



Universidad Veracruzana

Instituto de Investigaciones Biológicas

Región Xalapa

Posgrado en Biología Integrativa

**Estrategias de forrajeo de las hormigas en áreas verdes y
grises de la ciudad de Xalapa, Veracruz.**

Tesis para obtener el grado de Maestro en
Biología Integrativa

Presenta:

Biól. Juan Carlos Ramírez Ramón

Directora:

Dra. Martha Lucía Baena Hurtado

Asesores:

Dra. Ivette Alicia Chamorro Florescano
Dr. Arturo González Zamora

Noviembre de 2023

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”



Universidad Veracruzana

Instituto de Investigaciones Biológicas
Región Xalapa

Posgrado en Biología Integrativa

Estrategias de forrajeo de las hormigas por el alimento en áreas verdes y grises de la ciudad de Xalapa, Veracruz.

Tesis para obtener el grado de Maestro en
Biología Integrativa

Presenta:

Biól. Juan Carlos Ramírez Ramón

Directora:

Dra. Martha Lucía Baena Hurtado

Asesores:

Dra. Ivette Alicia Chamorro Florescano

Dr. Arturo González Zamora

Agradecimientos

Al Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana, al posgrado en Biología Integrativa y al programa de CONACYT por permitirme avanzar con mi formación académica y profesional.

A la Dra. Martha Baena, mi directora de tesis, por la atención, motivación, orientación y paciencia en la elaboración de esta investigación y, por supuesto, por mostrarme lo maravilloso que es el mundo de las hormigas.

A los miembros de mi comité tutorial, Dra. Ivette A. Chamorro Florescano y Dr. Arturo González Zamora, por su atención y comentarios de gran valor para el desarrollo y mejora de este documento.

A la Lic. Paola Flores por su amistad, apoyo y valiosa compañía en el trabajo de campo.

Al Mtro. Israel Huesca Domínguez, por su amabilidad, orientación y gran apoyo en los análisis estadísticos.

Índice

Agradecimientos.....	1
Índice	3
Resumen	5
I. Introducción	6
2. Descripción del problema.....	7
3. Justificación.....	8
4. Marco teórico.....	9
4.1 Importancia ecológica de las hormigas y su aplicación como modelo de estudio.....	9
4.2 Importancia de los recursos, factores ambientales, ecológicos y antrópicos en la ciudad.....	10
4.3 Comportamiento animal asociado al estrés ambiental de la ciudad	11
4.4 Coexistencia de las hormigas.....	12
4.5 Respuestas conductuales de las hormigas.....	13
5. Preguntas de investigación	14 14
6. Hipótesis	14
7. Objetivo	15 14
7.1 Objetivos particulares	15
8. Materiales y métodos.....	15
8.1 Área de estudio	15
8.2 Permisos de colecta.....	16
8.3 Diseño, selección de los sitios y método de muestreo.....	16
8.4 Caracterización de los cuadrantes de muestreo	19
9. Análisis de datos.....	21
9.1 Efectividad de los cebos	21
9.2 Estimación de los índices y análisis estadísticos de la relación entre las estrategias de forrajeo.....	21
9.3 Estrategias de forrajeo en relación con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas	22
9.4 Estimación del índice de agresividad, análisis de relación entre índices y, análisis de redes.....	23
10. Resultados.....	25
10.1 Efectividad de los atrayentes	28 27

10.2 Estrategias de forrajeo de la comunidad de hormigas del suelo	29 28
10.3 Estrategias de forrajeo de acuerdo con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas	30 29
10.4 Respuestas de conductas de interferencia (interacciones agresivas entre hormigas)	31
11. Discusión	34
11.1 Estrategias de forrajeo de la comunidad hormigas del suelo	34
11.2 Estrategias de forrajeo de acuerdo con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas	36
11.3 Respuestas de conductas de interferencia (interacciones agresivas entre hormigas)	38
11.4 Perspectiva integrativa	40 39
12. Conclusión	41
Futuros estudios	42
Referencias	43
Anexo	49 48
Cronograma de actividades	50 49

Resumen

La transformación del hábitat natural por el aumento de la urbanización es una de las principales causas de la disminución de la biodiversidad y de los cambios conductuales de los animales. Entre los organismos que se encuentran asociados a los ambientes urbanos están las hormigas, ellas pueden vivir dentro y fuera de las áreas grises y verdes de las ciudades. A pesar de esto, los estudios en México enfocados en el efecto del ambiente urbano sobre la dinámica de las hormigas y específicamente sobre las conductas de forrajeo han sido poco estudiado. Este estudio analizó la hipótesis de la compensación de descubrir-dominar, estrategia de forrajeo que parece explicar la coexistencia de las especies por el uso de alimentos similares. La hipótesis se evaluó en áreas grises y verdes bajo la predicción de que las estrategias de forrajeo y las conductas agresivas de las hormigas por alimento son influenciadas factores ambientales (temperatura del ambiente y del suelo), ecológicos (cobertura vegetal y profundidad de la hojarasca) y antrópicos (cobertura construida, tránsito peatonal y vehicular) de la ciudad de Xalapa, Veracruz. Se emplearon 512 cebos de atún en aceite y miel como atrayente expuestos sobre el suelo en cuatro diferentes lapsos de tiempo (05, 15, 30 y 60 min) para evaluar el cambio de especies, las estrategias de forrajeo y las conductas agresivas. No se encontró evidencia que apoye esta hipótesis aun cuando ésta fue analizada por las variables de cada factor. Sin embargo, se reconoció la estrategia de descubrir-defender (agresiva o numéricamente) como el mecanismo de forrajeo utilizado por las hormigas del suelo. Las conductas agresivas fueron escasas, únicamente se observaron en las áreas verdes, esto indica que las interacciones agresivas pueden ser reemplazadas por estrategias con menor costo que impulsa la estrategia de descubrir-defender. El papel de las hormigas como estimadores de la calidad del ambiente y como organismos clave para estudios de la conservación debe ser reconocido, ya que son funcionalmente responsables de procesos importantes en los ecosistemas de los que dependen los humanos.

Palabras clave: (hormigas urbanas del suelo, estrategias sociales de forrajeo, explotación e interferencia de recursos, ecología urbana)

I. Introducción

El crecimiento acelerado de los asentamientos urbanos ha repercutido cada vez más en la pérdida de los hábitats naturales, resultando en la fragmentación de los mismos y la formación de mosaicos con diferentes usos del suelo (Greggor *et al.*, 2016; Leong *et al.*, 2017). En el proceso de fragmentación, se han formado una variedad de hábitats dentro de las ciudades. Las áreas o espacios verdes (por ejemplo, áreas naturales generalmente protegidas, parques recreativos, jardines, entre otros) son de gran importancia en las ciudades, ya que contribuyen con la regulación de la temperatura, la permeabilidad del suelo y ofrecen mayor disponibilidad de recursos (alimento y sitios de anidación). Estas características suponen menor estrés ambiental para las especies y posibilita su coexistencia (Rocha-Ortega y Castaño-Meneses, 2015).

Al contrario, las áreas impermeables conocidas como grises (calles y avenidas) se caracterizan por el incremento de la temperatura y falta de humedad, debido a la alta proporción de cobertura pavimentada y otros materiales de construcción que suponen mayor estrés para el establecimiento de las especies animales y vegetales (Savage *et al.*, 2014; Centanni *et al.*, 2022). Una mayor superficie impermeable se relaciona con temperaturas elevadas que afectan la fisiología de los organismos y alteran las condiciones ecológicas como la cobertura vegetal y la hojarasca que son fuente potencial de recursos (alimento y sitios de anidación) para insectos como las hormigas (Fenoglio *et al.*, 2021). No obstante, los organismos han logrado desarrollar una variedad de respuestas que les permite tolerar las condiciones en las que prevalecen. En este sentido, el comportamiento es la respuesta inmediata en la dinámica ecológica (Roches *et al.*, 2020; Wilson *et al.*, 2020).

En hormigas, la competencia es el proceso que modula la estructura de la comunidad a través de respuestas conductuales (explotación e interferencia) por la obtención del alimento e influyen en la riqueza de especies, composición y abundancia (Parr y Gibb, 2010; Cerdá *et al.*, 2013). Además, mediante estos comportamientos competitivos, las hormigas han desarrollado estrategias de forrajeo (descubrir, dominar y monopolizar) que permite a las especies coexistir en un determinado hábitat (Santini *et al.*, 2007; Castracani *et al.*, 2014; Calcaterra *et al.*, 2016).

En el contexto de la urbanización y la actividad del ser humano, las hormigas que habitan al nivel del suelo se encuentran expuestas al estrés ambiental respondiendo rápidamente con cambios comportamentales. Por tanto, esta investigación evalúa la influencia de diferentes factores ambientales, ecológicos y antrópicos de las áreas grises y verdes en las estrategias de forrajeo y las respuestas conductuales de las hormigas en la ciudad de Xalapa, Veracruz.

2. Descripción del problema

Debido a las pocas observaciones o experiencias que los humanos tienen con los animales en las ciudades, es común interpretar que estos ambientes sostienen poca diversidad y que ésta se encuentra asociada en su mayoría a las áreas naturales. No obstante, las áreas verdes de las ciudades son puntos importantes para el resguardo de la biodiversidad local (Collins *et al.*, 2021). Por otro lado, dada la rápida transformación del hábitat natural, las especies han desarrollado respuestas adaptativas a las condiciones estresantes que les permiten relacionarse indirectamente con los seres humanos (Sih *et al.*, 2010).

Desde la perspectiva de los animales, los espacios verdes de las ciudades representan pequeñas islas rodeadas por áreas pavimentadas (grises) con alta actividad humana. En general, las áreas grises son menos adecuadas para los organismos porque aumentan la amenaza y la vulnerabilidad para su sobrevivencia (Fattorini, 2016). Por tanto, es fundamental evaluar el comportamiento animal en áreas con alta actividad humana, ya que pueden producir un efecto sobre las interacciones biológicas como la competencia y sus funciones en los ecosistemas. De tal forma que, el conocimiento de los comportamientos asociados al ambiente urbano puede ser de importancia para la conservación (Sih *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2019).

Aunque muchos de los esfuerzos que han enriquecido el conocimiento de la fauna urbana han aumentado en los últimos años en países desarrollados, aún existen vacíos de conocimiento en países que presentan un proceso de urbanización. En dichos esfuerzos se han explorado temas relacionados con el comportamiento y la conservación, particularmente en grupos como aves y mamíferos. En cambio, a pesar de su importancia ecológica en los ambientes urbanos, los artrópodos como las hormigas han sido el grupo al que menos interés

se ha prestado (Sánchez-Bayo *et al.*, 2019; Collins *et al.*, 2021; Fenoglio *et al.*, 2021). Por esta razón, este estudio pretende generar conocimiento de este último grupo de animales, ya que la urbanización es una de las causas principales de la pérdida local de estos importantes insectos (Fenoglio *et al.*, 2021).

3. Justificación

El estudio de las especies animales que se han adaptado a la urbanización es un campo relativamente nuevo que se encuentra en notable crecimiento (Collins *et al.*, 2021). Una de las consecuencias del remplazo de las áreas naturales por la infraestructura urbana es la amenaza directa de las diversas señales que los animales reciben del entorno para evaluar la calidad de los ambientes (Collins *et al.*, 2021). De ahí que las áreas verdes en las ciudades tengan la función de sostener especies locales, ya que actúan como zonas de amortiguamiento al ofrecer, refugio, sitios de anidación y alimento (Fenoglio *et al.*, 2021).

Dada esta situación, la fauna que enfrenta el estrés de la ciudad por factores ambientales como el aumento de la temperatura, presentan cambios conductuales, fisiológicos, morfológicos y genéticos a lo largo del tiempo como respuesta adaptable a las condiciones inducidas por el hombre (Sih *et al.*, 2010). Estos cambios generalmente difieren de las presiones selectivas bajo las que evolucionaron de manera natural (Beever *et al.*, 2017). De modo que, determinar las respuestas conductuales en ambientes urbanos permitirá reconocer y predecir los mecanismos que afectan las dinámicas poblacionales, así como la dirección evolutiva de la especie o el ecosistema, ya que este cambio puede afectar la estructura de la comunidad y las interacciones (e. g., competición, depredación) con las especies que comparte el hábitat (Ditchkoff *et al.*, 2006; Sih *et al.*, 2010; Berger-Tal *et al.*, 2011).

En este contexto las hormigas, aunque son animales de tamaño pequeño representan un modelo de estudio ideal para evaluar los efectos de la urbanización en sus comportamientos de competencia por el alimento. En virtud de su riqueza, abundancia y sensibilidad a las perturbaciones, estos insectos son considerados bioindicadores, un grupo clave que desempeña servicios importantes para el funcionamiento de los ecosistemas (Alonso, 2010). Cabe mencionar que, en el territorio mexicano la mayor parte de los estudios

de la mirmecofauna se ha enfocado principalmente en otro tipo de interacciones como las de planta-hormiga, así como de riqueza y diversidad. A pesar de la importancia de estos estudios, el análisis sobre las respuestas comportamentales por competencia en hormigas tanto, en condiciones naturales, de laboratorio y más aún, en ambientes urbanos siguen siendo escasos especialmente en México.

4. Marco teórico

4.1 Importancia ecológica de las hormigas y su aplicación como modelo de estudio

Las hormigas son organismos diversos y abundantes, dado que responden rápidamente a los cambios ambientales son consideradas bioindicadores del ambiente, de biodiversidad y ecológicos (Arcila y Lozano-Zambrano, 2003). Las hormigas son clave para el funcionamiento de los ecosistemas de los cuales dependen los seres humanos (Alonso, 2010). Por ejemplo, remueven e integran nutrientes que reciclan al suelo (hasta 13 toneladas por hectárea anualmente), provocando cambios en la vegetación con amplios efectos en la red alimentaria, sirven de alimento a otros organismos, controlan la población de otros invertebrados, son dispersoras de semillas y participan en la polinización (Rodríguez-de León *et al.*, 2023). En las ciudades, las hormigas tienen el potencial de reducir la carga de salud pública, estética y económica al contribuir con el reciclaje de los desechos de alimento de los humanos (Youngsteadt *et al.*, 2014; Penick *et al.*, 2015). Son de importancia médica por ser portadoras de patógenos; sin embargo, la farmacéutica hace uso de compuestos químicos presentes en las hormigas para el tratamiento de enfermedades (Del Toro *et al.*, 2012; Rodríguez-de León *et al.*, 2023). Son tan importantes que, al menos en Estados Unidos el valor económico que se le ha asignado a las hormigas y otros insectos por servicios ecológicos, fue estimado alrededor de \$50,000 millones de dólares al año (Alonso, 2010).

