
The Mexican Naturalist

Revista Oficial del Curso de Campo

Ecología de Bosques Tropicales Fragmentados



Campamento Tamandúa (selva Lacandona)

Ejido Flor de Marqués, Chiapas

28 marzo al 8 abril de 2016

Volumen 7

Coordinador:

Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez (IIES – UNAM campus Morelia)

Profesores Invitados:

Dr. Felipe P. L. Melo (Universidad Federal de Pernambuco, Recife, Brasil)

Dr. Bráulio A. Santos (Universidad Federal de Paraíba, João Pessoa, Brasil)

Dr. Wesley Dáttilo (Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México)

Estudiantes:

Siunelly Sarai Landero Lozada	siuly_21@hotmail.com
María de los Ángeles García Hernández	mag_10f@yahoo.com.mx
Brenda Ramírez García	ramirezgb26@gmail.com
Dulce Abril Tapia Sedeño	abril_dats@hotmail.com
Minerva López Pérez	minervalop@ciencias.unam.mx
Citlali Aguirre Salcedo	cali.07matacaam@gmail.com
Angel Fernando Soto Pozos	trovicrip84@hotmail.com
Fredy Alvarado Roberto	fredacho9@gmail.com
Pilar Angélica Gómez Ruiz	pilarangelica@gmail.com
Bruno X. Pinho	bxpinho@hotmail.com
Raúl Gómez Trejo Pérez	ragotp87@hotmail.com
Miriam San José y Alcalde	sanjosemiriam@gmail.com
Marilyn Castillo Muñoz	marilyn.castillom@gmail.com
Fernando Estañol Tecuatl	tecuatl@ciencias.unam.mx

Trabajos grupales

Diferenciación florística a lo largo de un gradiente de perturbación antrópica en un paisaje tropical fragmentado. Gómez-Ruiz PA, Tapia-Sedeño A, Ramírez-García B, Pinho BX & Arroyo-Rodríguez V 1

Deteniendo el tráfico: reorganización de senderos de hormigas cortadoras de hojas tras su obstrucción en dos ambientes de bosque tropical húmedo. Alvarado Roberto F, Estañol-Tecuatl F, Soto Pozos AF & Santos BA 6

Influencia de la disponibilidad de luz sobre el área foliar de la comunidad de plantas leñosas en un bosque tropical húmedo. Castillo Muñoz M, Aguirre Salcedo C, Landero Lozada SS & Melo FPL 10

¿Descubrir o dominar? La disyuntiva que promueve la coexistencia de hormigas en un bosque tropical húmedo. López Pérez M, Trejo Pérez RG, García Hernández MA, & Dáttilo W 13



Diferenciación florística a lo largo de un gradiente de perturbación antrópica en un paisaje tropical fragmentado

Pilar A. Gómez-Ruiz^{1*}, Abril Tapia-Sedeño², Brenda Ramírez-García¹, Bruno X. Pinho³, Víctor Arroyo-Rodríguez¹

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.

²Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.

³Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brasil

*Autor para la correspondencia: pilarangelica@gmail.com

Resumen: El cambio de uso de suelo altera la composición y estructura de las comunidades biológicas, pero su influencia sobre el recambio de especies (diversidad beta) es poco conocida. Ambientes con niveles intermedios de disturbio pueden tener mayor diversidad local y recambio de especies debido al incremento en la heterogeneidad ambiental y dinámica temporal. En este estudio ponemos a prueba la hipótesis de la perturbación intermedia, evaluando la diversidad alfa, beta y gamma de una comunidad de plántulas leñosas dentro de cuatro ambientes (bosque maduro, bosque secundario, cerca viva y milpa) que representan un gradiente de perturbación antrópica en un paisaje tropical fragmentado del sureste mexicano. En ambientes conservados las diversidades alfa y gamma fueron mayores que en los ambientes más perturbado, pero contrario a lo esperado en estos últimos la diversidad beta fue mayor que en los ambientes más conservados. Este hallazgo sugiere que en ecosistemas perturbados se incrementa la diferenciación composicional, probablemente debido a la limitación en la dispersión de semillas y el incremento en la heterogeneidad de las condiciones ambientales. Por tanto, la conservación de diferentes coberturas vegetales en estos paisajes puede contribuir al mantenimiento de la diversidad de plantas en paisajes tropicales fragmentados.

Palabras claves: comunidades vegetales, diversidad beta, homogenización biótica, heterogeneidad ambiental, recambio de especies, usos de suelo.

doi: 10.6084/m9.figshare.2068722

INTRODUCCIÓN

La conversión de los ecosistemas naturales a paisajes modificados por humanos ha incrementado notablemente en los últimos años. Esta conversión ha generado un mosaico complejo de diversos tipos de uso de suelo asociados a diferentes niveles de perturbación (e.g. agricultura, ganadería y asentamientos humanos; Melo et al. 2013, Socolar et al. 2016). Estos cambios están afectando la biodiversidad en todas sus escalas, por esto necesario evaluar la organización de la biodiversidad en los ecosistemas ya que a partir de este entendimiento podemos proponer estrategias de conservación más eficaces.

Uno de los componentes de la diversidad que se ha subestimado en estudios enfocados a la conservación de especies y ecosistemas es la diversidad beta, la cual puede definirse como un elemento de la diversidad gamma que se acumula como resultado de las diferencias en la composición de especies entre sitios (Socolar et al. 2016). Su estimación es importante porque debido a la relación multiplicativa que tiene con las diversidades alfa y gamma, podemos evaluar la contribución de los elementos del paisaje en el mantenimiento de la biodiversidad regional, especialmente en ecosistemas con mucha heterogeneidad ambiental (Arroyo-Rodríguez et al. 2013, Socolar et al. 2016).

Los patrones de diversidad en las comunidades biológicas están determinados por procesos de ensamblaje que pueden ser de dos naturalezas distintas: estocásticos (e.g. dispersión, reclutamiento de semillas) y determinísticos (e.g. disponibilidad de recursos; Cavender-Bares et al. 2009, Weiher et al. 2011). La contribución de cada uno al ensamblaje de

comunidades varía con las características del paisaje y con la escala espacial y temporal analizada. Esto favorece la coexistencia de especies con diversas estrategias ecológicas en el paisaje, aumentando la probabilidad de encontrar diferentes grupos de especies en el espacio (Laurance 2002, Sfair et al. 2016, Tschardt et al. 2012) que responden a la variabilidad ambiental característica de cada ecosistema.

En el contexto de los paisajes tropicales fragmentados, el bosque maduro representa el hábitat más conservado, dado que tiene escasas o nulas perturbaciones. Por su parte, los bosques secundarios (en regeneración) son ambientes más dinámicos y pueden contar con diversas historias de disturbio que generan una alta heterogeneidad ambiental dentro de y entre ellos (Arroyo-Rodríguez et al. 2016). Las cercas vivas también son comunes en paisajes fragmentados y están conformadas por árboles alineados que funcionan como barrera en los sistemas productivos. Debajo de estos árboles, que pueden atraer dispersores y polinizadores, se puede desarrollar una cobertura vegetal secundaria de composición variable. Otra cobertura común en paisajes del sureste de México es la milpa (i.e. un sistema de policultivo dominado por la producción de maíz combinada con frijol, calabaza, chile, entre otras especies de plantas domesticadas y semi-domesticadas, así como especies forestales; Boege 2010). Aunque la mayoría de la diversidad original está ausente, estos policultivos pueden tener árboles aislados de especies nativas y algunas plántulas que reclutan aisladamente.

En este trabajo queremos poner a prueba la hipótesis de que el incremento en la heterogeneidad ambiental en ambientes con

niveles intermedios de perturbación, puede promover un aumento en el recambio de especies (diversidad beta), contribuyendo así al mantenimiento de la diversidad regional. En particular, esperamos que la diversidad alfa y beta de especies tienda a ser máxima en niveles intermedios de disturbio.

MÉTODOS

Sitio de estudio

La investigación fue realizada en los alrededores del Campamento Tamandúa, ubicado en el Ejido Flor de Marqués, Marqués de Comillas, Chiapas, México (16°08' N, 90°51' O, 170 msnm; Figura 1). Este Ejido conserva aproximadamente 650 hectáreas de selva húmeda tropical, un tipo de vegetación característico de la Selva Lacandona, la cual presenta una de las mayores extensiones de bosque tropical húmedo de México (Ramírez 2011) y sostiene altos niveles de diversidad de flora y fauna (Arriaga et al. 2000). El clima es cálido y húmedo, con lluvias en época de verano (junio a septiembre), con temperatura media anual de 22 y 16 °C (para verano e invierno, respectivamente) y precipitación media anual de 2143 mm (CONABIO 2016). El paisaje regional comprende una matriz heterogénea que incluye fragmentos de bosque conservado, parches de bosque secundario o en regeneración, acahuals, potreros y cultivos de maíz, frijol y palma de aceite, principalmente.

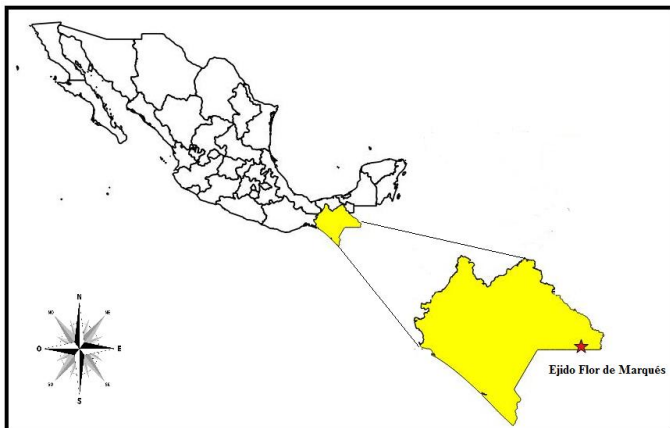


Figura 1. Mapa de ubicación general de la zona de estudio, en el Ejido Flor de Marqués, Chiapas, México.

Diseño experimental

Seleccionamos cuatro ambientes ubicados en los alrededores de las instalaciones del Campamento Tamandúa, que corresponden a bosque maduro, bosque secundario (en regeneración hace 10 años), cerca viva y milpa (Figura 2). En cada una de estos ambientes hicimos un muestreo de plántulas, con dos parcelas ubicadas de forma arbitraria en el interior de cada cobertura y separados entre sí por una distancia de 50 m. Cada parcela consistió en un área circular de 1 m de radio, dentro de la cual se ubicaron y colectaron todas las plántulas y juveniles de especies leñosas de hasta 50 cm de altura (Figura 3). Todos los individuos fueron colectados, etiquetados y posteriormente morfotipados de acuerdo a diversos atributos de las hojas: simples o compuestas, tipo de márgenes, presencia de tricomas y tipo de venación.



Figura 2. Mapa de ubicación general de la zona de estudio, en el Ejido Flor de Marqués, Chiapas, México.

Análisis de datos

Los datos se organizaron en una matriz de abundancias de morfoespecies por sitios. Inicialmente, para conocer la proporción del número total de individuos en una comunidad que están representados en cada muestra se debe considerar su completitud (i.e. la proporción de especies presentes en la comunidad que fueron detectadas en la muestra). Para estimar la completitud de nuestros muestreos utilizamos la fórmula propuesta por Chao & Jost (2012), y encontramos que la completitud para fue similar en el bosque maduro, bosque secundario, cerca viva y milpa (83%, 71%, 80% y 70%, respectivamente).

