

Diversificación del cultivo de chayote y su repercusión en la diversidad y grupos funcionales de hormigas en el centro de Veracruz

Diversification of chayote crop and its impact on diversity and functional groups of ants in central Veracruz

NADIA LUZ GARCÍA-OLIVOS¹ , MADAI ROSAS-MEJIA² , YAQUELINE ANTONIA GHENO-HEREDIA¹ , BERZABEL ZILLI-PONCE¹ , ALMA BERENICE MORALES-GUZMAN¹ , MIGUEL ANGEL GARCÍA-MARTÍNEZ¹ 



Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)

*Autor correspondiente:

 Miguel Angel García-Martínez
miguelgarcia05@uv.mx

Cómo citar:

García-Olivos, N. L., Rosas-Mejía, M., Gheno-Heredia, Y. A., Zilli-Ponce, N. B., Morales-Guzman, A. B., García-Martínez, M. A. (2026) Diversificación del cultivo de chayote y su repercusión en la diversidad y grupos funcionales de hormigas en el centro de Veracruz. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 42, 1–19.

10.21829/azm.2026.4212796
elocation-id: e4212796

Recibido: 20 noviembre 2025
Aceptado: 12 abril 2026
Publicado: 03 junio 2026

¹Universidad Veracruzana. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Josefa Ortiz de Domínguez S/N, Peñuela, Amatlán de los Reyes, C.P. 94950 Veracruz, México.

²Universidad Autónoma de Tamaulipas. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Km 5 Carretera Cd. Victoria-Cd. Mante. C.P. 87274. Cd. Victoria, Tamaulipas, México.

Editor responsable: Magdalena Cruz Rosales

RESUMEN. Los cultivos diversificados contribuyen a la conservación, uso y manejo de los recursos biológicos y el mantenimiento del equilibrio de importantes asociaciones planta-insecto. Este estudio evaluó la influencia de la diversificación de chayote (monocultivo, bicultivo y policultivo) sobre la diversidad de especies y de grupos funcionales de hormigas en el centro de Veracruz, México. Dentro de cada plantación se instalaron trampas a lo largo de un transecto de 100 m durante la temporada de sequía y lluvias de 2022. Se colectaron 13,608 hormigas pertenecientes a 41 especies, 19 géneros, 12 tribus y 5 subfamilias catalogadas en 10 grupos funcionales. El grupo funcional de las oportunistas del suelo y vegetación estuvo

representado por 17 especies, seguido por las arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo (10 spp.). La sombra producida por el follaje del chayote y la cobertura del suelo por hojarasca aumentaron en función del nivel de diversificación del cultivo de chayote con otros cultivos; mientras que, la altura del follaje del chayote, el porcentaje de suelo descubierto y el cubierto por hierbas disminuyó. La riqueza de especies y de grupos funcionales aumentó con la diversificación del cultivo ($F = 53.53$, $P \leq 0.001$; $G = 10.85$, $P \leq 0.05$). Particularmente los grupos funcionales depredadoras y depredadoras grandes fueron más frecuentes en policultivos ($G = 11.65$, $P \leq 0.05$), mientras que los oportunistas del suelo y vegetación disminuyeron ($G = 7.76$, $P \leq 0.05$). El análisis de similitud funcional mostró diferencias significativas entre los niveles de asociación de cultivos ($\pi = 4.65$, $P \leq 0.05$). Se concluye que los cultivos diversificados de chayote favorecen la diversidad y la presencia de hormigas depredadoras que pueden contribuir a la regulación de plagas, por lo que es importante mantener y promover esta práctica agrícola como estrategia para mantener la biodiversidad funcional que pueda proveer servicios agroecológicos al área de siembra.

Palabras clave: Agroecología; Formicidae; policultivo; intercalado; *Sechium edule*

ABSTRACT. Diversified crop systems contribute to conservation, use, and management of biological resources and to maintaining balance of important plant–insect associations. This study evaluated the influence of crop associations in 15 chayote plantations with three levels of diversification (monoculture, biculture, and polyculture) on species and functional group diversity of ants in central Veracruz, Mexico. In each plantation, traps were placed along a 100 m transect during the dry and rainy seasons of 2022. A total of 13,608 ants were collected, representing 41 species, 19 genera, 12 tribes, and 5 subfamilies, categorized into 10 functional groups. The "Opportunists of soil and vegetation" functional group was the most represented, with 17 species, followed by the "Small canopy ants with mass recruitment" group (10 spp.). Foliage shading and leaf-litter soil cover increased with the level of chayote crop association with other crops, while foliage height, percentage of bare soil, and soil covered by herbs decreased. Species and functional group richness increased with crop diversification ($F = 53.53$, $P \leq 0.001$; $G = 10.85$, $P < 0.05$). Particularly, predatory and large predatory functional groups were more frequent in polycultures ($G = 11.65$, $P < 0.05$), whereas soil and vegetation opportunists decreased ($G = 7.76$, $P < 0.05$). Functional similarity analysis showed significant differences between crop association levels ($\pi = 4.65$, $P < 0.05$). Diversified cropping systems favor the diversity and presence of predatory ants that may contribute to pest regulation, highlighting the importance of maintaining and promoting this agricultural practice as a strategy to conserve functional biodiversity that can provide agroecological services to the cropping area.

Key words: Agroecology; Formicidae; polyculture; intercropping; *Sechium edule*

INTRODUCCIÓN

En México y particularmente en el estado de Veracruz, el cultivo de chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Sw., 1800) es de importancia social y económica, debido a que, por su valor nutricional y cultural, es una de las hortalizas de mayor consumo (Guevara-Hernández *et al.*, 2014; Castillo-Martínez & Romero-Jaen, 2024). Convencionalmente, el chayote es sembrado bajo un esquema de monocultivo en donde se simplifica su estructura biofísica y es frecuente el uso de agroquímicos (Sánchez-Gregorio *et al.*, 2024). La sobre simplificación de las áreas de cultivo incrementa diversos

problemas fitosanitarios, como la presencia de insectos plaga, que limitan la comercialización del cultivo de chayote (Cadena-Iñíguez *et al.*, 2024). Por esta razón, algunos productores han optado por realizar prácticas agroecológicas como el uso de bioinsumos y la diversificación de sus plantaciones mediante cercas vivas y/o el intercalado con otros cultivos (Castillo-Martínez & Romero-Jaen, 2024). De hecho, el programa social “sembrando vida” implementado por la Secretaría del Bienestar del Gobierno de México, promovió la asociación de árboles frutales y cultivos básicos como frijol o maíz en las parcelas dedicadas al monocultivo de chayote. Así, los esquemas de producción agrícola del cultivo de chayote han evolucionado hacia sistemas agroecológicos, con ello se busca incrementar la productividad y proveer alimentos suficientes (Guevara-Hernández *et al.*, 2014; Secretaría del Bienestar, 2024).

La combinación o asociación de dos o más cultivos se conoce como cultivos diversificados, esta combinación es una estrategia utilizada para reducir la pérdida de biodiversidad en cultivos de importancia socioeconómica (Lulie, 2017; Maitra *et al.*, 2021). Esta práctica utiliza diferentes cultivos y especies de plantas espontáneas, así como la vegetación con función de cerco vivo (Altieri & Nicholls, 2004; Huss *et al.*, 2022). Se ha demostrado que los cultivos diversificados reducen la presión de plagas al presentar una mayor riqueza de enemigos naturales, por lo que se pueden obtener mayores rendimientos en comparación con el monocultivo (Letourneau *et al.*, 2011; Rakotomalala *et al.*, 2023).

Estudios previos han demostrado que la diversificación de cultivos, (p. ej., maíz asociado a frijol y tomate; y tomate asociado con albahaca) puede reducir la presencia de especies plaga hasta en un 56%; por ejemplo, el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) y la polilla del tomate (*Tuta absoluta*) (Poveda *et al.*, 2008; Chadfield *et al.*, 2022). Por lo tanto, al conservar y mantener la vegetación nativa y diversificar el cultivo, se beneficiará el rendimiento y se mejorarán los aspectos agroecológicos del cultivo (Vogel *et al.*, 2023). Además, se promueve la presencia de artrópodos con actividades altamente especializadas, por ejemplo, las hormigas que cumplen roles ecológicos como la depredación (Elizalde *et al.*, 2020).