Las hormigas como modelo de estudio son útiles para evaluar las características de los hábitats que conducen a la pérdida de biodiversidad, ya que responden rápidamente a las perturbaciones y permiten estimar los efectos de la actividad antropogénica como la urbanización, la tala de los bosques, los incendios, la minería, la agricultura o la

contaminación del hábitat por metales pesados, entre otros (Pacheco y Vasconcelos, 2007; Alonso, 2010; Sorvari y Eeva, 2010; Jiménez-Carmona *et al.*, 2020). ~~Con~~ En relación ~~a~~ con lo anterior, desde el punto de vista ecológico y económico, las hormigas son de suma importancia y pueden contribuir con la conservación y la planificación del desarrollo urbano implementando estrategias que representen menor impacto para la diversidad biológica (Alonso, 2010; Leong *et al.*, 2017).

4.2 Importancia de los recursos, factores ambientales, ecológicos y antrópicos en la ciudad

En una escala espacial grande las ciudades representan dos grupos con diferentes niveles de disturbio denominados espacios o áreas verdes y grises (Savage *et al.*, 2014; Baena *et al.*, 2019). Generalmente, la superficie de las ciudades se destaca por mostrar de manera predominante espacios grises, estos presentan una alta cobertura de pavimento u otros materiales de construcción donde transitan una gran cantidad de vehículos y peatones que contribuyen a la variación de los factores ambientales y del suelo (por ejemplo, temperatura y humedad) (Byrne, 2007). Además, en estos espacios se realizan diversas actividades que liberan contaminantes acústicos y lumínicos, así como sustancias y gases contaminantes para el ambiente y la diversidad de especies (Hall *et al.*, 2016). A pesar de esto, para los insectos y otros animales, los espacios verdes de las ciudades forman un gradiente de cobertura vegetal que da origen a distintos hábitats de resguardo y puntos de alimentación que amortiguan el estrés ambiental de la ciudad (Jayatilaka *et al.*, 2011; Savage *et al.*, 2014, Rocha-Ortega y Castaño-Meneses, 2015).

Los espacios verdes favorecen una alta diversidad de especies por presentar una amplia cobertura vegetal, humedad, temperatura regulada, permeabilidad del suelo y un manto de hojarasca. Sin embargo, espacios verdes en las ciudades como jardines o parques recreativos periódicamente se encuentran sometidos a distintas actividades de gestión del suelo como el retiro de malezas, broza, árboles y troncos en descomposición. Estos son recursos utilizados por insectos del suelo, por lo que, su remoción afecta los sitios de anidación, el alimento y rutas de movimiento para las comunidades faunísticas del suelo

(Salisbury *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2019; Fagundes *et al.*, 2021). De esta forma, en la ciudad los recursos para las hormigas son más escasos y suelen ser cambiantes en el tiempo, afectando su disponibilidad.

4.3 Comportamiento animal asociado al estrés ambiental de la ciudad

Las actividades humanas en las ciudades son más intensas durante las horas diurnas, por lo que el estrés ambiental también es alto y somete a las especies a una presión cada vez mayor. Ante estas circunstancias, el cambio de los comportamientos de la fauna junto con otros atributos (por ejemplo, cambios en rasgos morfológicos o tolerancias térmicas) proporciona una vía inmediata para disminuir los efectos negativos de las tensiones ambientales (Sih *et al.*, 2010; Beever *et al.*, 2017). Por ejemplo, ciertas especies de mamíferos como coyotes (*Canis latrans*) y lince (*Lynx rufus*) que habitan en las ciudades se han adaptado a reducir su actividad por el día, restringiéndose al hábito nocturno. Sin embargo, este cambio conductual puede tener implicaciones en la dieta, la reproducción, la condición y la prevalencia de enfermedades (Riley *et al.*, 2003). Por otro lado, aunque algunas especies de aves como halcones (*Accipiter cooperii*) que viven en las ciudades son más eficientes en la búsqueda de alimento, el fácil acceso del recurso favorece potencialmente el éxito reproductivo, pero negativamente provoca problemas relacionados con la densidad y enfermedades (Ditchkoff *et al.*, 2006). A pesar de esto, otras presiones dadas por la ciudad como altas temperaturas, la contaminación química (agua, suelo, aire) o sensorial (auditiva, lumínica), la ausencia y presencia de nuevos depredadores tienen impactos perjudiciales en las características conductuales de los animales (Soulsbury y White, 2015; Greggor *et al.*, 2016; Wilson *et al.*, 2020).

En el caso de los organismos que habitan al nivel del suelo como las hormigas, se ha sugerido que pueden ser afectadas a distintas escalas (individual, población y comunidad) por el incremento de la temperatura. A medida que la urbanización y las actividades humanas continúen en aumento, muchas especies ajustan sus horarios de búsqueda de alimento siguiendo cambios de temperaturas diarias o estacionales para compensar tal impacto y coincidir con sus tolerancias térmicas, es decir, dependerán de un comportamiento de

termorregulación para evitar el calor extremo (Bujan y Yanoviak, 2022; Parr y Bishop, 2022; Sánchez-García *et al.*, 2022). Además, con el aumento de áreas pavimentadas y la disminución de áreas verdes habrá pérdida de hojarasca, recurso importante como sitio de anidación y búsqueda de alimento para las hormigas debido a las condiciones adecuadas de humedad y temperatura (Bujan y Yanoviak, 2022). Más aún, las perturbaciones por causa de la urbanización disminuyen la abundancia de enemigos naturales (Fenoglio *et al.*, 2021) y proveen las condiciones ambientales adecuadas para el establecimiento de especies exóticas que son intensamente competitivas y cuentan con mecanismos de rápida propagación (McGrannachan y Lester, 2012; Bertelsmeier *et al.*, 2015). De modo que, el reemplazo de la cobertura vegetal afectará negativamente sobre las especies dominantes, ya que la temperatura es el factor sustancial que modula la competencia de estos insectos por los recursos y, por tanto, la estructuración del ensamblaje de la comunidad (Retana y Cerdá, 2000; Kaspari, 2003; Byrne, 2007; Cerdá *et al.*, 2013).

4.4 Coexistencia de las hormigas

Para explicar la coexistencia de las hormigas se han desarrollado dos hipótesis basadas en las estrategias de forrajeo de la comunidad de hormigas arbóreas que se encuentran en áreas naturales y plantaciones agrícolas (Santini *et al.*, 2007; Antoniazzi *et al.*, 2021) y recientemente puestas a prueba en un ambiente urbano (Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021).

Una de la hipótesis citada ampliamente en los estudios ecológicos de las hormigas fue propuesta por Fellers (1987), como la compensación de descubrir y dominar, la cual predice que las especies que se comportan como descubridoras son menos agresivas (subordinadas) y presentan ventajas en la competencia por tener rasgos morfológicos a nivel individual como poseer patas largas, cuerpo ligero, y respuestas a nivel de colonia como un rápido reclutamiento de obreras, para localizar y aprovechar rápidamente los alimentos. En tanto que, las especies más agresivas (dominantes), presentan otras ventajas morfológicas como cutícula y mandíbulas fuertes, casta de soldado especializada para la defensa y estrategias de defensa colectiva. Es decir, que tanto las especies descubridoras y dominantes cuentan con

rasgos conductuales, fisiológicos y morfológicos que les permiten acceder a los mismos recursos de manera eficiente.

No obstante, al no encontrar resultados que refuten la hipótesis clásica de la compensación de descubrir-dominar, surge como alternativa la hipótesis de la estrategia de descubrir y defender (Camarota *et al.*, 2018; Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021). Esta hipótesis explica que muchas especies pueden compartir los recursos, garantizando que las especies descubridoras tanto no agresivas como agresivas, puedan acceder y defender los recursos numérica o conductualmente, favoreciendo la distribución de los alimentos y evitando que una determinada especie domine los recursos mediante la exclusión competitiva (Antoniazzi *et al.*, 2021).

4.5 Respuestas conductuales de las hormigas

En la ecología de las hormigas, la competencia es descrita como un proceso que permite estructurar el ensamblaje de la comunidad de estos insectos. Su resultado es la habilidad que una especie tiene sobre otra para acceder a un recurso con mayor éxito. Las respuestas que las hormigas emplean durante la competencia por el alimento son de tipo explotación e interferencia y ambos operan de igual manera para las interacciones inter-específicas (individuos de diferentes especies) e intra-específicas (individuos de la misma especie) (Parr y Gibb, 2010).

La respuesta de explotación ocurre de manera indirecta, se trata de acaparar el recurso de forma masiva por una sola especie, seguido del rápido consumo del alimento en el sitio o el transporte en pequeñas fracciones (individual o colectiva) hacia el nido, de modo que no pueda ser utilizado por otra especie. Por otro lado, la respuesta de interferencia ocurre de manera directa, implicando comportamientos agresivos de enfrentamiento con diversas tácticas, que van desde picaduras con aguijón, mordeduras o desmembramiento de cualquier área del cuerpo hasta el uso de sustancias químicas (ácido fórmico) (Kaspari, 2003; Parr y Gibb, 2010; Welzel *et al.*, 2018). A partir de estas respuestas conductuales, es como se han consolidado las hipótesis de las estrategias de forrajeo ya mencionadas que sugieren la coexistencia evolutiva de las hormigas (Castracani *et al.*, 2014).

5. Preguntas de investigación

¿Cuál es la efectividad de los cebos como atrayentes para las hormigas en las áreas grises y verdes?

¿Cómo es el comportamiento en la habilidad de descubrir y monopolizar el recurso en áreas con diferente tipo de cobertura y recurso alimenticio?

¿Cuál es el efecto de la habilidad de descubrir y monopolizar el recurso en función de las variables ambientales, ecológicas y antrópicas?

¿Cómo es la relación de los comportamientos de interferencia por el uso de los recursos alimenticios entre la habilidad de descubrir y monopolizar en las áreas grises y verdes?

6. Hipótesis

Las estrategias de forrajeo (descubrir y monopolizar) y las conductas agresivas de las hormigas pueden ser reguladas por las propiedades del alimento (proteína o carbohidratos) y los espacios urbanos donde habitan, como áreas verdes y áreas grises. Además, pueden ser afectadas por factores ambientales (temperatura del ambiente y del suelo), ecológicos (cobertura vegetal y profundidad de la hojarasca) y antrópicos (cobertura construida, tránsito peatonal y vehicular) de la ciudad de Xalapa, Veracruz.

De acuerdo con lo anterior, se espera que exista una relación negativa entre la habilidad de las especies de hormigas por descubrir y monopolizar los recursos. Como una relación negativa entre las estrategias de forrajeo y las variables ambientales, ecológicas y antrópicas. También es de esperar que, las interacciones agresivas entre las especies de hormigas sean evidentes con mayor frecuencia en las áreas grises debido a la limitada disponibilidad del recurso alimenticio respecto a las áreas verdes.

7. Objetivo

Examinar las estrategias de forrajeo y las respuestas conductuales que emplean la comunidad de hormigas del suelo por el uso de recursos alimenticios en espacios urbanos contrastantes, áreas verdes y áreas grises de la ciudad de Xalapa, Veracruz.

7.1 Objetivos particulares

1. Valorar la efectividad de los cebos como atrayentes para las hormigas.
2. Analizar las estrategias de forrajeo que emplean las especies de hormigas por el tipo de alimento en las áreas verdes y grises.
3. Evaluar las estrategias de forrajeo de las hormigas en función de los factores ambientales, ecológicos y antrópicos.
4. Evaluar los comportamientos agresivos de las especies por el consumo de los recursos en función del tipo de cobertura y las estrategias de forrajeo.

8. Materiales y métodos

8.1 Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la ciudad de Xalapa (19° 32' 37'' N, 96° 54' 37'' W), capital del estado de Veracruz. Tiene dos climas principales: templado húmedo y semicálido húmedo (Lemoine-Rodríguez *et al.*, 2019). Precipitación: 1,100 – 1,600 mm / año. Temperatura: 18 – 24 °C. Elevación: 700 – 1,600 msnm. Se trata de una ciudad mediana con una superficie de 124.4 km². Considerada una de las capitales de México con mayor cobertura vegetal (agricultura, 67.3 km²; pastizal, 17.9 km²; bosque, 0.3 km²; vegetación secundaria, 10.0 km²) (CEIEG, 2021). La población de la ciudad es cerca de medio millón con una tasa de crecimiento poblacional de 0.5% (Lemoine-Rodríguez *et al.*, 2019). Debido a la condición

de capital de estado, el uso predominante del suelo es urbano, con edificaciones públicas y privadas, vías de transporte y actividades comerciales (áreas urbanas, 28.9 km²) (Baena *et al.*, 2019).

8.2 Permisos de colecta

Para la gestión del permiso de colecta de vida silvestre se acudió directamente a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Sin embargo, al tratarse de organismos pertenecientes al grupo de los insectos (hormigas) y, además, de no encontrarse en alguna categoría de riesgo dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, no fue forzosa la gestión del permiso de colecta. En cambio, se necesitó la información de la Ley General de Vida Silvestre 2021, donde señala que estos organismos pueden ser colectados sin algún tipo de regulación. Posteriormente, se realizaron los trámites pertinentes anexando la información ya mencionada ante la Secretaría de Medio Ambiente (SEDEMA) y la Dirección de Medio Ambiente y Sustentabilidad del H. Ayuntamiento Xalapa (2022 - 2025), para solicitar los permisos de muestreo (visto bueno) dentro de las áreas naturales protegidas (estatales), parques recreativos, calles y avenidas de la ciudad.

