de forrajeo están sujetos a los gradientes estacionales, reportándose que los cambios en las condiciones ambientales a lo largo de un año (eg., épocas de frío, lluvias, secas) afecta directamente la fenología de las comunidades, tanto de hormigas como de los recursos disponibles (Simanca & Martínez, 2010). De igual manera, dentro de los ecosistemas boscosos, existen gradientes ambientales que van del suelo al dosel, con una notoria disminución en la humedad relativa conforme se asciende a las copas de los árboles (Simanca & Martínez, 2010; Ribeiro et al., 2013) además de que se reducen las vías de acceso a los recursos debido a la ramificación.

En este contexto, considerando la diversidad, abundancia y amplia distribución de las hormigas en las zonas tropicales, los gradientes de elevación, estacionales y de estratificación vertical ofrecen un marco conceptual en el cual evaluar cómo los cambios ambientales pueden estar afectado las estrategias y disyuntivas de forrajeo entre las especies de hormigas (Guerrero & Sarmiento, 2010). Hasta el momento el estudio comparativo de las estrategias de uso del recurso dentro de las comunidades de hormigas en gradientes de elevación y en gradientes estacionales es escaso. El énfasis de los estudios que involucran a la mirmecofauna en gradientes de elevación u otros gradientes ambientales, ha sido la riqueza y diversidad de las comunidades

(Longino & Colwell, 2011, Pérez-Toledo et al., 2021). De acuerdo con estudios basados en el forrajeo de hormigas en un gradiente de elevación, han registrado que la búsqueda de alimento en mayores elevaciones es limitada por las temperaturas (Kwon, 2016) y, que la coexistencia de las hormigas es controlada por factores abióticos (Silvestre, 2020), sin embargo, son limitados los estudios que evalúan la disyuntiva descubrimiento-dominancia para dar explicación a la coexistencia de las hormigas durante el forrajeo.

Además, a pesar de que el forrajeo social en hormigas ha sido ampliamente documentado, existe un sesgo al entorno de la estratificación vertical de los bosques. La gran mayoría de los trabajos tienen un enfoque a nivel de suelo, dejando de lado otros estratos verticales dentro de los bosques. Esto a pesar de que se ha documentado que el dosel es un estrato arbóreo con alta diversidad y gran abundancia de hormigas (Simanca & Martínez, 2010; Floren et al., 2014).

Por lo tanto, es importante considerar que en la estratificación vertical de los bosques hay una heterogeneidad ecológica y ambiental. El dosel, comparado con el suelo, es un estrato con mayor temperatura y en consecuencia menor humedad relativa dado que tiene mayor exposición a la radiación solar y está más expuesto al viento. Por otra parte, la estructura dendrítica (tendencia a ramificarse y reducir el área del sustrato) del dosel en los bosques podría limitar la disponibilidad de recursos alimenticios, sitios para nidificar y las rutas de acceso al recurso, lo cual podría modificar las estrategias de forrajeo (Simanca & Martínez, 2010; Ribeiro et al., 2013). Por lo tanto, el estudio del forrajeo social se puede complementar considerando los distintos niveles verticales en los árboles, sobre todo en el dosel, siendo el estrato menos explorado (Camarota et al., 2018; Antoniazzi et al., 2021) en parte debido a que las técnicas de muestreo (cuerdas, ascensores, picos entre otros materiales) pueden ser costosas y agresivas con el entorno (Simanca & Martínez, 2010).

Hasta el momento, hay evidencia de que el forrajeo social de las hormigas es diferente en los estratos verticales. Camarota et al. (2018) y Antoniazzi et al. (2021) demuestran que las especies de hormigas en el dosel que descubren primero el cebo, son las que al mismo tiempo lo monopolizan, es decir, muestran una tendencia a optar por la estrategia de forrajeo social descubrimiento-defensa. Pero, por otra parte, estudios que se realizan a nivel de suelo registran que la mirmecofauna coexiste al presentar la disyuntiva descubrimiento-dominancia (Perfecto & Vandermeer, 2011; Bertelsmeier et al., 2015). Queda abierta la incógnita si los cambios en los comportamientos de

forrajeo observados entre el dosel y el suelo de algunos los bosques tropicales (Camarota et al., 2018; Antoniazzi et al., 2021), se repiten a lo largo de gradientes ambientales como las estaciones climáticas del año y el gradiente altitudinal.

En la interfase Neártica-Neotropical de México, se tienen registradas 887 especies de hormigas (Dáttilo et al., 2020), representando el 9% de las especies a nivel mundial. Entre los estados de la República Mexicana con mayor número de especies de hormigas está Veracruz, con 283 especies (Dáttilo et al., 2020). En el centro del estado de Veracruz se encuentra la región hidrológica del Río Jamapa, la cual es una de las zonas más exploradas con relación a la mirmecofauna de México (Papaqui-Bello et al., com pers mayo 2023). Dentro de esta región hidrográfica, encontramos las cuencas y subcuencas del Cofre de Perote, una montaña con una geografía compleja que se encuentra dentro de la zona de transición mexicana, es decir donde convergen las biotas de las regiones neotropical y neártica (Halffter, 2003). Esta montaña presenta un gradiente altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 4000 m y se caracteriza por presentar una alta riqueza de hormigas, hasta el momento en esta región montañosa se han registrado 145 especies de hormigas (Pérez-Toledo et al., 2021).

El conocimiento del forrajeo social en la mirmecofauna brinda información relacionada con la coexistencia de especies y mecanismos que integran las comunidades. En las hormigas una pieza clave para la estructura de las comunidades es la competencia interespecífica, de hecho, se le considera un sello distintivo en la familia Formicidae (Klunk & Pie, 2021), por lo que estudiar los comportamientos de forrajeo, la disyuntiva descubrimiento-dominancia o la estrategia descubrir-defender, son temas de gran relevancia para avanzar en nuestro entendimiento de cómo están organizadas las comunidades de hormigas, los procesos y mecanismos que las regulan.

Considerando lo anterior, se planteó el objetivo de evaluar el impacto de gradientes ambientales (elevación, estratificación vertical y estacional) sobre el forrajeo social de Formicidae en la región central de Veracruz. Los objetivos particulares fueron: 1) Analizar el impacto del gradiente de elevación (ocho elevaciones) en el forrajeo social de hormigas, 2) Examinar el forrajeo social de hormigas, en la estratificación vertical (suelo y dosel) de la vegetación, 3) Comparar la estrategia de forrajeo social de hormigas en un gradiente estacional (épocas de frío, secas y lluvias). Con este estudio, se complementa los mecanismos para la coexistencia a través del forrajeo

social de las hormigas, además se proporciona información de tres gradientes ambientales que pueden estar causando un efecto en el comportamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la porción central del estado de Veracruz, México, en la sección este de la Zona de Transición Mexicana donde convergen las regiones biogeográficas neártica y neotropical (Halffter et al., 2008) y dos de los principales sistemas montañosos del país, la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrari, 2000). En específico, el estudio se realizó en el volcán Cofre de Perote y la región hidrográfica del Jamapa que se extiende hasta la costa del Golfo de México. El Cofre de Perote es un volcán con origen en el Mioceno (Carrasco-Núñez et al., 2021) y actualmente tiene una elevación máxima sobre el nivel del mar de 4282 m (Siebert et al., 2007). En esta montaña definimos ocho sitios de estudio en la ladera oriental del Cofre de Perote, de los 4 a los 3500 m de elevación con una diferencia altitudinal entre sitios contiguos de 500 m en elevación (Figura 1). Cada uno de los sitios de estudio contempla diferentes tipos de vegetación (Cuadro 1) y la temperatura media anual oscila de los 8 °C hasta los 25 °C de los sitios de mayor altura a la costa,

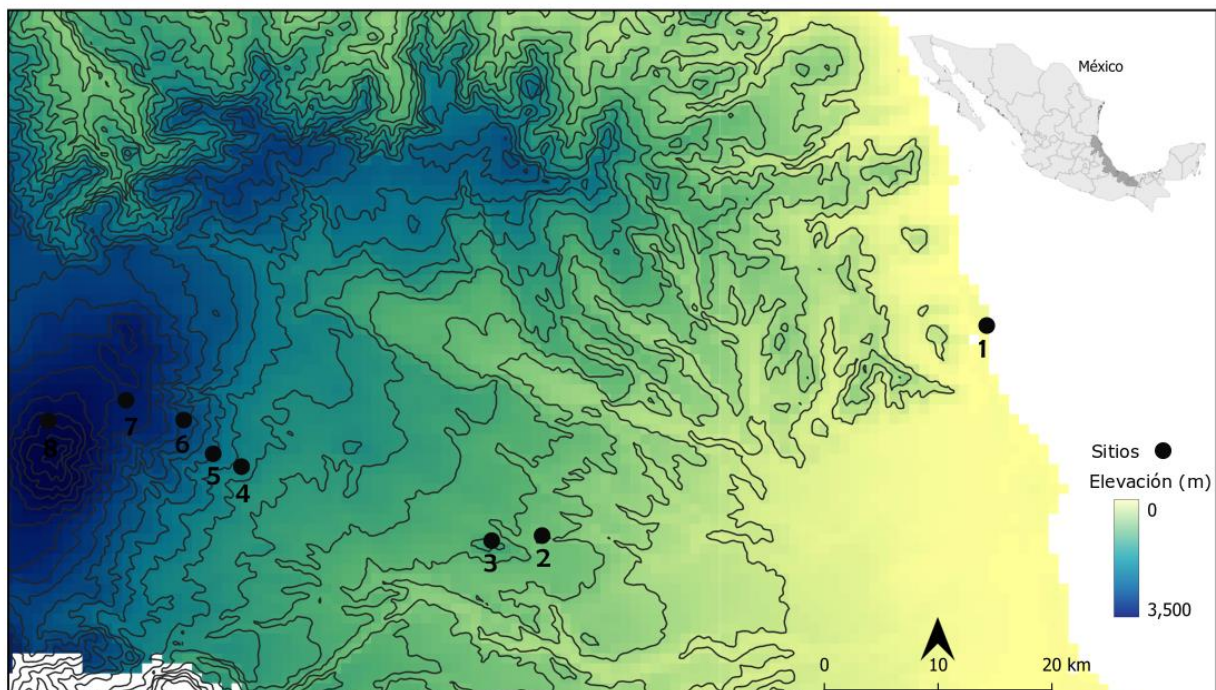


Figura 1. Mapa de gradiente de elevación Cofre de Perote-Golfo de México, Veracruz. Los sitios de estudio se representan con números: 1=4 m, 2=671 m, 3= 922 m, 4=1590 m, 5=1911 m, 6=2476 m, 7=2958 m, 8=3500 m. El mapa fue realizado en QGIS (3.2).

mientras que la precipitación varía de los 300 a los 3000 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 2023).

Cuadro 1. Información general de los sitios de estudio				
Sitio	Elevación (m)	Longitud (grados decimales)	Latitud (grados decimales)	Vegetación
La Mancha	4	-96.3769°	19.5994°	Bosque tropical subcaducifolio de <i>Brosimum aliscatrum</i>
Pinoltepec	671	-96.7487°	19.4236°	Bosque tropical subcaducifolio
Chavarrillo	922	-96.7909°	19.4194°	Bosque tropical subcaducifolio
El Riscal	1590	-97.0001°	19.4813°	Bosque mesófilo de montaña
La Cortadura	1911	-97.0238°	19.4921°	Bosque mesófilo de montaña: bosque de <i>Liquidambar</i>
El Saucal	2476	-97.0580°	19.5167°	Ecotono de bosque mesófilo de montaña y bosque de pino
Tembladeras	2958	-97.0967°	19.5369°	Bosque de Coníferas: bosque de pino
El Conejo	3500	-97.1616°	19.5195°	Bosque de Coníferas: Ecotono de Bosque de pino y oyamel

Gradiente estacional

Determinamos el gradiente temporal con base en los datos obtenidos de cinco estaciones climatológicas ubicadas cerca de los sitios de estudio del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) (Anexo 1). Así, el régimen temporal comprendió un periodo de frío (febrero-marzo 2022), un periodo de secas (mayo-junio 2022) y un periodo de lluvias (septiembre-octubre 2022) (Servicio Meteorológico Nacional, 2023).

Trabajo de campo

Para la colecta de hormigas, usamos cebos atrayentes (N = 36, por evento de muestreo) compuestos por una mezcla en proporciones 1:1 en masa de atún comercial en agua y jarabe de maple. Cada cebo contenía 8 g de la mezcla. La mezcla de atún comercial y jarabe de maple se colocó en tela de poliéster (15 cm x 15 cm) la cual contenía algunas aberturas para permitir el acceso de las hormigas, pero que a su vez limitan la pérdida de hormigas al manipular los cebos una vez que las hormigas los están ocupando. Una de las principales estrategias de escape de las hormigas ante acciones que pueden representar un peligro es el dejarse caer de los recursos que ocupan. Por lo tanto, al encontrarse parcialmente envuelto el recurso se

dificultarán las maniobras de escape de las hormigas. La mezcla de atún y miel se empleó porque es útil para atraer especies de hormigas generalistas por la alta cantidad de carbohidratos y proteínas que contienen (Antoniuzzi et al., 2021; Klunk & Pie, 2021). Los cebos, se colocaron en dos estratos verticales del bosque (suelo y dosel). En 18 árboles seleccionados de manera no dirigida, se instaló un cebo a nivel del suelo y otro a nivel de dosel en cada uno de ellos. Para la accesibilidad al estrato de dosel, se siguió el protocolo de línea de cebo sugerida por Leponce & Dejean (2011). Este método consiste en lanzar un objeto sólido (peso) atado a una línea de hilo de pesca (o similar) para alcanzar las ramas en la parte alta del dosel. El peso del objeto lo hace caer al suelo en donde se retira el peso y se ata una línea de material más robusto (p. ej., rafia) la cual se hace ascender al dosel y llegar al suelo en el otro lado. Al unir los dos extremos de la rafia se forma un bucle. De esta manera la rafia permite ascender y descender los cebos. La distancia mínima entre los árboles seleccionados fue de 30 m. La única condición para la selección fue que las ramas del dosel no se superpusieran con otros árboles seleccionados.