Las hormigas se encuentran entre los artrópodos que se benefician de la asociación de cultivos, al adaptarse rápidamente a las diversas condiciones que se presentan en ellos (Del Toro *et al.*, 2012). Son organismos extremadamente abundantes en la mayoría de los ecosistemas terrestres y son cruciales para su mantenimiento debido a los diversos servicios que proporcionan (Offenberg, 2015; Elizalde *et al.*, 2020). Dentro de los cultivos, las hormigas depredan insectos plaga, algunas otras especies tienen la función como bioindicadores de perturbación del ecosistema y favorecen el movimiento de materia orgánica, descomponen residuos orgánicos, entre otros servicios ecosistémicos (Andersen *et al.*, 2002; Wagner & Jones, 2006; Offenberg, 2015; Rivera-Pedroza *et al.*, 2019; Sinha & Zilpe, 2023).

Su amplia diversidad permite clasificarlas en grupos funcionales, donde se incluyen diferentes especies que ocupan nichos específicos, donde desarrollan actividades y comportamientos similares, utilizan los mismos recursos disponibles y compiten por ellos (Silvestre *et al.*, 2003). Por lo tanto, es relevante estudiar, los efectos de la diversificación de cultivos y su efecto en la diversidad de insectos que cohabitan en el cultivo (Crowder & Jabbour, 2014). En el presente estudio, se evaluó el efecto de tres niveles de diversificación del cultivo de chayote (monocultivo, bicultivo y policultivo) sobre la diversidad y grupos funcionales de hormigas en el centro del estado de Veracruz, México. Con lo cual será posible postular un análisis de las

estrategias de manejo agroecológico en el cultivo de chayote y extrapolar el conocimiento generado a otros cultivos de hortalizas de importancia económica local.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. La presente investigación se desarrolló en el municipio de Ixtaczoquitlán, Veracruz, México. El clima es cálido-húmedo con temperatura media anual de 20° C y 2,199 mm de precipitación anual. El paisaje agroecológico de la región de estudio representa un mosaico de pequeños remanentes de vegetación nativa denominada selva mediana subperennifolia, asentamientos humanos y un área de uso agrícola (Landeró-Torres *et al.*, 2014).

Clasificación y caracterización de sitios de estudio. Dentro del área de estudio, particularmente en el uso de suelo agrícola, se seleccionaron un total de 15 plantaciones de chayote del grupo varietal "verde liso", *Sechium edule* (Jacq.) Sw. cv. "virens levis" (Fig. 1). Las plantaciones presentaron diferentes niveles de asociación con cultivos de café, frijol, maíz, naranja, calabaza y árbol de Brasil y se ubicaron a una altitud de 780 y 800 m snm, a una distancia promedio de 1 km entre sí. Con base en las especies de plantación asociadas al cultivo de chayote, las plantaciones de estudio se clasificaron como monocultivo (5 plantaciones), bicultivo (5 plantaciones) y policultivo (5 plantaciones) (Fig. 1) (Cuadro 1).

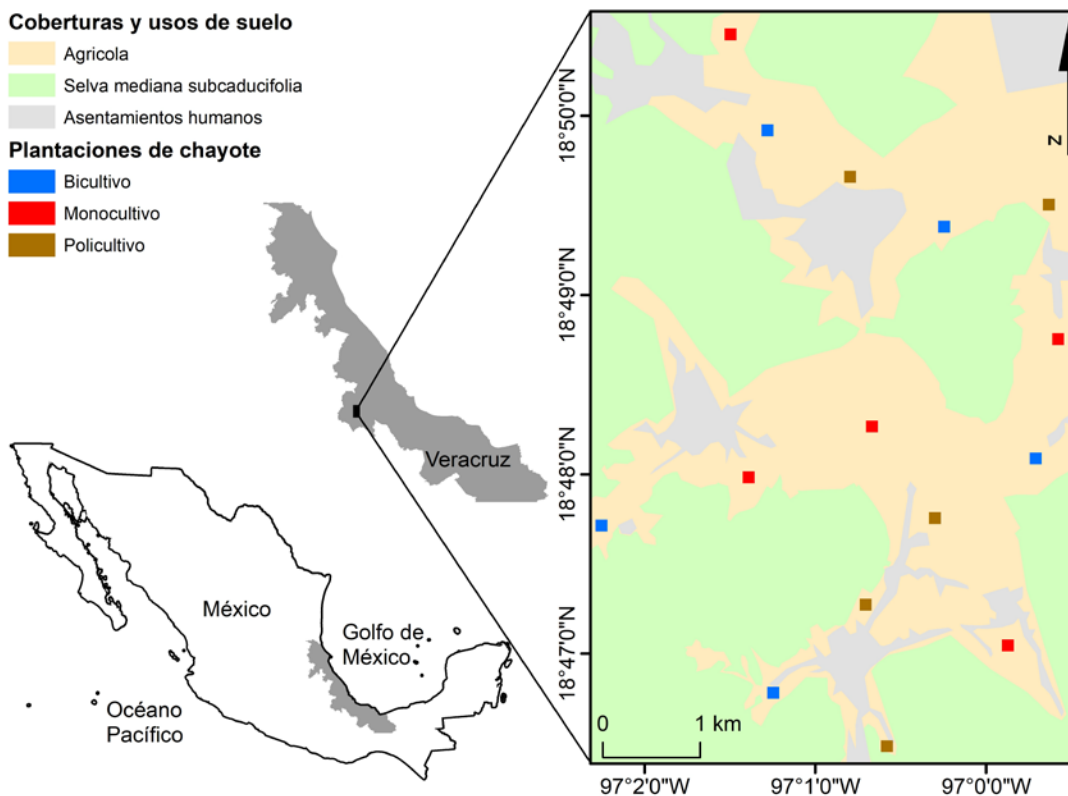


Figura 1. Ubicación de plantaciones de chayote con diferente nivel de diversificación de cultivos en Ixtaczoquitlán, Veracruz, México.

Cuadro 1. Categorización de plantaciones de chayote en función del nivel de diversificación con otros cultivos en el Valle de Tuxpango, Ixtaczoquitlán, Veracruz, México.

Monocultivo	Bicultivo	Policultivo
<i>S. edule</i>	<i>S. edule</i>	<i>S. edule</i>
	<i>Zea mays</i> L.	<i>Zea mays</i> L.
		<i>Coffea arabica</i> L.
		<i>Citrus aurantifolia</i> (Christm.)
		<i>Cucurbita</i> sp.
		<i>Dracaena fragans</i> L.

Caracterización de la estructura biofísica y manejo del cultivo. La proporción de suelo cubierto por hojarasca, pastos y suelo descubierto fue estimada en un área delimitada por un marco cuadrado de 1 m². La altura del follaje se midió mediante un altímetro modelo Haga (Forestry Suppliers, Inc. ®, Jackson, MS, EE. UU.), y la sombra producida se estimó mediante un densímetro esférico convexo modelo A (Forestry Suppliers, Inc. ®, Jackson, Mississippi). El uso de agroquímicos (herbicidas, insecticidas y fertilizantes) se cuantificó con entrevistas al propietario de cada plantación. Se registró el número de aplicaciones durante un año, sin registrar información sobre marcas de agroquímicos (De la Mora *et al.*, 2013).

Colecta y clasificación de hormigas. Los muestreos se desarrollaron durante la temporada seca (abril) y lluviosa (septiembre) del año 2022. Para evitar el efecto de borde, las trampas se colocaron en la parte media de cada parcela; en transectos de 100 m de longitud, dividido en cinco estaciones de muestreo separadas a 20 m entre sí (Pérez-Toledo *et al.*, 2016). En cada estación de muestreo se colocaron dos trampas; una sin cebo y otra con miel de abeja, ambas fueron colocadas en el follaje del cultivo a una altura de 1.5 m sobre el nivel del suelo. La primera fue una trampa de caída arbórea modificada de Kaspari (Kaspari, 2000) elaborada a partir de un recipiente de plástico de 500 ml (10 cm de diámetro y 7.5 cm de alto). La segunda trampa fue elaborada a partir de un recipiente de plástico transparente de 100 mL al que se le agregó 10 mL de miel de abeja como atrayente (Quiroz-Robledo & Valenzuela-González, 1995).