La estimación de la diversidad se basó en la relación $\beta = \gamma/\alpha$, lo cual muestra la relación multiplicativa entre ellas. Para estimar la diversidad alfa (número de especies equivalentes en cada parcela), beta (número efectivo de comunidades) y gamma (número equivalente de especies en cada ambiente) utilizamos índices de diversidad verdadera (i.e. números de Hill; Jost 2007). Estos índices dependen de un parámetro llamado orden de diversidad (orden q), el cual se relaciona con el peso que da el índice a la abundancia de las especies. Cuando $q = 0$, todos los componentes de diversidad (alfa, beta y gamma) son independientes de la abundancia de las especies, por lo que dan un valor exagerado a las especies raras (i.e. las especies raras tienen un peso igual al de las abundantes). Cuando $q = 1$, los índices dependen de la abundancia de especies comunes o típicas dentro de la comunidad, y cuando $q = 2$ los índices dan un peso mayor a las especies dominantes dentro de la comunidad (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Para el análisis se utilizó el paquete entropart del programa R (R Core Team 2015).

RESULTADOS

En los cuatro ambientes evaluados registramos 293 plántulas pertenecientes a 90 morfoespecies. La morfoespecie más abundante tuvo 30 individuos y 41 morfoespecies tuvieron sólo un individuo. Los ambientes más conservados fueron los más ricos en morfoespecies. Más de 50% de las morfoespecies de cada ambiente fueron exclusivas, i.e. no ocurrieron en los otros ambientes del paisaje (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia y riqueza de morfoespecies de plántulas en cuatro ambientes a lo largo del gradiente de perturbación antrópica.

	Abundancia	Riqueza	Especies exclusivas
Bosque maduro	142	49	32
Bosque secundario	66	32	17
Cerca viva	76	27	16
Milpa	9	5	4
Total	293	90	-

Para todos los órdenes de q , la diversidad alfa (dentro de cada parcela) fue mayor en los ambientes más conservados (Figura 3a). En el caso de la diversidad beta (entre parcelas dentro de cada cobertura), ésta fue mayor en las coberturas más perturbadas (Figura 3b) y la diversidad gamma (dentro de cada

cobertura) tuvo el mismo comportamiento que la diversidad alfa (Figura 3c).

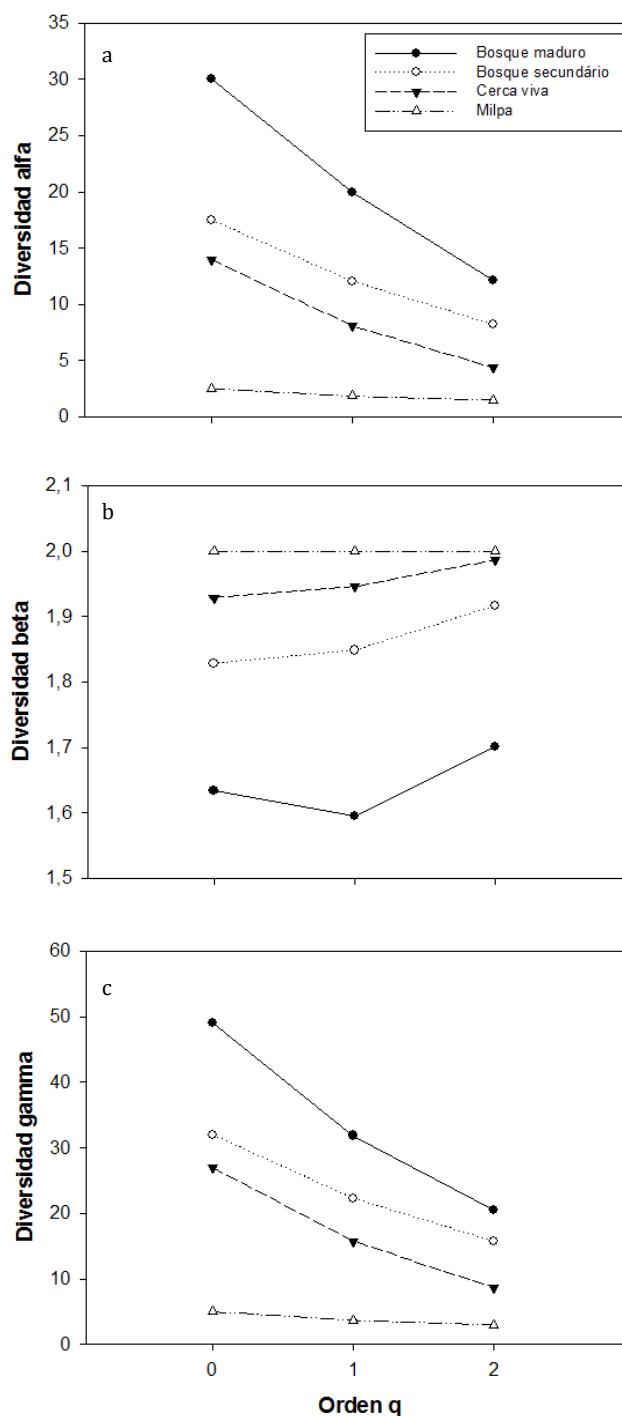


Figura 3. Perfiles de diversidad verdadera (a) alfa, (b) gamma y (c) beta para diferentes órdenes de diversidad en cada ambiente evaluado.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la diversidad beta es mayor en ambientes más perturbados (cerca viva y milpa) en comparación con ambientes más conservados (bosque maduro y bosque secundario), tanto para especies raras, comunes y dominantes. Contrario a lo esperado, nuestros resultados no apoyan la hipótesis de perturbación intermedia, pero son consistentes con la idea de que en paisajes fragmentados la perturbación tiende a promover la diferenciación florística

entre comunidades locales (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Esto sugiere que el alto recambio de especies observado en la cerca viva y la milpa puede ser explicado por la gran heterogeneidad ambiental característica de estos ambientes.

En ambientes con mayor grado de perturbación la diversidad beta entre comunidades puede ser alta aunque la riqueza local sea baja, lo cual puede relacionarse con dos procesos. El primero es que este tipo de ambientes dependen en buena medida de la llegada de propágulos provenientes de otros sitios (e.g. bosques conservados, reservas forestales), por lo que pueden estar mayormente influenciadas por procesos estocásticos asociados a la limitada dispersión de muchas especies (Hubbell 2001). El segundo tiene que ver con la gran variabilidad ambiental de los ambientes perturbados que se asocia a su historial de uso de suelo (Laurance 2002), por lo que se podría estar promoviendo el reclutamiento de plantas pertenecientes a diferentes grupos ecológicos (Sfair et al. 2016).

Aunque los ambientes más perturbados (e.g. la cerca viva y la milpa) tienen una menor diversidad local, pueden tener un papel importante para la biodiversidad regional si mantienen una alta diversidad beta (Sfair et al. 2016, Socolar et al. 2016, Tschardt et al. 2012). En nuestro trabajo, esto puede identificarse al considerar el número de morfoespecies exclusivas de la cerca viva (15) respecto a las 90 registradas en total. La presencia de estas especies raras puede ser el resultado del aprovechamiento de la heterogeneidad ambiental que caracteriza a las cercas vivas. Esto tiene que ver con las condiciones microclimáticas de los ambientes perturbados debido a que pueden ser demasiado hostiles para que muchas especies comunes y/o abundantes del bosque maduro se establezcan, ya que no hay condiciones favorables para su reclutamiento. En cambio para especies pioneras (poco presentes en bosques maduros), si pueden ser condiciones favorables por lo que la diferencia en las formas de crecimiento podría estar promoviendo la disimilitud de especies entre ambientes (Poorter & Bongers 2006). Sin embargo, también existe la posibilidad de que la diferenciación no esté relacionada directamente con la heterogeneidad del ambiente y tenga que ver más con la biología de las especies (e.g. deposición de semillas) o las interacciones entre especies, las cuales puedan estar fomentando la coexistencia de determinados taxones para cada ambiente.

La diversidad beta en las comunidades biológicas puede estar influenciada también por un artefacto del muestreo, como el número de parcelas evaluadas en cada ambiente, que para este estudio fueron sólo dos. Para una estimación de diversidad beta más precisa sería deseable contar con más parcelas dentro de cada ambiente. Sin embargo, dado que nuestro estudio tuvo una completitud de muestreo relativamente alta y constante entre ambientes, nuestros resultados presentan una estimación de beta aproximada a la real por lo que no hay razones para creer que hay influencia del número de parcelas evaluadas en este estudio.

Estudios realizados con plantas han reportado que la diversidad beta entre parcelas dentro de parches de bosque disminuye en paisajes con altos niveles de deforestación, generando una homogenización florística dentro de los parches (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Nuestro estudio demuestra que fuera de los parches de bosque (i.e. en la matriz) el recambio de especies en el bosque secundario, la cerca viva y la milpa es mayor que dentro del bosque maduro. Esto favorece la heterogeneidad florística a nivel regional, que se ha detectado

en estudios de otros taxa (anfibios y reptiles), confirmando la importancia de los paisajes modificados por humanos para el mantenimiento de la diversidad regional (Mendenhall et al. 2014, Suazo-Ortuño et al. 2008).

Finalmente, sugerimos que para el manejo y conservación de los bosques tropicales, el mantenimiento de los bosques maduros debe continuar siendo una prioridad en los esfuerzos de conservación, pues estos sostienen un gran número de las especies del pool regional. Sin embargo, una estrategia de conservación adicional debe ser el incremento en la heterogeneidad de ambientes en la matriz, ya que una proporción importante de la diversidad registrada en este trabajo estuvo presente exclusivamente en los elementos que la componen.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo financiero para la realización de este curso. A CONACYT por la beca de los estudiantes del PCB. Al personal del campamento Tamandúa por sus atenciones y su compromiso de conservar la Selva Lacandona. A los profesores invitados por enriquecer nuestro conocimiento y a todos los compañeros participantes por hacer de este curso una grata experiencia.

LITERATURA CITADA

- ARRIAGA, L., ESPINOZA, J., AGUILAR, C., MARTÍNEZ, E., GÓMEZ, L. & LOA, E. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, 290 pp.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., MELO, F. P. L., MARTÍNEZ-RAMOS, M., BONGERS, F., CHAZDON, R. L., MEAVE, J. A., NORDEN, N., SANTOS, B. A., LEAL, I. R. & TABARELLI, M. 2016. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* (doi: 10.1111/brv.12231).
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., RÖS, M., ESCOBAR, F., MELO, F. P. L., SANTOS, B. A., TABARELLI, M. & CHAZDON, R. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101: 1449-1458.
- BOEGE, E. 2010. El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México. 430 pp.
- CAVANDER-BARES, J., KOZAK, K., FINE, V. & KEMBEL, W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- CHAO, A. & JOST, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- CONABIO, 2016. La biodiversidad en Chiapas: estudio de estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, 250 pp.
- HUBBELL, S. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, New York, 330 pp.
- JOST, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- LAURANCE, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- MELO, F., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., FAHRIG, L., MARTÍNEZ-RAMOS, M. & TABARELLI, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462-468.
- MENDENHALL, C. D., FRISHKOFF, L. O., SANTOS-BARRERA, G., PACHECO, J., MESFUN, E., MENDOZA QUIJANO, F., EHRlich, P. R., CEBALLOS, G., DAILY, G. C. & PRINGLE, R. 2014. Countryside biogeography of Neotropical reptiles and amphibians. *Ecology* 95: 856-870.
- POORTER, L. & BONGERS, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- RAMÍREZ, D. L. 2011. Escenarios de cambio y cobertura y uso del suelo en el Corredor Biológico Mesoamericano-México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- SFAIR, J.C., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., SANTOS, B.A. & TABARELLI, M. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* (doi:10.1890/15-1673.1).
- SOCOLAR, J., GILROY, J., KUNIN, W. & EDWARDS, D. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67-78.
- SUAZO-ORTUÑO, I., ALVARADO-DÍAZ, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22: 362-374.
- TSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J. M., RAND, T. A., DIDHAM, R. K., FAHRING, L., BATÁRY, P., BENGTTSSON, J., CLOUGH, Y., CRIST, T. O., DORMANN, C. F., EWERS, R. M., FRÜND, J., HOLT, R. D., HOLZSCHUH, A., KLEIN, D. & KREMEN, C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes- eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661-685.
- WEIHER, E., FREUND, D., BUNTON, T., STEFANSKI, A., LEE, T. & BENTIVENGA, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2403-2413.