Para determinar a las especies descubridoras y dominantes los cebos se expusieron por intervalos de tiempo de 5, 10, 20, 40, 80 y 160 minutos con tres repeticiones por cada tiempo de exposición, localidad, estrato vertical y estación del año.

Una vez transcurrido el periodo de exposición, los cebos fueron recolectados e inmediatamente colocados en bolsas de plástico con capacidad de 1000 ml conteniendo aproximadamente 50 ml de solución acuosa de detergente.

Todos los cebos colectados se transportaron al laboratorio de Ecología y Evolución de Interacciones (LEEI) del Instituto de Ecología (INECOL). En el laboratorio las hormigas en cada cebo fueron separadas y, para cada morfoespecie identificada se montaron entre 1 y 6 ejemplares para su determinación taxonómica. La identificación se basó en la clave taxonómica de Bolton (1995) y se contó con el apoyo de los especialistas de la colección entomológica del Instituto de Ecología (IEXA). Los ejemplares montados e identificados fueron depositados en la colección IEXA.

Análisis de datos

Se utilizó el índice de disimilitud de Sørensen (Ecuación 1) para describir la similitud de los gremios de hormigas en el gradiente de elevación, el gradiente estacional y el vertical. Para el caso del gradiente de elevación se utilizó la prueba de correlación de Spearman (no paramétrica) para evaluar la asociación entre la diferenciación de los

gremios de hormigas, diversidad beta y la distancia geográfica y ambiental de los sitios.

$$Disimilitud = \frac{b + c}{2a + b + c}, \quad \text{Ecuación 1}$$

donde:

b y c son el número de especies exclusivas de la comunidad B y C, respectivamente y, a es el número de especies que comparten las comunidades B y C.

La distancia geográfica se estimó con base en las coordenadas de cada sitio de manera Euclidiana. De forma similar, la distancia ambiental se estimó considerando la temperatura media y precipitación anual acumulada de cada sitio usando como referencias las estaciones meteorológicas más cercanas a cada sitio de estudio (Anexo 1).

Los cebos se dividieron en dos periodos de exposición. El primer periodo abarcó de los 0 a los 20 minutos de exposición, es decir los cebos que se expusieron por 5, 10 y 20 minutos. El segundo periodo incluyó los cebos expuestos por 40, 80 y 160 minutos. Esta consolidación de datos se realizó con el objetivo de disminuir las observaciones con cero registros de hormigas, en especial en los periodos más cortos de exposición. De esta manera, la disyuntiva descubrimiento-dominancia y descubrimiento-defensa se determinó por medio de la abundancia de las especies que se capturaron en los dos lapsos de tiempo, así, determinamos a las especies descubridoras como aquellas que se registraron en el primer periodo de tiempo y, en el segundo lapso de tiempo como especies dominantes. Este procedimiento se siguió en todas las localidades de los sitios de estudio del gradiente de altitud.

Utilizamos el procedimiento multivariado de escalamiento no paramétrico, NMDS (*Nonmetric Multidimensional Scaling*) para obtener una representación bivariada del reclutamiento de las especies de hormigas en los dos periodos de tiempo. De esta manera se logra la ponderación de las abundancias de las especies de hormigas. Una vez establecido el ordenamiento en el espacio bivariado se obtuvieron las correlaciones de Pearson de las abundancias de las especie con las coordenadas del ordenamiento (*biplot*) para representar los vectores que asocian a las especies en las estrategia de la disyuntiva entre descubrir y dominar (dirección predominante de cada una de los dos vectores cuando éstos tienen a ser ortogonales) o en la estrategias de

descubrir y defender (cuando ambos vectores apuntan a una misma región del espacio multivariado). Los análisis estadísticos se realizaron en el lenguaje R (R Core Team 2022) con las paqueterías *vegan* (Oksanen, et al., 2022), *cluster* (Maechler, et al., 2022) y *MASS* (Venables & Ripley, 2002). Además, se utilizó la paquetería *stringr* (Wickham, 2022) para facilitar el manejo de las etiquetas (p. ej., abreviar el nombre científico) en base de datos.

RESULTADOS

Se colectó un total de 3257 individuos incluidos en cinco subfamilias, 19 géneros y 44 especies. Se identificó a nivel de especie 97.1% de los ejemplares; 93 individuos no se identificaron a nivel especie, de los cuales, 90 se agrupan en seis morfoespecies y tres individuos se excluyeron porque estaban incompletos.

Estructura y Composición

La subfamilia con mayor riqueza (especies y morfoespecies) fue Myrmicinae (9 géneros, 25 especies), seguida por Formicinae (4 géneros, 9 especies), Dolichoderinae (3 géneros, 4 especies), Pseudomyrmecinae (1 género, 4 especies) y Ponerinae (2 géneros, 2 especies). El género con el mayor número de especies fue *Pheidole* (9 especies), seguido de *Camponotus* (6 especies), *Crematogaster*, *Pseudomyrmex* y *Solenopsis* (4 especies), *Azteca*, *Cephalotes* y *Temnothorax* (2 especies), *Brachymyrmex*, *Cyphomyrmex*, *Dolichoderus*, *Neoponera*, *Nylanderia*, *Odontomachus*, *Paratrechina*, *Procryptocerus*, *Stenamma*, *Tapinoma* y *Wasmannia* (1 especie) (Anexo 2).

Gradiente de elevación

A lo largo del gradiente de elevación hubo variaciones en la abundancia y riqueza de especies capturadas en los cebos. Se observó que la riqueza de especies y la abundancia disminuyeron conforme se incrementó la altitud (Figura 2). De hecho, en las elevaciones más altas (2000-3500 m) la captura de hormigas fue nula, exceptuando un muestreo en la elevación de los 3500 m en el que se registró un individuo de *Solenopsis geminata*. En los 1590 m de altitud se registraron 155 hormigas incluyendo cinco especies, en los 922 m de elevación se capturaron 361

hormigas de 18 especies, en los 671 m de altitud se obtuvieron 534 individuos de 18 especies y, a los 4 m se reportaron 2203 individuos de 25 especies.

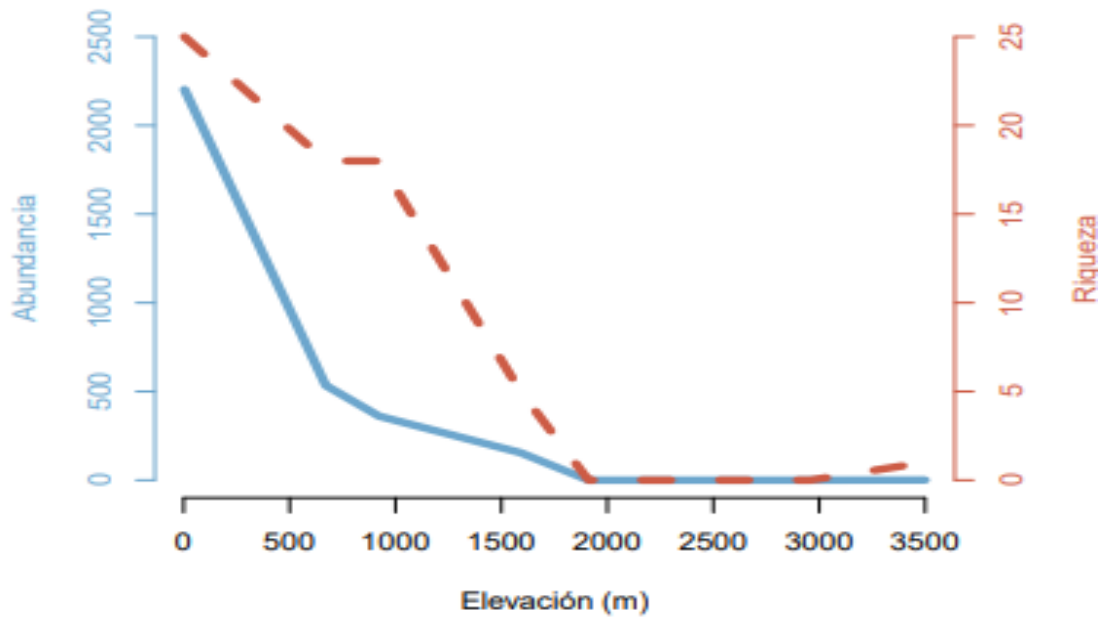


Figura 2. Relación entre la abundancia y riqueza de especies con la elevación.

Entre las cuatro localidades (4m a 1590 m de elevación) con el mayor registro de hormigas, la disimilitud en la composición de especies de los ensambles de hormigas no se correlacionó con la distancia geográfica ($\rho=0.857$, $P=0.919$). En cambio, se observó que la disimilitud de los gremios de hormigas correlacionó positivamente con la distancia ambiental (cambios en la temperatura y precipitación) entre las localidades ($\rho=0.885$, $P=0.033$) (Figura 3). Es decir, entre mayor fue la distancia ambiental entre las localidades, los ensambles de hormigas capturadas presentaron mayor disimilitud en la composición de especies.

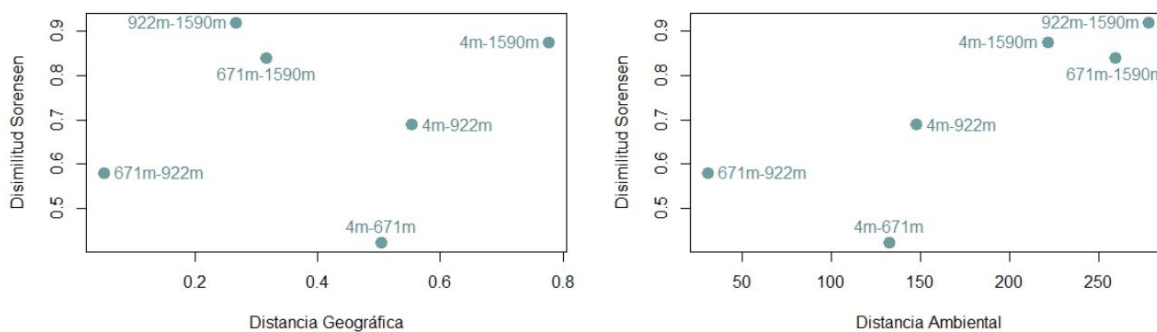


Figura 3. Correlaciones entre la distancia geográfica y distancia ambiental entre las cuatro localidades con mayor número de registros de hormigas en el gradiente de elevación (4m-1590 m) con la disimilitud de los gremios de hormigas capturadas.

En el gradiente altitudinal, la subfamilia Myrmicinae se encontró en cinco pisos altitudinales (4 m, 671 m, 922 m, 1590 m y 3500 m), en tres elevaciones (4 m, 671 m y 922 m) estuvieron presentes las subfamilias Pseudomyrmecinae y Formicinae así como la subfamilia Dolichoderinae (4 m, 922 m y 1590 m), mientras que la subfamilia Ponerinae se colectó en dos elevaciones (4 m y 922 m).

La especie que se capturó con mayor frecuencia (50%) en los pisos altitudinales fue *S. geminata*, 21 individuos a los 4 m, 2 individuos en 671 m, 6 individuos en 1590 m y solo 1 individuo en el sitio de mayor elevación (3500 m). Las especies que se capturaron en las tres localidades (37.5%) de menor elevación fueron *Wasmannia auropunctata*, *Pheidole punctatissima*, *Pheidole insipida* y *Camponotus sericeiventris*. En contraste, 25 especies fueron capturadas exclusivamente en un solo sitio *Azteca velox*, *Azteca forelii*, *Camponotus planatus*, *Crematogaster torosa*, *Paratrechina longicornis*, *Solenopsis sp.2*, *Temnothorax sp.2*, *Cyphomyrmex rimosus*, *Cephalotes umbraculatus*, *Dolichoderus lutosus* y *Neoponera villosa* se registraron exclusivamente en el sitio de menor elevación (4 m), *Pseudomyrmex boopis*, *Camponotus linnaei* y *Procryptocerus scabriusculus* solo se registraron a los 672 m, *Camponotus piceatus*, *Pheidole tschinkeli*, *Brachymyrmex sp.*, *Crematogaster sumichrasti*, *Camponotus abscisus*, *Odontomachus chelifer*, *Pheidole rima*, *Pseudomyrmex simplex* y *Solenopsis sp.3* con registros exclusivamente en los 922 y, *Pheidole gulo*, *Pheidole nubicola*, *Tapinoma melanocephalum* y *Stenamma stictosomum* en los 1590 m. (Figura 4; Anexo 3) .