Posterior a la recolección de trampas, las hormigas capturadas fueron separadas por morfoespecie y colocadas en alcohol al 96% para su posterior cuantificación e identificación a través de un microscopio estereoscópico (Nikon®, N.Y, E.U.). Sólo se montó un individuo de cada morfoespecie colectada y los individuos no montados se preservaron en alcohol al 70%. Las claves de Mackay y Mackay (1989) se usaron para identificar los géneros de hormigas, junto con varias claves adicionales para la identificación de especies, dependiendo del género involucrado (Bolton, 1987; Longino, 2003; Wilson, 2003; Mackay y Mackay, 2010).

Las subfamilias y tribus de las hormigas colectadas fueron clasificadas con base en el Ant-Cat sobre taxonomía de hormigas en el mundo (Bolton, 2020). Las especies de hormigas identificadas se clasificaron en subfamilias y tribus, posteriormente se agruparon en grupos funcionales de acuerdo con sus hábitos alimentarios y de nidificación, siguiendo la propuesta de Silvestre *et al.* (2003). Con base en las preferencias alimentarias de las hormigas, se clasificaron en los siguientes grupos funcionales: depredadoras (principalmente especies cazadoras), especialistas, omnívoras y generalistas (dieta de amplio espectro). Según los estratos de

alimentación y los grupos funcionales de nidificación, las hormigas se clasificaron según el sustrato en el que se alimentan: suelo, hojarasca y vegetación. También se clasificaron las hormigas que anidan en la hojarasca (incluidas ramas secas), en vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y nidos abandonados (Rivera-Pedroza *et al.*, 2019).

Análisis de datos. Para comparar las características de estructura biofísica y manejo del cultivo se verificó que cumplieran con los supuestos paramétricos básicos (prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, homocedasticidad e independencia de los datos). Las variables continuas (altura del follaje, sombra producida, suelo cubierto por hojarasca, hierbas y suelo descubierto) fueron comparadas mediante un análisis de varianza y en caso de detectar un efecto significativo se procedió a realizar una comparación múltiple de medias mediante la prueba de Tukey. Las variables dependientes de conteos (aplicación de herbicidas, insecticidas y fertilizantes) fueron comparadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis y en caso de detectar un efecto significativo se procedió a realizar una comparación múltiple de medias mediante la prueba de Tukey. En todos los casos las repeticiones fueron cinco plantaciones de cada nivel de diversificación para un total de 15 plantaciones estudiadas (5 plantaciones de monocultivo, 5 plantaciones de bicultivo y 5 plantaciones de policultivo). Todos los análisis se procesaron mediante el software estadístico R 4.5.1 (R Development Core Team, 2025).

Como medida de abundancia se utilizó el número de especímenes de una especie en un sitio a lo largo de todo el muestreo. La confiabilidad del inventario para cada cultivo se calculó utilizando el estimador de cobertura, que es un estimador de completitud de la muestra menos sesgado que los métodos no paramétricos. Esta completitud de la muestra ($\hat{C}_n$) indica la proporción de la "comunidad total" representada por las especies capturadas y permite comparar la diversidad de ensambles con la misma cobertura de muestra. Cuando $\hat{C}_n \approx 100\%$, el muestreo está completo dado el esfuerzo y la técnica de captura utilizadas. Los valores de $\hat{C}_n$ se calcularon utilizando el paquete iNEXT para R.

La ocurrencia y número de especies de hormigas observadas fueron estimadas como variables dependientes de conteos. En particular la ocurrencia de hormigas colectadas en cada plantación fue considerada como el número de veces que cada especie fue colectada en las trampas (Agosti & Alonso, 2000). Las variables estudiadas fueron evaluadas mediante modelos lineales generalizados para evaluar el efecto de los cultivos asociados sobre la diversidad de hormigas. Como factor fijo se seleccionó el nivel de asociación de cada cultivo (monocultivo, bicultivo y policultivo) de las plantaciones muestreadas. Se utilizó la distribución de errores de Poisson y se seleccionó el mejor modelo con base al valor del criterio de selección Akaike (AIC).

Los valores de proporción de los grupos funcionales identificados en cada nivel de asociación se compararon mediante pruebas G con la corrección de Williams. Con el objetivo de identificar diferencias entre nivel de asociación de cultivos, se practicó el mismo procedimiento estadístico para el número de grupos funcionales. Todos los análisis fueron procesados mediante el software estadístico R 4.5.1 (R Development Core Team, 2025). La similitud funcional (S_f) de hormigas entre los diferentes niveles de diversidad del cultivo de chayote, fue mediante la ecuación propuesta por Silvestre *et al.* (2003) lo que permite comparar funcionalmente las composiciones de especies y detectar diferencias en la ecología de las comunidades observadas. Se considera cuántos gremios existen en cada plantación y cuántos son comunes entre ellas; el número de especies registradas por plantación y el número de especies compartidas entre ellas.

$$Sf = \frac{2 \times Gc \times Nc}{Ga \times Na + Gb \times Nb} \times 100$$

Donde:

Ga = número de grupos funcionales en la plantación 1

Gb = número de grupos funcionales en la plantación 2

Gc = número de grupos funcionales en común en las dos plantaciones

Na = número de especies registradas en la plantación 1

Nb = número de especies registradas en la plantación 2

Nc = número de especies compartidas por ambas plantaciones.

La similitud entre las plantaciones se representó mediante el análisis de conglomerados utilizando el método no ponderado de agrupación de pares con técnica de enlace de media aritmética (UPGMA). Se calculó el coeficiente cofenético, que varía de cero a uno, para establecer qué proporción de la similitud estructurada fue explicada por el dendograma. Una prueba de similitud de perfil (SIMPROF) se utilizó como un análisis post-hoc para comparar la similitud entre ensamblajes en el software PRIMER versión 6.1.16 (Clarke & Gorley, 2006).

RESULTADOS

Estructura biofísica y manejo del cultivo de chayote. La altura del follaje del chayote no presentó diferencias significativas entre los tres niveles de diversificación analizados. Sin embargo, el porcentaje de sombra producida ($F = 10.45$, $P \leq 0.05$) y la proporción del suelo cubierto por hojarasca ($F = 137.90$, $P \leq 0.05$) aumentaron de manera significativa y continua conforme aumentó el nivel de diversificación del cultivo. Contrariamente, el porcentaje de suelo descubierto ($F = 114.1$, $P \leq 0.05$) y el suelo cubierto por hierbas ($F = 137.9$; $P \leq 0.05$) disminuyeron significativamente ($F = 137.9$; $P \leq 0.05$) conforme incrementó la diversificación del cultivo. La frecuencia de aplicaciones de herbicidas no presentó diferencias significativas entre los niveles de diversificación, mientras que la frecuencia de aplicaciones de insecticidas ($H = 10.65$, $P \leq 0.05$) y de fertilizantes ($H = 8.68$, $P \leq 0.5$) disminuyeron de manera significativa y continua conforme aumentó el nivel de diversificación del cultivo de chayote (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características estructurales de plantaciones de chayote muestreadas en función del nivel de diversificación con otros cultivos en el Valle de Tuxpango, Ixtaczoquitlán, Veracruz, México.

Variable	Medias $\pm$ error estándar*		
	Monocultivo	Bicultivo	Policultivo
Altura del follaje (m) **	194.20 $\pm$ 5.5 a	193.50 $\pm$ 2.6 ab	191.80 $\pm$ 2.60 b
Sombra producida (%)**	6.10 $\pm$ 3.50 c	13.20 $\pm$ 4.90 a	29.80 $\pm$ 10.40 a
Hojarasca (%)**	0.40 $\pm$ 0.40 c	9.00 $\pm$ 2.40 b	41.60 $\pm$ 10.40 a
Hierbas (%)**	93.60 $\pm$ 3.80 a	78.20 $\pm$ 6.20 b	52.80 $\pm$ 10.60 c
Suelo descubierto (%)**	64.00 $\pm$ 4.24 a	12.40 $\pm$ 6.40 b	5.60 $\pm$ 2.30 c
Aplicación de herbicidas***	0.40 $\pm$ 0.09 a	0.80 $\pm$ 0.32 a	0.00 $\pm$ 0.00 a
Aplicación de insecticidas***	21.60 $\pm$ 0.58 a	14.40 $\pm$ 0.58 b	2.40 $\pm$ 0.58 c
Aplicación de fertilizantes***	21.60 $\pm$ 0.58 a	20.40 $\pm$ 0.58 a	9.00 $\pm$ 0.92 b

*Medias $\pm$ error estándar dentro de la misma hilera y seguidas de la misma letra no difieren significativamente ($P \leq 0.05$) mediante análisis de varianza y prueba de Tukey (**) o análisis de Kruskal-Wallis y comparación pareada de U de Mann-Whitney (***).