Deteniendo el tráfico: reorganización de senderos de hormigas cortadoras de hojas tras su obstrucción en dos ambientes de bosque tropical húmedo

Fredy Alvarado Roberto¹, Fernando Estañol-Tecuatl², Angel Fernando Soto Pozos^{3*}, Bráulio A. Santos⁴

¹Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.

³Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.

⁴Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, João Pessoa PB, Brasil.

*Autor para la correspondencia: angelfsotop90@gmail.com

Resumen: Las actividades humanas alteran la distribución y disponibilidad de los recursos para las especies, afectando negativamente a la biodiversidad. Se sabe que las hormigas cortadoras de hojas incrementan su adecuación en ambientes antropizados, como son las zonas de borde, remanentes de bosque pequeños y acahuales (bosques secundarios). Estos cambios pueden modificar las distintas dinámicas de forrajeo que incluyen cambios en el arreglo espacial y mantenimiento de los senderos de forrajeo. En este contexto, nosotros evaluamos el tiempo de reorganización de los senderos (TRS) de hormigas cortadoras de hojas (*Atta cephalotes*) ante una interrupción física para dos tipos de ambientes: bosque y acahual en función del flujo de hormigas por unidad de área (caudal). Encontramos que las hormigas siempre restituyeron su trayectoria original, independientemente del tipo de ambiente analizado. Nuestros resultados sugieren que el uso óptimo de los senderos de forrajeo amortigua los cambios en el TRS, permitiendo un aprovechamiento similar de las fuentes de recursos disponibles en ambientes diferentes. Por lo tanto, concluimos que la capacidad de reorganizar senderos de *A. cephalotes* no es dependiente del grado de perturbación al que se exponen las hormigas en ambientes tropicales antropizados.

Palabras claves: *Atta cephalotes*, caudal, forrajeo, mantenimiento de senderos.

doi: 10.6084/m9.figshare.3199540

INTRODUCCIÓN

La pérdida y el deterioro de los hábitats naturales se encuentran entre los principales procesos conductores de la reducción en la biodiversidad y el suministros de servicios ecosistémicos, con efectos reportados a nivel local, regional y global (Phalan et al. 2013). Particularmente, la presencia de poblaciones humanas y el incremento permanente del cambio de uso de suelo por sistemas productivos han transformado los ecosistemas naturales en paisajes antropizados (Melo et al. 2013). Estas modificaciones del hábitat, influyen en los procesos que operan en distintos niveles de organización ecológica y en la capacidad adaptativa de las especies ante la perturbación del ambiente (Murcia 1995).

Un tema frecuentemente discutido en la literatura es el efecto de la transformación de los ecosistemas naturales en paisajes antropizados que, generalmente, conllevan a una alteración de la capacidad de respuesta de las especies al disturbio (Blüthgen & Feldhaar 2010). Una forma en que la transformación del ambiente altera las respuestas naturales de los organismos ante las perturbaciones en su hábitat es afectando la disponibilidad de recursos (Philpot et al. 2010). Un ejemplo de este efecto puede observarse en áreas sometidas al efecto de borde en paisajes antropizados (Moutinho et al. 2003, Murcia 1995, Urbas et al. 2007). En estas zonas de borde se ha observado un recambio de las comunidades de especies vegetales que favorece el establecimiento de especies pioneras caracterizadas por una baja producción de defensas químicas, volviéndolas más palatables para las especies herbívoras (Farji-Brener et al. 2012).

La dominancia de especies pioneras en ambientes modificados representa una ventaja para las especies que

dependen de ellas como recurso alimenticio (Urbas et al. 2007). Evidencias empíricas han documentado que las hormigas cortadoras de hojas incrementan el número de colonias como respuesta al aumento en la densidad de plantas pioneras presentada en los ambientes antropizados, ya que constituyen un recurso alimenticio de fácil obtención y asimilación (Urbas et al. 2007). Cabe mencionar otros factores que favorecen el establecimiento de estas colonias en ambientes de bordes forestales, como por ejemplo, una menor presión por parasitoides (Díptera: Phoridae) que ejercen en buena medida un control en la densidad poblacional de las colonias dentro de ambientes naturales conservados (Almeida et al. 2008). De esta manera, el incremento en la densidad de colonias en ambientes antropizados puede amplificar los efectos de disturbios previos (e.g. la pérdida de hábitat) (Urbas et al. 2007).

Recientes evidencias han mostrado que la arquitectura o los atributos físicos y dinámicos (i.e. ancho de sus senderos y flujo de hormigas por los senderos) de los senderos de las hormigas juegan un papel clave en el funcionamiento de sus colonias, afectando su supervivencia y reproducción (Bollazy & Roces 2007). Además, los senderos de forrajeo de las hormigas también están determinados por características de la historia natural, como por ejemplo, por la proporción de hormigas obreras, exploradoras, limpiadoras del camino y guerreras en las colonias (Farji-Brener et al. 2012). De hecho, el mantenimiento y funcionamiento de los senderos de forrajeo y comunicación de las hormigas es regulado activamente por individuos encargados de retirar objetos que obstruyen el tránsito (Dorhauns & Powel 2010). Sin embargo, un aspecto

poco conocido sobre el funcionamiento de los nidos de hormigas es la compleja organización y reorganización de sus senderos de forrajeo en diferentes ambientes y ante diferentes tipos de disturbios.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la capacidad de reorganización de los senderos de la hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) ante una interrupción artificial del flujo de hormigas en dos tipos de ambientes (bosque maduro y acahual). Nosotros hipotetizamos que en el ambiente de acahual, generalmente caracterizado por condiciones favorables para las hormigas cortadoras, estas tienen la opción de redirigir sus senderos de forrajeo hacia otras fuentes de alimento fáciles de acceder cuando sus caminos son interrumpidos. Además, la capacidad de reorganización de los senderos es un atributo que optimiza el forrajeo compensando los costos de condiciones ambientales desfavorables. Predecimos que las hormigas encontrarán mejores condiciones ambientales en el acahual lo que aumentará su TRS con respecto al bosque maduro. Por otro lado, si el incremento en el flujo de hormigas por unidad de área (caudal) aumenta la probabilidad de arribo de hormigas encargadas de reestablecer senderos de forrajeo, esperamos que el TRS disminuya con el aumento del caudal de los senderos de forrajeo de las hormigas.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en un fragmento de selva alta perennifolia, localizado en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, entre las coordenadas 16°08' N y 90°51' O, a una altitud de 169 m snm. El clima en esta región varía entre cálido-húmedo a subhúmedo, presentando una temperatura media anual de 22 °C. La precipitación media anual es de 2,143 mm, con una mayor precipitación observada entre los meses de junio y agosto. El principal tipo de vegetación corresponde a selva alta perennifolia. La región tiene una larga historia de modificaciones promovidas por actividades humanas, las cuales han generado un mosaico de ambientes que incluye grandes fragmentos de selva, áreas en distintos estados de regeneración, cultivos y áreas extensivas dominadas por pastizales (Melito et al. 2015).

Diseño experimental

Para poner a prueba nuestras hipótesis seleccionamos una zona de bosque maduro (≥ 25 años sin cambios en el uso del suelo) y una zona de acahual joven (de aproximadamente 10 años de edad) como ambientes contrastantes. En cada ambiente (bosque maduro y acahual) localizamos dos colonias de la especie *Atta cephalotes* e identificamos en cada una 10 senderos de forrajeo. En cada sendero seleccionamos una estación de observación a una distancia aproximada de 10 m respecto a la entrada principal de la colonia. En cada estación de observación medimos los siguientes atributos: ancho del sendero (i.e. longitud transversal del trayecto que recorren las hormigas, medido en centímetros) y flujo de hormigas a través del sendero (i.e. número de individuos de *A. cephalotes* que pasan por una sección del mismo en un tiempo de 30 segundos). Como una medida de la eficiencia de forrajeo calculamos el caudal (*sensu* Farji-Brener et al. 2012), expresado en número de hormigas/tiempo (30 s)/ancho (cm).

Para medir la respuesta in situ de *A. cephalotes* a una perturbación repentina, utilizamos un bloque de madera de 65 cm de largo x 10 cm de ancho colocado a ras de suelo y perpendicularmente sobre el sendero de forrajeo. Una vez colocado el obstáculo evaluamos el tiempo de reorganización del sendero (TRS) como el tiempo transcurrido desde la colocación del obstáculo hasta el momento en que un individuo lo superaba y retomaba el camino original. En caso de que ningún individuo superara al obstáculo después de 10 minutos de observación, consideramos esta observación como abandono del sendero de forrajeo.

Análisis de datos

Para evaluar el efecto del tipo de ambiente (bosque maduro y acahual) sobre el tiempo de reorganización del sendero (TRS) y su interacción con el caudal, empleamos modelos lineales generalizados (GLMs) con distribución normal y función de enlace "identidad" (Crawley 2013). Para identificar si el caudal y el TRS difirieron entre los tipos de ambientes realizamos una prueba de t-Student (Zar 2010), verificando previamente la normalidad de los datos con una prueba de Shapiro-Wilk (Royston 1982). Para conocer la relación entre el ancho de los senderos y el flujo de las hormigas realizamos una prueba de correlación de Spearman. El GLM fue realizado empleando el programa JMP 8.0 (SAS Institute Inc.) y los demás análisis se realizaron en el programa R (R Core Team 2015).

RESULTADOS

En ningún caso las hormigas abandonaron sus senderos de forrajeo en respuesta a la interrupción física del flujo de sus senderos. El TRS no varió entre el bosque maduro (5.77 ± 1.99 min, media \pm D.E.) y el acahual (5.39 ± 2.34 min) ($t = -0.58$, g.l. = 18, $p = 0.56$, Figura 1). El caudal de hormigas también fue similar en el bosque maduro (1.78 ± 0.76 individuos) y el acahual (1.61 ± 1.40 individuos) ($t = -0.34$, g.l. = 13, $p = 0.73$, Figura 2). A pesar que el caudal no varió en función del tipo de ambiente ($\chi^2 = 1.87$, g.l. = 16, $p = 0.172$, Figura 2), el TRS presentó una relación inversamente proporcional con el caudal ($\chi^2 = 4.10$, g.l. = 16, $p = 0.043$, Figura 3) para los distintos ambientes. Considerando ambos ambientes en conjunto, el flujo de hormigas fue mayor en senderos más anchos ($r = 0.46$, g.l. = 18, $p = 0.041$). Sin embargo, al evaluar esta relación para cada ambiente por separado, únicamente fue significativa en el bosque maduro ($r = 0.75$, g.l. = 8, $p = 0.01$), y no en el de acahual ($r = 0.39$, g.l. = 8, $p = 0.26$).

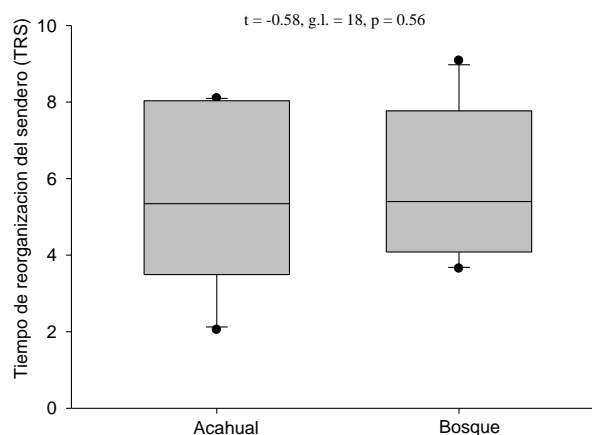


Figura 1. Tiempo de reorganización del sendero en acahual (n = 10) y bosque (n = 10). El diagrama muestra la mediana (línea negra), el primer y tercer cuartil, los intervalos de confianza (bigotes) y los valores atípicos (puntos).