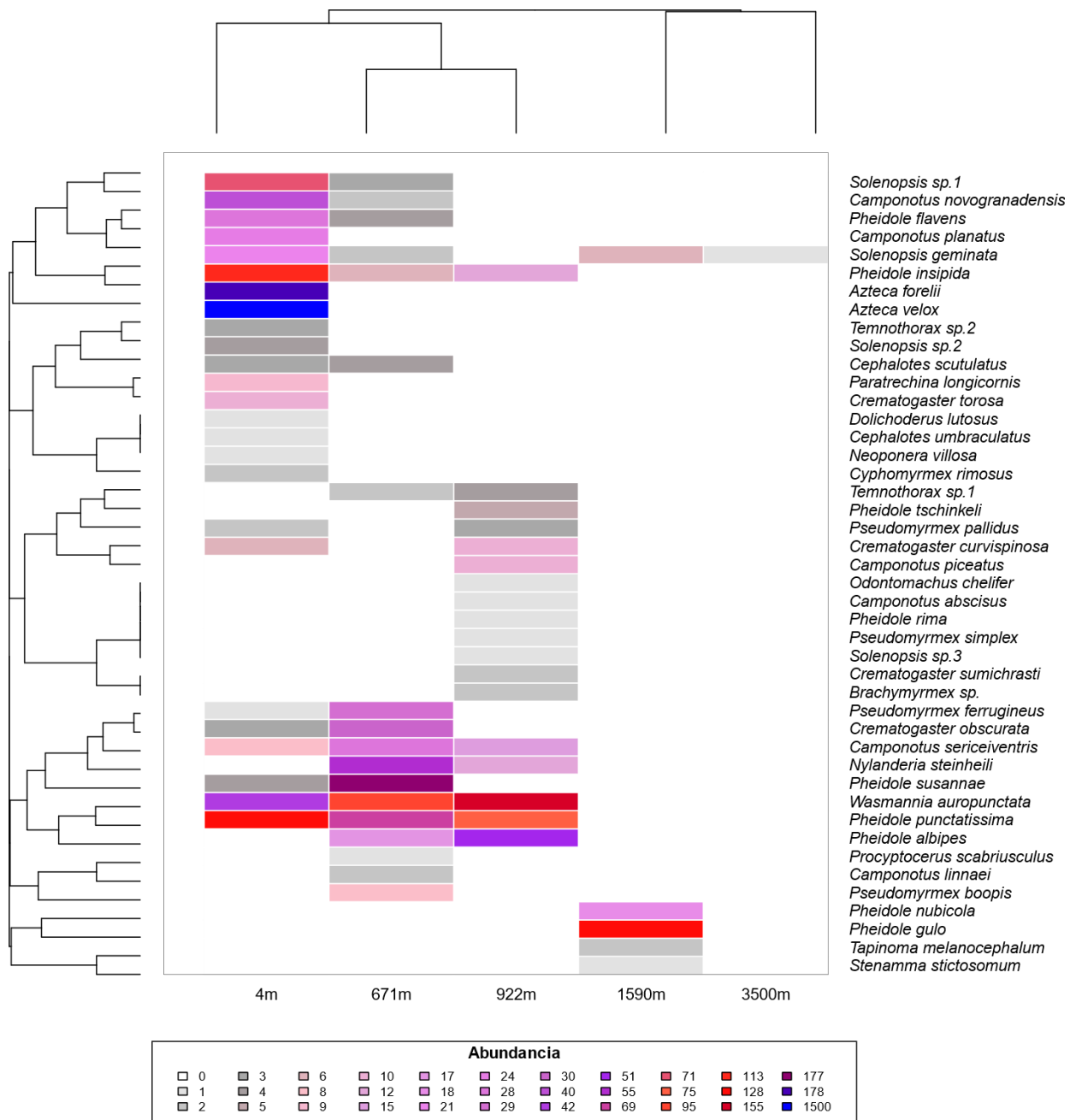


Figura 4. Mapa de calor de la abundancia de 44 especies de hormigas (dendrograma vertical) distribuidas en cinco sitios de estudio (dendrograma horizontal) definidos por su elevación sobre el nivel del mar. Los diferentes colores representan la abundancia de las especies con base en la leyenda en la parte inferior de la figura.

Gradiente estacional

Para el gradiente estacional, el 52.9% de los registros se obtuvieron en la época de lluvias, con 1722 hormigas de 34 especies, seguido de la época de secas con 1224 individuos (37.6%) de 23 especies y en la época de frío se registraron 308 hormigas (9.4%) de 16 especies. Las especies que se capturaron en las tres épocas del año

fueron *A. velox* (1500 individuos), *W. auropunctata* (292 individuos), *P. punctatissima* (272 individuos), *Pheidole albipes* (68), *Camponotus sericeiventris* (51 individuos), *S. geminata* (30 individuos) y *Pseudomyrmex pallidus* (5 individuos). Las especies que se capturaron en dos temporadas, en lluvias y secas, fueron: *Pheidole susannae* (181 individuos), *A. forelli* (178 individuos), *P. insipida* (131 individuos), *Solenopsis sp.1* (74 individuos) *Camponotus novogranadensis* (42 individuos), *Crematogaster obscurata* (33 individuos), *Pseudomyrmex ferrugineus* (30 individuos), *P. boopis* (8 individuos), *Cephalotes scutulatus* (7 individuos) y *C. linnaei* (2 individuos). En las temporadas de frío y secas, las especies capturadas fueron *Crematogaster curvispinosa* (16 individuos), *C. piceatus* (10 individuos), y *Temnothorax sp.1* (6 individuos); en las temporadas de frío y lluvias: *Nylanderia steinheili* (67 individuos), *Pheidole flavens* (32 individuos). Las especies que se capturaron únicamente en una temporada son; en temporada de frío *P. gulo* (128 individuos), *P. tschinkeli* (5 individuos), *C. absisus* (1 individuo) y *N. villosa* (1 individuo); en secas: *C. torosa* (10 individuos), *D. lutosus* (1 individuo), *Pseudomyrmex simplex* (1 individuo); y en lluvias, *C. planatus* (24 individuos), *P. nubicola* (18 individuos), *P. longicornis* (9 individuos), *Solenopsis. Sp.2* (4 individuos), *Temnothorax sp. 2* (3 individuos), *Brachymyrmex. Sp.* (2 individuos), *C. sumichrasti* (2 individuos), *C. rimosus* (2 individuos), *T. melanocephalum* (2 individuos), *C. umbraculatus* (1 individuo), *O. chelifera* (1 individuo), *P. rima* (1 individuo), *P. scabriusculum* (1 individuo), *Solenopsis sp.3* (1 individuo), *S. stictosomum* (1 individuo) (Figura 5, Anexo 4).

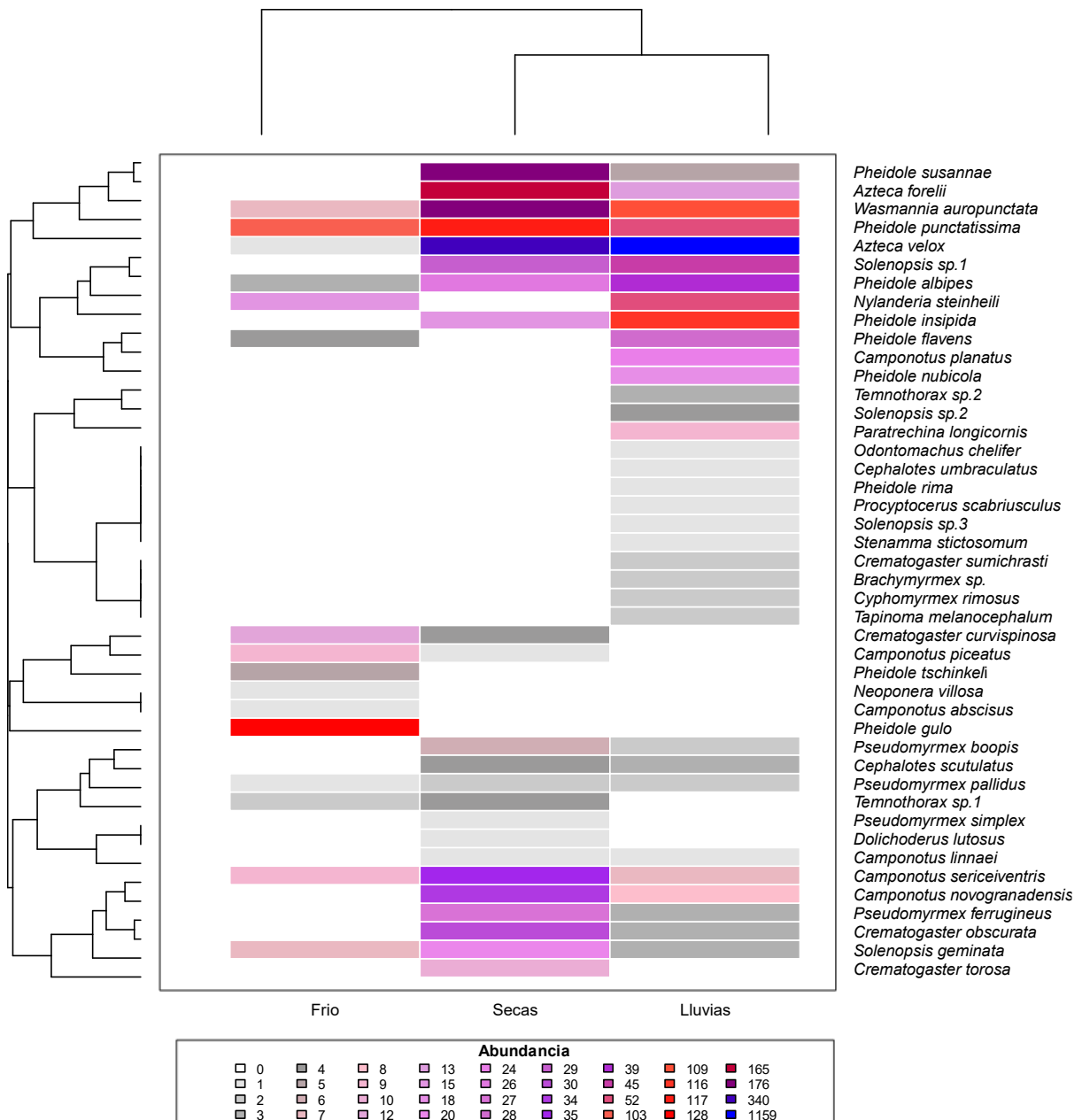


Figura 5. Mapa de calor de la abundancia de 44 especies de hormigas (dendrograma) a lo largo de tres temporadas, frío, secas y lluvias (dendrograma horizontal). Los diferentes colores representan la abundancia de las especies con base en la leyenda en la parte inferior de la figura.

Gradiente vertical

En el contexto de la estratificación vertical arbórea (suelo-dosel), el estrato con mayor riqueza y abundancia de hormigas fue el suelo con 87.6% de los registros totales (2852 hormigas) incluyendo 33 especies. En el dosel se colectaron 402 hormigas de 22 especies, de las cuales, 11 fueron comunes a ambos estratos *A. velox*, *W. auropunctata*, *P. punctatissima*, *Solenopsis sp. 1*, *N. steinheili*, *C. sericeiventris*, *C.*

novogranadensis, *C. obscurata*, *P. ferrugineus*, *S. geminata* y *C. planatus* y 11 especies fueron exclusivas del dosel *A. forelii*, *C. curvispinosa*, *C. piceatus*, *C. torosa*, *C. scutulatus*, *P. pallidus*, *C. linnaei*, *T. melanocephalum*, *D. lutosus*, *P. scabriusculus* y *C. umbraculatus*. En el suelo se registraron 21 especies *P. insipida*, *P. gulo*, *P. albipes*, *P. flavens*, *P. nubicola*, *P. longicornis*, *P. boopis*, *Temnothorax sp.1*, *P. tschinkeili*, *Solenopsis sp.2*, *Temnothorax sp.2*, *Brachymyrmex sp.*, *C. sumichrasti*, *C. rimosus*, *C. abscisus*, *N. villosa*, *O. chelifer*, *P. rima*, *P. simplex*, *Solenopsis sp.3*, *S. stictosomum* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Abundancia de especies en estrato vertical

Especie	Dosel	Suelo	Especie	Dosel	Suelo
<i>Azteca velox</i>	42	1458	<i>Cephalotes umbraculatus</i>	1	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	1	291	<i>Pheidole insipida</i>	-	131
<i>Pheidole punctatissima</i>	1	271	<i>Pheidole gulo</i>	-	128
<i>Solenopsis sp.1</i>	29	45	<i>Pheidole albipes</i>	-	68
<i>Nylanderia steinheili</i>	1	66	<i>Pheidole flavens</i>	-	32
<i>Camponotus sericeiventris</i>	28	23	<i>Pheidole nubicola</i>	-	18
<i>Camponotus novogranadensis</i>	2	40	<i>Paratrechina longicornis</i>	-	9
<i>Crematogaster obscurata</i>	30	3	<i>Pseudomyrmex boopis</i>	-	8
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	29	1	<i>Temnothorax sp.1</i>	-	6
<i>Solenopsis geminata</i>	5	25	<i>Pheidole tschinkeli</i>	-	5
<i>Camponotus planatus</i>	1	23	<i>Solenopsis sp.2</i>	-	4
<i>Pheidole susannae</i>	-	181	<i>Temnothorax sp.2</i>	-	3
<i>Azteca forelii</i>	178	-	<i>Brachymyrmex sp.</i>	-	2
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	16	-	<i>Crematogaster sumichrasti</i>	-	2
<i>Camponotus piceatus</i>	10	-	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-	2
<i>Crematogaster torosa</i>	10	-	<i>Camponotus abscisus</i>	-	1
<i>Cephalotes scutulatus</i>	7	-	<i>Neoponera villosa</i>	-	1
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	5	-	<i>Odontomachus chelifer</i>	-	1
<i>Camponotus linnaei</i>	2	-	<i>Pheidole rima</i>	-	1
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	2	-	<i>Pseudomyrmex simplex</i>	-	1
<i>Dolichoderus lutosus</i>	1	-	<i>Solenopsis sp.3</i>	-	1
<i>Procyptocerus scabriusculus</i>	1	-	<i>Stenamma stictosomum</i>	-	1

Forrajeo social

Considerando que las tres elevaciones más bajas (4 m, 671 m y 922 m) concentraron el 95.1% de los registros de hormigas, los resultados del forrajeo social se limitan a estos tres pisos altitudinales.