Cuadro 3. Inventario taxonómico de especies y número de hormigas colectadas en plantaciones de chayote con diferente nivel de diversificación en el Valle de Tuxpango, Ixtaczoquitlán, Veracruz, México.

Especies	Monocultivos	Bicultivos	Policultivos
Subfamilia Dolichoderinae			
Tribu Leptomyrmecini			
1. <i>Linepithema dispertitum</i> (Forel, 1885)	30	14	0
2. <i>Forelius damiani</i> Guerrero & Fernández, 2008	29	0	0
Tribu Dolichoderini			
3. <i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858)	15	9	6
Tribu Leptomyrmecini			
4. <i>Azteca alfari</i> Emery, 1893	2	9	6
5. <i>Azteca velox</i> Forel, 1899	0	0	7
Tribu Tapinomini			
6. <i>Tapinoma litorale</i> Wheeler, 1905	0	22	10
7. <i>Tapinoma ramulorum</i> Emery, 1896	0	11	16
8. <i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)	0	18	11
Subfamilia Formicinae			
Tribu Camponotini			
9. <i>Camponotus claviscapus</i> Forel, 1899	26	9	7
10. <i>Camponotus curviscapus</i> Emery, 1896	0	5	11
11. <i>Camponotus planatus</i> Roger, 1863	0	25	14
12. <i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	0	0	8
13. <i>Camponotus formiciformis</i> Forel, 1885	18	12	8
14. <i>Camponotus senex</i> (Smith, 1858)	0	22	0
15. <i>Camponotus sericeiventris</i> (Guérin-Ménéville, 1838)	0	17	16
Tribu Lassini			
16. <i>Nylanderia steinheili</i> (Forel, 1893)	26	0	0
17. <i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	6	0	0
Tribu Myrmelachistini			
18. <i>Brachymyrmex depilis</i> Emery, 1893	17	0	2
19. <i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	0	14	14
20. <i>Brachymyrmex musculus</i> Forel, 1899	0	13	14
Subfamilia Myrmicinae			
Tribu Attini			
21. <i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	0	20	36
22. <i>Pheidole albipes</i> Wilson, 2003	17	0	0
23. <i>Pheidole gangamon</i> Wilson, 2003	10	0	0
24. <i>Pheidole obtusopilosa</i> Mayr, 1887	10	0	0
25. <i>Pheidole punctatissima</i> Mayr, 1870	0	8	12
26. <i>Pheidole</i> sp. Westwood, 1839	8	0	0
27. <i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	8	0	0
28. <i>Pheidole susannae</i> Forel, 1886	9	0	0

Tribu Crematogastrini			
29. <i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862	35	0	3
30. <i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	32	0	3
31. <i>Crematogaster</i> sp.	12	0	1
Género <i>Temnothorax</i>			
32. <i>Temnothorax</i> sp.1 Mayr, 1861	0	16	3
Género <i>Cardiocondyla</i>			
33. <i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel, 1881	0	14	0
Tribu Solenopsidini			
Género <i>Monomorium</i>			
34. <i>Monomorium ebeninum</i> Forel, 1891	0	16	7
35. <i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1851)	9	10	1
36. <i>Solenopsis geminata</i>	43	36	17
Subfamilia Ponerinae			
Tribu Ponerini			
37. <i>Neoponera</i> sp. Emery, 1901	0	0	12
38. <i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	0	0	5
Subfamilia Pseudomyrmecinae			
Tribu Pseudomyrmecini			
39. <i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)	0	0	9
40. <i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	8	0	12
41. <i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Smith, 1855)	7	0	6
Abundancia total	377	320	277
Riqueza de especies	22	21	29

Diversidad de especies de hormigas. Se colectaron un total de 13,608 individuos de hormigas pertenecientes a cinco subfamilias, 12 tribus, 19 géneros y 41 especies (Cuadro 3). El mayor número de especies estuvo representado por la subfamilia Myrmicinae (16 spp.), seguida por Formicinae (12 spp.), Dolichoderinae (8 spp.), Pseudomyrmecinae (3 spp.) y Ponerinae (2 spp.). Los géneros con mayor número de especies fueron *Pheidole* y *Camponotus* (7 spp.), seguidos por los géneros *Brachymyrmex* (Mayr, 1868), *Crematogaster* (Lund, 1831), *Pseudomyrmex* (Lund, 1831) y *Tapinoma* (Föerster, 1850) representados por tres especies cada uno. Los géneros *Azteca* (Forel, 1878) y *Monomorium* (Mayr, 1855) estuvieron representados por dos especies; y finalmente, los géneros *Cardiocondyla* (Emery, 1869), *Dolichoderus* (Lund, 1831), *Forelius* (Emery, 1888), *Linepithema* (Mayr, 1866), *Neoponera* (Emery, 1901), *Nylanderia* (Emery, 1906), *Pachycondyla* (Smith, 1858), *Paratrechina* (Motschulsky, 1863), *Solenopsis* (Westwood, 1840), *Temnothorax* (Mayr, 1861) y *Wasmannia* (Forel, 1893) estuvieron representados por una especie cada uno. La completitud promedio del inventario fue del 96.5% (rango: 93.9% – 98.9%) en los monocultivos, del 90.9% (rango: 86.6 %– 94.3%) en los bicultivos y del 88.7% (rango: 85.9% – 90.8%) en los policultivos. La completitud general del inventario, considerando todo el estudio, fue del 92.1%.

La riqueza de especies varió significativamente en función del nivel de asociación de cultivos ($F = 53.53$, $P \leq 0.05$) (Cuadro 4). El número de especies de hormigas de los policultivos fue significativamente mayor al de los monocultivos y bicultivos, mientras que el número de especies

dentro de los bicultivos fue significativamente menor al de los policultivos y mayor al de los monocultivos. El nivel de diversificación del cultivo de chayote con otros cultivos presentó un efecto significativo ($F = 6.13$, $P \leq 0.05$) sobre la abundancia de especies de hormigas. Así, la abundancia de especies fue mayor dentro del monocultivo, y menor en el policultivo (Fig. 2B).

Cuadro 4. Análisis de devianza de Modelos Lineales Generalizados para probar el efecto de la asociación de cultivos sobre la riqueza y abundancia de especies de hormigas en 15 plantaciones de chayote en Ixtaczoquitlán, Veracruz, México.

	<i>F</i>	<i>g.l.</i>	<i>P</i>	<i>AICc</i>
Riqueza de especies	53.53	14	= 0.001	77.96
Abundancia de especies	6.13	14	= 0.014	111.5