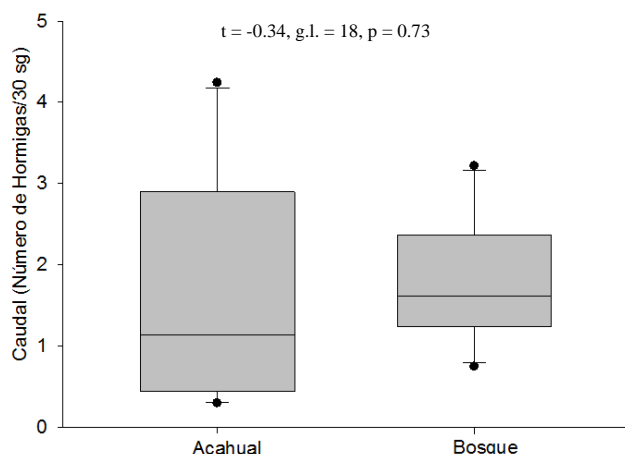


Figura 2. Caudal (i.e. número de hormigas observadas atravesando el sendero en 30 segundos/ancho del sendero de forrajeo) en acahual (n = 10) y bosque (n = 10). El diagrama muestra la mediana (línea negra), el primer y tercer cuartil, los intervalos de confianza (bigotes) y los valores atípicos (puntos).

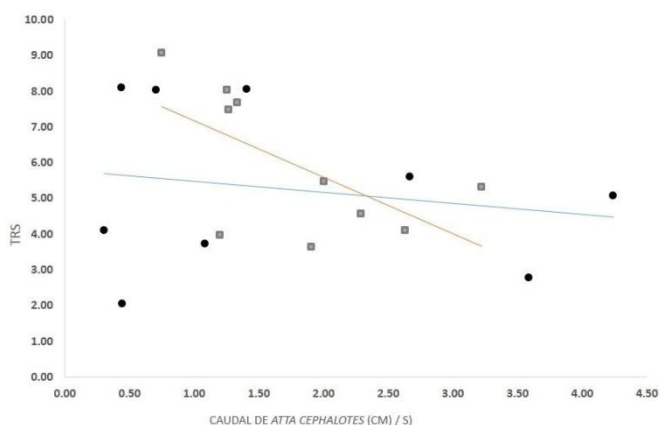


Figura 3. Asociación entre el caudal de las hormigas de *Atta cephalotes* y el tiempo de reorganización del sendero (TRS) organizados según la disponibilidad de recursos (bosque y acahual). Los círculos negros representan el ambiente de acahual y los cuadros grises representan el bosque.

DISCUSIÓN

Contrario a lo esperado, tanto en el bosque maduro como en el acahual, las hormigas fueron capaces de superar el bloqueo de los senderos sin reorientar su flujo hacia fuentes alternativas de recursos. A pesar de que el TRS fue menor en senderos con mayor caudal, los atributos de los senderos (ancho, flujo y caudal) fueron similares en ambos ambientes. Por otra parte, encontramos una relación positiva entre el ancho y el flujo de los senderos solamente dentro del bosque.

Nuestros resultados muestran que las hormigas *Atta cephalotes* mantienen sus rutas de forrajeo tanto en bosques maduros como en acahuals sin importar las diferencias ambientales entre estos. El establecimiento de nuevas rutas implica un gasto de tiempo y energía, tanto para la búsqueda en el terreno (generalmente aleatoria, con la correspondiente

mortandad de exploradores), como para el involucramiento gradual de las hormigas en el forrajeo (inducido mediante señalizaciones químicas y táctiles) (Dornhaus & Powell 2010). De esta manera, se establece un trade-off entre la exploración de nuevas fuentes de recursos alimenticios y la continuidad de la explotación de aquellas a las que ya se tiene acceso (Biesmeijer & de Vries 2001, Dornhaus & Powell 2010).

Nosotros proponemos la existencia de un umbral de explotación de los recursos disponibles en los tipos de ambientes, que al ser superado, el costo del restablecimiento del tráfico en los senderos bloqueados es mayor al de la exploración de nuevas fuentes de recursos. Por lo tanto, cuando el flujo de hormigas es obstruido y el costo de establecer nuevas rutas es mayor que el de reestablecer los senderos truncados, las hormigas optan por no abandonar el sendero. Podemos inferir que, a pesar del incremento de recursos para las hormigas cortadoras en los ambientes modificados (acahual) y otros factores favorables, como la disminución en las poblaciones de sus parasitoides (Diptera: Phoridae) (Almeida et al. 2008, Urbas et al. 2007), las condiciones del bosque también se encuentran sobre este umbral de explotación. De esta manera, la perturbación experimental aplicada en este estudio, simulando perturbaciones cotidianas del ambiente, no representó una alteración en el uso de los senderos de forrajeo.

Cuando el umbral de disponibilidad de recursos no es sobrepasado, un factor que podría condicionar la capacidad de reorganización de las rutas de forrajeo podría ser la propia conformación física y dinámica de los senderos. En ese sentido, la relación negativa que encontramos entre el caudal y el tiempo de respuesta podría explicarse por el hecho de que un mayor caudal de hormigas implica una mayor probabilidad de confluencia de individuos exploradores (i.e. individuos encargados de encontrar el rastro químico del flujo forrajero original) en el sitio de bloqueo del sendero (Farji-Brener et al. 2012). En consecuencia, se favorecerá el intento de superación del obstáculo. Nuestros resultados soportan la idea de que el caudal del sendero podría considerarse tanto como un mecanismo “pasivo” de mantenimiento de los senderos, que depende del flujo mecánico de los organismos, como de un mecanismo “activo”, basado en las conductas de exploración de las hormigas que restablecen el flujo por el sendero truncado.

Factores como la baja disponibilidad de recursos en el entorno de las colonias podría inducir un uso más eficiente de los senderos. En ese sentido, la correlación positiva para el bosque entre el ancho del sendero y el flujo podría indicar que las hormigas incrementan el uso de los senderos como compensación ante condiciones más exigentes en el ambiente de bosque maduro. Sin embargo, hay que tomar este resultado con reservas, dado que nuestro estudio se llevó a cabo en un único día, a una hora de baja actividad para las hormigas. Además, el flujo de hormigas en sus senderos, también podría estar modulado por factores como la distribución de individuos en más de un sendero de forrajeo y por el volumen de recursos alimenticios obtenidos de las fuentes a las que estos se dirigen (Fourcassié et al. 2010, Jaffé & Deneubourg 1992). Sugerimos que, en estudios posteriores, se hagan observaciones de todos los periodos de actividad de las hormigas, en los diferentes patrones de senderos de forrajeo, controlando la disponibilidad de recursos.

En síntesis, nuestros resultados muestran que la capacidad de las hormigas para reorganizar senderos truncados es igualmente eficiente en bosques maduros y acahuals, con potenciales diferencias en la disponibilidad de recursos alimenticios. Este estudio es un ejemplo de que, aun cuando las alteraciones asociadas a las condiciones ambientales emergentes por alteración antropogénica tienden a aumentar la adecuación de herbívoros como *A. cephalotes* (Leal et al. 2014), esto no necesariamente representa un incremento en la eficiencia y el desempeño óptimo en el uso de sus senderos de forrajeo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al campamento Tamandúa por el apoyo logístico. Al posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por su apoyo y respaldo financiero. Un especial agradecimiento a todos los profesores del curso de campo de Ecología de Bosque Tropicales Fragmentados que enriquecieron y promovieron valiosas opiniones en versiones previas de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, W. R., WHIRT, R. & LEAL, I. R. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129: 251-257.
- BIESMEIJER, J. C. & DE VRIES, H. 2001. Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 89-99.
- BLÜTHGEN, N. & HEIKE, F. 2010. Food and shelter: How resources influence ant ecology. En: *Ant ecology*. Lach, C. L., Parr, L., & Abbott, K. L. (eds.). Oxford University Press, New York, pp. 115-135.
- BOLLAZZI, M. & ROCES, F. 2007. To build or not to build; circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. *Animal Behavior* 74: 1349-1355.
- BURD, M., ARCHER, D., ARANWELA, N. & STRADLING, D. 2002. Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *The American Naturalist* 159: 283-293.
- CRAWLEY, M. J. 2013. *The R book*, 2nd Edition. Wiley and Sons Ltd., Chichester.
- DORNHAUS, A., & POWELL, S. 2010. Foraging and defence strategies. En: *Ant ecology*. Lach, C. L., Parr, L., & Abbott, K. L. (eds.). Oxford University Press, New York, pp. 210-230.
- FARJI-BRENER, A. G., MOURETA-HOLME, N., CHINCHILLA, F., WILLINK, B., OCAMPO, N. & BRUNER, Y. G. 2012. Leaf-cutting ants as road engineers: the width of trails at branching points in *Atta cephalotes*. *Insect Societas* 59: 389-394.
- FOURCASSIÉ, V., DUSSTOUR, A. & DENEUBOURG, J. K. 2010. Ant traffic rules. *Journal of Experimental Biology* 213: 2357-2363.
- JAFFÉ, K. & DENEUBOURG, J. L. 1992. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Insect Societas* 39: 201-213.
- LEAL, I. R., WHIRT, R. & TABARELLI, M. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forest. *Biotropica* 0: 1-13.
- LINDENMAYER, D.B. 2010. Landscape change and the science of biodiversity conservation in tropical forests: A view from the temperate world. *Biological Conservation* 143: 2405-2411.
- MELITO, O.M., MEZA, Y., SAUCEDO, E., DOMINGUEZ, A. & MELO, F.P.L. 2015. Evaluación de la resiliencia de un sistema socioecológico productivo tropical. *The Mexican Naturalist* 6: 1-5.
- MELO, F. P., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, L. FAHRIG, M. MARTÍNEZ-RAMOS, Y M. TABARELLI. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462-468.
- MEYER, S.T., NEUBAUER, M., SAYER, E.J., LEAL, I.R., TABARELLI, M. & WIRTH, R. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 38: 497-504.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. & DAVIDSON, E. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- PHALAN, B., BERTZKY, M., BUTCHART, S. H. M., DONALD, P. F., SCHARLEMANN, J. P. W. & STATTSFIELD, A. J. et al. 2013. Crop expansion and conservation priorities in tropical countries. *PLoS ONE* 8:e51759.
- PHILIPOTT, S. M., PERFECTO, I., ARMBRECHT, I. & PARR, C. L. 2010. Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. En: *Ant ecology*. Lach, C. L. Parr, L. & Abbott, K.L. (eds.). Oxford University Press, New York, pp. 137-142.
- ROYSTON, P. 1982. An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples. *Applied Statistics* 31: 115-124.
- SAS INSTITUTE, 2008. *JMP (8.0) Statistical Discovery Software*.
- URBAS, P., ARAÚJO, M. V., LEAL, I. R. & WIRTH, R. 2007. Cutting more from cut forest: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39: 489-495.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

Influencia de la disponibilidad de luz sobre el área foliar de la comunidad de plantas leñosas en un bosque tropical húmedo

Marilyn Castillo Muñoz^{1*}, Citlali Aguirre Salcedo², Siunelly Sarai Landero Lozada³, Felipe P. L. Melo⁴

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. 58190 Morelia, Michoacán, México.

²Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 04510 Ciudad de México, México.

³Instituto de Ecología A.C. 91070 Xalapa, Veracruz, México.

⁴Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. 50670-901 Recife, Pernambuco, Brasil.