8.3 Diseño, selección de los sitios y método de muestreo

El muestreo se realizó a modo de bloques considerando dos tipos de espacios (áreas grises y verdes) dentro del mosaico urbano. Dentro de cada área se designaron dos estaciones de muestreo expuestas sobre el suelo, ambas con cuatro cuadrantes de 2 x 2 m. Los cuadrantes fueron colocados en serie, cada uno durante 60 minutos (es decir, uno por uno hasta cubrir 240 minutos), intercalados con distintos atrayentes (atún y miel) y distanciados aproximadamente 100 metros entre ellos (Figura 1). Los cebos fueron dispuestos en papel blanco (10 x 10 cm) sobre los vértices de los cuadrantes, siendo un total de 32 cebos por las dos estaciones. Los atrayentes fueron retirados en diferentes lapsos de tiempo (05, 15, 30 y 60 minutos). Además, se realizaron videograbaciones para observar y catalogar las

interacciones agresivas. El tiempo de 60 minutos ha sido considerado adecuado para la observación de las respuestas conductuales (Uno *et al.*, 2010).

El criterio principal de los cuadrantes en los espacios grises fue colocarlos sobre el pavimento y alejados de grandes parches de vegetación o puntos de recolección de desechos humanos (basura), ya que representan fuentes de recursos de fácil accesibilidad para las hormigas.

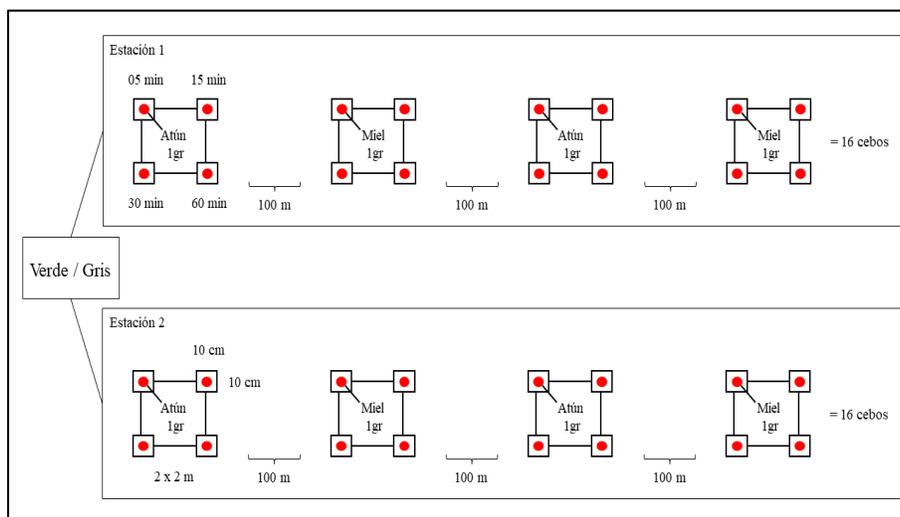


Figura 1. Ejemplificación del diseño de muestreo para cada uno de los sitios de los bloques verde y gris.

En total se muestrearon 16 sitios, ocho verdes (ANP, parques ecológicos y recreativos) y ocho grises (avenidas y calles) con un total de 512 cebos (Tabla 1). Todas las observaciones y colectas fueron realizadas durante la mañana en horarios de 10:00 am – 15:00 pm durante los meses de julio – agosto del 2022.

Tabla 1. Detalle del diseño de muestreo (número de bloques, estaciones, cuadrantes y cebos)				
Bloque		Estaciones por sitio	Cuadrantes	Cebos

	Sitios		1era estación	2da estación	Atún	Miel
Verde (áreas naturales protegida, parques ecológicos y recreativos)	Parque Natura	2	4	4	16	16
	Parque Ecológico "Cerro de Macuiltépetl"	2	4	4	16	16
	Parque Ecológico "El Haya"	2	4	4	16	16
	ANP "Cerro de la Galaxia"	2	4	4	16	16
	Parque Miguel Hidalgo "Los Berros"	2	4	4	16	16
	Parque Ecológico "Los Tecajetes"	2	4	4	16	16
	Parque "Las Alamedas"	2	4	4	16	16
Gris (avenidas y calles)	Parque "Los Pinos"	2	4	4	16	16
	C. Lázaro Cárdenas / C. Ignacio Allende	2	4	4	16	16
	Av. Lázaro Cárdenas / Av. Lázaro Cárdenas	2	4	4	16	16
	Av. Rafael Murillo Vidal / Cto. Presidentes	2	4	4	16	16
	Av. Adolfo Ruiz Cortines / Av. Adolfo Ruiz	2	4	4	16	16
	Av. Lázaro Cárdenas / Av. Justino Sarmiento	2	4	4	16	16
	C. Joaquín Arróniz / Av. del Café	2	4	4	16	16
Av. de la República / Av. de la República	2	4	4	16	16	
Av. Lázaro Cárdenas / Av. Lázaro Cárdenas	2	4	4	16	16	
Totales						
Total bloques	2 (gris: 1 - verde: 1)					
Total sitios	16 (gris: 8 - verde: 8)					
Total estaciones	32 (gris: 16 - verde: 16)					
Total cuadrantes	128 (gris: 64 - verde: 64)					
Total cebos	512 (atún: 256 - miel: 256)					

Posterior al tiempo de exposición, los cebos fueron retirados junto con las hormigas y guardados en bolsas de cierre con alcohol al 70% para su identificación en laboratorio mediante claves taxonómicas como Ants of Costa Rica (Longino, 2010), la base de datos de www.AntWiki.org (2022) y el catálogo fotográfico de www.AntWeb.org (2022).

Posteriormente se realizó una colección entomológica de referencia que fue depositada en el Instituto de Investigaciones Biológicas, Xalapa (IIB-UV).

8.4 Caracterización de los cuadrantes de muestreo

Los cuadrantes se caracterizaron al inicio y al final del muestreo únicamente con lecturas de temperatura ambiental (Kestrel 40008 NV Pocket Weather Tracker) y del suelo (termómetro láser IR SPER SCIENTIFIC 800103) (variables ambientales). También fueron caracterizados con valores de la profundidad de la hojarasca (flexómetro) y, con el apoyo del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) (ver más adelante), se determinó el grado de la cobertura vegetal (variables ecológicas) y construida. En cuanto a las variables antrópicas, cada uno de los cuadrantes se caracterizó con el grado de cobertura construida y mediciones del tránsito peatonal y vehicular. Para estos últimos, se realizó un conteo al comienzo del muestreo de los peatones y vehículos que transitaron cerca del cuadrante durante 10 minutos. Todos los cuadrantes fueron georreferenciados (GARMIN GPSMAP 64s).

Para obtener el NDVI de los cuadrantes de muestreo, se procesó cada uno de los datos de georreferencia mediante la plataforma de imágenes satelitales EOS Data Analytics (www.eos.com/landviewer) con la combinación de bandas ((B8A-B04) / (B8A+B04)) del satélite Sentinel-2. De los valores obtenidos del NDVI que van en un rango de -1 (alta cobertura construida) a 1 (alta cobertura vegetal) y los datos de georreferenciación, se procedió a la construcción de un mapa del sitio de estudio empleando el programa QGIS versión 3.22.14, el cual muestra el contraste de ambas variables ecológicas en los cuadrantes de muestreo. Sin embargo, para evitar la saturación y la sobreposición gráfica de datos, únicamente se utilizaron dos puntos de georreferencia por sitio gris y verde, es decir, un total de 32 puntos (total de las estaciones de muestreo) (Figura 2).

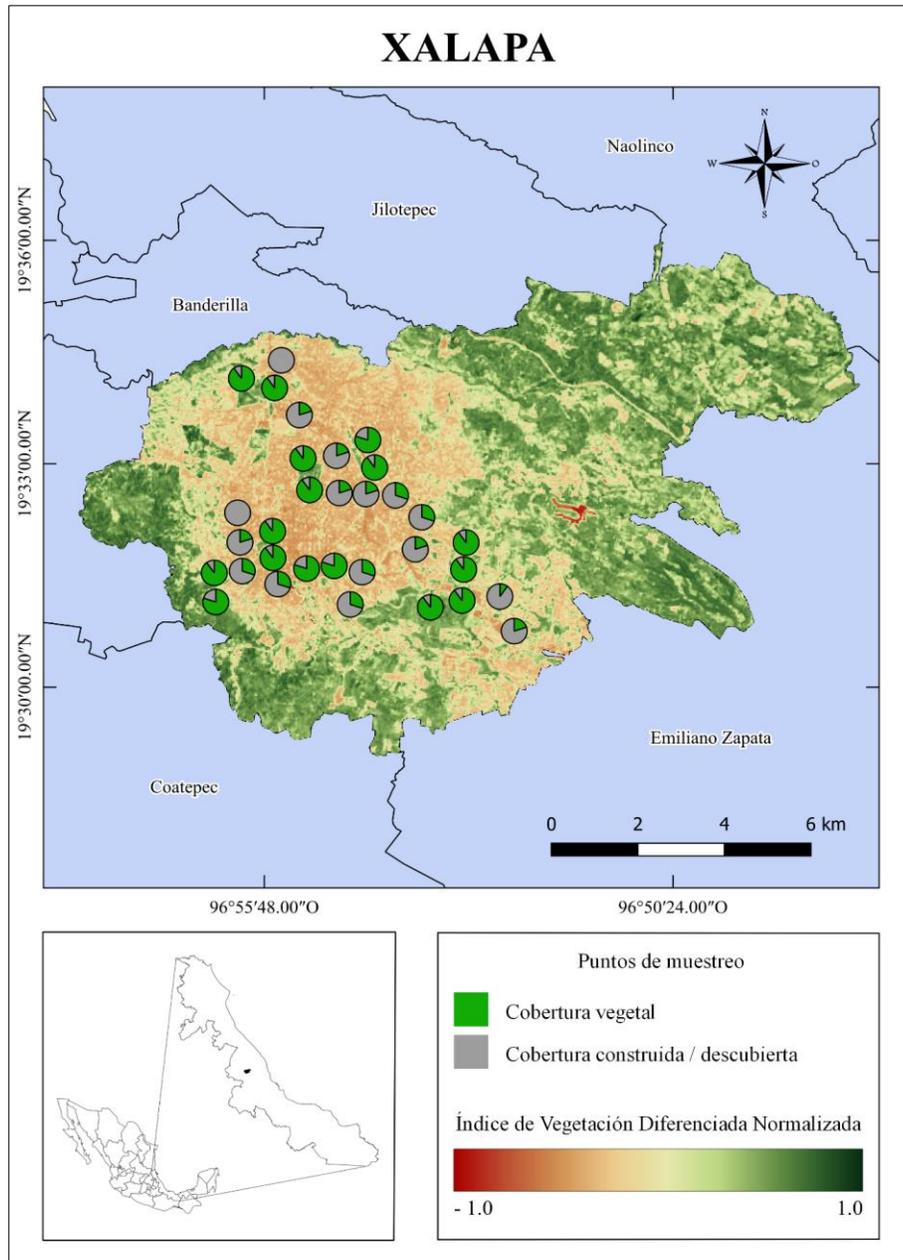


Figura 2. Mapa de la ciudad de Xalapa, Veracruz que señala los 32 sitios de muestreo que indican la variación de la cobertura vegetal y la cobertura construida / descubierta y el NDVI de la superficie (-1 a 1).

9. Análisis de datos

9.1 Efectividad de los cebos

Para analizar la asociación de la efectividad de los cebos (atún y miel) como un atrayente para las hormigas, se aplicó la prueba no paramétrica de Chi-cuadrado de Pearson para añadir información complementaria de las frecuencias observadas.

9.2 Estimación de los índices y análisis estadísticos de la relación entre las estrategias de forrajeo

Para explicar la coexistencia de la comunidad de hormigas del suelo, la literatura ha citado algunos indicadores que señalan las estrategias que las especies emplean en la actividad de forrajeo: el Índice de Habilidad de Descubrimiento (DAI, Discovery Ability Index, por sus siglas en inglés) (Santini *et al.*, 2007; Klunk y Pie, 2021), el Índice de Dominar (DI, Dominance Index, por sus siglas en inglés) (Camarota *et al.*, 2018; Achury *et al.*, 2020) y el Índice de Monopolización (MI, Monopolization Index, por sus siglas en inglés) (Castracani *et al.*, 2014; Antoniazzi *et al.*, 2021).

El DAI define a la especie descubridora como aquella que se alimentó primero del recurso durante el tiempo de observación (05 y 15 minutos). Este índice describe la relación entre el número de veces que el cebo fue descubierto por cada una de las especies, dividido por el valor más alto de los cebos visitados (Parr y Gibb, 2012; Antoniazzi *et al.*, 2021).

Para evaluar la dominancia del recurso, la literatura señala dos vías que indican el control de los recursos: dominar (única especie en el recurso al final del tiempo de observación) (DI, definido como la relación del número de veces que el cebo fue dominado por cada especie, dividido por el valor más alto de los cebos dominados) (Antoniazzi *et al.*, 2021) y monopolizar (ver criterios más adelante). Igual que el estudio desarrollado por Antoniazzi y colaboradores (2021), se consideró omitir el DI, debido a que se encontraron pocas especies dominantes (7) y estas presentaron bajos valores de frecuencia de dominancia. Por el contrario, el número de especies monopolizadoras fue mayor (16) y con valores de

frecuencia de dominancia relativamente altos (Anexo 1). Es por esto que se decidió utilizar el MI (Santini *et al.*, 2007; Parr y Gibb, 2012), este índice describe la relación entre el número de veces que el cebo fue monopolizado por cada una de las especies, dividido por el valor más alto de cebos monopolizados (Castracani *et al.*, 2014; Antoniazzi *et al.*, 2021).