Los análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico permitieron inferir el comportamiento de las hormigas como descubridoras, aquellas que reclutaron el mayor número de individuos en los primeros 20 minutos de exposición de los cebos y hormigas dominantes, aquellas que reclutaron el mayor número de individuos entre

40 y 160 minutos de exposición de los cebos. Además, se identificaron varias especies de hormigas cuyas abundancias en ambos periodos fueron similares, y fueron clasificadas como especies neutras. También, en la mayor parte de los casos se observaron especies de hormigas con baja frecuencia y bajo reclutamiento para las cuales no se puede inferir su comportamiento, y son en gran medida excluidas de la caracterización de las estrategias de forrajeo (Figuras 6, 7 y 8).

Gradiente de elevación

En las elevaciones se identificaron cuatro agrupamientos, de los cuales uno (color rojo) se restringe a las especies que se descartaron por baja frecuencia, por lo tanto, se distinguieron tres comportamientos de las hormigas (descubridoras, dominantes y neutras), con excepción de la elevación de los 922 m, donde solo se definieron dos categorías (neutras y dominantes). Además, en los tres pisos altitudinales se observaron especies de hormigas con baja frecuencia y reclutamiento las cuales corresponden a 64%, 61% y 83% a los 4 m, 671 m y 922 m respectivamente (Figura 6).

En los 4 m de altitud se reconoció a *P. insipida*, *S. geminata* y *C. torosa* como especies descubridoras, mientras que a *P. punctatissima*, *W. auropunctata* y *A. forelii* como especies neutras y, *A. velox*, *C. novogranadensis* y *Solenopsis sp. 1* fueron las especies dominantes. Para los 671 m se registró únicamente a *P. punctatissima* como especie descubridora, a *N. steinheili* como especie neutra, mientras que a *C. sericeiventris*, *C. obscurata*, *P. ferrugineus*, *W. auropunctata* y *P. susannae* fueron las especies dominantes. Por último, para la elevación de los 922 m, *P. albipes* y *W. auropunctata* se identificaron como especies neutras, mientras que *P. punctatissima* fue la única especie dominante.

Cabe señalar que los vectores que definen a las especies con mayor reclutamiento en los primero 20 minutos y aquellas que reclutan más individuos después de 40 minutos, fueron totalmente ortogonales (90°) a los 4 m, y su ángulo se redujo a 80° a los 671 m y a 40° en los 922 m indicando una reducción en la diferenciación entre descubrir y dominar en las comunidades conforme aumentó la elevación.

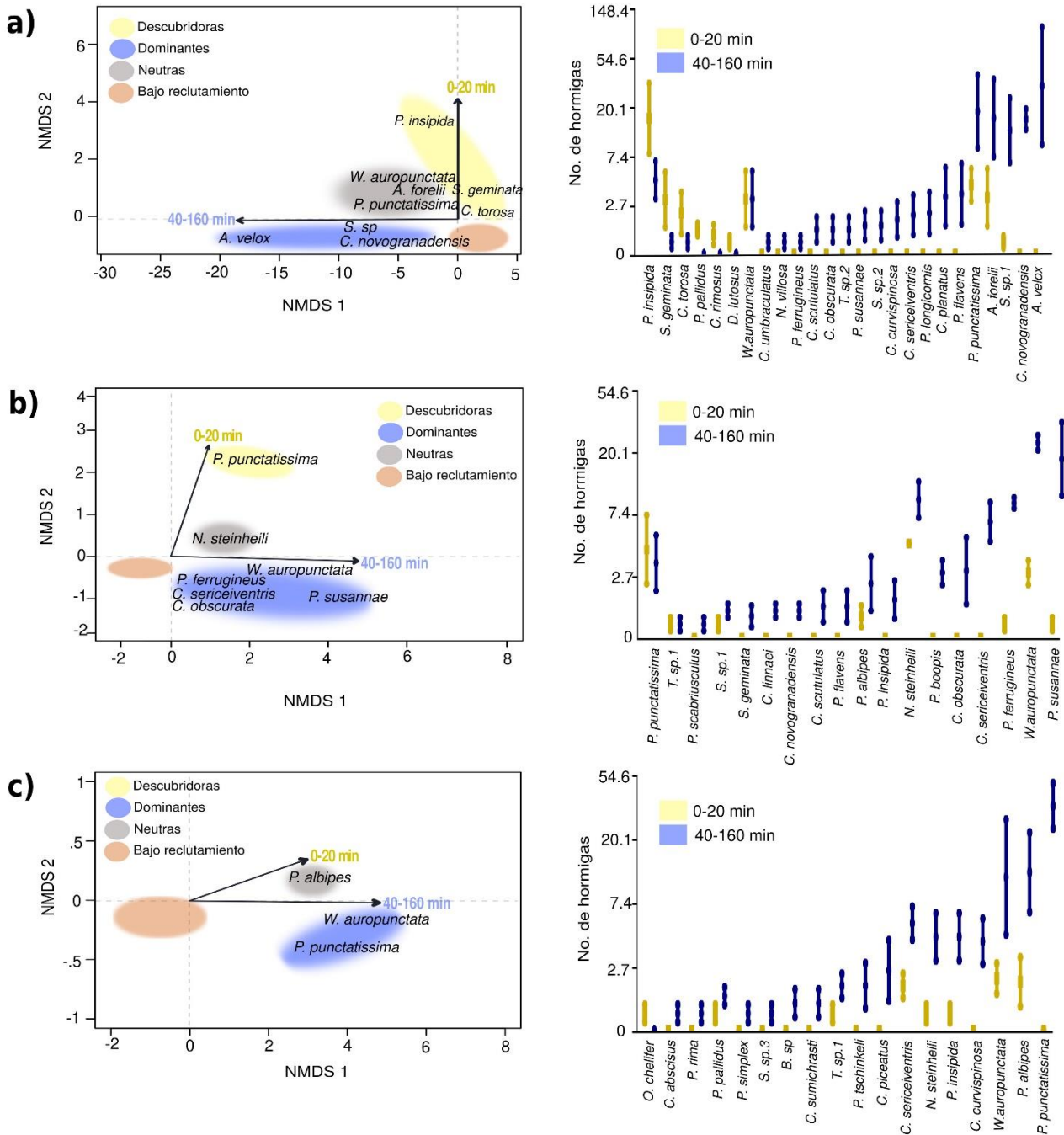


Figura 6. Gradiente de elevación a) 4m, b) 671 m y c) 922 m. Paneles del lado izquierdo muestran el escalamiento dimensional no paramétrico (NMDS, *nonmetric dimensional scaling*) de las asociaciones de las especies de hormigas. Paneles del lado derecho representan los promedios y errores estándar de la abundancia de cada especie de hormiga en cada periodo de tiempo (0-20 min y 40-160 min); el eje las abscisas presenta un criterio de ordenación por abundancia, donde las especies descubridoras tienden a agruparse del lado izquierdo, las especies neutras en el centro y las especies dominantes del lado derecho.

En general, las tres elevaciones comparten especies que tienden a mostrar diferencias etológicas. *W. auropunctata* en los 4 m se muestra como una especie neutra, pero a los 500 m y 1000 m de elevación fue una especie dominante. De la misma manera, se registraron cambios en la estrategia de forrajeo de *P.*

punctatissima entre las tres elevaciones analizadas, esta especie pasó de especie neutra a descubridora y finalmente dominante en las elevaciones de 4 m, 590 m y 1000 m de elevación, respectivamente. Para *C. sericeiventris* se observa como especie que tiende llegar a los cebos de manera tardía con baja frecuencia en los 4 m, pero, para los 500 m se observa como especie dominante y, para los 1000 m como especie que llega de manera rápida a los cebos, pero en baja frecuencia numérica y, para *P. insipida*, a los 4 m se observa como especie descubridora, a los 500 m y 1000 m como especie que llega de manera lenta al recurso, reclutando individuos en mediana frecuencia.

Gradiente estacional

De forma similar al gradiente de elevación, también se identificaron tres comportamientos entre las especies de hormigas en el gradiente estacional (descubridoras, dominantes y neutras). También las especies de hormigas con bajo reclutamiento representaron el 69.8%, 69.6% y 79.4% de las especies de hormigas en las temporadas de frío, secas y lluvias respectivamente.

En la época de frío *S. geminata* y *P. pallidus* se clasificaron como especies descubridoras, *W. auropunctata* como especie neutra, mientras que *P. gulo* y *P. punctatissima* fueron clasificadas como especies dominantes. Para la época de secas *W. auropunctata*, *A. velox* y *P. susannae* se observan como especies dominantes, *A. forelli* y *P. punctatissima* como especies neutras en tanto que *S. geminata* y *C. torosa* fueron clasificadas como especies descubridoras. En la época de lluvias, se documentó a *P. insípida* y *P. punctatissima* como especies descubridoras, mientras que, *A. velox* y *Solenopsis sp. 1* fueron las especies dominantes y, *W. auropunctata*, *N. steinheilli* y *P. albipes* fueron las especies neutras (Figura 7).

Los vectores que definen a las especies descubridoras y dominantes fueron casi ortogonales en las tres épocas.

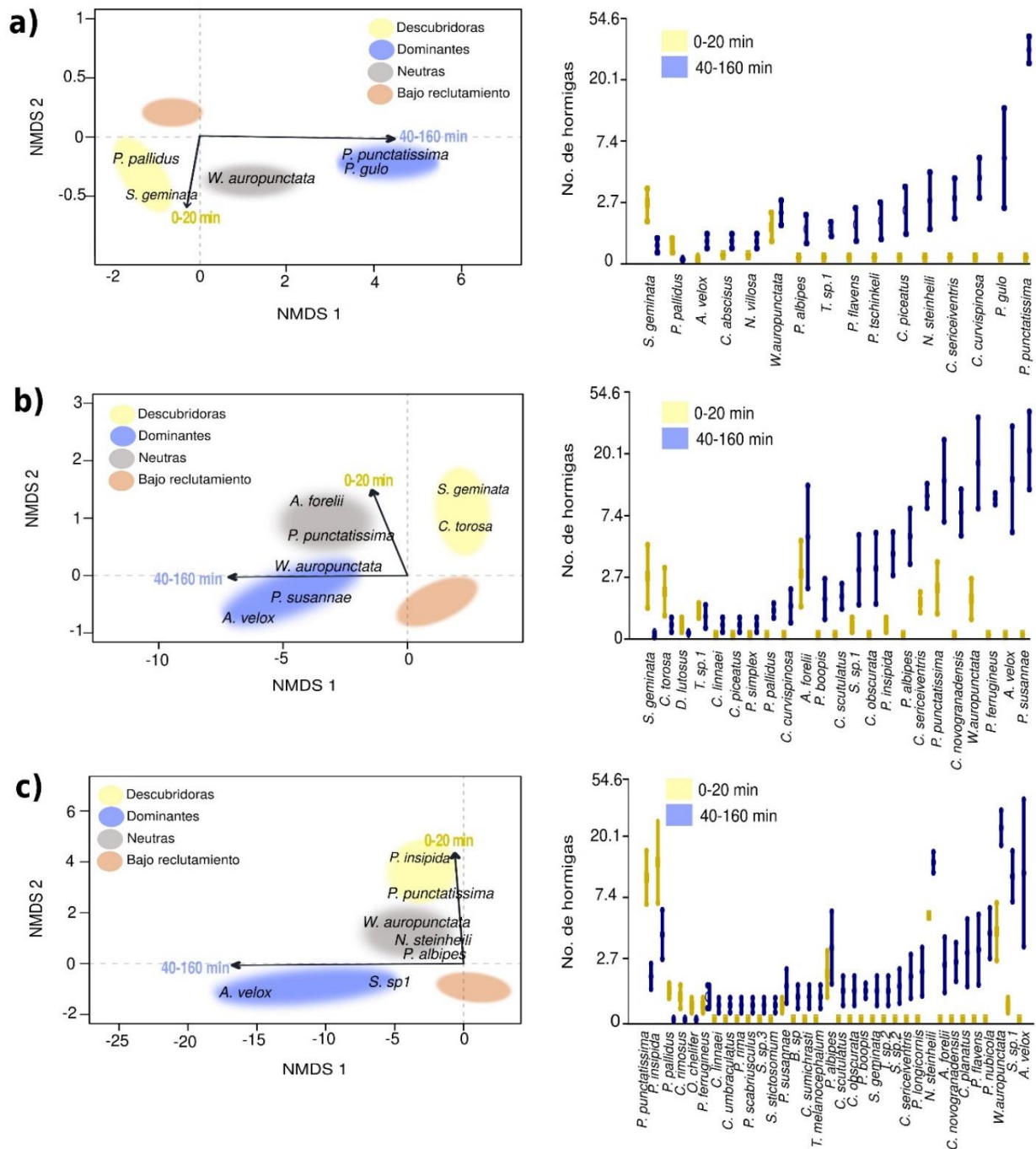


Figura 7. Gradiente estacional a) Frío, b) Secas y c) Lluvias. Paneles del lado izquierdo muestran la ordenación multivariada no paramétrica (NMDS) de las asociaciones de las especies considerando el gradiente temporal. Paneles del lado derecho representan los promedios y errores estándar de cada especie de hormiga en cada periodo de tiempo (0-20 min y 40-160 min); el eje las abscisas presenta un criterio de ordenación por abundancia, donde las especies descubridoras tienden a agruparse del lado izquierdo, las especies neutras en el centro y las especies dominantes del lado derecho.