*Autor para la correspondencia: marilyn.castillom@gmail.com

Resumen: En bosques tropicales, la disponibilidad de recursos actúa como un filtro ecológico seleccionando especies de acuerdo a sus atributos funcionales. En ambientes con baja disponibilidad de luz resulta costoso reponer el tejido foliar, por lo que las plantas presentan una disyuntiva funcional entre asignar recursos a la defensa o al crecimiento. En este trabajo evaluamos la influencia de la disponibilidad de luz sobre la diversidad funcional del área foliar de la comunidad de plantas leñosas. Seleccionamos tres sitios con diferente disponibilidad de luz: (1) bosque secundario temprano (alta disponibilidad), (2) bosque secundario intermedio (disponibilidad intermedia) y (3) bosque maduro (baja disponibilidad). Obtuvimos la media ponderada de la comunidad (CWM) y calculamos los índices de equitatividad (FEve) y dispersión funcional (FDis). Encontramos mayor variación en bosque secundario temprano (FDis = 0.16) e intermedio (FDis = 0.14), que en el bosque maduro (FDis = 0.01). La equitatividad fue mayor en el bosque maduro (FEve = 0.75) que en etapas temprana (FEve = 0.46) e intermedia (FEve = 0.49) de regeneración. Estos resultados sugieren una complementariedad y redundancia funcional en el bosque temprano y maduro, respectivamente. Este conocimiento podría contribuir al mejoramiento de prácticas de restauración mediante la selección de especies con elevada tasa de crecimiento, eficiencia fotosintética o resistencia a la herbivoría.

Palabras claves: diversidad funcional, área foliar, etapas sucesionales, heterogeneidad del paisaje.

doi: 10.6084/m9.figshare.2068722

INTRODUCCIÓN

La diversidad funcional de una comunidad puede ser entendida como el espacio multidimensional ocupado por el conjunto de especies que comparten un conjunto de atributos funcionales (Díaz & Cabido 2001). Es un componente poco estudiado para explicar la diversidad de plantas en los bosques tropicales, y poco se sabe sobre su variación en distintos niveles de disponibilidad de recursos (Díaz & Cabido 2001).

Existen diferentes métricas para explicar la diversidad funcional de una comunidad que ofrecen un conjunto de información crucial sobre los procesos de ensamblaje de comunidades (Villegger et al. 2011). El índice de equitatividad funcional (FEve) describe la equitatividad de las abundancias en un espacio funcional (Mason et al. 2005). El índice de dispersión funcional (FDis) propuesto por Laliberté y Legendre (2010) se refiere a la suma de las distancias de las medias ponderadas de las especies individuales respecto a la media ponderada de los atributos de la comunidad (CWM).

Los atributos funcionales de las plantas son medidas (e.g. morfológicas, fisiológicas y fenológicas) que representan estrategias ecológicas y determinan cómo las plantas responden a factores ambientales, afectando otros niveles tróficos y propiedades del ecosistema (Kattge et al. 2011). Gracias al conjunto de rasgos morfológicos y fisiológicos, las especies desarrollan diferentes estrategias para establecerse en diferentes condiciones lumínicas (Kattge et al. 2011).

El tamaño de las hojas puede servir como un indicador para entender las estrategias de crecimiento de las especies durante el proceso de sucesión ecológica en los bosques tropicales, en donde la competencia por luz juega un papel central

(Whitmore 1996). Las especies que se establecen en condiciones de poca luz, se caracterizan por presentar un área foliar pequeña y tasas lentas de crecimiento (Veneklaas & Poorter 1998; Walters & Reich 1999). El objetivo de este trabajo es poner a prueba la hipótesis de que hay una relación directa entre la disponibilidad de luz y el tamaño de la hoja. Por tal motivo, esperamos encontrar hojas de menor tamaño en el bosque maduro y hojas de mayor tamaño en el bosque secundario temprano.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio lo realizamos en el Ejido Flor de Marqués, en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas (16°05'58" N, 90°52'36" O). El clima es cálido y húmedo (García 1987), con una precipitación anual que oscila entre 2500 y 3500 mm, y una temperatura media anual entre 24 y 28 °C. La vegetación predominante es selva alta perennifolia y subperennifolia (Arriaga et al. 2000).

En el pasado, el bioma dominante en esta región era el bosque tropical húmedo y actualmente el paisaje está compuesto por parches de bosque inmersos en matrices de potreros y cultivos. El ejido Flor de Marqués comenzó a recibir pagos por servicios ambientales a partir del 2007. Por tal motivo, hay áreas que han dejado de utilizarse para la producción agrícola, dando lugar a la regeneración natural.

Actualmente, pueden observarse diversos estadios de regeneración natural en la región.

Colecta de datos

Seleccionamos tres diferentes etapas sucesionales para medir de manera indirecta la disponibilidad de luz: (1) bosque secundario temprano de 1.5 años de regeneración natural (alta disponibilidad de luz), (2) bosque secundario de 10 años (disponibilidad de luz intermedia), y (3) bosque maduro (baja disponibilidad de luz). En cada uno de los sitios, establecimos un transecto de 50 m de longitud por 1 m de ancho. Colectamos hojas de las especies leñosas con un rango de altura entre 1.3 y 3 m, que fueron posteriormente clasificadas a nivel de morfoespecie. Para cada individuo medimos la longitud y la anchura máxima de las hojas, y calculamos el área foliar con base en la fórmula del área de la elipse ($\pi * R * r$), donde R es la longitud máxima entre 2 (radio 1) y r es la anchura máxima entre 2 (radio 2). En el caso de las hojas compuestas, medimos solamente un foliolo seleccionado al azar multiplicándolo por el total de foliolos.

Análisis de datos

Utilizamos el paquete funcional FD (Functional Diversity) en el programa R (R Development CoreTeam 2007) para calcular el índice de equitatividad funcional (FEve) y el índice de dispersión funcional (FDis) del área foliar en cada uno de los sitios. Además, obtuvimos la media ponderada de la comunidad (CWM) del área foliar. Para conocer la distribución de frecuencias del área foliar en los tres ambientes, se construyó un histograma con la densidad de Kernel, que convierte los valores discretos en valores continuos.

RESULTADOS

Colectamos un total de 99 individuos clasificados en 53 morfoespecies. Para el bosque secundario temprano, bosque secundario intermedio y bosque maduro, obtuvimos 13, 20 y 22 morfoespecies, respectivamente. La media ponderada de la comunidad fue mayor en el bosque secundario temprano (CWM = 58.79) e intermedio (CWM = 57.24) que en el bosque maduro (CWM = 34.63) (Tabla 1). La equitatividad funcional fue mayor en el bosque maduro (FEve = 0.75) que en el bosque secundario temprano (FEve = 0.46) e intermedio (FEve = 0.49) (Figura 1). Por otro lado, la dispersión funcional fue menor en el bosque maduro (FDis = 0.01) que en el bosque secundario temprano (FDis = 0.16) e intermedio (FDis = 0.14).

Tabla 1. Media ponderada de los atributos funcionales de la comunidad (CWM), índice de equitatividad funcional (FEve) e índice de dispersión funcional (FDis) para el área foliar de la comunidad de plantas leñosas para las tres etapas sucesionales del área de estudio.

Disponibilidad de luz	CMW	FEve	FDis
Alta	58.79	0.46	0.16
Intermedia	57.24	0.49	0.14
Baja	34.63	0.75	0.01

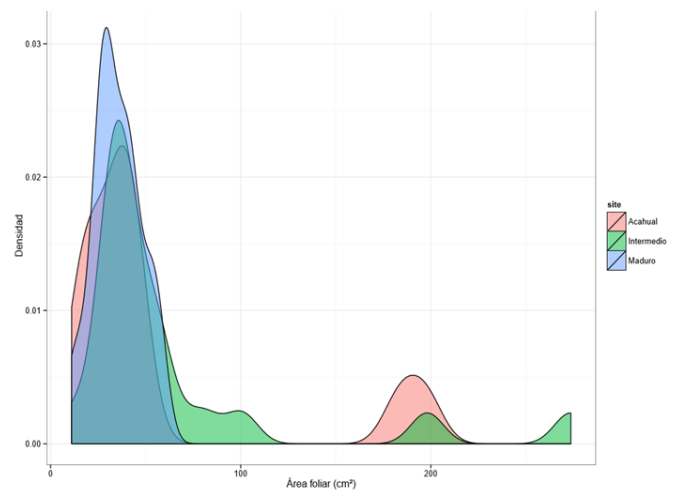


Figura 1. Densidad de Kernel de la distribución del área foliar para las tres etapas sucesionales: bosque secundario temprano (achahual), bosque secundario intermedio y bosque maduro.

DISCUSIÓN

Como se esperaba, el área foliar de las plantas leñosas fue mayor en sitios con mayor disponibilidad de luz en un bosque tropical en regeneración del sureste de México. Sin embargo, observamos una mayor variación del área foliar en el bosque secundario temprano. Estos resultados revelan que la variación en el área foliar está explicada por la disponibilidad de luz, el cual es uno de los recursos más limitantes en los bosques tropicales (Whitmore 1996). Las diferencias encontradas en la media ponderada de la comunidad en el área foliar de las especies entre los distintos sitios de estudio también pueden ser explicadas por las estrategias de asignación de recursos (Tilman 1988). De acuerdo con Janzen (1974) las estrategias de asignación de recursos representan una disyuntiva funcional entre la defensa de la hoja y su crecimiento.

En el bosque secundario inicial, un bajo valor de equitatividad indica que existen una o unas pocas especies que concentran gran parte del espacio funcional, es decir, que son muy abundantes y que además aportan más información acerca del área foliar en estos sitios. Estas especies abundantes podrían ser las especies pioneras que a menudo dominan las primeras etapas de la regeneración natural (Richards 1996). Las especies pioneras tienden a tener altas tasas de germinación y tasas de crecimiento máximas en sitios abiertos perturbados (Swaine & Whitmore 1988), donde la disponibilidad de luz es elevada. En contraste, los árboles del dosel, que son tolerantes a baja disponibilidad de luz, tienden a tener altas tasas de germinación y una menor mortalidad en la sombra, pero sus tasas de crecimiento están restringidas. La sombra, común en el bosque maduro, funciona como un filtro para las plantas cuyos atributos funcionales favorecen su permanencia.

Debido a los atributos de las especies tolerantes a la sombra, el número de individuos de este grupo aumenta a lo largo de la sucesión, mientras que las poblaciones de especies pioneras intolerantes a la sombra disminuyen (Muñiz-Castro et al. 2012). En el bosque maduro encontramos un mayor número de especies, un mayor índice de equitatividad y una menor dispersión en la distribución de las abundancias del área foliar

que en los sitios más jóvenes. Esto nos indica que en etapas sucesionales avanzadas hay mayor redundancia funcional, ya que las especies de esa comunidad comparten el mismo atributo funcional. Tales estrategias ecológicas opuestas gobiernan la dinámica de regeneración, son definidas por los atributos funcionales y pueden expresarse por las disyuntivas funcionales que ocurren cuando los atributos funcionales que maximizan la adecuación de las plantas en un ambiente están por debajo de su óptimo en otro ambiente (Poorter et al. 2008).

El tamaño de la hoja puede ser un proxy para explicar la resistencia a la herbivoría. Las especies con menor tamaño de hoja pueden defenderse de la herbivoría con menores costos energéticos que las hojas grandes. Las hojas son defendidas disminuyendo su calidad nutricional, incrementando la dureza y una amplia gama de metabolitos secundarios (Philipson et al. 2014). Al inicio de la regeneración las plantas son pobres en defensas. Las defensas van incrementando con el crecimiento (Bryant et al. 1983) para compensar el daño causado por una amplia gama de herbívoros. Esto explica la mayor variación (FDIs) del área foliar en el sitio más temprano. La defensa de las hojas grandes, que abundan en las especies pioneras, resulta muy costosa para las plantas.