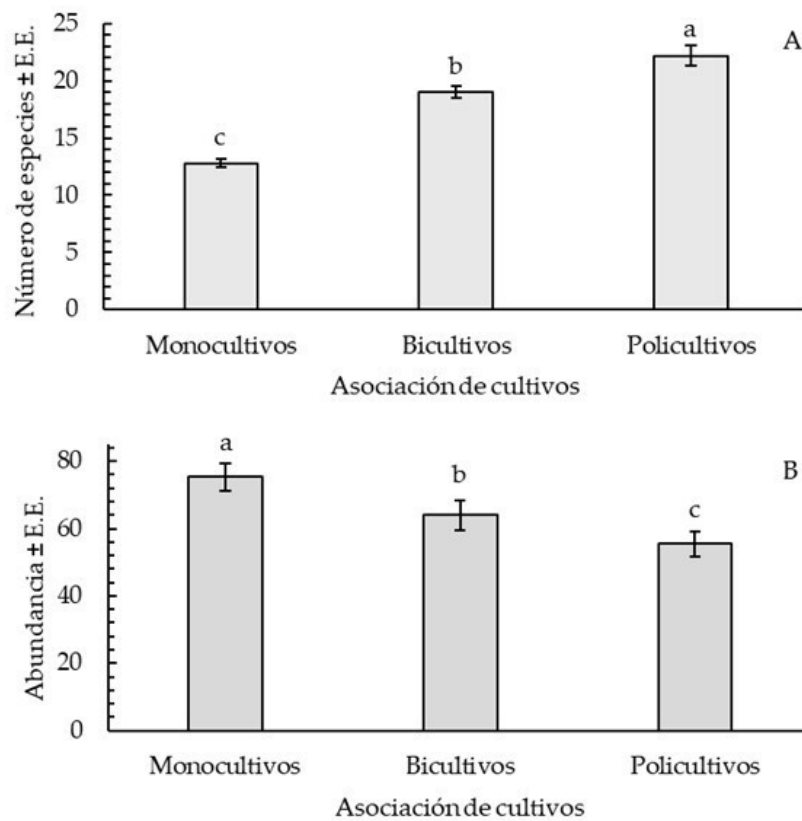


Figura 2. A: Variación del número de especies de hormigas asociadas al cultivo de chayote en función al nivel de diversificación del cultivo. B: Variación de la abundancia poblacional de hormigas asociadas al cultivo de chayote en función del nivel de diversificación de este con otros cultivos. Barras seguidas de la misma letra no muestran diferencias significativas (GLM, prueba C de Dunnett, $P \leq 0.05$).

Diversidad de grupos funcionales de hormigas. La riqueza de grupos funcionales varió significativamente en función del nivel de diversificación del cultivo de chayote con otros cultivos ($G = 10.85$, $P \leq 0.05$). En particular, el número de especies observadas en los grupos funcionales pseudomirmecinas ágiles ($G = 14.37$, $P \leq 0.05$), nómada tropical ($G = 11.65$, $P \leq 0.05$) depredadoras y depredadoras grandes ($G = 11.65$, $P \leq 0.05$) incrementó en función del nivel de asociación del chayote con otros cultivos. Mientras que en el grupo funcional oportunistas del suelo y la

vegetación ($G = 7.76$, $P \leq 0.05$) el número de especies disminuyó en función del nivel de asociación del chayote con otros cultivos (Fig. 3A).

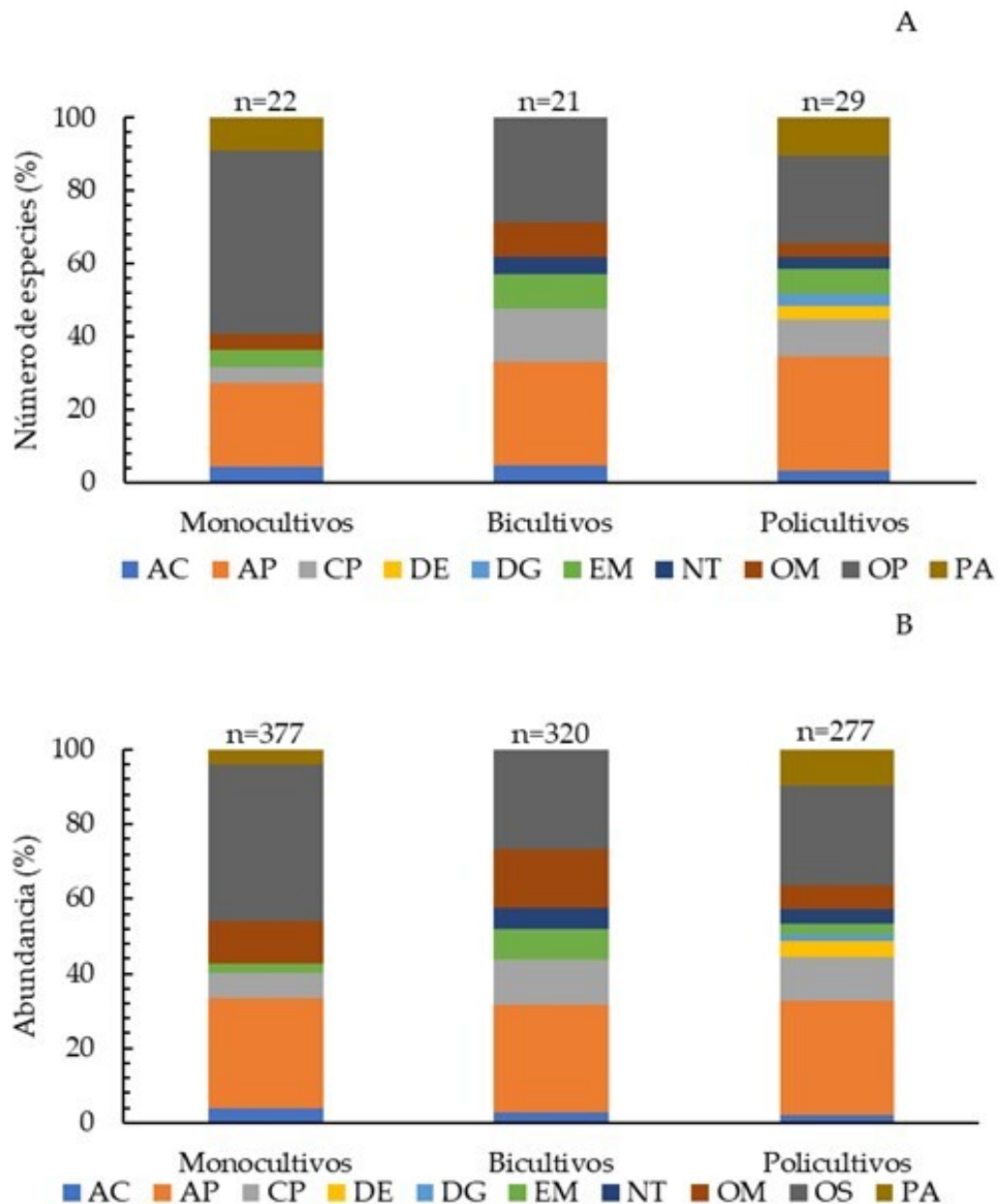


Figura 3. A: Distribución del número de especies (A) y de la abundancia acumulada (B) de hormigas colectadas en 15 plantaciones de chayote en función de tres niveles de diversificación con otros cultivos. Ixtaczoquitlán, Veracruz, México. Los grupos funcionales son: Arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo (AP), Oportunistas del suelo y vegetación (OS), Arbóreas colectoras de exudados (AC), Nómada tropical (NT), Camponotinas patrulleras generalistas (CP), Omnívoras del suelo (OM), Especialistas mínimas de vegetación (EM), Depredadoras (DP), Depredadoras grandes (DG), Pseudomirmecinas ágiles (PA).

La abundancia de grupos funcionales varió significativamente en función del nivel de asociación del cultivo de chayote con otros cultivos ($G = 158.89$, $P \leq 0.05$; Fig. 3B). En particular, la abundancia en los grupos funcionales especialistas mínimas de la vegetación ($G = 13.02$, $P \leq 0.05$), pseudomirmecinas ágiles ($G = 39.63$, $P \leq 0.05$), depredadoras ($G = 28.22$, $P \leq 0.05$) y depredadoras

grandes ($G = 11.01$, $P \leq 0.05$) incrementó en función del nivel de asociación del chayote con otros cultivos. Mientras que para los grupos funcionales oportunistas del suelo y la vegetación ($G = 11.77$, $P \leq 0.05$) y omnívoras del suelo ($G = 11.30$, $P \leq 0.05$) la abundancia disminuyó en función del nivel de asociación del cultivo de chayote con otros cultivos.

Efecto de la diversificación sobre los grupos funcionales de hormigas. El análisis del perfil de similitud funcional permitió separar significativamente las plantaciones estudiadas en función de su nivel de diversificación a una similitud funcional de 48.85% ($\pi = 4.65$, $P = 0.002$) y de 15.5% ($\pi = 3$, $P = 0.004$) (Fig. 4).