Una especie monopolizadora se define cuando ocurrieron las siguientes condiciones durante el tiempo de observación (30 y 60 min): 1) cuando una única especie permaneció en el cebo con un mínimo de cinco individuos, 2) cuando más de una especie permanecieron en el cebo, la monopolizadora es la especie que presentó el doble de individuos que las otras especies y, 3) cuando más de una especie se quedan en el cebo, las no monopolizadoras ocurren con menos de cinco individuos. Es importante mencionar que para evaluar el MI se realizó un ajuste en la matriz de datos, combinando los valores de frecuencia de dominancia y monopolización.

Para conocer el comportamiento de estos índices se empleó la prueba no paramétrica de coeficiente de correlación de Spearman que analizó la relación y fuerza que existe entre el DAI (variable explicativa) y el MI (variable de respuesta). La relación de estos índices es útil para evaluar las hipótesis de la compensación de descubrir-dominar y la estrategia de descubrir-defender, en función de distintos atrayentes (atún y miel) en las áreas verdes y grises. Esto quiere decir que, una relación positiva apoya la hipótesis de la estrategia de descubrir-defender. En cambio, si la relación es negativa apoya la hipótesis de la compensación de descubrir-dominar (Castracani *et al.*, 2014; Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021; Antoniazzi *et al.*, 2021).

9.3 Estrategias de forrajeo en relación con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas

Se aplicó la prueba de regresión lineal, para analizar la relación entre los índices DAI y MI (variable de respuesta) y las tres variables explicativas de estudio: 1) variables ambientales (temperatura ambiental y suelo), 2) variables ecológicas (cobertura vegetal y profundidad de la hojarasca) y 3) variables antrópicas (cobertura construida, tránsito peatonal y vehicular).

Por otro lado, es importante mencionar que debido a que el alimento no tuvo efecto sobre las variables de interés, los valores de ambos cebos fueron combinados en la matriz de datos. Además, para representar a todas las especies se combinaron los datos de las áreas verdes y grises. Se utilizaron los valores máximos de cada una de las variables estudiadas para señalar la presencia de las especies en actividad de forrajeo cuando las condiciones se mostraron extremas. Por ejemplo, observamos que *Dorymyrmex bicolor* mostró un límite de actividad de forrajeo cuando la temperatura del suelo alcanzó 34 °C, mientras que, *Odontomachus laticeps* fue activa hasta los 20.3 °C. Finalmente, con esta nueva configuración de la matriz de datos, los índices DAI y MI fueron reevaluados nuevamente.

9.4 Estimación del índice de agresividad, análisis de relación entre índices y, análisis de redes

Es importante mencionar que las conductas agresivas ocurrieron en escasos cebos y únicamente fueron observados en las áreas verdes. No obstante, para analizar dichos comportamientos que se encuentran involucrados en la actividad de forrajeo de las hormigas, se empleó el Índice de Agresividad (Aggressive Index, por sus siglas en inglés) (Mottl *et al.*, 2021). Este índice considera cuatro categorías para distinguir las interacciones observadas; 1) Esta categoría describe los comportamientos de reconocimiento-huida. Estos ocurren cuando uno de los individuos se aleja rápidamente después de encontrarse con otra especie, 2) Esta categoría describe la persecución de dos especies después de que los individuos se encuentran (la categoría original “los individuos no cambian de dirección o velocidad después de encontrarse” fue sustituida por la mencionada), 3) El individuo asume posición de ataque o advertencia (movimientos del gáster) después de que las especies se encontraron y, 4) En esta categoría las interacciones son agresivas, ya que hay peleas entre hormigas. Las peleas ocurren cuando un individuo muerde o pica diferentes partes del cuerpo de su oponente. La determinación de cada categoría de los comportamientos se basó en videograbaciones que se realizaron en las áreas verdes y grises durante aproximadamente 40 minutos.

El índice de agresividad se estimó por tipo de atrayente (cebos de atún y miel) y para cada una de las especies, representado por la siguiente fórmula:

$$AI = \sum a_i b_i / T$$

donde a_i es la categoría de interacción, puntuadas en el orden ya mencionado (1-4), b_i es la frecuencia de la interacción y T es el número total de interacciones. Debido a que los valores obtenidos del índice para cada especie se encuentran en diferentes escalas, se procedió a estandarizar estos valores en un rango de 0 - 1 mediante la fórmula representada como:

$$AI \text{ estandarizado} = (x - \min) / (\max - \min)$$

Donde x es el valor del AI no estandarizado, \min es el valor mínimo del AI no estandarizado y \max es el valor máximo del AI no estandarizado. Posterior a la estandarización del AI, se procedió a analizar la relación entre el AI estandarizado por especie (variable de respuesta) y los índices DAI (Índice de Habilidad de Descubrir) y MI (Índice de Monopolización) como variables explicativas. Es importante señalar que se tomaron los valores máximos de los índices DAI y MI de cada especie para representar la máxima actividad de las estrategias de forrajeo y relacionarla con su capacidad de defenderlo agresivamente. Esta relación se estimó mediante la prueba no paramétrica de coeficiente de correlación de Spearman.

Además, para visualizar las interacciones se construyó una red de interacciones donde la fuerza del AI estandarizado es representado de acuerdo con el grosor de la flecha y el número de interacciones es indicado con el tamaño del círculo. Es importante señalar que, para la elaboración del gráfico se realizó un ajuste en la matriz original del índice mencionado, esto consistió en combinar el número de interacciones de las categorías de las especies que interactuaron en ambos cebos. Posteriormente se repitió el procedimiento anterior para obtener el AI y seguidamente el AI estandarizado. Se decidió realizarlo de esta forma debido a que las interacciones agresivas en los cebos fueron muy escasas, e independiente del tipo de recurso. De manera que esta organización de datos facilita la observación gráfica de las interacciones entre las especies que se comportaron agresivas y aquellas que fueron agredidas. Con este ajuste, se observa el número total de interacciones

que empleo cada especie y el número total de las especies con las que interactúan las especies agresoras.

Todos los análisis fueron realizados a través del software de RStudio versión 4.3.0 (Posit team, 2023).

10. Resultados

Se colectaron un total de 5,037 hormigas pertenecientes a cinco subfamilias, 18 especies y 5 morfoespecies (Tabla 2). La subfamilia Myrmicinae fue la más representativa con 8 especies y 4 morfoespecies registradas, además fue la más abundante con 4,457 individuos (88.5 %), seguida de la subfamilia Formicinae con 4 especies y una morfoespecie (9.6 %) y Dolichoderinae con 4 especies (1.9 %). *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804) (Myrmicinae) fue la única especie que se encontró en los 16 sitios de muestreo y su abundancia representó poco más de la mitad (n = 2,994) (59.4%) de todos los individuos colectados. Mientras que *Holcoperona strigata* (Norton, 1868) (n = 1) (Ectatomminae) y *Odontomachus laticeps* (Roger, 1861) (n = 2) (Ponerinae) fueron las especies menos abundantes. De las 19 especies registradas, cuatro se encuentran catalogadas como exóticas: *Cardiocondyla emeryi* (Forel, 1881), *C. minutior* (Forel, 1899), *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802), y *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius, 1793). Estas especies representaron el 8.9% (n = 426) de las hormigas colectadas en este estudio.

Tabla 2. Especies de hormigas, número de individuos colectados y en paréntesis (frecuencia total) registradas en áreas verdes y grises de la ciudad de Xalapa, Veracruz.

Subfamilia	Especie	Gris		Verde		Total (512)
		Atún (128)	Miel (128)	Atún (128)	Miel (128)	
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex bicolor</i> (Wheeler, 1906)	16 (4)	27 (6)	-	-	43 (10)
	<i>Dorymyrmex insanus</i> (Buckley, 1866)	2 (1)	-	-	-	2 (1)
	<i>Linepithema dispertitum</i> (Forel, 1885)	23 (4)	15 (2)	-	-	38 (6)
	<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)	5 (2)	10 (3)	-	-	15 (5)

Ectatomminae	<i>Holcoponera strigata</i> (Norton, 1868)	-	-	-	1 (1)	1 (1)
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1 (Forel, 1893)	18 (4)	23 (6)	-	-	41 (10)
	<i>Camponotus planatus</i> (Roger, 1863)	-	13 (4)	-	-	13 (4)
	<i>Nylanderia austroccidua</i> (Trager, 1984)	-	-	7 (3)	6 (6)	13 (9)
	<i>Nylanderia bourbonica</i> (Forel, 1886)	-	-	5 (4)	2 (2)	7 (6)
	<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	194 (16)	180 (18)	23 (8)	12 (8)	409 (50)
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Forel, 1881)	-	1 (1)	-	-	1 (1)
	<i>Cardiocondyla minutior</i> (Forel, 1899)	-	1 (1)	-	-	1 (1)
	<i>Monomorium ebeninum</i> (Forel, 1891)	49 (7)	47 (6)	-	-	96 (13)
	<i>Pheidole bilimeki</i> (Mayr, 1870)	44 (6)	52 (8)	44 (6)	106 (4)	246 (24)
	<i>Pheidole</i> cf. <i>Nubicola</i> (Wilson, 2003)	-	-	155 (18)	332 (20)	487 (38)
	<i>Pheidole harrisonfordi</i> (Wilson, 2003)	-	-	30 (3)	24 (2)	54 (5)
	<i>Pheidole insipida</i> <i>26</i> <i>insipida</i> (Forel, 1899)	-	-	170 (17)	149 (13)	319 (30)
	<i>Pheidole</i> sp. 1	-	-	45 (8)	63 (4)	108 (12)
	<i>Pheidole</i> sp. 2	-	-	34 (5)	39 (6)	73 (11)
	<i>Pheidole</i> sp. 3	-	-	9 (1)	3 (3)	12 (4)
	<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	326 (27)	348 (30)	1188 (51)	1132 (50)	2994 (158)
	<i>Solenopsis</i> sp. 1	1(1)	1 (1)	17 (4)	43 (3)	62 (9)
Ponerinae	<i>Odontomachus laticeps</i> (Roger, 1861)	-	-	-	2 (2)	2 (2)
Número de individuos		427	642	1997	1971	5037

En general, observamos una mayor visita de hormigas forrajeras en los cebos de miel que fueron ubicados en el suelo de las áreas verdes. Por otro lado, al observar la composición de especies en las cuatro condiciones de muestreo, es decir, dos tipos de área (verde y gris) y dos tipos de cebo (atún y miel); notamos que la presencia de las especies en los distintos lapsos de tiempo (05, 15, 30 y 60 min) fue similar en una misma área de muestreo (gris y verde). Todo lo contrario, ocurre cuando se compara la presencia de las hormigas entre áreas, lo que distingue notablemente el recambio de algunas especies. Es decir, se observó un mayor número de especies en las áreas verdes (16) que en las áreas grises (12). Siendo la condición verde-miel, la que atrajo un número alto de especies (16) (Figura 3). Además, encontramos

que *S. geminata* incrementó su abundancia gradualmente comparada con las demás especies desde que inició y finalizó el tiempo de muestreo, destacando este aumento en el área verde. También se observaron algunas especies que solo estuvieron en un solo lapso de tiempo y con baja abundancia (Figura 3, señalados por un solo punto). Esto posiblemente puede tratarse de la presencia de individuos que coincidieron en su trayectoria justo cuando se ofrecieron los atrayentes.

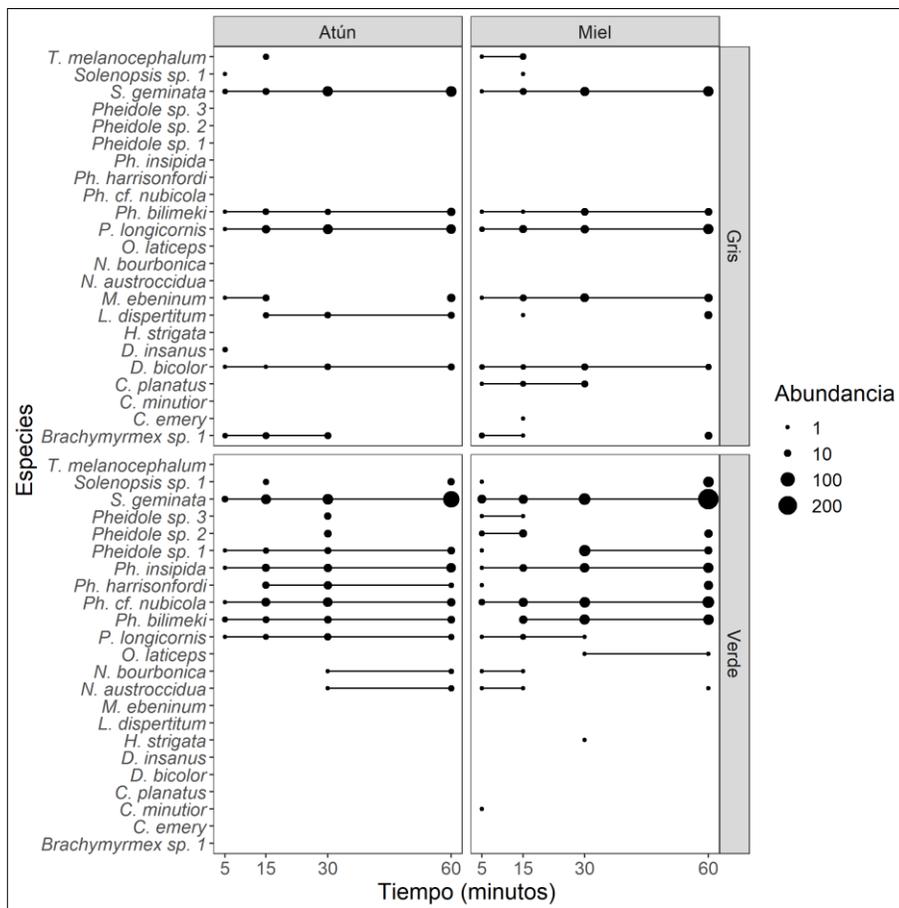


Figura 3. Presencia y abundancia de las especies de hormigas durante los tiempos de exposición en los cebos de atún y miel situados en las áreas verdes y grises.