Para futuros estudios se recomienda evaluar otros atributos funcionales (e.g. tasa de herbivoría, concentración de nutrientes, grosor de la hoja, masa de la semilla, producción de defensas) que estén relacionados con el crecimiento y la mortalidad. Así se puede complementar el marco teórico de la restauración ecológica que asiste a la recuperación, tanto estructural como funcional, de un ecosistema (SER 2015). Esto es particularmente importante en los bosques tropicales, ya que la falta del conocimiento de los procesos de regeneración natural en estos ecosistemas limita la implementación de métodos efectivos de restauración (Hardwick et al. 1997).

En este sentido, el estudio de los atributos funcionales puede contribuir al mejoramiento de prácticas de restauración, debido a que nos brindan información valiosa acerca de las estrategias de las plantas para utilizar sus recursos. Especies con hojas más grandes, se asocian con tasas de crecimiento más rápido y pueden ser recomendadas para acelerar el proceso de regeneración natural después de un disturbio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y a CONACYT por aportar los recursos para la realización de este proyecto, así como al Campamento Tamandúa por las facilidades que nos brindaron durante nuestra estancia. A todos los profesores del curso, por la asesoría brindada durante los análisis y a los compañeros que colaboraron directa e indirectamente en la realización de esta investigación.

LITERATURA CITADA

- ARRIAGA, L. 2000. Gap-building-phase regeneration in a tropical montane cloud forest of north-eastern Mexico. *Journal Tropical Ecology* 16: 535–562.
- BRYANT, J. P., CHAPIN, F.S., REICHARDT, P. B., & CLAUSEN, T. P. 1987. Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon/nutrient balance. *Oecologia* 72:510–514.
- COLEY, P. D., BRYANT, J.P. & CHAPIN, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 22: 895–896.

- CONDIT, R. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666–669.
- DIAZ, S. & CABIDO, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- KATTGE, J., DÍAZ, S., LAVOREL, S., PRENTICE, I. C., LEADLEY, P., BÖNISCH, G., GARNIER, E., WESTOB, Y.M., REICH, P. B., WRIGH, T. I. J., CORNEL, I. S., & SEN, J. H. C., 2011. Try—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.
- LALIBERTÉ, E. & LEGENDRE, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- LINDENMAYER, D. B. 2010. Landscape change and the science of biodiversity conservation in tropical forests: A view from the temperate world. *Biological Conservation* 143: 2405–2411.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D.C. & DAVIDSON, E.A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nest on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265–1276.
- MUÑOZ-CASTRO, M.A., WILLIAMS, G. L. & MARTINEZ, M.R. 2012. Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology* 213: 339–353.
- PHILIPSON, C.D., D. H. DENT, M. J. O'BRIEN, J. CHAMANGE, D. DZAEMAN, R. NILUS, S. PHILIPS, G. REYNOLDS, P. SANER. & H. ANDY. 2014. A trait based trade-off between growth and mortality: evidence from 15 tropical tree species using size-specific relative growth rates. *Ecology and Evolution* 4: 3675–3688.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. En: <http://www.R-project.org>
- SER. 2015. En: <http://www.ser.org/resources-detail-view/ser-international-primers-on-ecological-restoration>.
- TILMAN, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, New York, 380 pps.
- VENEKLAAS, E. J. & L. POORTER. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: *Inherent variation in plant growth: Physiological mechanisms and ecological consequences*. Lambers H, H. Poorter, M. M. I. van Vuuren (eds). Backhuys, Leiden, pp. 337–361.
- VILLEGGER, S., N. W. H. MASON & D. MUILLOT. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- WALTERS, M. B. & P. B. REICH. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen trees species differ? *New Phytologist* 143:143–154.
- WHITMORE, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. En: *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Swaine, M. D. (ed). UNESCO, Paris, pp. 39.

¿Descubrir o dominar? La disyuntiva que promueve la coexistencia de hormigas en un bosque tropical húmedo

Minerva López Pérez¹, Raúl Gómez Trejo Pérez², María de los Ángeles García Hernández^{3*}, Wesley Dáttilo⁴

¹Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

³Posgrado en Ciencias. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México.

⁴Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México.

*Autor para la correspondencia: mag_10f@yahoo.com.mx

Resumen: Se ha propuesto que la coexistencia de especies depende de relaciones costo-beneficio que determinan su capacidad para descubrir o monopolizar recursos. Pusimos a prueba esta hipótesis, así como dos posibles mecanismos explicativos utilizando hormigas como organismo de estudio en la selva Lacandona, México. Para determinar si las especies difieren en el uso temporal de los recursos, colocamos 20 trampas cebadas con sardina y leche condensada en el interior de un bosque maduro. Identificamos las morfoespecies, longitud y número de individuos presentes en las trampas a los 15 min y a las 2 h. Cerca del 20% de morfoespecies ocurrieron en ambos tratamientos de tiempo. La longitud de las hormigas en el tiempo inicial y final no fue diferente. El número de hormigas en el tiempo inicial fue menor que en el tiempo final. El experimento muestra que la disyuntiva descubrir/monopolizar se cumple parcialmente pues el tamaño no es una limitante en la capacidad de descubrir, pero la capacidad de reclutamiento si lo es para monopolizar recursos permitiendo la coexistencia de especies.

Palabras claves: descubrimiento-monopolización, selva Lacandona, reparto temporal de recursos.

doi: 10.6084/m9.figshare.3199537

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la ecología es identificar cómo diferentes especies coexisten dentro de un mismo ambiente (Fellers 1987). Se ha reportado que uno de los mecanismos que permiten la coexistencia de los organismos en un mismo ambiente son las disyuntivas (trade-offs en inglés) entre los rasgos funcionales de los organismos (Parr & Gibb 2012). Una de estas disyuntivas es la de descubrir o monopolizar el uso de recursos. Esto puede promover la segregación de las especies, ya que al monopolizar un recurso se deja inaccesible para las demás (Yurewicz 2004).

La heterogeneidad ambiental también desempeña un rol esencial en la coexistencia de las especies al proveer múltiples formas para utilizar un mismo recurso (Montagnini & Jordan 2005). Esta heterogeneidad es particularmente elevada en los bosques tropicales, lo que ofrece diversos recursos alimenticios para las especies. En estos ecosistemas las hormigas son un grupo muy diverso, no sólo en términos de riqueza y abundancia, sino también en comportamientos, permitiéndoles utilizar diferentes recursos alimenticios (Longino et al. 2002). Sin embargo, dado que las hormigas tienen una área de forrajeo muy reducida, la competencia intra e interespecífica puede ser muy elevada a escala local (Lach et al. 2010).

Muchos estudios han reportado que la competencia es un proceso clave en la estructuración de las comunidades de hormigas, dando lugar a sistemas jerárquicos de monopolización basada en la habilidad de utilizar el recurso alimenticio (Andersen 1992, Fellers 1987, Parr 2008, Parr & Gibb 2012, Parr et al. 2005). A lo largo del tiempo evolutivo las hormigas han desarrollado diferentes mecanismos para utilizar el mismo recurso, promoviendo así la coexistencia de especies. Se ha sugerido la existencia de una disyuntiva que ocurre cuando la capacidad de descubrir un recurso compromete la habilidad para monopolizarlo, o viceversa

(Fellers 1987). Esta disyuntiva está relacionada con la capacidad de reclutamiento y/o con las características morfológicas, conductuales o fisiológicas de los individuos. Específicamente, las especies que llegan primero al recurso (i.e. descubridoras) tienden a ser de mayor tamaño, pero reclutan un menor número de obreras. En cambio, las especies que llegan más tarde al recurso (i.e. monopolizadoras) tienden a ser de menor tamaño y con alta capacidad de reclutamiento (Lach et al. 2010).

El objetivo de este estudio fue probar experimentalmente la ocurrencia de la disyuntiva descubrir/monopolizar propuesto por Fellers (1987) en una selva alta perennifolia en el sureste mexicano. Nosotros hipotetizamos que si el reparto temporal del recurso promueve la coexistencia de las especies de hormigas, las especies que descubren el recurso serán diferentes a las que lo monopolizan. Además, si las especies con pocos individuos desarrollan habilidades morfológicas (i.e. mayor tamaño) que les permiten descubrir más rápidamente los recursos, esperamos que las especies descubridoras sean menos abundantes pero de mayor tamaño que las especies monopolizadoras.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este trabajo se realizó en abril del 2016 en el ejido Flor de Marqués, que pertenece al municipio Marqués de Comillas, Chiapas, México (16°08'16" N, 90°51'39" O). El clima es cálido y húmedo, con precipitaciones anuales superiores a 2,000 mm. El área está situada en la subcuenca del Río Lacanjá y se encuentra en la cuenca del Río Lacantún. La selva

Lacandona es el remanente más importante de selva húmeda tropical en el estado de Chiapas (Román-Dañobeytia et al. 2009). Se encuentra en la provincia terrestre Valle Nacional-Meseta Central de Chiapas, la cual se caracteriza por presentar sierras calcáreas fuertemente plegadas y afalladas que son responsables del paisaje accidentado en la región (CONANP 2007).

Diseño experimental

Para probar nuestra hipótesis de descubrir/monopolizar el recurso alimenticio propuesto por Fellers (1987) realizamos un experimento que consistió en colocar 20 trampas compuestas de platos de plástico de 15 cm de diámetro y cebadas con 5 g de sardinas y leche condensada en una proporción (13:7) distribuidas a lo largo de un sendero dentro del bosque, con una separación de 10 m entre trampas. Usamos este cebo para atraer hormigas que se alimentan preferentemente de recursos ricos en carbohidratos y también aquellas que prefieren recursos ricos en proteínas (Koptur & Truong 1998). Utilizamos platos de plástico y no de otro material (e.g. cartón) para evitar la absorción de los componentes líquidos del cebo y que esto generara sesgos en el conteo por sólo considerar la cara superior de la trampa y no cuantificar los organismos presentes en la cara inferior. Revisamos las trampas dos veces, después de 15 min y después de 2 h. Las hormigas que observamos en el primer muestreo las consideramos “descubridoras” y las que observamos en el segundo muestreo las consideramos “monopolizadoras”. Para poder contar e identificar las morfoespecies presentes tomamos fotografías con perspectiva vertical utilizando una cámara Canon 70D con un objetivo de 18-55 mm de los platos con cebo. Estas fotografías nos facilitaron el conteo de los individuos y su identificación sin necesidad de atraparlos. De esta forma evitamos sesgos relacionados con la rápida movilidad de las hormigas. Los platos tenían marcas de 1 cm que permitieron medir la longitud y conteo de hormigas en cada plato con el software ImageJ, versión 1.50 g de libre distribución.

Análisis de datos

Para determinar la similitud entre la composición de morfoespecies de hormigas en el tiempo inicial y final realizamos un análisis de similitud con 1000 aleatorizaciones (ANOSIM) (Clarke 1993). Para resumir la estructura de las comunidades en el tiempo inicial y final ordenamos las muestras con un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) a partir de una matriz de distancias basada en el índice de Sorensen. Esta ordenación es robusta y permite concentrar toda la información en menos ejes. Tanto la prueba ANOSIM como el NMDS los realizamos con el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2009) en el programa R, versión 3.2.4 (R Development Core Team 2016).

Para probar si las diferencias entre el tamaño y número de las hormigas en el tiempo inicial y final fueron significativas, primero probamos la normalidad de los datos utilizando pruebas de Shapiro-Wilk (Royston 1995). Como las variables medidas no presentaron una distribución normal realizamos las pruebas no paramétricas de Wilcoxon (Zar 2010) en el programa R, versión 3.2.4.

RESULTADOS

Observamos un total de 1,768 hormigas agrupadas en 19 morfoespecies. En el tiempo inicial (primeros 15 min) registramos 13 morfoespecies. *Crematogaster* sp1 fue la morfoespecie más frecuente en los platos (48.7%), seguida por *Camponotus* sp2 (14.9%) y *Azteca* sp1 (14.9%). En el tiempo final (después de dos horas) identificamos 10 morfoespecies. La más frecuente fue *Pheidole* sp2 (38.3%), seguida por *Crematogaster* sp1 (20.8%) y *Pheidole* sp4 (11.1%) (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de morfoespecies de hormigas registradas en 20 trampas cebadas con sardina y leche condensada en una selva alta perennifolia en el sureste mexicano. Las trampas fueron revisadas a los 15 min (tiempo inicial) y 2 h (tiempo final).