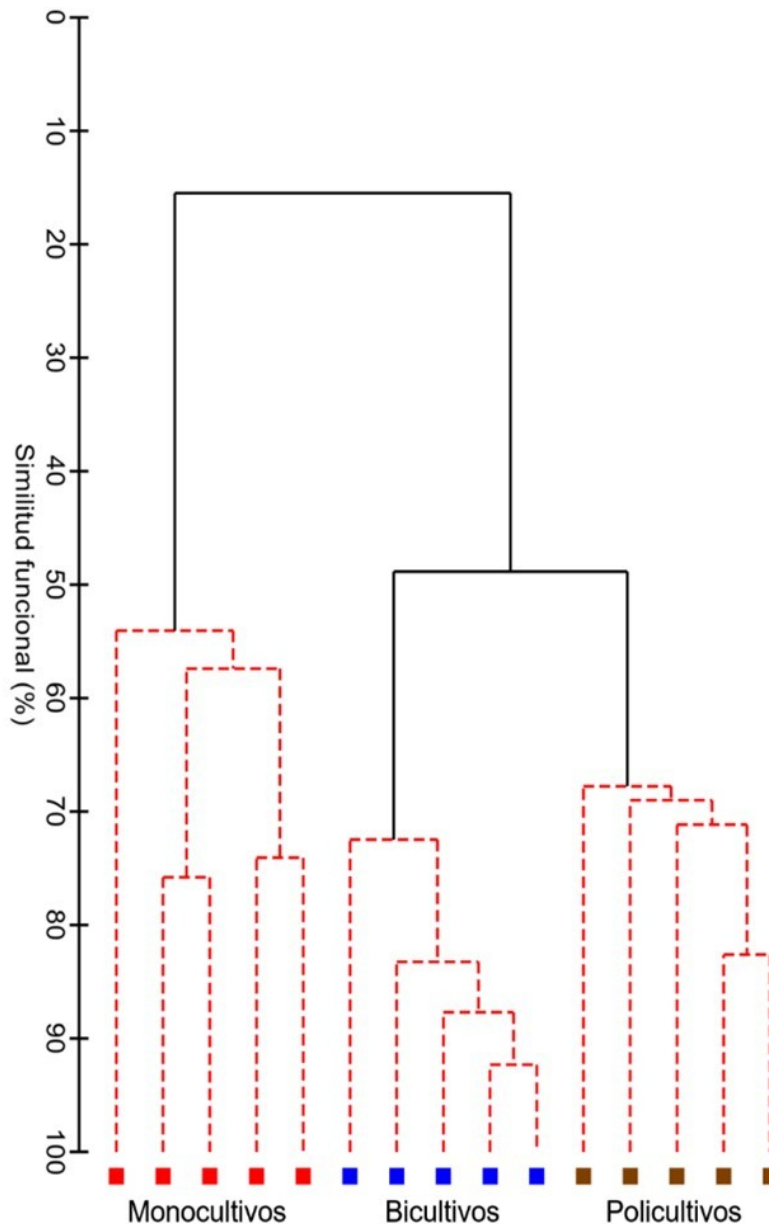


Figura 4. Dendrograma basado en el índice de similitud funcional de Silvestre y porcentaje total de especies de hormigas compartidas entre plantaciones de chayote con diferente nivel de diversificación de cultivos en el Valle de Tuxpango, Ixtaczoquitlán, Veracruz, México. Las secciones fueron Monocultivos, Bicultivos y Policultivos. El dendrograma muestra como líneas continuas las divisiones significativas para la prueba SIMPROF.

DISCUSIÓN

La caracterización de los monocultivos, bicultivos y policultivos mostraron diferencias importantes en complejidad estructural del agroecosistema. Estos resultados demuestran la importancia que pueden tener las características estructurales de las plantaciones de chayote cuando se diversifican con algún cultivo; a un nivel mayor de diversificación, aumenta la heterogeneidad y disminuye la pérdida de la agrobiodiversidad. La disminución del porcentaje de suelo descubierto y el aumento de la cobertura del suelo por hojarasca proporciona microhábitats con una mayor fuente de alimentos, mayor disponibilidad y calidad de los sitios de anidación (Sánchez-Gregorio *et al.*, 2024). El aumento del porcentaje de sombra producida por el follaje puede proporcionar condiciones ambientales favorables (p. ej., mayor acumulación de hojarasca, temperaturas más estables) para un mayor número de grupos funcionales. Por lo tanto, las plantaciones más complejas, como los policultivos, pueden alojar especies de hormigas con actividad especializada; p. ej., las especies depredadoras (Anjos *et al.*, 2022; Rakotomalala *et al.*, 2023), tal como fue observado en el presente estudio donde las especies *Pachycondyla harpax* y *Neoponera* sp. se han reportado como depredadoras (Velasco *et al.*, 2014; Calvache *et al.*, 2004; Hanisch *et al.*, 2020). Por el contrario, las plantaciones más simplificadas, como los monocultivos, albergarán grupos funcionales generalistas y oportunistas, cuyas especies están adaptadas a establecerse en condiciones ecológicamente estresantes (Silvestre *et al.*, 2003; García-Martínez, *et al.*, 2017; Assis *et al.*, 2018; Sánchez-Gregorio *et al.*, 2024). En nuestro estudio esa situación se observó con el grupo funcional oportunistas del suelo y la vegetación

Una disminución en el nivel de diversificación del cultivo del chayote puede limitar los recursos de alimento y refugio para las hormigas lo que afecta a las especies sensibles a los cambios y perturbaciones dentro del hábitat (Mir *et al.*, 2022, Seni, 2022). Contrariamente, los policultivos benefician las interacciones entre especies al proporcionar un hábitat más estable con una mayor fuente de alimento y sitios de anidación, reduciendo la presión y dominancia entre especies sobre la fuente de recursos (Rivera-Pedroza *et al.*, 2019).

La composición de los grupos funcionales cambio drásticamente en función del nivel de asociación, particularmente el número de especies pertenecientes a los grupos funcionales arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo y oportunistas del suelo y vegetación. Estos resultados sugieren que dentro de las plantaciones de chayote en monocultivos existe una mayor presencia de especies generalistas y dominantes que forman grandes colonias (Kreider *et al.*, 2021). Las especies presentes en los monocultivos son territoriales, agresivas y monopolizan los recursos por lo que la abundancia y diversidad de otras especies de hormigas es frecuentemente baja. Mientras que, las hormigas presentes en plantaciones en asociación con uno o más cultivos forman colonias pequeñas, evitan interacciones agresivas y no interfieren en la obtención de recursos de otras especies (Silvestre *et al.*, 2003).

Los resultados también indican que el nivel de diversificación del chayote tuvo un efecto significativo sobre la riqueza y la abundancia de especies de hormigas, tal como se observó en el presente estudio, donde la riqueza disminuyó conforme la asociación de cultivos fue menor. Esto abona a la idea de que ciertas especies pueden ser sensibles a los cambios en la vegetación, posiblemente asociado a la disminución de refugios y la ausencia de alimento, así como de otros artrópodos (Offenberg, 2015; Rivera-Pedroza *et al.*, 2019). En contraste, se observó que ciertas especies dominantes (*Solenopsis geminata*, *Pheidole* sp.) probablemente actúan como oportunistas debido al aumento de individuos dentro de los monocultivos. Esto puede deberse a

que dichas especies han evolucionado para adaptarse a ecosistemas altamente perturbados con escasez de recursos (Silvestre *et al.*, 2003).

Los resultados observados muestran que la riqueza y la abundancia de grupos funcionales de hormigas estuvo influenciada por el nivel de diversificación. Esto puede deberse a que las especies pertenecientes a los grupos funcionales oportunistas del suelo y de vegetación, y omnívoras del suelo, son especies que se adaptan fácilmente a construir nidos y forrajear en diversos sitios (Salata & Fisher, 2022). Los grupos funcionales especialistas mínimas de la vegetación, depredadoras, depredadoras grandes y arbóreas colectoras de exudados incluyen especies que nidifican exclusivamente en la vegetación, por lo que la disminución en el nivel de asociación dentro de las plantaciones de chayote limita su presencia al disminuir los recursos de alimento y anidación (Silvestre *et al.*, 2003). Esto denota el impacto de la diversificación de cultivos para mantener un mosaico con diferentes tipos de vegetación arbórea y arbustiva en los que puedan persistir las poblaciones funcionalmente importantes para el rescate de la biodiversidad y la restauración de los ecosistemas (Rivera-Pedroza *et al.*, 2019). Estos resultados evidencian que la asociación del chayote con otros cultivos tiene un alto valor de conservación en el cultivo de chayote; y probablemente, en otros cultivos hortícolas.