10.1 Efectividad de los atrayentes

Al analizar si el uso de cebos de atún y miel fueron atrayentes efectivos para las hormigas en las áreas de muestreo, se encontró una asociación significativa en tres condiciones de muestreo, entre el número de cebos visitados respecto a los que no fueron visitados. Así que, en el área gris la diferencia únicamente se encontró en el cebo de miel. En tanto que, en el área verde las diferencias se encontraron para ambos tipos de cebos (Figura 4).

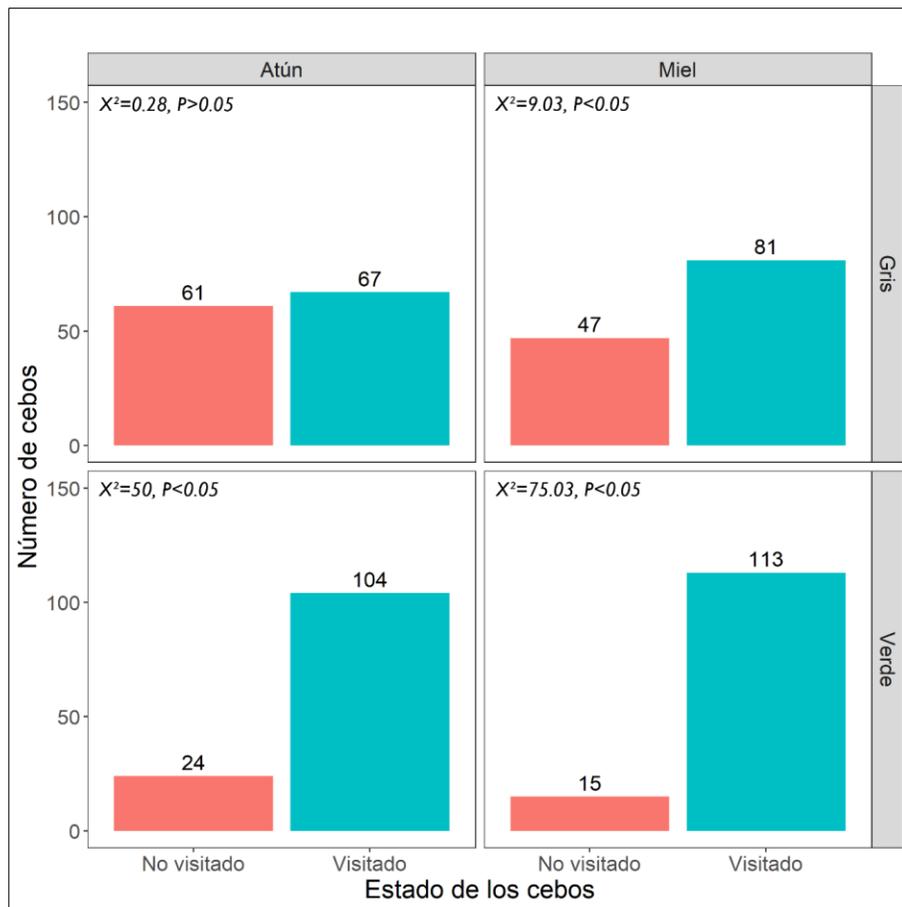


Figura 4. Número de cebos visitados y no visitados en cebos de atún y miel en áreas verdes y grises.

10.2 Estrategias de forrajeo de la comunidad de hormigas del suelo

Se encontró una relación positiva entre el Índice de Habilidad de Descubrimiento (DAI) y el Índice de Monopolización (MI) de las especies de hormigas en las cuatro condiciones de área de muestreo y cebo (Figura 5). Estas relaciones indican la tendencia de las especies de dominar un recurso posterior a su descubrimiento. La especie *S. geminata* (Fabricius, 1804) mostró el valor más alto en el DAI y MI.

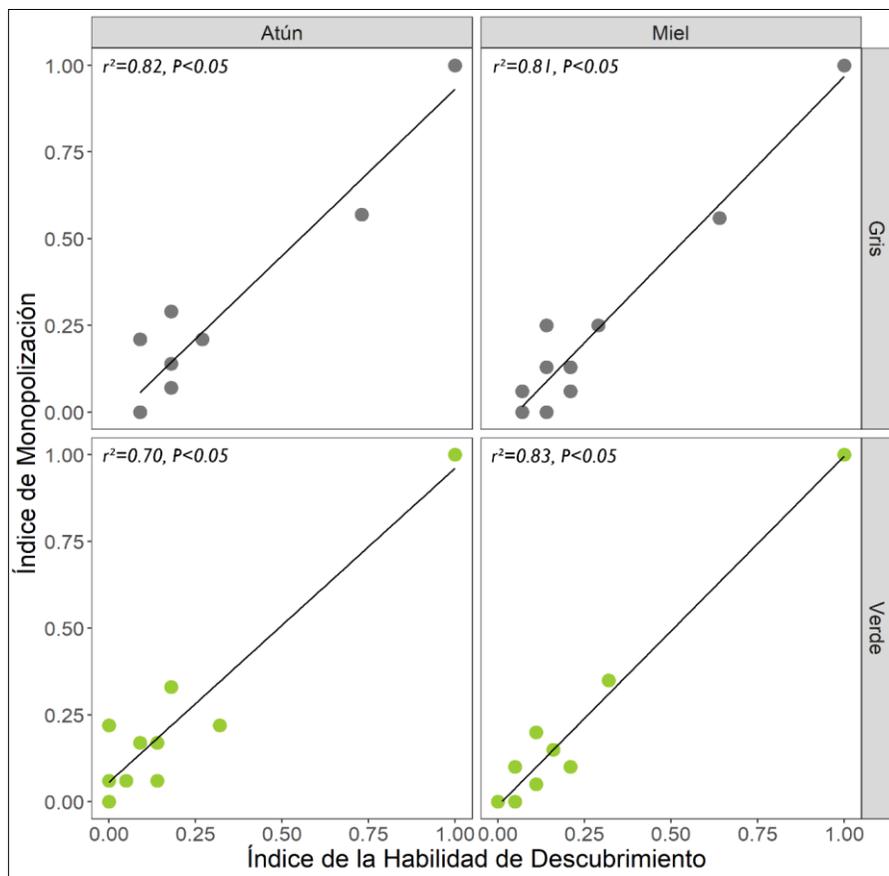


Figura 5. Relación entre el índice de habilidad de descubrimiento y el índice de monopolización de las especies (en color gris y verde respecto al tipo de cobertura) de hormigas que descubrieron y dominaron los cebos de atún y miel en las áreas grises y verdes.

10.3 Estrategias de forrajeo de acuerdo con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas

Al analizar cuáles fueron los factores que influyeron en las estrategias de forrajeo que son expresadas mediante los índices DAI y MI, se encontró que la profundidad de la hojarasca (factor ecológico) y el tránsito peatonal (factor antrópico) fueron las que presentaron una relación positiva significativa (Figura 6 y 7).

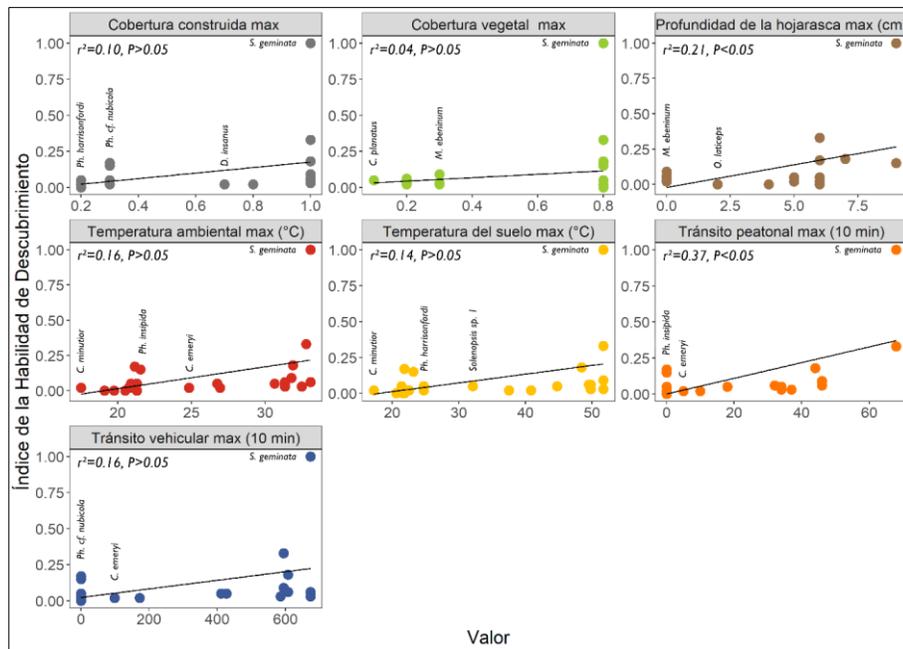


Figura 6. Relación del índice de habilidad de descubrimiento de las especies de hormigas entre las variables ambientales, ecológicas y antrópicas. Las especies representadas en los gráficos ilustran los valores mínimos y máximos de actividad de forrajeo de las especies respecto a sus áreas de muestreo. Es decir, se muestra la composición de especies de las áreas verdes cuando los valores de las variables fueron bajos o nulos y las especies de las áreas grises cuando los valores fueron altos; con excepción de los factores de cobertura vegetal y la profundidad de la hojarasca, donde la composición de hormigas de las áreas verdes se sitúa con valores elevados y la composición de hormigas de las áreas grises se registra con valores menores.

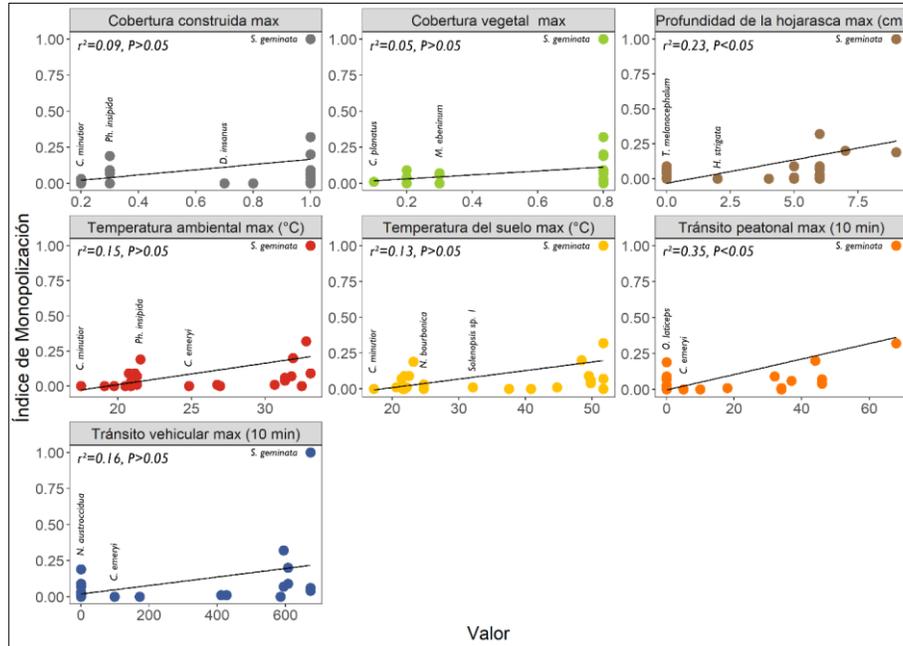


Figura 7. Relación del Índice de Monopolización de las especies de hormigas entre las variables ambientales, ecológicas y antrópicas. Las especies representadas en los gráficos ilustran los valores mínimos y máximos de actividad de forrajeo de las especies respecto a sus áreas de muestreo. Es decir, se muestra la composición de especies de las áreas verdes cuando los valores de las variables fueron bajos o nulos y las especies de las áreas grises cuando los valores fueron altos; con excepción de los factores de cobertura vegetal y la profundidad de la hojarasca, donde la composición de hormigas de las áreas verdes se sitúa con valores elevados y la composición de hormigas de las áreas grises se registra con valores menores.

10.4 Respuestas de conductas de interferencia (interacciones agresivas entre hormigas)

Cuando evaluamos el Índice de Agresividad (AI estandarizado) correspondiente al tipo de atrayente en función de los índices DAI y MI, se encontró que la condición verde-miel en la relación entre AI y MI, fue la que presentó una relación positiva y significativa (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de coeficiente de correlación y probabilidad del AI estandarizado en función de los indicadores DAI y MI.

Condición de muestreo	Índice	S	P	r^2

verde – atún – AI estandarizado	DAI	14	> 0.05	- 0.4
	MI	14	> 0.05	- 0.4
verde – miel – AI estandarizado	DAI	7.7206	> 0.05	0.77
	MI	3.6029	< 0.05	0.89

Finalmente, al comparar los valores del AI estandarizado entre las interacciones de las especies encontramos que *Pheidole insipida* tuvo interacciones con mayor número de especies (4), con valores de agresividad moderados (0.44, 0.67) y altos (0.8, 1), a pesar de mostrar un total de interacciones moderadamente altas (19) (Tabla 4 y Figura 8).