Morfoespecies	Número de individuos	
	Tiempo inicial	Tiempo final
<i>Azteca</i> sp1	41	0
<i>Camponotus</i> sp1	1	0
<i>Camponotus</i> sp2	41	0
<i>Camponotus</i> sp3	0	145
<i>Camponotus</i> sp4	2	0
<i>Camponotus</i> sp5	7	0
<i>Crematogaster</i> sp1	134	231
<i>Monomorium</i> sp1	0	41
<i>Pachycondyla</i> sp1	0	1
<i>Pachycondyla</i> sp2	1	0
<i>Pheidole</i> sp1	6	0
<i>Pheidole</i> sp2	0	671
<i>Pheidole</i> sp3	1	33
<i>Pheidole</i> sp4	0	194
<i>Pheidole</i> sp5	33	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp1	0	22
<i>Pseudomyrmex</i> sp2	0	1
<i>Solenopsis</i> sp1	8	0
<i>Wasmannia</i> sp1	0	154

Las morfoespecies del género *Pheidole* fueron las más frecuentes en las trampas después de dos horas. Además, excluyó en seis trampas a *Camponotus* sp, en dos a *Solenopsis* sp1 y en dos a *Azteca* spp. No encontramos hormigas en el 10% de las muestras iniciales y en 5% de las muestras finales.

Las morfoespecies encontradas en el tiempo inicial (15 min) y final (2 h) fueron similares en el 19% de su composición (ANOSIM: $R = 0.11$, $p < 0.001$) (Figura 1). No observamos diferencias en la longitud promedio de las hormigas en el tiempo inicial (3.4 ± 2.4 mm) y en el tiempo final (2.6 ± 1.7 mm) ($w = 335.5$, $p = 0.1$), pero el número de hormigas reclutadas en el tiempo inicial (12.5 ± 29 individuos) fue menor que el número de hormigas reclutadas en el tiempo final (59.4 ± 73.9 individuos) ($w = 132.5$, $p = 0.001$) (Figura 2).

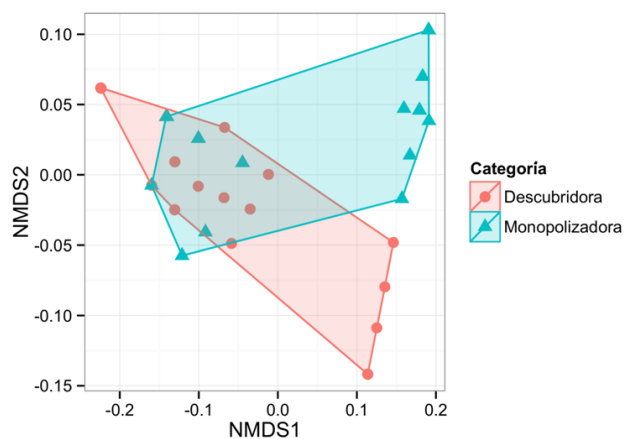


Figura 1. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) a partir de distancias calculadas por el índice de Sorensen de la composición de hormigas encontradas en las trampas cebadas con sardina y leche condensada a los 15 min y 2 h en una selva alta perennifolia en el sureste mexicano. Círculos: morfoespecies descubridoras, triángulos: morfoespecies monopolizadoras.

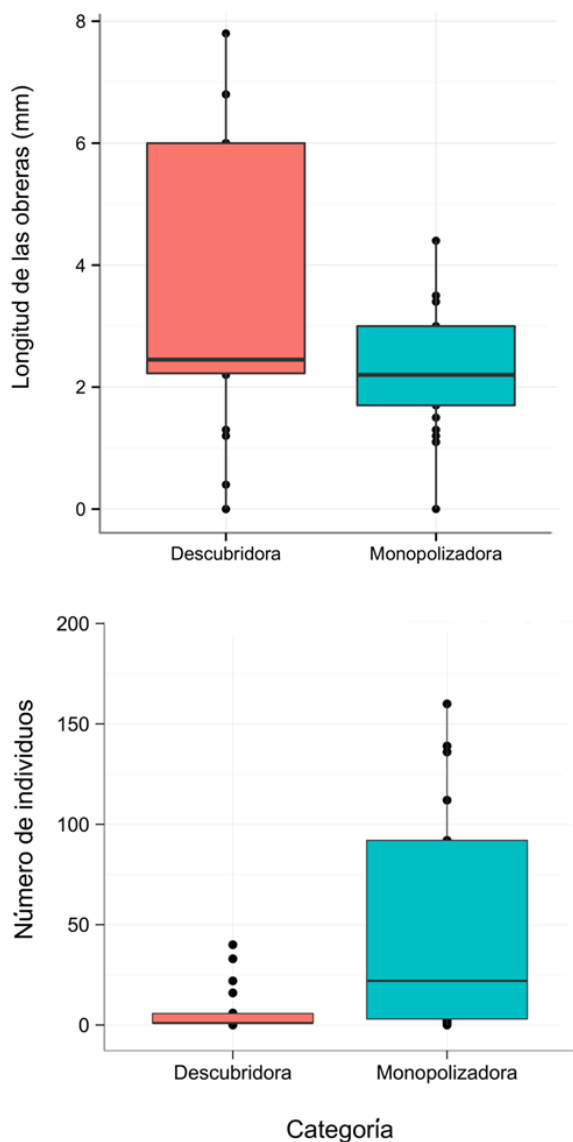


Figura 2. Gráficos de caja de longitud (arriba) y número de hormigas (abajo) encontradas en trampas cebadas con sardina y leche condensada a los 15 min (color rojo) y 2 h (color verde) en una selva alta perennifolia en el sureste mexicano. Los gráficos muestran las medianas (línea) y cuartiles (cajas).

DISCUSIÓN

Este estudio demuestra que la composición de especies de hormigas difiere entre el tiempo inicial (especies descubridoras) y final (especies monopolizadoras). Contrario a nuestra predicción, la longitud promedio no fue diferente entre las especies descubridoras y las monopolizadoras. Encontramos que la habilidad de una especie para dominar el recurso es determinada por el número de individuos presentes en las trampas.

Nuestros resultados respecto a las diferencias en composición de especies concuerdan con lo reportado por Dáttilo et al. (2014), quien realizó un estudio similar en La Mancha, Veracruz, México. Sin embargo, nuestros resultados concuerdan parcialmente con la hipótesis del reparto temporal del recurso (Fellers et al. 1987), debido a que algunas hormigas tienen la capacidad para descubrir y monopolizar el recurso.

Algunos estudios señalan que el descubrimiento y la monopolización de los recursos no necesariamente está ligada a las características de las hormigas (Lach et al. 2010). Nuestros resultados indican que el tamaño de las hormigas no es una característica que las agrupe como descubridoras y monopolizadoras, ya que encontramos varias morfoespecies de tamaños pequeños en el tiempo inicial. Por lo tanto, podemos decir que la capacidad para descubrir el recurso es independiente del tamaño.

Observamos que el número de individuos por especie determinó la capacidad para monopolizar el recurso. Encontramos que la mayoría de los individuos presentes en las trampas pertenecen al género *Pheidole*. Esta dominancia numérica ya ha sido descrita para otras especies de hormigas (Davidson 1988). Hölldobler & Wilson (1990) sugieren que las especies que se caracterizan por una alta agresividad, velocidad de reclutamiento y una marcada separación de castas son especies “extirpadoras”, ya que desplazan a sus competidores. Este podría ser el caso de las morfoespecies del género *Pheidole*, debido a que fueron observadas en las trampas donde en el tiempo inicial estaban presentes morfoespecies de los géneros *Camponotus*, *Solenopsis* y *Azteca*.

Las hormigas “oportunistas” tienen la capacidad de encontrar el recurso rápidamente, pero ante la presencia de especies más agresivas y monopolizadoras tienden a huir (Hölldobler & Wilson 1990). En nuestro estudio, las morfoespecies de los géneros *Azteca* y *Pachycondyla* presentaron un comportamiento “oportunistas” debido a que no se encontraron en el tiempo final donde otras morfoespecies monopolizaban el recurso. Por último, las especies “insinuadoras” suelen tener tamaños corporales muy pequeños y forrajear en grupos reducidos para evitar ser detectadas y desplazadas por las especies “extirpadoras” (Hölldobler & Wilson 1990). En nuestro estudio, las morfoespecies del género *Pseudomyrmex* actuaron como especies “insinuadoras” ya que fueron encontradas en trampas donde estaban presentes otras especies.

Con este trabajo podemos concluir que la composición de especies de hormigas observada en el tiempo final fue diferente con respecto al tiempo inicial debido al reparto temporal de los recursos. El tamaño de los individuos no es una característica que agrupe exclusivamente a las hormigas como descubridoras o monopolizadoras. Las hormigas pequeñas son descubridoras y monopolizadoras pero las hormigas grandes no son monopolizadoras, ya que esta habilidad está asociada al

número de individuos. Sólo las morfoespecies de hormigas pequeñas que llegan en mayor número son capaces de monopolizar el recurso.

Nuestro estudio se limitó a observar el cambio en la composición de especies en dos momentos muy puntuales (15 min y 2 h). Esto no nos permitió saber si otras especies pudieron llegar en un lapso de tiempo diferente al observado. Además, factores abióticos (e.g. la temperatura y humedad) y bióticos (e.g. depredación y competencia) modifican los patrones de forrajeo de las hormigas. Es importante incluir estos factores o el cambio en ellos causado por los disturbios y la fragmentación para mejorar el entendimiento sobre mecanismos que permiten la coexistencia de las especies.