El análisis de similitud de los grupos funcionales de hormigas asociados a monocultivos, bicultivos y policultivos demuestra que las plantaciones con el mismo nivel de diversificación tienen mayor similitud entre sí, que con las plantaciones con diferente nivel de diversificación de cultivos. Los monocultivos se separaron significativamente de los bicultivos y policultivos, la diferenciación puede explicarse porque las plantaciones difieren significativamente en características de vegetación (Grof-Tisza *et al.*, 2024). El cambio de similitud funcional se observó principalmente en la sustitución de hormigas especialistas por generalistas. Los grupos funcionales con requerimientos ecológicos muy específicos son reemplazados por grupos de hormigas omnívoras y generalistas que son favorecidos por hábitats perturbados (Kreider *et al.*, 2021). Estos resultados demuestran que cada tipo de plantación contiene un conjunto particular de hormigas con diferentes requerimientos de recursos y condiciones ambientales.

Los policultivos, al ser sistemas diversificados, son estructuralmente más complejos, por lo que proporcionan una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, anidación y reproducción para un particular ensamble de especies de hormigas (Achury *et al.*, 2022; Adams *et al.*, 2023). Los policultivos fueron los sistemas o esquemas de cultivo que albergaron un mayor número de especies en comparación con los bicultivos y monocultivos. Se evidencia que la asociación de cultivos es una práctica clave para mantener la diversidad de especies y grupos funcionales de hormigas (Estrada *et al.*, 2023; Rakotomalala *et al.*, 2023). Las hormigas depredadoras se ven favorecidas por esta práctica de manejo por lo que su presencia podría favorecer el control biológico de plagas mediante interacciones bióticas antagonistas (Anjos *et al.*, 2022; Lutinski *et al.*, 2024).

Los resultados obtenidos en esta investigación sugieren que los cultivos asociados influyen sobre la diversidad de especies y grupos funcionales de hormigas en el agroecosistema de chayote. Estudios previos sugieren que los policultivos tienen la capacidad de albergar una alta diversidad de especies y grupos funcionales en comparación de los monocultivos (Achury *et al.*, 2022; Grof-Tisza *et al.*, 2024). Esto es debido principalmente al incremento en la heterogeneidad y complejidad estructural de los policultivos que aumenta la diversidad y equilibra la abundancia de hormigas, mientras que, reduce la presencia de otras especies que representen plagas

potenciales (Anjos *et al.*, 2022; Chadfield *et al.*, 2022). La diversificación de las plantaciones de chayote puede favorecer la presencia de insectos benéficos, como enemigos naturales y polinizadores. En este sentido, los enemigos naturales, incluidos las hormigas depredadoras encontradas en este estudio, pueden potenciar el control biológico mediante su conservación en dicho agroecosistema. Por lo tanto, la implementación de prácticas de diversificación en el cultivo de chayote genera un paisaje agroecológicamente sostenible capaz de mantener la biodiversidad asociada y las funciones que esta provee sin sacrificar área de cultivo (Altieri & Nicholls, 2004; Kremen *et al.*, 2012).

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a los propietarios de las plantaciones de chayote estudiadas por permitirnos el acceso a sus cultivos, así como a Moisés Ponce Méndez, Jesús Antonio Cortés, Rafael Sánchez Gregorio y Javier González Lucas por la asistencia técnica en campo. Agradecemos a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorar el manuscrito. Agradecemos a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo otorgado a través de la Beca Nacional (Tradicional) No. de Beca 720164 CVU: 932470. Este trabajo está dedicado a la memoria del Dr. Ehdibaldo Presa Parra, quien nos revisó la versión preliminar de este trabajo y emitió comentarios que lo enriquecieron significativamente.

LITERATURA CITADA

- Achury, R., Clement, L., Ebeling, A., Meyer, S., Voigt, W., Weisser, W. W. (2022) Plant diversity and functional identity alter ant occurrence and activity in experimental grasslands. *Ecosphere*, 13 (10), e4252.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.4252>
- Adams, B. J., Gora, E. M., Donaldson-Matasci, M. C., Robinson, E. J., Powell, S. (2023) Competition and habitat availability interact to structure arboreal ant communities across scales of ecological organization. *Proceedings of the Royal Society B*, 290(2007), 20231290.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1290>
- Agosti, D., Alonso, L. E. (2000) Biodiversity studies, monitoring and ants: an overview. In: D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso, & T. R. Schultz (Eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (Biological diversity handbook series). *Smithsonian Institution Press*, Washington, DC, 248, 1–8.
- Altieri, M. A., Nicholls, C. I. (2004) Una base agroecológica para el diseño de sistemas diversificados de cultivo en el Trópico. *Manejo Integrado de Plagas*, 73, 8–20.
- Andersen, A. N., Hoffmann, B. D., Müller, W. J., Griffiths, A. D. (2002) Using ants as bioindicators in land management: Simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology*, 39 (1), 8–17.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00704.x>
- Anjos, D. V., Tena, A., Viana-Junior, A. B., Carvalho, R. L., Torezan-Silingardi, H., Del-Claro, K., Perfecto, I. (2022) The effects of ants on pest control: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, 289 (1981), 20221316.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1316>
- Assis, D. S., Dos Santos, I. A., Ramos, F. N., Barrios-Rojas, K. E., Majer, J. D., Vilela, E. F. (2018) Agricultural matrices affect ground ant assemblage composition inside forest fragments. *PLoS ONE*, 13(5), e0197697.

- <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197697>
- Bolton, B. (1987) A review of the Solenopsis genus-group and revision of Afrotropical Monomorium Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*, 54(3), 263–452.
- Bolton, B. (2020) *AntCat. An online catalog of the ants of the world*.
Disponible en: <http://antcat.org> (consultado junio 2022).
- Cadena-Iñiguez, J., Olguín-Hernández, G., Aguirre-Medina, J. F., Arévalo-Galarza, M. D. L., Cadena-Zamudio, D. A., del Mar Ruiz-Posadas, L., ... Cisneros-Solano, V. M. (2024) Reduction of pest organisms and improvement of the quality and biosecurity of edible fruits of chayote (*Sechium edule* (Jacq.) Sw.) In: *Sustainable Development. IntechOpen*.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.114383>
- Calvache, H. H., Salamanca, J. C., Aldana de la Torre, R. C., Chávez, C. A., Coral, J. (2004) Identification of insect-predators of the root borer *Sagalassa valida* Walker in oil palm. *Palmas*, 25(Especial), 232–239.
- Castillo-Martínez, S. I., Romero-Jaen, M. (2024) Chayote: el tesoro verde de las altas montañas de Veracruz—raíces de tradición y sabor. *Revista Mexicana de Agroecosistemas*, 11 (2).
<https://doi.org/10.60158/rma.v11i2.444>
- Chadfield, V. G., Hartley, S. E., Redeker, K. R. (2022) Associational resistance through intercropping reduces yield losses to soil-borne pests and diseases. *New Phytologist*, 235 (6), 2393–2405.
<https://doi.org/10.1111/nph.18302>
- Clarke, K. R., Gorley, R. N. (2006) *User manual/tutorial*. PRIMER-E Ltd, Plymouth. Reino Unido: PRIMER-E Ltd.
- Crowder, D. W., Jabbour, R. (2014) Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Status and future challenges. *Biological Control*, 75, 8–17.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.010>
- De la Mora, A., Murnen, C. J., Philpott, S. M. (2013) Local and landscape drivers of biodiversity of four groups of ants in coffee landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 22 (4), 871–888.
<https://doi.org/10.1007/s10531-013-0454-z>
- 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.
- Elizalde, L., Arbetman, M., Arnan, X., Eggleton, P., Leal, I. R., Lescano, M. N., Saez, A., Werenkraut, V., Pirk, G. (2020) The ecosystem services provided by social insects: traits, management tools and knowledge gaps. *Biological Reviews*, 95 (5), 1418–1441.
<https://doi.org/10.1111/brv.12616>
- Estrada, M. A., Pereira, J. R., de Almeida, Â. A., Vargas, A. B., Almeida, F. S. (2023) Ant functional groups and their effects on other insects in organic and conventional cropping areas. *EntomoBrasilis*, 16 (16), 3.
<https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v16.e1018>
- García-Martínez, M., Valenzuela-González, J. E., Escobar-Sarria, F., López-Barrera, F., Castaño-Meneses, G. (2017) The surrounding landscape influences the diversity of leaf-litter ants in riparian cloud forest remnants. *PLoS ONE*, 12 (2), e0172464.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172464>
- Grof-Tisza, P., Muller, M. H., González-Salas, R., Bustos-Segura, C., Benrey, B. (2024) The Mesoamerican milpa agroecosystem fosters greater arthropod diversity compared to monocultures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 372, 109074.