Tabla 4. Valor del AI por cada interacción

Agresora	Agredida	AI_stand	Total de interacciones
<i>Ph. cf. nubicola</i>	<i>P. longicornis</i>	0.65	23
	<i>Pheidole</i> sp. 6	0.67	
<i>Ph. insipida</i>	<i>S. geminata</i>	0.88	19
	<i>Nylanderia</i> sp. 1	0.67	
	<i>Pheidole</i> sp. 4	0.44	
	<i>Pheidole</i> sp. 5	1.00	
<i>Pheidole</i> sp. 4	<i>Ph. insipida</i>	0.00	1
<i>Pheidole</i> sp. 6	<i>Ph. cf. nubicola</i>	0.22	6
<i>Pheidole</i> sp. 7	<i>Pheidole</i> sp. 6	0.67	2
	<i>Ph. cf. nubicola</i>	1.00	

<i>P. longicornis</i>	<i>Ph. cf. nubicola</i>	0.22	10
	<i>Myrmicinae sp. 1</i>	0.00	
	<i>O. laticeps</i>	0.33	
<i>S. geminata</i>	<i>P. longicornis</i>	0.67	39
	<i>Ph. cf. nubicola</i>	0.50	
	<i>Ph. insipida</i>	0.55	

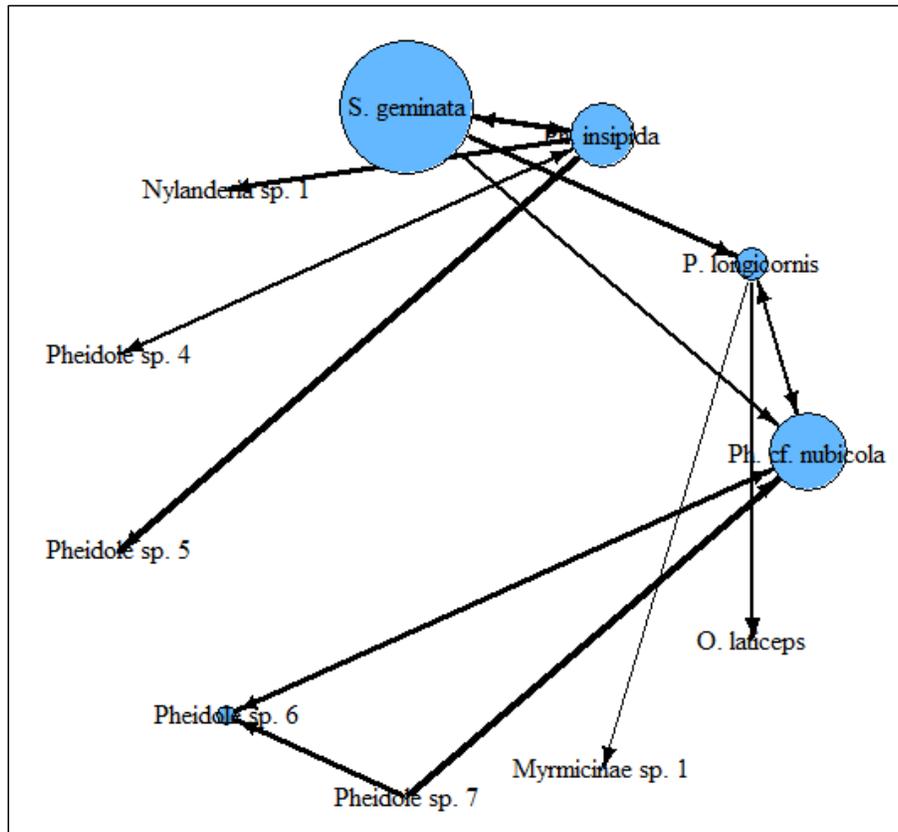


Figura 8. Red de interacciones entre las especies de hormigas. El tamaño del círculo representa el total de las interacciones y el grosor de las flechas la fuerza del AI estandarizado (valores que se muestran en la tabla 4).

11. Discusión

11.1 Estrategias de forrajeo de la comunidad hormigas del suelo

En este estudio mostramos un método novedoso que consiste en el uso de cuadrantes y cebos retirados en diferentes lapsos de tiempo (05, 15, 30 y 60 min) para la observación de las estrategias de forrajeo de las hormigas por el alimento. Los resultados obtenidos en este estudio muestran un patrón similar al encontrado en el estudio de Dáttilo y MacGregor-Fors (2021) para la comunidad del suelo en Xalapa. En acuerdo con estos autores, ~~resortes~~ también rechazamos la hipótesis sobre las estrategias de forrajeo de la compensación de descubrir-dominar los recursos (Fellers, 1987), pero ~~apoyamos~~ ~~ceptamos~~ la hipótesis de descubrir-defender como la estrategia de forrajeo que las hormigas emplean durante el día en un ambiente dinámico como lo es la ciudad de Xalapa, Veracruz. Cabe resaltar que, la hipótesis de descubrir-defender se comporta como una relación estadísticamente positiva entre las estrategias de forrajeo de descubrir y monopolizar (Camarota *et al.*, 2018; Antoniazzi *et al.*, 2021). Investigaciones recientes tampoco han encontrado evidencia que sustenten la hipótesis de la compensación de descubrir-dominar (Calcaterra *et al.*, 2016; Camarota *et al.*, 2018; Castillo-Guevara *et al.*, 2019; Klunk y Pie, 2021). Por lo tanto, no parece mostrar un papel importante en el ensamblaje de hormigas. Es relevante mencionar que, cuando se trata de interpretar ensamblajes locales de hormigas, estos son analizados mediante compensaciones ecológicas que pretenden describir la manera en que las especies compiten por los recursos, enfrentan las perturbaciones, interaccionan con demás especies y su entorno. De manera que, el resultado de las compensaciones será el reflejo de su rendimiento (Antoniazzi *et al.*, 2021; Gibb *et al.*, 2022).

Los datos obtenidos en las áreas grises y verdes señalan que las especies que alcanzan valores altos en el rendimiento de descubrir alimentos también tienen una eficiente habilidad de monopolizarlos, ya sean recursos con propiedades proteicas (atún) o ricos en carbohidratos (miel). Aunque las cuatro condiciones de muestreo (dos tipos de área y dos tipos de cebo) denotan fuertes relaciones positivas, también muestran una tendencia similar, este hecho puede indicar poca rotación de especies en las áreas de muestreo y los recursos ofrecidos (Camarota *et al.*, 2018; Dáttilo y MacGregor-Fors, 2021). Además, el control de ambos

recursos puede reflejar la presencia de especies con colonias que predominan numéricamente y con actividad de búsqueda de alimento prolongada, por lo que ambos factores pueden estar relacionados con impulsar a la misma especie a descubrir y monopolizar recursos eficientemente (Cerdá *et al.*, 2013; Camarota *et al.*, 2018).

En ~~Con~~relación ~~a~~con lo anterior, en este estudio se observó que la especie *Solenopsis geminata* (nativa) respondió positivamente en las áreas verdes y áreas antropizadas con valores máximos en las pruebas de rendimiento (DAI: 1.0, MI: 1.0), evidenciando la estrategia de descubrir-defender. Por el contrario, se pensaría que los bajos valores en las pruebas de rendimiento ~~las demás especies urbanas~~ que mostraron las demás especies urbanas ~~bajos valores en las pruebas de rendimiento~~, se deben a la presencia de colonias numéricamente pequeñas o que están en crecimiento por el poco tiempo de ser fundadas, o incluso que se trata de especies que evitan las interacciones directas con otras (Cerdá *et al.*, 2013), pero logran alcanzar un óptimo de alimentación durante el tiempo que forrajean antes de ser desplazadas por especies competitivamente superiores (Camarota *et al.*, 2018). Es así, ~~como que~~ la habilidad de llegar primero a los recursos otorga una ventaja competitiva a las especies que no presentan morfología especializada y respuestas colectivas para la defensa (Camarota *et al.*, 2018). No obstante, para el caso de las especies agresivas que tienen colonias en crecimiento, se pensaría que el alimentarse primero de los recursos es una estrategia que evita la pérdida de individuos por competencia directa con especies que presentan colonias maduras (numerosas).

Aunque nuestro estudio no se enfocó en el impacto de las hormigas invasoras, es de destacar que *Paratrechina longicornis* (exótica), también evidencia la estrategia de descubrir-defender. Esta especie se posiciona en segundo lugar con valores moderadamente altos como descubridora y monopolizadora de recursos en las áreas grises (atún: 0.73, 0.57; miel: 0.64, 0.56, respectivamente). Lo que sugiere que, conforme la transformación del paisaje urbano continúe en aumento como resultado de los intereses comerciales y sociales del humano, la estrategia de descubrir-defender por hormigas será más evidente por especies invasoras que logran favorecerse de estos cambios, lo que conduce a la alteración del ensamblaje de las especies nativas (Holway *et al.*, 2002; Bertelsmeier *et al.*, 2015) y la pérdida de la biodiversidad en general (Jetter *et al.*, 2002). Cabe destacar que, *S. geminata* es

la única especie que evita que las poblaciones de *P. longicornis* logren monopolizar los recursos sobre la comunidad de hormigas del suelo, debido al comportamiento invasivo que expresa. No solo con hormigas e invertebrados, también con otros grupos de vertebrados (aves y reptiles) (Rodríguez-de León *et al.*, 2023).

Un aspecto importante que ha sido señalado acerca de la coexistencia local de especies tanto de la comunidad de hormigas arbóreas como del suelo argumenta que, la hipótesis de descubrir-dominar se trata más de una excepción que de una regla. Es decir, dicha compensación depende más de condiciones particulares (Parr y Gibb, 2012; Klunk y Pie, 2021) como la presencia de enemigos especializados (parasitoides) (Cerdá *et al.*, 2013), la preferencia del horario del día para forrajear (Adler *et al.*, 2007), la tolerancia a temperaturas moderadamente altas (Bestelmeyer, 2000; Castillo-Guevara *et al.*, 2019), estructura de la vegetación (Cerdá *et al.*, 2013; Castracani *et al.*, 2014) o el rol de los hábitos de alimentación relacionados con las especies (Antoniazzi *et al.*, 2021). Por lo anterior, se ha sugerido que el análisis de coexistencia en panoramas de escala superior a la local también puede ayudar a explicar estos ensamblajes (Klunk y Pie, 2021).

11.2 Estrategias de forrajeo de acuerdo con las variables ambientales, ecológicas y antrópicas

Contrastando nuestra predicción (se espera una relación negativa entre las estrategias de forrajeo utilizadas por las hormigas y las variables ambientales: temperatura ambiental y del suelo; ecológicas: cobertura vegetal y profundidad de la hojarasca; y antrópicas: cobertura construida, tránsito peatonal y vehicular; que condicionan los sitios donde habitan), se ha mencionado que, para que la compensación de descubrir-dominar pueda cumplirse, esta debe depender de la variable a explorar (Cerdá *et al.*, 2013; Klunk y Pie, 2021). No obstante, nuestro estudio muestra evidencia por primera vez del rechazo de dicha compensación y [apoya ~~eepta~~](#) la estrategia de descubrir-defender por las hormigas del suelo en la ciudad al mostrar relaciones que, aunque fueron débiles, son positivas. Esto, de acuerdo con el análisis entre las estrategias de forrajeo y las variables ambientales, ecológicas y antrópicas,

exceptuando los factores de cobertura vegetal y construida que ya han sido analizados en el contexto urbano para las hormigas del suelo (Dáttilo y MacGreggor-Fors, 2021).

En un panorama general se conoce que, la composición de hormigas del suelo de la ciudad de Xalapa es explicada por el tipo de área donde habitan, debido al notable recambio de especies que posibilita la agregación de dos grupos tolerantes a las condiciones que son dadas por sus respectivas áreas (figura 6 y 7). Tal parece que las especies del área verde (8) son sensibles a los cambios ambientales, ecológicos y antrópicos, mostrando muy poca tolerancia al incremento de las variables de interés. Mientras que, las especies del área gris (11) mostraron una gama de tolerancia cuando las variables suponen fueron extremas. Y solo cuatro son compartidas, lo que sugiere que estas especies han desarrollado tolerancia a las perturbaciones del hábitat por la actividad humana.

Por otro lado, se pensaría que particularmente la complejidad del hábitat como las variables ambientales, ecológicas y antrópicas participan como modulador en el ensamblaje de las hormigas del suelo en la ciudad al tener un efecto directo sobre sus estrategias de forrajeo (Byrne, 2007; Cerdá *et al.*, 2013; Lowry *et al.*, 2012). Sin embargo, nuestros resultados no muestran suficiente evidencia, ya que solo la profundidad de la hojarasca y el tránsito peatonal mostraron un efecto significativo sobre las estrategias de descubrir y monopolizar los recursos. Por ejemplo, Klunk y Pie (2021) señalan que, la cobertura de la hojarasca puede dificultar el movimiento y dirección de las hormigas para descubrir y monopolizar alimentos. En cambio, nuestras observaciones muestran resultados contrarios. Deducimos que la hojarasca ofrece los suficientes recursos (alimento y anidación) para otros artrópodos que las hormigas pueden aprovechar como alimento. En el caso de las áreas grises, el tránsito peatonal en las aceras puede impulsar la disponibilidad de los alimentos que son situados en el suelo directa o indirectamente por los humanos mientras transitan en estos espacios. [En ~~Con~~-relación a-con](#) la idea anterior, se ha reportado que las hormigas urbanas utilizan los recursos que son desechados al suelo por los humanos (Youngsteadt *et al.*, 2014; Penick *et al.*, 2015). De manera que, en ambas situaciones, la disponibilidad de los recursos alimenticios puede estar favoreciendo las estrategias de forrajeo de las hormigas independientemente de la propiedad (proteína o carbohidratos).

Es de señalar que, de acuerdo con la variación de las condiciones ambientales de la ciudad, se especuló que la temperatura tendría un papel fundamental para la actividad de forrajeo de las hormigas, debido a que los artrópodos son sensibles a cambios físicos, principalmente la temperatura y humedad (Byrne, 2007; Cerdá *et al.*, 2013). Sin embargo, los resultados encontrados no arrojaron diferencias significativas en la relación de las estrategias de forrajeo y la temperatura ambiental y del suelo. Esto podría deberse a que las especies se encontraron en sus rangos de temperatura adecuados (10 – 45 °C) para la actividad de forrajeo, tal como sugiere Cerdá y colaboradores (2013), como una generalidad de tolerancia térmica para todas las hormigas. Aunque también fueron observadas en actividad de forrajeo por arriba de estos rangos de temperatura en el suelo (>50° C), lo que sugiere el desarrollo de tolerancia térmica dentro de la ciudad. Pero nuevamente, la diferencia se observa en el cambio de la composición de especies de acuerdo con sus áreas de anidación (Figura 6 y 7).