En general en el gradiente estacional se documenta únicamente a *P. punctatissima* con diferentes comportamientos en las tres épocas. Esta especie fue dominante en la época de frío, fue neutral en la temporada de secas y descubridora en lluvias.

También, se identifican especies que comparten el mismo patrón de comportamiento en dos épocas. La especie *A. velox* tiene una tendencia a ser dominante en época de secas y lluvias, mientras que en frío muestra ser una especie que llega de manera lenta al recurso y en baja frecuencia, para el caso de *W. auropunctata*, en temporada de frío y lluvias es una especie neutra, pero en temporada de secas es dominante, *S. geminata* sigue el comportamiento descubridor en época de frío y secas, mientras que para la temporada de lluvia cambió a ser una especie tardía en el descubrimiento de los cebos y además con reclutamiento bajo, *P. pallidus*, fue una especie con bajo reclutamiento en las tres épocas, pero su llegada a los cebos en las épocas de frío y lluvias fue rápido mientras que la época de secas llegó de manera lenta al recurso. Finalmente, dentro del gradiente temporal, *P. albipes*, en las épocas de frío y secas fue una especie que llegó al recurso tarde en mediana frecuencia, mientras que en la época de lluvias ocupó los recursos en los dos periodos de tiempo.

Gradiente vertical

Se observaron diferencias en el comportamiento en los estratos verticales (suelo-dosel) (Figura 8). En el estrato del dosel *Pseudomyrmex ferrugineus*, *A. forelli*, *A. velox*, *C. sericeiventris*, se catalogan como especies que dominan el recurso después de 40 minutos de exposición. No obstante, destaca que *A. forelli* fue una especie que también reclutó un alto número de individuos en los primeros minutos. Identificamos a *Pseudomyrmex pallidus*, *C. torosa* y *S. geminata* con un comportamiento neutro y no fue posible definir especies descubridoras. Por otra parte, para el estrato de suelo, registramos a *P. insípida* y *S. geminata* como especies descubridoras, mientras que *A. velox*, *P. flavens*, *P. gulo*, *P. susannae* y *Solenopsis sp. 1* se clasificaron como especies dominantes y, las especies con comportamiento neutro fueron *C. novogranadensis*, *N. steincheilli*, *P. albipes*, *P. punctatissima* y *W. auropunctata*.

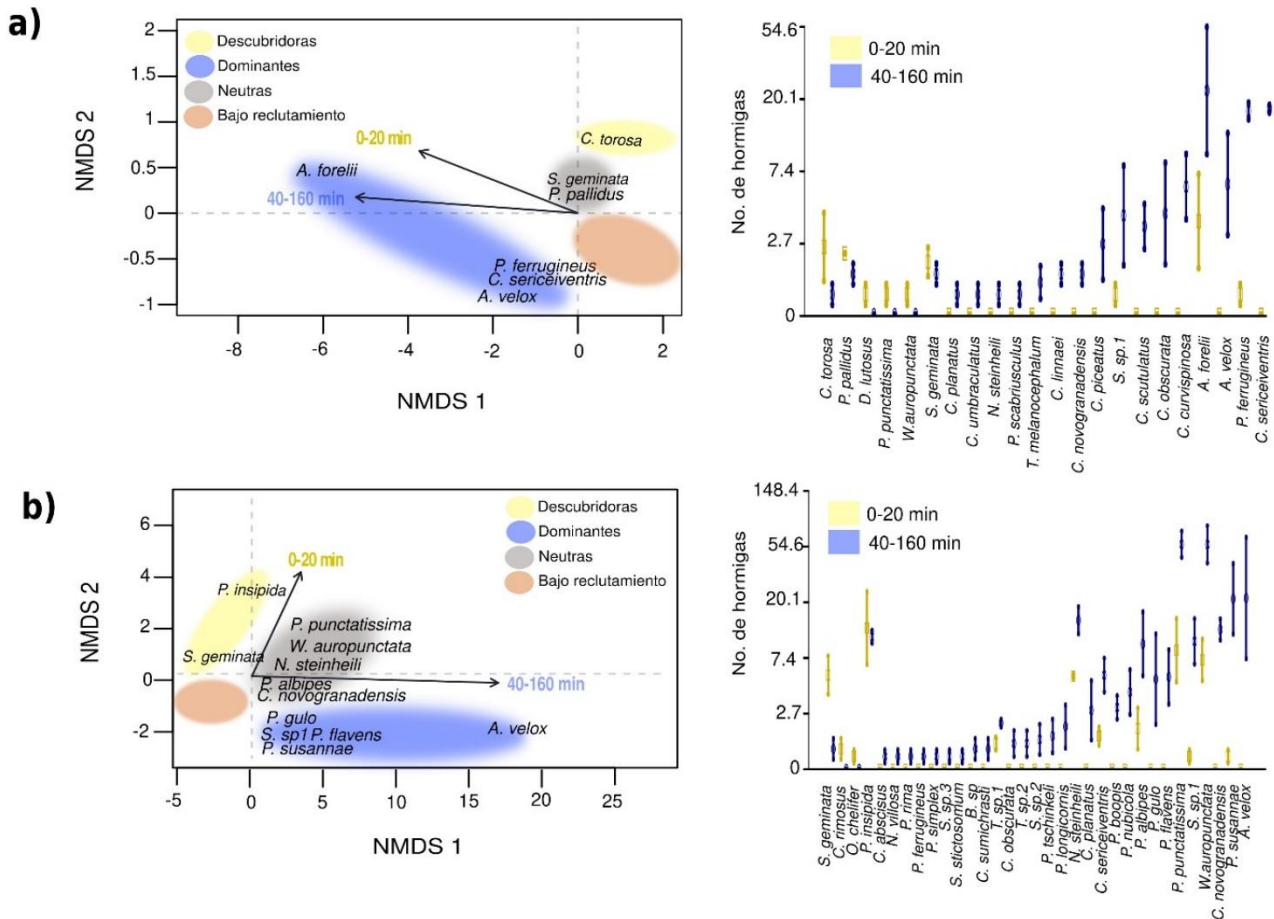


Figura 8. Gradiente vertical a) Dosel y b) Suelo. Paneles del lado izquierdo muestran la ordenación multivariada no paramétrica (NMDS) de las asociaciones de las especies con respecto al gradiente vertical. Paneles del lado derecho representan en los promedios y errores estándar de cada especie de hormiga en cada periodo de tiempo (0-20 min y 40-160 min); el eje las abscisas presenta un criterio de ordenación por abundancia, donde las especies descubridoras tienden a agruparse del lado izquierdo, las especies neutras en el centro y las especies dominantes del lado derecho.

En general, *P. punctatissima* y *W. auropunctata* son especies que en el dosel tienden a llegar a los cebos de manera rápida en baja frecuencia numérica, pero en el suelo son especies neutras. En el caso de *S. geminata* tiene un comportamiento neutral en el dosel, pero en el suelo es una especie descubridora, *C. novogranadensis* en el dosel es una especie que llega de manera tarde y en baja frecuencia al recurso, mientras que en el suelo se observa como especie neutra, *N. steinheilli* para el dosel es una especie con bajo reclutamiento de individuos y lenta para llegar al recurso, aunque para el suelo es neutra, *Solenopsis sp. 1* tiene un comportamiento de llegar lento al recurso en el dosel, pero para el suelo, se comporta como especie dominante, *C. planatus* en ambos estratos llega al recurso de manera lenta, aunque, en el dosel lo hace en baja frecuencia de reclutamiento y, en el suelo se observa que aumenta el

número de individuos, *C. sericeiventis* es una especie dominante en dosel, pero para el estrato de suelo, su comportamiento cambia a llegar lento al recurso, *Crematogaster obscurata* en ambos estratos muestra el mismo comportamiento de llegar lento al recurso, aunque para el estrato de dosel, se observa que recluta más individuos comparado con el suelo, *P. ferrugineus* muestra un comportamiento dominante en dosel y, en el suelo tiende a llegar de manera lenta al recursos y en baja frecuencia, *A. velox*, es dominantes en ambos estratos.

Por último, únicamente dos especies (*W. auropunctata* y *P. punctatissima*,) se presentaron en todos los gradientes ambientales, con cambios en el comportamiento. *P. punctatissima*, se clasificó como especie neutra en el sitio de menor elevación (4m), en la época de secas y en el estrato suelo. Sin embargo, en el dosel fue una especie rara, aunque llegó al recurso de manera temprana, mientras que a los 671m de elevación y en la época de lluvias se pudo clasificar como una especie descubridora y como una especie dominante en a los 922m y durante la época de frío.

Por otra parte, *W. auropunctata* en ningún gradiente ambiental mostró ser una especie descubridora, tan solo se registra como una especie que fue rápida en descubrir el cebo, pero en bajas frecuencias en el dosel; neutra a los 4 m de elevación, en el estrato del suelo, así como en las épocas de frío y lluvias. En contraste fue una especie dominante a los 671m y 922m de elevación, así como en la época de secas.

DISCUSIÓN

Una meta fundamental en la ecología de comunidades es conocer cómo se estructuran las comunidades y cuáles son los procesos y mecanismos que facilitan la coexistencia de especies (Gordon, 2000; Achury et al., 2020; Klunk & Pie, 2021). Uno de los grupos modelo de mayor utilidad para entender la coexistencia de las especies es la familia Formicidae (Hymenoptera) por su alta diversidad de especies y hábitos, así como su distribución en la gran mayoría de ecosistemas terrestres (Ward, 2010). Estudios previos han demostrado que durante el forrajeo social de las hormigas, la disyuntiva descubrimiento-dominancia es un mecanismo por el cual las especies pueden coexistir en una comunidad (Fellers, 1987). Se ha asumido que los factores abióticos tienen un efecto sobre esta disyuntiva, pero la evidencia empírica es limitada. En este trabajo, evaluamos el impacto de gradientes ambientales (gradiente de elevación, gradiente temporal y estratificación vertical) sobre el forrajeo social de

las hormigas. En general se observó que la disyuntiva descubrir-dominar fue el mecanismo predominante que permitiría la coexistencia de las especies. Sin embargo, tanto en el piso de elevación a los 922m y en el dosel de los árboles no fue posible definir especies descubridoras ya que, en estas dos condiciones, las especies que colonizaron los recursos rápidamente también se observaron haciendo uso de los recursos después de los 40 minutos de exposición. Esto sugiere que en estas dos condiciones (922m de elevación y en el dosel), las hormigas con mayor reclutamiento podrían estar transitando de la disyuntiva descubrimiento-dominancia a la estrategia descubrimiento-defensa.

El hallazgo de que en el dosel las hormigas podrían haber empleado la estrategia de descubrir-defender es congruente con los resultados reportados por Camarota et al. (2018) en la sabana de Brasil, Antoniazzi et al. (2021) en el bosque tropical perennifolio en México y Santini et al. (2007) en un cultivar de olivares en Italia. Estos tres estudios reportaron la estrategia de descubrir-defender en el dosel de estos ecosistemas. Considerando que las alturas de los árboles en estos ambientes varían de cinco a 50 metros, sugiere que la altura del dosel no es un factor determinante del comportamiento de las hormigas. Por otra parte, se sugiere que el forrajeo social de las hormigas puede estar determinado por la estructura dendrítica de las copas de los árboles que directamente afecta las rutas de acceso a los recursos y la percepción de su disponibilidad (Antoniazzi et al., 2021). De esta manera, las características estructurales del hábitat podrían ser determinantes de las conductas agresivas de algunas especies del dosel (Yanoviak & Kaspari, 2000; Ribeiro et al., 2013) lo cual puede derivar en la estrategia de descubrir y defender los recursos. Destaca en nuestro estudio, *A. forelli* como una especie dominante con elevado reclutamiento de individuos en los cebos colocados en el dosel lo que le permitió descubrir y mantener el control de los recursos en este hábitat. Este hallazgo es congruente con la evidencia de Antoniazzi et al. (2021), quienes documentaron que en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas *A. forelli* es una de las especies dominante en el dosel y fue congruente con aspectos de la biología de esta especie. De acuerdo con Beckers y colaboradores (1989), *A. forelli* es una especie que explota de manera efectiva los recursos del dosel al reclutar de manera rápida una gran cantidad de obreras. Este comportamiento se ve favorecido por el hecho de que esta especie nidifica en los árboles. De esta manera las distancias de desplazamiento son menores comparado con especies que tienen sus nidos en el suelo. Además, el

conocimiento de las rutas de forrajeo dentro de los árboles les permite llegar de manera rápida y efectiva a las fuentes de alimentación cercanos a los nidos y puede excluir a otras especies de su territorio.

Varios estudios han reportado que el contexto ambiental interviene en el comportamiento de la mirmecofauna, esto incluye a los factores ambientales, así como a los componentes bióticos (Traniello, 1989; Valenzuela-González et al., 2013; Valencia-Cuevas & Tovar-Sánchez, 2015; Castillo-Guevara et al., 2019). Por lo tanto, estos elementos, por separado o en combinación son probablemente determinantes del cambio en el comportamiento de forrajeo en el ensamble de hormigas del sitio ubicado a 922 m de elevación, el de mayor elevación en el que evaluamos las conductas de forrajeo. Con la información recogida en esta investigación no es posible definir cuáles son los factores que podría definir la estrategia descubrir-defender en este sitio. Entre los posibles factores que podrían definir el comportamiento de forrajeo de las hormigas en los 922 m de elevación podemos mencionar la baja disponibilidad de recursos. Si esto fuera así, las especies que descubren los recursos tendrían que defenderlo por el costo elevado que puede representar buscar nuevos recursos.