- <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109074>
- Guevara-Hernández, F., Rodríguez-Larramendi, L., Gómez-Castro, H., Pinto-Ruiz, R., Rodríguez-Galván, G., Perezgrovas-Garza, R. (2014). Criterios de manejo local del cultivo de chayote (*Sechium edule* Jacq. Sw) en zonas rurales de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales*, 35 (2), 5–13.
- Hanisch, P. E., Drager, K., Yang, W. H., Tubaro, P. L., Suarez, A. V. (2020) Intra-and interspecific variation in trophic ecology of 'predatory' ants in the subfamily Ponerinae. *Ecological Entomology*, 45 (3), 444–455.
<https://doi.org/10.1111/een.12817>
- Huss, C. P., Holmes, K. D., Blubaugh, C. K. (2022) Benefits and risks of intercropping for crop resilience and pest management. *Journal of Economic Entomology*, 115 (5), 1350–1362.
<https://doi.org/10.1093/jee/toac045>
- Kaspari, M. (2000) Do imported fire ants impact canopy arthropods? Evidence from simple arboreal pitfall traps. *The Southwestern Naturalist*, 118–122.
- Kreider, J. J., Chen, T. W., Hartke, T. R., Buchori, D., Hidayat, P., Nazarrreta, R., ... Drescher, J. (2021) Rainforest conversion to monocultures favors generalist ants with large colonies. *Ecosphere*, 12 (8), e03717.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.3717>
- Kremen, C., Iles, A., Bacon, C. (2012) Diversified farming systems: An agroecological, systems-based alternative to modern industrial agriculture. *Ecology and Society*, 17 (4).
<http://dx.doi.org/10.5751/ES-05103-170444>
- Landero-Torres, I., García-Martínez, M. Á., Galindo-Tovar, M. E., Leiva-Ovalle, O. R., Lee-Espinosa, H. E., Murguía-González, J., Negrín-Ruiz, J. (2014) An ornamental heliconias crop as a reservoir of the native myrmecofauna: A case of tropical horticulture in Central Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 39(1), 135–146.
<https://doi.org/10.3958/059.039.0113>
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J., Carmona, E. J., Daza, M. C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S. D., Mejía, J. L., Rangel, A. M. A., Rangel, J. H., Rivera, L., Saavedra, C. A., Torres, A. M., Trujillo, A. R. (2011) Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21 (1), 9–21.
<https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Longino, J. T. (2003) The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151 (1), 1–150.
- Lulie, B. (2017) Intercropping practice as an alternative pathway for sustainable agriculture: A review. *Academic Research Journal of Agricultural Science and Research*, 5 (6), 440–452.
- Lutinski, J. A., Lutinski, C. J., Ortiz, A., Zembruski, F. S., Ripke, M. O., Garcia, F. R. M. (2024) Biological control using ants: Current status, opportunities, and limitations. *Agronomy*, 14(7), 1558.
<https://doi.org/10.3390/agronomy14071558>
- Maitra, S., Hossain, A., Brestic, M., Skalicky, M., Ondrisik, P., Gitari, H., Brahmachari, K., Shankar, T., Bhadra, P., Bharati, J., ... et al. (2021) Intercropping: A low input agricultural strategy for food and environmental security. *Agronomy*, 11(2), 343.
<https://doi.org/10.3390/agronomy11020343>
- Mackay, W. P., Mackay, E. (1989) Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). In: Memorias del II simposio nacional de insectos sociales (pp. 1-82). Morelos, Mexico: Sociedad Mexicana de Entomología.

- Mackay, W., Mackay, E. (2010) The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellon Press, Lewiston, 642 pp.
- Mir, M. S., Saxena, A., Kanth, R. H., Raja, W., Dar, K. A., Mahdi, S. S., ... Mir, S. A. (2022) Role of intercropping in sustainable insect-pest management: A review. *International Journal of Environment and Climate Change*, 12 (11), 3390–3404.
<https://doi.org/10.9734/IJECC/2022/v12i111390>
- Offenberg, J. (2015) Ants as tools in sustainable agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 52 (5), 1197–1205.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12496>
- Pérez-Toledo, G. R., Valenzuela-González, J. E., Flores-Galván, C., Gallardo-Hernández, C., Vásquez-Reyes, V., García-Martínez, M. Á. (2016) Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a tres tipos de vegetación de un paisaje agropecuario en Veracruz. *Entomología Mexicana*, 3, 582–588.
- Poveda, K., Gómez, M. I., Martínez, E. (2008) Diversification practices: Their effect on pest regulation and production [Prácticas de diversificación: Sus efectos en la regulación de plagas y en producción]. *Revista Colombiana de Entomología*, 34 (2), 131–144.
- Quiroz-Robledo, L., Valenzuela-González, J. (1995) A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist*. 20 (2), 203–213.
<https://doi.org/10.5555/19951112218>
- Rakotomalala, A. A., Ficiciyan, A. M., Tscharrntke, T. (2023) Intercropping enhances beneficial arthropods and controls pests: A systematic review and meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 356, 108617.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108617>
- R Development Core Team (2025) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rivera-Pedroza, L. F., Escobar, F., Philpott, S. M., Armbrecht, I. (2019) The role of natural vegetation strips in sugarcane monocultures: Ant and bird functional diversity responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 284(2019), 106603.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106603>
- Rakotomalala, A. A., Ficiciyan, A. M., Tscharrntke, T. (2023) Intercropping enhances beneficial arthropods and controls pests: A systematic review and meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 356, 108617.
- Salata, S., Fisher, B. L. (2022) Taxonomic revision of the *Pheidole megacephala* species-group (Hymenoptera, Formicidae) from the Malagasy Region. *PeerJ*, 10, e13263.
<https://doi.org/10.7717/peerj.13263>
- Sánchez-Gregorio, R., García-Martínez, M., Gheno-Heredia, Y. A., Zilli-Ponce, N. B. (2024) A rapid sampling of ant assemblages diagnoses soil physicochemical properties before planting chayote monoculture. *Sociobiology*, 71 (1).
<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v71i1.9642>
- Secretaría del Bienestar (2024) Programa Sembrando Vida. Gobierno de México.
Disponible en: <https://www.gob.mx/bienestar/acciones-y-programas/programa-sembrando-vida>
- Seni, A. (2022) Decreasing insect biodiversity in agriculture-reorient the strategy to reverse the trend for better future. *Munis Entomology & Zoology*, 17 (1), 360–372.

- Silvestre, R., Brandão, C. R. F., Rosa, R., Silva, D. (2003) Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. In: *Introducción a Las Hormigas de La Región Neotropical*. Bogota: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 113–148 pp.
- Sinha, R., Zilpe, S. (2023) Role of Ants in sustainable agriculture. *International Research Journal of Modernization in Engineering Technology and Science*, 5 (1).
<https://www.doi.org/10.56726/IRJMETS33191>
- Velasco, Y. A. M., Delabie, J. H. C., Costa, M. A., Lacau, S., Mariano, C. D. S. F. (2014) Studies on the karyotype of the ant *Pachycondyla harpax* (Formicidae: Ponerinae: Ponerini) in southern Bahia, Brazil. *Florida Entomologist*, 97 (3), 1049–1055.
- Vogel, C., Poveda, K., Iverson, A., Boetzel, F. A., Mkandawire, T., Chunga, T. L., ... Steffan-Dewenter, I. (2023) The effects of crop type, landscape composition and agroecological practices on biodiversity and ecosystem services in tropical smallholder farms. *Journal of Applied Ecology*, 60 (5), 859–874.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.14380>
- Wagner, D., Jones, J. B. (2006) The impact of harvester ants on decomposition, N mineralization, litter quality, and the availability of N to plants in the Mojave Desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 38 (9), 2593–2601.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.024>
- Wilson, E. O. (2003). *Pheidole* in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus. Vol. 1. Harvard University Press.