11.3 Respuestas de conductas de interferencia (interacciones agresivas entre hormigas)

El disturbio antropogénico modifica la heterogeneidad del hábitat, alterando y reduciendo las interacciones, en especial las interacciones competitivas entre las especies de hormigas (Parr y Gibb, 2012; Cerdá *et al.*, 2013; Castracani *et al.*, 2014; Achury *et al.*, 2020), tal como fue observado en este estudio. Contrario a nuestra predicción (las interacciones agresivas entre las especies en las áreas grises son más evidentes como resultado del recurso temporalmente limitado), no encontramos evidencia de interacciones de interferencia en estos espacios, si bien, estas fueron observadas en las áreas verdes, pero fueron muy escasas. Observaciones similares fueron registradas por Dáttilo y MacGregor-Fors (2021). Además, Camarota y colaboradores (2018), han señalado que, las interacciones competitivas son restringidas para las hormigas arbóreas, debido al reducido espacio entre las conexiones lineales (ramas) de las copas de los árboles, en comparación con el extenso espacio que las hormigas del suelo disponen para desplazarse. Por lo que, se pensaría que esto también puede ocurrir en los ambientes urbanos, ya que las interacciones agresivas observadas en este estudio pudieron

ser [resultado de](#) la coincidencia aparente de la disponibilidad del recurso cerca de sus áreas de anidación.

Cuando analizamos a detalle el AI de estas especies, encontramos que *S. geminata* a pesar de rechazar la compensación de descubrir-dominar, no mostró los valores más altos de agresividad, sino, valores medios en cebos de atún (0.39) y miel (0.42). Parece ~~ser~~ que el comportamiento competitivo de esta especie implica el reclutamiento numeroso de individuos (explotación); por lo que la agresividad podría ser una estrategia costosa cuando los recursos son de tamaño pequeño (Tanner, 2008). Por otro lado, *Pheidole insípida* mostró valores altos en ambos recursos (0.49 y 0.75 respectivamente) a pesar de registrar valores de bajo descubrimiento y monopolización. Esto podría ser explicado, principalmente por la característica de este género, que es descrita como altamente agresiva y con una casta diferenciada y especializada para la defensa (soldados).

Siguiendo la definición de Cerdá y colaboradores (2013), sugerimos que *S. geminata* es una especie ecológicamente dominante sobre la comunidad de hormigas del suelo en un ambiente urbano como la ciudad de Xalapa. Se trata de una especie que alcanzó a monopolizar la mayoría de los cebos, lo que refleja su alta frecuencia de ocurrencia sobre los alimentos. Sin embargo, esto podría ser controversial, ya que no se observó dominancia conductual (exclusión por agresión hacia otras especies en el cebo) por esta especie, pero se observó dominancia numérica (abundancia de individuos) y la expresión de otro comportamiento como el de uso-partícula (recubrimiento del alimento con pequeñas fracciones de hojas, ramas o rocas) por el uso del recurso (Avila-Núñez, 2023).

~~En~~ [Con](#)relación ~~con~~ [a](#) lo anterior, nuestros resultados concuerdan con la idea de Jayatilaka ~~y colaboradores et al.~~ (2011), donde señalan que las hormigas que habitan en espacios con menor estrés generalmente son competitivas. En cambio, en las áreas de mayor estrés algunas especies muestran tolerancia térmica a temperaturas altas que, aunque rara vez se alimentan cerca de sus límites térmicos, pueden verse obligadas a esta condición como ventaja de la respuesta de explotación. Esto conduce a la idea de la adaptación de las hormigas a las temperaturas cálidas como respuesta de evasión a la competencia agresiva por otras especies que toleran temperaturas templadas (Bestelmeyer, 2000). De manera que, la dominancia conductual

(agresiones) parece no tener un efecto sobre la competencia de hormigas por alimento en este estudio (Cerdá *et al.*, 2013).

11.4 Perspectiva integrativa

Recientemente la entomología ha propuesto una serie de temas que deben ser tratados integralmente como resultado de la creciente urbanización en todo el mundo. Tópicos que son abordados desde la preocupante pérdida de la diversidad de los insectos y responden las preguntas ¿por qué estos animales tan pequeños son funcionalmente importantes para los ecosistemas y por qué los humanos dependemos de ellos? Estos temas se categorizan en: 1) investigación fundamental, 2) impactos antropogénicos y conservación, 3) usos, servicios ecosistémicos y perjuicios y, 4) colaboración, compromiso y formación (Luke *et al.*, 2023).

Paralelo a esta propuesta, también surge la iniciativa de preservar la diversidad de insectos al conectar la investigación en biología de la conservación de insectos con la investigación de ciencias sociales. Esta propuesta postula un marco teórico educativo nombrado Acción de Competencia para la Conservación de Insectos (ACIC) que supone ir más allá de la educación ambiental, es decir, trabajar no solo desde la cuestión de la sensibilización o perspectiva de las personas, ~~ya~~ ya que la educación ambiental basada en la transferencia de conocimiento ocasionalmente alcanza la meta deseada (Lampert *et al.*, 2023). Por ~~ello, que~~ investigar indirectamente la respuesta de los insectos frente a las adversidades estresantes que son generadas por la antropización del hábitat natural y las actividades humanas dentro de estos espacios también es importante. ~~Siendo e~~Esta, ~~es~~ es una manera de involucrar a la sociedad y determinar el efecto sobre los comportamientos de los organismos, sus interacciones con otras especies y su entorno. En nuestro caso, fue evaluar las respuestas de forrajeo y conductuales de las hormigas por el alimento en un ambiente urbano.

En las ciudades, se requiere más que sólo educación que reconozca el valor de los insectos en la ciudad, ~~es~~ es decir, trascender un cambio cultural donde las especies deban ser consideradas parte integral del ecosistema urbano y no como un problema. Además, hay que enfatizar que las ciudades dependen de la fauna urbana para algún tipo de servicio

ecosistémico. Tal como se ha detallado anteriormente, los insectos como las hormigas que, a menudo son consideradas plagas, contribuyen con la eliminación de residuos humanos (Youngsteadt *et al.*, 2014) y el reciclaje de nutrientes (Alonso, 2010). Siendo poco reconocido el papel de estos animales como proveedores de servicios ecosistémicos (Soulsbury y White, 2015).

En una sociedad cada vez más urbana, se reconoce que los seres humanos se están alejando del entorno natural, por lo que es importante promover el cambio de las perspectivas y los comportamientos de las personas hacia los insectos en la ciudad, ya que la manifestación de los pensamientos sobre sus acciones refleja la presencia o ausencia de las especies (Morzillo *et al.*, 2014). Actualmente ha surgido evidencia de que las interacciones entre las personas (por ejemplo, observación de especies, actitudes hacia especies en particular, entre otras) y la vida silvestre en las ciudades forman la base de motivaciones que proporcionan beneficios positivos en materia de salud mental y emocional, y pueden conducir a una mejor relación entre las especies y los humanos (Soulsbury y White, 2015).

12. Conclusión

Los resultados sugieren que la compensación de descubrir-defender es la estrategia social de forrajeo que las hormigas del suelo emplean frecuentemente en el ambiente urbano de Xalapa, Veracruz. Nuestro estudio proporciona evidencia de que el tipo de cobertura (gris y verde) afecta la composición de las hormigas, por lo que las variables de cada espacio influyen para estructurar la comunidad. Además, se determinó que las variables ambientales, ecológicas y antrópicas no están relacionadas con la compensación de forrajeo de descubrir-dominar. Pero evidenciamos que la estrategia de descubrir-defender se relaciona significativamente con las variables de la profundidad de la hojarasca y el tránsito peatonal, como escenario que promueve la coexistencia de las hormigas urbanas por la repartición espacial y temporal de los alimentos en sus respectivas áreas de distribución (gris y verde). Por otro lado, determinamos que las interacciones agresivas no tienen un efecto sobre el control del recurso, más bien, parece ser que las especies acceden exitosamente a ellos mediante el reclutamiento numérico de obreras (explotación).

En general, nuestro estudio muestra avances novedosos en la comprensión de los mecanismos de la actividad de forrajeo a través de compensaciones ecológicas que explican la dinámica de coexistencia de las hormigas en un ambiente urbanizado. Mostramos por primera vez el efecto de las variables ambientales, ecológicas y antrópicas sobre las estrategias de forrajeo de las hormigas en un ambiente urbano. Así como la relación de estas actividades de forrajeo con las interacciones agresivas.

~~Nosotros~~ Reconocemos que este estudio se centra en un contexto integral, donde la dinámica de la sociedad está relacionada de manera indirecta, es decir, con la transformación del paisaje natural por el urbano y en conjunto con las actividades del ser humano dentro y fuera de estos espacios, emergen una serie de factores ambientales, ecológicos y antrópicos que afectan los cambios comportamentales de las especies animales y, por ende, las interacciones con las demás especies con las que comparten el hábitat, incluyendo interacciones directas e indirectas con el ser humano.

Futuros estudios

Sugerimos que para detallar el efecto de las variables sobre las estrategias de forrajeo y las interacciones agresivas, particularmente la temperatura del ambiente y suelo (factores determinantes de la actividad de forrajeo), es importante ampliar los criterios de observación. Esto es debido a que nuestro estudio solo muestra una fracción de tiempo de la actividad de forrajeo de las especies en el día, lo que podría representar un sesgo para la comprensión de la estructura de la comunidad de hormigas del suelo en la ciudad. También sugerimos disponer el alimento por tiempos de exposición más prolongados para la observación de las interacciones agresivas de las especies. Ya que, contrario a lo mencionado por Uno ~~y~~ [colaboradores et al.](#) (2010), en este estudio, el tiempo de exposición del cebo por una hora ~~pudo no fue ser~~ [pudo no fue ser](#) suficiente para la observación de dicho proceso competitivo.

Además, en una breve exploración relacionada con el largo (tamaño) y el número de especies de hormigas, encontramos tres tamaños de cuerpo: 0.2 mm (10), 0.5 mm (12) y 2.0 mm (1). Al realizar una observación comparativa entre los tamaños y las especies que descubrieron y monopolizaron los recursos, reconocimos que, en general, la mayor parte de las especies de tamaño pequeño y mediano tienen la habilidad de descubrir y monopolizar

cebos con abundancias relativamente altas. Mientras que la especie de mayor tamaño solo fue descubridora con muy baja frecuencia. Esta cuestión parece depender más de las características morfológicas de cada especie, por lo que sugerimos analizar con mayor detalle la relación del tamaño de los individuos y las estrategias de forrajeo para determinar si estas características influyen entre la estructuración de la comunidad de hormigas del suelo en los ambientes urbanos.

Referencias

- Achury, R., Chacón de Ulla, P., Arcila, A., & Suarez, V. A. (2020). Habitat disturbance modifies dominance, coexistence, and competitive interactions in tropical ant communities. *Ecological Entomology*, *45*, 1247–1262. <https://doi.org/10.1111/een.12908>
- Adler, F. R., LeBrun, E. G., & Feener, D. H. Jr. (2007). Maintaining diversity in an ant community: modeling, extending, and testing the dominance-discovery trade-off. *The American Naturalist*, *169*, 323–333.
- Alonso, L. E. (2010). Ant Conservation: Current Status and Call to Action. En Lach, L., Parr, L. C., & Abbott, L. K. (Eds.), *Ant Ecology* (págs. 59-74). United states: Oxford University Press Inc.
- 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. <http://doi.org/10.1093/beheco/ab054>
- AntWeb. Version 8.76.4. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 2022.
- AntWiki. <https://www.antwiki.org>. Accessed 2022.
- Arcila C. A. M., & Lozano-Zambrano, F. H. (2003). Hormigas como herramienta para la bioindicación y monitoreo. En Fernández, F. (Eds.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (159-166). Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Avila-Núñez, J. L. (2023). Ants foraging in sidewalks: particle-use behavior of the fire ant *Solenopsis geminata* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, *10*, 357-364. <http://doi.org/10.1007/s00040-023-00923-6>
- Baena, M. L., Escobar, F., & Valenzuela, J. E. (2019). Diversity snapshot of green-gray space ants in two Mexican cities. *International Journal of Tropical Insect Science*, *40*, 239-250. <https://doi.org/10.1007/s42690-019-00073-y>
- Bertelsmeier, C., Avril, S., Blight, O., Jourdan, H., & Courchamp, F. (2015). Discovery-dominance trade-off among widespread invasive ant species. *Ecology and Evolution*, *5*(13), 2673-2683. <https://doi.org/10.1002/ece3.1542>
- Bestelmeyer, T. B. (2000). The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, *69*, 998-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00455.x>

- Bujan, J., & Yanoviak P. S. (2022). Behavioral response to heat stress of twig-nesting canopy ants. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05143-6>
- Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Smith, F. A., & Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Frontiers Ecology Environment*, 15(6), 299-308. <https://doi.org/10.1002/fee.1502>
- Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kloter, P. B., & Saltz, D. (2011). Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behavioral Ecology*, 22, 236-239. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq224>
- Byrne, L. B. (2007). Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystems*, 10(3), 255-274. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0027-6>
- Calcaterra, L., Cabrera, S., & Briano, J. (2016). Local co-occurrence of several highly invasive ants in their native range: are they all ecologically dominant species?. *Insectes Sociaux*, 63(3), 407-419. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0481-3>
- Camarota, F., Vasconcelos, H. L., Koch, E. B. A., & Powell, S. (2018). Discovery and defense define the social foraging strategy of Neotropical arboreal ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2519-1>
- Castillo-Guevara., 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. <https://doi.org/10.7717/peerj.6255>
- Castracani, C., Spotti, A. F., Grasso, A. D., Fanfani, A., & Mori, A. (2014). A new exception to the dominance-discovery trade-off rule in ant communities. *Journal of Zoology*, 97, 171-175.
- Cerdá, X., Arnan, X., & Retana, J. (2013). Is competition significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology?. *Myrmecological News*, 18, 131-147.
- Centanni, J., Kaufmann, B., Blatrix, R., Blight, O., Dument, A., Jay-Robert, P., & Vergnes, A. (2022). High resolution mapping in Southern France reveals that distributions of supercolonial and monodominant species in the *Tapinoma nigerrimum* complex (Hymenoptera: Formicidae) are related to sensitivity to urbanization. *Myrmecological News*, 32, 41-50.
- Collins, K. M., Magle, B. S., & Gallo, T. (2021). Global trends in urban wildlife ecology and conservation. *Biological Conservation*, 261, 109236. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109236>
- Dáttilo, W., & MacGregor-Fors, I. (2021). Ant social foraging strategies along a Neotropical gradient of urbanization. *Scientific Reports*, 11, 6119. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85538-2>
- Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: A review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 17, 133-146.
- Ditchkoff, S. S., Saalfeld, S. T., & Gibson, C. J. (2006). Animal behavior in urban ecosystems: Modifications due to human induced stress. *Urban Ecosystems*, 9(1), 5-12. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-3262-3>
- Fagundes, M., Lima, S. D., Costa, P. L. N., Rodrigues, V., Siqueira, K. W., & Kuchenbecker, J. (2021). Ant community organization in two contrasting environments: the roles of vegetation traits and interspecific interactions. *Entomological News*, 129(5), 472-485. <https://doi.org/10.3157/021.129.0502>