Otra alternativa, no excluyente con el planteamiento anterior, es la composición particular de especies del ensamblaje durante el periodo en el que se realizó este trabajo. Como este estudio ha evidenciado, el comportamiento de algunas especies de hormigas cambió entre sitios y épocas, pero no tenemos evidencia que nos permita identificar los factores que generan estos cambios. Dos de las especies con mayor capacidad de cambio en su comportamiento fueron *P. punctatissima* y *W. auropunctata* que fueron de las especies con mayor reclutamiento en el sitio de 922 m por lo que probablemente la combinación de condiciones ambientales particulares del sitio impulsa el cambio de comportamiento de estas especies. Sin embargo, como hemos mencionado, este estudio no permite definir cuáles son los factores ambientales que propician estos cambios en comportamiento, por lo tanto, esta es un área que requiere mayor profundización en futuros estudios.

La riqueza y abundancia de las especies es uno de los componentes principales en una comunidad, entre nuestros hallazgos mostramos que la composición de las comunidades es cambiante a lo largo de los gradientes ambientales. En la estratificación vertical arbórea la menor riqueza y abundancia de hormigas estuvo en el dosel, lo cual es congruente con lo reportado por Antoniazzi et al. (2020), donde distinguen una menor diversidad de hormigas en el estrato de dosel en un bosque

tropical perennifolio en México. La discrepancia en la diversidad de hormigas entre el estrato de suelo y de dosel se alude a la historia evolutiva de la familia Formicidae, porque evolutivamente eran organismos adaptados a anidar en el suelo, actualmente una baja proporción de especies presenta hábitos arborícolas, por lo tanto, muchas especies tienen limitaciones para moverse en el dosel (Ríos-Casanova, 2014). Encontramos que la elevación y la época también son factores determinantes en la diversidad de las hormigas. La época con menor temperatura (frío), se mostró una baja abundancia de hormigas, proponemos que la baja frecuencia de captura en esta época es porque las actividades de forrajeo social son influenciadas por las condiciones atmosféricas (Lessard et al., 2009). Para la mayoría de especies, el forrajeo social se restringe a momentos específicos del año con temperaturas cálidas (Vogt et al., 2003; Jayatilaka et al., 2011), además, las hormigas son artrópodos con poca tolerancia térmica a climas fríos (Traniello, 1989). Por lo tanto, sugerimos que este suceso está relacionado con las limitaciones biológicas de la familia. Aun cuando puede también presentarse plasticidad de los rasgos a la tolerancia térmica, lo que le podría conferir ventajas sobre las especies con rasgos fijos (Bujan et al., 2020), permitiendo ampliar sus capacidades de forrajeo, acorde a sus necesidades energéticas.

Asimismo, la captura de hormigas en los cebos fue muy baja o nula en las elevaciones por encima de los 1500 m, este patrón de diversidad altitudinal no es exclusivo de este estudio, porque es coincidente con los resultados por Valenzuela-González et al. (2013) y Pérez-Toledo et al. (2021), ambos llevados a cabo en el gradiente de elevación de Cofre de Perote-Golfo de México, donde reportan una disminución de hormigas conforme aumenta la elevación. Este patrón de diversidad en parte puede ser explicado por las condiciones ambientales que prevalecen en los sitios como pueden ser temperaturas relativamente bajas y la baja presión atmosférica, que pueden estar limitando el comportamiento de forrajeo de las hormigas. De manera no excluyente, la composición de los cebos utilizados podría resultar no atractiva para el ensamblaje de hormigas en estas elevaciones, y las distancias de forrajeo respecto al nido podrán ser menores con mayores tiempos de respuesta. Por ello, destaca la necesidad de seguir llevando a cabo estudios en estas elevaciones.

Cabe resaltar que determinamos el forrajeo social de las hormigas basándonos en el total de individuos de cada especie que se encontraba en los cebos atrayentes, sin embargo, ponemos énfasis en que no consideramos el número de encuentros

antagónicos que posiblemente tuvieron las especies y, tampoco contemplamos las especies pioneras en descubrir los cebos. Estos aspectos no fueron considerados porque son impracticables en campo, entre las razones se encuentra la imposibilidad del conteo y la identificación a nivel especie de cada individuo, porque la mayoría de las hormigas son organismos con tamaños relativamente pequeños (eg. especies del género *Pheidole*), donde solo es posible su identificación con la ayuda de instrumentos ópticos. Para el dosel, la metodología que se llevó a cabo se aplicó por su viabilidad, porque facilita el acceso a este estrato, aunque, no excluimos que algunos organismos al descender el cebo del dosel pudieran escapar antes de colectarlos. Otro aspecto que pudiera estar generando sesgos en el estudio, es la composición de los cebos atractivos, porque, a pesar de que estos son usados en estudios de comportamiento de hormigas, su composición se restringe a altas cantidades de carbohidratos y azúcares, principalmente atrae especies generalistas, pero excluye especies con hábitos de alimentación especialistas.

Concretamente, en este estudio mostramos evidencia de que en los ensamblajes de hormigas en la región central del estado de Veracruz prevalece la disyuntiva de descubrir-dominar como mecanismo que favorece la coexistencia de especies y es congruente con un gran número de observaciones en otros bosques tropicales (Arnán et al., 2011; Bertelsmeier et al., 2015; Van Oudenhove et al., 2018). No obstante, en concordancia con otros estudios (Santini et al., 2007; Camarota et al., 2018; Antoniazzi et al., 2021), se observó que en el dosel las especies de hormigas que descubren los recursos tiende a mantener el control de estos, es decir presentan la estrategia de descubrir y defender. Esta misma tendencia se observó en el piso altitudinal de 922 m. Sin embargo, no tenemos una hipótesis clara de qué factores podrían estar determinando la prevalencia de la estrategia de descubrir-defender en este sitio. Una posibilidad es la idiosincrasia de la composición de especies, pero serán necesarios más estudios para corroborar los hallazgos de este estudio, así como las características ambientales que podría estar favoreciendo esta estrategia en contraste la prevalencia de la disyuntiva de descubrir-dominar observada en los dos pisos altitudinales de menor elevación.

CONCLUSIONES

- La mayoría de las comunidades de hormigas en la región central del estado de Veracruz coexisten por medio de la partición de recursos, las especies descubridoras y dominantes comparten los recursos mediante la división del tiempo de forrajeo social.
- En el dosel los ensamblajes recurren a la estrategia de forrajeo social, donde las especies descubren y defienden los recursos.
- En el piso altitudinal de 922 m, en ensamblaje de hormigas también mostró el comportamiento descubrir-defender, lo cual es el primer reporte de este comportamiento fuera del dosel.
- Son necesarias futuras investigaciones para elucidar las características ambientales y bióticas que promueven la estrategia descubrir-defender en la zona de estudio ubicada a 922 m de elevación.
- La casi nula atracción de hormigas a los cebos utilizados en las localidades por encima de los 1500 m de elevación sugiere la necesidad de revisar y experimental con otras composiciones de los cebos, así como con los tiempos de exposición.

PERSPECTIVAS

Para futuros estudios se sugiere implementar nuevas metodologías para la accesibilidad al estrato de dosel, exponer los cebos atrayentes a mayores lapsos de tiempo, para que las hormigas pueden descubrir los cebos en escalas más grandes y, recurrir a otras composiciones de cebos atrayentes, con el fin de atraer a la mayor cantidad de especies de hormigas con hábitos alimenticios diferentes.

REFERENCIAS

1. Achury, R., Chacón de Ulloa, P., Arcila, Á. & Suarez, A. (2020). Habitat disturbance modifies dominance, coexistence, and competitive interactions in tropical ant communities. *Ecological Entomology*, 45(6):1247-1262.
2. Adler, F., LeBrun, E. & Feener J. (2007). Maintaining diversity in an ant community: modeling, extending, and testing the dominance-discovery trade-off. *The American Naturalist*, 169(3): 323-333.
3. Andersen, A. (2008). Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology*, 33(2):211-220.
4. Antoniazzi R., Viana-Junior AB., Pelayo-Martínez J., Ortiz-Lozada L., Neves FS., Leponce M. & Dáttilo W. (2020). Distance decay patterns differ between canopy and ground ant assemblages in a tropical rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 36:234–242.
5. Antoniazzi, R., Camarota, F., Leponce, M. & Dáttilo, W. (2021). Discovery-defense strategy as a mechanism of social foraging of ants in tropical rainforest canopies. *Behavioral Ecology*, 32(5):1022-1031.
6. Arnán, X., Gaucherel, C. & Andersen, A. (2011). Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities: a test of the interstitial hypothesis and discovery of a three-tiered competition cascade. *Oecologia*, 166:783-794.
7. Bazzaz, F. & Catovsky, S. (2001). Resource partitioning. *Encyclopedia of Biodiversity*:429-437.
8. Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J. L. & Pasteels, J. M. (1989). Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96(3-4):239-256.
9. Bertelsmeier, C., Avril, A., Blight, O., Jourdan, H. & Courchamp, F. (2015). Discovery–dominance trade-off among widespread invasive ant species. *Ecology and Evolution*, 5(13):2673-2683.
10. Bin, Y., Lin, G., Russo, S.E., Huang, Z., Shen, Y., Cao, H. & Ye, W. (2019). Testing the competition-colonization trade-off and its correlations with functional trait variations among subtropical tree species. *Scientific Reports*, 9(1):1-10.
11. Blüthgen, N. & Feldhaar, H. (2010). Food and Shelter: How Resources Influence Ant Ecology. En Lach, L., Parr, C. & Abbott, K. (Eds.), *Ant Ecology*.115-137. Oxford University Press.
12. Bolton, B. (1995). A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, Cambridge.

13. Brauer, V., Stomp, M. & Huisman, J. (2012). The nutrient-load hypothesis: patterns of resource limitation and community structure driven by competition for nutrients and light. *American Naturalist*, 179(6):721-740.
14. Bujan, J., Roeder, K., Yanoviak, S. & Kaspari, M. (2020). Seasonal plasticity of thermal tolerance in ants. *Ecology*, 101(6).
15. Camarota, F., Vasconcelos, H., Koch, E. & Powell, S. (2018). Discovery and defense define the social foraging strategy of Neotropical arboreal ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72:110.
16. Castillo-Guevara, C., Cuautle, M., Lara, C., & Juárez-Juárez, B. (2019). Effect of agricultural land-use change on ant dominance hierarchy and food preferences in a temperate oak forest. *PeerJ*, 7:6255.
17. Carrasco-Núñez, G., Hernández, J., Cavazos-Álvarez, J., Norini, G., Orozco-Esquivel, T., López-Quiroz, P., Jáquez, A. & De León, L. (2021). Volcanic geology of the easternmost sector of the Trans-Mexican Volcanic Belt, Mexico. *Journal of Maps*, 17(2):486-496.
18. Dáttilo, W., Vásquez-Bolaños, M., Ahuatzin, D., Antoniazzi, R., Chávez-González, E., Corro, E., Luna, P., Guevara, R., Villalobos, F., Madrigal-Chavero, R., Faria, J., Bonilla-Ramírez, A., García, A., De la Mora, A., Ramírez-Hernández, A., Escalante-Jiménez, A., Martínez-Falcón, A., Villareal, A., García, A., Aponte, B., Juárez-Juárez, B., Castillo-Guevara, C., Moreno, C., Albor, C., Martínez-Tlapa, D., Huber-Sannwald, E., Escobar, F., Montiel-Reyes, F., Varela-Hernández, F., Castaño-Meneses, G., Pérez-Lachaud, G., Pérez-Toledo, G., Alcalá-Martínez, I., Rivera Salinas, I., Chairez-Hernández, I., Chamorro-Florescano, I., Hernández-Flores, J., Martínez, J., Lachaud, J., Reyes-Muñoz, J., Valenzuela-González, J., Horta-Vega, J., Cruz-Labana, J., Reynoso-Campos, J., Navarrete-Heredia, J., Rodríguez-Garza, J., Pérez-Domínguez, J., Benítez-Malvido, J., Ennis, K., Sáenz, L., Díaz-Montiel, L., Tarango-Arámbula, L., Quiroz-Robledo, L., Rosas-Mejía, M., Villalvazo, M., Gómez-Lazaga, M., Cuautle, M., Aguilar-Méndez, M., Baena, M., Madora-Astudillo, M., Rocha-Ortega, M., Pale, M., García-Martínez, M., Soto-Cárdenas, M., Correa-Ramírez, M., Janda, M., Rojas, P., Torres-Ricario, R., Jones, R., Coates, R., Gómez-Acevedo, S., Ugalde-Lezama, S., Philpott, S., Joaqui, T., Marques, T., Zamora-Gutierrez, V., Martínez, V., Hajian-Forooshani, Z. & MacGregor-Fors, I. (2020). Mexico ants: incidence and abundance along the Nearctic–Neotropical interface. *Ecology*, 101(4):2944.
19. Davidson, D. (1998). Resource Discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23:484-490.
20. Davies, N., Krebs, J. & West, S. (2012). Natural Selection, Ecology and Behaviour. En Davies, N., Krebs, J. & West, S. (Eds.), *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley-Blackwell.