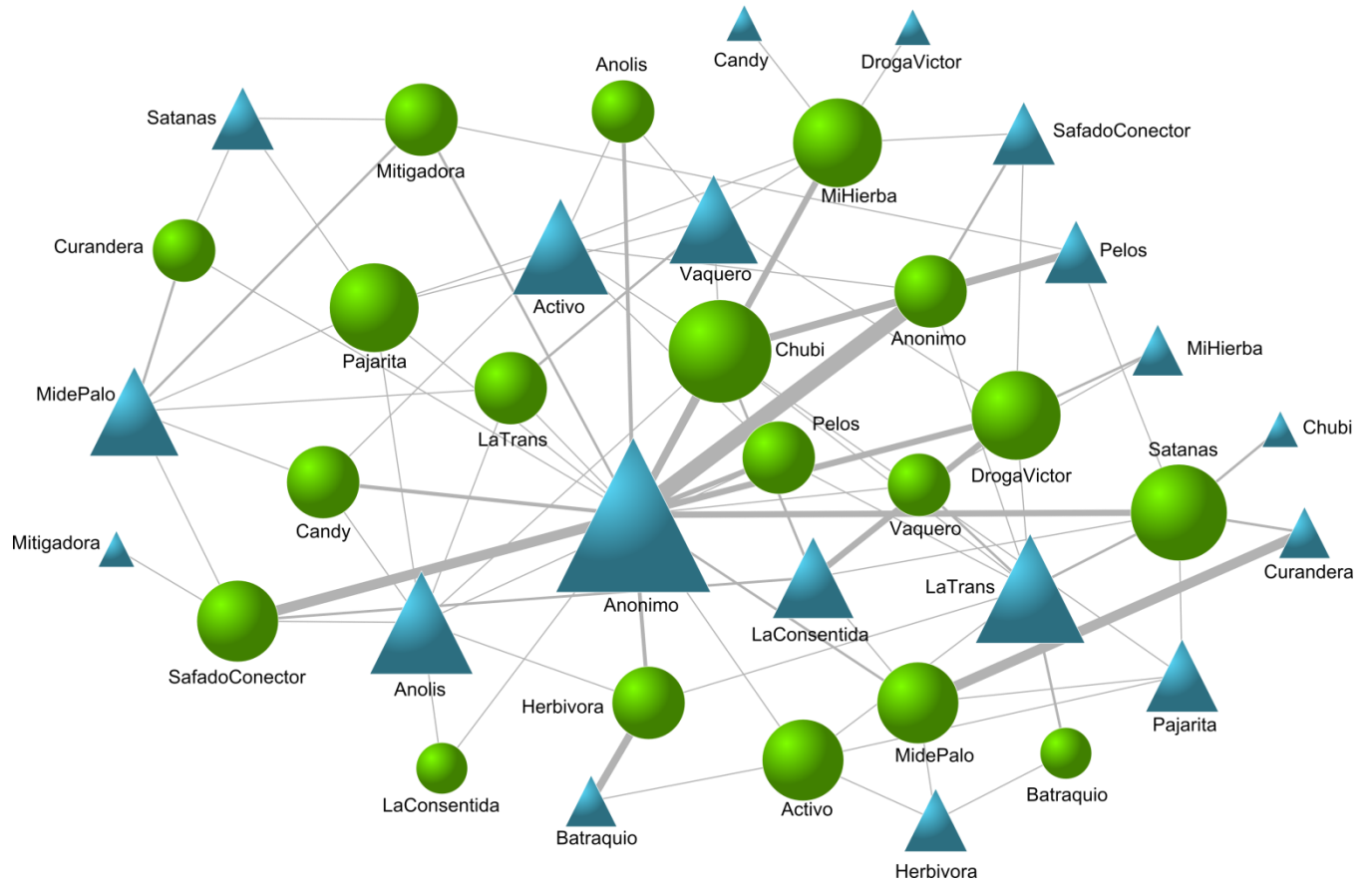
AGRADECIMIENTOS

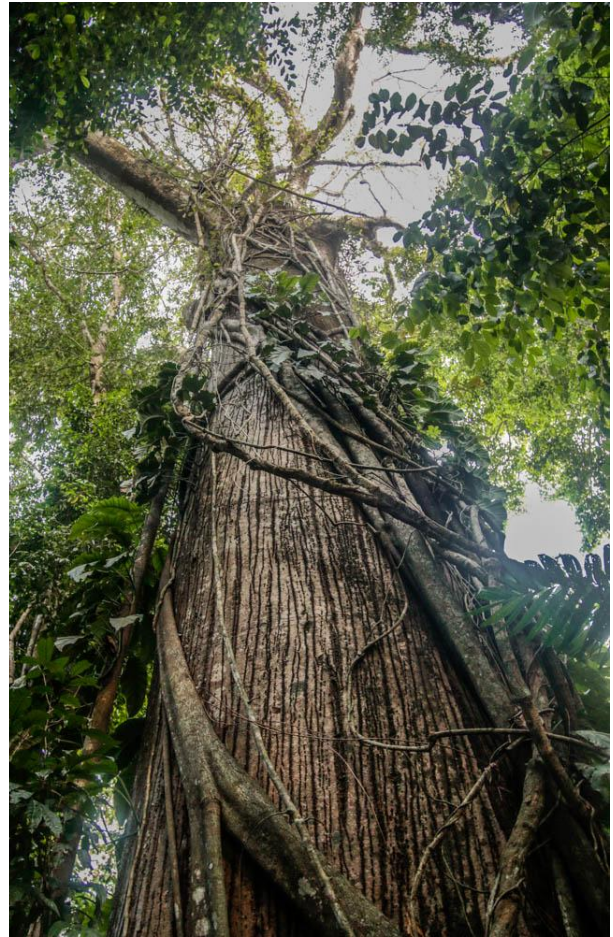
Agradecemos a todos los revisores por sus sugerencias para mejorar este manuscrito y a nuestros compañeros del curso por su valiosa compañía. A todas las personas encargadas del campamento Tamandúa. Finalmente, agradecemos al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACyT) por su financiación para hacer este estudio.

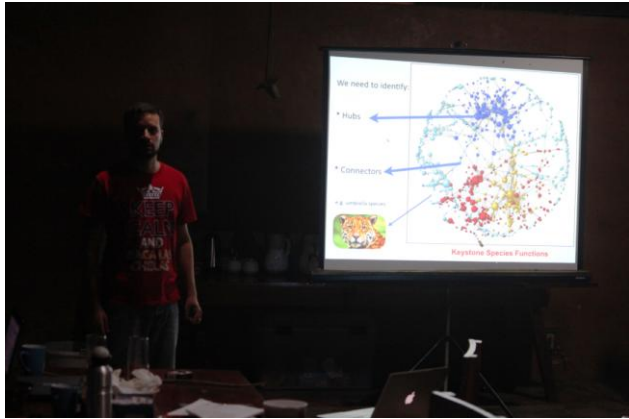
LITERATURA CITADA

- ANDERSEN, A. N. 1992. Regulation of 'momentary' diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *The American Naturalist* 140: 401–420.
- CLARKE, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117–143.
- CONANP. 2007. Programa de conservación y manejo. Área de protección de flora y fauna Metzabok. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Ciudad de México.
- DÁTILLO, W., DÍAZ-CASTELAZO, C. & RICO-GRAY, V. 2014. Ant dominant hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 405–414.
- DAVIDSON, D. W. 1988. Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138–1152.
- FELLERS, J. H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466–1478.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- KOPTUR, S. & TRUONG, N. 1998. Facultative ant-plant interactions: nectar sugar preferences of introduced pest ant species in south Florida. *Biotropica* 30: 179–189.
- LACH, L., PARR, C. L. & ABBOTT, K. L. 2010. *Ant ecology*. Oxford University Press, New York. 429 p.
- LONGINO, J. T., CODDINGTON, J. & COLWELL, R. K. 2002. The ant fauna of tropical rain forest: estimating species richness in three different ways. *Ecology* 83: 689–702.
- MONTAGNINI, F. & JORDAN, C. F. 2005. *Tropical forest ecology, the basis for conservation and management*. Springer, Germany. 295 p.
- OKSANEN, J. et al. 2009. *vegan: Community ecology package*. The R Project for Statistical Computing.
- PARR, C. L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in South African savanna. *Animal Ecology* 77: 1191–1198.
- PARR, C. L. & GIBB, H. 2012. The discovery-dominance trade-off is the exception, rather than the rule. *Journal of Animal Ecology* 81: 233–241.
- PARR, C. L., SINCLAIR, B. J., ANDERSEN, A. N., GASTON, K. J. & CHOWN, S. L. 2005. Constraint and competition in assemblages: a cross continental and modeling approach for ants. *The American Naturalist* 165: 481–494.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2016. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- ROMÁN-DAÑOBEYTIA, F., LEVY, S., AGUIRRE, R. & SÁNCHEZ, A. 2009. Árboles de la Selva Lacandona útiles para la restauración ecológica. SEMARNAT, Ciudad de México.
- ROYSTON, P. 1995. A remark on Algorithm AS 181: The W test for normality. *Applied Statistics* 44: 547–551.
- YUREWICZ, K. L. 2004. A growth/mortality trade-off in larval salamanders and the coexistence of intraguild predators and prey. *Oecología* 138: 102–111.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

RED DE INTERACCIONES DEL CURSO



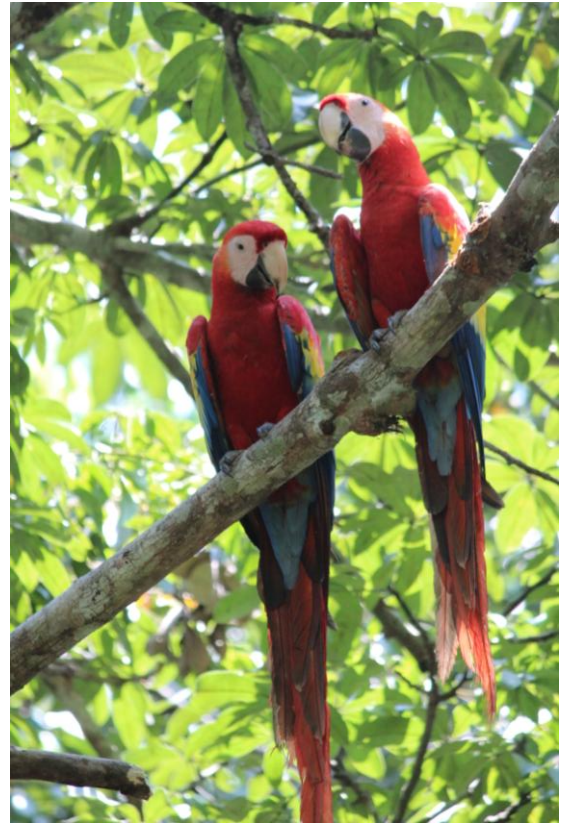


















Peda es
 día primero
 del calendario
 maya en mi
 casa, la Gran
 Tenochtitlan.
 Habrá juego de
 pelotas.

Acamapichtli.
 el día de
 la ~~gran~~ vitalidad.

HOTMAIL

Tan contentos que estábamos
 en el calor de la discusión,
 entre mosquitos y tábanos
 hablábamos de rebelión.
 Ya entrada la madrugada
 uno se hiperactivó
 y la casa balanceada
 por el vaquear quedó
 Uno de ellos se decía
 de los Anolis doctor
 pero tanto padecía
 que en paciente se volvió
 y así de la noche al día
 el alcohol se evaporaba
 por un hoyo que tenía
 la botella se vaciaba
 Sólo un consejo los doy
 como dicen los que recitan
 si ya saben cómo soy
 para que chingaus me invitan

Los @P2

	5. PARTIDO DEL TRABAJO		6. MOVIMIENTO CIUDADANO
	7. NUEVA ALIANZA		8. MORENA
	9. PARTIDO HUMANISTA		10. ENCUENTRO SOCIAL
	11. PARTIDO DEL AÑO ¡Medicamentos gratis para todos! Las famosísimas cápsulas de tetrampilín y el milagroso ungüento de Mitrozon		12. PARTIDO DE LOS PELOS Desenredaremos la corrupción y el crimen

H. Ayuntamiento
 del municipio de Xalapa, Veracruz
 Dr. Wesley Dattilo

Tenemos el agrado de
 comunicarle que después de
 residir 4 años en Xalapa
 usted se ha naturalizado
 como Xalapito

El contenido de cada artículo es responsabilidad de los autores, ya que no siempre refleja la opinión de todos los profesores y estudiantes del curso. El contenido de esta revista puede reproducirse siempre que se citen la fuente y el autor.

Financiamiento y apoyo logístico: Este curso no podría haberse realizado sin el apoyo de la Universidad Nacional Autónoma de México (Posgrado en Ciencias Biológicas e Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad).

Agradecimientos especiales:

A todo el personal y staff de Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C.
Gracias por todo su apoyo, sin el cual este curso no habría sido posible!

A todos los ejidatarios y amigos de Flor de Marqués. En particular, a todos los miembros del grupo Tamandúa... nuestro más sincero agradecimiento por toda vuestra ayuda y amistad durante los días que estuvimos en el Campamento.

A los profesores invitados del curso (Satita-Bombon, Safado-Conector y Chubi). Como siempre, les agradezco de todo corazón todo su esfuerzo y sabiduría ¡ Son lo máximo ☺ !

A todos los estudiantes del curso: Azteca (activo), Herb-vívora, Batracio, Candy, Pajarita, Borboleta de Amor, Curandera, Mi-hierba, Anolis, Pelos, Vaquero, Trans, Mitigadora y Mi Consentida. Espero que hayan disfrutado del curso y que sigan estudiando y conservando los bosques tropicales!

Edición: Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. E-mail: arroyo@cieco.unam.mx