- Fattorini, S. (2016). Insects and the city: what island biogeography tell us about insect conservation in urban areas. *Web Ecology*, 16, 41-45. <https://doi.org/10.5194/we-16-41-2016>
- Fellers, J. H. (1987). Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68(5), 1466-1478. <https://doi.org/10.2307/1939230>
- Fenoglio, M. S., Calviño, A., González, E., Salvo, A., & Videla, M. (2021). Urbanisation drivers and underlying mechanisms of terrestrial insect diversity loss in cities. *Ecological Entomology*, 46, 757-771. <http://doi.org/10.1111/een.13041>
- Gibb, H., Bishop, T. R., Leahy, L., Parr, C. L., Lessard, J. P., Sanders, N. J., Shik, J. Z., Ibarra-Isassi, J., Narendra, A., Dunn, R. R., & Wright, I. J. (2023). Ecological strategies of (pl)ants: Towards a world-wide worker economic spectrum for ants. *Functional Ecology*, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14135>
- Gobierno del Estado de Veracruz. Comité Estatal de Información Estadística y Geografía de Veracruz (CEIEG). (2021). Cuadernillos Municipales, Xalapa.
- Greggor, A. L., Berger-Tal, O., T. Blumstein, D., Angeloni, L., Bessa-Gomes, C., F. Blackwell, B., et al., (2016). Research Priorities from Animal Behaviour for Maximising Conservation Progress. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(12), 12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2016.09.001>
- Hall, D. M., Camilo, G. R., Tonietto, R. K., Ollerton, J., & Ahrné, C. G. (2016). The city is a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology*, 31(1), 24-29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>
- Holway, A. D., Lach, L., Suarez, V. A., Tsutsui, D. N., & Case, J. T. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 181-233.
- Jayatilaka, P., Narendra, A., Reid, S. F., Cooper, P., & Zeil, J. (2011). Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*, 214(16), 2730-2738. <https://doi.org/10.1242/jeb.053710>
- Jetter, K., Hamilton, J., & Klotz, J. (2002). Eradication costs calculated: Red imported fire ants threaten agriculture, wildlife and homes. *California Agriculture*, 56(1), 26-34. <https://doi.org/10.3733/ca.v056n01p26>
- Jiménez-Carmona, F., Heredia-Arévalo, A. M., & Reyes-López, J. L. (2020). Ants (Hymenoptera: Formicidae) as an indicator group of human environmental impact in the riparian forests of the Guadalquivir River (Andalusia, Spain). *Ecological Indicators*, 118, 106762. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106762>
- Kaspari, M. (2003). Introducción a la ecología de las hormigas. En Fernández, F. (Eds.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (97-112). Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Clunk, L. C., & Pie, R. M. (2021). No evidence for dominance-discovery tradeoffs in *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) assemblages. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.05.20.106864>
- Lampert, P., Goulson, D., Olsson, D., Piccolo, J., & Gericke, N. (2023). Sustaining insect biodiversity through Action Competence – An educational framework for transformational change. *Biological Conservation*, 283. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110094>
- Lemoine-Rodríguez, R., MacGregor-Fors, I., & Muñoz-Robles, C. (2019). Six decades of urban green change in a neotropical city: a case study of Xalapa, Veracruz, México. *Urban Ecosystems*, 22, 609-618. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00839-9>

- Leong, C. M., Shiao, S. F., & Guénard B. (2017). Ants in the city, a preliminary checklist of Formicidae (Hymenoptera) in Macau, one of the most heavily urbanized regions of the world. *Asian Myrmecology*, 9, 1-20. <https://doi.org/10.20362/am.009014>
- Longino T. J. (2010). Ants of Costa Rica. <https://ants.biology.utah.edu/AntsofCostaRica.html>
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. B. M. (2012). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88(3), 537-549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>
- Luke, S. H., Roy, H. E., Thomas, C. D., Tilley, L. A. N., Ward, S., Watt, A., Carnaghi, M., Jaworski, C. C., Tercel, M. P. T. G., Woodrow, C., et al., (2023). Grand challenges in entomology: Priorities for action in the coming decades. *Insect Conservation and Diversity*, 16, 173–189.
- McGrannachan, C. M., & Lester, P. J. (2012). Temperature and starvation effects on food exploitation by Argentine ants and native ants in New Zealand. *Journal of Applied Entomology*, 137(7), 550-559. <https://doi.org/10.1111/jen.12032>
- Mottl, O., Yomabi, J., Novotný, V., Leponce, M., Weiblen, D. G., & Klimeš, P. (2021). Inter-specific aggression generates ant mosaics in canopies of primary tropical rainforest. *Oikos*, 130. <https://doi.org/10.1111/oik.08069>
- Morzillo, A. T., de Beurs, K. M., & Martin-Mikle, C. J. (2014). A conceptual framework to evaluate human-wildlife interactions within coupled human and natural systems. *Ecology and Society*, 19(3). <https://doi.org/10.5751/es-06883-190344>
- Pacheco, R., & Vasconcelos, H. L. (2007). Invertebrate conservation in urban areas: ants in the Brazilian Cerrado. *Landscape and Urban Planning*, 81(3), 193-199. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.11.004>
- Parr, L. C., & Gibb, H. (2010). Competitive and the role of dominant ants. En Lach, L., Parr, L. C., & Abbott, L. K. (Eds.), *Ant Ecology* (págs. 77-96). United states: Oxford University Press Inc.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01899.x>
- Parr, L. C., & Bishop, R. T. (2022). The response of ants to climate change. *Global Changes Biology*, 00, 1-18. <https://doi.org/10.1111/gcb.16140>
- Penick, C. A., Savage, A. M., & Dunn, R. R. (2015). Stable isotopes reveal links between human food inputs and urban ant diets. *Proceeding of the Royal Society Sciences*, 282(1806), 20142608-20142608. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2608>
- Posit team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. <https://www.posit.co/>
- Retana, J., & Cerdá, X. (2000). Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123(3), 436-444. <https://doi.org/10.1007/s004420051031>
- Riley, S. P. D., Sauvajot, R. M., Fuller, T. K., York, E. C., Kamradt, D. A., Bromley, C., & Wayne, R. K. (2003). Effects of Urbanization and Habitat Fragmentation of Bobcats and Coyotes in Southern California. *Conservation Biology*, 17(2), 566-576. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01458.x>

- Rocha-Ortega, M., & Castaño-Meneses, G. (2015). Effects of urbanization on the diversity of ant assemblages in tropical dry forests, México. *Urban Ecosystems*, 18(4), 1373-1388. <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0446-8>
- Roches, D. S., Brans, I. K., Lambert, R. M., Rivkin, R. L., Savage, M. A., Schell, J. C., et al., (2020). Socio-evolutionary dynamics in cities. *Evolutionary Applications*, 14(1), 248-267. <https://doi.org/10.1111/eva.13065>
- Rodríguez-de León, I. R., Venegas-Barrera, C. S., Gaona-García, G., Azuara-Domínguez, A., & Rosas-Mejía, M. (2023). Ants of Mexico: Distribution and species richness in environments with varying levels of human impact. *Biodiversity Data Journal*, 11, e109794. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e109794>
- Salisbury, A., Armitage, J., Bostck, H., Perry, J., Tatchell, M., & Thompson, K. (2015). Enhancing gardens as habitats for flower-visiting aerial insects (pollinators): should we plant native or exotic species? *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1156-1164. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12499>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drives. *Biological Conservation*, 232, 8-27.
- Sánchez-García, D., Cerdá, X., & Angulo, E. (2022). Temperature or competition: which has more influence on Mediterranean ant communities? *PLoS ONE*, 17(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0267547>
- Santini, G., Tucci, L., Ottonetti, L., Frizzi, F. (2007). Competition trade-offs in the organization of a Mediterranean ant assemblage. *Ecological Entomology*, 33, 319-326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00882.x>
- Santos, N. M., Delabie, C. J. H., & Queiroz, M. J. (2019). Biodiversity conservation in urban parks: a study of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Rio de Janeiro City. *Urban Ecosystems*, 22. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00872-8>
- Savage, A. M., Hackett, B., Guénard, B., Youngsteadt, E. K., & Dunn, R. R. (2014). Fine-scale heterogeneity across Manhattan's urban habitat mosaic is associated with variation in ant composition and richness. *Insect Conservation and Diversity*, 8(3), 216-228. <https://doi.org/10.1111/icad.12098>
- Sih, A., Stamps, J., Yang, L. H., McElreath, R., & Ramenofsky, M. (2010). Behavior as a Key Component of Integrative Biology in a Human-altered World. *Integrative and Comparative Biology*, 50(6), 934-944. <https://doi.org/10.1093/icb/icq148>
- Sorvari, J., & Eeva, T. (2010). Pollution diminishes intra-specific aggressiveness between wood ant colonies. *Science of the Total Environment*, 408(16), 3189-3192. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.04.008>
- Soulsbury, D. C., & White, P. C. L. (2015). Human-wildlife interactions in urban areas: a review of conflicts, benefits, and opportunities. *Wildlife research*, 42, 541-553.
- Tanner J. C. (2008). Resource characteristics and competition effect colony and individual foraging strategies of the wood ant *Formica integroides*. *Ecological Entomology*, 33, 127-136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00950.x>
- Uno, S., Cotton, J., & Philpott, S. M. (2010). Diversity, abundance, and species composition of ants in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, 13(4), 425-441. <https://doi.org/10.1007/s11252-010-0136-5>
- Welzel, K. F., Lee, S. H., Dossey, A. T., Chauhan, K. R., & Choe, D. H. (2018). Verification of Argentine ant defensive compounds and their behavioral effects on heterospecific competitors and conspecific nestmates. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19435-6>

Wilson, M. W., Ridlon, A. D., Gaynor, K. M., Gaines, S. D., Stier, A. C., & Halpern, B. S. (2020). Ecological impacts of human-induced animal behavior change. *Ecology Letters*, 23(10), 1522-1536. <https://doi.org/10.1111/ele.13571>

Youngsteadt, E., Henderson, R. C., Savage, A. M., Ernst, A. F., Dunn, R. R., & Frank, S. D. (2014). Habitat and species identity, not diversity, predict the extent of refuse consumption by urban arthropods. *Global Change Biology*, 21(3), 1103-1115. <https://doi.org/10.1111/gcb.12791>

Anexo

Anexo I. Frecuencia de las especies que dominaron y monopolizaron los recursos								
Especie	Dominar				Monopolizar			
	Gris		Verde		Gris		Verde	
	Atún	Miel	Atún	Miel	Atún	Miel	Atún	Miel
<i>Brachymyrmex sp. 1</i>	-	-	-	-	1	2	-	-
<i>C. emery</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. minutior</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. planatus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>D. bicolor</i>	-	-	-	-	2	4	-	-
<i>D. insanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. strigata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. dispertitum</i>	-	-	-	-	3	1	-	-
<i>M. ebeninum</i>	-	-	-	-	3	2	-	-
<i>N. austroccidua</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>N. bourbonica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. laticeps</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. longicornis</i>	1	-	-	-	7	9	1	4
<i>Ph. bilimeki</i>	-	-	1	-	4	4	2	3
<i>Ph. cf. nubicola</i>	-	-	1	1	-	-	3	1
<i>Ph. harrisonfordi</i>	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Ph. insipida</i>	-	-	1	2	-	-	5	5
<i>Pheidole sp. 1</i>	-	-	1	-	-	-	2	2
<i>Pheidole sp. 2</i>	-	-	-	-	-	-	4	2
<i>Pheidole sp. 3</i>	-	-	-	-	-	-	1	
<i>S. geminata</i>	-	1	7	1	14	16	11	19
<i>Solenopsis sp. 1</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>T. melanocephalum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-

Cronograma de actividades

Cronograma de actividades				
Año	2022		2023	
Actividad Semestre	1° Feb – Jul	2° Ago - Ene	3° Feb - Jul	4° Ago - Ene
E. E. Seminario de Investigación I	x			
E. E. Biología Integrativa	x			
E. E. Ecología de sistemas.	x			
E. E: Diseño experimental y estadística básica	x			
Correcciones del protocolo.	x			
Muestreo de campo y construcción de base de datos	x	x		
E. E. Seminario de investigación II		x		
E. E Análisis de datos con RStudio		x		
E. E. Actividad académica I: Elaboración de un artículo de divulgación (avances).		x		
Separación, montaje de morfoespecies e identificación		x		
Exploración preliminar de datos		x	x	
Seminario de investigación III			x	
E. E. Actividad académica II: Avances de un artículo de divulgación.			x	
Curso: Análisis del comportamiento animal y construcción de base de datos.			x	
Curso: Procesamiento de imágenes satelitales para el análisis territorial			x	
Interpretación de datos			x	
Seminario de investigación IV				...
Discusión y conclusión				...
Defensa de tesis				...