21. Economo, E., Narula, N., Friedman, N., Weiser, M. & Guénard, B. (2018). Macroecology and macroevolution of the latitudinal diversity gradient in ants. *Nature Communications*, 9(1): 1778.
22. Fellers, J. (1987). Interference and exploitation in a guild of Woodland ants. *Ecology*, 68(5): 1466-1478.
23. Fernández, I. (1999). Evolución de la eusociabilidad en los insectos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26:713-726.
24. Ferzoco, I. & McCauley, S. (2023). Breaking down the components of the competition-colonization trade-off: New insights into its role in diverse systems. *Journal of Animal Ecology*, 92(2):352-366.
25. Ferrari, L. (2000). Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica mexicana*, 53(1):84-92.
26. Floren, A., Wetzell, W. & Staab, M. (2014). The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera:Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. *Myrmecological News*, 19:65-74.
27. Fossette, S., Abrahms, B., Hazen, H., Bograd, S., Ziliacus, K., Calambokidis, J., Magrigreras, J., Goldbogen, J., Harvey, J., Marinovic, B., Tershy, B. & Croll, D. (2017). Resource partitioning facilitates coexistence in sympatric cetaceans in the California Current. *Ecology and Evolution*, 7(21):9085-9097.
28. Gause, G. (1932). Experimental Studies on the struggle for existence: Mixed Population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology*, 9(4):389-402.
29. Gómez-Hernández, M., Williams-Linera, G., Guevara, R. & Lodge, D. (2012). Patterns of macromycete community assemblage along an elevation gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyses. *Biodiversity Conservation*, 21(9):1-22.
30. Gordon, C. (2000). The coexistence of species. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:175-198.
31. Grime, J. & Pierce, S. (2012). *The Evolutionary strategies that shape ecosystems*. John Wiley & Sons.
32. Guerrero, R. & Sarmiento, C. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana*, 26(2): 279-302.
33. Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México:87-97.

34. Halffter, G. Llorente-Bousquets, J. & Morrone, J. (2008). La perspectiva biogeográfica histórica. *En* Capital natural de México: conocimiento actual de la biodiversidad, 1. Comisión Nacional para el Uso y Estudio de la Biodiversidad: 67-86.
35. Jayatilaka, P., Narendra, A., Reid, S., Cooper, P. & Zeil, J. (2011). Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *The Journal Experimental Biology*, 214: 2730-2738.
36. Klunk, C. & Pie, M. (2021). No evidence for dominance-discovery trade-offs in *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) assemblages. *Canadian Journal of Zoology*, 99(11):1002-1008.
37. Kwon, T. (2016). Foraging activity of competing ants along altitudinal gradient on a high mountain, South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(1):95-101.
38. Kwon, T., Lee, D. & Park, Y. (2022). Ant mortality with food competition in forests along a temperature gradient. *Insects*, 13(4):392.
39. Lach, L., Parr, C. & Abbott, K. (2010). *Ant Ecology*, Oxford.
40. Leponce, M. & Dejean, A. (2011). How to assess rapidly the spatial distribution of numerically dominant ants in the canopy? Anais Simposio de Mirmecologia encontro de mirmecologistas de las Americas, Pétropolis, rJ, Brasil:49-50.
41. Lessard, J., Dunn, R. & Sanders, N. (2009). Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities, *Insectes Sociaux* 56:149-156.
42. Lomolino, M. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and perspective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1):3-13.
43. Longino, J. & Colwell, R. (2011). Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, 2(3):1-20.
44. Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. & Hornik, K. (2022). cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.1.4.
45. McCain, C. & Arvid, J. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons.
46. Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcar, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M., Cunha, E., Smith, T., Stier, A.,

- Braak, C. & Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
47. Parr, C. & Gibb, H. (2012). The Discovery-dominance trade-off is the exception, rather than the rule. *Journal of Animal Ecology*, 81:233-241.
 48. Pearce-Duvet, J., Elemans, C. & Feener J. (2011). Walking the line: search behavior and foraging success in ant species. *Behavioral Ecology*, 22(3): 501-509.
 49. Pérez-Toledo, G., Valenzuela-González, J., Moreno, C., Villalobos, F. & Silva, R. (2021). Patterns and drivers of leaf-litter ant diversity along a tropical elevational gradient in Mexico. *Journal of Biogeography*, 00:1–12.
 50. 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.
 51. Pringle, R. (2021). Ecology: A revolution in resource partitioning. *Current Biology*, 31(22):1474-1476.
 52. QGIS.org. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
 53. R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
 54. Ribeiro, S., Espirito-Santo, N., Delabie, J. & Majer, J. (2013). Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecological News*, 18:113-120.
 55. Ríos-Casanova, L. (2014). Biodiversidad de hormigas en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:392-398.
 56. Roeder, D., Paraskevopoulos, A. & Roeder, K. (2021). Thermal tolerance regulates foraging behaviour ants. *Ecological Entomology*, 47:331-338.
 57. Santini, G., Tucci, L., Ottonetti, L. & Frizzi, F. (2007). Competition trade-offs in the organization of a Mediterranean ant assemblage. *Ecological Entomology*, 32(3):319-326.
 58. Sarmiento, G. (1986). Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): High Altitude Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford:11-45.
 59. Servicio Meteorológico Nacional. Gobierno de México. <https://smn.conagua.gob.mx/es/>

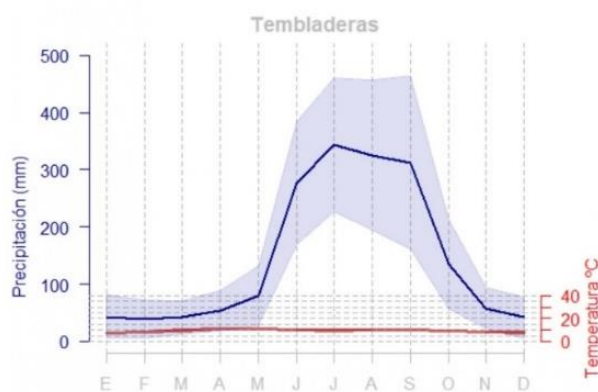
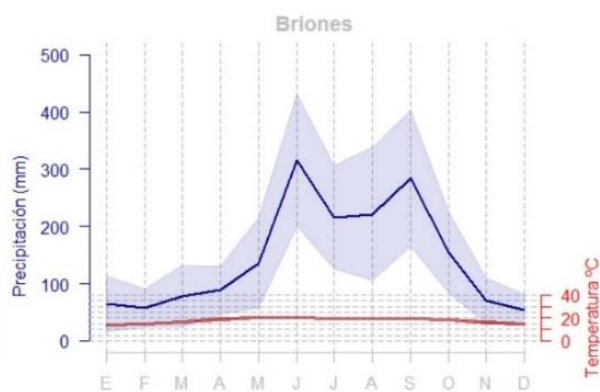
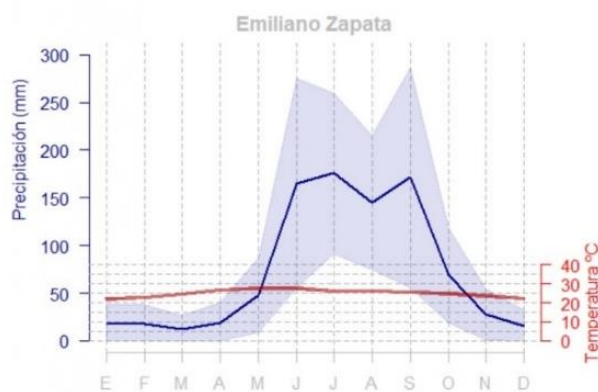
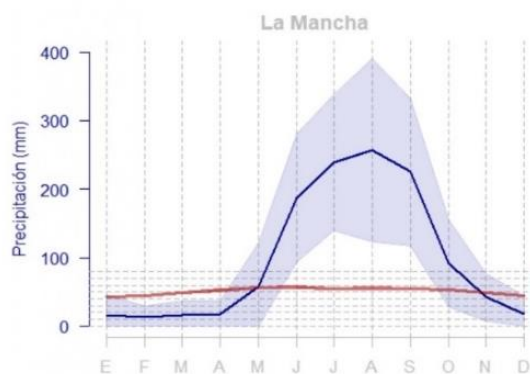
60. Schoener, T. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185(4145):27-39.
61. Schultz, T. (2000). In search of ant ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26):14028-14029.
62. Siebert, L., Carrasco-Nuñez, G., Diaz-Castellón, R. & Rodríguez, J. (2007). The Massive Compound Cofre de Perote Shield Volcano: a Volcanological Oddity in the Eastern Mexican Volcanic Belt. En *American Geophysical Union*. V41D-0791.
63. Silvestre, M. (2020). ¿Cómo coexisten las especies de hormigas y qué efecto tienen sus comunidades en las montañas mediterráneas? Un análisis a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Guadarrama (Madrid). Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
64. Simanca, R. & Martínez, N. (2010). Nueva técnica de captura para evaluar la estratificación vertical de hormigas (Hymenoptera:Formicidae) en el bosque seco tropical, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46:311-318.
65. Smythe, N. (1986). Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1):169-188.
66. Somers, L. & McKenzie, J. (2020). A review of groundwater in high mountain environments. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 7(6):1475.
67. Toledo-Garibaldi, M., & Williams-Linera, G. (2014). Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. *Ecological Research*, 29(6):1097-1104.
68. Traniello, J. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34(1):191-210.
69. Valencia-Cuevas, L., & Tovar-Sánchez, E. (2015). Oak canopy arthropod communities: which factors shape its structure?. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(1):1-22.
70. Valenzuela-González, J., Parra-Cabañas, A., Quiroz-Robledo, L., Martínez-Tlapa, D. & Montes de Oca, E. (2013). Variación de la mirmecofauna en un gradiente altitudinal en la región central de Veracruz, México. En Vásquez-Bolaños, M., Castaño-Meneses, G., Cisneros-Caballero, A., Quiroz-Rocha, G. & Navarrete-Heredia, J. (Eds.), *Formicidae de México*. 75-82. Orgánica.
71. Van Oudenhove, L., Cerda, X. & Bernstein, C. (2018). Dominance-discovery and discovery-exploitation trade-offs promote diversity in ant communities. *PloS One*, 13(12).

72. Vásquez-Bolaños, M. & Quiroz-Rocha, G. (2013). En Vásquez-Bolaños, M., Castaño-Meneses, G., Cisneros-Caballero, A., Quiroz-Rocha, G. & Navarrete-Heredia, J. (Eds.), *Formicidae de México*. 7-22. Orgánica.
73. Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in Community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85 (2):183-206.
74. Venables, W. & Ripley, D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
75. Vogt, J., Smith, W., Grantham, R. & Wight, R. (2003). Effects of temperature and season on foraging activity of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Oklahoma. *Environmental Entomology*, 32(3):447-451.
76. Walter, G. (1991). What is resource partitioning?. *Journal of Theoretical Biology*, 150(2):137-43.
77. Ward, P. (2010). *Taxonomy, Phylogenetics, and Evolution*. En Lach, L., Parr, C. & Abbott, K. (Eds.), *Ant Ecology*. Oxford.
78. Wickham, H. (2022). stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations. R package version 1.5.0, <<https://CRAN.R-project.org/package=stringr>>.
79. Wilson, E. (1971). *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press.
80. Yanoviak, S. & Kaspari, M. (2000). Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *OIKOS*, 89:259-266.

ANEXOS

Anexo 1. Estaciones climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN).

Elevación (m)	Clave estación climatológica	Nombre estación climatológica
4	30353	La Mancha
671	30339	Cerro Gordo
922	30195	Emiliano Zapata
1590	30452	Briones
1911	30452	Briones
2476	30175	Tembladeras
2958	30175	Tembladeras
3500	30097	Los Pescados



Anexo 2. Estructura y Composición de especies.

Subfamilia	Genero	Epíteto específico /ID morfoespecie
Myrmicinae	<i>Pheidole</i>	<i>albipes</i> <i>flavens</i> <i>gulo</i> <i>insipida</i> <i>nubicola</i> <i>punctatissima</i> <i>rima</i> <i>susannae</i> <i>tschinkeli</i>
	<i>CreMATogaster</i>	<i>curvispinosa</i> <i>obscurata</i> <i>sumichrasti</i> <i>torosa</i>
	<i>Solenopsis</i>	<i>geminata</i> sp.1 sp.2 sp.3
	<i>Cephalotes</i>	<i>scutulatus</i> <i>umbraculatus</i>
	<i>Temnothorax</i>	sp.1 sp2.
	<i>Cyphomyrmex</i>	<i>rimosus</i>
	<i>Procryptocerus</i>	<i>scabriusculus</i>
	<i>Stenamma</i>	<i>stictosomum</i>
	<i>Wasmannia</i>	<i>auropunctata</i>
Formicinae	<i>Camponotus</i>	<i>abscisus</i> <i>linnaei</i> <i>novogranadensis</i> <i>piceatus</i> <i>planatus</i> <i>sericeiventris</i>
	<i>Brachymyrmex</i>	sp.1
	<i>Nylanderia</i>	<i>steinheili</i>
	<i>Paratrechina</i>	<i>longicornis</i>
Dolichoderinae	<i>Azteca</i>	<i>forelii</i> <i>velox</i>
	<i>Dolichoderus</i>	<i>lutosus</i>
	<i>Tapinoma</i>	<i>melanocephalum</i>
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex</i>	<i>boopis</i> <i>ferrugineus</i> <i>pallidus</i> <i>simplex</i>
Ponerinae	<i>Neoponera</i>	<i>villosa</i>
	<i>Odontomachus</i>	<i>chelifer</i>

Anexo 3. Abundancia de especies en elevaciones (m) con presencia de hormigas.

Especie/ID morfoespecie	Elevación (m)					Especie/ID morfoespecie	Elevación (m)				
	4	671	922	1590	3500		4	671	922	1590	3500
<i>Solenopsis geminata</i>	21	2	-	6	1	<i>Crematogaster torosa</i>	10	-	-	-	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	42	95	155	-	-	<i>Camponotus piceatus</i>	-	-	10	-	-
<i>Pheidole punctatissima</i>	128	69	75	-	-	<i>Paratrechina longicornis</i>	9	-	-	-	-
<i>Pheidole insipida</i>	113	6	12	-	-	<i>Pseudomyrmex boopis</i>	-	8	-	-	-
<i>Camponotus sericeiventris</i>	8	28	15	-	-	<i>Pheidole tschinkeli</i>	-	-	5	-	-
<i>Pheidole susannae</i>	4	177	-	-	-	<i>Solenopsis sp.2</i>	4	-	-	-	-
<i>Solenopsis sp.1</i>	71	3	-	-	-	<i>Temnothorax sp.2</i>	3	-	-	-	-
<i>Pheidole albipes</i>	-	17	51	-	-	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	2	-	-	-	-
<i>Nylanderia steinheili</i>	-	55	12	-	-	<i>Camponotus linnaei</i>	-	2	-	-	-
<i>Camponotus novogranadensis</i>	40	2	-	-	-	<i>Brachymyrmex sp.</i>	-	-	2	-	-
<i>Crematogaster obscurata</i>	3	30	-	-	-	<i>Crematogaster sumichrasti</i>	-	-	2	-	-
<i>Pheidole flavens</i>	28	4	-	-	-	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	-	-	-	2	-
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	1	29	-	-	-	<i>Cephalotes umbraculatus</i>	1	-	-	-	-
<i>Crematogaster curvisponosa</i>	6	-	10	-	-	<i>Dolichoderus lutosus</i>	1	-	-	-	-
<i>Cephalotes scutulatus</i>	3	4	-	-	-	<i>Neoponera villosa</i>	1	-	-	-	-
<i>Temnothorax sp.1</i>	-	2	4	-	-	<i>Procyprocerus scabriusculus</i>	-	1	-	-	-
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	2	-	3	-	-	<i>Camponotus abscisus</i>	-	-	1	-	-
<i>Azteca velox</i>	150	-	-	-	-	<i>Odontomachus chelifer</i>	-	-	1	-	-
<i>Azteca forelii</i>	178	-	-	-	-	<i>Pheidole rima</i>	-	-	1	-	-
<i>Pheidole gulo</i>	-	-	-	128	-	<i>Pseudomyrmex simplex</i>	-	-	1	-	-
<i>Camponotus planatus</i>	24	-	-	-	-	<i>Solenopsis sp.3</i>	-	-	1	-	-
<i>Pheidole nubicola</i>	-	-	-	18	-	<i>Stenammas stictosomum</i>	-	-	-	1	-

Anexo 4. Abundancia de especies en el gradiente temporal

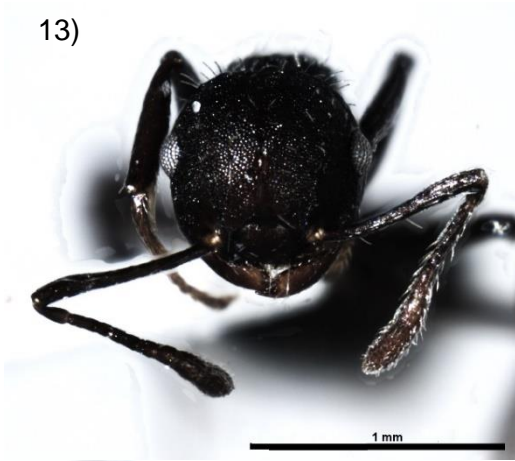
Especie/ID morfoespecie	Temporadas			Especie/ID morfoespecie	Temporadas		
	Frío	Secas	Lluvias		Frío	Secas	Lluvias
<i>Azteca velox</i>	1	340	1159	<i>Pheidole gulo</i>	128	-	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	7	176	109	<i>Pheidole tschinkeli</i>	5	-	-
<i>Pheidole punctatissima</i>	103	117	52	<i>Camponotus abscisus</i>	1	-	-
<i>Pheidole albipes</i>	3	26	39	<i>Neoponera villosa</i>	1	-	-
<i>Camponotus sericeiventris</i>	9	35	7	<i>Crematogaster torosa</i>	-	10	-
<i>Solenopsis geminata</i>	7	20	3	<i>Dolichoderus lutosus</i>	-	1	-
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	1	2	2	<i>Pseudomyrmex simplex</i>	-	1	-
<i>Pheidole susannae</i>	-	176	5	<i>Camponotus planatus</i>	-	-	24
<i>Azteca forelii</i>	-	165	13	<i>Pheidole nubicola</i>	-	-	18
<i>Pheidole insipida</i>	-	15	116	<i>Paratrechina longicornis</i>	-	-	9
<i>Solenopsis sp.1</i>	-	29	45	<i>Solenopsis sp.2</i>	-	-	4
<i>Camponotus novogranadensis</i>	-	34	8	<i>Temnothorax sp.2</i>	-	-	3
<i>Crematogaster obscurata</i>	-	30	3	<i>Brachymyrmex sp.</i>	-	-	2
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	-	27	3	<i>Crematogaster sumichrasti</i>	-	-	2
<i>Pseudomyrmex boopis</i>	-	6	2	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	-	-	2
<i>Cephalotes scutulatus</i>	-	4	3	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	-	-	2
<i>Camponotus linnaei</i>	-	1	1	<i>Cephalotes umbraculatus</i>	-	-	1
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	12	4	-	<i>Odontomachus chelifer</i>	-	-	1
<i>Camponotus piceatus</i>	9	1	-	<i>Pheidole rima</i>	-	-	1
<i>Temnothorax sp.1</i>	2	4	-	<i>Procryptocerus scabriusculus</i>	-	-	1
<i>Nylanderia steinheili</i>	15	-	52	<i>Solenopsis sp.3</i>	-	-	1
<i>Pheidole flavens</i>	4	-	28	<i>Stenammas stictosomum</i>	-	-	1

Anexo 5. Fotos de especies de hormigas. 1) *Azteca forelii*, vista frontal, 2) *Azteca forelii*, vista dorsal 3) *Azteca forelii*, vista lateral; 4) *Azteca velox*, vista frontal, 5) *Azteca velox*, vista dorsal, 6) *Azteca velox*, vista lateral; 7) *Camponotus novogranadensis*, vista frontal, 8) *Camponotus novogranadensis*, vista dorsal, 9) *Camponotus novogranadensis*, vista lateral; 10) *Camponotus sericeiventris*, vista frontal, 11) *Camponotus sericeiventris*, vista dorsal, 12) *Camponotus sericeiventris*, vista lateral; 13) *Crematogaster obscurata*, vista frontal, 14) *Crematogaster obscurata*, vista dorsal, 15) *Crematogaster obscurata*, vista lateral; 16) *Crematogaster torosa*, vista frontal, 17) *Crematogaster torosa*, vista dorsal, 18) *Crematogaster torosa*, vista lateral; 19) *Nylanderia steinheilli*, vista frontal, 20) *Nylanderia steinheilli*, vista dorsal, 21) *Nylanderia steinheilli*, vista lateral; 22) *Pheidole albipes*, vista frontal, 23) *Pheidole albipes*, vista dorsal, 24) *Pheidole albipes*, vista lateral; 25) *Pheidole flavens*, vista frontal, 26) *Pheidole flavens*, vista dorsal, 27) *Pheidole flavens*, vista lateral; 28) *Pheidole gulo*, vista frontal, 29) *Pheidole gulo*, vista dorsal, 30) *Pheidole gulo*, vista lateral; 31) *Pheidole insipida*, vista frontal, 32) *Pheidole insipida*, vista dorsal, 33) *Pheidole insipida*, vista lateral; 34) *Pheidole punctatissima*, vista frontal, 35) *Pheidole punctatissima*, vista dorsal, 36) *Pheidole punctatissima*, vista lateral; 37) *Pheidole susannae*, vista frontal, 38) *Pheidole susannae*, vista dorsal, 39) *Pheidole susannae*, vista lateral; 40) *Pseudomyrmex ferrugineus*, vista frontal, 41) *Pseudomyrmex ferrugineus*, vista dorsal, 42) *Pseudomyrmex ferrugineus*, vista lateral; 43) *Pseudomyrmex pallidus*, vista frontal, 44) *Pseudomyrmex pallidus*, vista dorsal, 45) *Pseudomyrmex pallidus*, vista lateral; 46) *Solenopsis geminata*, vista frontal, 47) *Solenopsis geminata*, vista lateral, 48) *Solenopsis geminata*, vista dorsal; 49) *Wasmannia auropunctata*, vista frontal, 50) *Wasmannia auropunctata*, vista dorsal, 51) *Wasmannia auropunctata*, vista lateral.

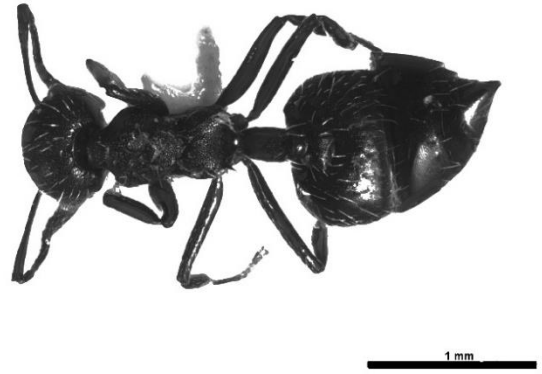




13)



14)



15)



16)



17)



18)



19)

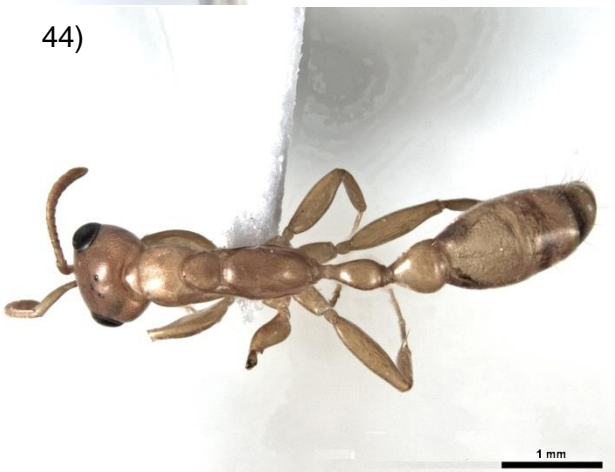
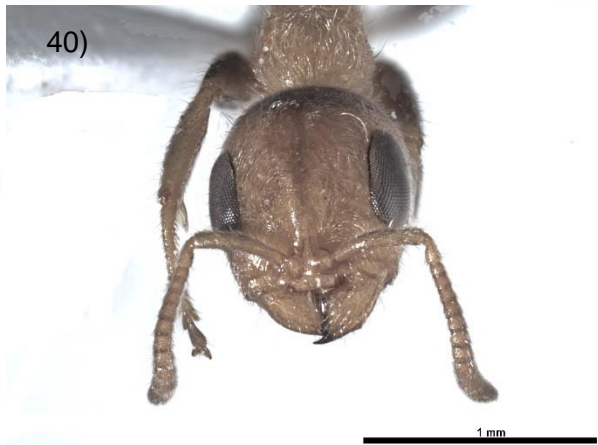


20)









45)



46)



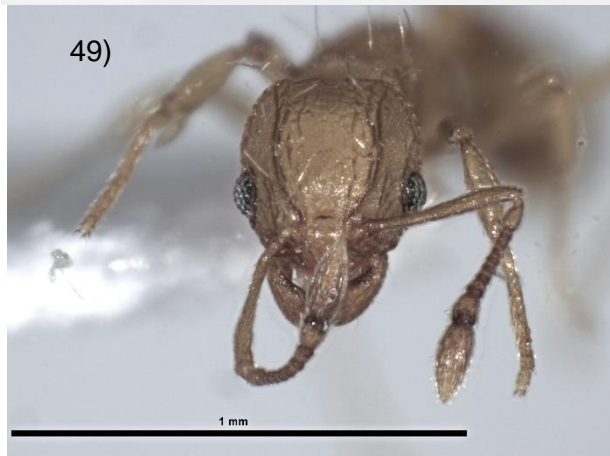
47)



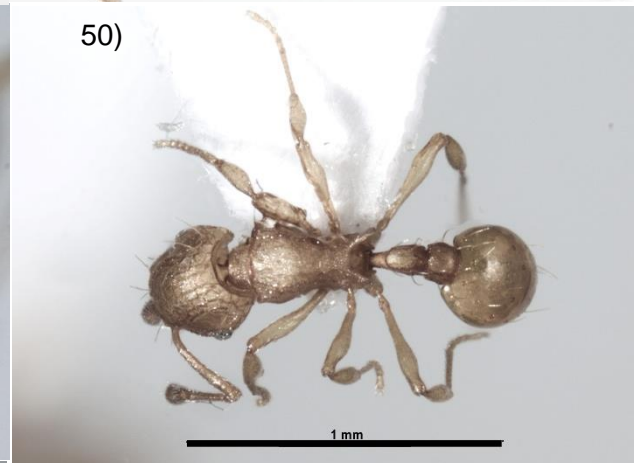
48)



49)



50)



51)

